

них структурах рослин квасолі. — Вісн. Харк. ун-ту. Сер. Біологія, 1971, вип. 3, с. 55—58. 3. *Пилипенко Т. И.* Содержание суммарной РНК и РНК-азная активность цитоплазматических структур растений фасоли при дефиците цинка. — Реф. информ. о законченных н.-и. работах в вузах УССР, 1971, вып. 5, с. 11. 4. *Пилипенко Т. И.* Вміст аденозинфосфатів у листках і коренях квасолі при дефіциті цинку. — Вісн. Харк. ун-ту. Біологія, 1973, вип. 5, с. 80—82. 5. *Пилипенко Т. И.* О некоторых количественных и качественных различиях РНК при дефиците цинка у фасоли. — Вестн. Харьк. ун-та. Биология. 1975, вып. 7, с. 88—92. 6. *Boawn L. C., Viets F. G., Crawford C. L.* Effect of phosphate fertilizers on zinc nutrition of field beans. — Soil. Sci., 1954, 78, No 1, p. 1—7. 7. *Крупський Н. К., Головіна Л. П., Ткаченко А. О.* Визначення атомно-адсорбційним методом рухомих форм цинку та марганцю в ґрунтових витяжках. — Агрохімія і ґрунтознавство. 1975, вип. 29, с. 97—99. 8. *Fiske C. H., Subbarow U.* The colorimetric determination of phosphorus. — J. Biol. Chem., 1925, 66, p. 375. 9. *Ohke K.* Linc concentration in soybean as related to growth, photosynthesis and carbonic anhydrase activity. — Crop. Sci., 1978, 18, No 1, p. 79—82. 10. *Колев В.* Влияние опрыскивания сернокислым цинком на фосфорный обмен заболоченных растений фасоли. — Растениеведни науки, 1965, № 2, с. 2—7. 11. *Либберт Э.* Образование цветков. — В кн.: Физиология растений. — М.: Мир, 1976, с. 478—479.

, Поступила в редколлегию 28.12.79.

УДК 581.133, ,

В. А. ЗАХАРЧИШИНА, канд. биол. наук

ВЛИЯНИЕ БОРНОЙ НЕДОСТАТОЧНОСТИ НА АДсорБЦИЮ КАТИОНОВ И АКТИВНОСТЬ ИОН-СТИМУЛИРУЕМОЙ АТФ-азы КЛЕТОЧНЫХ СТенок ОРГАНОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Высокую чувствительность двудольных растений к недостатку бора [1] ряд авторов [2, 3] связывает с участием его в структурной организации клетки, в метаболизме клеточных стенок. В литературе имеются данные, указывающие на участие бора в метаболизме структурных компонентов клеточных стенок. Так, в работе [2] во фракции углеводов клеточных стенок бордефицитных проростков подсолнечника отмечена повышенная скорость включения меченой глюкозы. При исследовании клеточных стенок тех же растений обнаружено [4] увеличение пролина, оксипролина и большинства аминокислот.

Велико значение клеточных стенок [5] в поглощении и передвижении веществ элементов минерального питания растений, но роль в этих процессах бора изучена недостаточно. В целях определения физиологической роли бора для растений объектом наших исследований стали те стороны метаболизма клеточных стенок подсолнечника, которые связаны с процессами адсорбции и переноса ионов.

В данной работе изучали влияние недостатка бора на АТФ-азную активность фракции клеточных стенок первичных листьев и кончика корня подсолнечника в условиях дополнительного введения в инкубационную среду ионов Mg^{2+} , $Mg^{2+} + K^{+}$ и на адсорбцию ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} клеточными стенками кончиков корня подсолнечника вариантов с бором (+В) и без бора (—В).

Исследовались растения подсолнечника сорта ВНИИМК 6540, выращенные на водной питательной среде Гельригеля с прибавками микроэлементов по Брауну—Букачу [6]. К питательной смеси опытного варианта (—В) бор не добавляли; контролем был вариант (+В).

Клеточные стенки исследуемых объектов выделяли методом центрифугирования в градиенте плотности сахарозы [7]. АТФ-азную активность определяли по известному методу [8]; белок — по Лоури [9]; адсорбцию ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} — методом атомно-адсорбционной спектрофотометрии на СФПА-4 [10] применительно к растительным объектам.

Таблица 1

Вариант	С бором	Без бора	<i>td</i>	Опыт к контролю, %
Без ионов	15,74±0,39	18,84±0,43	P<0,05	119,69
Mg^{2+}	42,61±0,67	53,29±0,24	P<0,001	125,06
$\text{Mg}^{2+} + \text{K}^{+}$	52,28±2,04	75,54±0,47	P<0,05	144,49

Таблица 2

Вариант	С бором	Без бора	<i>td</i>	Опыт к контролю, %
Без ионов	22,03±0,19	25,61±0,25	P<0,01	116,25
Mg^{2+}	51,81±0,38	72,44±0,43	P<0,001	139,81
$\text{Mg}^{2+} + \text{K}^{+}$	88,59±2,29	123,58±0,98	P<0,01	139,49

Результаты исследований (табл. 1, 2) показали, что исключение бора из питательной среды в течение 2 сут в варианте (—В) вызывает повышение активности АТФ-азы фракции клеточных стенок первичных листьев и кончика корня подсолнечника по сравнению с (+В). Введение в инкубационную среду ионов магния и магния совместно с калием повышает активность этого фермента исследуемых объектов, особенно при исключении бора. Следует обратить внимание (табл. 1, 2), что ионы калия в присутствии магния дают дополнительную стимуляцию активности АТФ-азы исследуемых нами фракций клеточных стенок и в большей степени в варианте (—В). Полученные нами результаты согласуются с данными работы [11] о дополнительной стимуляции ионами калия в присутствии магния АТФ-азной активности фракции плазматических мембран, выделенной из корней проростков кукурузы.

Изучение адсорбции ионов Ca^{2+} , Mg^{2+} фракций клеточных стенок корня подсолнечника проводили на тех же растениях подсолнечника, на которых исследовалась АТФ-азная активность. Результаты опытов (табл. 3) свидетельствуют о большем накоплении ионов в исследуемых объектах опытного варианта по сравнению с контрольным. При этом разница между опытом

Таблица 3

Вариант	Адсорбция ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} клеточными стенками кончика корня бордефицитного подсолнечника, мкм на 1 г сырой массы клеточных стенок за 60 мин			
	С бором	Без бора	Р	Опыт к контролю, %
Ca^{2+}	$33,22 \pm 1,004$	$48,50 \pm 0,060$	$<0,001$	145,99
Mg^{2+}	$4,34 \pm 0,035$	$5,53 \pm 0,044$	$<0,001$	127,41

(—В) и контролем (+В) более значительна по адсорбции ионов кальция по сравнению с ионами магния.

Ранее [12] у бордефицитных растений подсолнечника в стеблях и цитоплазме митохондрий также обнаружено большее накопление Ca^{45} по сравнению с аналогичными объектами нормальных растений.

Обнаруженная стимуляция ионами АТФ-азной активности клеточных стенок подсолнечника при дефиците бора и повышенная адсорбция ионов в условиях опыта, по-видимому, в значительной степени сопряжены с изменениями механизма поглощения и передвижения ионов.

Список литературы: 1. Школьник М. Я. Физиологическая роль бора у растений в свете новейших данных. — В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л.: Наука, 1970, с. 3—21. 2. Тимашов Н. Д. Влияние недостатка бора на включение C^{14} глюкозы во фракции полисахаридов клеточных стенок органов подсолнечника. — Вестн. Харьк. ун-та, 1977, № 158. Проблемы флористики... с. 36—38. 3. Slack C. R., Whittington W. S. The role of boron in plant growth. — J. of Exper. Bot., 1964, 15, N 45, p. 495. 4. Романцов А. П. Влияние бора на содержание пролина и оксипролина в белках клеточных стенок первичных листьев подсолнечника. — Вестн. Харьк. ун-та, 1973, № 89. Сер. Биология, вып. 5, с. 75—77. 5. Салаяев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. — М.: Наука, 1969. — 180 с. 6. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. — Киев: Наук. думка, 1964. — 120 с. 7. Bean R. C., Ordin L. A study of procedure for isolation and Extration of plant cell walls. — Anal. Biochem, 1961, 2, N 5, p. 544. 8. Сисакян Н. Н., Кобякова А. М., Филиппович И. И. АТФ-аза протоплазматических структур растений. — Биохимия, 1963, 28, № 6. с. 1011—1017. 9. Lowry H. O., Rosebroug T. V., Farr G. A. Protein measurement with the Folin phenol reagent. — J. Biol. Chem. 1951, 193, p. 265—275. 10. Крупский М. К., Головина Л. П., Липка А. О. Атомно-адсорбційне визначення кальцію і магнію. — Агрохімія і ґрунтознавство, 1975, вип. 30, с. 105—108. 11. Левченко Л. А., Палладина Г. А. Некоторые свойства катион-чувствительной атфазы фракции плазматических мембран корней злаковых. — В кн.: Ионный транспорт в растениях. — Киев: Наук. думка, 1979, с. 92—98. 12. Тимашов Н. Д. К вопросу физиологии и биохимии недостатка бора у растений: Дис. ...д-ра биол. наук. — Харьков, 1970. — 180 с.

Поступила в редколлегию 02.01.80.

Л. А. КРАСИЛЬНИКОВА, канд. биол. наук,
В. В. ПАНЬКОВА, Н. Д. ГАРЬКУША

ИЗУЧЕНИЕ ФОТОФОСФОРИЛИРУЮЩЕЙ АКТИВНОСТИ ХЛОРОПЛАСТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ АЗОТОМ, ФОСФОРОМ И КАЛИЕМ

Один из наиболее доступных способов регуляции активности фотосинтетического аппарата — минеральное питание растений. Большое влияние на структуру хлоропластов и их фотосинтетическую активность оказывает уровень обеспеченности растений азотом, фосфором и калием [1, 2, 4, 5]. Отсюда необходимость изучения механизма действия на процесс фотосинтеза каждого из этих элементов.

Объектами исследования взяты хлоропласты из листьев 14-дневных проростков гороха сорта Рамонский 77, выращенных на полной питательной смеси Кнопа (вариант NPK) и с исключением азота (вариант PK), фосфора (вариант NK) или калия (вариант NP). В качестве кофакторов при определении циклического фотофосфорилирования использовали ФМС, нециклического — $K_3Fe(CN)_6$. Реакцию Хилла определяли по восстановлению $K_3Fe(CN)_6$.

Данные табл. 1 показывают, что исключение из питательной среды одного из элементов минерального питания приводит к снижению циклического и нециклического фотофосфорилирования. Снижение уровня фотофосфорилирования в отсутствие фосфора может быть прежде всего результатом недостатка неорганического фосфата для синтеза АТФ, а также недостатка белков и связанного с этим нарушения организации электрон-транспортной цепи (ЭТЦ). Понятны и более значительные нарушения фотофосфорилирования у растений, лишенных азота, когда создается большой дефицит белков в организме и в том числе белков—переносчиков и ферментов ЭТЦ. При этом недостаток азота и фосфора в большей мере сказывается на циклическом фотофосфорилировании, чем на нециклическом. Поскольку циклическое фотофосфорилирование связано с действием фотосистемы 1, а нециклическое — фотосистемы 2, можно предположить, что фотосистема 1 более чувствительна к недостаточному питанию азотом, чем фотосистема 2. Сильно отрицательное действие калия на оба типа фотофосфорилирования можно связать с необходимостью этого элемента для протекания синтетических процессов, сборки субъединиц белковых молекул, переноса неорганического фосфата на макроэргические соединения [3, 4]. В случае отсутствия калия более значительно снижается нециклическое фотофосфорилирование, поэтому можно предположить, что фотосистема 2 более чувствительна к недостатку этого элемента.

Одновременно с фотофосфорилированием в хлоропластах фосфор- и калийдефицитных растений уменьшается скорость транспорта электронов, измеряемая реакцией Хилла. У азотдефицитных растений она остается на уровне контроля (табл. 1). Расчет величины $P/2e$ показал высокую сопряженность в варианте без фосфора. В вариантах без азота и калия сопряженность транспорта электронов и фотофосфорилирования в ЭТЦ падает. Очевидно, одной из причин снижения интенсивности фотофосфорилирования у растений, голодающих по азоту и калию, может быть нарушение сопряженности в ЭТЦ.

Таблица 1

Варианты опыта	Фотофосфорилированные, мкМ Р на мг хлорофилла за час				Реакция Хилла, мкМ, $K_3Fe(CN)_6$ на мг хлорофилла за час	Р	$P/2e$
	циклическое	Р*	нециклическое	Р			
НРК	111±2,5		74±0,9		28,4±0,1		2,60
РК	53±1,2	<0,001	45±0,6	<0,001	29,3±0,3	<0,01	1,54
НК	69±1,4	<0,001	55±0,8	<0,001	21,0±0,3	<0,001	2,62
NP	40±0,7	<0,001	26±0,3	<0,001	16,0±0,1	<0,001	1,60

* Достоверность различий между контролем (НРК) и каждым из вариантов опыта.

Таблица 2

Вариант опыта	Контроль	+ NH_4Cl	Р
НРК	27,6±0,24	38,2±0,62	<0,001
РК	19,3±0,11	23,1±0,12	<0,05
НК	20,1±0,54	27,0±0,17	<0,001
NP	16,0±0,12	20,0±0,51	<0,01

Внесение в инкубационную среду разобщающего агента NH_4Cl вызвало «эффект разобщения» (табл. 2). Однако этот эффект в опытных вариантах менее значителен, чем в контроле, особенно в варианте без N. Это может быть связано с определенными нарушениями в структуре фотосинтетических мембран, сформированных без одного из основных минеральных элементов. О характере этих нарушений в определенной мере можно судить, исходя из механизма разобщающего действия NH_4Cl . Из литературы известно, что данный агент разрыхляет мембраны, приводя к утечке электронов [6]. Поэтому можно сделать предположение о некотором уплотнении ламелл в местах расположения ЭТЦ.

