

ВЛИЯНИЕ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ РЖАВЧИНЫ И МУЧНИСТОЙ РОСЫ НА ПИГМЕНТНЫЙ СОСТАВ ХЛОРОПЛАСТОВ РАСТЕНИЙ РЖИ

Характер воздействия паразита на физиологические процессы питающего растения во многом зависит от типа поражения и поведения патогена. Влияние высокоспециализированных экто- и эндотрофных патогенов на структурно-функциональные особенности клеточных органелл растения-хозяина часто отличается заметным сходством, что, по-видимому, связано со специфичностью их ферментного аппарата. Например, растения, пораженные мучнисторосяными и ржавчинными грибами, часто ведут себя одинаково [1].

Цель нашего исследования — изучение влияния возбудителей ржавчины и мучнистой росы на содержание фотосинтезирующих пигментов растений ржи в зависимости от степени их поражения, фазы развития и урусности листьев.

Материал и методика

Объектом исследования служил распространенный в БССР высокоурожайный сорт Пуховчанка. Растения выращивались в условиях открытого грунта в ботаническом саду Белгосуниверситета им. В. И. Ленина и на полях экспериментальной базы «Курасовщина» Минского района. Листья для анализа брали из трех ярусов: I — верхние листья, II — средние, III — нижние. Поскольку листья нижнего яруса в период цветения начинают отмирать, данные по ним в таблицах не приводятся. Ацетоновую вытяжку пигментов из высечек листьев одного яруса, взятых у больных и здоровых растений 1—4-й степени поражения, использовали для спектрофотометрического определения в ней фотосинтезирующих пигментов [2]. Контролем служили здоровые растения. Повторность опытов пятикратная. Приводятся усредненные данные исследований 1986—1990 гг.

Результаты и их обсуждение

Исследованиями установлено, что мучнисторосяная и ржавчинная инфекция в начальный период развития заболевания вызывает незначительное разрушение пигментов (табл. 1). Так, общее содержание хлорофиллов при 1-й степени поражения возбудителем бурой ржавчины составляло 97—93 %, мучнистой росы — 98—95 %, а при совместном поражении — 95—89 % от контроля. Это так называемые «невидимые изменения» хлорофилла.

Аналогичная закономерность наблюдалась при исследовании поражения ржи грибом *Puccinia dispersa*: количество хлорофилла в инкубационный период оставалось на уровне контроля или снижалось на 7—8 % [3].

По мере развития заболевания влияние паразита на пигментный аппарат растения заметно возрастает. Так, при 2-й степени поражения количество пигментов уменьшилось соответственно: при ржавчинной инфекции — на 23—31 %, мучнисторосяной — на 24—30, а при совместном действии этих патогенов — на 45—48 % по сравнению с контролем.

Дальнейшее развитие патогенов приводит к еще более ощутимому снижению количества пигментов. Например, в случае 4-й степени поражения, которая совпадает со вступлением гриба в стадию телеитоспороношения, содержание хлорофилла при заболевании бурой ржавчиной составляет 56—64 %, мучнистой росой — 41—53, а при совместной инфекции — 60—67 % от контроля.

Полученные данные хорошо согласуются с особенностями питания облигатных паразитов. Приспособленность последних к питанию за счет живых клеток находит яркое выражение в том, что истинные паразиты в начале своего развития могут даже оказывать стимулирующий

Изменение содержания зеленых и желтых пигментов
в зависимости от степени поражения листьев ржи
возбудителями бурой ржавчины и мучнистой росы, мг/г сухого вещества

