

# БУЛЕТИНУЛ

АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ  
А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ

## ИЗВЕСТИЯ

АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

9

1967



**БУЛЕТИНУЛ**  
**АКАДЕМИЕЙ ДЕ ШТИИНЦЕ**  
**А РСС МОЛДОВЕНЕШТЬ**

**ИЗВЕСТИЯ**  
**АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР**

№ 9



И. С. ПОПУШОЙ, Л. Ф. ОНОФРАШ, Э. Д. КОГАН, Э. Ф. ХРИПУНОВА,  
Ж. Г. ПРОСТАКОВА

### ЗНАЧЕНИЕ ГРИБА *VERTICILLIUM DAHLIAE* KLEB. И ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ЗАБОЛЕВАНИЯ В УСЫХАНИИ КОСТОЧКОВЫХ ПЛОДОВЫХ И УВЯДАНИИ ПАСЛЕНОВЫХ КУЛЬТУР

#### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Академики АН МССР Я. С. Гросул (главный редактор), А. А. Спасский (зам. главного редактора), члены-корреспонденты АН МССР С. М. Иванов, И. С. Попушой, доктора биологических наук В. В. Арасимович, М. Д. Кушниренко, кандидат сельскохозяйственных наук Л. Е. Рыбак (ответственный за выпуск).

Преждевременное усыхание косточковых и увядание пасленовых — явление широко распространенное в Молдавской ССР. Ежегодно от этого заболевания погибает около 3—4% косточковых плодовых и почти столько же пасленовых культур. Кроме того, на огромных площадях как косточковые, так и пасленовые сбрасывают в процессе заболевания листья в июне—июле, в результате чего погибает часть веток, и полностью или частично теряются ценные качества плодов.

Как мы указывали ранее [4, 5, 6], в различных странах исследователи приходили к самым противоречивым выводам относительно этиологии заболевания. Это явление изучается также и в Молдавии. Относительно этиологии преждевременного усыхания косточковых и увядания пасленовых в республике имеются различные мнения.

Если противоречивые выводы в ряде стран относительно этиологии преждевременного усыхания косточковых и увядания пасленовых находят свое объяснение в различии окружающих почвенно-климатических условий, то подобные противоречия относительно причины этого явления в условиях Молдавии, где изучение проводилось рядом исследователей в основном в одних и тех же хозяйствах, на одних и тех же растениях, совсем необъяснимы.

На протяжении ряда лет этиологией преждевременного усыхания косточковых в Молдавии занималась Э. П. Кропис [2, 3], которая пришла к выводу, что основной причиной преждевременного усыхания косточковых в Молдавии являются грибы рода *Cytospora*.

В 1960 году И. С. Попушой и М. Е. Штейнберг [7] выделили из древесины усыхающих деревьев гриб *Verticillium dahliae* Kleb.

В 1961 году С. М. Иванов опубликовал монографию по вопросу усыхания косточковых в Молдавской ССР [1], являющуюся результатом изучения этого явления на протяжении ряда лет. Поскольку объяснение причины этого явления в книге С. М. Иванова для Молдавии дано в новом аспекте, мы приводим эту точку зрения более детально. Главной причиной усыхания деревьев сливы и других косточковых плодовых пород С. М. Иванов считает функциональное заболевание, вызываемое несоответствием условий произрастания требованиям плодовых деревьев.

Характерные симптомы функционального заболевания — это пожелтение листьев и их опадение в летний, наиболее жаркий период; пожелтение, увядание и усыхание листьев; усыхание и опадение зеленых листьев или же опадение листьев без внешних заметных изменений.

п58738  
Центральная научная  
БИБЛИОТЕКА  
Академии наук Киргизской ССР



«...В древесине наблюдается побурение тканей в виде пятен или резко выраженного сплошного кольца поврежденных тканей молодой древесины. Пожелтение, усыхание и опадение листьев является следствием некроза молодой древесины» [1].

Рассмотрев результаты изучения симптомов функционального заболевания и времени проявления некроза, автор приходит к выводу о двоякой природе непаразитарного некроза. «Проявляющиеся в наиболее жаркий период лета симптомы начального заболевания обусловлены некрозом молодой древесины. Внезапное летнее проявление некроза молодой древесины у внешне совершенно здоровых деревьев, имеющих очень хороший рост, объясняется явлением интоксикации. Отравление молодой древесины вызвано накоплением токсических продуктов вследствие нарушения процессов обмена веществ при функциональном заболевании деревьев...»

«Расстройство обмена и функциональное заболевание деревьев являются следствием нарушения метаболической функции корня. Поэтому внешние причины заболевания многообразны и в различных условиях встречаются в разных сочетаниях».

К внешним причинам автор относит: слабую аэрацию почвы, недостаточность ее увлажнения, недостаточность отдельных основных элементов питания, действия повышенных и пониженных температур воздуха и почвы и многие другие факторы, нарушающие правильную деятельность корневой системы.

Что же касается роли микроорганизмов в развитии данного заболевания, то автор считает, что они являются вторичными, а первичным — функциональное расстройство. Функционально больное растение всегда является благоприятным субстратом для внедрения и развития грибов рода *Cytospora* и других раневых паразитов косточковых.

Как бы итогом новой гипотезы относительно этиологии преждевременного усыхания косточковых явилась схема, представленная на стр. 209 [см. схему 1].

Таким образом, в Молдавии к 1961 году имелись три основные точки зрения относительно этиологии преждевременного усыхания косточковых. Это обстоятельство заставило нас, начиная с 1961 года, заниматься изучением этиологии преждевременного усыхания косточковых, а наряду с ним и увядания пасленовых, характер и симптомы заболевания у которых примерно такие же, как и у косточковых.

За 1961—1965 годы сделано около 600 выездов в хозяйства, расположенные в разных почвенно-климатических зонах МССР. Отобранные в каждом из них многочисленные как почвенные, так и растительные образцы подвергались затем микологическому анализу. Из собранных образцов проведено около 4000 посевов для выделения микофлоры. С первых же дней микологические анализы показали наличие гриба *Verticillium dahliae* Kleb. во всех анализируемых образцах при свежем проявлении некроза молодой древесины. (При ином характере некроза выделялись другие грибы).

Следует отметить, что как внешние, так и внутренние признаки заболевания полностью при этом соответствовали признакам, описанным для функционального заболевания. Дальнейшие исследования также подтвердили тождество характера проявления и признаков заболевания, изучаемой нами болезни и функционального заболевания, описанного выше. При этом, как мы указывали, вышеназванный гриб всегда выделялся при свежем проявлении заболевания. Характер заболевания, на-

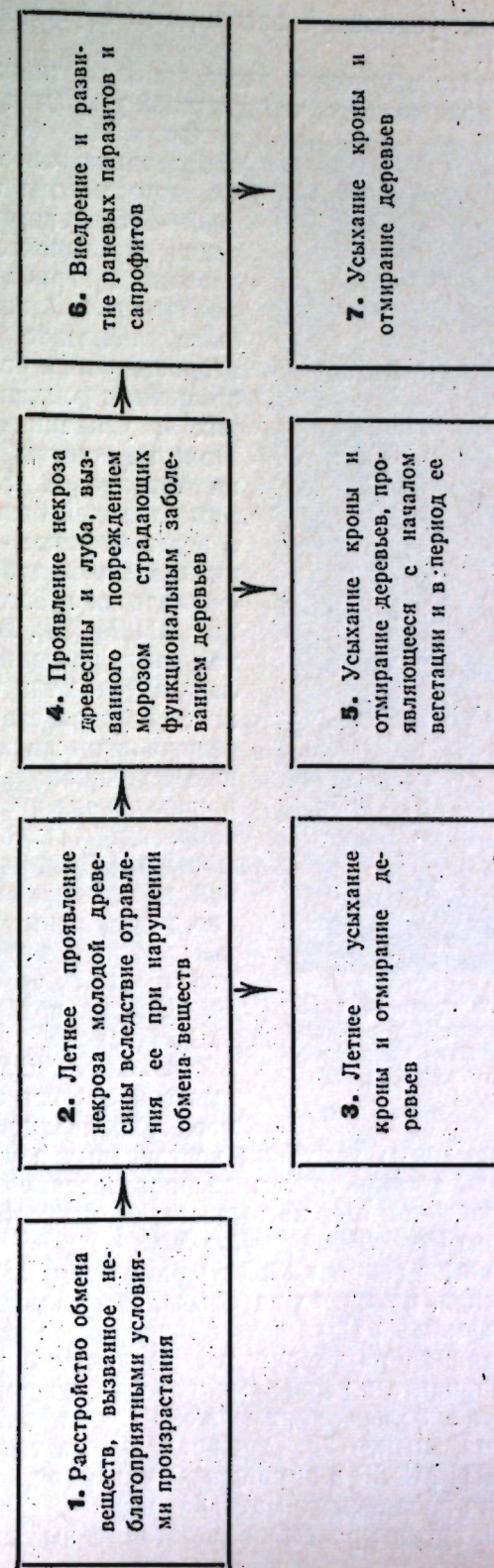


Схема основных этапов процесса усыхания плодовых деревьев косточковых пород (по С. М. Иванову)



блюдаемого в природных условиях с внешними и внутренними признаками, показан на рис. 1.

Многочисленная частота выделения этого гриба, а также точка зрения С. М. Иванова [1], полагающего, что причиной усыхания косточковых является их функциональное заболевание, обусловили опыты, которые мы проводили в 1962—1965 гг. по изучению значения функционального заболевания и гриба *Verticillium dahliae* Kleb., которому, как было показано, отводилась второстепенная роль в преждевременном усыхании косточковых и увядании пасленовых.

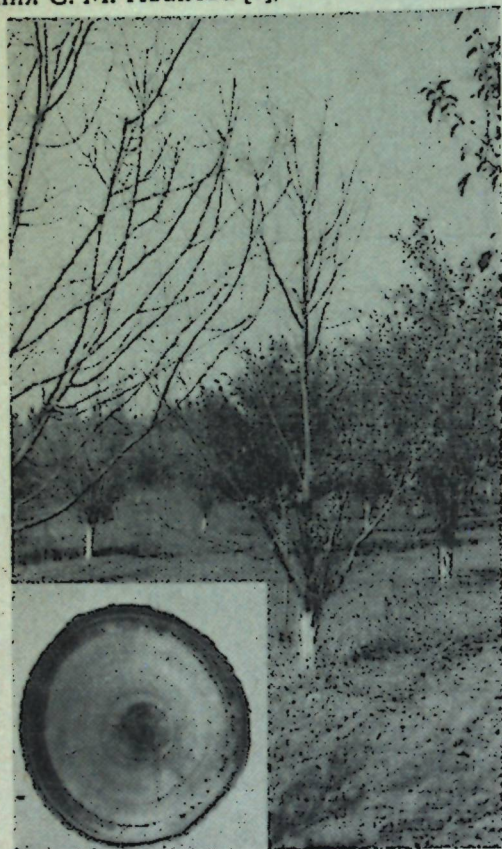


Рис. 1. Характер внешнего проявления заболевания и некроза древесины у преждевременно усыхающих деревьев при естественной протеканности заболевания

Полевые опыты проводились на территории Научно-экспериментальной базы АН МССР, а вегетационные — на вегетационной площадке Института физиологии и биохимии растений АН МССР. В наших опытах часть растений выращивалась в условиях, способствующих расстройству процессов обмена веществ и возникновению функционального заболевания, другая часть — в условиях, приближенных к оптимальным. Создание этих условий в вегетационных опытах (по нашей просьбе и при нашем участии) проведено в разное время З. И. Журавлевой, Н. Н. Ника под руководством С. М. Иванова.

Основную цель опытов — выяснение роли функционального заболевания и грибной

инфекции в преждевременном усыхании косточковых и увядании пасленовых — намечалось достичь путем воспроизведения заболевания: а) искусственным нарушением обмена веществ; б) искусственным заражением растений грибом *Verticillium dahliae* Kleb.

В вегетационном опыте (апрель 1962 г.) однолетние саженцы сливы сорта Венгерка ажанская, привитые на алыче, были высажены в вегетационные сосуды, объемом до 12 кг почвы (почва была взята в междурядье старого виноградника на территории Научно-экспериментальной базы АН МССР). В варианте с условиями, способствующими возникновению функционального заболевания, высажено 20 растений, в условиях, приближенных к оптимальным, — 25. Одновременно на территории Экспериментальной базы АН МССР в природных условиях высадили 15 растений из той же партии посадочного материала.

При посадке первой группы растений (вегетационный опыт) в почву

было дано фосфатно-азотное удобрение с повышенной дозой азота ( $N_2$ ); второй группе растений — полное минеральное удобрение с двойной дозой калия из расчета 0,1 г действующего начала на 1 кг почвы (при одной норме). Полив проводился ежедневно по весу до 70% от полной влагоемкости.

В жаркий период лета (с 28 июля) у части сосудов каждой группы была повышена температура путем окрашивания их в черный цвет. У другой части сосудов в течение 10 дней (с 27 июля по 5 августа) ухудшалась аэрация почвы по методу, предложенному С. М. Ивановым (путем закрытия вегетационных сосудов слоем пластилина). Было оставлено для полива только узкое отверстие в стеклянной трубке диаметром в 1,5 см. Из каждой группы по 10 растений были оставлены в качестве контроля, а по 10—28 июля заражены свежей культурой гриба *Verticillium dahliae* Kleb., выделенного из сливового дерева совхоза-училища «Гратиешты». Заражение проведено путем внесения в почву к корням овса, предварительно зараженного грибом (растения, высаженные в природных условиях, были заражены этой же культурой гриба 8 августа).

Путем наблюдения за ростом и развитием растений установлено, что первые (в вегетационных сосудах) развивались плохо и к сентябрю отставали в росте от вторых (высаженных в природных условиях), примерно, в 1,5 раза.

В начале сентября было взято по три растения из каждой группы, чтобы выяснить наличие гриба в корнях, в древесине надземной части растения, в почве, а также установить наличие некроза древесины.

В результате проведенных микологических анализов гриб *Verticillium dahliae* Kleb. не обнаружен в вегетационных опытах ни в почве, ни в древесине. Не обнаружен также и некроз древесины такой, какой наблюдается при усыхании деревьев в природных условиях.

Функциональное заболевание, описанное выше, а также проявление болезни в результате проникновения гриба проведенными опытами вызвано не было.

Что касается искусственных заражений, проведенных в полевых условиях тем же методом, на таком же посадочном материале с помощью той же культуры гриба, то заболевание проявилось у 5 растений из 6. При этом как внешние, так и внутренние признаки заболевания полностью соответствовали признакам, характерным для естественного хода заболевания.

В вегетационных сосудах, где аэрация была сильно нарушена с помощью пластилина, произошло усыхание деревьев, однако характер проявления заболевания не имел ничего общего с проявлением болезни в природных условиях, т. к. характерный некроз молодой древесины при этом отсутствовал, и наблюдалось лишь побурение старой древесины, идущее сверху вниз. Таким образом, созданные условия роста, способствующие расстройству процессов обмена, с которым, как предполагалось, связано возникновение заболевания в садах, не вызвали проявления характерных симптомов в условиях вегетационного опыта. Характерные симптомы проявились только при искусственном заражении растений грибом *Verticillium dahliae* Kleb. в природных условиях. Из всех этих растений гриб вновь был выделен в чистую культуру. Кроме того, летом 1962 года в различные сроки, разными методами дополнительно было проведено 396 других искусственных заражений косточковых плодовых в природных условиях и получено проявление заболевания в 331



случае (83,6%). В 1963 году вегетационные опыты были повторены с растениями сливы сорта Венгерка ажанская и персика Золотой юбилей (почва взята из-под сливы Венгерка ажанская, пораженной грибом *Verticillium dahliae* Kleb. в совхозе-училище «Гратиешты»). Из схемы опыта были исключены варианты с нарушением аэрации и повышением температуры почвы. Все остальные условия остались прежними. Одновременно на территории Научно-экспериментальной базы АН МССР из той же партии посадочного материала высажено 23 дерева абрикоса сорта Краснощекый, 24 персиковых дерева сорта Золотой юбилей, 27 сливовых деревьев сорта Венгерка ажанская и 16 — сорта Венгерка итальянская. 26 июня 1963 года проведено искусственное заражение растений как в вегетационных сосудах, так и в природных условиях. При этом отмечено, что растения в сосудах очень сильно отставали в росте и развитии по сравнению с растениями, высаженными в природных условиях. Заражение проведено мицелием гриба в надрез корневой шейки растения. Контрольным растениям делались такие же надрезы, но без внесения мицелия гриба. 24 июля (спустя 28 дней после заражения) у двух сливовых деревьев, высаженных в природных условиях, обнаружены первые признаки заболевания. А уже к 2 августа проявление заболевания с характерными признаками, наблюдающимися в природных условиях, получено у 28 из 32 растений. Из всех этих растений в чистую культуру повторно был выделен гриб *Verticillium dahliae* Kleb.

Проведенные в этом же году в других целях 640 дополнительных заражений на косточковых показали проявление характерных признаков в 586 случаях, что составляет 91,5%.

В вегетационных сосудах и на этот раз не получено проявление заболевания, наблюдаемого в природных условиях ни в вариантах, где были созданы условия несбалансированности основных элементов питания, ни в варианте с предполагаемыми оптимальными условиями для роста и развития, ни при искусственном заражении грибом, а также без него. Детальный анализ древесины растений, выращенных в вегетационных

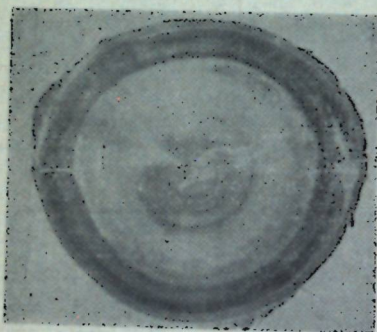


Рис. 2. Характерный некроз молодой древесины, полученный путем искусственного заражения растения грибом *Verticillium dahliae* Kleb.

опытах, проведен в августе 1965 года. При этом установлено отсутствие характерного некроза молодой древесины во всех вариантах без искусственного заражения грибом. Начало образования такого некроза отмечено лишь там, где гриб был внесен в корневую шейку растений как в вариантах с нарушенным обменом веществ, так и в вариантах с предполагаемыми оптимальными условиями.

Характерный некроз молодой древесины, наблюдающийся в природных условиях и охватывающий всю надземную часть растения, получен без нарушения обмена веществ во всех растениях, выращиваемых в природ-

ных условиях и искусственно зараженных при этом грибом *Verticillium dahliae* Kleb. (рис. 2). В опыте 1964 года были использованы сливовые растения сорта Венгерка ажанская, посаженные в вегетационные сосуды (вмещающие 21 кг почвы) в 1963 году. Так, в 1963 году при посадке в почву было внесено

полное минеральное удобрение из расчета 0,1 г действующего начала на 1 кг почвы. В том же году растения значительно отстали в росте от тех, которые были посажены в природных условиях и у которых рост и развитие не лимитировались ни условиями питания, влажности и температуры, ни объемом почвы. В апреле 1964 года растениям в вегетационных сосудах опять дано полное минеральное удобрение из того же расчета, а 6 июня они были разделены на две группы по 6 растений. 6 июня и 11 июля первой из них дополнительно дано калийное удобрение, а второй — дополнительное азотное удобрение из расчета 0,2 г действующего начала на 1 кг почвы.

Внесением калийного удобрения предполагалось достигнуть лучшей сбалансированности основных элементов минерального питания, а внесением азотного удобрения — вызвать недостаточность калийного и фосфатного питания и этим способствовать возникновению функционального заболевания деревьев.

В середине августа проведено заражение растений грибом *Verticillium dahliae* Kleb., выделенным из сливового дерева сорта Венгерка ажанская совхоза-училища «Гратиешты». Искусственное заражение выполнено методом введения мицелия гриба в надрез корневой шейки растения. Контрольным растениям делались такие же надрезы, но без внесения гриба.

В процессе проведения искусственных заражений отмечен большой избыток влаги в большинстве сосудов второй группы растений. Уровень воды был на 2—4 см выше уровня почвы, несмотря на то, что полив был произведен за день раньше. Предположение С. М. Иванова о том, что этот избыток влаги является результатом накопления в сосудах дождевой воды, не подтвердилось, во-первых, потому что во всех остальных сосудах, находящихся в таких же условиях, почва была сухой, с растрескивающейся сухой коркой на поверхности, во-вторых, потому, что и изготовленные и надетые на сосуды колпаки, предназначенные для предохранения сосудов от попадания в них дождевой воды, не дали ожидаемого результата, при очередном осмотре 9 сентября 1964 г. в этих же сосудах наблюдался большой избыток влаги, отчего почва в некоторых из них приобрела сизоватый оттенок.

В результате создавшихся условий резкого нарушения обмена веществ, не наблюдающегося в природных условиях, одно растение второй группы (№ 10) пол-

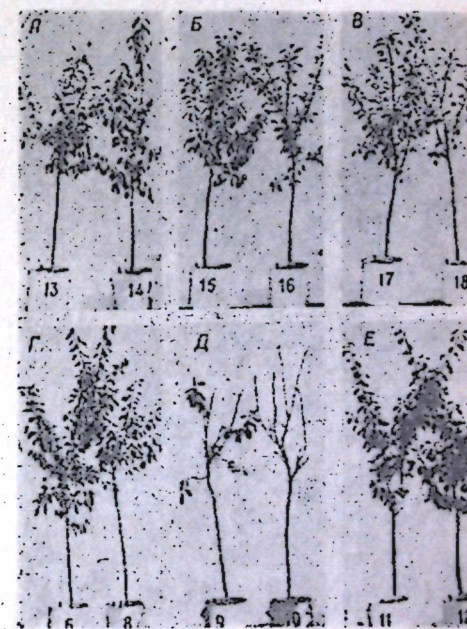


Рис. 3. Влияние расстройства обмена веществ и гриба *Verticillium dahliae* Kleb. в вегетационных опытах на преждевременное усыхание косточковых: сверху NPK+K<sub>2</sub> А — контроль, Б — заражение почвы, В — заражение растений. Снизу NPK+N<sub>2</sub> Г — контроль, Д — заражение почвы, Е — заражение растений



ностью погибло, другое (№ 9) потеряло значительную часть листьев; у растения (№ 18) первой группы, где также было отмечено переувлажнение почвы, опадение листьев было частичным (см. рис. 3). Несмотря на вызванные резкие нарушения обмена веществ, заболевание с признаками, наблюдающимися в природных условиях, не воспроизведено.

Искусственно зараженные растения сливы сорта Венгерка ажанская, высаженные в природных условиях также в 1963 году и имеющие к 1964 году гораздо лучший рост и развитие, полностью воспроизвели наблюдаемое в природных условиях явление преждевременного усыхания при искусственном заражении грибом.

Проведенные дополнительные заражения 1964 года на косточковых плодовых разного возраста в природных условиях дали проявление заболевания с характерными признаками в 352 случаях из 435, или 80,9%; в 1965 году из 760—566, или 74,5%. Воспроизведенное таким образом заболевание всегда сопровождалось такими же признаками, какие наблюдаются при естественном проявлении заболевания (рис. 4).



Рис. 4. Характер внешнего проявления заболевания и некроза древесины у преждевременно усыхающих деревьев при искусственном заражении грибом *Verticillium dahliae* Kleb.

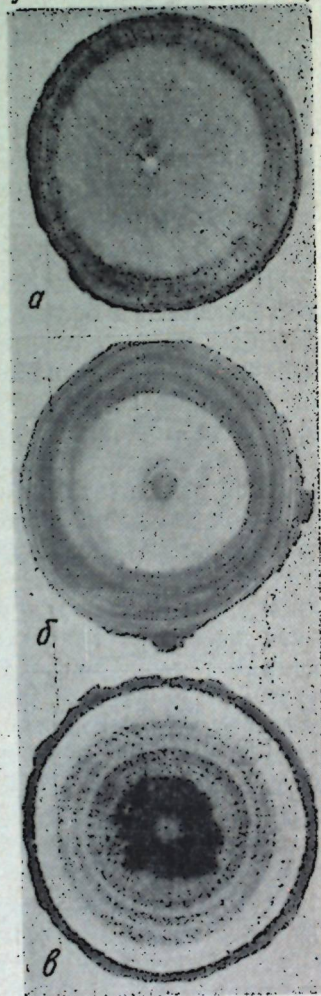


Рис. 5. Характер некроза древесины: а) при естественной протекаемости заболевания; б) при искусственных заражениях грибом *Verticillium dahliae* Kleb. в) при нарушении обмена веществ

Итак, проведенными на протяжении 1962—1965 гг. опытами преждевременное усыхание косточковых с характерными признаками, наблюдающимися в природных условиях, воспроизведено в большом количестве путем искусственного заражения растений грибом *Verticillium dahliae* Kleb. и не воспроизведено ни в одном случае путем создания условий несбалансированности питания или других нарушений обмена веществ. Более того, даже гриб не вызывал заболевания при условии введения его в растение с нарушенным обменом веществ, что доказывается опытами, проведенными на протяжении четырех лет.

Характер некроза молодой древесины, вызванного грибом *Verticillium dahliae* Kleb., полностью соответствует наблюдаемому в природных условиях (рис. 5, а, б). Побурение же старой древесины в вегетационных опытах как в вариантах с нарушением обмена веществ растений, так и с оптимальными условиями не наблюдается в природе при естественном проявлении преждевременного усыхания косточковых (рис. 5 в).

Факт полного воспроизведения болезни путем искусственного заражения различных косточковых растений в природных условиях грибом *Verticillium dahliae* Kleb. и неудачи воспроизведения, где растения даже в варианте с «оптимальными условиями» развивались гораздо слабее и значительно отставали в росте, указывают на то, что худшие условия, созданные для растения, одновременно являются плохими и для гриба.

Следует отметить, что искусственное заражение растений в природных условиях также не приводило к ожидаемому результату в тех случаях, когда растение по каким-либо причинам плохо росло и развивалось. Это полностью согласуется с имеющим место в природных условиях распространением этого явления; чаще всего и больше всего оно распространено в хозяйствах, расположенных на самых богатых черноземных и пойменных почвах, с наиболее высоким уровнем агротехники (совхоз-училище «Гратнешты», совхоз-техникум им. Ленина с. Цауль, совхоз «Криулянский», колхозы «Фруктовый Донбасс» и «Путь к коммунизму» Дубоссарского района, им. Ленина Бендерского района, «Вяца ноуэ» и «Путь к коммунизму» Оргеевского района, совхоз-училище им. Фрунзе Тираспольского района и др.). В перечисленных хозяйствах наибольший процент деревьев, пораженных этим заболеванием. В хозяйствах же с худшими почвами и более низким уровнем агротехники пораженность косточковых этим заболеванием меньше.

Не менее распространенным и вредоносным в условиях Молдавии является увядание пасленовых. Болезнь особенно распространена в хозяйствах, расположенных на богатых пойменных и некоторых черноземных почвах, где и уровень хозяйствования также выше.

В результате микологического анализа растительных образцов, собранных на протяжении 1961—1965 гг., установлено, что при свежем проявлении заболевания из больных тканей, как правило, всегда выделяется гриб *Verticillium dahliae* Kleb.

В связи с этим изучение данного заболевания у пасленовых проводилось нами в 1962—1965 гг. наряду с изучением его у косточковых плодовых. Опыты проводились как в вегетационных, так и в природных условиях\*.