Для выяснения локализации возможных изменений и нарушений ЭТЦ использовали ингибиторы электронного транспорта: диурон, прерывающий цепь на участке между первичным ак-

цептором фотосистемы 2 и пластохиноном, и гидроксилламин, действующий на участке между центром окисления воды и фотосистемой 2. Оказалось, что в контроле диурон в несколько раз уменьшает скорость электронного транспорта, а в опытных вариантах его ингибирующее действие гораздо меньше (табл. 3). В случае применения гидроксилламина на фоне NPK реакция Хилла не обнаруживалась, а на фоне РК, НК и NP наблюдался транспорт электронов, хотя и на низком уровне.

Таблица 3

Вариант опыта	Контроль	+Диурон	P	Контроль	+Гидроксилламин	P
NPK	67±1,0	8,7±0,1	<0,001	68±1,0	—	
РК	45±0,6	15,4±0,4	<0,001	75±2,1	13,0±0,4	<0,001
НК	55±0,8	26,2±0,4	<0,001	61±1,0	12,2±0,4	<0,001
NP	41±0,5	15,1±0,5	<0,001			

Меньшая степень ингибирования реакции Хилла в опытных вариантах, по-видимому, связана с определенными изменениями в структуре и организации фотосинтетических мембран, сформированных в условиях недостатка основных минеральных элементов, и с возникновением на данных участках ЭТЦ адаптивных альтернативных путей электронного транспорта.

Список литературы: 1. *Влияние* недостатка макроэлементов на структуру хлоропластов и продуктивность фотосинтеза у растений кукурузы/И. Репка, М. Сарич, И. Марек, М. Зима. — Физиология растений, 1979, 18, вып. 6, с. 1107—1112. 2. *Жакогэ А. Г.* Минеральное питание и активность фотосинтетического аппарата. — В кн.: Минеральные элементы и механизм фотосинтеза. Кишинев: Штинца, 1974, с. 123—132. 3. *Калий* и фотосинтез у сахарной свеклы/А. С. Оконенко, Б. И. Бернштейн, И. И. Белоус, Е. И. Смелянская. — В кн.: Минеральные элементы и механизм фотосинтеза. Кишинев: Штинца, 1970, с. 72—81. 4. *Липская Г. А.* Современное состояние вопроса об ультраструктуре хлоропластов и ее изменение под влиянием факторов внешней среды. — Усп. соврем. биологии, 1968, 65, вып. 3, с. 432—441. 5. *Нгуен-Тхиу-Тхнок, Авдеева Т. А.* Влияние фосфорного питания на активность фотосинтетического аппарата листьев различных ярусов растений бобов. — Физиология растений, 1973, 20, вып. 5, с. 1024—1028. 6. *Субчински В. К., Рууге Э. К., Тихонов А. Н.* Исследование структурных перестроек мембран хлоропластов методом парамагнитных зондов. — Физиология растений, 1976, 23, вып. 4, с. 660—665.

Поступила в редколлегию 02.01.80.

АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ БЕЛКОВ ХЛОРОПЛАСТОВ
ПШЕНИЦЫ РАЗНЫХ СОРТОВ

Белки как компоненты биохимического состава хлоропластов занимают важное место в исследованиях механизма фотосинтеза. Изучен ряд характеристик водорастворимых и структурных белков, выяснены некоторые функции индивидуальных белков [1, 2].

В предлагаемой работе изложены результаты исследований аминокислотного состава водорастворимых и структурных белков хлоропластов пшеницы сортов Кавказ и Украинка. Хлоропласты выделены в трис-НСI буфере, содержащем 0,5 М сахаразы. Отмытые хлоропласты подвергали осмотическому шоку с последующим замораживанием при температуре — 20°C. Для более полной экстракции водорастворимых белков разрушенные хлоропласты обрабатывали трис-НСI буфером 0,025 М рН 8,5 и выдерживали на холоду в течение 40 мин [3]. После экстракции суспензию центрифугировали при 12 000 д. В надосадочной жидкости содержались водорастворимые белки.

Для извлечения структурных белков к осадку прибавляли 1%-ный раствор тритона X-100 в трис-НСI буфере рН 8,5. При периодическом перемешивании экстракция продолжалась в течение одного часа. Структурные белки содержались в надосадочной жидкости. Белки осаждали ТХУ, промывали и высушивали. Препарат белка гидролизovali 6н НСI в запаянных ампулах при 102—105°C в течение 24 ч. Дальнейшую подготовку и хроматографический анализ смеси проводили по известному методу нисходящей хроматографии на бумаге [4].

В составе водорастворимых и структурных белков хлоропластов было идентифицировано 16 аминокислот: цистеин, лизин, гистидин, аргинин, аспарагиновая кислота, серин, глицин, глутаминовая кислота, треонин, аланин, промин, тирозин, метионин, валин, лейцин+изолейцин, фенилаланин (таблица). Качественные различия в аминокислотном составе белков не обнаружены. Однако количественное содержание отдельных аминокислот в водорастворимых и структурных белках было разным. В составе аминокислот водорастворимых белков большая доля приходится на неполярные аминокислоты, тогда как в структурных белках они занимают только 26—27%. Определенные различия между этими белками обнаружены и по содержанию положительно и отрицательно заряженных остатков.

Анализ данных свидетельствует также о том, что аминокислотный состав водорастворимых и структурных белков хлоропластов практически не зависит от сортовых особенностей растений.

Аминокислотные остатки	Водорастворимые белки		Структурные белки	
	Сорт			
	Кавказ	Украинка	Кавказ	Украинка
Цис	2,1	2,0	1,8	1,5
Лиз	4,2	4,6	9,4	9,7
Гис	2,5	2,3	3,4	3,1
Арг	3,3	3,5	2,5	2,4
Асх	3,2	3,5	7,4	7,8
Сер	2,0	2,2	1,5	1,0
Гли	7,9	7,8	8,3	8,7
Глх	4,0	4,3	10,6	11,0
Тре	4,8	4,5	8,0	7,6
Ала	7,2	7,4	5,0	4,8
Про	8,8	8,5	2,6	3,0
Тир	4,0	4,1	3,2	3,1
Мет	6,8	7,0	3,2	3,0
Вал	9,4	9,7	1,5	2,0
Лей + Иле	13,5	14,0	8,8	9,1
Фен	6,5	6,1	5,3	5,3
Неполярные	52,5	52,7	26,4	27,2
Положительно заряженные	10,0	10,4	15,3	15,2
Отрицательно заряженные	7,2	7,8	18,0	18,8
	7,2	7,8	18,0	18,8

Отсюда вытекает, что по аминокислотному составу белки стромы и белки фотосинтетических мембран хлоропластов пшеницы сорта интенсивного типа Кавказ не отличаются от таких низкоурожайного сорта Украинка.

Список литературы: 1. *Островская Л. К.* Фотосинтетические системы хлоропластов. — Киев: Наук. думка, 1975. — 112 с. 2. *Силаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. — Киев: Наук. думка, 1978. — 202 с. 3. *Курсанов А. Л., Сафонов В. И., Чаянов С. С.* Сравнительное изучение белков хлоропластов методом электрофореза в полиакриламидном геле. — В кн.: Функциональная биохимия клеточных структур. М.: Наука, 1970, с. 143—153. 4. *Андреева Т. Ф., Осипова О. П.* Количественное определение свободных и связанных аминокислот листьев при помощи хроматографии на бумаге. — В кн.: Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 30—40.

Поступила в редколлегию 04.01.80.

УДК 575.123 : 576.353

Т. И. НЕМИЛОСТИВАЯ

СУТОЧНАЯ РИТМИКА РЕПРОДУКТИВНОЙ АКТИВНОСТИ КЛЕТОК РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ЯВЛЕНИЕМ ГЕТЕРОЗИСА

Периодические процессы широко распространены на всех уровнях организации живой материи. Особый интерес пред-

ставляют эндогенные суточные ритмы физиологических процессов, к которым относится и репродукция клеток [1]. Исследования суточного ритма клеточного деления выявили ряд закономерностей, указывающих на существование согласованности во времени процессов, которые обнаруживаются в клеточной популяции, проходящей митотический цикл [2].

Суточный режим репродуктивной активности клеток растений в связи с явлением гетерозиса не изучен. Такие исследования важны для понимания механизмов проявления гетерозиса на уровне клетки и клеточной популяции.

В статье излагаются результаты изучения суточной динамики митотической активности и синтеза ДНК в меристематических клетках гибридов с разной степенью гетерозиса и их родительских форм.

Объектами исследования служили проростки семян лука *Allium* сера сортолинейных гибридов Восточный×Экспресс и Стригуновский×Красный Круглый, а также меристема листьев гибрида подсолнечника 170×714 и исходные формы. Семена получены в Украинском НИИ растениеводства, селекции и генетики им. В. Я. Юрьева и на Майкопской станции ВИР.

Для определения суточных колебаний митотического индекса материал фиксировали ацеталкоголем (1:3) с двухчасовым интервалом в течение суток. Серия опытов с подсолнечником была проведена на опытном участке. Количество делящихся клеток считали на давленных ацетолактоидных препаратах для 3—4 тыс. клеток на каждое время фиксации.

Для определения индекса меченых ядер на радиоавтографах просматривали 3—4 тыс. клеток, меченой считали клетку, над ядром которой обнаруживали пять и более зерен серебра. Полученные данные обрабатывали статистически по методу Фишера—Стьюдента.

Анализ препаратов показал, что характер кривых и уровни митотической активности у гибридов с разной степенью проявления гетерозиса различаются.

У гибрида Восточный×Экспресс, который по хозяйственно-полезным признакам превышает исходные линии и гибрид Стригуновский×Красный Круглый, обнаружен четкий суточный ритм митотической активности с достоверным двувершинным подъемом в утренние (9—11) и ночные (21—23) часы.

По числу делящихся клеток гибрид в эти сроки наблюдения превышает исходные формы на 30%—50% (утренние часы) и на 50% — в ночное время (рис. 1).

Аналогичные изменения ритма митотической активности были установлены нами для изученных ранее гетерозисных гибридов [3]. Гибрид Стригуновский×Красный Круглый не только не превосходит свои исходные формы, а наоборот, в течение большего периода суток уступает им (рис. 2). Можно

предположить, что суточный подъем митотической активности у высокогетерозисных гибридов связан с вступлением в митоз большего количества клеток, а не с увеличением длительности митоза.

Сравнение суточных кривых индекса меченых ядер двух гибридов показало повышение индекса метки у высокогетерозисно-

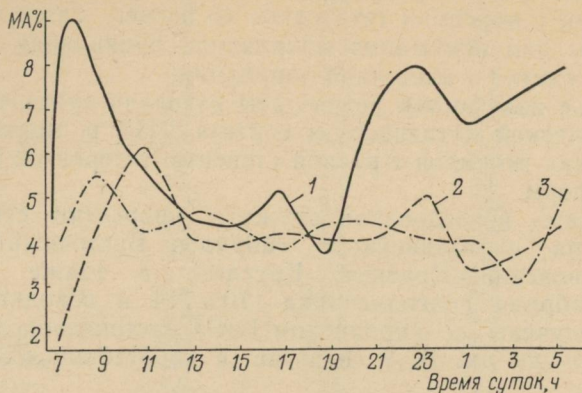


Рис. 1. Динамика суточной митотической активности в меристематических клетках проростков лука: 1 — гибрид Восточный × Экспресс; 2 — материнская линия; 3 — отцовская линия.

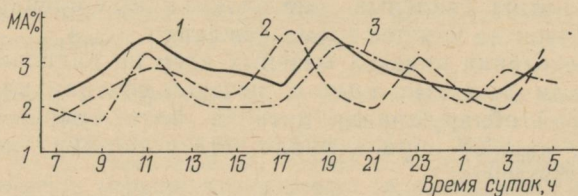


Рис. 2. Динамика суточной митотической активности в меристематических клетках проростков лука: 1 — гибрид Стригуновский × Красный Круглый; 2 — материнская линия; 3 — отцовская линия.

го гибрида до 60%, в то время как у слабогетерозисного гибрида максимум составляет 30%. Высокие уровни метки и митотической активности приходятся на темновой период суток.

Полученные данные показывают зависимость между ритмами изменений митотической активности и числа ДНК-синтезирующих клеток.

Сходные результаты получены при изучении суточного режима митотической активности подсолнечника.

Анализ препаратов показал, что в меристеме листьев гибрида и исходных форм наблюдается суточный ритм числа митозов. Гибрид превосходит исходные линии по среднесуточному

уровню митотической активности на 20%. Период подъема приходится на ночные часы (24—2). При этом у гибрида уровень митотической активности в ночное время выше, чем у родительских форм на 25—30%. В дневные часы (12—15) происходит спад митотической активности в листьях всех растений, однако

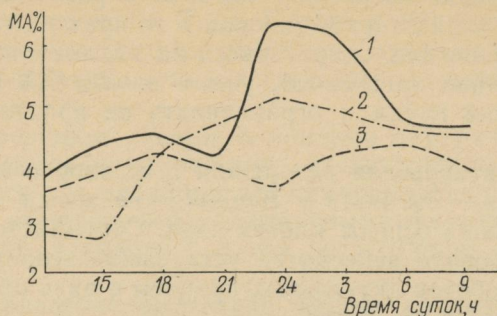


Рис. 3. Динамика суточной митотической активности в меристематических клетках листьев подсолнечника: 1 — гибрид 170x714; 2 — линия 170; 3 — линия 714.

гибрид имеет более высокие показатели и в этот период суток (рис. 3).

Таким образом, результаты исследований показали, что в меристематических клетках проростков высокогетерозисных гибридов среднесуточная митотическая активность выше, чем у слабогетерозисных гибридов. Наибольшая репродуктивная активность у гибридов и исходных форм наблюдается в ночное время суток.