Степень поражения	Хлорофилл «а»		Хлорофилл «в»		Каротиноиды	
	Ярусы					
	I	II	I	II	I	II
Контроль	0,76 ± 0,08	0,37 ± 0,09	0,29 ± 0,05	0,26 ± 0,07	0,23 ± 0,02	0,22 ± 0,05
<i>Бурая ржавчина</i>						
1	0,71 ± 0,12	0,35 ± 0,10	0,27 ± 0,08	0,24 ± 0,09	0,22 ± 0,04	0,21 ± 0,07
2	0,56 ± 0,09	0,27 ± 0,07	0,20 ± 0,03	0,17 ± 0,04	0,18 ± 0,07	0,16 ± 0,04
3	0,43 ± 0,05	0,20 ± 0,03	0,14 ± 0,07	0,13 ± 0,05	0,15 ± 0,02	0,14 ± 0,04
4	0,34 ± 0,07	0,15 ± 0,03	0,11 ± 0,04	0,10 ± 0,03	0,13 ± 0,07	0,11 ± 0,02
<i>Мучнистая роса</i>						
1	0,73 ± 0,18	0,36 ± 0,10	0,28 ± 0,07	0,25 ± 0,04	0,21 ± 0,08	0,20 ± 0,05
2	0,58 ± 0,10	0,27 ± 0,09	0,20 ± 0,04	0,18 ± 0,05	0,17 ± 0,04	0,16 ± 0,04
3	0,47 ± 0,07	0,22 ± 0,09	0,16 ± 0,04	0,14 ± 0,08	0,14 ± 0,03	0,13 ± 0,04
4	0,44 ± 0,07	0,20 ± 0,02	0,14 ± 0,03	0,12 ± 0,06	0,12 ± 0,04	0,09 ± 0,02
<i>Бурая ржавчина и мучнистая роса</i>						
1	0,69 ± 0,11	0,33 ± 0,11	0,25 ± 0,07	0,22 ± 0,06	0,22 ± 0,03	0,20 ± 0,05
2	0,45 ± 0,06	0,23 ± 0,05	0,13 ± 0,04	0,11 ± 0,06	0,17 ± 0,04	0,14 ± 0,02
3	0,36 ± 0,08	0,17 ± 0,07	0,11 ± 0,07	0,13 ± 0,02	0,15 ± 0,07	0,13 ± 0,07
4	0,26 ± 0,13	0,13 ± 0,02	0,10 ± 0,03	0,09 ± 0,07	0,13 ± 0,05	0,12 ± 0,03

эффект, обеспечивая тем самым наиболее благоприятные условия для своего собственного развития.

Отмеченное снижение содержания хлорофилла на более поздних этапах развития болезни, вероятно, можно объяснить разрушением его под влиянием протеолитических ферментов гриба, которые действуют на белковый компонент хлорофилл-белкового комплекса. В результате белковая строма пластид меняет свою структуру, и хлорофилл отделяется от мембран. Это подтверждается данными [4], полученными при изучении влияния поражения томатов грибом *Cladosporium fulvum* на содержание пигментов и активность протеолитических ферментов. Кроме того, уменьшение концентрации хлорофилла в растениях при сильном поражении их мучнистой росой может быть связано со значительным замедлением фотопревращения содержащегося в листьях протохлорофиллида в бесфитольное производное хлорофилла — хлорофиллид, т. е. происходит нарушение биосинтеза данного пигмента на заключительном этапе [5].

Количество хлорофилла «а» и «в» во всех опытах изменяется в одинаковой степени, о чем можно судить и по соотношению этих пигментов на разных стадиях заболевания (табл. 2). Полученные нами результаты согласуются с данными других исследователей [6, 7].

При пересчете концентрации хлорофилла на сырую массу и площадь листа общая закономерность в содержании обоих пигментов практически не изменяется.

Опыты показывают (см. табл. 1), что количество желтых пигментов также снижается по мере развития болезни, однако каротиноиды менее подвержены разрушению, чем зеленые пигменты. Так, при 4-й степени поражения возбудителями ржавчины и мучнистой росы количество желтых пигментов составляло 52—56 % от контроля, а зеленых — 40—47 %. Поэтому отношение хлорофилл «а» + хлорофилл «в» / каротиноиды в процессе развития болезни уменьшается до 3-й степени поражения. Однако

при дальнейшем развитии заболевания скорость деградации хлорофиллов несколько замедляется, а скорость уменьшения концентрации каротиноидов остается прежней. Это приводит к тому, что соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов увеличивается (см. табл. 2).

Таблица 2

Количественное соотношение зеленых и желтых пигментов у здоровых и больных растений ржи, мг/г сухого вещества

Степень поражения	Хлорофилл «а»+ + хлорофилл «в»		Хлорофилл «а»/хло- рофилл «в»		Хлорофилл «а» + - хлорофилл «в»	
	каротиноиды					
	Ярусы					
	I	II	I	II	I	II
Контроль	1,05	0,63	2,62	1,42	4,57	2,86
<i>Буряя ржавчина</i>						
1	0,98	0,59	2,63	1,46	4,45	2,81
2	0,76	0,44	2,8	1,59	4,22	2,75
3	0,57	0,33	3,07	1,54	3,80	2,36
4	0,45	0,25	3,09	1,5	3,46	2,27
<i>Мучнистая роса</i>						
1	1,01	0,61	2,61	1,44	4,81	3,05
2	0,73	0,45	2,9	1,5	4,59	2,81
3	0,63	0,36	2,93	1,57	4,50	2,77
4	0,58	0,32	3,14	1,66	4,83	3,56
<i>Буряя ржавчина и мучнистая роса</i>						
1	0,94	0,56	2,76	1,5	4,27	2,75
2	0,58	0,34	3,46	2,09	3,41	2,43
3	0,47	0,30	3,27	1,31	3,13	2,31
4	0,36	0,22	2,6	1,44	2,77	1,83

Следует отметить, что мучнисторосная инфекция способствует ускорению деградации каротиноидов, и на поздних этапах заболевания их содержание составляет в среднем 40—42 % от контроля, в то время как при ржавчинной и совместной инфекции — 52—60 %.