\* Создание условий, способствующих расстройству обмена веществ и возникновению функционального заболевания, и условий, приближающихся к оптимальным, по нашей просьбе и при нашем участии проведено в разное время Э. И. Журавлевой и Н. Н. Ника под руководством С. М. Иванова.



Основную цель опытов — выяснение роли функционального заболевания и грибной инфекции в увядании растений баклажанов намечалось достигнуть путем воспроизведения заболевания:

- а) искусственным нарушением обмена веществ;
- б) искусственным заражением растений грибом *Verticillium dahliae* Kleb.

В вегетационных опытах 1962 года растения баклажанов сорта Донской-14 были высажены в вегетационные сосуды Вагнера, вмещающие 8 кг почвы каждый. Почва взята в междурядьях старого виноградника на территории Научно-экспериментальной базы АН МССР. Растения в опыте выращивались на стерильной и нестерильной почве (стерилизация проведена нагреванием в автоклаве).

В обоих случаях часть растений выращивалась на фоне NPK, а часть — на фоне  $N_2$ . Удобрения были внесены в почву при посадке в виде раствора из расчета 0,1 г действующего начала на 1 кг почвы. Посев проросших семян проведен 4 мая. Растения ежедневно поливали по весу до 70% от полной влагоемкости почвы. 17 июня 1962 года проведено искусственное заражение растений грибом *Verticillium dahliae* Kleb., выделенным из сливового дерева сорта Венгерка ажанская из совхоза-училища «Гратиешты».

В середине июля началось постепенное пожелтение и отмирание листьев нижних ярусов, которые ярче проявлялись в варианте NPK и менее — в варианте  $N_2$  (независимо от наличия или отсутствия гриба).

26 июля часть растений каждого варианта поставили в условия затрудненной аэрации, а часть — в условия повышенной температуры почвы, что достигалось путем окрашивания сосудов в черный цвет. Затруднение аэрации проведено по методу, предложенному С. И. Ивановым, т. е. сосуды закрывались пластилином на 10—12 дней. Условия затрудненной аэрации и повышенной температуры ускорили старение, пожелтение, отмирание и опадение нижних листьев, что было сильно выражено в вариантах с затрудненной аэрацией и слабо — с повышенной температурой почвы.

Таким образом, в вегетационных опытах 1962 года признаки нарушения обмена веществ (пожелтение и опадение листьев) у растений баклажанов наблюдались во всех вариантах.

Несмотря на созданные неблагоприятные условия (плохая аэрация, повышенная температура и др.), которые, согласно гипотезе С. М. Иванова, должны были вызвать увядание и усыхание растений баклажанов с характерными при этом признаками, наблюдающимися в природных условиях, этого не произошло.

Не подтвердилось и второе предположение о том, что в случае нарушения обмена веществ возникнут условия для проникновения и развития гриба в растения. Несмотря на проведенные искусственные заражения, характерные симптомы вертициллез и в этом случае не проявились за исключением одного растения варианта  $N_2$ , у которого признаки нарушенного обмена веществ (преждевременное пожелтение и опадение листьев, наблюдавшееся у остальных растений) не отмечены.

Искусственные заражения, проведенные на других растениях баклажана и перца различными методами, дали возможность воспроизвести заболевание, наблюдаемое в природных условиях, в 478 случаях из 580, или 82,4%.

Вегетационный опыт такой же, как и в 1962 году, был заложен в 1963. Из схемы опыта был исключен вариант со стерильной почвой,

Одной части растений при посадке было дано полное минеральное удобрение с двойной дозой калия, другой части — одностороннее азотное удобрение. В этом опыте, как и в предыдущем, увядание баклажанов с характерными признаками, наблюдаемыми в природных условиях, не получено ни в результате нарушения обмена веществ, вызванного физиологическими методами, ни при искусственном заражении грибом *Verticillium dahliae* Kleb.

В связи с этим было высказано предположение о том, что отрицательный результат проведенных опытов по искусственному заражению обусловлен применением для заражения гриба, патогенные свойства которого, возможно, ослабли в результате пересева и хранения на семенах овса. Однако искусственные заражения этой же культурой гриба баклажанов того же сорта, выращенных в природных условиях, опровергли это предположение.

Следовательно, причиной отрицательного результата являются условия, созданные в вегетационных сосудах и значительно отличающиеся от природных. При этом нужно отметить, что растения баклажанов в природных условиях развивались гораздо лучше, чем в вегетационных сосудах.

Опыт был заложен на территории Научно-экспериментальной базы АН МССР на черноземе обыкновенном, тяжелосуглинистом, на тяжелом суглинке (рН. 7,2). В схеме опыта были 4 делянки по 80 растений в каждой. Первая делянка была оставлена в качестве контроля. При посадке во второй делянке дано калийное удобрение из расчета 2 г действующего начала на 1 м<sup>2</sup>, а в третью — внесены азотные удобрения  $[(NH_4)_2SO_4]$  из расчета 2 г действующего начала на 1 м<sup>2</sup>; в четвертую делянку — азотные удобрения  $[Ca(NO_3)_2]$  из того же расчета.

2 июля проведено искусственное заражение одной части растений (по 40 растений в каждой делянке) путем внесения в почву овса, предварительно инфицированного грибом *Verticillium dahliae* Kleb. (Для заражения был использован тот же материал, что и при искусственном заражении растений в сосудах). 22 июля слабое увядание отмечено у двух растений в первой делянке и у одного — в третьей делянке. К 12 августа проявление заболевания с характерными признаками, наблюдающимися в природных условиях, отмечено у 38 растений из 40 в контроле, у 32 из 38 — в варианте с калийным удобрением, у 36 из 39 — в варианте с азотным удобрением  $NH_4$  и у 35 из 40 — в варианте с удобрением  $NO_3$ . 13 июля отдельные части этих растений были взяты для микологического анализа, в результате которого гриб *Verticillium dahliae* Kleb. был реизолирован из 132 растений, проявивших признаки заболевания, а также из двух растений варианта с  $[(NH_4)_2SO_4]$   $(NH_4)_2SO_4$ , которые были искусственно заражены грибом, но на которых внешние признаки заболевания не проявились. Таким образом, из всего количества искусственно зараженных растений (157) характерные признаки заболевания, наблюдающиеся при естественном проявлении заболевания, получены у 141 растения, а из 134 гриб был реизолирован. Что касается незараженных растений всех вариантов, то они развивались нормально и у них не были отмечены случаи проявления болезни. Для контроля из каждой группы по пять незараженных растений были подвергнуты микологическому анализу. Гриб не выделен.

В 1963 году для других целей различными методами в природных условиях проведено 1266 искусственных заражений на растениях баклажана и перца и получено проявление в 1158 случаях, или 91,5%.



В 1964 году искусственные заражения различными методами без искусственного изменения состояния растения физиологическими методами проведено на 328 растениях баклажана. Проявление симптомов, наблюдающихся при естественном проявлении, получено на 272 из них, или 82,9%.

В результате проведенных на протяжении 1962—1964 гг. вегетационных и полевых опытов нами было высказано предположение, что отсутствие проявления заболевания в вегетационных опытах в результате искусственного заражения грибом и проявление заболевания при заражении растений в природных условиях можно объяснить перегревом почвы в сосудах или же неуравновешенностью влажности в последних.

С этой целью в 1965 году были заложены новые вегетационные и полевые опыты с растениями баклажана.

В вегетационных опытах этого года растения выращивались при различной температуре почвы на трех фонах питания:

I — в почву при закладке опытов было внесено полное минеральное удобрение, а позднее проведена двухкратная подкормка азотом;

II — в почву при закладке опытов внесен азот, позднее — двухкратная подкормка азотом;

III — в почву при закладке опытов внесено РК (недостаточное азотное питание).

Закладка опыта проведена на выщелоченном супесчаном черноземе. Посев проросшими семенами проведен 17 мая. Растения поливали по весу ежедневно до 70% полной влагоемкости.

Заражение растений проведено 12 и 19 июля путем введения мицелия гриба *Verticillium dahliae* Kleb. в древесину через продольный срез корневой шейки. Такой же срез делали контрольным растениям. После проведения искусственного заражения сосуды поместили в разные температурные условия. Это достигалось следующим образом: часть сосудов каждого варианта была снаружи покрыта тканью и опущена в более низкие сосуды с водой. Другая часть оставлена непокрытой. Снижение температуры в сосудах позволило создать оптимальные условия (19—25°) для гриба.

Созданные условия питания и температуры оказали свое влияние на рост, развитие и проявление заболевания растений.

Приведенные в табл. 1 данные по влиянию на состояние баклажанов условий роста внедренного гриба *Verticillium dahliae* Kleb. показывают, что растения лучше всего росли и развивались в варианте NPK+N<sub>2</sub>. На втором месте по этим показателям были растения варианта N<sub>3</sub>. Хуже развивались растения варианта РК. Таким образом, условия питания повлияли на рост и развитие баклажанов в вегетационных сосудах, причем у растений варианта РК обмен веществ настолько был нарушен, что они даже не плодоносили. По своему росту они были вдвое ниже растений варианта N<sub>3</sub> и втрое — растений варианта NPK+N<sub>2</sub>. В этом варианте наибольшее количество больных листьев, однако симптомы заболевания не соответствовали симптомам, наблюдаемым при естественном течении болезни (см. также контроль к этому варианту).

Наибольшее количество растений с характерными признаками заболевания (14) оказалось в первом варианте, где были и лучшие условия питания. Во втором варианте, где условия питания были несколько хуже, проявление заболевания наблюдалось у меньшего ко-

Таблица 1  
Влияние условий роста гриба *Verticillium dahliae* Kleb. на рост, развитие и проявление заболевания растений баклажана в вегетационном опыте 1965 года (27.IX-1965 г.)

| № ва-<br>рианта | Условия<br>питания | Варианты опыта                                        | Всего<br>расте-<br>ний в<br>вариан-<br>те | Про-<br>яви-<br>лись<br>высши,<br>при-<br>знаки<br>забои.<br>(к-во<br>раст.) | Взрос-<br>на<br>микол.<br>анализ<br>(к-во<br>раст.) | Рензо-<br>лиро-<br>ван,<br>гриб<br>(к-во<br>раст.) | Высота<br>раст.<br>(в см) | Всего<br>раз-<br>вивш.<br>листьев<br>на 1<br>раст. | К-во<br>здоро-<br>вых<br>листьев<br>на 1<br>раст. | Количество больных листьев<br>на одном растении |              |                       |      | %<br>боль-<br>ных<br>листьев<br>от всех<br>разви-<br>вшихся |
|-----------------|--------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------|-------------------------------------------------|--------------|-----------------------|------|-------------------------------------------------------------|
|                 |                    |                                                       |                                           |                                                                              |                                                     |                                                    |                           |                                                    |                                                   | пожел-<br>тевших                                | опа-<br>вших | всего<br>боль-<br>ных |      |                                                             |
| I               | N <sub>2</sub> PK  | Контроль . . . . .                                    | 6                                         | —                                                                            | 2                                                   | —                                                  | 62,5                      | 32,1                                               | 27,3                                              | 2,0                                             | 0            | 2,8                   | 4,8  | 14,9                                                        |
|                 |                    | Зараженные растения, пониженная температура . . . . . | 12                                        | 6                                                                            | 6                                                   | 6                                                  | 65,2                      | 29,5                                               | 20,5                                              | 2,1                                             | 2,7          | 4,2                   | 9,0  | 30,5                                                        |
|                 |                    | Зараженные растения, повышенная температура . . . . . | 12                                        | 8                                                                            | 8                                                   | 6                                                  | 65,8                      | 27,6                                               | 19,9                                              | 1,9                                             | 2,7          | 3,1                   | 7,7  | 27,9                                                        |
| II              | N <sub>3</sub>     | Контроль . . . . .                                    | 6                                         | —                                                                            | 2                                                   | —                                                  | 51,2                      | 27,4                                               | 22,6                                              | 2,5                                             | 0            | 2,3                   | 4,8  | 17,5                                                        |
|                 |                    | Зараженные растения, пониженная температура . . . . . | 12                                        | 4                                                                            | 4                                                   | 4                                                  | 45,7                      | 23,1                                               | 16,4                                              | 1,1                                             | 2,5          | 3,1                   | 6,7  | 29,0                                                        |
|                 |                    | Зараженные растения, повышенная температура . . . . . | 12                                        | 6                                                                            | 6                                                   | 6                                                  | 50,4                      | 24,8                                               | 18,1                                              | 1,4                                             | 2,3          | 3,0                   | 6,7  | 27,0                                                        |
| III             | PK                 | Контроль . . . . .                                    | 6                                         | —                                                                            | 2                                                   | —                                                  | 27,3                      | 12,8                                               | 1,9                                               | 7,8                                             | 0            | 3,1                   | 10,9 | 85,2                                                        |
|                 |                    | Зараженные растения, пониженная температура . . . . . | 12                                        | 4                                                                            | 4                                                   | 4                                                  | 22,4                      | 9,9                                                | 0,2                                               | 5,1                                             | 0            | 4,6                   | 9,7  | 97,9                                                        |
|                 |                    | Зараженные растения, повышенная температура . . . . . | 12                                        | 4                                                                            | 4                                                   | 2                                                  | 23,6                      | 10,6                                               | 1,0                                               | 6,1                                             | 0,2          | 3,3                   | 9,6  | 99,6                                                        |



личества растений (10), а в третьем варианте, где обмен веществ был сильно нарушен, заболевание проявилось у 8 растений. Если в первом варианте гриб удалось реинфицировать из 12 растений, а во втором — из 10, то в третьем — гриб реинфицирован лишь из 6 растений. Степень проявления заболевания была также больше в первом варианте, и меньше — во втором и увеличивалась с понижением температуры почвы в сосудах. В связи с этим меньше и средняя высота растений, выращенных на почве с пониженной температурой, как и общее количество развившихся листьев на них.

Что касается третьего варианта РК, то здесь в результате сильного нарушения обмена веществ было большое количество пожелтевших и опавших листьев. Проявление же заболевания с характерными признаками, наблюдаемыми в природных условиях в этом варианте незначительно.

Таким образом, вегетационные опыты 1965 года (единственные опыты подобного рода на протяжении 1962—1965 гг., в которых искусственно воспроизведено заболевание и только путем искусственного заражения грибом) показали, что условия для роста и развития растений играют большую роль в поражаемости баклажана грибом *Verticillium dahliae* Kleb. В большей степени поражаются растения, находящиеся в лучших условиях для роста и развития, и в меньшей степени — при некотором нарушении этих условий.

Дополнительные искусственные заражения 1965 года (в количестве 1384), проведенные на растениях баклажана в природных условиях разными методами, в различные сроки и преследовавшие различные цели, воспроизвели заболевание с характерными признаками, наблюдающимися при естественном проявлении заболевания в 1016 случаях, или 73,4%.

В 1965 году на территории Научно-экспериментальной базы АН МССР на двух участках был заложен опыт с растениями баклажана сорта Донской-14. Расстояние между участками — около 50 м. Посадочный материал для первого участка был низкого качества (растения при посадке достигали 22—25 см высоты). Низкое качество посадочного материала и засушливые условия, имевшие место во время вегетации, отразились на росте и развитии растений, а также на степени их поражения грибом при искусственном заражении. Данные, полученные в результате проведенных заражений на этом участке, приведены в табл. 2.

Как видно из таблицы, проявление заболевания получено в результате искусственного заражения грибом *Verticillium dahliae* Kleb., причем в большей степени оно проявилось при внесении мицелия гриба в надрез корневой шейки растения и в меньшей — при внесении в почву измельченной ткани больного растения. Это объясняется присутствием в почве микроорганизмов-антагонистов, препятствующих проникновению инфекции в растение.

На втором участке высаженные в грунт растения были хорошего качества. Если на первом участке растения поливались первый раз при посадке, а второй — спустя 14 дней, то на втором участке они поливались один раз в 6—7 дней до середины августа. Растения, посаженные на этом участке, к 14 июля лучше росли и развивались, чем посаженные на первом участке, и превосходили их, примерно, в 1,5 раза, а к 21 августа — почти в 2,5 раза.

Искусственные заражения проведены теми же методами, той же

культурой гриба и в те же сроки, что и растения на первом участке (см. табл. 3).

Таблица 2  
Результаты искусственных заражений растений баклажана грибом *Verticillium dahliae* Kleb в природных условиях (участок № 1)

| Дата заражения | Варианты опыта                       | Всего растений | Количество зараженных растений | Количество заболевших растений | Реинфицирован грибом (к-во растений) |
|----------------|--------------------------------------|----------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------|
| 14.VI 65       | Контроль                             | 6              | —                              | —                              | —                                    |
|                | Мицелий гриба в корневую шейку       | 10             | 10                             | 7                              | 8                                    |
|                | Измельченная ткань больного растения | 10             | 10                             | 5                              | 5                                    |
| 19.VII 65      | Контроль                             | 6              | —                              | —                              | —                                    |
|                | Мицелий гриба в корневую шейку       | 10             | 10                             | 8                              | 7                                    |
|                | Измельченная ткань больного растения | 10             | 10                             | 5                              | 6                                    |
| 21.VIII 65     | Контроль                             | 6              | —                              | —                              | —                                    |
|                | Мицелий гриба в корневую шейку       | 10             | 10                             | 7                              | 7                                    |
|                | Измельченная ткань больного растения | 10             | 10                             | 4                              | 4                                    |

Приведенные в табл. 3 данные показывают, что гриб *Verticillium dahliae* Kleb. вызвал заболевание большего количества растений при его введении непосредственно в древесину и меньшего — при введении в почву. Объясняется это, как и в первом случае, наличием в почве микроорганизмов-антагонистов.

Таблица 3  
Результаты искусственного заражения растений баклажана грибом *Verticillium dahliae* Kleb. в природных условиях (участок № 2)

| Дата заражения | Варианты опыта                                   | Всего растений | Количество зараженных растений | Количество заболевших растений | Реинфицирован грибом (количество растений) |
|----------------|--------------------------------------------------|----------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------|
| 14.VI 65       | Контроль                                         | 6              | —                              | —                              | —                                          |
|                | Зараженные мицелием гриба в корневую шейку       | 10             | 10                             | 9                              | 9                                          |
|                | Зараженные измельченной тканью больного растения | 10             | 10                             | 7                              | 7                                          |
| 19.VII 65      | Контроль                                         | 6              | —                              | 1                              | 1                                          |
|                | Зараженные мицелием гриба в корневую шейку       | 10             | 10                             | 10                             | 9                                          |
|                | Зараженные измельченной тканью больного растения | 10             | 10                             | 7                              | 8                                          |
| 21.VIII 65     | Контроль                                         | 6              | —                              | —                              | —                                          |
|                | Зараженные мицелием гриба в корневую шейку       | 10             | 10                             | 9                              | 9                                          |
|                | Зараженные измельченной тканью больного растения | 10             | 10                             | 6                              | 6                                          |

Сравнение данных табл. 2 и табл. 3 показывает, что растения, выращенные из посадочного материала низкого качества и находящиеся в худших условиях для своего роста (участок № 1), поражаются гри-



бом при искусственных заражениях меньше, чем растения из хорошего посадочного материала и находящиеся в лучших условиях для своего роста (участок № 2). При этом и степень поражения отдельных растений была большей на участке с лучшими условиями для их роста.

Приведенные данные вполне согласуются с количественным и качественным проявлением этого заболевания в природных условиях, т. к. больше всего оно распространено на растениях баклажанов в хозяйствах, расположенных на лучших пойменных почвах, где уровень агротехники наиболее высокий (совхоз «Криулянский», колхозы «Фруктовый Донбасс» Дубоссарского района, им. Ленина Бендерского района, «Путь к коммунизму» и «Вяца ноуэ» Оргеевского района и др.).

Всего за 1962—1965 гг. проведено около 6000 искусственных заражений косточковых и пасленовых культур различными методами в природных условиях, и получено проявление заболевания в 80—90%.

Таким образом, проведенными опытами с косточковыми плодовыми и пасленовыми культурами установлено, что гриб *Verticillium dahliae* Kleb. проникает в растение, вызывая при этом некроз самой активной (молодой) древесины. Условия, способствующие расстройству обмена веществ, такого некроза не вызывают.

Проникновение и развитие гриба в растении зависит от физиологического состояния самого растения. Так, например, заражение молодых, здоровых косточковых плодовых легко происходит при введении гриба в древесину или зону корневой системы растения, если последнее развивается в оптимальных природных условиях при нормальном расстоянии между растениями и при хороших условиях для роста и развития. При худших же условиях процент проявления заболевания в результате искусственного заражения ниже, и заболевания вообще не происходит при резком нарушении обмена веществ в результате несоответствия окружающих условий потребностям растения.

Не получено проявления заболевания в результате искусственных заражений косточковых (1962—1965 гг.) ни в одном варианте вегетационных опытов, что, очевидно, также объясняется отсутствием нормальных условий для роста и развития косточковых в сосудах. (В вариантах, где были созданы, казалось бы, наилучшие условия для роста и развития растений, деревья значительно отставали в росте от деревьев, произрастающих в природных условиях. Кроме того, в этих вариантах отмечено побурение старой древесины, которое наблюдалось и в вариантах с неблагоприятными условиями для роста и развития растений, что является признаком нарушения обмена веществ. Этот процесс, вызывающий побурение древесины, и в природных условиях препятствует искусственному заражению растений).

Что касается растений баклажанов, то для них условия в вегетационных сосудах больше соответствуют их потребностям; а поэтому получено и проявление заболевания в результате искусственных заражений (хотя у небольшого количества растений).

Рассмотренные результаты проведенных вегетационных и полевых опытов позволяют сделать следующие выводы:

1. Одной из основных причин преждевременного усыхания косточковых и увядания пасленовых в Молдавии является гриб *Verticillium dahliae* Kleb.

2. Значительные нарушения обмена веществ могут вызывать гибель растений, но без наличия симптомов, наблюдающихся при естественном проявлении этого заболевания. Такие нарушения обмена веществ, однако, практически в наших хозяйствах не допускаются (значительный избыток воды и удобрений в почве в течение длительного времени, полное отсутствие доступа воздуха и др.).

3. Гриб *Verticillium dahliae* Kleb. поражает по-разному растения в зависимости от их физиологического состояния: слабо поражает или вообще не поражает плохо развитые растения и очень легко — хорошо развитые с сильным ростом растения, находящиеся в лучших окружающих условиях для роста и развития.

4. Многочисленные опыты по искусственному заражению показали, что развитие гриба внутри растения зависит от ряда факторов, в том числе от температуры, влаги, породных, сортовых, возрастных особенностей растения и степени устойчивости подвоев к заболеванию.

5. Улучшение условий для роста и развития растений на инфицированном грибом фоне способствует более интенсивному развитию заболевания, поэтому работу по изучению и разработке мер борьбы с преждевременным вертициллезным усыханием и увяданием растений в Молдавии необходимо направить в первую очередь на изучение и разработку мер борьбы с грибом *Verticillium dahliae* Kleb. Борьбу с этим явлением следует начинать с мероприятий, направленных на уменьшение количества инфекции в почве.

## ЛИТЕРАТУРА

1. С. М. Иванов. Причины усыхания деревьев косточковых плодовых пород. Кишинев, изд-во «Штиинца», 1961.
2. Э. П. Кропс. Инфекционное усыхание косточковых плодовых деревьев в Молдавской ССР. Труды объединенной научной сессии, т. II. Кишинев, Изд-во МФ АН СССР, 1960.
3. Э. П. Кропс. Мероприятия по борьбе с цитоспорозом. «Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии», 1960, № 6 (90).
4. Л. Ф. Онофран. К вопросу о причинах преждевременного усыхания косточковых в Молдавии. «Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии», 1964, № 5.
5. И. С. Попшой. Преждевременное усыхание косточковых. «Инфекционные заболевания культурных растений Молдавии», вып. 1, Кишинев, изд-во «Штиинца», 1962.
6. И. С. Попшой, Л. Ф. Онофран. Усыхание косточковых на различных типах почв Молдавии. «Инфекционные заболевания культурных растений Молдавии», вып. IV, Кишинев, изд-во «Карта Молдовеняскэ», 1965.
7. И. С. Попшой, М. Е. Штейнберг. Преждевременное усыхание косточковых насаждений. «Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии», 1961, № 6.



С. М. ИВАНОВ, Г. В. КАНДИНА, Ш. Е. МЕЖИБОВСКАЯ

# ИЗМЕНЕНИЕ ПРОЦЕССОВ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ У СЛИВЫ ПРИ НЕДОСТАТОЧНОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ОСНОВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ КОРНЕВОГО ПИТАНИЯ

Неблагоприятное, не отвечающее потребностям растений, соотношение элементов корневого питания, содержащихся в почве, отрицательно сказывается на росте и продуктивности растений. В случаях же резко выраженной недостаточности отдельных элементов питания возникают глубокие нарушения в жизнедеятельности растений, и у них проявляются внешние симптомы голодания и отмирания.

Проявлению внешних симптомов голодания предшествует расстройство процессов обмена веществ у растений, вызванное недостаточностью отдельных элементов корневого питания. С нарушениями процессов обмена веществ связано возникновение различных проявлений функциональных заболеваний, непосредственно и косвенно ведущих к снижению продуктивности растений и к преждевременному отмиранию их. Показано, например, что недостаточность отдельных основных элементов питания имеет большое значение в проявлении хлороза у яблони [4, 6] и является одной из причин возникновения функционального заболевания, обуславливающего преждевременное усыхание деревьев косточковых плодовых пород [3, 5], [7], [9]. При этом было установлено, что у плодовых деревьев расстройство обмена веществ, наблюдаемое в период, предшествующий проявлению внешних признаков заболевания, выражается в нарушении окислительно-восстановительного режима и процессов превращения углеводов и азотистых веществ.

Учитывая значение своевременного установления недостаточности основных элементов корневого питания, в целях предупреждения функциональных заболеваний и повышения продуктивности растений, нами проводилось изучение влияния недостаточности азота, фосфора и калия на изменение процессов обмена веществ у деревьев сливы. Задачей исследования являлось выявление отклонений в процессах превращения веществ от углеводов через органические кислоты до первичных продуктов синтеза белка.

Исследования проводились в 1963—1964 гг. В качестве объекта были взяты деревья сливы сорта Венгерка ажанская, выращиваемые в условиях вегетационного опыта в сосудах, вмещающих 25 кг почвы. Опыт проведен по следующей схеме: NPK, NP<sub>3</sub>K<sub>3</sub>, N<sub>3</sub>PK<sub>3</sub>, N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K, N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K<sub>3</sub>, NPK<sub>3</sub>, NP<sub>3</sub>K, N<sub>3</sub>PK. Почва — чернозем с pH 7,2. Удобрения вносились при закладке опыта в виде раствора солей NaNO<sub>3</sub>, K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>·2H<sub>2</sub>O из расчета 0,1 г действующего начала на 1 кг почвы.

Поскольку расстройство процессов обмена наиболее резко проявляется в жаркий период лета, исследование растений проводилось в конце этого периода: 20 августа 1963 г. и 10 августа в 1964 г. В свежем материале — листьях, однолетних побегах и мочковатых корнях — определялось содержание восстановленной и окисленной формы аскорбиновой кислоты, аминного азота, аммиачного азота, амидов. В материале, фиксированном паром, определялось содержание редуцирующих сахаров, сахарозы, крахмала и органических кислот. Устанавливался также качественный состав сахаров и аминокислот.