Список литературы: 1. Гудвин Б. Временная организация клетки. — М.: Наука, 1966. — 27 с. 2. Романов Ю. А., Рахматулина И. К., Рыбаков В. П. К вопросу о механизмах суточной репродукции клеток. — В кн.: Морфол. и физиол. основы регуляции и восстановления функций организма. М.: Наука, с. 114—115. 3. Шестопалова Н. Г., Немилостивая Т. И. Темпы пролиферации клеток гибридов и их исходных форм в течение суток. — В кн.: Физиолого-биохимические и биофизические основы гетерозиса с.-х. растений: Материалы конф.

Поступила в редколлегию 05.01.80.

ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ

УДК 001.83+581.2

Т. В. ЯРОШЕНКО, д-р биол. наук

СОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ШКОЛЫ Т. Д. СТРАХОВА (К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

Наука успешно развивается лишь в том случае, если ее творческим импульсом является прогрессивная методология и рожденное ею направление исследований. До 20-х гг. XX в.

в микологии и ее прикладном аспекте — фитопатологии господствовало паразитарное направление исследований, опирающееся на положения о постоянстве наследственных свойств организмов. При этом отрицалось какое бы то ни было влияние самого растения на ход вызванного патогеном болезненного процесса. Растение пассивно — активен паразит. Это было основным кредо паразитарной теории и ее практических выводов.

Такое направление, опирающееся на механические представления о свойствах организмов, уже к началу XX в. стало тормозить развитие науки и ограничивать ее практические рекомендации.

Великая Октябрьская революция и ее творческое начало — учение Маркса — Энгельса — Ленина — не могли оставить на прежних позициях основы многих наук. Социалистическое строительство требовало пересмотра устаревших теоретических концепций и разработок актуальных проблем в ряде областей, в том числе и в сельском хозяйстве.

Советская фитопатология основывалась на диалектическом материализме и ином, принципиально новом направлении исследований.

На IV энтомофитопатологическом съезде в 1922 г. молодой ученый Т. Д. Страхов дал глубокое обоснование этого направления. Вместо одностороннего, обуженного изучения только паразита и его биологии и экологии Т. Д. Страхов предложил экспериментальное изучение больного растения во всех его взаимосвязях с патогеном и факторами среды [1—3].

Центр внимания был перенесен с паразита на больное растение, его взаимосвязи с биологическими особенностями патогена и условиями культуры. Это направление было принято съездом и стало ведущим не только в нашей стране. Н. А. Наумов указывал: «Болезнь, а не возбудитель начинают приобретать доминирующее значение в исследовательских работах и такой перелом в основных концепциях фитопатологов знаменует создание новой фитопатологии» [4, с. 7].

Огромный фактический материал, полученный в производственных условиях Правобережной Украины Т. Д. Страховым и руководимым им коллективом отдела фитопатологии ХОС — ХОС и девяти его филиалов, подтверждали его действенное начало.

Творческое начало, заложенное в новом направлении работ, позволило советской фитопатологии уже в ближайшие 20 лет выйти из рамок эмпиризма и стать экспериментальной наукой, имеющей свою теоретическую базу.

Новое направление породило и новую в то время отрасль науки — фитоиммунологию, вскрывающую генетические и физиологические особенности растений и их защитные реакции против патогенов, вызывающих заболевания, что полностью

отвергало представления о пассивной роли растения в болезненном процессе.

Прогрессивное направление позволило Т. Д. Страхову вместо более упрощенного понятия — болезнь растения — раскрыть сущность патологического процесса как процесса динамического, изменчивого и показать возможность управления им. Организаторская деятельность Т. Д. Страхова проявилась и в разработке программы опытных работ по фитопатологии, которые отвечали требованиям социалистического сельского хозяйства [3].

Сформулированное ученым понимание патологического процесса как процесса динамического, возникающего и изменчиво развивающегося под влиянием неблагоприятно складывающихся для растения взаимосвязей с патогенными факторами и окружающей средой, определило и все последующие исследования его школы.

Новое направление выдвигало задачу создания здоровой культуры, не поражаемой болезнями. Следовательно, объектом современной фитопатологии стало не только больное растение, но и здоровое со всей совокупностью его свойств и условий жизни, какие могут быть использованы для повышения болезнеустойчивости или ограничения возможности заражения и заболевания. В свете такого понимания патологического процесса задачи, стоящие перед современной фитопатологией, и агротехнические условия трактовались как средство изменения экологии взаимодействующих организмов (растение, патоген).

Т. Д. Страхов разрабатывает также теоретические основы для применения агрометода в борьбе с заболеваниями. Он указывал, что процессы, протекающие в пораженном растении, и условия агрокультуры представляют нечто единое, подчиненное определенным закономерностям. Внешние воздействия среды (экологические, агротехнические и др.) преломляются в больном растении и изменяют его физиолого-биохимические свойства. Познание этих закономерностей при изучении влияния агротехнических приемов на развитие патологического процесса позволит использовать агрометоды и удобрения в борьбе с болезнями растений [3, 5].

Тогда же в 30-е гг. Т. Д. Страхов наметил программу исследований группы головневых и ржавчинных заболеваний зерновых культур по проблеме «Закономерности патогенеза и иммуногенеза заболеваний в условиях меняющейся среды». Были намечены пути исследований:

1. В отношении возбудителей ржавчины хлебных злаков — роль удобрений, микроудобрений и других факторов, также взаимоотношений возбудителей с питающим растением в целях выяснения характера устойчивости.

2. Биологии и экологии головневых грибов и длительность сохранения инфекции в почве при различных условиях среды.

3. Характер взаимоотношений различных видов возбудителей головни с тканями питающих растений различной генетической природы устойчивости.

Результаты изучения патогенеза ржавчинных заболеваний в различных экологических и хозяйственных условиях Украины изложены Т. Д. Страховым в программной работе «Состояние и перспективы изучения ржавчины хлебных злаков УССР» (1939), где указаны принципиально новые пути исследования ржавчины злаков. Позже характер взаимоотношений возбудителя бурой листовой ржавчины пшеницы был изучен его сотрудниками — Т. Н. Новиковой [6] и И. Я. Зубко [7]. В этих работах подтвердилось мнение, согласно которому в тканях питающих растений устойчивых сортов и с повышенной устойчивостью в онтогенезе под влиянием тех или иных факторов развиваются регрессивные изменения ржавчинных грибов, как это было отмечено в отношении головневых.

Т. Д. Страхов разработал комбинированную шкалу учета степени устойчивости злаков к бурой листовой ржавчине, а также к другим возбудителям ржавчины (овса, ячменя) [8].

Особенно разносторонними были исследования биологии, культуральных свойств, а также роли удобрений в ускорении распада возбудителей головни в период их развития в почве.

На основании этих результатов Т. Д. Страхов обосновал теорию дегенерации возбудителей головни в почве, особенно богатой органическими веществами, опровергавшую широко распространенные представления конца XIX — начала XX в. о сапрофитном развитии головневых грибов в почве. Такие представления были связаны с работами О. Брефельда и поддерживались современными авторами. Т. Д. Страхов установил, что период жизни возбудителей головни в почве очень краток и может быть еще более укорочен приемами агротехники и удобрениями. Позже после смерти ученого (1960 г.) получены новые данные. Так, в условиях орошения и богары в степной части УССР, вечной мерзлоты в Якутии, длительной засухи в зависимости от степени кислотности почвы и агротехнических условий, а также удобрения (органических, минеральных, микроэлементов) установлена зависимость длительности сохранения инфекции головни в указанных условиях.

Изучение характера взаимоотношений возбудителей головни и тканей сортов зерновых культур, различающихся степенью устойчивости, вскрыло новые, до того не известные явления. Патоген в тканях питающих растений восприимчивых сортов свободно распространялся по тканям, образуя гаустории и ветвления, и плазма его была гомогенна. В тканях устойчивых растений или повысивших устойчивость в онтогенезе патоген был явно угнетен, отсутствовало ветвление и гаустории. Протоплазма гиф была вакуолизирована, и стенки клеток находились в состоянии лизиса. Регрессивные изменения возбу-

дителя в тканях питающего растения проявлялись в гипоплазии, дегенерации и лизисе, что свидетельствует об активной защитной реакции растения на патогена. Это было убедительно показано И. В. Гречко [9] в отношении возбудителя твердой головни пшеницы, Р. И. Мещеряковой [10] — пузырчатой головни кукурузы, И. Я. Зубко — пыльной головни пшеницы, Т. В. Ярошенко [11, 12] — пыльной головни овса, каменной головни ячменя, стеблевой головни ржи; Е. А. Гребенчук [13] — мучнистой росы злаков. Эти исследования дали возможность проф. Т. Д. Страхову обосновать теорию регрессивных изменений возбудителей в тканях питающих растений как проявления физиологического иммунитета [14].

К 70 гг. получен обширный материал о регрессивных изменениях патогенов в тканях, где проявляются активные защитные реакции со стороны растений зерновых культур. Оказалось, что регрессивные изменения возбудителей в тканях питающих растений имеют широкий биологический аспект. Они свойственны не только головневым и ржавчинным грибам в период их развития в тканях питающих растений, а и возбудителям других заболеваний (мучнистой росы, церкоспороза, фитофтороза картофеля, гельминтоспориоза ячменя и др.).

Для выявления более широких биологических закономерностей начаты исследования особенностей патогенеза и иммунитета при поражении растений грибами из рода *Peronospora* патогенами иной паразитической природы (В. В. Кузичева [18], В. И. Глущенко). Оказалось, что иммунологические реакции растений, проявляющиеся в угнетении, дегенерации и распаде возбудителей в тканях, свойственны растениям, относящимся к различным семействам. Отмечается также общая закономерность в проявлении регрессивных изменений возбудителей в тканях питающих растений, имеющих следующую последовательность: гипоплазия, дегенерация и полный распад клеток гриба.

Процессы формирования физиологического иммунитета при всем различии причин, его обуславливающих, в своей основе сходны, что позволяет экспериментально воспроизводить иммунитет у сельскохозяйственных растений [12, 15]. Для явлений иммунитета в онтогенезе растений указанные положения бесспорны, а в филогенезе — необходимы еще дополнительные результаты.

Исследования роли микроэлементов (бора, марганца, меди, цинка, кобальта, молибдена, железа, натрия и др.) в явлениях устойчивости зерновых культур к головне, ржавчине, мучнистой росе позволили установить, что значительное изменение в обмене веществ растений под влиянием того или иного микроэлемента, введенного в питание растений, вызывает угнетение патогена в тканях и его распад. Другими словами, повышается устойчивость к заболеваниям сортов, по своей генетической

природе восприимчивых к заболеваниям [12]. Как позже было выявлено, применение микроэлементов в течение 4 и 6 лет под рожь и 5, 7 и 10 лет под яровую пшеницу усиливало иммунные свойства растений, но до определенного периода длительности влияния. По ржи эффект от действия микроэлементов в течение 4 и 6 лет оказался одинаковым. Применение микроэлементов путем обработки семян пшеницы в течение 8 и 10 лет по сравнению с 5-летним периодом эффекта не дало, устойчивость по некоторым вариантам была даже ниже.

Устойчивость к стеблевой головне ржи и к твердой головне пшеницы, полученная в онтогенезе растений, сохраняется и в последствии на 4-й год соответственно после 3 лет (для ржи) и 5 и 7 лет (для пшеницы) применения. Микроэлементы настолько глубоко затрагивают обменные реакции растений, что это сказывается на возбудителе и на 4-й год. По ржи процент дегенерации гиф в тканях при этом составлял от 40 до 60%, а у пшеницы от 37,2 до 95,4%. Это, несомненно, свидетельствует о сохранении реакций иммунитета, хотя в последствии на 4-й год в некоторых случаях отмечается затухание влияния микроэлементов [12]. Одна из причин сохранения устойчивости в последствии (применения микроэлементов) — более высокий синтез РНК по сравнению с контрольными растениями.

Биохимические и гистохимические исследования показали, что иммунологические свойства растений, сопровождающиеся регрессивными изменениями паразита в тканях питающих растений, коррелятивно связаны с высокой активностью ферментов, особенно каталазы и пероксидазы, а также в меньшей степени — цитохромоксидазы с высоким синтезом белка и нуклеиновых кислот. Микроэлементы способствуют усилению всех синтетических процессов у растений, в частности синтеза белка и нуклеиновых кислот (РНК). Регрессивные изменения возбудителей в тканях растений являются, видимо, следствием высокого синтеза белка, включая высокомолекулярные белки, которым принадлежит значительная роль в защитных реакциях.

В ряде обстоятельных диссертаций изложены результаты исследований микроэлементов и их значения в повышении болезнеустойчивости растений (Р. И. Мещеряковой [10] — в отношении пузырчатой головни кукурузы, Е. А. Гребенчук [13] — мучнистой росы злаков, И. Я. Зубко [7] — пыльной головни пшеницы, А. В. Никитиной [16] — головни проса, Г. Н. Громыко [17] — церкоспороза свеклы, В. В. Кузичевой [18] — пероноспороза свеклы). Обобщения роли микроэлементов в повышении устойчивости изложены в работах Т. Д. Страхова и Т. В. Ярошенко [19, 20], а также в монографии Т. В. Ярошенко [11] и в ее докторской диссертации [12].

В 70 гг. начато глубокое изучение характера проявляющихся реакций растений и механизмов, вызывающих регрессивные

изменения и распад возбудителей болезней в тканях. Эти исследования требовали новых подходов и методов. Предстояло выяснить кариологические особенности растения и патогена, ультраструктуры патогенов и клеток хозяина, особенно ультраструктуры в период взаимоотношений патогена и хозяина. Для постановки указанных исследований важна была теоретическая предпосылка. Мы предполагаем, что дегенеративные процессы патогена в тканях связаны с биологической природой патогена и степенью эволюционного развития паразитизма, а также от интенсивности защитных реакций растений. В случае с менее организованными патогенами, т. е. стоящими на более низких ступенях эволюции паразитизма и характеризующимися выделениями в ткани питающего растения большого количества метаболитов (токсинов), подавляющих развитие растений, можно ожидать преимущественный распад патогена в тканях под влиянием высокой активности окислительно-восстановительных ферментов, нейтрализующих ферменты гриба (токсины).