Такое расхождение можно объяснить образованием большого количества уредоспор ржавчинных грибов, богатых каротиноидами, а не их новообразованием в инфицированных тканях. На стадии интенсивного образования уредоспор в инфицированных тканях измеряемая нами концентрация желтых пигментов представляет собой суммарное содержание каротиноидов растения-хозяина и спор патогена. Исходя из этого логично допустить, что скорость деградации каротиноидов в листьях растений, пораженных возбудителем ржавчины, примерно такая же (а может быть и больше), чем при поражении ржи мучнистой росой. Для доказательства такого предположения требуются дальнейшие исследования.

Анализ полученных данных показывает, что совместное влияние бурой ржавчины и мучнистой росы оказывает более сильное разрушающее действие на хлорофилл «в». Особенно четко это проявляется при 3-й и 4-й степени поражения, в то время, как хлорофилл «а» и каротиноиды подвержены меньшему деструктивному воздействию инфекции.

Представляет интерес изучить сезонную динамику содержания зеленых пигментов в пораженных мучнистой росой листьях (табл. 3).

В период выхода растений ржи в трубку и фазу колошения каких-либо отклонений от описанных выше закономерностей не наблюдалось.

Сезонная динамика содержания зеленых и желтых пигментов
в листьях здоровых (1) и пораженных мучнистой росой (2) растений ржи,
мг/г сухого вещества

Фаза роста	Вариант	Хлорофилл «а»		Хлорофилл «в»		Каротиноиды	
		Ярусы					
		I	II	I	II	I	II
Выход в трубку	1	0,187±0,11	0,172±0,09	0,098±0,06	0,089±0,06	0,089±0,05	0,086±0,10
	2	0,172±0,11	0,165±0,11	0,073±0,11	0,071±0,10	0,084±0,11	0,077±0,13
Колошение	1	0,189±0,10	0,176±0,12	0,094±0,08	0,092±0,07	0,080±0,07	0,074±0,09
	2	0,171±0,04	0,162±0,07	0,073±0,04	0,075±0,11	0,071±0,13	0,073±0,07
Конец колошения	1	0,196±0,07	0,187±0,09	0,097±0,08	0,094±0,03	0,078±0,11	0,077±0,06
	2	0,141±0,07	0,141±0,05	0,071±0,09	0,067±0,11	0,071±0,08	0,069±0,08
Начало цветения	1	0,183±0,09	0,181±0,04	0,081±0,13	0,076±0,08	0,077±0,04	0,076±0,11
	2	0,196±0,03	0,193±0,08	0,095±0,05	0,078±0,12	0,084±0,03	0,079±0,07
Цветение	1	0,181±0,04	0,171±0,13	0,080±0,07	0,066±0,09	0,074±0,06	0,067±0,07
	2	0,228±0,10	0,226±0,15	0,098±0,11	0,093±0,05	0,082±0,08	0,076±0,11
Конец цветения	1	0,163±0,04	0,167±0,07	0,074±0,06	0,063±0,12	0,065±0,11	0,056±0,12
	2	0,189±0,07	0,189±0,04	0,079±0,08	0,071±0,07	0,075±0,09	0,068±0,07
Начало созревания	1	0,167±0,08	0,160±0,08	0,061±0,15	0,058±0,10	0,054±0,07	0,053±0,02
	2	0,126±0,05	0,125±0,07	0,050±0,07	0,042±0,04	0,046±0,04	0,043±0,04

Однако замечено менее интенсивное уменьшение количества хлорофиллов на этих стадиях развития болезни по сравнению с фазой созревания. Это, вероятно, связано с возрастом тканей. Известно, что поражение молодых тканей листа (фазы выхода в трубку и колошения), как правило, не вызывает заметного снижения концентрации пигментов, как это наблюдается в старых тканях (фаза созревания), потерявших лабильность своих защитных свойств.