Биохимическое исследование растений показало, что различные количественные соотношения основных элементов минерального питания вызвали значительные изменения в обмене веществ растений сливы. В частности, изменилось содержание аскорбиновой кислоты, играющей большую роль в цепи окислительно-восстановительных процессов. Так, при относительном недостатке фосфора и калия (варианты N<sub>3</sub>PK<sub>3</sub> и N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K) в листьях уменьшилось содержание этой кислоты как восстановленной, так и окисленной формы (табл. 1), что наблюдалось у сливы и раньше [7]. Избыточное фосфорное питание увеличило ее содержание, а избыток калия и фосфора с калием почти не изменял этой величины в листьях. В корнях почти вся аскорбиновая кислота представлена в окисленной форме, меньше всего ее при избытке фосфора и фосфора-калия и при недостатке калия. В побегах под влиянием относительного недостатка фосфора и калия (варианты N<sub>3</sub>PK<sub>3</sub> и N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K) содержание аскорбиновой кислоты значительно увеличилось.

Таблица 1

Изменение содержания аскорбиновой кислоты в растениях сливы  
в зависимости от различных соотношений основных элементов  
минерального питания NPK (в мг %)

| Вариант                                      | 1963 г.               |                       | 1964 г.   |           |           |           |
|----------------------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                                              | листья<br>(восст. ф.) | побеги<br>(восст. ф.) | листья    |           | корни     |           |
|                                              |                       |                       | восст. ф. | окисл. ф. | восст. ф. | окисл. ф. |
| NPK                                          | 335,61                | 3,22                  | 428,00    | 18,33     | 4,85      | 40,43     |
| NP <sub>3</sub> K <sub>3</sub>               | 329,67                | 4,58                  | 425,81    | 7,55      | 3,77      | 14,82     |
| N <sub>3</sub> PK <sub>3</sub>               | 288,09                | 7,92                  | 369,75    | 6,47      | 1,89      | 94,05     |
| N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K              | 249,48                | 8,17                  | 379,46    | 8,62      | 0,54      | 14,55     |
| N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K <sub>3</sub> | 269,28                | 5,45                  | 356,82    | 46,35     | 1,08      | 141,22    |
| NPK <sub>3</sub>                             | 332,64                | 7,18                  | 432,28    | 17,25     | 1,89      | 85,70     |
| NP <sub>3</sub> K                            | 340,56                | 5,20                  | 472,16    | 15,09     | 1,08      | 8,08      |
| N <sub>3</sub> PK                            | 297,99                | 2,97                  | 450,60    | 10,78     | 1,89      | —         |

Различные условия минерального питания вызвали существенные изменения в превращении углеводов в растениях сливы: значительно изменилось содержание растворимых сахаров и крахмала в листьях, побегах и корнях. В листьях особенно большие различия наблюдались в содержании крахмала: от 7,63% в контроле до следов в листьях растений вариантов с недостатком фосфора (вариант N<sub>3</sub>PK<sub>3</sub>) и калия (вариант N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K) и варианта N<sub>3</sub>P<sub>3</sub>K<sub>3</sub> (табл. 2). Второе место по содержа-



нию крахмала в листьях после контроля занимают растения варианта с избытком фосфора ( $\text{NP}_3\text{K}$ ), затем растения варианта с избытком калия ( $\text{NPK}_3$ ) и далее с избытком фосфора-калия ( $\text{NP}_3\text{K}_3$ ).

Таблица 2

Изменение содержания углеводов в растениях сливы в зависимости от различных соотношений основных элементов минерального питания (NPK)

(в % на абсолютно сухое вещество)

| Вариант                          | Листья              |        |             |         | Побеги              |        |             |         | Корни               |        |             |         |
|----------------------------------|---------------------|--------|-------------|---------|---------------------|--------|-------------|---------|---------------------|--------|-------------|---------|
|                                  | редуцирующие сахара | сахара | общий сахар | крахмал | редуцирующие сахара | сахара | общий сахар | крахмал | редуцирующие сахара | сахара | общий сахар | крахмал |
| NPK                              | 6,33                | 0,57   | 6,93        | 7,63    | 0,82                | 3,27   | 4,26        | следы   | 2,18                | 0,02   | 2,20        | 1,50    |
| $\text{NP}_3\text{K}_3$          | 4,52                | 0,06   | 4,58        | 3,78    | 0,86                | 1,73   | 2,68        | следы   | 2,46                | 0      | 2,46        | 0,46    |
| $\text{N}_3\text{K}_3\text{P}$   | 2,81                | 0,12   | 2,94        | следы   | следы               | 0      | следы       | следы   | 1,27                | 0,19   | 1,47        | 1,95    |
| $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}$   | 1,65                | 0,48   | 2,15        | следы   | следы               | 0      | следы       | следы   | 1,34                | 0,26   | 1,61        | 1,93    |
| $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}_3$ | 3,38                | 0,88   | 4,31        | следы   | 0,82                | 1,24   | 2,12        | следы   | 1,63                | 0,19   | 1,83        | 1,79    |
| $\text{NPK}_3$                   | 5,80                | 0,45   | 6,27        | 4,39    | следы               | 3,23   | 3,40        | следы   | 2,47                | 0,13   | 2,61        | 1,06    |
| $\text{NP}_3\text{K}$            | 6,32                | 0,86   | 7,23        | 6,28    | следы               | 1,98   | 2,08        | следы   | 2,29                | 0,10   | 2,39        | 1,40    |
| $\text{N}_3\text{PK}$            | 4,42                | 0,48   | 4,92        | 1,37    | следы               | 0      | следы       | следы   | 1,72                | 0,17   | 1,90        | 0,66    |

Самым высоким содержанием растворимых сахаров обладали листья растений варианта с избытком фосфора (содержание крахмала также было высоким). Подобное явление задержки оттока ассимилятов, состоящих, главным образом, из сахаров, крахмала и липидов, наблюдалось В. В. Гриненко [2] при избыточном фосфорном питании хлопчатника; внесение азота при этом способствовало нормализации обмена веществ у хлопчатника. У сливы внесение избытка азота на фоне высокого уровня фосфора (вариант  $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}$ ) также резко снижало содержание в листьях как растворимых сахаров, так и крахмала.

Большую часть растворимых сахаров в листьях (до 90%) и корнях (до 100%) составляли редуцирующие. А в однолетних побегах растворимые сахара представлены в основном сахарозой (до 100% в вариантах с избытком калия и фосфора).

В листьях растений, выросших на фоне недостатка калия ( $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}$ ) и фосфора ( $\text{N}_3\text{PK}_3$ ), растворимых сахаров было в 2,5—3 раза меньше, чем в листьях контрольных растений, а крахмал обнаружен лишь в виде следов.

В побегах крахмала почти не было (следы), а в побегах растений вариантов с недостатком фосфора, калия и фосфора-калия ( $\text{N}_3\text{PK}_3$ ,  $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}$  и  $\text{N}_3\text{PK}$ ) растворимые сахара также присутствовали лишь в виде следов, в то время как в контрольных побегах их было 4,26%. Растворимые сахара побегов растений вариантов с избытком фосфора и калия представлены одной сахарозой. Больше всего растворимых сахаров было в побегах контрольных растений.

В корнях растений вариантов с недостатком фосфора и калия было понижено содержание растворимых сахаров и на 29—30% по сравнению с контролем увеличено содержание крахмала. Избыток фосфора и особенно калия, а также фосфора-калия, наоборот, повысил содержание растворимых сахаров в корнях и снизил содержание крах-

мала. Следовательно, избыток калия, калия-фосфора и фосфора способствовал улучшению снабжения корней сахарами.

Хроматографическое определение сахаров показало, что качественный состав сахаров в корнях не различался по вариантам: в корнях растений всех вариантов опыта обнаружены фруктоза, глюкоза, сахароза. В побегах растений всех вариантов находятся сахароза, глюкоза и арабиноза, за исключением вариантов с недостатком фосфора и калия, в которых обнаружены галактоза и следы мальтозы, а глюкоза и арабиноза отсутствуют. Кроме того, в побегах растений контрольного варианта (NPK) обнаружена рафиноза. В листьях в 1963 г. сахароза и глюкоза обнаружены у растений всех вариантов опыта, за исключением растений варианта с избытком калия ( $\text{NPK}_3$ ), где наряду с глюкозой обнаружена фруктоза, варианта с избытком фосфора ( $\text{NP}_3\text{K}$ ), где вместо глюкозы присутствует фруктоза, и варианта с избытком азота ( $\text{N}_3\text{PK}$ ), где обнаружена лишь сахароза. В 1964 г. качественный состав сахаров листьев не различался по вариантам: в листьях растений всех вариантов опыта присутствовали сахароза, глюкоза и фруктоза.

Углеводы являются первым строительным материалом для синтеза белковых веществ. Первичная ассимиляция азота совершается на основе кетокислот цикла Кребса. Моносахара, подвергаясь процессам фосфорилирования, дают гексозофосфаты, которые, распадаясь на триозофосфаты, продуцируют пировиноградную кислоту, участвующую в цикле превращения ди- и трикарбоновых кислот.

Органические кислоты выполняют в жизни растений весьма обширные и разнообразные функции: они играют большую роль в процессах дыхания, фотосинтеза, построения белков, входят в состав жиров, пектиновых веществ, камедей, гумми — твердых смолообразных соединений. В настоящее время органическим кислотам уделяется большое внимание при изучении физиологических и биохимических процессов в растениях.

Органические кислоты в растениях сливы определялись методом количественной бумажной хроматографии [10]. В 1963 г. изучалось содержание органических кислот в листьях. Данные определения показали (табл. 3), что листья растений всех вариантов опыта обладали

Таблица 3

Изменение содержания органических кислот в листьях сливы в зависимости от различных соотношений основных элементов минерального питания (1963 г.)

| Вариант                          | В % на абсолютно сухое вещество |                  |       | Сумма кислот в % от контроля | В % от общего содержания кислот |                  |
|----------------------------------|---------------------------------|------------------|-------|------------------------------|---------------------------------|------------------|
|                                  | лимонная кислота                | яблочная кислота | сумма |                              | лимонная кислота                | яблочная кислота |
| NPK                              | 2,82                            | 2,50             | 5,32  | 100                          | 53,01                           | 46,99            |
| $\text{NP}_3\text{K}_3$          | 4,34                            | 1,14             | 5,48  | 103,01                       | 79,20                           | 20,80            |
| $\text{N}_3\text{PK}_3$          | 5,59                            | 1,11             | 6,70  | 125,94                       | 83,43                           | 16,57            |
| $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}$   | 4,73                            | 2,65             | 7,38  | 138,72                       | 64,09                           | 35,91            |
| $\text{N}_3\text{P}_3\text{K}_3$ | 4,51                            | 2,09             | 6,60  | 124,06                       | 68,33                           | 31,67            |
| $\text{NPK}_3$                   | 3,87                            | 1,62             | 5,49  | 103,20                       | 70,49                           | 29,51            |
| $\text{NP}_3\text{K}$            | 3,52                            | 2,02             | 5,54  | 104,14                       | 63,54                           | 36,46            |
| $\text{N}_3\text{PK}$            | 4,72                            | 1,01             | 5,73  | 107,71                       | 82,37                           | 17,63            |



в большей или меньшей степени повышенной кислотностью по сравнению с контролем (вариант NPK). Вообще в листьях было обнаружено всего две кислоты: лимонная и яблочная. В листьях растений контрольного варианта (NPK) обеих этих кислот содержалось приблизительно поровну: лимонной — 53% от общего содержания кислот, яблочной — 47. А в листьях растений остальных вариантов содержание лимонной кислоты было увеличено как абсолютно, так и относительно общей кислотности; содержание же яблочной — уменьшено, особенно при недостатке фосфора (вариант  $N_3PK_3$ ) и фосфора-калия ( $N_3PK$ ), так что в процентном отношении к общей кислотности она составляла, соответственно, всего 16,57 и 17,63%. Самое высокое содержание суммы кислот в листьях сливы наблюдалось при недостатке калия ( $N_3PK_3$ ) — 7,38%, что составляет 138,72% от контроля. Много кислот было и в листьях растений варианта с недостатком фосфора ( $N_3PK_3$ ) — 6,70%, т. е. на 26% больше, чем у контрольных растений. Высоким содержанием кислот в листьях обладали также растения варианта  $N_3PK_3$ .

В 1964 году в листьях растений большинства вариантов опыта обнаружены те же две кислоты — лимонная и яблочная — с преобладанием, как и в 1963 г., лимонной. Исключение составляют растения вариантов с избытком фосфора ( $NP_3K$ ) и калия ( $NPK_3$ ). В первом в листьях растений наблюдалась несколько пониженная кислотность по сравнению с контролем (92,94% от контроля), лимонной кислоты было очень мало (всего 0,90%), но вдвое больше, чем лимонной было неидентифицированной кислоты (полоса на хроматограмме между полосами винной и лимонной кислоты), чего не наблюдалось в предыдущем году. В варианте с избытком калия ( $NPK_3$ ) кислотность листьев возросла исключительно за счет повышения содержания яблочной кислоты, содержание же лимонной кислоты несколько снизилось (табл. 4). Самой высокой кислотностью отличались листья растений, выросших на фоне недостатка фосфора (176,71% от контроля) и калия (158,12% от контроля). Повышенным содержанием органических кислот в листьях обладали, как и в 1963 г., также растения варианта с высоким уровнем всех трех элементов ( $N_3PK_3$ ).

Содержание органических кислот в растениях сливы в зависимости

| Вариант   | Листья                          |                  |                  |       |                               | Побеги                          |                  |                  |                                 |                              |                  |
|-----------|---------------------------------|------------------|------------------|-------|-------------------------------|---------------------------------|------------------|------------------|---------------------------------|------------------------------|------------------|
|           | в % на абсолютно сухое вещество |                  |                  |       | сумма кислот (в % к контролю) | в % от общего содержания кислот |                  |                  | в % на абсолютно сухое вещество |                              |                  |
|           | неидентифицированная кислота    | лимонная кислота | яблочная кислота | сумма |                               | неидентифицированная кислота    | лимонная кислота | яблочная кислота | винная кислота                  | неидентифицированная кислота | лимонная кислота |
| NPK       | —                               | 2,79             | 1,46             | 4,25  | 100                           | —                               | 65,65            | 34,35            | 0,08                            | 0,16                         | 0,63             |
| $NP_3K_3$ | —                               | 2,66             | 2,91             | 5,57  | 131,06                        | —                               | 47,76            | 52,24            | 0,05                            | 0,19                         | 0,39             |
| $N_3PK_3$ | —                               | 6,09             | 1,42             | 7,51  | 176,71                        | —                               | 81,09            | 18,91            | —                               | —                            | 1,99             |
| $N_3PK$   | —                               | 4,65             | 2,07             | 6,75  | 158,12                        | —                               | 69,20            | 30,80            | —                               | —                            | 2,53             |
| $N_3PK_3$ | —                               | 5,48             | 1,59             | 7,07  | 166,35                        | —                               | 77,51            | 22,49            | —                               | —                            | 2,24             |
| $NPK_3$   | —                               | 2,26             | 3,25             | 5,51  | 129,65                        | —                               | 41,02            | 58,92            | —                               | —                            | 0,82             |
| $N_3K$    | 1,80                            | 0,90             | 1,25             | 3,95  | 92,94                         | 45,56                           | 22,78            | 31,66            | —                               | —                            | 0,96             |
| $N_3PK$   | —                               | 4,35             | 1,36             | 5,71  | 134,35                        | —                               | 76,18            | 23,82            | —                               | —                            | 1,43             |

В однолетних побегах контрольного варианта и варианта с недостатком азота ( $NP_3K_3$ ), кроме лимонной и яблочной кислот, обнаружены в очень малых количествах винная кислота и в несколько больших — неидентифицированная кислота (полоса на хроматограмме между полосами винной и лимонной кислот). Побеги растений всех остальных вариантов содержали только лимонную и яблочную кислоты, причем лимонной было несколько больше, чем яблочной. Самым высоким содержанием органических кислот отличались побеги (как и листья) растений, выросших на фоне недостатка калия или фосфора, а также побеги растений варианта  $N_3PK_3$ . Избыток калия ( $NPK_3$ ) и особенно фосфора-калия ( $NP_3K_3$ ) уменьшал содержание органических кислот в побегах (соответственно 91,89% и 67—57% от контроля). Подобное явление наблюдалось и в корнях сливы, в которых присутствовали только лимонная и яблочная кислоты, причем лимонной было в 2—4 раза больше, чем яблочной.

По данным А. Л. Курсанова [8], при калийном голодании в корнях тыквы уменьшается содержание яблочной и лимонной кислот. Это происходит, как объясняет А. Л. Курсанов, вследствие торможения образования ацетилкоэнзима А. В корнях же сливы при относительном недостатке калия увеличилось содержание и лимонной, и яблочной кислот. Возможно, эти расхождения являются результатом особенностей изучаемых растений, различия культур, или же обусловлены тем, что в данном вегетационном опыте имел место лишь относительный недостаток калия ( $N_3PK_3$ ), а не калийное голодание.

Самое высокое содержание органических кислот в корнях было у растений, выросших на фоне относительного недостатка фосфора. Увеличение кислотности произошло за счет накопления лимонной кислоты. Содержание же яблочной кислоты увеличилось незначительно, а по отношению к общей кислотности корней даже несколько снизилось: 20,16% против 22,57 в контроле. В основном, это согласуется с теоретическими положениями А. Л. Курсанова [8].

Недостаток как фосфора, так и калия значительно снизил содержание растворимых сахаров в листьях, побегах и корнях, а крахмала

Таблица 4  
от различных соотношений основных элементов минерального питания 1964 г.

| (однолетние)                  |       |                                           |                                    |                                                |                               | Корни                         |                                    |                               |       |                                           |                                       |                               |  |
|-------------------------------|-------|-------------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|-------------------------------|-------|-------------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|--|
| хое вещество                  |       | сумма<br>кислот<br>в % к<br>кон-<br>тролю | в % от общего содержания<br>кислот |                                                |                               |                               | в % на абсолютно<br>сухое вещество |                               |       | сумма<br>кислот<br>в % к<br>кон-<br>тролю | в % от общего<br>содержания<br>кислот |                               |  |
| яблоч-<br>ная<br>кисло-<br>та | сумма |                                           | винная<br>кисло-<br>та             | неидентифи-<br>циро-<br>ванная<br>кисло-<br>та | лимон-<br>ная<br>кисло-<br>та | яблоч-<br>ная<br>кисло-<br>та | лимон-<br>ная<br>кисло-<br>та      | яблоч-<br>ная<br>кисло-<br>та | сумма |                                           | лимон-<br>ная<br>кисло-<br>та         | яблоч-<br>ная<br>кисло-<br>та |  |
| 0,61                          | 1,48  | 100                                       | 5,40                               | 10,81                                          | 42,57                         | 41,22                         | 1,99                               | 0,58                          | 2,57  | 100                                       | 77,43                                 | 22,57                         |  |
| 0,37                          | 1,00  | 67,57                                     | 5,00                               | 19,00                                          | 39,00                         | 37,00                         | 2,27                               | 1,27                          | 3,54  | 137,74                                    | 66,95                                 | 35,88                         |  |
| 1,44                          | 3,43  | 231,76                                    | —                                  | —                                              | 58,02                         | 41,98                         | 3,09                               | 0,78                          | 3,87  | 150,58                                    | 79,84                                 | 20,16                         |  |
| 1,93                          | 4,46  | 301,35                                    | —                                  | —                                              | 56,73                         | 43,27                         | 2,72                               | 0,92                          | 3,64  | 141,63                                    | 74,73                                 | 25,27                         |  |
| 2,16                          | 4,40  | 297,30                                    | —                                  | —                                              | 50,91                         | 49,09                         | 3,46                               | 1,19                          | 4,65  | 180,93                                    | 74,41                                 | 25,59                         |  |
| 0,54                          | 1,36  | 91,89                                     | —                                  | —                                              | 60,29                         | 39,71                         | 1,92                               | 0,71                          | 2,63  | 102,33                                    | 73,00                                 | 27,00                         |  |
| 0,73                          | 1,69  | 114,19                                    | —                                  | —                                              | 56,80                         | 43,20                         | 2,21                               | 0,56                          | 2,77  | 107,78                                    | 79,78                                 | 20,22                         |  |
| 1,22                          | 2,65  | 179,05                                    | —                                  | —                                              | 53,96                         | 46,04                         | 2,30                               | 0,50                          | 2,80  | 108,95                                    | 82,14                                 | 17,86                         |  |



При высоком уровне калия (вариант НРК<sub>3</sub>) в листьях аммиак либо совершенно не обнаруживался, как в 1964 г., либо его содержание не превышало контроль; амидов было немного, а отношение

Изменение содержания аминного, аммиачного и амидного азота в растениях сливы в зависимости от различного соотношения основных элементов минерального питания (в мг на 100 г свежего материала)

| 1963 г.                                      |                   |                   |                   |             |                   |                   |                   |             |                   | 1964 г.           |                   |             |                   |                   |                   |             |                   |                   |                   |             |
|----------------------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------|
| Вариант                                      | листья            |                   |                   |             | побеги            |                   |                   |             | листья            |                   |                   |             | побеги            |                   |                   |             | корни             |                   |                   |             |
|                                              | N<br>амин-<br>ный | N<br>амин-<br>ака | N<br>амин-<br>дов | N<br>аминка | N<br>амин-<br>ный | N<br>амин-<br>ака | N<br>амин-<br>дов | N<br>аминка | N<br>амин-<br>ный | N<br>амин-<br>ака | N<br>амин-<br>дов | N<br>аминка | N<br>амин-<br>ный | N<br>амин-<br>ака | N<br>амин-<br>дов | N<br>аминка | N<br>амин-<br>ный | N<br>амин-<br>ака | N<br>амин-<br>дов | N<br>аминка |
| NP <sub>K</sub>                              | 17,45             | 6,82              | 12,10             | 1,77        | 36,85             | 5,21              | 3,87              | 0,74        | 19,08             | 7,18              | 1,11              | 0,15        | 11,88             | 15,38             | 11,38             | 0,74        | 15,48             | 7,18              | 11,35             | 1,58        |
| NP <sub>3</sub> K <sub>3</sub>               | 41,54             | 9,22              | 14,24             | 1,54        | 27,64             | 6,70              | 5,40              | 0,81        | 18,00             | 5,13              | 15,46             | 3,01        | 10,80             | 11,28             | 13,42             | 1,19        | 15,48             | 7,18              | 11,35             | 1,58        |
| N <sub>3</sub> PK <sub>3</sub>               | 65,63             | 8,82              | 22,21             | 2,52        | 56,20             | 6,70              | 8,44              | 1,25        | 67,32             | 17,44             | 23,73             | 1,36        | 43,20             | 5,13              | 33,98             | 6,62        | 82,80             | 9,23              | 44,30             | 4,80        |
| N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K              | 50,67             | 19,65             | 18,95             | 0,96        | 66,79             | 2,97              | 0,05              | 0,02        | 118,80            | 31,79             | 38,20             | 1,20        | 45,00             | 4,19              | 31,35             | 7,48        | 30,60             | 4,19              | 19,85             | 4,74        |
| N <sub>3</sub> P <sub>3</sub> K <sub>3</sub> | 29,91             | 12,65             | 19,89             | 1,57        | 66,09             | 8,19              | 5,43              | 0,66        | 52,20             | 16,77             | 18,77             | 1,12        | 39,60             | 8,39              | 27,13             | 3,24        | 37,08             | 8,39              | 14,61             | 1,76        |
| NP <sub>K</sub> <sub>3</sub>                 | 20,77             | 6,82              | 10,59             | 1,55        | 27,64             | 5,95              | 6,15              | 1,03        | 18,00             | 0                 | 12,54             | ∞           | 9,00              | 8,39              | 8,34              | 0,99        | 16,20             | 2,10              | 7,31              | 3,48        |
| NP <sub>3</sub> K                            | 24,09             | 7,62              | 14,32             | 1,87        | 39,15             | 7,44              | 3,15              | 0,42        | 14,40             | 8,39              | 8,34              | 0,99        | 10,80             | 2,10              | 6,26              | 2,98        | 12,60             | 7,34              | 3,11              | 0,42        |
| N <sub>3</sub> PK                            | 21,60             | 7,44              | 11,48             | 1,54        | 57,58             | 6,70              | 3,89              | 0,58        | 46,80             | 8,39              | 14,61             | 1,74        | 24,12             | 2,10              | 22,99             | 10,95       | 41,37             | 4,19              | 20,90             | 4,99        |



содержания этих форм азота было высоким; содержание аминного азота не превышало контроль. Побеги отличались пониженным содержанием аминного, аммиачного и амидного азота, отношение  $\frac{N \text{ амидов}}{N \text{ аммиака}}$  около единицы. В корнях обнаружено самое низкое содержание аммиака и невысокое содержание амидов при большой величине их отношения (3,48).

При недостатке фосфора (вариант  $N_3PK_3$ ) в листьях наблюдалось повышенное содержание аминного, аммиачного и амидного азота, как и при недостатке калия, но в меньшей степени. В побегах было повышено содержание аминного и амидного азота. Корни отличались самым высоким содержанием аминного, аммиачного и амидного азота. Величина отношения  $\frac{N \text{ амидов}}{N \text{ аммиака}}$  была высокой и для побегов, и для корней. Накопление небелковых форм азота при недостатке фосфора можно объяснить участием фосфора в активации аминокислот для синтеза белков, а также понижением энергетического уровня клетки, замедлением общей скорости превращения органических веществ [8].

Избыток фосфора ( $NP_3K$ ) снизил содержание всех форм азота во всех органах. При этом листья отличались самым низким содержанием аминного азота, побеги — аммиака и амидов, а корни — аминного и амидного азота.

При недостатке азота ( $NP_3K_3$ ) в 1963 г. в листьях наблюдалось повышенное содержание аминного азота, а в 1964 г. его содержание было близко к контролю; содержание аммиака мало отличалось от контроля. По наличию амидов листья растений этого варианта превосходили контроль, особенно в 1964 г., когда и отношение  $\frac{N \text{ амидов}}{N \text{ аммиака}}$  было самым высоким в опыте. В побегах снизилось содержание аминного азота, аммиака и несколько повысилось содержание амидов, а следовательно, повысилась и величина их отношения. В корнях не наблюдалось никаких изменений в азотном обмене.

При избытке азота во всех органах растений увеличилось содержание аминного азота и амидов, уменьшилось аммиака, повысилась величина отношения содержания амидного азота к аммиачному.

### Выводы

Все изучавшиеся показатели обмена веществ: содержание аскорбиновой кислоты, углеводов, органических кислот, некоторых небелковых форм азота — одинаково изменялись как при недостатке калия, так и фосфора.

Недостаток и фосфора, и калия уменьшил содержание аскорбиновой кислоты в листьях, растворимых сахаров — в листьях, побегах и корнях и крахмала — в листьях до следов и значительно повысил содержание органических кислот: в листьях — на 77—58%, в побегах — на 132—201 и в корнях на 42—51% — в основном, за счет лимонной кислоты. Это указывает на то, что цикл превращения веществ тормозится на стадии образования лимонной, а в случае недостатка калия — отчасти и яблочной кислоты. При этом продукты ассимиляции транспортируются в виде органических кислот, о чем свидетельствуют почти полное отсутствие в побегах углеводов и сильно повышенное содержание органических кислот.