В случае высокоорганизованных облигатных паразитов (головневые, ржавчинные, мучнисто-росые и др.), по-видимому, существенную роль будет играть повышенный синтез белков, нуклеиновых кислот и уровень энергетического обмена как более совершенных защитных реакций. Исследования Е. А. Гребенчук, И. Я. Зубко, А. И. Соболевской и др. подтверждают наши предположения. В процессах распада возбудителей в тканях питающих растений с повышенной иммунностью велико значение белков и энергетического обмена.

В связи с необходимостью установления взаимозависимости биохимических процессов при взаимоотношениях патогена с питающим растением проводятся исследования физиолого-биохимических свойств патогенных грибов. Е. А. Гребенчук, Л. М. Балыкиной, И. Я. Зубко, А. И. Соболевской, З. Н. Федосеевой выполнены значительные исследования физиолого-биохимических свойств головневых грибов, поражающих культурные и некоторые дикорастущие злаки.

Изучаются также антагонистические отношения различных микроорганизмов с патогенными грибами, антибиотические свойства и др. в целях разработки биологических средств защиты растений от заболеваний.

Список литературы: 1. Страхов Т. Д. О влиянии полевых факторов на головню хлебных злаков. — Материалы IV Всерос. Энтомофитопат. съезда, 1922, с. 43. 2. Страхов Т. Д., Спангенберг Г. К. К вопросу о влиянии полевых факторов на головню хлебных злаков. — С.-х. опытное дело, 1923, № 2, с. 1—17. 3. Страхов Т. Д. Агротехнический метод борьбы с болезнями растений, его значение и перспективы. — Бюл. VII Всесоюз. съезда по защите растений, 1932, № 9, с. 43—46. 4. Наумов Н. А. Болезни сельскохозяйственных растений. — М.: Сельхозгиз, 1952. — 70 с. 5. Страхов Т. Д. Состояние и изучение ржавчины хлебных злаков и мер борьбы с ней в УССР. — В кн.: Ржавчина зерновых культур. М.: 1939, с. 57—93. 6. Новикова Т. Н. Гистологическое изучение взаимоотношений пшеницы и *Puccinia triticea* Erys. в условиях разного питания. — Записки ХСХИ,

1957, 3, с. 123—130. 7. Зубко И. Я. Особенности устойчивости пшеницы к пыльной головне: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1966. — 16 с. 8. Страхов Т. Д. Оценка сортов пшеницы по иммунитету и пораженности бурой листовой ржавчиной. — Тр. Укр. НИИ Генетики и селекции АН УССР, 1951, с. 3—10. 9. Гречко И. В. Гистология физиологического иммунитета некоторых форм пшеницы к твердой головне. — Тр. Укр. НИИ генетики и селекции АН УССР, 1960, 6, с. 247—259. 10. Мецержакова Р. И. Повышение устойчивости кукурузы к пузырчатой головне: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1959. — 17 с. 11. Ярошенко Т. В. Применение микроэлементов для оздоровления зерновых культур от заболеваний. — Харьков: Изд-во при Харьк. ун-те, 1961, с. 1—78. 12. Ярошенко Т. В. Закономерности формирования иммунитета зерновых культур к инфекционным заболеваниям под влиянием микроэлементов; Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. — Харьков, 1960. — 20 с. 13. Гребенчук Е. А. Повышение устойчивости ячменя к мучнистой росе: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1964. — 25 с. 14. Страхов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. — Харьков: Изд-во при Харьк. ун-те, 1959. — 79 с. 15. Иммунитет растений к возбудителям различной паразитической природы/Т. В. Ярошенко, Е. А. Гребенчук, А. В. Никитина, В. В. Кузичева. — Микология и фитопатология, 1972, вып. 3, с. 235—240. 16. Никитина А. В. Особенности устойчивости проса к головне: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1968. 17. Громыко Г. Н. Повышение болезнеустойчивости сахарной свеклы и пути познания природы иммунитета: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1965. — 16 с. 18. Кузичева В. В. Особенности биологии *Pergonospora Schachtii* Fuck. и устойчивость сахарной свеклы к пероноспорозу: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1976. — 16 с. 19. Страхов Т. Д., Ярошенко Т. В. Роль факторов среды и условий питания в повышении иммунитета растений к инфекционным заболеваниям и вредителям. — М.: Изд. АН СССР, 1956, с. 173—184. 20. Страхов Т. Д., Ярошенко Т. В. Роль микроэлементов в повышении устойчивости против заболеваний. — В кн.: Микроэлементы в жизни растений в животн. М.—Л.: Изд. АН СССР, 1952, с. 603—612.

УДК 632.337.1.01 : 582.285.1 : 633

Т. В. ЯРОШЕНКО, д-р биол. наук,
И. Я. ЗУБКО, канд. биол. наук

ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА ГОЛОВНЕВЫХ ГРИБОВ, ПОРАЖАЮЩИХ КУЛЬТУРНЫЕ ЗЛАКИ, В СВЯЗИ С ЗАЩИТНЫМИ РЕАКЦИЯМИ РАСТЕНИЙ

Головневые заболевания зерновых культур и их возбудители изучены достаточно полно, однако о характере паразитизма отдельных видов головневых грибов сведения незначительны. Некоторые авторы указывают, что взаимоотношения ряда головневых грибов с тканями питающих растений *Ustilago avenae* [1], *Urocystis oeculta* [2], *Ustilago tritici* [3] достигли такой высокой степени гармонии, что в первой половине онтогенеза гриб уже не является причиной изменения в клетках и тканях растения-хозяина. Эти данные свидетельствуют о высокой степени паразитизма упомянутых патогенов, что вполне соответствует точке зрения Т. Д. Страхова относительно мутуалистического симбиоза как завершающей стадии эволюционного развития головневых грибов. Т. Д. Страхов предполагал, что у головневых гри-

бов эволюция паразитизма шла от заражения ростков в почве к заражению пестиков цветков и затем к мутуалистическому симбиозу, как у *Lolium temulentum*.

Исследования взаимоотношений различных видов головневых грибов с тканями питающего растения (пшеницы, ячменя, овса, ржи, проса, кукурузы) позволили нам уточнить данные

о характере паразитизма головневых грибов [4, 5]. Анализируя взаимоотношения различных видов головневых грибов с питающим растением, мы пытались выяснить пути эволюции паразитизма отдельных видов головневых грибов, поражающих культурные злаки (рисунок). Если взять два крайних полюса схемы, то на нижней ступени эволюции паразитизма находятся грибы с заражением ростков в почве. На нижней ступени мы поместили 1 — *Tilletia tritici* wint., *T. levis* Kuehn, *Sorosporium reilinum* Mc. Alpine, *Urocystis oeculta* Rab. Однако многие виды с таким типом заражения имеют более сложные приспособления к паразитированию и они занимают в схеме как бы промежуточное положение: 3 — *T. controversa* Kuehn; 4 — *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung.; 5 — *U. hordei* Lagerh.; 7 — *U. avenae* (Pers.) Jens.; 2 — *Schacelotheca panici miliacei* (Pers.) Bub. На вершине находятся грибы с цветковым типом заражения как более совершенным: 8 — *U. tritici* (Pers.) Jens.; 6 — *U. nuda* Kell. et Swing. Примитивность паразитизма головневых грибов следует принимать весьма условно. В действительности все головневые грибы — высокоразвитые паразиты. Они обладают ферментативным аппаратом, набором аминокислот, витаминов, белков и нуклеиновых кислот [6]. Эволюция паразитизма проходит этапы адаптации к условиям роста и развития растения-хозяина, а также внедрения его в ткани и установления паразитических отношений. У головневых грибов, заражающих проростки из почвы, период внедрения можно проследить на примере *T. tritici*. Гриб в стадии головневых спор приспособился не только к прорастанию их в почве одновременно с зерном, но и адаптировался к условиям температуры и влажности почвы — оптимальным для прорастания зерна.

Так, известно, что зерно пшеницы весной в почве прорастает при среднесуточной температуре не ниже 10—12° и оптимальной влажности почвы 16—20% на 6—7-й день после посева. Снижение температуры задерживает прорастание семян. Головневые споры возбудителя твердой головки пшеницы прора-

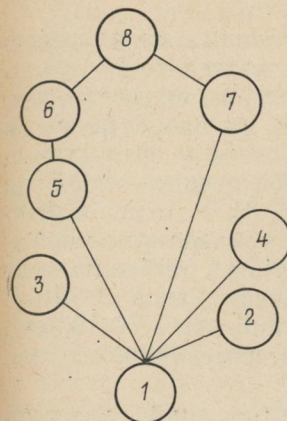


Схема эволюции паразитизма отдельных видов.

стают не ранее чем через 4 дня после попадания в почву. Приведенные температурные условия, хотя и не оптимальны для указанного вида гриба, но обеспечивают до 30% прорастания телеоспор, а следовательно, и возможность заражения растения. Адаптация к условиям роста и развития растений, а также длительность сохранения инфекции в почве шла таким путем почти у всех головневых грибов с почвенным типом заражения.

В процессе эволюции паразитизма различных видов головневых грибов выработалась определенная длительность прорастания головневых спор, которая указывает на эволюционную тенденцию к сокращению гетерохронности их прорастания по мере усложнения паразитизма. По нашей схеме у представителей головневых грибов, стоящих на нижней ступени эволюции паразитизма, гетерохронность значительна. У *T. tritici* и *Urocystis occulta* при оптимальных условиях температуры и влажности почвы — 20—25 сут, у *Sorosporium reilianum* — до 100 сут; длительность прорастания головневых спор *Ustilago hordei*, *U. avenae*, *Sphacelotheca panici miliacei* — 7—10 сут, возбудителя пыльной головни пшеницы и ячменя — всего несколько часов.

Этап установления паразитических отношений патогена с питающим растением значительно более сложен. Современные данные ультраструктурного анализа строения клетки, и особенно ее оболочки, а также процесса прорастания споры [7, 8] позволяют судить о всей сложности процесса инфицирования. Во многих тканях клеточные стенки представляют собой сложную и высокодифференцированную систему не только по физико-химическим ее свойствам, но и по составу органелл. В связи с этим первой ступенью развития паразитизма должно быть преодоление патогеном этого барьера, а затем ответных защитных реакций растения. Эти вопросы в отношении головневых грибов почти не изучены.

T. tritici эволюционировал в направлении удлинения срока прорастания телеоспор до 4—5 сут с целью приблизить инфекционные начала к моменту прорастания зерна и в довольно значительной степени гетерохронности прорастания головневых спор. В большинстве случаев головневые грибы, стоящие на нижней ступени эволюции паразитизма, с одинаковой легкостью внедряются в ткани поражаемых и устойчивых растений. В отношении этих видов грибов, а также *T. tritici* [9] и *U. occulta* [2] растения еще, видимо, не выработали сопротивления внедрению.

При внедрении мицелия *T. tritici* в первые слои клеток coleoptиле и эпидермальных клеток проростка пшеницы (Цезиум 0111 — сильно поражаемого головней и Народная — среднеустойчивого сорта), а также в проростки ржи мы на-

блюдали некрозы клеток и группы клеток. Хорошо известно, что головневые грибы — паразиты и питаются продуктами жизнедеятельности только живых клеток. Известно также, что устойчивость растения к патогену, живущему и питающемуся только за счет содержимого клетки, как правило, проявляется в реакции сверхчувствительности с образованием ингибиторов и некрозов.

Наши гистологические и гистохимические исследования показали, что в данном случае не наблюдалось образования ингибиторов. Нередко одна и та же гифа частично располагалась в некротизированной ткани, а частично в живой. Эта гифа была вполне жизнеспособна, имела хорошо выполненные гомогенной плазмой клетки, без всяких признаков дегенерации. Если принять точку зрения Л. В. Метлицкого и К. С. Авхледиани [10], согласно которой облигатные паразиты в процессе эволюции паразитизма лишаются способности образовывать токсины, то описанные нами случаи некрозов клеток и участков ткани при внедрении *T. tritici* и *U. occulta* подтверждают наше представление об относительной примитивности паразитизма данных грибов. Ибо примитивные патогены сначала убивают клетку, а затем питаются ее содержимым, как сапрофиты. Возможно, и указанные нами грибы некоторое время все же питаются сапрофитно, как и на питательной среде. Почти во всех случаях образования некрозов гриб не испытывал угнетения и не подвергался регрессивным изменениям, что свидетельствует об отсутствии защитной реакции питающего растения. Головневые грибы с более совершенным типом паразитизма при внедрении в ткани некроза клеток не вызывали.

В следующей фазе инфекции, т. е. при проникновении гриба в дифференцированные ткани у основания конуса нарастания, где обычно располагается мицелий головневого гриба для следования вслед за развивающейся точкой роста, регрессивные изменения выражены еще слабо. Наиболее ярко они проявляются в фазе перед образованием эмбрионального колоса. Плазма гиф из гомогенной становится сначала мелкозернистой, затем крупнозернистой, появляются вакуоли, а позже — и лизис стенок гиф. По нашим данным [4], в тканях растений устойчивого сорта в состоянии дегенерации бывает 85—90% гиф, а в тканях восприимчивого сорта — 30—40%. Приведенная закономерность в проявлении реакции защиты свойственна всем грибам, находящимся на низшей ступени эволюции паразитизма.

Одной из важных причин регрессивных изменений возбудителя в тканях растений, как показали наши данные [4], может быть накопление нуклеиновых кислот, в частности РНК, в мезистематической ткани конуса роста перед образованием колоса у пшеницы, ржи, ячменя. По-видимому, параллельно

с образованием колоса шло образование и головневых спор, выполняющих колос, и лишь у ржи они образовывались в стебле и листьях.