В фазу цветения растений ржи наблюдалось некоторое увеличение концентрации хлорофиллов «а» и «в». Например, в начале цветения количество хлорофиллов в инфицированных тканях составляло в среднем 103—104 %, а непосредственно в фазу цветения в среднем 126 % по отношению к контролю. Возрастание содержания зеленых пигментов именно в фазу цветения можно объяснить тем, что в этот ответственный для растительного организма период формирования репродуктивных органов происходит более усиленное расходование пластических веществ и энергии. Для восполнения этих затрат необходима высокая интенсивность фотосинтеза, которая определяется оптимальным содержанием пигментов хлоропластов. В связи с этим в период цветения наблюдается увеличение содержания хлорофиллов.

В конце цветения на первых стадиях поражения также увеличивается количество зеленых пигментов. Но уже на 3-й и 4-й стадиях поражения более интенсивно идет процесс уменьшения количества хлорофиллов.

Установлено также, что под влиянием грибной инфекции наблюдается некоторое различие в изменении содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях разных ярусов, а также в разных зонах листа. При мучнисторосяной инфекции заболеванию в большей степени подвержены листья нижнего яруса, поскольку возбудитель мучнистой росы предпочитает условия затенения и меньшего периода освещения. Поэтому в листьях этого яруса, как правило, более резко падает концентрация хлорофилла.

Листья среднего яруса заболевают в меньшей степени, здесь количество хлорофилла при сильной степени поражения снижается на 44—53 %.

Значительное поражение листьев верхнего яруса (онтогенетически более молодых) наблюдалось в конце цветения, что привело к увеличению скорости деградации зеленых пигментов. Кроме того, при одновременном действии на растения ржавчины и мучнистой росы в нижнем ярусе преобладает мучнистая роса, а в среднем и верхнем — ржавчина.

При совместной инфекции наблюдается более резкое снижение концентрации хлорофилла в фазу, предшествующую цветению. Это, по-видимому, вызвано сильным ослаблением растительного организма под влиянием различных токсинов, выделяемых одновременно двумя патогенами. Токсические вещества гриба, проникая в растительную клетку, могут действовать на пигментный и белковый компоненты пигмент-белкового комплекса хлоропластов, что приводит к нарушению их упорядоченной структуры.

Таким образом, общим для грибных инфекций является меньшая степень поражения листьев верхнего яруса, однако при ржавчинной и совместной инфекциях к началу созревания зерна количество хлорофилла уменьшается на 56—60%, каротиноидов — на 35—40 %, а при мучнисторосяной инфекции — на 41 и 42—50 % соответственно.

В то же время отмечено некоторое возрастание концентрации каротиноидов по сравнению с контролем в фазу цветения, особенно заметное в листьях верхнего яруса.

Определенный интерес представляют данные по исследованию содержания пигментов в разных по возрасту тканях листа. Как известно, для листьев злаков характерен базальный рост, поэтому чем ближе к основанию листа находится зона листовой пластинки, тем она моложе в сравнении с вышележащей. Установлено, что при мучнисторосяной и

совместной инфекциях количество пигментов интенсивнее снижается в онтогенетически более старых тканях, т. е. в верхней зоне листовой пластинки. Чем моложе ткани, тем позже происходят в них существенные количественные изменения фотосинтезирующих пигментов. Вероятно, эта закономерность является в какой-то мере проявлением иммунитета растительного организма, различающегося у разных по возрасту тканей.

Анализ полученных данных показывает, что поражение растений фитопатогенными грибами приводит к нарушению структурно-функциональной организации фотосинтезирующего аппарата растительной клетки. Это выражается прежде всего в разрушении зеленых и желтых пигментов в инфицированных тканях и снижении фотохимической активности хлоропластов.

Список литературы

1. Купревич В. Ф. Науч. тр.: В 4 т. Мн., 1973. Т. 3. С. 456.
2. Шлык А. А. // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154.
3. Серова З. Я., Подчуфарова Г. М., Гесь Л. К. Окислительно-восстановительные процессы инфицированного растения. Мн., 1982. С. 232.
4. Дворецкая Е. М., Скуртул А. М. // Биохимия плодов и овощей. Иммуни-тет и покой картофеля, плодов и овощей. М., 1964. С. 111.
5. Шуканов А. С., Лемеза Н. А., Гулевич А. П. // Микология и фитопато-логия. 1980. Т. 14. № 2. С. 117.
6. Оршанская Ф. Б. // Бюлл. Глав. бот. сада. 1966. Вып. 61. С. 79.
7. Реуцкая Л. Н. // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1967. № 4. С. 113.