В корнях притекающий избыток органических кислот частично превращается в растворимые сахара и частично — в крахмал (крахмала образуется на 30% больше, чем в контроле), а также частично используется при синтезе азотсодержащих веществ: содержание органических кислот остается повышенным.

При недостатке калия и фосфора в растениях сливы накапливаются небелковые формы азота: в листьях — аммиачный, амидный и аминный, в побегах — аминный и амидный, в корнях — аминный, амидный, а при недостатке фосфора — еще и аммиачный, что свидетельствует о задержке синтеза белков.

Фосфатные и калийные удобрения способствовали нормализации обмена: в листьях повышалось содержание растворимых сахаров и крахмала, в побегах и корнях — растворимых сахаров, содержание крахмала в корнях уменьшалось, а содержание органических кислот и небелковых форм азота понижалось почти до нормы во всех исследованных органах.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Э. И. Вискребенцева. Азотистый окислительный обмен в корнях дефицитных по калию растений. «Физиология растений», т. 9, вып. 1, 1962.
2. В. В. Гриценко. Обмен веществ у хлопчатника в условиях нарушенного соотношения элементов минерального питания. — Сб. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964.
3. В. И. Заварзин. О роли основных элементов минерального питания в обмене веществ у персиков в связи с их функциональным заболеванием. «Известия МФ АН СССР», 1960, № 2 (68).
4. С. М. Иванов. Влияние недостаточности отдельных основных элементов минерального питания на процессы обмена веществ у яблони. «Известия МФ АН СССР», 1959, № 3 (57).
5. С. М. Иванов. Причины усыхания деревьев косточковых плодовых пород. Кишинев, изд-во «Штиинца», 1961.
6. С. М. Иванов. Влияние недостаточности основных элементов минерального питания на процессы обмена и содержание железа у яблони. — Сб. «Вопросы обмена веществ плодовых и овощных растений». Кишинев, 1963.
7. С. М. Иванов, Л. А. Каракаш, и Е. И. Костик. О характере недостаточности минерального питания, способствующей усыханию сливовых деревьев в насаждении массива 7 совхоза им. М. В. Фрунзе. «Известия МФ АН СССР», 1960, № 2 (68).
8. А. Л. Курсанов. Метаболизм первичной ассимиляции ионов и теория клеточных переносчиков. «Известия АН СССР» (серия биол. н.), 1962, № 5.
9. Г. М. Семенюк. Выяснение характера недостаточности минерального питания, способствующей проявлению функционального заболевания сливовых деревьев в саду колхоза «Фруктовый Донбасс» Дубоссарского района. — «Тезисы докл. II конференции молодых ученых Молдавии», Кишинев, 1960.
10. С. В. Солдатенков и Т. А. Мазурова. Анализ органических кислот растений методом ионообменных смол и хроматографии на бумаге. — Сб. «Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений», М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.



В. В. АРАСИМОВИЧ

## О ПЕКТОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТАХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Результаты наших исследований, наряду с литературными материалами, свидетельствуют о значительных изменениях в содержании, составе и свойствах полисахаридов, входящих, в основном, в состав клеточных стенок растений в процессе их роста и развития. Изменяется содержание каждой группы полисахаридов (пектиновых веществ, гемицеллюлоз), количественное соотношение их фракций, а также мономеров, входящих в состав гетерополисахаридов. В связи с этим изменяются и растворимость полисахаридов, их вязкость и другие свойства [1—9, 14, 16].

Эти превращения, несомненно, происходят с участием ферментов, катализирующих биосинтез и распад, но по этому вопросу пока еще накоплено мало сведений.

В данной статье рассматриваются ферменты, катализирующие разрушение молекул пектиновых веществ и связанные с ним изменения в их составе и свойствах. Гемицеллюлозы высших растений совсем не изучены, пектолитические ферменты часто подвергались изучению, но накопленные о них сведения зачастую противоречивы.

Превращения пектиновых веществ имеют большое значение для изменения структуры плодов, что отражается на их товарных качествах (размягчение при созревании, хранении). А это, в свою очередь, побуждало к изучению изменений в содержании и фракционном составе самих пектинов, а также активности пектолитических ферментов.

Основное внимание сосредоточивалось обычно на изучении соотношения нерастворимого (протопектин) и воднорастворимого пектина. Из ферментов учитывались пектинметилэстераза и полигалактуроназа. Под контролем этих ферментов, катализирующих разрушение глюкозидных и эфирных связей в метилированной полигалактуроновой кислоте находится только воднорастворимый пектин. Протопектиназа не учитывалась, поскольку вообще ставилось под сомнение ее существование, а также в связи с недостаточной изученностью природы протопектина.

Объектами наших исследований служили плоды томатов, бахчевых и плодовых. Известно, что томаты обладают высокоактивными пектолитическими ферментами по сравнению с плодами других растений. Так, например, по данным А. В. Мельник, активность пектинэстеразы

томатов (сорт Победа), яблок (сорт Кальвиль снежный) и кормового арбуза (сорт Пектинный) составляла соответственно 11,0 1,6 и 3,0, а активность полигалактуроназы (в % разрушенного пектина) 82,9, 44,3 и 27,0.

В то же время активность пектолитических ферментов высших растений в десятки и даже сотни раз ниже, чем у низших. Так, специфическая активность (в условных единицах) выделенных и частично очищенных препаратов полигалактуроназы (ПГ) из плодов томатов и авокадо составляла соответственно 6—7 и 2,68, ПГ из дрожжей *Sacch. fragilis* — 163, ПГ грибного происхождения — 272 [25].

В связи с широким и разносторонним использованием томатов в пищевой промышленности их пектолитические ферменты наиболее изучены за рубежом по сравнению с другими растениями. В нашей стране этот вопрос не изучался. Наши исследования пектиновых веществ и пектолитических ферментов томатов также были связаны с изучением технологических свойств плодов [5, 10, 15].

Из наблюдений за активностью пектолитических ферментов томатов выявлена общая закономерность, выражающаяся в обратной зависимости между активностью ферментов и содержанием пектинов: при созревании томатов снижается общее количество пектиновых веществ и увеличивается активность ферментов, особенно полигалактуроназы. В отношении пектолитических ферментов у томатов принципиальных расхождений между различными исследователями нет — и в зрелых, и в незрелых плодах постоянно обнаруживают как пектинэстеразу, так и полигалактуроназу.

Но когда мы обращаемся к плодам яблок, груш и других плодов, то здесь одни исследователи обнаруживают и пектинэстеразу и полигалактуроназу, другие не находят последней и ставят под сомнение вообще присутствие ее у высших растений. Распад же пектиновых веществ в растениях, по их мнению, осуществляется без участия энзимов, в результате совместного действия перекиси водорода и аскорбиновой кислоты, постоянно присутствующих в растениях.

Из отечественных исследователей много внимания распространению пектолитических ферментов у плодовых растений уделяет Е. В. Сапожникова, приводящая обширные материалы по сравнительной активности их действия у плодов различных пород в связи с сортовыми особенностями плодов, со степенью их зрелости и т. д. [17]. Но в ряде случаев Е. В. Сапожниковой не удалось обнаружить полигалактуроназу в плодах, хотя присутствие пектинэстеразы она отмечала постоянно. Мы также в своих исследованиях по изучению углеводного обмена яблок при хранении наблюдали ту или иную степень активности пектолитических ферментов, в том числе полигалактуроназы, которую, однако, мы либо не находили совсем, либо обнаруживали, но очень слабую. В то же время пектинэстеразу и мы, и другие авторы постоянно обнаруживаем в плодах, причем активность ее, связанная с сортовыми особенностями, в значительной степени зависит от степени зрелости плодов.

В работе нашей аспирантки Н. П. Пономаревой [13] активная пектинэстераза выявлена только в плодах яблок, достигших технической зрелости. На более ранних фазах развития плодов она не проявлялась. Максимальной активности пектинэстеразы достигала при хранении яблок в холодильнике (колебания температуры от +2 до +4°) в



декабре-январе, что хорошо увязывалось с динамикой воднорастворимого пектина в плодах. У сливы пектинэстераза обнаруживалась в плодах различной степени зрелости, но максимальная активность свойственна только зрелым плодам. При этом параллельно возрастанию активности фермента в процессе созревания плодов сливы снижалось содержание пектиновых веществ как воднорастворимых, так и протопектина.

Что же касается полигалактуроназы, то активность ее в этом исследовании проявлялась только в незрелых яблоках, а в конце октября — в плодах сорта Ренет Симиренко ее не было совсем, и у сорта Пепин Лондонский была обнаружена очень слабая активность [13].

В литературе последних лет приводятся данные о нахождении в плодах, ягодах и листьях различных растений веществ, ингибирующих действие пектолитических ферментов. Известно что в растительных тканях, (в отличие от животных) присутствуют значительные количества различных веществ — кислот, углеводов, танинов, окислительных ферментов, — содержащихся в вакуолях и клеточных стенках и способных, наряду с нуклеиновыми кислотами и липидами протоплазмы, взаимодействовать с белками.

Особенно активны в этом отношении фенольные соединения, широко распространенные в растениях и, притом, в высокой концентрации. При нарушении структуры растительных тканей (при растирании их, а также при других процедурах, связанных с анализом) фенольные соединения вступают в контакт с ферментом, снижая его активность зачастую на 80—95%. Все фенольные соединения способны образовывать комплексы с белками. Еще более реактивны хиноны, в которые окисляются многие фенолы. Широко распространенные в растениях фенолоксидазы и пероксидазы катализируют окисление фенолов, кроме того, частично они окисляются и неэнзиматическим путем. Установлено, что образование комплексов между белками и фенолами осуществляется преимущественно посредством водородных связей за счет гидроксильных и карбоксильных групп фенолов и пептидных или амидных связей белков [23]. Кроме того, особенно прочные комплексы с белками, связанные ковалентными связями, образуют хиноны.

Многими исследователями установлено присутствие в листьях и плодах различных растений ингибиторов полигалактуроназы — в листьях винограда [20], в плодах груши [26], в малине, землянике, смородине и др. [23]. Из виноградных листьев выделен ингибитор полигалактуроназы и целлюлазы и установлено, что он имеет фенольную природу [24]. У 29 видов растений (из изучавшихся 61) было обнаружено присутствие ингибитора полигалактуроназы, у 14 — целлюлозы [23].

Применяемое некоторыми исследователями удаление фенолов из комплексов с ферментами, позволяющее выделять последние в чистом виде или учитывать их активность в экстрактах из растений, основано на способности фенолов к образованию комплексов и с другими веществами, содержащими амидные группы. Для этой цели используют гидратированный нейлон, кожный порошок, нерастворимый поливинилпирролидон. Установлено, что способность их связывать танины примерно одинакова. Показано также, что фенольные соединения в основном адсорбируются на полиамидах посредством водородных связей, причем хиноны связываются необратимо [23].

Фенольные соединения затрудняют изолирование из некоторых ви-

дов растений не только ферментов, но и вирусов. В таких случаях активный вирус получали только добавлением в среду значительных количеств растворимого белка или кожного порошка.

Учитывая возможное ингибирование пектолитических ферментов в изучаемых нами объектах присутствующими в них фенольными соединениями (особенно в яблоках, где последних много), мы применили для их удаления кожный порошок. Добавление кожного порошка к опытной и контрольной пробам в присутствии буфера и толуола позволило обнаружить полигалактуроназу в яблоках в тех случаях, где она не проявлялась в обычных условиях опыта. Следовательно, кожный порошок прочно адсорбировал дубильные вещества. Чтобы убедиться в существовании в яблоках ингибитора полигалактуроназного действия, дополнительно поставили опыты по ингибированию томатной полигалактуроназы. В экстракте, содержащем томатную полигалактуроназу, при добавлении гомогената ткани яблок (приготовленного на соответствующем буфере) значительно снижалась активность фермента по сравнению с активностью его в отношении чистого яблочного пектина в качестве субстрата. Снижение активности томатной полигалактуроназы происходило в присутствии гомогенатов, приготовленных из различных сортов яблок, взятых из опытов по хранению. Так как в литературе приводились указания на большую ингибирующую активность спиртовых экстрактов по сравнению с водными, то из яблок были приготовлены соответствующие экстракты, из которых затем удаляли спирт, а остаток растворяли в воде и использовали для опытов. Приготовленные таким образом экстракты, содержащие ингибиторы, подавляли действие как томатной полигалактуроназы, так и грибной (промышленный препарат из *Asp. niger*), как известно чрезвычайно активной.

Степень активности фермента зависит от того, насколько полно он извлечен из растительных тканей. Учитывая это, для извлечения полигалактуроназы из яблок мы применили метод Гобсона [21]; рекомендуемый им для томатов — растирание навески со смесью натриевой соли этилендиаминотетрауксусной кислоты и хлориду натрия с последующим настанаванием при 30°C. При этом активность яблочной полигалактуроназы оказалась более высокой, чем без применения солей, что, по-видимому, связано с локализацией фермента в глубоких слоях клеточных структур. В этом же исследовании активная полигалактуроназа обнаружена и в плодах черешни и сливы.

Изменения в активности пектолитических ферментов в связи с динамикой пектиновых веществ при созревании и хранении плодов бахчевых мы изучали на примере двух видов арбуза — культурного (*Citrullus edulis*) и кормового (*C. colocynthis*).

По мере роста и созревания плодов количество пектина у культурного арбуза снижается, а у кормового — увеличивается и в зрелых плодах культурного составляет 1,5—2% на сухой вес, в плодах кормового — 15—17%.

Наблюдающиеся отличия в активности пектолитических ферментов находятся в определенном соответствии с динамикой пектиновых веществ у этих видов — активность полигалактуроназы увеличивается при созревании плодов культурного арбуза и снижается — у кормового. Активность ПЭ очень низкая у обоих видов, изменяется незакономерно, увеличиваясь или снижаясь в разные годы, но чаще снижаясь у кормового арбуза [12]. А. В. Мельник изучила свойства пектин-



эстеразы кормового арбуза (оптимальные условия ее действия), а также изменения в активности пектолитических ферментов при созревании плодов двух сортов этой культуры, отличающихся между собой по общему уровню накопления пектиновых веществ и по соотношению воднорастворимого пектина и протопектина [11]. Результаты этого исследования позволили связать накопление пектиновых веществ и изменения в соотношении их фракционного состава в плодах с изменениями в активности пектолитических ферментов. При этом было выявлено, что превращения пектиновых веществ зависят не только от пектолитических ферментов, но и от уровня дыхания плодов, от содержания органических перекисей и аскорбиновой кислоты [12]. Активность пектолитических ферментов у бахчевых в общем невысокая, и это хорошо согласуется с накоплением значительных количеств пектина в плодах кормового арбуза и с высокой метоксилированностью его воднорастворимого пектина.

Применение кожного порошка не отразилось на активности ферментов бахчевых, из чего можно заключить, что здесь ингибирование их действия в условиях анализа не имеет места (в связи с отсутствием или малым содержанием дубильных веществ или той фракции, которая обладает ингибирующим действием).

Имеются отдельные исследования, результаты которых позволяют считать, что некоторые ферменты локализованы в клеточных стенках растений [22].

В клеточных стенках некоторых растений обнаружены инвертаза, аскорбиноксидаза, пектинэстераза. Поскольку мы изучаем биосинтез и обмен высокомолекулярных углеводов, являющихся в основном компонентами клеточных стенок растений, представляло интерес изучить локализацию некоторых ферментов у изучаемых объектов.

Подготовку препаратов клеточных стенок Б. М. Кахана и Н. И. Кривилева проводили, обрабатывая растительный материал последовательно этиловым спиртом, смесью этилового спирта с ацетоном (1:1) и затем ацетоном. Каждым из этих экстрагентов обработка проводилась многократно при комнатной температуре, первая обработка этиловым спиртом проводилась в течение 15—20 минут при кипении спирта. При такой обработке тканей плодов содержимое клеток в основном удаляется.

В препаратах, полученных в описанных условиях, активность аскорбиноксидазы была обнаружена во всех фазах роста и развития плодов четырех изучавшихся видов бахчевых, причем в зрелых плодах активность была ниже, чем в незрелых. То же самое характерно и для инвертазы. Большей активностью она отличалась у кормового арбуза в двухнедельных плодах (143 относит. единиц) по сравнению с 6-недельными (58) и зрелыми (85). Меньшая активность инвертазы отмечена у столового арбуза (58—80 относит. ед.). Эти данные по активности инвертазы в отмытых от содержимого препаратах клеточных стенок сходны с теми данными, которые получаются в обычных условиях при определении ферментов в свежих растертых тканях (без освобождения от содержимого клеток) плодов тех же видов арбуза.

Активность пектинэстеразы (19,5 мг метилового спирта на 0,1 г препарата клеточных стенок) обнаружена в клеточных стенках 14-дневных плодов кормового арбуза; в плодах, более близких к зрелости, ее не находили. В плодах культурного арбуза обнаружены только следы пектинэстеразной активности (0,58 мг  $\text{CH}_3\text{OH}$ ). Таким образом, не-

смотря на длительную обработку тканей плодов растворителями без применения низких температур, пектинэстераза и инвертаза обнаружены в препаратах клеточных стенок у кормового арбуза, где сосредоточены значительные количества пектина. Биосинтез его и превращения в той или иной степени связаны с деятельностью этих ферментов [4]. Изучение этого вопроса в дальнейшем намечено проводить в условиях низких температур и с использованием электронного микроскопа для контроля полноты удаления цитоплазмы.

О том, что и полигалактуроназа (хотя бы частично) локализована в клеточных стенках тканей плодов, свидетельствует, по нашему мнению, вышеупомянутое значительное повышение ее активности при растирании навески из мезги плодов со смесью солей этилендиаминотетрауксусной кислоты и  $\text{NaCl}$ .

Необходимо остановиться еще на одном явлении, с которым приходится встречаться при определении активности полигалактуроназы обычным методом — посредством 24-часовой инкубации навески в присутствии буфера и толуола, наряду с контрольной прокипяченной пробой в тех же условиях. При этом зачастую в опытных колбах через 24 часа оказывается больше протопектина, чем в контрольных. В связи с этим обычно учет активности фермента ведется только по воднорастворимому пектину.

В некоторые годы мы наблюдали увеличение содержания протопектина в плодах яблок при хранении [3]. О таком же случае при хранении груш упоминали индийские ученые. В связи с тем, что это явление представляет как научный, так и практический интерес, мы провели определенную работу с целью выяснить причины увеличения содержания пектина [3].

Мы допускали, что 1) либо пектин под воздействием гидролитических ферментов, активирующихся при длительном хранении плодов, освобождается из каких-то сложных комплексных соединений типа целлюлозно-белково-пектиновых или других; 2) либо пектин мог синтезироваться вновь за счет частичного окисления моносахаридов в уроновые кислоты. Возможно, этому могло способствовать развивающееся при хранении плодов анаэробное дыхание, создающее особые условия окисления сахаров. В опытах по хранению яблок и плодов кормового арбуза в условиях ограниченного доступа кислорода мы иногда наблюдали увеличение содержания пектинов.

При более тщательной постановке таких опытов, заключая плоды в сосуды, заполненные азотом (и при пропускании газообразного азота через них в течение всего опыта) — ни в плодах яблок, ни в плодах кормового арбуза нам не удалось наблюдать увеличения содержания пектиновых веществ по сравнению с контролем. В связи с этим была поставлена серия опытов в развитие первой точки зрения. Мы готовили вытяжку для определения пектиновых веществ не обычным способом, описанным в методических руководствах и принятым нами в лаборатории (последовательные экстракции водой и раствором лимоннокислого аммония по часу, обработка 0,05 н  $\text{HCl}$ ), а длительным автолизом навески (24—48 часов) при 30° в присутствии толуола (т. е. так, как это делается в «опытной» пробе при определении активности пектолитических и других ферментов, с последующей обработкой лимоннокислым аммонием и  $\text{HCl}$ ). При этом мы обнаруживали в такой постановке опытов всегда больше пектинов, чем при обыч-



ной методике их извлечения. В таблице 1 представлены результаты одного из опытов.

Таблица 1

„Освобождение“ пектина из комплексов в плодах кормового арбуза  
урожае 1962 г. (пектин — в % на сухой вес)

| урожаи 1962 г. (пектин) |                               | Пектиновые вещества |             |       |
|-------------------------|-------------------------------|---------------------|-------------|-------|
| Дата анализа            | Варианты опыта                |                     |             |       |
|                         |                               | воднораств.         | протопектин | сумма |
| Сорт Пектинный          |                               |                     |             |       |
| 20.II.1963              | Обычное определение . . . . . | 9,1                 | 5,7         | 14,8  |
|                         | Автолиз (ПГ)                  |                     |             |       |
|                         | контроль (кипяч.) . . . . .   | 18,6                | 7,0         | 25,6  |
|                         | опыт . . . . .                | 8,0                 | 10,7        | 18,7  |
|                         | Автолиз                       |                     |             |       |
| 8.IV.1963               | вода 24 часа . . . . .        | 2,1                 | 16,3        | 18,4  |
|                         | вода 48 часов . . . . .       | 2,2                 | 15,3        | 17,5  |
|                         | 0,4% NaOH 24 часа . . . . .   | 9,4                 | 17,8        | 27,1  |
|                         | Обычное определение . . . . . | 7,9                 | 7,1         | 15,0  |
|                         | Автолиз (ПГ)                  |                     |             |       |
|                         | контроль (кипяч.) . . . . .   | 10,1                | 8,7         | 18,8  |
|                         | опыт . . . . .                | 9,8                 | 8,9         | 18,7  |
|                         | Автолиз                       |                     |             |       |
|                         | вода 24 часа . . . . .        | 4,5                 | 16,8        | 21,2  |
|                         | вода 48 часов . . . . .       | 2,6                 | 16,3        | 19,0  |
|                         | 0,4% NaOH 24 часа . . . . .   | 12,6                | 12,9        | 25,6  |

Аналогичные данные были получены и с другим сортом арбуза и в другие годы. Кроме того, увеличение содержания пектина наблюдалось и в плодах кормового арбуза различной степени зрелости, а также у тыквы, дыни, томатов, редиса (табл. 2).

Таблица 2

Содержание пектина при обычном анализе и после автолиза  
(в % на сухой вес)

| Растение                              | Обычный анализ | После автолиза (различные варианты) |
|---------------------------------------|----------------|-------------------------------------|
| <b>Редис</b>                          |                |                                     |
| Сорт с окрашен. корнеплодом . . . . . | 6,6            | 10,7 — 11,6                         |
| Сорт с белым корнеплодом . . . . .    | 10,1           | 11,1 — 14,1                         |
| Дыня — Осенний сюрприз . . . . .      | 3,0            | 4,6 — 5,1                           |
| <b>Томаты</b>                         |                |                                     |
| в мг на 100 г сырого веса             |                |                                     |
| Победа красноплод. . . . .            | 272            | 372—396                             |
| „желтоплод. . . . .                   | 277            | 327—382                             |
| Молдавский ранний . . . . .           | 292            | 294—372                             |

То же самое, т. е. увеличение содержания в описанных условиях опыта, было обнаружено и в отношении других компонентов клеточных стенок — гемицеллюлоз и целлюлозы, а также азотистых веществ. В опытах с плодами кормового арбуза содержание гемицеллюлоз и

целлюлозы увеличивалось на 0,5—1,4% (каждый полисахарид), азотистых веществ — на 0,2—1,3%.

Результаты экспериментальных исследований позволяют нам предполагать, что часть полисахаридов в клеточных стенках плодов образует сложные нерастворимые комплексные соединения, в которые входят и азотистые вещества. Эти сложные соединения не поддаются извлечению в обычных условиях анализа, а только после длительной инкубации растертых тканей плодов под воздействием присутствующих в них гидролитических ферментов. Естественным путем эти соединения постепенно распадаются в хранящихся плодах. Изучение этого вопроса нами продолжается.

С фактом частого увеличения количества пектина в опытных пробах при учете активности полигалактуроназы необходимо считаться, т. е. нельзя учитывать активность фермента только по воднорастворимому пектину в гомогенате, содержащем и протопектин. И вообще методы определения активности пектолитических ферментов в растительном материале нуждаются в тщательной доработке. Необходимо при работе с каждым новым растительным объектом предварительно убедиться в отсутствии веществ, ингибирующих действие изученных ферментов, а при наличии последних вывести их из сферы реакции применением соответствующих адсорбентов. Также необходимо, учитывая возможность нахождения части фермента глубоко в клеточных стенках, проверить полноту извлечения его.

При изучении обмена пектиновых веществ надо иметь в виду, что в растениях обнаружен фермент пектинтрансэлиминаза [18], под влиянием которого молекула пектина претерпевает конформационные превращения, приводящие к образованию двойных связей у концевых остатков галактуроновой кислоты. Этот фермент взаимодействует с растительными гормонами. Изучение распространения этого фермента у растений и изменений его активности в разные фазы их развития, по-видимому, поможет понять изменения некоторых физико-химических свойств пектина в онтогенезе растений.

Кроме того, важно ускорить изучение химической природы протопектина, т. к. неясности в этом вопросе чрезвычайно осложняют изучение пектинового обмена. Это позволило бы получить более ясное представление и о протопектиназе. В связи с этим весьма интересны недавно опубликованные сведения о присутствии рамнозы в молекуле пектина (яблочного) и предположение о новой связи в молекуле пектиновой кислоты [19].

## ЛИТЕРАТУРА

1. В. В. Арасимович, С. Я. Раик. Пектиновые вещества бахчевых. Сообщение I. Образование и превращение пектиновых веществ в плодах бахчевых. «Известия МФ АН СССР», № 5 (50), 1958.
2. В. В. Арасимович. К вопросу об образовании и роли пектиновых веществ в растениях. Углеводы и углеводный обмен. Материалы II Всесоюзной конференции по проблеме «Химия и обмен углеводов», 24—27 января 1961 г. М., Изд-во АН СССР, 1962.
3. В. В. Арасимович, Н. П. Пономарева, М. М. Огарева. О протопектине некоторых плодов и овощей. — Сб. «Полисахариды плодов и овощей и их изменчивость при созревании и переработке», Кишинев, 1965.
4. В. В. Арасимович. Изучение закономерностей изменчивости углеводов плодов и овощей и пути их использования. Кишинев, 1966.