На высшей ступени эволюции паразитизма находятся грибы *U. tritici* и *U. nuda*, заражающие растения через цветки, что более совершенно. Этот тип заражения очень сложен. Прежде всего для заражения срок минимальный, не более суток, а иногда и часов. Гетерохронность прорастания хламидоспор практически отсутствует. У этих видов головневых грибов настолько ярко выражена степень паразитизма, что вне тканей питающего растения гриб сохраняет жизнеспособность не более нескольких дней, редко недель. Активная жизнеспособность сохраняется всего несколько часов от момента рассеивания спор до заражения цветка пшеницы или ячменя. Головневые споры, собранные с больного колоса, уже через сутки не могут заразить растение в период его цветения, хотя могут еще дать чистую культуру.

Высокоразвитые паразиты *U. tritici* и *U. nuda* преодолевают сопротивление растения-хозяина, когда его иммунологические свойства особенно напряжены. Защитные реакции растения, о чем мы судим по интенсивности регрессивных изменений возбудителя в тканях, проявляются в высокой степени уже в момент внедрения патогена в пестик цветка. Как показали исследования И. Я. Зубко [10], в тканях рылец цветка пшеницы внедряющиеся гифы уже находились в состоянии дегенерации и лизиса, а на 5-ые сут с момента заражения в состоянии дегенерации находилось 93,6% гиф в тканях устойчивого сорта и 67,9% — в тканях восприимчивого сорта. Возможную причину автор видит в высоком содержании в пестике рибонуклеиновой кислоты и высокой активности окислительно-восстановительных ферментов.

В отношении *U. nuda* также отмечается высокая активность защитных реакций, препятствующих внедрению гриба в пестик. После формирования зерновки мицелий располагается в зародышевой части и переходит в состояние покоя. Кажется бы, что нельзя говорить о каких-либо реакциях защиты в этот период. Однако Попп [11] различает два фактора защиты растения от возбудителя пыльной головни. Один (не выясненной природы) действует в зародыше семени и угнетает патогена, а второй действует в более поздних фазах развития растений. Реакции тканей зародыша семени пшеницы на возбудителя пыльной головни отмечала и Е. А. Фиалковская [3].

Мы уже указывали, что среди головневых грибов имеются виды, хотя и сохранившие тип заражения ростков через почву, но в то же время выработавшие и другие приспособления к паразитированию. Они в нашей схеме занимают промежуточное положение. Так, *T. controversa* выработал способность

заражать растения главным образом уже после выхода их на поверхность почвы [13]. Наши исследования [14] показали, что заражение происходит не только на поверхности почвы, когда растения уже вышли, а и в почве. Возбудитель карликовой головни поражает в основном озимую пшеницу. Нам удалось установить, что количество мицелия в тканях растений перед уходом в зиму было значительно меньшим, чем после отрастания весной. Это позволяет судить о том, что заражение могло быть не только с осени, но и весной, что еще больше усиливает паразитические свойства данного гриба. Гетерохронность прорастания спор возбудителя карликовой головни при оптимальных условиях весеннего периода составляет 20—28 суток.

Защитные реакции растений на внедрение *T. controversa* также проявляются не при внедрении, а позже, к периоду закладки эмбрионального колоса. В отношении этого паразита растения выработали своеобразную реакцию, которая препятствует проникновению гриба в раннем возрасте растения. Хансен [14] наблюдал утолщение клеточной стенки и в том случае, когда гриб пытался проникнуть в эпидермальные клетки проростка. При этом цитоплазма вблизи гифы собиралась в комочки, как бы спаиваясь с оболочкой, напоминая подушечку. В такой оболочке нельзя было обнаружить целлюлозу. Этот футляр вокруг гиф не растворялся и в щелочном растворе. Вот почему гриб не мог преодолеть такую преграду, которая по мере роста и развития растения не проявлялась. В фазе кущения мы наблюдали уже регрессивные изменения возбудителя в тканях.

Несколько особняком стоит и возбудитель пузырчатой головни кукурузы гриб *U. zeae*. Сохраняя тип заражения из почвы, гриб в то же время адаптировался заражать меристематическую ткань стебля и листьев. Это уже значительный шаг по пути эволюции паразитизма. Гетерохронность прорастания головневых спор сохраняется довольно долго. При прорастании в почве весной в случае оптимальной для данной культуры температуры и влажности почвы она составляет всего 25—30 дней, а на поверхности почвы — 40—50 дней.

Усложнение в паразитизме грибов *Sphacelotheca panici miliacei* и *U. avenae* выразилось в следующем. Помимо заражения проростков в почве выработалась способность образовывать под пленками зерновки геммы, куда они попадают при прорастании споры в период цветения злака. Здесь намечается переход к заражению цветов.

Согласно данным В. Н. Понировского [17], защитные реакции у растений проса проявляются уже в момент внедрения патогена, что свидетельствует о его более высокой паразитической способности, чем у грибов *T. tritici* и *U. occulta*.

Очень интересная и четкая линия эволюции паразитизма наметилась у головневых грибов, поражающих ячмень. возбу-

датель каменной головни ячменя наряду с заражением из почвы может заражать растения и в фазе проростков, находясь под пленками зерновки. У *U. hordei* и *U. nigra* для попадания под пленки зерновки возможности меньше, чем у *U. avenae*, однако мицелий под пленками наблюдали многие авторы. Гетерохронность прорастания спор очень небольшая, при оптимальных условиях температуры и влажности почвы — 7—8 дней. Это сближает грибок с возбудителями пыльной головни пшеницы и ячменя.

U. nigra обладает типом заражения через почву в момент прорастания зерна, а проявляется только в период цветения, как пыльная головня. Усложнение в его паразитизме — приспособление поражать не только колос, но и нижние листья ячменя, как это наблюдается у возбудителя стеблевой головни. Кроме того, он образует под пленками зерновки геммы [16]. Существует предположение, что *U. nigra* появилась в результате гибридизации возбудителей *U. hordei* и *U. nuda*, поэтому мы считаем, что в эволюционном ряду этот грибок стоит между указанными двумя видами головневых грибов. Описанные головневые грибы по характеру паразитизма и приспособления к заражению растения-хозяина стоят между крайними ступенями эволюции паразитизма. Против этих возбудителей соответствующие растения выработали более активные реакции защиты, проявляющиеся значительно раньше, чем в отношении тех грибов, которые находятся на первой ступени эволюции паразитизма. Проявляются эти реакции в высокой степени дегенерации и лизиса. О причинах этих реакций и их механизме в настоящее время мы знаем еще мало. Эти исследования продолжаются.

Интересной особенностью защитных реакций растений зерновых культур в отношении возбудителей головни являются не только цитоплазматические реакции, но и ядерные. Впервые реакцию ядра на внедрение возбудителя твердой головни, описанную Т. Д. Страховым [16], мы наблюдали в 1957 году. Позже, изучая состояние возбудителя твердой головни пшеницы в тканях пшеницы Тимофеева с различной плоидностью [5], мы обнаружили частые явления антагонизма ядра клетки растения с мицелием возбудителя. При этом мицелий лизировался. Реакция со стороны ядра растительной клетки проходит следующим образом. Ядро сильно увеличивается в размерах, иногда изменяется его структура, становится угловатым, приближается к гифе и как бы вбирает ее в себя. Гифа лизируется, а ядро или принимает свою прежнюю форму и размеры, либо погибает [17]. Ядерные реакции обнаружены в отношении грибов *U. zeae*, *Sorosporium reilianum*, *U. nigra*, *Sph. panici miliacei*, а также других возбудителей заболеваний зерновых культур, как ржавчины, мучнистой росы, гельминтоспориоза.

В. Л. Комаров [18] назвал эти явления фагоцитозом. Нет основания отказываться от этого термина и нам, так как он отражает существо явления.

Наши исследования показали, что фагоцитоз проявляется не во всех тканях растений, а лишь в тех, где антагонистические отношения с питающим растением для гриба являются решающими. Такие реакции могли возникнуть в процессе эволюции приспособления растений по отношению к наиболее агрессивным возбудителям, поражающим определенные ткани и органы растения. Для грибов с типом заражения из почвы такой тканью является меристематическая ткань конуса роста, ниже верхней делящейся клетки. При заражении пшеницы через цветок такой тканью представляется, как показали работы [11, 16], пестик цветка злака; для возбудителя пузырчатой головни кукурузы — меристематическая ткань стебля и листьев кукурузы.

Таким образом, эволюция паразитизма головневых грибов, поражающих культурные злаки, шла по пути адаптации к условиям роста и развития растения-хозяина, уменьшения гетерохронности прорастания спор, усложнения физиолого-биохимических свойств патогенов для внедрения в ткани растения-хозяина и по пути от заражения через почву к заражению цветка как высшей форме паразитизма.

Параллельно с эволюцией паразитизма патогенов шла и эволюция защитных приспособлений растения-хозяина, которая выражается не только в цитоплазматических, но и ядерных реакциях. Морфологическое выражение этих реакций на внедрение патогена — регрессивные изменения последнего.

Список литературы: 1. Kolik L. A. Relation of host and pathogen in the Oatsmut *Ustilago avenae* Bull. — Torrey Bot Club, 1930, № 2, p. 57. 2. Ling Lee. The histology of infection of susceptible and resistant selfed lines of the rye smut fungus *Urocystis occulta*. — Phytopath, 1940, 30, № 11, p. 46—54. 3. Фиалковская Е. А. Пыльная головня пшеницы. — Киев: Госсельхозиздат, 1963, — 222 с. 4. Ярошенко Т. В. Реакция ядра клетки как выражение иммунитета растений. — Вестн. Харьк. ун-та, 1975, № 126. Проблемы флористики..., с. 71—76. 5. Ярошенко Т. В., Зубко И. Я. Регрессивные изменения возбудителя твердой головни в тканях пшеницы полиплоидного ряда. — Генетика, 1966, № 6, с. 157—164. 6. Федосеева З. Н. Аминокислотный состав возбудителя головни проса. — Микология и фитопатология, 1976, № 5, с. 44—47. 7. Keen W. S. Rimmer J. Intial penetration process in powdery mildew infection on susceptible barley. — Phytopath, 1973, № 8, p. 1049. 8. Woolman A. M. Infection Phenomena and host reactions caused by *Tilletia tritici* in susceptible and nonsusceptible varieties of Wheat. — Phytopathology, 1930, 20, № 7, p. 637—652. 9. Метлицкий Л. А., Авхледиани К. С. Некоторые вопросы эволюции паразитизма и иммунитета растений. — В кн.: Биохимические основы защиты растений. М.: Наука, 1966, с. 5—27. 10. Зубко И. Я. Особенности устойчивости пшеницы к пыльной головне: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1966. — 16 с. 11. Popp W. Infection to development of loose smut. — Phytopath, 1951, 41, № 3, p. 24—43. 12. Сторчевой А. Л. Карликовая головня — опасная болезнь озимой пшеницы. — Защита растений, 1958, № 3, с. 64—68. 13. Ярошенко Т. В., Мещерякова Р. И. Устойчивость различных

сортов озимой пшеницы к карликовой головне. — В кн.: Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. растений: Сб. Памяти Т. Д. Страхова. Кишинев: Изд. Мин. с.-х. Молдав. ССР, 1965, с. 38—43. 14. Hansen F. Anatomische Untersuchungen ueber Eindringen und Ausbreitung von Tilletia Arten in Jetreiepflanzen in Anhangigkeit van Entwicklungszustand der Wirtspflanze Zeitschr. 1958, № 2, 34, p. 169—208. 15. Дуненко М. А. Особенности биологии возбудителя черной пыльной головни ячменя. — Микология и фитопатология, 1974, 8, вып. 3, с. 231—232. 16. Страхов Т. Д. О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. — Харьков: Изд-во при Харьк. ун-те, 1959, с. 1—79. Понировский В. Н. О гистологии паразитизма *Ustilago hordei* в проростках ячменя. — Тр. ХСХИ, 1962, 38, с. 104. 18. Комаров В. Л. Фагоцитоз у растений. — Природа, 1915, № 11, с. 14—20.

Поступила в редколлегию 07.01.80.

УДК 581.192 : 582.285.1

З. Н. ФЕДОСЕЕВА, канд. биол. наук,
Н. В. ПАЩЕНКО, В. Б. АНДРЕЕВ

СОДЕРЖАНИЕ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ И ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ У ВОЗБУДИТЕЛЯ ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНИ ПРОСА

Изучение динамики количественного содержания нуклеиновых кислот и других фосфорных соединений у микроорганизмов показало, что оно подвержено значительным изменениям и тесно связано с физиологическим состоянием культуры. Последнее зависит от фазы развития, штаммовой принадлежности и от условий культивирования [1—3].

В литературе имеются единичные сведения о содержании нуклеиновых кислот (НК) и фосфорных соединений (ФС) в мицелии головневого гриба. Так, в работе М. А. Зарубиной [4] приводятся данные о наличии фосфорных соединений в телиоспорах и мицелии гриба *Tilletia tritici*.

Нам предстояло определить содержание НК и фосфорных соединений в телиоспорах и мицелии гриба возбудителя пыльной головни проса, культивируемого в условиях различного питания на разных этапах его развития. Предполагалось также выявить связь между процессами дегенерации, имевшими место в мицелии патогена в условиях неблагоприятного питания и количественным содержанием указанных соединений.

Методика исследований. Для определения НК и ФС в телиоспорах и мицелии *Sphacelotheca panici miliacei* (Pers.) Bub. гриб выращивали на питательных средах: Флерова (жидкая), Флерова с добавлением микроэлемента марганца в виде $KMnO_4$ (500 мг действующего начала на 1 л) и Флерова с исключением из ее состава KH_2PO_4 .

Телиоспоры *Sph. panici miliacei* с урожая 1974 г. высевали на указанные среды. По истечении 7—14 сут и 1 месяца после посева культура отфильтровывалась, промывалась дистиллированной водой и фиксировалась жидким азотом. Для анализа бралась навеска в 100 мг сырого материала. При пересчете на

сухую массу гриб высушивали при температуре 70°C до постоянной массы. НК и ФС определяли по методу Шмидта и Тангаузера в модификации В. Г. Конарева и С. Л. Тютерева.