5. В. В. Арасимович, Т. М. Тихвинская. Изменчивость пектиновых веществ у томатов.—Сб. «Растительные полисахариды и их изменчивость» (в печати).
6. В. В. Арасимович, Б. М. Кахана, М. М. Огарева, Т. М. Тихвинская и Н. И. Кривилева. Особенности обмена углеводов у видов арбуза в связи с биосинтезом пектина.—Сб. «Растительные полисахариды и их изменчивость» (в печати).
7. С. В. Балтага, Н. А. Смыкова. Характеристика гемицеллюлоз растения кормового арбуза. «Известия АН МССР», № 4, 1963; Гемицеллюлозы растения кормового арбуза и количественные изменения их состава при вегетации и хранении плодов.—Сб. «Полисахариды плодов и овощей и их изменчивость при созревании и переработке». Кишинев, 1965.
8. С. В. Балтага, Л. В. Яроцкая, Л. Т. Гайковская. Гемицеллюлозы плодов кормового арбуза в начальный период их роста.—Сб. «Растительные полисахариды и их изменчивость» (в печати).
9. Л. А. Васильева. Накопление углеводов при созревании яблок в разных зонах плодового хозяйства Молдавии.—Сб. «Биохимия плодов и овощей». М., Изд-во АН СССР, 1959, № 5.
10. Т. П. Дворникова, В. В. Арасимович. О связи между полисахаридами плодов томатов и плотностью их мякоти.—Сб. «Полисахариды плодов и овощей и их изменчивость при созревании и переработке», Кишинев, 1965.
11. А. В. Мельник. Пектолитические ферменты кормового арбуза. «Известия МФ АН СССР», № 5 (59), 1959.
12. А. В. Мельник, В. В. Арасимович. О роли пектолитических ферментов и окислительных процессов в превращениях пектиновых веществ.—Сб. «Биохимия плодов и овощей». М., Изд-во АН СССР, 1962, № 7.
13. Н. П. Пономарева. К изучению пектолитических ферментов плодов яблони.—Сб. «Углеводный обмен плодов и овощей в онтогенезе» (в печати).
14. Н. П. Пономарева, В. В. Арасимович. Полисахариды плодов сливы и черешни.—Сб. «Углеводный обмен плодов и овощей в онтогенезе» (в печати).
15. С. Я. Раик, Л. Т. Гайковская. Изменения пектиновых веществ при переработке томатов.—Сб. «Полисахариды плодов и овощей и их изменчивость при созревании и переработке», Кишинев, 1965.
16. С. Я. Раик, В. В. Арасимович, Л. Т. Гайковская.—Изменения свойств пектина при созревании плодов кормового арбуза.—Сб. «Растительные полисахариды и их изменчивость» (в печати).
17. Е. В. Сапожникова. Пектиновые вещества плодов. М., «Наука», 1965.
18. Albersheim P. and Killias U. Studies relating to the purification and properties of pectintranseliminase. «Archiv of Biochem. and Biophysics». V. 97, 1962.
19. Barrett A. J. and Northcote D. N. Apple fruit pectic substances. «Biochem. Journal», V. 94, N 3, 1965.
20. Bell Th. A. and Etchells J. L. Pectinase inhibitor in grape leaves. «Botan. Gazette», V. 119, N 3, 1958.
21. Hobson G. E. Determination of polygalacturonase in fruits. «Nature» (London), V. 195, 804, 1962.
22. Kivilaan A., Beaman T. C. and Bandurski R. S. Enzymatic activities associated with cell wall preparation from corn coleoptiles. «Plant Physiol», V. 36, N 5, 1961.
23. Loomis W. D. and Battaile J. Plant phenolic compounds and the isolation of plant enzymes. «Phytochemistry», V. 5, N 3, 1966.
24. Porter W. L. and Schwartz Y. H. Probable identity of the pectinase inhibitor in grape leaves. «Journ. of Food Science», V. 26, N 5, 1961; V. 27, 416, 1962.
25. Raymond D. and Phaff H. J. Purification and properties of avocado polygalacturonase. «Journal of Food Science», V. 30, N 2, 1965.
26. Weurman C. Pectinase inhibitors in pears. «Acta Botan. Neerl.», V. 2, 1953.

Д. Н. ГРОЗОВ, Б. Л. ДОРОХОВ

## ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ВИНОГРАДА

В процессе онтогенетического развития растений у них постоянно происходят изменения содержания хлорофилла и других пигментов. Так, например, А. А. Шлык [29] считает, что в листьях зеленых растений наблюдается постоянное разрушение и новообразование хлорофилла. Оно происходит довольно быстро и находится в прямой зависимости от физиологического состояния хлоропласта — клетки — всего растения. Согласно исследованиям А. А. Табенцкого [25, 26, 27], его последователей [19], [27] и многих других, зеленые пластиды, т. е. хлоропласты, следует рассматривать как сложный, живой, постоянно развивающийся органоид, который все время изменяется под влиянием как внутренних, так и внешних факторов. Среди последних, оказывающих сильное влияние на биосинтез и накопление фотосинтетических пигментов в листьях различных растений, А. А. Табенцкий и целый ряд других исследователей выделяли условия минерального питания [1], [3], [5], [7, 8], [9—12], [13], [17], [18], [20], [21], [22].

Так, например, согласно А. А. Зайцевой [13], В. А. Бриллиант [2] и некоторым другим, избыток калия подавляет процесс накопления хлорофилла многими растениями. Одновременно с этим, Н. А. Макарова [17] отмечает, что пониженные дозы калия также приводят к резкому понижению концентрации хлорофилла в листьях льна. Опытами Д. М. Головки [7] было установлено, что недостаток азота приводит к снижению хлорофилла в листьях подсолнечника. М. С. Марченко [18], проводя исследования по изучению влияния основных элементов минерального питания на накопление хлорофилла в листьях гречихи, отмечает, что более высокое его содержание наблюдалось у растений, получивших полное (NPK) и азотно-фосфорное питание. При внесении в его опытах одного азота содержание хлорофилла было выше, чем у растений, произрастающих в условиях внесения в почву полного (NPK) и азотно-фосфорного минерального питания. К небольшому увеличению (а в некоторых случаях оно равнялось контролю) привело внесение в почву одного фосфора. Под влиянием калия наблюдалось понижение содержания хлорофилла по сравнению с контролем (вариант без удобрений).

Исследования Л. М. Дорохова [9—12], проведенные с многими зерновыми злаковыми и другими сельскохозяйственными культурами показали, что улучшение питания такими минеральными элементами, как азот, фосфор и калий, оказывает благоприятное влияние на накопление хлорофилла в их листьях. Автором также было отмечено, что



действие указанных элементов в парных и тройных сочетаниях на содержание хлорофилла зависит не только от концентрации и соотношения их в питательной среде, но и от фаз развития этих растений. Кроме того, здесь следует учитывать и целый ряд других внутренних и внешних факторов.

Б. А. Рубин и С. Г. Ваклинова [23], С. Г. Ваклинова [4] установили, что разные формы азота оказывают неодинаковое влияние на накопление хлорофилла в листьях кукурузы. На фоне нитратного азота количество хлорофилла *a*, *b* во всех опытах было большим, чем у растений, получивших аммиачный азот. Соотношение между хлорофиллом *a* и *b* уменьшалось под влиянием нитратного азота и увеличивалось под влиянием аммиачного. Иными словами, под действием нитратного азота синтезировалась и накапливалась более окисленная форма хлорофилла (хлорофилл *b*), а под действием аммиачного — более восстановленная форма (хлорофилл *a*). Одновременно с этим, по мнению Л. М. Дорохова, не только аммиачная или нитратная форма азота по-разному влияют на ряд физиологических и биохимических процессов и в том числе на накопление хлорофилла, но и их одновременное сочетание с калием.

Изучая развитие хлоропластов в листьях картофеля при его различном минеральном питании, П. С. Романчук [22] отмечает, что одностороннее калийное питание заметно сокращает их жизнедеятельность. Азот и фосфор, наоборот, — удлиняют. Комбинированные удобрения по-разному влияют на продолжительность фаз развития хлоропластов. Наиболее эффективной в его опытах была смесь  $\text{NPK} + \text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$ . Применение только фосфорно-калийных удобрений отрицательно сказалось на развитии хлоропластов по сравнению с контролем.

Л. Я. Липидус и Л. М. Дорохов [15] опытами с яровым ячменем показали, что обильное азотное питание усиливает отрицательное действие на концентрацию хлорофилла длительного завядания. Фосфор, наоборот, способствует его сохранению в листьях, потерявших в результате обезвоживания свое тургорное состояние. А. Г. Барановским [1] было установлено, что под влиянием фосфора содержание хлорофилла в листьях растений кукурузы заметно увеличивается.

Проводя опыты по изучению воздействия недостатка азотного, фосфорного и калийного питания на ультраструктуру хлоропластов кукурузы, С. И. Лебедев, А. П. Ларин и др. [16] отмечают, что при азотном голодании в хлоропластах клеток мезофилла происходит полная деструкция внутренней структуры. Фосфорное голодание привело к слипанию дисков гран, к разрушению межгранных связей и оболочки хлоропласта. При недостатке калия в питательной среде нарушение внутренней структуры хлоропласта было выражено слабее, чем при азотном и фосфорном голодании.

О влиянии основных элементов минерального питания на содержание пигментов в листьях винограда вообще, и тем более произрастающего в условиях Молдавии, в литературе, к сожалению, имеются только отрывочные сведения. Так, исследования Л. В. Колесника [14] показали, что при совместном применении азота, фосфора и калия содержание хлорофилла в листьях винограда сорта Алиготе увеличилось на 6,6% по сравнению с контролем. Результаты исследований В. Б. Пономарченко [21], проведенных в совхозе «Романешты» Оргеев-

ского района МССР с виноградными растениями сорта Фетяска, показали, что наиболее благоприятное влияние на биосинтез и накопление хлорофилла в их листьях оказывало полное (NPK) и азотно-фосфорное минеральное питание. Я. Д. Ханин [28], изучая воздействие различных условий минерального питания на содержание хлорофилла в листьях винограда сорта Рислинг рейнский, обнаружил, что наибольшим его накоплением отличались листья растений с односторонним калийным питанием.

В связи с тем, что вопрос о влиянии элементов минерального питания на биосинтез и накопление пигментов в листьях винограда изучен слабо, проведение таких исследований, на наш взгляд, представляет определенное теоретическое значение. С этой целью весной 1964 г. был заложен вегетационный опыт с сортами Алиготе (на подвое Рипариа × Рупестрис 101—14) и Таминер розовый (на подвое Рипариа × Рупестрис — 3309) по следующей схеме: 1) контроль (без удобрений); 2) NPK; 3) NP; 4) NK; 5) PK; 6) N; 7) P; 8) K.

Указанные элементы минерального питания вносились в соотношениях, исходя из расчета их содержания в полной питательной смеси Гельригеля, в три приема: в фазы сокодвижения, цветения и налива ягод. Растения выращивались методом почвенных культур в сосудах Митчерлиха емкостью 25 кг сухой почвы. Влажность почвы во всех сосудах поддерживалась на уровне 60% от ее полной влагоемкости.

Содержание пигментов в листьях определяли методом бумажной хроматографии по Д. И. Сапожникову [24]. Среднюю пробу составляли из листовых пластинок, взятых с 8—12 ярусов у нескольких растений. Результаты этих исследований показали, что у винограда характер накопления хлорофилла (*a+b*) на протяжении вегетационного периода во многом зависит от условий его минерального питания (табл. 1—4). Так, у сорта Таминер в условиях вегетации 1965 г. в фазе цветения наибольшим содержанием суммы хлорофиллов (*a+b*) обладали растения азотно-фосфорного варианта питания (табл. 1). У них она была на 24,2% выше, чем у контрольных растений. Затем следовал вариант с полным минеральным питанием. Исключение азота из полной питательной смеси Гельригеля привело к уменьшению концентрации хлорофилла в листьях.

В первой половине июля, когда растения находились в фазе налива ягод, наибольшее накопление хлорофилла в листьях винограда сорта Таминер наблюдалось при одностороннем азотном питании. На 30,6% выше, чем у контроля, было отмечено хлорофилла у растений, произраставших при внесении в почву вегетационного сосуда азота совместно с фосфором. У растений, выращиваемых на фоне полного минерального питания, концентрация хлорофилла была несколько ниже, чем у растений варианта азотно-фосфорного питания. При применении азота совместно с калием она была ниже, чем у растений, получивших полное минеральное питание (NPK), но выше, чем у контроля на 8,5%. Растения, которые росли при фосфорно-калийном, одностороннем фосфорном и калийном питании, содержали меньше хлорофилла в 1 г абсолютно сухих листьев, чем контрольные.

В конце фазы налива ягод (в конце июля) из-за отсутствия данных по содержанию хлорофилла у растений, получивших одностороннее азотное питание, приходится констатировать, что азотно-фосфорное питание оказало наиболее благоприятное влияние на накопление этого пигмента. Выращивание виноградных растений при внесении в



Таблица 1

Влияние основных элементов минерального питания на содержание хлорофилла (a+b) в листьях винограда сорта Таминер (1965 г.)

| Варианты опыта | В мг на 1 г абсолютно сухих листьев |                  |        |                 |       | В % от контроля |                  |        |                 |       |
|----------------|-------------------------------------|------------------|--------|-----------------|-------|-----------------|------------------|--------|-----------------|-------|
|                | фаза цветения                       | фаза налива ягод |        | фаза созревания |       | фаза цветения   | фаза налива ягод |        | фаза созревания |       |
|                | 19.VI                               | 10.VII           | 23.VII | 6.IX            | 24.IX | 19.VI           | 10.VII           | 28.VII | 6.IX            | 24.IX |
| Контроль       | 4,91                                | 3,63             | 3,11   | 2,25            | 1,65  | 100,0           | 100,0            | 100,0  | 100,0           | 100,0 |
| НРК            | 5,31                                | 4,29             | 3,85   | 3,38            | 2,23  | 108,1           | 118,2            | 123,8  | 150,2           | 135,2 |
| NP             | 6,10                                | 4,74             | 4,49   | 3,62            | 2,37  | 124,2           | 130,6            | 144,4  | 160,9           | 143,6 |
| NK             | —                                   | 3,94             | 4,26   | 2,99            | 2,15  | —               | 108,5            | 137,0  | 132,9           | 130,3 |
| PK             | 5,13                                | 3,41             | 2,87   | 1,91            | 1,47  | 104,5           | 93,9             | 92,3   | 84,9            | 89,1  |
| N              | —                                   | 5,05             | —      | 3,68            | 2,84  | —               | 139,4            | —      | 163,6           | 172,1 |
| P              | —                                   | 3,55             | 3,81   | 2,18            | 1,51  | —               | 97,8             | 122,5  | 96,9            | 91,5  |
| K              | —                                   | 3,00             | 3,13   | 2,87            | 1,73  | 119,3           | 82,6             | 100,6  | 127,6           | 104,8 |

почву вегетационного сосуда азота с калием показало, что в это время у них концентрация хлорофилла была несколько ниже, чем у растений, произраставших при азотно-фосфорном питании. Применение в это время полной питательной смеси Гельригеля (НРК) привело к еще более резкому ее понижению по сравнению с растениями азотно-фосфорного и азотно-калийного минерального питания. Содержание хлорофилла у растений с односторонним фосфорным питанием было на уровне варианта с полным минеральным питанием. У растений, удобренных одним калием, в конце фазы налива ягод оно было таким же, как и у растений, выращенных без удобрений. Как и в начале июля растения, получившие фосфорно-калийное питание, содержали в 1 г абсолютно сухих листьев меньше хлорофилла, чем контрольные.

Таблица 2

Влияние основных элементов минерального питания на содержание хлорофилла в листьях винограда сорта Таминер (1966 г.)

| Варианты опыта | В мг на 1 г абсолютно сухих листьев |                  |                 | В % от контроля |                  |                 |
|----------------|-------------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|
|                | фаза цветения                       | фаза налива ягод | фаза созревания | фаза цветения   | фаза налива ягод | фаза созревания |
|                | 8.VI                                | 13.VII           | 3.IX            | 8.VI            | 13.VII           | 3.IX            |
| Контроль       | 2,30                                | 2,89             | 2,27            | 100,0           | 100,0            | 100,0           |
| НРК            | 3,58                                | 4,13             | 3,28            | 155,7           | 142,9            | 144,5           |
| NP             | 3,54                                | 4,36             | 3,80            | 153,9           | 150,9            | 167,4           |
| NK             | 3,55                                | 3,61             | 3,78            | 154,3           | 124,9            | 166,5           |
| PK             | 2,73                                | 3,26             | 2,50            | 118,7           | 112,8            | 110,1           |
| N              | 3,66                                | 4,06             | 3,63            | 159,1           | 140,5            | 159,9           |
| P              | 2,65                                | 2,92             | 2,85            | 115,7           | 101,0            | 125,6           |
| K              | 2,31                                | 2,64             | 2,13            | 100,4           | 91,3             | 93,8            |

В фазе созревания ягод у сорта Таминер пигменты определяли дважды — 8 и 24 сентября, т. е. в середине и в конце этой фазы. Результаты определений показали, что наблюдалась та же зависимость содержания хлорофилла от условий минерального питания, что и в предыдущие фазы его развития. В этот период развития винограда самая высокая концентрация хлорофилла была у растений с азотным питанием и несколько ниже — когда в почву вегетационного сосуда был внесен азот совместно с фосфором. Выше контроля, но ниже, чем у растений азотно-фосфорного питания, содержали хлорофилла варианты полного (НРК), азотно-калийного и калийного минерального питания. Растения, произраставшие в условиях фосфорно-калийного питания, содержали хлорофилла меньше, чем контрольные.

Исследования, проведенные с сортом Таминер в условиях 1966 г., подтвердили данные опытов 1965 г.

Так, в фазе цветения максимальное количество хлорофилла (a+b) было отмечено в листьях тех растений, которые получили в качестве дополнительного питания лишь один азот. Концентрация этих пигментов у растений с полным (НРК), азотно-фосфорным и азотно-калийным минеральным питанием была почти одинаковой и соответственно равнялась — 3,58; 3,54 и 3,55 мг хлорофилла в 1 г абсолютно сухих листьев. Применение фосфорно-калийного и одного фосфорного питания привело к незначительному увеличению количества хлорофилла по сравнению с контролем. Только при удобрении калием оно находилось на уровне контрольных растений. В фазе налива ягод (в середине июля) растения сорта Таминер по содержанию хлорофилла незначительно отличались от предыдущей фазы. Это отличие, в основном, заключалось в том, что в фазе цветения максимум хлорофилла был у растений, получивших только один азот. В фазе налива ягод этот максимум уже был при азотно-фосфорном минеральном питании. По концентрации хлорофилла варианты с полным (НРК) и азотным минеральным питанием растений стояли на одном уровне и занимали второе место после варианта совместного внесения в почву вегетационного сосуда азота с фосфором. Почти не отличалось от контрольных совместное фосфорно-калийное и одностороннее фосфорное или калийное питание указанных растений.

В фазе созревания ягод, т. е. 3.IX.1966 г., сорт Таминер отличался наиболее высоким содержанием хлорофилла при азотно-фосфорном и азотно-калийном вариантах минерального питания. Высокой концентрацией хлорофилла характеризовались также растения, произраставшие в условиях внесения в почву вегетационного сосуда одностороннего азотного питания. Несколько ниже, чем у варианта с одним азотным питанием, она была у растений, выращиваемых при полном (НРК) минеральном питании. Под влиянием фосфорно-калийного и одностороннего фосфорного питания происходило незначительное увеличение хлорофилла по сравнению с контролем. Применение одного калия отрицательно сказалось на накоплении хлорофилла в этот период развития винограда сорта Таминер.

Средние результаты изучения динамики накопления суммы хлорофиллов (a+b) у сорта Алиготе представлены в табл. 3 и 4. Они показывают, что различное сочетание элементов минерального питания оказывает неодинаковое влияние на накопление хлорофилла в листьях этих растений. Сравнивая между собой данные табл. 1—4, можно прийти к выводу, что у сорта Алиготе не удалось получить такую четкую



картину зависимости концентрации хлорофилла от типа минерального питания, как в опытах с сортом Таминер. Однако из приведенных в табл. 3 и 4 цифровых величин все же видно, что максимальное количество хлорофилла у сорта Алиготе в разные фазы его развития наблюдалось у растений с разными условиями минерального питания. Так, опыты 1965 г. показали, что в фазе цветения наибольшее количество хлорофилла в 1 г абсолютно сухих листьев было у растений, произраставших на полном минеральном питании (табл. 3). Харак-

Таблица 3

Влияние основных элементов минерального питания на содержание хлорофилла (a+b) в листьях винограда сорта Алиготе (1965 г.)

| Варианты опыта | В мг на 1 г абсолютно сухих листьев |                  |                 |       | В % от контроля |                  |                 |       |
|----------------|-------------------------------------|------------------|-----------------|-------|-----------------|------------------|-----------------|-------|
|                | фаза цветения                       | фаза налива ягод | фаза созревания |       | фаза цветения   | фаза налива ягод | фаза созревания |       |
|                | 12.VI                               | 16.VII           | 8.IX            | 20.IX | 12.VI           | 16.VII           | 8.IX            | 20.IX |
| Контроль       | 4,15                                | 3,23             | 1,64            | 1,32  | 100,0           | 100,0            | 100,0           | 100,0 |
| NPK            | 4,50                                | 4,39             | 2,63            | 1,75  | 108,4           | 135,9            | 160,4           | 132,6 |
| NP             | 4,03                                | 5,33             | 2,62            | 2,30  | 97,1            | 165,0            | 159,8           | 174,2 |
| NK             | 3,66                                | 4,43             | 2,98            | 1,88  | 88,2            | 137,2            | 181,7           | 142,4 |
| PK             | 3,63                                | 3,12             | 1,74            | 0,86  | 87,5            | 96,6             | 106,1           | 65,2  |

терно и то, что в фазе цветения контрольные растения отличались также высоким содержанием этих пигментов, которое у них было выше, чем у растений вариантов азотно- и фосфорно-калийного минерального питания и, примерно, такое же, как у растений, произраставших при внесении в почву вегетационного сосуда азота совместно с фосфором. В фазе налива ягод (в середине июля) растения, которые выращивались при полном (NPK) и азотно-калийном минеральном питании характеризовались почти одинаковой концентрацией хлорофилла. У них она была выше, чем у контроля, но ниже, чем у растений, удобренных азотом совместно с фосфором. Последние отличались наибольшим содержанием хлорофилла как в фазе цветения, так и в фазе налива ягод. Внесение фосфора совместно с калием привело к некоторому снижению концентрации зеленого пигмента по сравнению с растениями, которые выращивались без удобрений (контроль). Как видно из табл. 3, в фазе созревания ягод пигменты определялись дважды, т. е. 8 и 20 сентября, что соответствовало середине и концу этой фазы. Анализы, проведенные в конце первой и второй декад сентября, показали, что в это время растения всех вариантов опыта отличались сравнительно низким содержанием хлорофилла по сравнению с предыдущими фазами их развития. Но, несмотря на это, в данный период развития концентрация хлорофилла в их листьях во многом зависела от условий минерального питания. Наибольшим накоплением хлорофилла отличались растения, которые произрастали при внесении в почву вегетационного сосуда азотно-калийного (8.IX) и азотно-фосфорного (20.IX) минерального питания. Затем следовали растения, получившие полную питательную смесь Гельригеля (NPK). У растений, удобренных фосфором совместно с калием в конце первой декады сен-

тября, концентрации хлорофилла была незначительно выше, чем у контроля. В конце же второй декады сентября она уже была намного ниже, чем у контрольных растений.

Опыты 1966 г. показали, что у сорта Алиготе растения всех вариантов минерального питания, включающих азот, так же, как и в 1965 г., отличались довольно высоким содержанием пигментов по сравнению с контролем (табл. 4).

Таблица 4

Влияние основных элементов минерального питания на содержание суммы хлорофиллов в листьях винограда сорта Алиготе, 1966 г.

| Варианты опыта | В мг на 1 г абсолютно сухих листьев |                  |                 | В % от контроля |                  |                 |
|----------------|-------------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|
|                | фаза цветения                       | фаза налива ягод | фаза созревания | фаза цветения   | фаза налива ягод | фаза созревания |
|                | 13.VI                               | 12.VII           | 1.X             | 13.VI           | 12.VII           | 1.IX            |
| Контроль       | 2,72                                | 2,72             | 2,20            | 100,0           | 100,0            | 100,0           |
| NPK            | 3,77                                | 3,68             | 3,03            | 138,6           | 135,3            | 137,7           |
| NP             | 4,15                                | 3,61             | 3,24            | 152,6           | 132,7            | 147,3           |
| NK             | 4,23                                | 3,45             | 3,29            | 155,5           | 126,8            | 149,5           |
| PK             | 3,33                                | 2,93             | 2,45            | 122,4           | 107,7            | 111,4           |

Растения варианта минерального питания без азота (PK) по концентрации хлорофилла незначительно превышали контрольные. В середине июня, т. е. в фазе цветения, более высокое накопление хлорофилла имели растения, которые выращивались в условиях внесения в почву азотно-калийного и азотно-фосфорного удобрения. Далее следовали варианты с полным (NPK) и фосфорно-калийным питанием. Концентрация хлорофилла у контроля была самой низкой. В фазе налива ягод растения, произрастающие при внесении в почву вегетационного сосуда полного (NPK) и азотно-фосфорного минерального питания отличались наибольшим содержанием суммы хлорофиллов. На третьем месте по накоплению хлорофилла стояли растения с азотно-калийным питанием. Концентрация хлорофилла у растений, получивших фосфорно-калийное питание, незначительно превышала таковую у контрольных. Определения от 1.IX. 1966 года показали, что в фазе созревания ягод винограда сорта Алиготе все варианты с минеральным питанием имели более высокое содержание хлорофилла в 1 г абсолютно сухих листьев по сравнению с контролем. Самая высокая концентрация суммы хлорофиллов наблюдалась у растений азотно-калийного варианта минерального питания. Растения, получившие фосфор совместно с калием, по содержанию хлорофилла незначительно превышали контрольные.

Многие исследователи, изучая влияние минерального питания на биосинтез и накопление хлорофилла в листьях различных растений, ограничивались только учетом его общего содержания, без дифференциации на хлорофиллы a и b.

В то же время в литературе имеются указания на то, что условия минерального питания оказывают влияние на содержание хлоро-



филла *a* и хлорофилла *b*. Так, например, исследования А. Г. Барановского [1] показали, что дополнительное фосфорное питание растений кукурузы оказывает не только положительное влияние на содержание хлорофиллов *a* и *b*, но и меняет их соотношение в листьях растений опытных вариантов по сравнению с контролем. Опыты Н. П. Воскресенской [6] свидетельствуют, что в листьях салата под влиянием дополнительного азотного питания общее содержание хлорофилла увеличивается, а соотношение хлорофиллов *a* к *b*, наоборот, уменьшается, что происходит за счет большего прироста хлорофилла *b*, чем хлорофилла *a*.

В обсуждаемых здесь опытах была предпринята попытка проследить влияние элементов минерального питания на содержание в листьях винограда хлорофиллов *a* и *b*. Результаты этих определений приведены в табл. 5. Как показали данные, характер минерального питания мало влияет на соотношение между собой указанных форм хлорофилла. Если происходят изменения в содержании одной из форм, то в этом же направлении и приблизительно на такую же относительную величину меняется содержание и другой. Если сравнить результаты изучения соотношения абсолютного содержания хлорофилла *a* к *b* у вариантов полного (NPK) и азотно-фосфорного минерального питания растений сорта Траминер, то ясно видно, что у них эти показатели очень близки друг к другу, несмотря на то, что растения азотно-фосфорного питания отличались несколько более высоким их накоплением. Примерно такая же картина наблюдается и у растений других вариантов минерального питания сорта Траминер. У сорта Алиготе эти различия более существенны, но и они пока не позволяют сделать окончательных выводов о влиянии условий минерального питания виноградных растений на соотношение отдельных форм хлорофилла.

Таблица 5

Влияние основных элементов минерального питания на среднее (за вегетационный период) содержание форм хлорофилла и их соотношение в листьях винограда.

| Варианты опыта | Траминер |          |               |          |          |               | Алиготе  |          |               |          |          |               |
|----------------|----------|----------|---------------|----------|----------|---------------|----------|----------|---------------|----------|----------|---------------|
|                | 1965 г.  |          |               | 1966 г.  |          |               | 1965 г.  |          |               | 1966 г.  |          |               |
|                | <i>a</i> | <i>b</i> | $\frac{a}{b}$ | <i>a</i> | <i>b</i> | $\frac{a}{b}$ | <i>a</i> | <i>b</i> | $\frac{a}{b}$ | <i>a</i> | <i>b</i> | $\frac{a}{b}$ |
| Контроль       | 2,03     | 1,08     | 1,88          | 1,69     | 0,80     | 2,11          | 1,66     | 0,92     | 1,80          | 1,77     | 0,78     | 2,27          |
| NPK            | 2,58     | 1,23     | 2,10          | 2,58     | 1,08     | 2,39          | 2,23     | 1,09     | 2,05          | 2,57     | 0,92     | 2,79          |
| NP             | 2,87     | 1,39     | 2,06          | 2,71     | 1,19     | 2,28          | 2,34     | 1,23     | 1,90          | 2,60     | 1,07     | 2,43          |
| NK             | 2,27     | 1,07     | 2,12          | 2,59     | 1,06     | 2,44          | 2,20     | 1,04     | 2,12          | 2,61     | 1,04     | 2,50          |
| PK             | 1,95     | 1,01     | 1,93          | 1,99     | 0,84     | 2,37          | 1,49     | 0,85     | 1,75          | 2,11     | 0,80     | 2,64          |
| N              | 2,68     | 1,18     | 2,27          | 2,68     | 1,10     | 2,44          | —        | —        | —             | —        | —        | —             |
| P              | 1,86     | 0,90     | 2,07          | 1,95     | 0,86     | 2,27          | —        | —        | —             | —        | —        | —             |
| K              | 1,80     | 0,88     | 2,04          | 1,76     | 0,72     | 2,44          | —        | —        | —             | —        | —        | —             |

На основании результатов проведенных исследований можно прийти к заключению о том, что условия минерального питания винограда оказывают интенсивное воздействие на содержание хлорофилла в листьях растений. На различных этапах развития растений характер этого влияния может быть неодинаков. Одностороннее внесение в почву

сосудов только азота, фосфора или калия показало, что у сорта Траминер биосинтез и накопление хлорофилла наиболее благоприятно происходят под действием азота. Оно зависело также и от фаз развития этих растений.

Влияние фосфора на содержание хлорофилла было менее значительным и менее определенным. В одних случаях наблюдалось увеличение концентрации хлорофилла до 22,5%, в других же — его уменьшение на 2,2—8,5%.

Действие калия на накопление этих пигментов также было слабым. Некоторое возрастание содержания хлорофилла под влиянием калия происходило в фазах цветения и созревания ягод. В фазе налива ягод наблюдалось снижение содержания хлорофилла на 8,7—17,4% по сравнению с контролем. Возможно, в данных случаях отрицательное действие калия на накопление хлорофилла объясняется тем, что в большинстве своем черноземные почвы Молдавии содержат достаточное количество этого элемента. Увеличение его содержания без одновременного внесения азота отрицательно сказывается на всем развитии растения, в том числе и на процессах биосинтеза хлорофилла. Анализы почвы, взятой для набивки сосудов, в которых выращивался виноград, показали, что в ней действительно было много калия. Его содержание доходило до 92 мг K<sub>2</sub>O в 100 г абсолютно сухой почвы. Этим, по всей вероятности, и объясняется тот факт, что приведенные в настоящем сообщении результаты не совсем совпадают с результатами опытов некоторых других исследователей. Правда, они их проводили на других почвах, в других климатических условиях, а также зачастую и с другими растениями.

Исследования, проведенные на растениях сорта Траминер, выращиваемых при внесении в почву парного и тройного сочетания элементов минерального питания, показали, что как фосфор, так и калий в большинстве случаев несколько понижают положительное действие азота в образовании зеленого пигмента. Так, по содержанию пигментов после варианта с усиленным азотным питанием следовали растения, получившие азотно-фосфорные удобрения. При внесении полного минерального питания (NPK) концентрация хлорофилла была ниже, чем у растений, выращиваемых в условиях внесения в почву только азота совместно с фосфором. Происходило это во все периоды развития растений. В большинстве случаев при внесении азотно-калийного удобрения содержание зеленых пигментов было меньше, чем при полном удобрении. Из сопоставления результатов, полученных при парном и тройном сочетании элементов минерального питания, можно прийти к выводу о том, что положительная роль азота в биосинтезе хлорофилла у сорта Траминер проявлялась менее ярко при добавлении калия, чем при добавлении фосфора.

Совместное внесение фосфора и калия в подавляющем большинстве также отрицательно сказывалось на концентрации хлорофилла (как в листьях винограда сорта Траминер, так и Алиготе). Здесь же необходимо отметить и то, что у растений всех вариантов минерального питания сорта Алиготе, включающих азот, не удалось наблюдать такой четкой зависимости содержания хлорофилла, как у сорта Траминер, хотя они оба и относятся к группе технических сортов. Если у сорта Траминер из вариантов, получивших парное и тройное сочетание элементов минерального питания (в условиях 1965—1966 гг.) наиболее высоким накоплением хлорофилла отличались растения азот-



но-фосфорного питания, то у Алиготе этот максимум в разные фазы развития был при различных вариантах минерального питания. Так, в условиях 1965 года, у сорта Алиготе в фазе цветения наибольшая концентрация хлорофилла была у растений, произрастающих в условиях внесения в почву полного (NPK) минерального питания, в фазе налива ягоды — у растений, удобренных азотом совместно с калием. Все это вместе взятое указывает на то, что у различных сортов, даже одной группы (в данном случае технических), по-разному происходит биосинтез и накопление хлорофилла в тех или иных условиях их минерального питания.

Этот факт, как и другие, нужно учитывать при разработке рекомендаций по минеральному питанию винограда.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. Г. Барановский. Динамика накопления фотосинтетических пигментов в онтогенезе растений в зависимости от условий фосфорного питания. — «Труды первой республиканской научной конференции физиологов и биохимиков растений Молдавии». Кишинев, 1964.
2. В. А. Бриллиант. К вопросу о физиологическом значении калия. I. О влиянии калия на газовый обмен и накопление хлорофилла у гречихи. — «Труды биологического института» (серия IV «Экспериментальная ботаника»), вып. 2, 1936.
3. В. В. Буткевич. Влияние минеральных солей на образование хлорофилла в листьях сахарной свеклы. — Сб. «Памяти академика Д. Н. Прянишникова», 1950.
4. С. Г. Ваклинова. Изучение действия форм азота на содержание пигментов и на характер продуктов фотосинтеза в проростках кукурузы и фасоли. Автореферат диссертации. 1958.
5. Д. П. Виктор и М. П. Скрыбин. Изменение транспирации и фотосинтеза осины в связи с подкормкой насаждения. — «Труды Воронежского государственного заповедника», вып. 7, 1957.
6. Н. П. Воскресенская. Влияние азотного питания и освещения на накопление органического вещества и количество хлорофилла *a* и *b* у салата. «Докл. АН СССР», т. LXVII, № 1, 1949.
7. Д. М. Головки. Влияние азотного и калийного питания на интенсивность фотосинтеза у подсолнечника. «Химизация социалистического земледелия», № 12, 1936.
8. Д. М. Головки. Влияние азотного и калийного питания на фотосинтез и рост сахарной свеклы. «Свекловичное полеводство», № 1, 1938.
9. Л. М. Дорохов. Влияние азота на динамику накопления хлорофилла в растениях. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», вып. 1, 1949.
10. Л. М. Дорохов. Влияние фосфора и калия на концентрацию и общее содержание хлорофилла в листьях растений. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. VI, 1955.
11. Л. М. Дорохов. Содержание хлорофилла в единице площади ассимиляционной поверхности в зависимости от условий минерального питания растений. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. VI, 1955.
12. Л. М. Дорохов. Минеральное питание как фактор повышения продуктивности фотосинтеза и урожая сельскохозяйственных растений. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. 13, 1957.
13. А. А. Зайцева. Влияние магния и калия на накопление хлорофилла растениями. — «Дневник Всесоюзного съезда ботаников», 1928.
14. Л. В. Колесник. Влияние борных удобрений на урожай и качество плодов винограда в МССР. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. 27, 1962.

15. Л. Я. Липидус и Л. М. Дорохов. Влияние азота и фосфора на фотосинтетический потенциал при разной степени обеспеченности растений воды. «Труды Первой республиканской научной конференции физиологов и биохимиков растений Молдавии». Кишинев, 1964.
16. С. И. Лебедев, А. П. Ларин, Л. Г. Литвиненко, А. М. Силаева, Н. Д. Сокало. Влияние минерального питания и освещения на структуру хлоропластов и продуктивность фотосинтеза сельскохозяйственных растений. «Фотосинтез и пигменты как факторы урожая». Киев, 1965.
17. Н. А. Макарова. Влияние калия и фосфора на накопление хлорофилла. «Советская ботаника» № 5—6, 1940.
18. М. С. Марченко. Динамика хлорофилла в листьях гречихи в зависимости от минерального питания. — «Научные записки Киевского госуниверситета», т. II, вып. 8, 1952.
19. Л. И. Онищенко. До питания про утворення зелених пластид. «Український ботаничний журнал» т. 17, № 4, 1960.
20. Д. Н. Петраш. Влияние удобрений маточников подвойных лоз на выход и качество привитых виноградных саженцев. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. 38, 1964.
21. В. Б. Пономарченко. Влияние удобрений виноградников на величину и качество урожая. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. 38, 1964.
22. П. С. Романчук. Развитие хлоропластов в листьях картофеля в связи с условиями минерального питания. «Физиология растений», № 5, 1958.
23. Б. А. Рубин, С. Г. Ваклинова. Влияние формы азота на накопление хлорофилла на окислительную систему кукурузы. «Докл. АН СССР», 119, № 1, 1958.
24. Д. И. Сапожников, И. А. Бронштейн, Т. А. Красовская. Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа. «Биохимия», т. 20, вып. 3, 1955.
25. А. А. Табенцкий. Структура хлорофиллового зерна как показатель жизнедеятельности листа. «Известия АН СССР» (сер. биол.), № 5, 1947.
26. А. А. Табенцкий. К вопросу об управлении процессами образования зеленых пластид. «Известия АН СССР» (сер. биол.), № 1, 1953.
27. А. А. Табенцкий, Г. С. Чугаева, Л. И. Онищенко. Развитие хлорофиллоносной системы листьев свекловичного растения как исходный фактор его продуктивности. — «Научные записки Белоцерковского сельскохозяйственного института», т. 5, 1958.
28. Я. Д. Ханин. Влияние припосадочного удобрения на некоторые физиологические и биохимические процессы, протекающие в молодом виноградном растении. — «Труды Кишиневского сельскохозяйственного института», т. 38, 1964.
29. А. А. Шлык. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, 1965.



Ю. С. ЛЯЛИКОВ, И. С. ПОПУШОН, И. В. КОЗЛОВА, К. Н. ДАШКЕЕВА

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСТАТОЧНЫХ КОЛИЧЕСТВ ЦИНЕБА НА ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЬЕВ ТАБАКА, ОБРАБОТАННЫХ ЯДОХИМИКАТОМ С ЦЕЛЬЮ ИХ ЗАЩИТЫ ОТ ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЫ

Цинеб — этиленбисдитиокарбамат цинка — фунгицид весьма эффективен в борьбе с ложной мучнистой росой табака. При опрыскивании табаководы применяют цинеб в концентрации 0,4% при ручной обработке или же 1%-ную концентрацию при авиаобработках и вентиляторных опрыскиваниях.

Как правило, обработку табачных плантаций проводят один раз в семь—десять дней. Цинеб легко смывается, его количество на поверхности листьев постепенно убывает, что требует проведения повторных обработок плантаций табака фунгицидами. В противном случае, табачный лист остается незащищенным и легко поддается поражению возбудителем ложной мучнистой росы. Кроме того, ломка листьев табака производится не раньше, чем на 6—7-й день после проведенных последних опрыскиваний.

Сведения об остаточных количествах цинеба на поверхности обработанных листьев табака исключительно важны как для специалистов-защитников в определении сроков повторных обработок, так и для технологов в определении сроков проведения ломки табака.

#### Материал и методы исследований

Для определения остатков цинеба на поверхности обработанных ядохимикатом листьев был применен пульсополярографический метод [1, 2, 3]. Он основан на восстановлении на ртутном капельном электроде иона цинка, полученного в результате взаимодействия с кислотой этиленбисдитиокарбамата цинка.

Для анализа брали пробу листьев, обработанных фунгицидом, площадью в 1000 см<sup>2</sup>. Анализам подвергали водные смывы с взятых для исследований проб. Обработывались цинебом листья восприимчивого к ЛМР сорта табака Трапезонд 1272.

Опытами 1964 года установлено, что при различных способах обработки табачных плантаций, т. е. при авиаобработках или же при ручном способе опрыскивания, количество цинеба на поверхности листьев почти идентично [1].

Поэтому в 1965 году опытные растения обрабатывались только ручным способом, и применялся цинеб в концентрации 0,4%.

Для анализа брали по 10 листьев в разных местах обработанного участка, а также листья с разных ярусов растений. Подвергались анализу листья в день обработки и в последующие восемь—девять дней. Кроме того, определялось остаточное количество ядохимиката на листьях, подвергавшихся прямому солнечному облучению, остаточное количество после росы, осадков и в сухую погоду.

#### Экспериментальная часть

16 июля 1965 года подопытный участок посадки восприимчивого сорта табака был обработан 0,4%-ной суспензией цинеба. С 16 по 24 июля отбирались для анализа пробы листьев табака с разных мест участка для того, чтобы выяснить, насколько равномерно попадает исследуемый ядохимикат на поверхность листьев и как убывает его количество во времени (см. табл. 1).

Таблица 1

| Дата отбора проб | Количество цинеба (в г), обнаруженное на площади листьев 1000 см <sup>2</sup> |                  |               | Метеорологические сведения         |                  |                      |
|------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|------------------------------------|------------------|----------------------|
|                  | начало участка                                                                | середина участка | конец участка | среднесуточная температура воздуха | к-во осадков, мм | влажность воздуха, % |
| 16.VII.65        | 0,0201                                                                        | 0,0208           | 0,0187        | 22,3                               | 5,2              | 73                   |
| 17.VII.65        | 0,0041                                                                        | 0,0017           | 0,0016        | 24,6                               | —                | 69                   |
| 19.VII.65        | 0,0017                                                                        | 0,0018           | 0,0014        | 17,4                               | 0,0              | 81                   |
| 20.VII.65        | 0,0017                                                                        | 0,0013           | 0,0017        | 17,6                               | —                | 63                   |
| 21.VII.65        | 0,0015                                                                        | 0,0025           | 0,0015        | 19,8                               | —                | 61                   |
| 22.VII.65        | 0,0020                                                                        | следы            | 0,0031        | 20,7                               | —                | 57                   |
| 23.VII.65        | 0,0036                                                                        | следы            | 0,0019        | 21,6                               | —                | 57                   |
| 24.VII.65        | 0,0014                                                                        | 0,0021           | —             | 24,0                               | 0,0              | 61                   |

Количество оставшегося цинеба на поверхности обработанных листьев в действительности постепенно убывает. Если в день обработки оно колеблется в пределах 0,0187—0,0208 г/1000 см<sup>2</sup>, то в последующие 8-днев количество цинеба резко уменьшается, и на 7—8-й день отмечены лишь незначительные следы исследуемого ядохимиката в пределах 0,0014—0,0019 г/1000 см<sup>2</sup>.

Что касается попадания фунгицида на поверхность обрабатываемых листьев в смысле пространственного распределения по опытному участку, то определенной закономерности изменений количества цинеба в начале, середине или конце опытного поля нами не выявлено. (Если первые анализы говорят в пользу преимущества попадания цинеба в начале и середине участка, то последующие — не показывают никаких существенных отличий).

Учитывая, что в период опытов внешние факторы не благоприятствовали сохранению нанесенного количества цинеба, для достоверности и проверки фактов 26 июля 1965 года участок восприимчивого к ЛМР сорта табака был обработан цинебом в принятой 0,4%-ной концентрации при помощи ручного опрыскивателя. Для анализа брали



также листья с различных мест обрабатываемого участка в день обработки и в последующие 8 дней (см. табл. 2).

Таблица 2

| Дата отбора проб | Количество цинбеа (в г), обнаруженное на площади листьев 1000 см <sup>2</sup> |                  |               | Метеорологические сведения         |                  |                       |
|------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|------------------------------------|------------------|-----------------------|
|                  | начало участка                                                                | середина участка | конец участка | среднесуточная температура воздуха | к-во осадков, мм | влажность, воздуха, % |
| 26.VII.65        | 0,0358                                                                        | 0,0342           | 0,0320        | 27,0                               | —                | 52                    |
| 27.VII.65        | 0,0326                                                                        | 0,0342           | 0,0281        | 21,6                               | —                | 74                    |
| 28.VII.65        | 0,0300                                                                        | —                | 0,0379        | 17,8                               | 0,0              | 66                    |
| 29.VII.65        | 0,0264                                                                        | 0,0222           | 0,0241        | 20,6                               | 0,0              | 62                    |
| 30.VII.65        | 0,0198                                                                        | 0,0149           | 0,0160        | 22,4                               | —                | 52                    |
| 31.VII.65        | 0,0131                                                                        | 0,0150           | 0,0113        | 24,6                               | —                | 51                    |
| 2.VIII.65        | 0,0109                                                                        | 0,0075           | 0,0047        | 24,8                               | 0,0              | 55                    |
| 3.VIII.65        | 0,0030                                                                        | 0,0015           | 0,0034        | 16,7                               | 7,8              | 59                    |
| 4.VIII.65        | 0,0012                                                                        | 0,0020           | 0,0030        | 18,2                               | —                | 61                    |

Данные табл. 2 подтверждают тот факт, что количество цинбеа постепенно убывает, а на 7-й и 9-й день его количество на поверхности обработанных листьев колеблется в пределах 0,0012—0,0030 г на 1000 см<sup>2</sup> поверхности листа.

Существенной разницы в пространственном распределении цинбеа при опрыскиваниях также не отмечено. Но, сопоставляя данные табл. 1 и табл. 2, мы отметили определенные разногласия.

Если в первом опыте количество цинбеа на поверхности обработанных листьев уже на второй день после обработки резко уменьшается, то во втором опыте в последующие три-четыре дня снижение весьма незначительно. Объясняется это тем, что в первом опыте в первый же день после обработки табака были отмечены незначительные осадки, а влажность воздуха была гораздо выше (73%) по сравнению со вторым сроком проведения анализов, когда полное отсутствие осадков и относительно низкая влажность воздуха (52%) способствовали более длительному сохранению фунгицида на поверхности листьев.

Следовательно, в засушливый период количество оставшегося цинбеа на поверхности обработанных листьев табака убывает значительно медленнее. К концу же седьмого, восьмого дня и в одном, и в другом случае оставшееся количество цинбеа незначительно и не в состоянии защитить восприимчивые растения от поражения возбудителем ложной мучнистой росы.

При опрыскиваниях цинбеа не попадает равномерно на поверхность зеленой массы. В опытах необходимо было выяснить количество ядохимиката на поверхности листьев верхнего, среднего и нижнего ярусов обрабатываемых растений.

28 августа 1965 года цинбеа был обработан специально отведенный для этой цели участок плантации восприимчивого к ЛМР сорта табака. В этот же день были отобраны средние пробы в начале, середине и в конце участка (по диагонали) — с верхнего, среднего и нижнего ярусов.

Результаты данного опыта, приведенные в табл. 3, свидетельствуют о том, что количество цинбеа на листьях верхних ярусов значительно больше, чем на листьях средних и нижних ярусов обрабатываемых растений. Видимо, этим и объясняется большая поражаемость болезнью листьев табака нижних и средних ярусов, несмотря на своевременно проведенные опрыскивания.

Таблица 3

| Ярус, с которого отобрана проба | Количество цинбеа (в г), обнаруженное на площади листьев 1000 см <sup>2</sup> |                  |               |
|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|
|                                 | начало участка                                                                | середина участка | конец участка |
| Верхний . . . . .               | 0,0236                                                                        | 0,0124           | 0,0133        |
| Средний . . . . .               | 0,0211                                                                        | 0,0095           | 0,0117        |
| Нижний . . . . .                | 0,0176                                                                        | 0,0095           | 0,0096        |

В 1964—1965 годах в период проведения опытов было отмечено резкое снижение остаточного количества цинбеа на поверхности обработанных ядохимикатом листьев после выпадения осадков.

В 1965 году был заложен специальный опыт с целью уточнения остаточного количества цинбеа на поверхности обработанных ядохимикатом листьев после слабого и сильного искусственно имитируемого дождя. Опыт был осуществлен следующим образом:

31 августа 1965 года цинбеа обрабатывался восприимчивый сорт табака, и после слабого дождя была взята первая проба на анализ. Другая партия обработанных цинбеа растений подвергалась сильному смыву, и в этот же день проба второго варианта поступила на анализ. Результаты опыта приведены в табл. 4.

Данные табл. 4 подтверждают, что при наличии незначительных осадков количество цинбеа на поверхности обработанных листьев резко снижается, не говоря уже об обильных смывах, когда количество цинбеа весьма незначительно.

Таблица 4

| Метеорологические условия, при которых отобрана проба | Количество цинбеа (в г), обнаруженное на площади листьев 1000 см <sup>2</sup> |                  |               |
|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|
|                                                       | начало участка                                                                | середина участка | конец участка |
| После слабого дождя . . . . .                         | 0,0090                                                                        | 0,0084           | 0,0058        |
| После сильного дождя . . . . .                        | 0,0036                                                                        | 0,0021           | 0,0022        |

Известно, что при наличии росы растения табака очень легко подвергаются поражению возбудителем заболевания. Необходимо было выяснить, насколько отрицательно сказываются росы на удерживаемости цинбеа на поверхности предварительно обработанных фунгицидом листьев. Для этой цели 31 августа 1965 года был обработан цинбеа.



небом специально отведенный участок восприимчивого сорта Трапезонд 1272. 1 сентября, после обильной утренней росы, были отобраны для анализа средние пробы опытных листьев, взятые по диагонали в трех пространственно изолированных участках (см. табл. 5).

Таблица 5

| Дата взятия пробы  | Количество цинеба (в г), обнаруженное на площади листьев 1000 см <sup>2</sup> |                  |               |
|--------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|
|                    | начало участка                                                                | середина участка | конец участка |
| 1.IX.65 г. . . . . | 0,0066                                                                        | 0,0067           | 0,0038        |

Следовательно, даже наличие росы отрицательно сказывается на удерживаемости цинеба на поверхности обработанных листьев, чем и объясняется их поражаемость возбудителем, несмотря на проведенные предварительные обработки.

В период проведения химических обработок табака для его защиты от ложной мучнистой росы не рекомендуется проводить ломку листьев растения немедленно после их опрыскивания. Предельный срок ломки — не ранее 6 дней от последней проведенной обработки.

В наших исследованиях необходимо было уточнить остаточное количество цинеба на поверхности листьев за определенный промежуток времени до их уборки. Обработка табака цинебом проведена 31.VIII 1965 г., а пробы брались с шестого по десятый день после обработки (ежедневно). Результаты опытов приведены в табл. 6.

Таблица 6

| Последовательность взятия проб | Количество цинеба (в г), обнаруженное на площади листьев 1000 см <sup>2</sup> |                  |               |
|--------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------|
|                                | начало участка                                                                | середина участка | конец участка |
| 6.IX 65 г. . . . .             | 0,0044                                                                        | 0,0025           | 0,0032        |
| 7.IX 65 г. . . . .             | 0,0042                                                                        | 0,0043           | 0,0058        |
| 8.IX 65 г. . . . .             | 0,0063                                                                        | 0,0025           | 0,0025        |
| 10.IX 65 г. . . . .            | 0,0027                                                                        | 0,0022           | 0,0018        |

Естественно, что количество цинеба постепенно убывает, и чем дальше оттягивается срок ломки табака, тем меньше количество цинеба на поверхности предварительно обработанных листьев.

Следующий этап исследований предусматривает изучить количество оставшегося цинеба на поверхности листьев после их сушки и ферментации.

Проведенные исследования некоторых особенностей распределения остаточных количеств цинеба на поверхности листьев табака, обработанных фунгицидом, позволяют сделать некоторые обобщающие выводы:

1. Количество цинеба на поверхности обработанных листьев табака постепенно убывает. Осадки даже в незначительном количестве способствуют смыву нанесенного на поверхность листьев ядохимиката.

2. Наибольшее количество цинеба при обработке растений сохраняется на верхних ярусах. Нижние и средние ярусы при ручной обработке менее защищены фунгицидом и более подвержены поражению возбудителем ложной мучнистой росы.

3. Повторные обработки необходимо проводить один раз в 7—10 дней при наличии оптимальных условий для развития возбудителя заболевания.

4. Ломку табака проводить не ранее, чем на 7-й—10-й день после последнего проведенного опрыскивания.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. С. Ляликов, В. И. Бодю, И. В. Козлова, И. С. Попушой, К. Н. Дашкеева. Сб. «Инфекционные заболевания культурных растений Молдавии», вып. 6, 1966.
2. В. И. Бодю, И. В. Козлова, Ю. С. Ляликов. Тезисы докладов на совещании по аналитическим методам контроля в промышленности удобрений и химических средств защиты растений. М., 1964, стр. 19.
3. Ю. С. Ляликов, В. И. Бодю, И. В. Козлова. «Заводская лаборатория», XXXI, № 10, 1190, 1965.



С. С. СПАТАРЕНКО, К. Н. ДАШКЕЕВА

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭПИДЕМИЧЕСКОГО ГЕПАТИТА (БОЛЕЗНИ БОТКИНА)

Изучение вирусного эпидемического гепатита (болезни Боткина) является актуальной проблемой современности. Несмотря на расширение знаний о природе эпидемического гепатита и применяемые профилактические и терапевтические меры, заболеваемость эпидемическим гепатитом не только чувствительно не снизилась и не локализовалась в определенных странах и государствах, но приобрела характер убиквитарной инфекции. Большая потеря больными рабочего времени, тяжелые последствия вирусного гепатита — дистрофия печени, иногда переходящая в рак — указывают на огромную важность разрешения этой проблемы как для здравоохранения, так и экономики многих стран.

Существенное значение в проблеме эпидемического гепатита имеет этиология болезни. Однако, до настоящего времени еще не открыт возбудитель, и потому меры борьбы с этой инфекцией остаются малоэффективными.

Главным тормозом в прогрессе изучения проблемы вирусного эпидемического гепатита являются безуспешные пока попытки найти экспериментальную модель среди представителей мира животных.

Распространенность вирусных заболеваний в растительном мире заставила нас предположить, не является ли вирус эпидемического гепатита фитопатогенным и адаптированным к организму человека. Для этого мы использовали первоначально метод растений — индикаторов как более доступный метод диагностики фитопатогенных вирусов. Основан он на способности некоторых растений быстро и своеобразно реагировать на проникновение вирусной инфекции. Применяемые нами растения-индикаторы были следующие: семядоли огурцов, хеноподиум, коровий горох, гомфрена, дикие виды табака, петунья, глоксиния, настурция, примула, амариллис, китайская роза и др.

Материалом для заражения растений служила сыворотка больных, поступавших в больницу с диагнозом эпидемического гепатита (болезни Боткина). Инокуляция растений проводилась обычно принятым механическим способом. После проявления вирусных симптомов на исследуемых растениях-индикаторах следовало восемь пассажей данного вируса на тех же индикаторах. При пассажах вируса эпидемического гепатита, кроме обычно принятого механического способа заражения, применяли также и метод заражения растений через почву.