Параллельно с определением указанных соединений изучалось прорастание телиоспор и развитие культуры на питательных средах. Проводились визуальные и микроскопические просмотры состояния гриба в онтогенезе.

Результаты исследований показали, что прорастание телиоспор на трех средах наступает на второй день посева. Различия же в развитии культуры обнаруживаются уже на 7-й день опыта.

На среде Флерова и той же среде с добавлением марганца культура имеет вид мелких уплотненных колоний, бесконечной цепочкой соединенных между собой, в то время как в отсутствие двух необходимых для развития гриба макроэлементов — фосфора и калия она представлена в виде тонкой пленки.

В двухнедельном возрасте эти различия еще более усугубляются. Они сводятся к тому, что на первых двух средах синтетические процессы идут интенсивно, особенно в варианте с марганцем, о чем можно судить по накоплению биомассы гриба. Так, она была выше на 1,766 и 2,299 г по сравнению с контролем (среда Флерова). В варианте без калия и фосфора биомасса гриба была значительно ниже: соответственно на 0,566, 1, 241 г по сравнению с контролем (рис. 1).

Различия обнаружились и при микроскопическом просмотре. В контроле и в варианте с марганцем можно было видеть хорошо развитый мицелий с массой почкующихся конидий с гомогенной плазмой, а в старых отмирающих гифах — мелкозернистой и вакуолизированной плазмой (рис. 2, а).

В варианте без калия и фосфора гифы были тоньше в диаметре, необычно изогнутые на концах в виде спирали. Встречались участки лизированного мицелия (рис. 2, б).

В месячном возрасте на средах Флерова и с добавлением марганца колонии увеличиваются в размере, приобретая коричневатый цвет за счет формирующихся телиоспор.

На среде без K_2HPO_4 культура мало отличается от двухнедельной и состоит из мицелия с крупнокомковатой, вакуолизированной плазмой. В виду ярко выраженных процессов дегенерации гриб не в состоянии завершить свой жизненный цикл образованием телиоспор. Проведенные исследования показали,

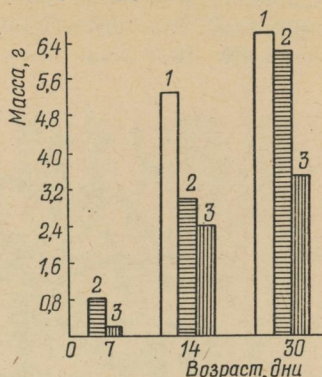


Рис. 1. Зависимость накопления биомассы гриба от условий питания: 1 — на среде Флерова + Mn; 2 — на среде Флерова (контроль); 3 — на среде Флерова без K_2HPO_4 .

что физиологическая роль макроэлементов фосфора и калия в росте и развитии возбудителя пыльной головни проса велика. Фосфор, как известно, способствует усилению синтеза белков и более энергичному образованию нуклеопротеидов. Калий же оказывает положительное влияние на синтез полимерных соединений, увеличивая при этом общую продуктивность гриба. Сказанное дает нам повод предположить, что исключение из

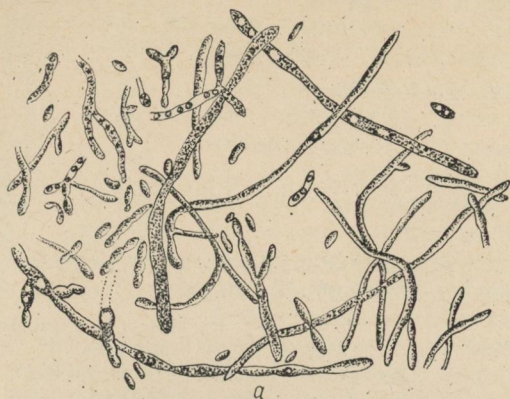


Рис. 2. Двухнедельная культура *Sph. panici miliacei* на среде Флерова — а (х 900); на среде Флерова без K_2HPO_4 — б (лизис мицелия, х 600).

питательной среды указанных элементов приводит к тому, что начинают преобладать процессы распада полимерных соединений, что влечет за собой снижение продуктивности гриба и усиление процессов дегенерации морфологических образований, являющихся показателями неблагоприятных для развития патогена условий.

В результате биохимических анализов было установлено, что телиоспоры и мицелий *Sph. panici miliacei* содержат все

Питательная среда	Фосфорные соединения				Нуклеиновые кислоты	
	минеральный	общий	липидный	органический	РНК	ДНК
	мг на 1 г сухого вещества					
	$\bar{x} \pm Sx$	$\bar{x} \pm Sx$	$\bar{x} \pm Sx$		$\bar{x} \pm Sx$	$\bar{x} \pm Sx$
Телиоспоры						
	1,93±0,02	3,99±0,07	4,53±0,12	2,06	1,87±0,02	0,78±0,02
7-суточная культура						
Флерова	12,97±0,04	14,14±0,06	2,06±0,03	1,17	11,67±0,03	1,66±0,06
Флерова + Мп	15,88±0,11	16,98±0,07	2,19±0,07	1,10	12,65±0,08	2,26±0,09
Флерова без KH_2PO_4	10,30±0,05	11,52±0,08	1,98±0,02	1,22	10,38±0,10	1,32±0,02
14-суточная культура						
Флерова	5,85±0,06	13,36±0,01	3,61±0,08	7,51	16,58±0,28	1,29±0,08
Флерова + Мп	6,42±0,10	15,10±0,05	2,57±0,05	8,68	24,16±0,51	2,03±0,09
Флерова без KH_2PO_4	2,43±0,04	3,89±0,00	—	1,45	5,17±0,08	1,51±0,06
Месячная культура						
Флерова	9,58±0,73	29,68±0,24	8,13±0,06	20,10	9,22±0,16	3,24±0,06
Флерова + Мп	7,20±0,16	17,22±0,09	3,51±0,13	10,02	8,62±0,18	1,64±0,20
Флерова без KH_2PO_4	4,11±0,53	16,92±0,04	6,55±0,08	12,81	3,82±0,26	2,10±0,02

формы фосфора (рис. 1). В телиоспорах, взятых с больного растения, отмечено невысокое содержание общего, минерального фосфора и фосфора РНК. По мере прорастания телиоспор происходит накопление фосфорных соединений, в том числе РНК в мицелии гриба, выращенного на трех средах. При этом условия питания сказываются как на развитии гриба, так и на количественном соотношении этих соединений уже в 7-суточной культуре. Так, количество минерального и общего фосфора в мицелии гриба, выращенного на среде Флерова, без $\text{KН}_2\text{РO}_4$ было ниже, чем в контроле и в варианте с марганцем. В 14-суточной культуре на средах, благоприятных для развития гриба (Флерова и Флерова с марганцем), падает содержание минерального фосфора, однако возрастает количество фосфора РНК, что свидетельствует о высоком уровне биосинтеза.

В отсутствие $\text{KН}_2\text{РO}_4$, за исключением липидного, резко падает содержание всех фосфорных соединений, в том числе РНК, что, вероятно, объясняется частичным выходом их в питательную среду и замедлением синтеза РНК. В месячной культуре, когда заканчивается цикл развития гриба и формируются телиоспоры, синтетические процессы затухают, падает содержание фосфора РНК. Действие марганца в этот период, по-видимому, блокируется, на что указывают более низкие, по сравнению с контролем, показатели. Липидный фосфор постепенно накапливается в развивающейся культуре и достигает максимума к месячному возрасту. Количество фосфора ДНК варьировало на разных этапах развития культуры и в условиях разного питания.

Статистическая обработка результатов опыта показала, что различие между вариантами в содержании всех форм фосфора математически достоверно. Таким образом, в телиоспорах и мицелии возбудителя пыльной головки проса *Sph. panici miliacei* выявлены все формы фосфорных соединений, содержание которых находится в полной зависимости от стадий развития гриба и условий его культивирования.

Микроэлемент марганец, введенный в питание гриба, способствует ускорению синтетических процессов, что сказывается на увеличении биомассы гриба (в двухнедельной культуре — на 1,766, 2,293 г, в месячной культуре на 0,458 г по сравнению с контролем). Он же способствует накоплению общего, минерального фосфора и фосфора РНК в период интенсивного роста. В месячном возрасте действие марганца, очевидно, блокируется.

Исключение из питательной среды калия и фосфора приводит к снижению общего, минерального фосфора и фосфора РНК на всех этапах развития культуры. При этом процессы дегенерации мицелиальных образований протекают с большей интенсивностью, чем в контроле и в варианте с марганцем, что сказывается на резком снижении биомассы гриба.

Список литературы: 1. Белозерский А. Н., Спирин А. С. Химия нуклеиновых микроорганизмов. — В кн.: Нуклеиновые кислоты. М.: Изд-во иностр. лит., 1962, с. 123—155. 2. Гусейнов В. А., Рунов В. И. Изучение нуклеиновых кислот некоторых грибов рода *Verticillium*. — Микробиология, 1971, 10, вып. 1, с. 112—115. 3. Макарова И. П., Левитов М. М., Мешков А. Н. Содержание фосфора нуклеиновых кислот и пентоз в мицелии *Actinomyces fradiae* 129. — Микробиология, 1969, 33, вып. 1, с. 3—6. 4. Зарубина М. А. Физиология питания гриба *Tilletia caries* (DC) Tul. — Микология и фитопатология, 1971, 5, вып. 4, с. 389—394. 5. Конарев В. Г., Тютерева С. Л. Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений. — Л.: Колос, 1970. — 204 с.

Поступила в редколлегию 07.01.80.

УДК 633.16 : 632.4

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

ДЫХАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ПЫЛЬНОЙ ГОЛОВНЕ

В процессе проникновения патогенного микроорганизма в ткань питающего растения и установления взаимоотношений между ними происходят глубокие изменения в биохимизме растений, ведущие в ряде случаев к регрессивным изменениям гриба [1]. С другой стороны, противодействуя растению, гриб мобилизует все имеющиеся в его распоряжении средства защиты.

По мнению некоторых авторов [2, 3], важное место во взаимоотношениях паразита и хозяина занимают изменения энергетического обмена растения-хозяина. Под влиянием фитопатогенов изменяются дыхательный газообмен, активность ферментных систем, структура окислительного аппарата пораженного растения, эффективность запасаения энергии в акте дыхания.

Направленность и интенсивность этих изменений зависят от типа питания, степени устойчивости растений, фазы развития заболевания, степени поражения и ряда других факторов.

Исследований о влиянии головневых грибов на интенсивность дыхания растения-хозяина известно очень мало. Изучением дыхательного газообмена растений-хозяев головневых патогенов занимались многие ученые [1, 4, 5, 6]. Они отмечают, что у растений, зараженных головневыми грибами, повышается интенсивность дыхания почти во все периоды роста, особенно при проникновении патогена в ткань растения-хозяина.

Данных о влиянии *Ustilago nuda* (Jens.) Rastr. на обмен веществ растений ячменя в литературных источниках нами не обнаружено. В связи с этим нам предстояло исследовать интенсивность дыхания как здоровых, так и зараженных пыльной головней растений ярового ячменя, различающихся по устойчивости.

В наших опытах интенсивность дыхания определяли в период цветения ячменя (пестики) и в период вегетации растений при помощи прибора Варбурга [7, 8]. Для анализа брали здоровые и зараженные *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr. листья ячменя (в период вегетации) и пестики (в период цветения).

Дыхание измеряли через сутки после заражения и на пятый день, т. е. в момент прорастания спор гриба и проникновения в ткань пестика ячменя, а также в период вегетации злаков — в фазе проростков, кущения, выхода в трубку и цветения. Для анализа использовали два сорта ярового ячменя: Харьковский-306 (устойчивый к пыльной головне) и Нутанс 08/71 (восприимчивый к пыльной головне). Навеску брали по 1 г сырого вещества. Интенсивность дыхания определяли при температуре 25°C.

Результаты исследований показали, что прорастание спор возбудителя пыльной головки ячменя и проникновение мицелиальных образований гриба в клетки цветков растений, различных по устойчивости к пыльной головне, активизирует дыхание последних.

Так, в первые сутки заражения больными пестиками устойчивого сорта поглощено 71,4 мкл кислорода, а здоровыми — 51,9 мкл. Это значит, что зараженные пестики дышат в 1,37 раза интенсивнее, чем здоровые. Подобная закономерность наблюдается и по восприимчивому сорту (табл. 1).

Таблица 1

Сорт	Вариант опыта	Количество мкл О ₂ поглощенного 1 г сырого вещества за 1 ч		
		1-й день	5-й день	15-й день
Харьковский 306	Зараженные растения	71,42	63,03	58,02
	Здоровые	51,88	40,08	50,77
Р		<0,05	<0,05	>0,05
Нутанс 08/71	Зараженные	58,53	63,86	52,44
	Здоровые	45,47	47,25	55,99
Р		<0,05	<0,05	>0,05

Однако следует отметить, что зараженные пестики устойчивого сорта дышат интенсивнее, чем восприимчивого, в 1,2 раза. Вероятно у иммунных форм усиление дыхания обусловлено увеличением ферментативной активности тканей самого растения—хозяина. Кроме того, в этот период, как показали проведенные нами гистологические исследования, наиболее активно протекают регрессивные изменения возбудителя пыльной головки ячменя, особенно ярко выраженные в тканях устойчивого сорта Харьковский-306. По данным Б. А. Рубина и М. Е. Ладыгиной [9], растительной клетке необходима дополнительная

энергия для борьбы с инфекцией. Очевидно, и усиление процесса газообмена является реакцией на внедрение возбудителя пыльной головни ячменя.

На 15-й день с момента заражения, когда взаимоотношения между *Ustilago nuda* и растениями ячменя почти уже сформированы, наблюдается снижение интенсивности дыхания (табл. 1). Гистологические анализы также свидетельствуют об отсутствии резких изменений в состоянии гриба у растений устойчивого и восприимчивого сортов.

Определение активности дыхания растений в период вегетации показало, что наблюдается повышение газообмена в фазе проростков и в фазе цветения, а падение — в фазе выхода в трубку как в устойчивом, так и в восприимчивом сорте.