В качестве контроля применялась сыворотка крови индивидуумов, в прошлом не имевших каких-либо заболеваний, связанных с печенью, а также не находившихся в контакте с больными.

Подопытные растения находились в одних и тех же условиях температуры, влажности и света. Кроме метода растений-индикаторов был применен серологический метод диагностики и метод внутриклеточных включений. Для серологических реакций преципитации применялась сыворотка реконвалесцентов, а в качестве антигенов — главные растительные вирусы.

Для полной объективности и во избежание предвзятости, кровь поступающих больных доставлялась без каких-либо сведений о них. Анализ историй болезни больных, страдающих эпидемическим гепатитом, сывороткой которых мы заражали растения, осуществлялся после окончания экспериментов и выписки больных из больницы.

### Экспериментальная часть

I опыт. 1 июня 1962 года поступила для экспериментов кровь от больного М-н. После спонтанного отделения из кровяного сгустка сыворотки последняя была нанесена на поверхность листьев следующих растений-индикаторов: на семядоли десяти растений огурцов, на листья пяти растений хеноподиум и на листья двух растений глоксиния. Сыворотка здоровых индивидуумов в качестве контроля была нанесена на поверхность таких же растений-индикаторов. На пятый день на листьях индикатора хеноподиум появились мелкие некротические пятна — признак локализации введенного внутрь вируса. На контрольных листьях этого растения никаких изменений не наблюдалось. Интенсивно окрашенные листья контрольных индикаторов развивались вполне нормально, в то время как опытные индикаторы стопроцентно проявили или некрозы, или же изменения окраски листа вдоль главных жилок.

На опытных семядолях растений огурца появилась слабая крапчатость, посветление главных жилок семядолей, в отдельных случаях некрозы на их поверхности. Первые же развившиеся после заражения листочки проявили асимметрию, уродливость листа, посветление жилок, крапчатость поверхности листьев.

Болезненные проявления были отмечены на всех подопытных растениях, в то время как контрольные семядоли и развитые взрослые контрольные огуречные растения имели вполне здоровый вид, интенсивно зеленую окраску и нормальный размер развившихся листьев.

На инфицированных листьях глоксинии на шестой день после заражения их поверхности сывороткой крови больного эпидемическим гепатитом появились мелкие некрозы, в других случаях — скручивание краев зараженных листьев книзу. Что касается контрольных растений, то они никаких патологических признаков не проявили.

В следующих экспериментах был испытан индикатор никоциана глуминоза, с помощью которого можно было бы выявить присутствие вируса табачной мозаики, индикатор гомфрена глобоза — для вируса картофеля, ряд диких видов табака, коровий горох, настурция, петунья, глоксиния, китайская роза, амариллис и др. растения-индикаторы.



II опыт. Весь набор необходимых растений индикаторов был подготовлен к следующему опыту, и 12 июня 1962 года при поступлении второго больного Б-о сывороткой его крови были инфицированы семядоли десяти растений огурца, листья пяти растений хеноподиум, листья диких видов табака, петунии, глоксинии, настурции и др. Листья контрольных растений этих же видов натирались нормальной сывороткой крови здорового человека. Подопытные и контрольные растения-индикаторы находились в одних и тех же условиях температуры, влажности, света.

На четвертый день на опытных листьях индикатора хеноподиум появились характерные некрозы (рис. 1), напоминающие аналогичный тип местной локализации растительного вируса типа огуречной мозаики.

Болезненные проявления были отмечены также на зараженных сывороткой крови больного растениях огурца, диких видов табака, глоксинии, настурции, коровьего гороха.

III опыт. 29 июня 1962 года поступила кровь третьего больного, К-у. Сывороткой крови этого больного с предварительным диагнозом эпидемического гепатита были инфицированы семядоли десяти растений огурца, листья пяти растений хеноподиума, пяти растений коровьего гороха, двух растений никоциана глутиноза, двух растений гоμφрена, двух глоксиний и двух растений настурции. Как и в предыдущих экспериментах, в качестве контроля на листьях таких же индикаторов была нанесена сыворотка крови здорового человека.

Ежедневные наблюдения за подопытными растениями позволили отметить через четыре дня на листьях индикатора хеноподиум мелкие некрозы (рис. 2).

На пятый день на инфицированных семядолях растений огурцов было отмечено посветление жилок семядолей, слабая хлоротичность, а первые образовавшиеся после заражения листочки отличались уродливостью, асимметрией, гофрированной поверхностью и слабой крапчатостью.

На индикаторе глоксиния было отмечено закономерное скручивание книзу краев инфицированных листьев, затем общее угнетение зараженных растений, приостановка дальнейшего их роста. Такие же признаки угнетения отмечены у индикатора никоциана глутиноза, а растения гоμφрена не проявили никаких симптомов локализации вируса, кроме слабого угнетения подопытных растений.

Во всех трех экспериментах с использованием сыворотки крови больных эпидемическим гепатитом на большинстве испытуемых индикаторов были отмечены ясно выраженные, характерные для фитопатогенных вирусов реакции растительных тканей. На проникновение исследуемого вируса реагировали в большинстве случаев только те индикаторы, которые в вирусологической практике используются для идентификации вируса типа огуречной мозаики. Это дало возможность предположить, что вирус эпидемического гепатита по своей природе, видимо, очень близок к одному из существующих в природе вирусов огуречной мозаики, который, приспособившись к организму человека, вызывает общее заболевание организма с преимущественным поражением печени. В процессе адаптации вирус, вероятно, видоизменился, но не утратил еще полностью своих фитопатогенных свойств. В последующих пассажах испытуемого вируса подтвердилась фитогенная природа возбудителя эпидемического гепатита. Было проведено всего восемь пас-



Рис. 1. Некрозы в листьях индикатора хеноподиум, зараженных сывороткой больного Б-о



Рис. 2. Мелкие некрозы на индикаторе хеноподиум, инфицированного сывороткой крови больного К-у (3-й эксперимент)



Рис. 3. Уродливая двойственность огуречных листьев при 1-м пассаже вируса Б-о.



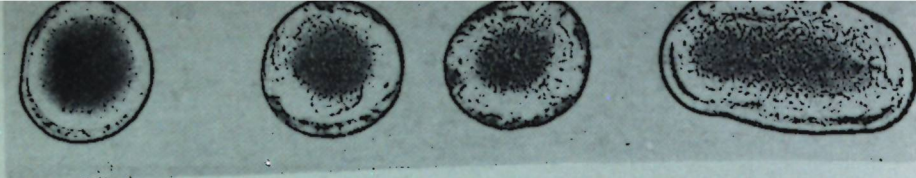


Рис. 4. Реакция преципитации (капельный метод). Сыворотка крови реконвалесцента + антиген ВОМ.  $\times 5$

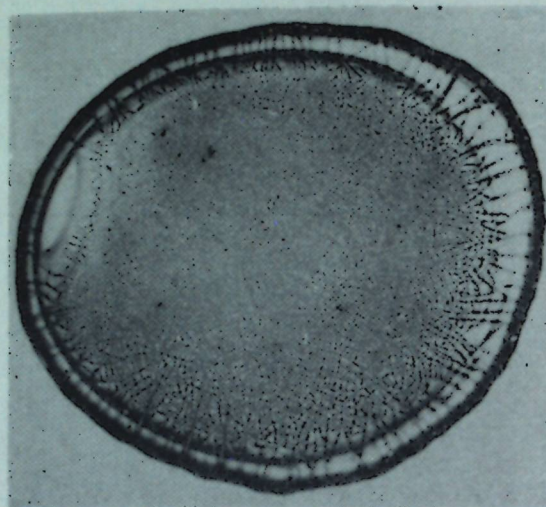


Рис. 5. Контроль: отсутствие реакции преципитации. Сыворотка крови здорового человека + антиген ВОМ.  $\times 16$

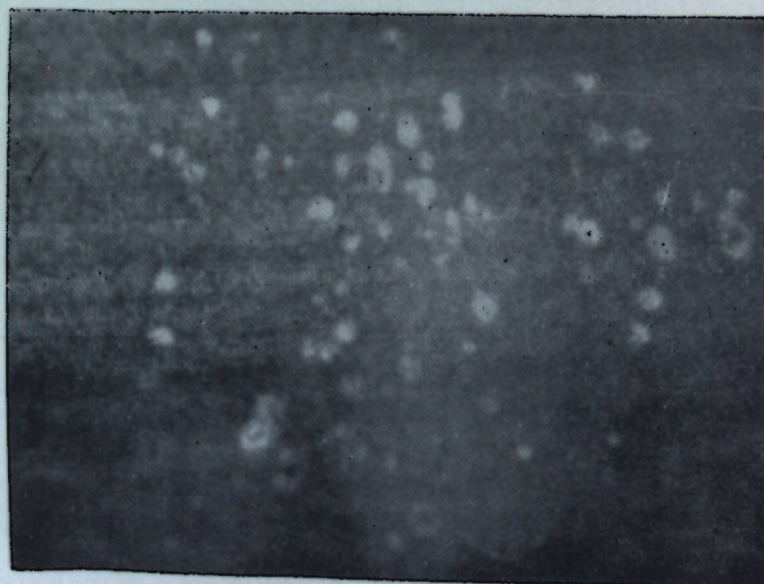


Рис. 6. Мелкие некрозы на листьях индикатора амариллис, инфицированного сывороткой крови больного эпидемическим гепатитом

сажей. Из них четыре — обычным «механическим» способом и четыре — заражением через почву. При пассажах для инокуляции были использованы те же виды растений-индикаторов. Инокулировали сок листьев и стеблей от зараженных первоначально растений. В качестве контроля листья здоровых индикаторов натирались соком контрольных, т. е. индикаторов, которые ранее были инокулированы сывороткой крови здорового человека.

На листьях индикатора хеноподиум отмечались характерные мелкие некрозы, а на семядолях огурцов — посветление жилок, слабая крапчатость. Первые листочки проявили уродливость, асимметрию, одностороннюю верхушечную мозаичность. В отдельных случаях отмечалась уродливость не только первых листочков, образовавшихся после инокуляции семядолей, но и развившихся последующих листьев. Так, второй лист при появлении представлял собой как бы два сросшихся рядом листа, а третий проявил эту двойственность в виде двух листьев, расположенных один над другим (рис. 3). Четвертый лист повторил уродливость типа второго листа, а в дальнейшем развивались нормальные по форме листья, но с проявлением мозаичной крапчатости.

Остальные, применяемые при пассажах индикаторы, проявили те же симптомы угнетения, измельчения и хлоротичности листьев, как и в основных опытах. Третий, четвертый и последующие пассажи исследуемого вируса проявили те же признаки общего угнетения растений, уродства, асимметрию первых листьев, мозаичность и крапчатость последующих. Пассажи, проведенные методом механического переноса вируса и переноса исследуемого вируса через почву, полностью подтвердили его инфекционность.

Для подтверждения выдвинутого нами предположения о генетической однородности вируса эпидемического гепатита и фитопатогенного вируса типа огуречной мозаики нами был применен также метод серодиагностики. Серологические реакции проводились двумя способами: пробирочным и капельным. На месте соприкосновения исследуемого сока растений, содержащего растительный вирус типа огуречной мозаики с сывороткой реконвалесцента (на границе жидкостей), появилось хорошо заметное кольцо преципитации. С другими растительными вирусами такого кольца преципитации не было отмечено. Серологические анализы проводились также капельным методом. На предметное стекло наносились капли испытуемых соков, содержащие вирус огуречной и табачной мозаик. Затем добавлялись капли сыворотки реконвалесцента Б-о. В том случае, где антигеном был вирус огуречной мозаики (рис. 4), через час образовывалась резко видимая преципитация. Такая же реакция преципитации пробирочным и капельным способами была получена при исследовании сыворотки реконвалесцента К-у. В качестве контроля применялась сыворотка крови здорового человека. В этом случае кольцо преципитации не образовывалось (рис. 5).

В тканях растений-индикаторов, зараженных вирусом эпидемического гепатита было обнаружено наличие внутриклеточных включений. Последняя констатация дает нам право указать на аналогию данных акад. Шт. Николау, по которым при эпидемическом гепатите типа Боткина характерно наличие внутриклеточных включений в отличие от «склерогенного гепатита», не дающего таких включений.

Итак, экспериментальные данные 1962 года показали, что сыво-



ротка трех больных эпидемическим гепатитом, диагностированных как болезнь Боткина, оказалась патогенной для подопытных растений-индикаторов и вызвала у них инфекционное заболевание, сходное с проявлениями растительного вируса, близкого, по-видимому, к одному из вирусов огуречной мозаики.

Хотя полученные нами данные 1962 года можно было считать конкретными фактами, тем не менее, для исключения фактора, случайности мы в 1963 году повторили наши опыты с сывороткой еще двух больных эпидемическим гепатитом. Экспериментальные данные оказались аналогичными на тех же растениях-индикаторах 1962 года, а также и на других растениях-индикаторах, которые мы ввели в круг экспериментов 1963 года (рис. 6).

Совокупность конкретных фактов, полученных нами экспериментальным путем в 1962 и 1963 годах, позволяет сделать следующие выводы:

1. Возбудителем эпидемического гепатита (болезни Боткина) предполагается один из растительных вирусов, близкий по своей природе к одному из существующих вирусов огуречной мозаики, который в процессе эволюции, изменчивости и приспособления адаптировался к организму человека.

2. Обнаруженный вирус эпидемического гепатита активизируется *in vivo* в восприимчивых растениях-индикаторах и легко пассируется их соками.

3. Для вируса эпидемического гепатита выявлен целый ряд экспериментальных моделей растений-индикаторов.

Полученный фактический материал является ключевым в разрешении как теоретических, так и практических вопросов, связанных со сложной проблемой эпидемических вирусных гепатитов.

И. С. ПОПУШОН, Ж. Г. ПРОСТАКОВА, Л. А. МАРЖИНА

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВОГО СОСТАВА РОДА *PENICILLIUM* LINK СЕРЫХ ЛЕСНЫХ И ПОЙМЕННЫХ ПОЧВ МОЛДАВИИ

Группа голубых и зеленых плесеней под названием *Penicillium* известна уже более ста пятидесяти лет. В последние десятилетия к ним было привлечено особое внимание исследователей в связи с открытием их антибиотических свойств. Изучение этого обширного рода грибов, в том числе и флористическое, продолжается и сейчас.

Виды *Penicillium* обильны почти во всех почвах [4], [6], [8], [9], [12], [14], [17], [20].

В наших исследованиях на пойменных и серых лесных почвах они также оказались наиболее распространенными из всех выделенных грибов.

Почвенные образцы брались в сливовых садах на пойменной почве с нейтральной или слабощелочной реакцией по Днестру в Дубоссарском и Тираспольском районах и на серых лесных почвах со слабокислой реакцией в Каларашском и Унгенском районах. На серых лесных почвах было получено 1792 культуры пенициллов и определено 62 вида, а на пойменных — 1413 культур и определено 60 видов (табл. 1, 2). Каждую почву характеризует небольшое число видов, которые выделяются постоянно и в большом количестве. В серой лесной почве чаще встречаются виды: *P. frequentans* Westling, *P. chermesinum* Biourge, *P. janthinellum* Biourge, *P. corylophilum* Dierckx, *P. notatum* Westling, *P. funiculosum* Thom, *P. ochro-chloron* Biourge, *P. restrictum* Gilman et Abbott, *P. roseo-purpureum* Dierckx, *P. miczynskii* Zaleski. На пойменной почве такими видами являются: *P. corylophilum* Dierckx, *P. janthinellum* Biourge, *P. funiculosum* Thom, *P. restrictum* Gilman et Abbott, *P. cyclopium* Westling, *P. turbatum* Westling, *P. nalgiovensis* Laxa, *P. notatum* Westling, *P. miczynskii* Zaleski.

Интересно отметить, что большинство этих наиболее распространенных видов — общие для обоих типов почв.

Виды, которыми отличаются эти почвы, выделяются редко, за исключением *P. roseo-purpureum* Dierckx и *P. solitum* Westling из серой лесной почвы. Таких характерных видов оказалось на серой лесной почве 15: *P. pusillum* Smith, *P. roseo-purpureum* Dierckx, *P. velutinum* v. Beyma, *P. raistrickii* Smith, *P. godlewskii* Zaleski, *P. melinii* Thom, *P. brevi-compactum* Dierckx, *P. lanoso-griseum* Thom, *P. psittacinum* Thom, *P. solitum* Westling, *P. claviforme* Bainier, *P. vermiculatum* Dangeard, *P. varians* Smith, *P. rugulosum* Thom, *P. javanicum* van Beijma.



Таблица 1

## Виды пенициллов применной почвы и частота их выделения

| Секции и виды                                            | Количество культур |
|----------------------------------------------------------|--------------------|
| <i>Monoverticillata</i>                                  |                    |
| <i>P. brefeldianum</i> Dodge                             | 2                  |
| <i>P. thomii</i> Zaleski                                 | 1                  |
| <i>P. turbatum</i> Westling                              | 66                 |
| <i>P. decumbens</i> Thom                                 | 26                 |
| <i>P. citreo-viride</i> Biourge                          | 1                  |
| <i>P. fellutanum</i> Biourge                             | 13                 |
| <i>P. chermesinum</i> Biourge                            | 5                  |
| <i>P. restrictum</i> Gilman et Abbott                    | 92                 |
| <i>P. lividum</i> Westling                               | 12                 |
| <i>P. trzebinskii</i> Zaleski                            | 5                  |
| <i>P. frequentans</i> Westling                           | 2                  |
| <i>P. spinulosum</i> Thom                                | 3                  |
| <i>P. multicolor</i> Grigorieva-Manoilova et Poradielova | 7                  |
| <i>P. adametzi</i> Zaleski                               | 2                  |
| <i>P. terlikowskii</i> Zaleski                           | 9                  |
| <i>P. vinaceum</i> Gilman et Abbott                      | 2                  |
| <i>P. Waksmani</i> Zaleski                               | 3                  |
| <i>Asymmetrica — divaricata</i>                          |                    |
| <i>P. egypticum</i> v. Beijma                            | 1                  |
| <i>P. pulvillorum</i> Turfitt                            | 9                  |
| <i>P. soppi</i> Zaleski                                  | 3                  |
| <i>P. lilacinum</i> Thom                                 | 14                 |
| <i>P. janthinellum</i> Biourge                           | 165                |
| <i>P. ochro-chloron</i> Biourge                          | 15                 |
| <i>P. piscarium</i> Westling                             | 21                 |
| <i>P. miczynskii</i> Zaleski                             | 31                 |
| <i>P. nalgiovensis</i> Laxa                              | 39                 |
| <i>P. jenseni</i> Zaleski                                | 2                  |
| <i>P. canescens</i> Sopp                                 | 1                  |
| <i>Asymmetrica — velutina</i>                            |                    |
| <i>P. citrinum</i> Thom                                  | 13                 |
| <i>P. corylophilum</i> Dierckx                           | 497                |
| <i>P. chrysogenum</i> Thom                               | 1                  |
| <i>P. notatum</i> Westling                               | 27                 |
| <i>P. paxilli</i> Bainier                                | 18                 |
| <i>Asymmetrica — lanata</i>                              |                    |
| <i>P. lanosum</i> Westling                               | 4                  |
| <i>P. lanoso-viride</i> Thom                             | 2                  |
| <i>P. lanoso-coeruleum</i> Thom                          | 2                  |
| <i>P. biforme</i> Thom                                   | 14                 |
| <i>P. commune</i> Thom                                   | 4                  |
| <i>P. aurantio-candidum</i> Dierckx                      | 1                  |
| <i>Asymmetrica — funiculosa</i>                          |                    |
| <i>P. terrestre</i> Jensen                               | 1                  |
| <i>P. reticulosum</i> Birk., Raist. et Smith             | 8                  |

Продолжение

| Секции и виды                       | Количество культур |
|-------------------------------------|--------------------|
| <i>Asymmetrica — fasciculata</i>    |                    |
| <i>P. gladioli</i> Machacek         | 1                  |
| <i>P. carneo-lutescens</i> Smith    | 1                  |
| <i>P. viridicatum</i> Westling      | 4                  |
| <i>P. cyclopium</i> Westling        | 76                 |
| <i>P. martensii</i> Biourge         | 1                  |
| <i>P. aurentio-virens</i> Biourge   | 3                  |
| <i>P. puberulum</i> Bainier         | 11                 |
| <i>P. urticae</i> Bainier           | 1                  |
| <i>P. clavigerum</i> Demelius       | 7                  |
| <i>Biverticillata — symmetrica</i>  |                    |
| <i>P. wortmanni</i> Klöcker         | 2                  |
| <i>P. spiculisporum</i> Lehman      | 1                  |
| <i>P. duclauxi</i> Delacroix        | 7                  |
| <i>P. funiculosum</i> Thom          | 136                |
| <i>P. verruculosum</i> Peyronel     | 3                  |
| <i>P. purpurogenum</i> Stoll        | 2                  |
| <i>P. rubrum</i> Stoll              | 7                  |
| <i>P. variabile</i> Sopp            | 2                  |
| <i>P. tardum</i> Thom               | 2                  |
| <i>P. diversum</i> Raper et Fennell | 2                  |

Всего 60 видов 1413 культур

Таблица 2

## Виды пенициллов из серой лесной почвы и частота их выделений

| Секции и виды                         | Количество культур |
|---------------------------------------|--------------------|
| <i>Monoverticillata</i>               |                    |
| <i>P. javanicum</i> van Beijma        | 1                  |
| <i>P. pusillum</i> Smith              | 13                 |
| <i>P. thomii</i> Zaleski              | 52                 |
| <i>P. turbatum</i> Westling           | 3                  |
| <i>P. frequentans</i> Westling        | 35                 |
| <i>P. spinulosum</i> Thom             | 4                  |
| <i>P. lividum</i> Westling            | 25                 |
| <i>P. multicolor</i> G.-M. and P.     | 6                  |
| <i>P. chermesinum</i> Biourge         | 49                 |
| <i>P. decumbens</i> Thom              | 24                 |
| <i>P. fellutanum</i> Biourge          | 7                  |
| <i>P. roseo-purpureum</i> Dierckx     | 97                 |
| <i>P. restrictum</i> Gilm. and Abbott | 122                |
| <i>P. adametzi</i> Zaleski            | 8                  |
| <i>P. terlikowskii</i> Zaleski        | 46                 |
| <i>P. vinaceum</i> Gilman and Abbott  | 1                  |
| <i>P. Waksmani</i> Zaleski            | 18                 |
| <i>P. velutinum</i> v. Beyma          | 11                 |



## Продолжение

| Секции и виды                              | Количество культур |
|--------------------------------------------|--------------------|
| <i>Asymmetrica — divaricata</i>            |                    |
| <i>P. raistrickii</i> Smith                | 1                  |
| <i>P. pulvillorum</i> Turfitt              | 39                 |
| <i>P. soppi</i> Zaleski                    | 13                 |
| <i>P. lilacinum</i> Thom.                  | 19                 |
| <i>P. jantinellum</i> Biourge              | 222                |
| <i>P. ochro-chloron</i> Biourge            | 52                 |
| <i>P. piscarium</i> Westling               | 27                 |
| <i>P. miczynskii</i> Zaleski               | 72                 |
| <i>P. godlewskii</i> Zaleski               | 2                  |
| <i>P. canescens</i> Sopp                   | 7                  |
| <i>P. nalgiovensis</i> Laxa                | 26                 |
| <i>P. jenseni</i> Zaleski                  | 8                  |
| <i>P. melinii</i> Thom.                    | 14                 |
| <i>Asymmetrica — velutina</i>              |                    |
| <i>P. corylophilum</i> Dierckx             | 296                |
| <i>P. citrinum</i> Thom                    | 14                 |
| <i>P. notatum</i> Westling                 | 42                 |
| <i>P. brevi-compactum</i> Dierckx          | 7                  |
| <i>P. paxilli</i> Bainier                  | 16                 |
| <i>Asymmetrica — lanata</i>                |                    |
| <i>P. lanosum</i> Westling                 | 9                  |
| <i>P. lanoso-viride</i> Thom.              | 8                  |
| <i>P. lanoso-coeruleum</i> Thom.           | 2                  |
| <i>P. biforme</i> Thom.                    | 32                 |
| <i>P. commune</i> Thom.                    | 3                  |
| <i>P. lanoso-griseum</i> Thom.             | 3                  |
| <i>Asymmetrica — funiculosa</i>            |                    |
| <i>P. psittacinum</i> Thom.                | 7                  |
| <i>P. terrestre</i> Jensen                 | 26                 |
| <i>P. solitum</i> Westling                 | 39                 |
| <i>P. reticulosum</i> Birk., Raist., Smith | 23                 |
| <i>Asymmetrica — fasciculata</i>           |                    |
| <i>P. cyclopium</i> Westling               | 13                 |
| <i>P. martensii</i> Biourge                | 12                 |
| <i>P. puberulum</i> Bain                   | 1                  |
| <i>P. claviforme</i> Bainier               | 2                  |
| <i>P. clavigerum</i> Demelius              | 5                  |
| <i>Biverticillata — symmetrica</i>         |                    |
| <i>P. vermiculatum</i> Dangeard            | 1                  |
| <i>P. wortmanni</i> Klöcker                | 23                 |
| <i>P. ductauxi</i> Delacroix               | 27                 |
| <i>P. funiculosum</i> Thom                 | 117                |
| <i>P. varians</i> Smith                    | 1                  |
| <i>P. purpurogenum</i> Stoll               | 7                  |
| <i>P. rubrum</i> Stoll                     | 3                  |
| <i>P. variabile</i> Sopp                   | 10                 |
| <i>P. rugulosum</i> Thom                   | 5                  |
| <i>P. tardum</i> Thom                      | 5                  |
| <i>P. diversum</i> Raper and Fennell       | 3                  |

Всего 62 вида 1792 культуры

В плавневой почве определено 13 видов, не найденных в серой лесной: *P. brefeldianum* Dodge, *P. citreo-viride* Biourge, *P. trzebinskii* Zaleski, *P. egypticum* v. Beijma, *P. chrysogenum* Thom, *P. aurantio-candidum* Dierckx, *P. gladioli* Machacek, *P. carneo-lutescens* Smith, *P. viridicatum* Westling, *P. aurantio-virens* Biourge, *P. urticae* Bainier, *F. spiculisporum* Lehman, *P. verruculosum* Peyronel.

Но в общем количестве культур эти специфические виды составляют незначительную часть. На плавневой почве — всего 1,77%, а в серой лесной — 11,38%.

Таким образом, на плавневых почвах общие виды (47), которые составляют 78,33%, охватывают 98,23% всего количества культур. Подобное соотношение наблюдается и на серых лесных почвах, где общие виды составляют 75,8% по отношению к определенным видам и 88,62% по количеству культур.

Характерно, что кроме нескольких наиболее широко распространенных видов, частота встречаемости всех остальных общих видов очень различна. Так, например, *P. cyclopium* Westling, *P. nalgiovensis* Laxa в количестве десятков культур выделяются из плавневой почвы и очень редко — из серой лесной, а *P. ochrochloron* Biourge значительно больше в лесной почве. *P. frequentand* Westling и *P. chermesinum* Biourge единичны в пойменной, но очень обильны в лесной почве. Данные по частоте встречаемости каждого вида на обоих типах почв приводятся в таблицах 1 и 2.