Данные табл. 2 показывают, что в фазе цветения количество кислорода, поглощенного за 1 ч с 1 г листьев зараженных растений устойчивого сорта Харьковский-306, составило 97,27 мкл, а Нутанс 08/71 — 57,08 мкл, т. е. в 1,7 раза ниже. Следовательно, более интенсивный газообмен присущ устойчивому сорту Харьковский-306 (табл. 2). Установленная закономерность проявляется как в фазе проростков, так и в фазе цветения. Согласно данным табл. 2, интенсивность дыхания листьев, зараженных растений сорта Харьковский-306 в фазе проростков увеличивалась в 1,2 раза по сравнению с Нутанс 08/71. По-видимому, такое состояние связано с регрессивными изменениями возбудителя пыльной головни, протекающими более интенсивно в тканях сорта Харьковский-306, чем в тканях Нутанс 08/71.

Взаимозависимость высокого газообмена и ярко выраженных регрессивных изменений свидетельствует об активной реакции растения на патоген.

Таблица 2

Сорт	Вариант опыта	Количество O_2 , поглощенного 1 г сырого вещества за 1 ч			
		проростки	кущение	выход в трубку	цветение
Харьковский-306	Зараженные растения	47,62	46,96	45,64	97,27
	Здоровые	37,67	43,02	39,45	54,48
Р		<0,05	>0,05	<0,05	<0,05
Нутанс 08/71	Зараженные	45,00	53,20	43,28	57,08
	Здоровые	38,27	53,86	48,29	49,85
Р		<0,05	>0,05	<0,05	<0,05

Итак, анализ данных табл. 2 позволил установить, что энергия дыхания листьев здоровых растений слабее, чем зараженных. Такая закономерность наблюдается во всех фазах

онтогенеза растений ячменя независимо от сортовой устойчивости. Наши выводы согласуются с литературными данными в отношении *Ustilago tritici* (Pers.) Jens., а также для растений, пораженных некоторыми ржавчинными и мучнисторосяными грибами.

Список литературы: 1. Сковцов С. С. К физиологии гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. Итоги н-и работ ВИЗР за 1935. — Л.: Изд. ВАСХНИЛ. 1936. — 27 с. 2. Рубин Б. А. Дыхание и его роль в иммунитете растений. — М.: Изд. АН СССР, 1960. — 10 с. 3. Рубин Б. А. и Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. — М.: Изд. АН СССР, 1960. — 399 с. 4. Савулеску Г., Савулеску А. Исследования по устойчивости и иммунитету культур к возбудителям различных болезней и практическое использование результатов этих исследований в РНР. — В кн.: III Всесоюз. совещ. по иммунитету растений: Тез. докл. Кишинев, 1960, с. 24—25. 5. Серова З. Я. Сравнительное исследование газового обмена у растений, подвергшихся инфекции: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Минск, 1963. — 21 с. 6. Зубко И. Я. Особенности устойчивости пшеницы к пыльной головне: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Харьков, 1966. — 22 с. 7. Вальтер О. А., Пиневиц А. М., Варасова Н. Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. — М.-Л.: Сельхозгиз, 1957. — 340 с. 8. Семихатова О. А., Чулановская М. В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. — М.-Л.: Наука, 1965. — 161 с. 9. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. — 512 с.

Поступила в редколлегия 08.01.80.

УДК 582.258.01/07

Л. И. ЛОГВИНЕНКО, канд. биол. наук, Л. А. ОСПИЩЕВА

НЕКОТОРЫЕ КУЛЬТУРАЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *FUSIELADIUM DENDRITICUM* (WALLR.) FUSK. IN VITRO

Fusieladium dendriticum (Wallr.) Fusk. — широко распространенный возбудитель парши на листьях, плодах, побегах яблони. Несмотря на вредоносность этого заболевания [1—9] и ежегодные потери урожая, биология патогена изучена недостаточно.

В нашей статье рассматриваются некоторые культурально-морфологические особенности крымской популяции *Fusieladium dendriticum* (Wallr.) Fusk. Исходный штамм патогена выделен в ВИЗРе на агаризованной среде Чапека и любезно предоставлен нам Р. Н. Федоровой, которой мы выражаем искреннюю благодарность. В опыте использованы агаризованные среды Чапека, яблочная и картофельно-глюкозная, а также жидкие питательные среды Флерова и Чапека. Статические культуры содержали при естественном освещении и оптимальном для роста грибов температурном режиме (20—23°C).

Полученные результаты представлены в таблице, из которой видно, что особенностью *F. dendriticum* в чистой культуре является продолжительность формирования первичного мице-

лия и начального роста гриба. Максимальный период адаптивной фазы отмечен на жидких средах и составляет 6 суток.

Среды	Лаг-фаза, сут	Линейный рост, мм, в сут	Цвет колоний (20-суточных)	Ветвление гиф	Размер клеток, мкм
агаризованные Чапека	3	0,2	Оливково-серые с бежевым центром	Моноподильное, гифы прямые	3—4×11—12
Яблочная	4	0,2	Оливково-черные	То же	4—6×12—13
Картофельно-глюкозная	4	0,3	Оливковые с черной периферийной зоной	Интенсивное, частая спирализация	8—10×15—20
Жидкие Чапека	5	0,08	Слабая окраска краевых гиф	Интенсивное, гифы прямые	2,5—3×9—10
Флерова	5	0,09	То же	Интенсивное, частая спирализация	2,3×8—10

На агаризованных субстратах он короче. Длительная лаг-фаза в развитии патогена на средах обусловлена естественной перестройкой ферментативных систем, комплекс которых определяется источником питания [10].

В дальнейшем на каждой из сред прослежен равномерный прирост мицелия, учитывался, в частности, линейный рост колоний. На жидких питательных средах он составляет всего 0,08—0,09 мм за сутки. Рост колоний на твердых субстратах значительно выше — 0,2 мм на яблочной и Чапека, 0,3 мм на картофельно-глюкозном агаре. Особенность роста гриба на твердых средах проявляется в интенсивном развитии субстратных гиф. *Reversum* при этом окрашен меланином.

Воздушные гифы образуют колонии с ровным краем, гладкой поверхностью. Только после 15—20-дневного культивирования они на различных средах приобретают отличительные особенности окраски, опушенности, плотности. Как видно из таблицы, на агаризованной среде Чапека они имеют оливково-серую окраску с постепенно распространяющимся от центра легким бежевым оттенком. На яблочной среде колонии оливково-серые — в центральной части и более темноокрашенные — в периферийной зоне. Наиболее интенсивное накопление пигмента у культур, выращенных на картофельно-глюкозном агаре. У них же к концу первого месяца появляется четкая зо-

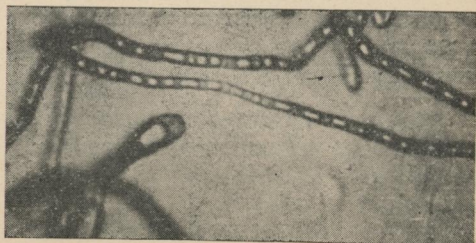
нальность, обусловленная формированием на мицелии капелек жидкости. Формирование колоний, погруженных в жидкие среды, определяется количеством инокулюма. При внесении в пробирку участка мицелия более 0,5—1 мм в диаметре колония в придонном слое имеет плотную консистенцию, а отсюда — и более интенсивную окраску. Если инокуляция производится несколькими гифами, то в толще среды формируются отдельные мелкие колонии со слабой окраской краевых гиф и несколько более темным центром.

Естественно, что структура, внешний вид колоний определяются морфологическими особенностями гиф, клеток, что неразрывно связано с их трофикой. Уже при первом микроскопировании восьмисуточного мицелия прослеживаются четкие отличия клеток у культур, выращенных на различных субстратах. На агаризованной среде Чапека гифы прямые, моноподиально ветвящиеся. Клетки 4×12 мкм — с четкими оболочками и перегородками. На яблочном агаре ветвление гиф выражено ярче. Они легко отделяются от субстрата в результате разрыва по поперечным перегородкам. Клетки здесь несколько крупнее (4)— 6×12 — 13 мкм. Наиболее интенсивное ветвление, частая спирализация воздушных гиф отмечены на картофельно-глюкозном агаре. Клетки при этом крупные (8 — 10×15 — 20 мкм), с темными плотными оболочками.

Особенностью вегетативного роста исследуемого патогена на жидких средах является формирование слабо пигментированного, слегка спирализованного мицелия с мелкими клетками ($2,5$ — 3×9 — 10 мкм).

После 30 сут линейный рост колоний снижается, что связано со старением гриба, истощением питательной среды, образованием и накоплением вторичных продуктов метаболизма в клетке и среде [10].

В нашем опыте на всех испытанных средах *F. dendriticum* интенсивно накапливает клеточные включения в виде мелких светопреломляющих сферических образований. По мере роста культур они сливаются в 3—5 крупных, часто превышающих диаметр клетки, и поэтому приобретающих эллиптическую форму (рисунок). Гистохимическими методами [10] установлен их липидный характер. По мере старения мицелия, истощения питающих субстратов эти продукты запаса расходуются и в двухмесячных культурах они отмечены единично в виде слегка заметных гранул.



Липидные включения в конидии и клетках *F. dendriticum*.

Ни в одном варианте опыта при 20—23°C не отмечен переход гриба к бесполому размножению. Конидии в этом температурном режиме образовались лишь однажды на подсыхающей среде Чапека. Спороношение на всех средах получено при понижении температуры выращивания до 12—14°C. Конидии одиночные или группами, одно- или двухклеточные, несколько меньших размеров, чем в природе.

Исследуемый гриб очень лабилен, что проявляется в вариабельности морфологических признаков колоний, гиф, клеток. К спороношению в чистой культуре *F. dendriticum* переходит лишь при культивировании в температурном режиме 12—14°C.

Список литературы: 1. Дорожкин И. А., Бондарь Л. В., Коновалова Н. А. Вирулентность штаммов возбудителя парши яблони. — Микология и фитопатология, 1979, 13, № 5, с. 2401—2404. 2. Исаева Е. В. Атлас болезней плодовых и ягодных культур. — Киев: Урожай, 1977. — 79 с. 3. Франковский В. Л. Парша на побегах яблони. — Защита растений, 1968, 10, с. 21—25. 4. Дементьева М. И. Болезни плодовых культур. — М.: Сельхозгиз, 1962. — 240 с. 5. Ванин И. И. Парша яблони и груши. — М.: Сельхозгиз, 1958. — 231 с. 6. Ключарева Э. К. Парша яблони в условиях Московской области. — Микология и фитопатология, 1968, 2, № 2, с. 239—243. 7. Ванин И. И. О биологии парши яблони. — Тр. центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1967, 7, с. 112—118. 8. Гешеле Э. Э. К биологии возбудителя парши яблони в условиях Сибири. — Тр. Омского с.-х. ин-та им. С. М. Кирова, 1958, 22 (62), с. 28—31. 9. Черепанова Н. П., Нгуен Куанг Тхо. Морфолого-культурное изучение паразитных гифальных грибов, развивающихся на искусственных питательных средах. — Микология и фитопатология, 1973, 7, № 4, с. 249—298. 10. Билай В. И. Основы общей микологии. — Киев: Вища школа, 1974. — 395 с.

Поступила в редколлегию 09.01.80.

УДК 581.2 : 581.13

В. И. ГЛУЩЕНКО, В. Ф. ПЕРЕВЕРЗЕВА, Е. Г. СЛИПКО

ИЗУЧЕНИЕ ФОСФОРНОГО ОБМЕНА В ТКАНЯХ ЛУКА РЕПЧАТОГО ПРИ ПОРАЖЕНИИ ПЕРОНОСПОРОЗОМ

В живом организме важная роль в обмене веществ и трансформации энергии принадлежит фосфору и его соединениям. Поэтому для установления степени вредоносности заболевания и понимания особенностей взаимоотношения патогена с питающим растением значительный интерес представляет изучение фосфорных соединений больного растения.

Данных об изменении содержания фосфорных соединений в тканях лука, пораженного пероноспорозом в доступной нам отечественной и зарубежной литературе мы не обнаружили, за исключением работы [1].

Объектом наших исследований взяты цветоносы лука сорта Золотистый в фазу цветения. Для опытов брали следующие варианты: здоровые цветоносы (контроль), слабая степень пораженности (10—25%), сильная степень пораженности (50—75%). Исследования проводили на фиксированном текущем

паром материале. Определяли различные фракции кислоторастворимого фосфора: общий кислоторастворимый, минеральный, органический, фосфор фосфолипидов и нуклеиновых кислот. Разделение нуклеиновых кислот проводили по Шмидту и Танхаузеру, количественное определение фосфора по Фиске—Суббароу [2].

В результате проведенных исследований содержание общего фосфора в цветоносах лука, пораженного пероноспорозом, изменяется следующим образом: при слабой степени пораженности общее количество фосфорных соединений возрастает незначительно по сравнению с контролем, а при сильной степени содержание общего фосфора выше, чем в контроле на 13%.

Важно было проследить, как изменяется содержание различных фосфорных соединений, входящих в состав общего фосфора, в цветоносах лука при пероноспорозе.

Анализируя данные табл. 1, можно отметить, что при слабой степени пораженности содержание общего кислоторастворимого фосфора увеличивается по сравнению с контролем и приблизительно на том же уровне остается при более сильной степени пораженности. Количество минеральных кислоторастворимых фосфатов с увеличением степени поражения возрастает соответственно на 30 и 47%. Можно предположить, что нарастание минерального фосфора идет за счет притока фосфатов к пораженным участкам из других частей растения, как реакция последнего на внедрение и развитие патогена. О повышении защитной реакции на развитие патогена внутри питающего растения, вероятно, свидетельствует и повышение содержания

Таблица 1

Варианты опыта	Общий	Р	Минеральный	Р	Органический
Здоровые растения	$1,69 \pm 0,14$		$0,44 \pm 0,02$		1,15
Слабая степень пораженности	$1,90 \pm 0,03$	$<0,02$	$0,56 \pm 0,02$	$<0,02$	1,34
Сильная степень пораженности	$1,84 \pm 0,09$	$<0,05$	$0,64 \pm 0,03$	$<0,05$	1,21

органического кислоторастворимого фосфора при слабой степени поражения. А снижение этой фракции при сильной степени поражения говорит о падении процессов синтеза органических веществ в растении.

Содержание фосфолипидов в пораженной ткани возрастает в зависимости от степени поражения. При сильной степени поражения оно увеличивается на 15% по сравнению со здоровой тканью. Нарастание содержания фосфолипидов, вероятно, связано с развитием и накоплением в тканях мицелия гриба, структурным компонентом которого являются фосфолипиды.

Полученные нами данные по изучению нуклеиновых кислот (табл. 2) показывают, что при поражении растений лука на

Таблица 2

Варианты опыта	РНК	Р	ДНК	Р	Сум- ма НК
Здоровые растения	0,46±0,01		0,13±0,07		0,60
Слабая степень пораженности	0,45±0,01	>0,05	0,10±0,01	<0,02	0,55
Сильная степень пораженности	0,59±0,01	<0,01	0,15±0,01	<0,05	0,73

10—25%, что в наших опытах совпадало с началом конидиального спороношения гриба, происходит снижение содержания суммы нуклеиновых кислот, в основном за счет ДНК. Наши данные согласуются с ранее полученными Я. Г. Оголовец и М. Н. Талиевой [1].

При сильной степени пораженности растений лука пероноспорозом в наших опытах отмечено увеличение содержания нуклеиновых кислот по сравнению с этим показателем у растений со слабой степенью пораженности и с контрольными. Это, вероятно, происходит за счет нуклеиновых кислот сильно распространившегося в тканях возбудителя заболевания.

Таким образом, поражение пероноспорозом вызывает изменения в фосфорном и нуклеиновом обмене растений лука репчатого. У пораженных растений увеличивается содержание всех фракций кислоторастворимого фосфора и фосфолипидов. С образованием конидиального спороношения гриба даже при слабой степени пораженности происходит падение синтетических процессов, о чем свидетельствует снижение уровня нуклеиновых кислот.

Список литературы: 1. Оголовец Я. Г., Талиева М. Н. Изменения нуклеинового обмена лука при заболевании пероноспорозом. — Бюл. Главного ботан. сада, 1967, вып. 67, с. 73—76. 2. Конарев В. Г., Тютюрев С. Л. Методы биохимии и цитологии нуклеиновых кислот растений. — Тр. Всесоюз. ин-та растениеводства. Л.: Колос, 1970, с. 27—32.

Поступила в редколлегию 10.01.80.

УДК 582.542.1

Об украинских видах тонконога (*Koeleria* Pers.) подсемки *Glauceae* Domin. Калениченко М. Г. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 3—6.

В результате комплексного биосистематического изучения видов рода *Koeleria* Pers. дается обоснование необходимости выделения в пределах подсемки *Glauceae* Domin двух самостоятельных видов — *K. glauca* (Sprng.) DC. и *K. sabuletorum* (Domin) Klok. Приводятся расширенные описания этих двух видов, включающие морфологические признаки, некоторые особенности анатомической структуры листовой пластинки, числа хромосом, сроки и суточную ритмику их цветения. В местах совместного произрастания этих двух видов встречаются переходные формы гибридного происхождения, обнаруживающие иногда дополнительное вечернее цветение в течение суток. Список лит.: 8 назв.

УДК 581.9 — 581.526(477.54)

К флоре и растительности меловых обнажений рек Волчьей и Оскол в Харьковской области. Ермоленко Е. Д., Горелова Л. Н., Кушнарeva Ю. И. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 6—11.

Выявлены редкие, реликтовые и эндемичные виды меловых обнажений по р. Волчьей и Оскол, приводится систематический список эндемов и некоторые сведения о современном состоянии основных фитоценозов.

Список лит.: 6 назв.

УДК 581.9(477.54)

О некоторых редких растениях Харьковской области. Горелова Л. Н., Друлева И. В., Таран А. А. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 11—15.

Приводятся новые места обитания таких интересных в ботанико-географическом отношении видов растений, как *Lathyrus venetus* (Mill.) Rony, *Equisetum telmateja* Ehrh., *Allium ucrainicum* (Kleop. et Oxner) Bordz. и ряда других редких в Харьковской области видов растений.

Список лит.: 6 назв.

УДК 581.9(477.54)

Высшая водная флора пойменных водоемов р. Сев. Донец в окрестностях биостанции Харьковского университета. Черная Г. А. Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 15—18.

Приведены результаты наблюдений над высшей водной флорой пойменных водоемов р. Сев. Донец в окрестностях биостанции Харьковского госуниверситета и с. Задонецкое Готвальдовского р-на Харьковской области. Рассматриваются процессы зарастания стариц р. Сев. Донец. На первых этапах зарастания в них выделяются зоны прикрепленных растений с плавающими листьями, погруженных растений и прибрежных растений, хотя четкое чередование зон наблюдается не всегда. Названы виды редких высших водных растений. Список лит.: 2 назв.

УДК 582.281.2

Водные грибы оз. Белого долины р. Сев. Донец. Мещерякова Р. И. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа: Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 18—20.

На основании данных о видовом составе водных грибов, распределению отдельных таксонов отмечено, что видовой состав, численность их меняется по сезонам года и неравномерно распределяется по акватории водоема. Наряду с другими организмами эти гидробионты могут служить биологическими показателями определенных особенностей водоема. Список лит.: 8 назв.

УДК 582.281.12(477.54)

К флоре водных грибов р. Мож. Логвиненко Л. И. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 21—23.

На основании многолетних исследований установлено, что в микрофлоре р. Мож широко представлены водные оомицеты, а также их эндопаразиты из хитридиевых. Ведущую группу исследуемых грибов составляют сапролегниальные. Встречаемость видов, родов в течение сезонов года неравномерна и определяется комплексом экологических факторов. Ил. 1. Список лит.: 5 назв.

УДК 581.133

О взаимосвязи между активностью β -глюкозидазы и содержанием хлорогеновой кислоты у растений при борном голодании. Тимашов Н. Д., Мельничук Л. Н., Каменская Л. А. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 23—25.

Установлено, что активность β -глюкозидазы клеточных стенок зоны прироста кончиков корней бордефицитного подсолнечника значительно выше, чем у нормальных растений, особенно в расчете на одну клетку. Повышенная активность β -глюкозидазы зоны прироста корней при борном голодании коррелирует с повышенным количеством хлорогеновой кислоты и снижением ее ферментативного распада под влиянием гомогенатов корней. Табл. 3. Список лит.: 8 назв.

УДК 581.143+581.133.8

Взаимосвязь процессов роста и поглощения ^{32}P при борной недостаточности. Илющенко В. П., Тимашов Н. Д., Илющенко Н. А. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 26—32.

Обнаружено значительное снижение поглощения ^{32}P корневыми клетками изучаемых зон при борной недостаточности. Приведены также гисторадиоавтографические данные, свидетельствующие, что у бордефицитных растений большая часть меристематических клеток на длительное время теряет способность к митотическому делению. Однако незначительная доля клеток в условиях бордефицитной водной культуры вступала в митотический цикл и проходила его до конца без изменения скорости деления. Предполагается связь между снижением уровня пролиферативной активности меристемных клеток и торможением поглощения ^{32}P зонами растущего корня.

Табл. 1. Ил. 2. Список лит.: 17 назв.

УДК 581.143+581.133.8

Влияние регуляторов роста на способность меристематических клеток вступать в фазу репликации ДНК и биосинтез РНК в корнях гороха при борной недостаточности. Илющенко В. П., Илющенко Н. А. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 32—37.

На кончиках корней бордефицитного гороха получены гисторадиоавтографические данные, свидетельствующие, что α -нафтилуксусная кислота (1 мг/л), даваемая экзогенно, не оказывает заметного влияния на способность меристематических клеток кончика главного корня вступать в S-фазу митотического цикла, о чем судили по числу меченых ^3H -тимидином ядер.

Ил. 4. Список лит.: 18 назв.

УДК 575.111

К вопросу о наследственной и сортовой реакции растений на бор. Асеева И. Б. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 37—41.

Установлена неодинаковая чувствительность к бору у разных наследственных форм кукурузы и разный характер поглощения и распределения бора между органами растений у гибридов и их родительских форм и у сортов подсолнечника. Табл. 4. Список лит.: 4 назв.

УДК 581.133

Об эффективности действия некорневой подкормки цинком на урожай фасоли. Пилипенко Т. И., Шевченко Н. С. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 41—47.

Показано, что некорневая подкормка 0,025% раствором сернокислого цинка — эффективный агроприем повышения урожайности фасоли на слабо-выщелоченных черноземах. Указанный агроприем дает прибавку урожая семян фасоли в среднем 3 ц/га. Табл. 5. Список лит.: 11 назв.

УДК 581.133

Влияние борной недостаточности на адсорбцию катионов и активность ион-стимулируемой АТФ-азы клеточных стенок органов подсолнечника. Захарчишина В. А. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те 1981, с. 47—49.

В клеточных стенках органов бордефицитного подсолнечника обнаружена повышенная АТФ-азная активность, которая стимулировалась ионами магния и магния совместно с калием, введенных в инкубационную среду. Установлено, что ионы калия в присутствии магния дают дополнительную стимуляцию АТФ-азы.

Табл. 3. Список лит.: 12.

УДК 581.132

Изучение фотофосфорилирующей активности хлоропластов в зависимости от условий питания растений азотом, фосфором и калием. Красильникова Л. А., Панькова В. В., Гарькуша Н. Д. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 50—52.

В хлоропластах из листьев гороха, выращенного при недостатке N, P или K, снижается уровень циклического и нециклического фотофосфорилирования. Основной причиной такого снижения, очевидно, является нарушение структурной организации электротранспортной цепи фотосинтеза.

Табл. 3. Список лит.: 6 назв.

УДК 581.132

Аминокислотный состав белков хлоропластов пшеницы разных сортов. Кравченко А. П. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 53—54.

Обнаружено, что аминокислотный состав водорастворимых и структурных белков хлоропластов пшеницы не зависит от сортовых особенностей растений. Табл. 1. Список лит.: 4 назв.

УДК 575.125:576.353

Суточная ритмика репродуктивной активности клеток растений в связи с явлением гетерозиса. Немилостивая Т. И. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 54—57.

Результаты исследований показали, что в меристематических клетках проростков высокогетерозисных гибридов растений среднесуточная митотическая активность выше, чем у слабогетерозисных гибридов. Наибольшая репродуктивная активность у гибридов и исходных форм наблюдается в ночное время суток. Ил. 3. Список лит. 3 назв.

УДК 001.83+5812

Современные исследования школы Т. Д. Страхова (к 90-летию со дня рождения). Т. В. Ярошенко. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 57—64.

Приводятся обобщенные сведения о работе коллектива сотрудников Харьковского университета за период 1960—1980 гг. над проблемой иммунитета растений. Список лит.: 20 назв.

УДК 632.337.1.01 : 582.285.1 : 633

Эволюция паразитизма головневых грибов, поражающих культурные злаки, и в связи с защитными реакциями растений. Ярошенко Т. В., Зубко И. Я. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 64—72.

Устанавливаются пути эволюции паразитизма головневых грибов, поражающих культурные злаки, и параллельная эволюция защитных реакций растений. Ил. 1. Список лит.: 18 назв.

УДК 581.192 : 582.285.1

Содержание нуклеиновых кислот и фосфорных соединений у возбудителя пыльной головни проса. Федосеева З. Н., Пашенко Н. В., Андреев В. Б. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 72—77.

Установлено, что на разных стадиях развития гриба содержание определяемых веществ подвержено значительным изменениям и тесно связано с физиологическим состоянием культуры. Показано, что марганец, внесенный в питательную среду, способствует накоплению общего, минерального фосфора и фосфора РНК в период интенсивного роста гриба. Исключение фосфорнокислого калия приводит к снижению этих веществ в мицелии гриба.

Табл. 1. Ил. 2. Список лит.: 5 назв.

УДК 633.16 : 632.4

Дыхательная активность растений ячменя, различающихся по устойчивости к пыльной головне. Соболевская А. И., Зубко И. Я. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 77—80.

Установлено, что в период 1—5—15-й день после заражения грибом *Ustilago nuda* (Jens.) Rostr., а также во все периоды онтогенеза ячменя наблюдается повышение активности дыхания зараженных тканей. Более интенсивное изменение газообмена отмечено в устойчивом сорте Харьковской-306.

Табл. 2. Список лит.: 9 назв.

УДК 582.258.01/07

Некоторые культурально-морфологические особенности *Fusieladium dendriticum* (Wallr.) Fusk. in vitro. Логвиненко Л. И., Оспищева Л. А. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 80—83.

Рассмотрены особенности роста в чистой культуре возбудителя парши яблони. Установлена высокая ответная реакция патогена на состав, консистенцию питательных сред, что проявляется в вариабельности морфологических признаков клеток, гиф, колоний. Спороношение гриба при температуре 20—23° С не отмечено. Конидии образуются в пониженном температурном режиме (12—14° С). Табл. 1. Ил. 1. Список лит.: 10 назв.

УДК 581.2 : 581.13

Изучение фосфорного обмена в тканях лука репчатого при поражении пероноспорозом. Глущенко В. И., Переверзева В. Ф., Слипка Е. Г. — Вестн. Харьк. ун-та, № 211. Флористика, физиология и иммунитет растений. — Харьков: Вища школа. Изд-во при Харьк. ун-те, 1981, с. 84—86.

Изучено изменение содержания различных фракций кислоторастворимого фосфора: общий кислоторастворимый, минеральный, органический и фосфор фосфолипидов, а также изменение содержания нуклеиновых кислот в цветочных луках репчатого, пораженного пероноспорозом. Табл. 2. Список лит.: 2 назв.

зуб-1