Кроме того, можно отметить, что на серой лесной почве преобладают, по сравнению с пойменной, виды, ярко окрашивающие среду в красные оттенки. Они или обнаружены только там, чаще встречаются, или же более интенсивно окрашены. Это *P. roseo-purpureum* Dierckx, *P. chermesinum* Biourge, *P. javanicum* v. Beyma, *P. rubrum* Stoll, *P. purpurogenum* Stoll, *P. pulvillorum* Turfitt. На плавневой почве характерны виды с золотисто-желтой окраской среды: *P. chrysogenum* Thom., *P. citreo-viride* Biourge, *P. aurantio-virens* Biourge, *P. gladioli* Machacek, *P. urticae* Bainier.

Несколько неожиданным оказалось соотношение видов по секциям (табл. 3). Известно, что видовой состав пенициллов сильно изменяется в зависимости от типа почв. Многими авторами указываются определенные секции пенициллов, характерные для тех или иных почв [1], [2], [4], [10], [11].

Таблица 3

Соотношение видов рода *Penicillium* по секциям

| Секции                           | Серые лесные почвы |       | Пойменные почвы |       |
|----------------------------------|--------------------|-------|-----------------|-------|
|                                  | число видов        | %     | число видов     | %     |
| <i>Monoverticillata</i>          | 18                 | 29,03 | 17              | 28,33 |
| <i>Asymmetrica</i>               | 33                 | 53,23 | 33              | 55,0  |
| <i>Biverticillata symmetrica</i> | 11                 | 17,74 | 10              | 16,67 |

Т. П. Сизова [15, 16] в работах по изучению географической зональности и требований к экологическим факторам секций рода *Penicillium*



установила, что виды секции *Asymmetrica* больше распространены в северных широтах, а виды секции *Monovorticillata* приурочены к южным. По расположению Молдавии на юге страны можно было ожидать, что здесь будут преобладать виды секции *Monovorticillata*. Оказалось, однако, что и в серой лесной и в пойменной почвах преобладают виды секции *Asymmetrica*, которые в той и другой почве несколько отличаются. В серой лесной больше распространены виды подсекции *Funiculosa*, а в пойменной — многие из характерных для этой почвы видов относятся к подсекции *Fasciculata*: *P. gladioli Machacek*, *P. carneo-lutescens Smith*, *P. viridicatum Westling*, *P. aurantio-virens Biourge*, *P. urticae Bainier*.

По количеству культур, принадлежащих к секциям *Monovorticillata* и *Asymmetrica*, на пойменной почве наблюдается та же закономерность: культуры из секции *Asymmetrica* составляют 70,63% всех культур (табл. 4). На серых лесных почвах секция *Monovorticillata* оказалась несколько большей по числу культур, чем по количеству видов.

Таблица 4

Соотношение количества культур видов рода *Penicillium* по секциям

| Секции                                   | Серые лесные почвы |       | Пойменные почвы |       |
|------------------------------------------|--------------------|-------|-----------------|-------|
|                                          | число культур      | %     | число культур   | %     |
| <i>Monovorticillata</i> . . . . .        | 522                | 29,13 | 251             | 17,76 |
| <i>Asymmetrica</i> . . . . .             | 1068               | 59,60 | 998             | 70,63 |
| <i>Bivorticillata symmetrica</i> . . . . | 202                | 11,27 | 164             | 11,61 |

Видимо, это может быть объяснено, тем, что одним из важнейших факторов, определяющих численность тех или иных пенициллов в почве, является реакция среды. Пойменные почвы в наших пробах нейтральные или слабощелочные (рН 7,0—7,8), а серые лесные — слабокислые (рН 6,0—6,6). Это согласуется с данными А. Г. Романковой [13] в том, что виды *Asymmetrica* преобладают в почвах с нейтральной реакцией, а виды *Monovorticillata* шире распространены на кислых почвах.

Таким образом, при сравнении видового состава рода *Penicillium* можно заметить, что есть определенные различия между серой лесной и пойменной почвами. Каждая из них имеет набор характерных для нее видов, хотя они и выделяются в небольшом количестве. Но, в общем, различия носят скорее количественный, чем качественный характер. Это соответствует выводу S. A. Waksman [20], который на основании изучения большого количества почвенных образцов Северной Америки пришел к заключению, что «различия в климатических и почвенных условиях больше изменяют число представителей отдельных групп организмов, но могут действовать и на их общее отсутствие и присутствие».

Значительных колебаний количества пеницилловых грибов на протяжении вегетационного периода (с апреля по ноябрь) не замечено. Подавляющее большинство видов, в том числе и наиболее распространенные, такие как *P. janthinellum Biourge*, *P. funiculosum Thom*,

*P. restrictum Gilman et Abbott*, встречаются все время. Сезонные изменения количества можно отметить только у нескольких видов. Например, *P. ochro-chloron Biourge* был получен только в весенние месяцы, а *P. miczinskii Zaleski*, *P. resticulosum Birk.*, *Raist. et Smith*, *P. corylophium Dierckx* появляются со второй половины июня и только с июля выделяются в большом количестве.

## Выводы

Исследования серых лесных и пойменных почв Молдавии выявили большое количество грибов рода *Penicillium*, обитающих в этих почвах (75 видов).

Сравнение показало, что имеются некоторые различия по видовому составу между этими типами почв. Каждую почву определяют характерные виды, но выделяются они в небольшом количестве.

И в плавневой, и в серой лесной почвах имеется небольшой набор общих видов, которые составляют основную массу культур. Остальные общие виды значительно различаются по частоте встречаемости в обоих типах почв.

Преобладающее количество видов из обеих почв принадлежит к секции *Asymmetrica*. К этой секции с пойменной почвы относится 70,63% культур, а на серой лесной — 59,6%. Но при этом на лесной увеличивается по сравнению с пойменной почвой число культур, относящихся к секции *Monovorticillata*.

## ЛИТЕРАТУРА

3. Э. Беккер, Э. С. Лебедь. Некоторые данные о динамике грибов-антагонистов в почве под монокультурой хлопчатника. Тезисы докладов конференции по вопросам сельскохозяйственной и почвенной микробиологии. Ташкент, 1961.
2. Т. Г. Зименко. Распределение грибов рода *Penicillium* в торфяно-болотистых почвах. «Микробиология», 26,6, 1957.
3. О. П. Камышко. Обзор работ по микрофлоре почв СССР (Сообщ. 1). «Ботан. журнал», т. 47, 1962, № 4, 531—541.
4. Г. С. Касимова. Микрофлора почв Закатальского района. Ученые записки АГУ, № 2, 1958.
5. Г. С. Касимова. Виды пеницилловых грибов сероземных и каштановых почв Азербайджанской ССР. Ученые записки АГУ, № 5, 1959.
6. Л. И. Курсанов, Т. Н. Шкляр. Сравнительное изучение микрофлоры московских и батумских почв. «Бюлл. Московского об-ва испытателей природы» (отд. биологии), т. X, VII, 1938.
7. Л. И. Курсанов. Пособие по определению грибов из родов *Aspergillus* и *Penicillium*. М., 1947.
8. С. Я. Мехтиев, А. И. Гаркавенко. Некоторые данные по микробиологической характеристике почв Молдавии. «Известия МФ АН СССР», 1957, № 7 (40).
9. Т. Г. Мирчинк, К. П. Грешных, Ф. Г. Копысская. Распространение грибов-токсикообразователей в некоторых типах почв и их влияние на растение. В кн.: «Почвенная и сельскохозяйственная микробиология», Ташкент, 1963.
10. В. К. Неофитова. Грибная флора верховой неосушенной залежи торфа и ее роль в процессе торфообразования. «Вестник ЛГУ», № 10, 45, 1953.
11. О. И. Пушкинская. Микрофлора почв Таллерманского опытного лесничества. Тр. Ин-та леса АН СССР, 12, 171, 1953.
12. А. И. Райло. Материалы по изучению почвенных грибов. «Бюлл. отд. земледелия Гос. ин-та опытной агрономии», № 6, 1928.



13. А. Г. Романкова. Распространение грибов и бактерий в почвах Ленинградской области. «Вестник ЛГУ», № 7, 35, 1953.
14. А. Г. Романкова. Распространение грибов рода *Penicillium* в черноземных и каштановых почвах. «Вестник ЛГУ», № 1, вып. 1, 1954.
15. Т. П. Сизова, А. Н. Парийская. Сезонные изменения в соотношении секций рода *Penicillium* в почве. «Бюлл. Московского об-ва испытателей природы» (отд. биологии), 58, 5, 95, 1953.
16. Т. П. Сизова. Географическая зональность в распространении пенициллов и эволюция в пределах этого рода. Бюлл. Московского об-ва испытателей природы (отд. биол.) 1; 71—76, 1953.
17. Т. В. Халабуда. Результаты исследований микрофлоры почв. «Микробиология», т. XVII, 4, 1948.
18. J. C. Gilman. A manual of soil fungi. Jawa State College Press, 1957.
19. K. B. Raper and Ch. Thom. A manual of the Penicillia. Baltimore, 1949.
20. S. A. Waksman. Is there any fungus flora of the soil. Repr. from soil Science, vol. 3, N 6, 1917.

М. Д. КУШНИРЕНКО, Т. Н. МЕДВЕДЕВА, Е. В. КРЮКОВА, П. П. СЕМЕНЧЕНКО

### ИЗМЕНЕНИЕ ПИГМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ВОДНОГО РЕЖИМА

Изучение пигментного аппарата растений проводится как в направлении решения проблемы о строении и свойствах пигментной системы, так и с целью выяснения зависимости пигментного аппарата от внешних и внутренних факторов.

При изучении пигментной системы большое значение приобретает вопрос о связи хлорофилла в хлорофилл-белково-липидном комплексе. Многочисленные экспериментальные данные говорят в пользу существования двух форм состояния хлорофилла. Соотношение этих форм неодинаково как у различных растений, так и у одного и того же растения в зависимости от возраста растительного организма, действия многочисленных факторов среды, в том числе и температуры [1, 22, 21, 20, 23, 24, 28, 29, 30].

А. С. Вечер [6], рассматривая вопрос о формах содержания воды в пластидах, пишет, что пластиды различных видов растений обладают разной степенью гидрофильности своих коллоидов и внешние условия могут существенным образом влиять на коллоидную природу самих пластид. При введении воды, меченой по  $O^{18}$ , в обезвоженную ткань листа Н. Г. Васильевой и З. С. Буркиной [4] удалось установить, что из всех исследованных фракций (вакуолярный сок, протоплазма и хлоропласты) хлоропласты медленнее насыщаются и в меньшей степени отдают воду. Коловерс [31] изучал засухоустойчивость хвойных растений и судил об этом свойстве не только по наличию сульфгидрильных групп, связанной воде, но и по разрушению хлорофилла.

По данным Д. И. Колпикова [10], растения, произрастающие в более ксерических условиях, отличались более высокой прочностью связи хлорофилла с белком по сравнению с растениями залежей среди лесных полос.

В работе Е. В. Крюковой, Г. П. Курчатовой, Р. А. Батыр, выполненной под руководством М. Д. Кушнirenко [13], была установлена зависимость между степенью гидрофильности коллоидов и содержанием хлорофилла в листьях плодовых растений.

Задачей настоящей работы явилось установление зависимости водного режима, состояния пластидного аппарата от условий увлажнения. Нас интересовал вопрос о степени изменения компонентов пигментной системы растений различной устойчивости к засухе на разных фонов



влажности. В предыдущих работах было показано, что персик, груша, яблоня существенно отличаются по степени засухоустойчивости [16, 17]. По степени устойчивости листьев к обезвоживанию породы располагаются следующим образом: персик, яблоня, груша. Было также установлено, что сорт груши Бере боск менее устойчив к засухе в сравнении с сортом Кифер [14].

Объектами исследований настоящей работы служили: яблоня, груша, персик, смородина и пшеница. Яблоня, груша, персик и смородина выращивались в условиях вегетационного опыта на фоне различной влажности почвы — 30 и 70% от полной влагоемкости (П.В.) и озимая пшеница — на фоне 30 и 80% влажности от П.В.

Листья и побеги сортов Бере боск и Кифер подвергали завяданию в течение 4 часов в условиях лаборатории. Проводилось определение общей водоненности листьев, фракций воды в них, водоудерживающих сил тканей, а также содержания хлорофилла общего, прочной слабосвязанного и суммы каротиноидов. Общая вода определялась путем высушивания образцов до постоянного веса при температуре 105°C, связанная — рефрактометрическим методом. При проведении исследований по связанной воде нами соблюдались условия, на которые указывал Н. А. Гусев [8].

Концентрация сахарозы для плодовых культур и смородины принималась 50%, для пшеницы — 30%. Как отмечает Н. А. Гусев [9], этот метод позволяет установить количество воды, оставшейся в объекте после применения этой силы — фактор емкости (связанная вода). Для определения хлорофилла мы использовали методику, разработанную в Институте физиологии растений АН УССР И. Л. Аэровым и Д. Лихолат. Данная методика представляет собой модификацию известных методик по определению форм хлорофилла в белково-липидном комплексе и основана на различном извлечении пигментов полярными и неполярными растворителями.

Остановимся на разборе экспериментального материала по изучаемым культурам.

В табл. 1 приведены данные по изменению фракционного состава воды в листьях яблони, груши, персика, смородины и пшеницы, выращиваемых в условиях вегетационного опыта. Судя по результатам, представленным в таблице, большей оводненностью листьев характеризуется персик, меньшей — яблоня, груша. Сравнивая данные за 30.V и 2.VI (близкие сроки отбора) по черной смородине и пшенице, можно отметить, что содержание общей воды в листьях первой ниже (как на 30%, так и на 70—80% влажности от П.В.).

Известно, что оводненность листьев древесных растений ниже, чем у многих травянистых растений, а количество упорядоченной (связанной) воды в листьях древесных растений выше (16, 27, 32). Во всех случаях слабоупорядоченной воды меньше в листьях растений, произрастающих на фоне 30% влажности почвы, в сравнении с более влажной почвой. Упорядоченной воды низкомолекулярными фракциями веществ в листьях всех культур меньше на влажной почве в сравнении с более низким увлажнением. Это же можно отметить и в отношении количества воды, упорядоченной высокомолекулярными веществами. Различия в содержании воды, упорядоченной низко- и высокомолекулярными фракциями веществ более значительны, чем различия в содержании слабоупорядоченной воды между вариантами увлажнения.

То же можно сказать и в отношении содержания общего хлоро-

Таблиця 1

формы воды в листьях различных культур в зависимости от фона увлажнения

[illegible]



филла в листьях изучаемых объектов (табл. 2). На фоне 70—80% влажности почвы от П.В. хлорофилла в листьях всех изучаемых плодовых растений и озимой пшеницы было меньше, чем на 30%-ном фоне влажности. Эта зависимость была нами отмечена при расчете хлорофилла как на сырой, так и на сухой вес. Следовательно, увеличение количества хлорофилла в листьях растений, произрастающих на фоне недостаточного увлажнения, является закономерным явлением и для плодовых, и для травянистых растений.

Увеличение количества хлорофилла прочносвязанного в хлорофилл-белково-липидном комплексе у растений, произрастающих на фоне 30% влажности от П.В., является приспособительной реакцией растения к недостаточному увлажнению. Это имеет определенное отношение и к большому содержанию упорядоченной воды высокомолекулярными фракциями веществ в листьях этих же растений: по-видимому, значительная часть воды в клетках листьев упорядочена теми белковыми веществами, которые сосредоточены в хлоропластах. Возможно, что отмеченное рядом авторов явление повышения фотосинтеза [5, 25] на каком-то этапе воздействия засухи, именуемое «эффектом Бриллиант», объясняется приведенными фактами.

А. М. Алексеев и Н. А. Гусев [1] отмечают, что не общее содержание воды в клетке, а гидратация протоплазмы определяет интенсивность процесса фотосинтеза. П. А. Генкель [7] считает, что важную роль играет не только величина гидратации, но и коллоиды плазмы. При значительной гидрофильности коллоидов плазмы фотосинтез идет интенсивнее при меньшей, а не при большей гидратации, но более низкой гидрофильности коллоидов плазмы. Большое значение П. А. Генкель придает белкам и, в частности, альбуминам.

О значении гидратации коллоидов протоплазмы, повышение которой усиливает фотосинтез, пишут в своих работах А. М. Алексеев [2], Н. А. Гусев [8].

Характерно то, что у более устойчивого к засухе персика содержание хлорофилла в листьях больше, чем у яблони, груши, черной смородины. Следует отметить, что черная смородина является наименее устойчивой культурой к фактору обезвоживания. Высокое содержание общего и прочносвязанного хлорофилла у озимой пшеницы. Особенно значительные различия в количестве прочносвязанного хлорофилла между более устойчивыми к засухе многолетними растениями (персик) и неустойчивыми (черная смородина). Примечательным в этом отношении является, то, что персик характеризуется и более высоким содержанием упорядоченной воды в сравнении с черной смородиной. Особенно четкие различия получены на фоне 30% влажности от П.В. В условиях вегетационного опыта озимая пшеница характеризуется наиболее высоким содержанием прочносвязанного хлорофилла. Сравнить в этом опыте упорядоченную воду у плодовых культур и озимой пшеницы мы не можем, так как применялись разные водоотнимающие силы (50%-ный раствор сахарозы для плодовых и 30%-ный — для пшеницы). При отнятии воды у озимой пшеницы 30%-ным раствором сахарозы, получались, как видим, ощутимые цифры упорядоченной воды высокополимерными веществами и менее упорядоченной воды, в то время как у плодовых в большинстве случаев при этой же концентрации упорядоченную воду определить не удалось. Это говорит о более прочной связи воды с высокополимерными веществами в листьях плодовых растений. Можно предположить, что связь хлорофилла с белковыми ве-

Таблица 2

Содержание хлорофилла в листьях различных культур в зависимости от фона влажности

| Сорт              | Порода                  | Варианты опыта<br>(в % от П. В.) | Хлорофилл (в мг/2 сырого вещества) |                      |                     |        | Хлорофилл (в мг/2 абсолютно сухого вещества) |        |                |        |         |        |       |        |
|-------------------|-------------------------|----------------------------------|------------------------------------|----------------------|---------------------|--------|----------------------------------------------|--------|----------------|--------|---------|--------|-------|--------|
|                   |                         |                                  | Общая                              | Прочно-<br>связанный | Слабо-<br>связанный | Общая  | Прочносвязанный                              |        | Слабосвязанный |        |         |        |       |        |
|                   |                         |                                  |                                    |                      |                     |        | 15.VIII                                      | 9.IX   | 15.VIII        | 9.IX   | 15.VIII | 9.IX   |       |        |
|                   |                         |                                  |                                    |                      |                     |        |                                              |        |                |        |         |        |       |        |
| Бере Жифара . .   | Груша . .               | 30                               | 2,68                               | 2,19                 | 2,45                | 2,06   | 0,23                                         | 0,13   | 5,95           | 4,98   | 5,44    | 4,68   | 0,51  | 0,30   |
|                   |                         | 70                               | 2,34                               | 1,80                 | 2,22                | 1,72   | 0,12                                         | 0,08   | 5,43           | 4,28   | 5,15    | 4,09   | 0,27  | 0,19   |
|                   |                         |                                  | 2,61                               | 2,32                 | 2,34                | 2,11   | 0,27                                         | 0,21   | 6,10           | 5,29   | 5,53    | 4,79   | 0,58  | 0,50   |
| Папировка . . . . | Яблоня . .              | 30                               | 2,57                               | 2,07                 | 1,92                | 1,87   | 0,65                                         | 0,20   | 5,83           | 4,68   | 4,36    | 4,24   | 1,47  | 0,12   |
|                   |                         | 70                               |                                    |                      |                     |        |                                              |        |                |        |         |        |       |        |
|                   |                         |                                  | 3,04                               | 2,82                 | 2,55                | 2,38   | 0,49                                         | 0,44   | 7,41           | 6,71   | 6,21    | 5,66   | 1,20  | 1,05   |
| Сочный . . . . .  | Персик . .              | 30                               | 2,98                               | 2,00                 | 2,45                | 1,93   | 0,53                                         | 0,07   | 7,45           | 5,25   | 6,12    | 5,05   | 1,32  | 0,20   |
|                   |                         | 70                               |                                    |                      |                     |        |                                              |        |                |        |         |        |       |        |
|                   |                         |                                  | 27.VI                              | 20.VII               | 27.VI               | 20.VII | 27.VI                                        | 20.VII | 27.VI          | 20.VII | 27.VI   | 20.VII | 27.VI | 20.VII |
| Новая Черная . .  | Черная смо-<br>родина . | 30                               | 1,25                               | 1,34                 | 0,94                | 0,89   | 0,31                                         | 0,45   | 3,44           | 3,95   | 2,65    | 3,30   | 0,83  | 0,65   |
|                   |                         | 70                               | 1,11                               | 1,07                 | 0,89                | —      | 0,22                                         | —      | 3,10           | 2,74   | 2,54    | —      | 0,56  | —      |
|                   |                         |                                  |                                    |                      |                     |        |                                              |        |                |        |         |        |       |        |
| Мироновская 264   | Озимая пше-<br>ница . . | 30                               | —                                  | —                    | —                   | —      | —                                            | —      | 11,38          | 6,73   | 10,67   | 4,79   | 0,71  | 0,56   |
|                   |                         | 70                               | —                                  | —                    | —                   | —      | —                                            | —      | 10,05          | 6,30   | 9,45    | 3,21   | 0,60  | 0,33   |
|                   |                         | 80                               | —                                  | —                    | —                   | —      | —                                            | —      | 10,05          | 6,30   | 9,45    | 3,21   | 0,60  | 0,37   |



Содержание хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов в листьях различных плодовых культур в зависимости от фона увлажнения (на сухой вес)

| Сорт                   | Порода                     | Варианты опыта (в % от П. В.) | Хлорофилл <i>a</i> |              |                 |              | Хлорофилл <i>b</i> |              |                 |              | Каротиноиды  |              |
|------------------------|----------------------------|-------------------------------|--------------------|--------------|-----------------|--------------|--------------------|--------------|-----------------|--------------|--------------|--------------|
|                        |                            |                               | Общая              |              | Прочносвязанный |              | Общая              |              | Прочносвязанный |              | Каротиноиды  |              |
|                        |                            |                               |                    |              |                 |              |                    |              |                 |              |              |              |
|                        |                            |                               | 15.VIII            | 9.IX         | 15.VIII         | 9.IX         | 15.VIII            | 9.IX         | 15.VIII         | 9.IX         | 15.VIII      | 9.IX         |
| Бере Жифара . . . . .  | Груша . . . . .            | 30<br>70                      | 4,40<br>4,16       | 3,90<br>3,26 | 4,13<br>3,88    | 3,65<br>3,07 | 1,55<br>1,27       | 1,07<br>1,02 | 1,31<br>1,27    | 1,02<br>1,02 | 1,75<br>1,53 | 1,18<br>1,05 |
| Папировка . . . . .    | Яблоня . . . . .           | 30<br>70                      | 4,66<br>4,52       | 4,11<br>3,59 | 4,08<br>3,18    | 3,66<br>3,15 | 1,44<br>1,31       | 1,18<br>1,09 | 1,44<br>1,18    | 1,13<br>1,09 | 1,82<br>1,77 | 1,84<br>1,59 |
| Сочный . . . . .       | Персик . . . . .           | 30<br>70                      | 5,68<br>5,72       | 5,21<br>3,97 | 4,53<br>4,52    | 4,21<br>3,79 | 1,73<br>1,72       | 1,50<br>1,28 | 1,68<br>1,60    | 1,45<br>1,26 | 2,24<br>2,05 | 2,40<br>1,02 |
| Черная Новая . . . . . | Черная смородина . . . . . | 30<br>70                      | 2,61<br>2,13       | 2,86<br>1,98 | 1,80<br>1,82    | 2,59<br>—    | 0,85<br>0,97       | 1,08<br>0,76 | 0,85<br>0,72    | 0,71<br>—    | 2,12<br>1,79 | 1,61<br>—    |

ществами у озимой пшеницы также будет менее прочной. Следует отметить, что результаты, близкие к вышеприведенным, мы получили и с другими сортами этих же культур, различающихся по степени засухоустойчивости.

При анализе результатов, полученных по хлорофиллу *a*, *b* и каротиноидам (табл. 3) установлено, что хлорофилл *b* в меньшей степени, чем хлорофилл *a*, изменяется под воздействием недостаточного увлажнения (фон влажности 30% от П.В.). Однако и в этом случае хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов содержится больше в листьях всех изучаемых растений на фоне 30% влажности от П.В. В листьях персика хлорофилла *a* и *b* (общего и прочносвязанной формы) больше, чем в листьях черной смородины. На фоне 30% влажности от П.В. породы располагались в следующем убывающем порядке по содержанию хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов: персик, яблоня, груша, черная смородина.

Определенные изменения в пигментной системе наблюдаются в течение вегетационного периода у плодовых культур и по фазам вегетации — у озимой пшеницы. У древесных плодовых пород с августа по сентябрь снижается количество хлорофилла как общего, так и прочносвязанного. Это же характерно и в отношении каротиноидов. Со старением листьев количество пигментов снижается. У озимой пшеницы в фазе трубкования (13.IV) хлорофилла было больше, чем в начале колошения (15.V), цветения (18.V) и налива зерна (2.VI).

Из предыдущих наших работ следовало, что с возрастом, в листьях плодовых растений снижается содержание как общей воды, так и упорядоченной высокополимерными веществами [18].

То же можно сказать и в отношении озимой пшеницы. Это согласуется и с данными по снижению с возрастом прочносвязанного хлорофилла в листьях изучаемых растений.

Остановимся на опыте с завяданием листьев. Мы определяли общее содержание хлорофилла, количество прочно- и слабосвязанного, а также фракционно извлекали воду из листьев с применением водоотнимающих сил в 34; 72,5; 92,9 и 153 атмосферы.

Приводим результаты исследований по изменению содержания хлорофилла в листьях груши сортов Кифер, Бере боск в процессе их завядания. Условно обозначим I вариантом (контроль) — количество хлорофилла в листьях до начала их завядания; под II вариантом подразумевается содержание хлорофилла в листьях после 4-часового их завядания. Знак «+» означает увеличение количества хлорофилла, а знак «—» уменьшение количества хлорофилла через 4 часа после завядания листьев в сравнении с контролем (табл. 4 и 5). Как следует из табл. 4, количество хлорофилла в листьях сорта Бере боск выше на протяжении всего периода вегетации. Более высокое содержание у этого сорта и прочносвязанной формы хлорофилла. Однако в процессе завядания в большей степени изменяется содержание хлорофилла в листьях менее устойчивого сорта Бере боск в сравнении с сортом Кифер. При сравнении данных по хлорофиллу *b* четко видна различная реакция у этих же сортов на обезвоживание.

В большинстве случаев меньше изменяется хлорофилл *b* через 4 часа завядания листьев у сорта Кифер в сравнении с сортом Бере боск (особенно четки различия по прочносвязанной форме хлорофилла *b*). Из данных табл. 5 следует, что и общее содержание и прочносвязанная форма хлорофилла подвержены меньшим изменениям в процессе завядания у сорта Кифер.



| Дата    | Сорт        | Вари-<br>ант. | Х л о р о ф и л л    |      |                 |      |                      |      |                 |      |                         |                           |                         |                           | Кароти-<br>ноиды |
|---------|-------------|---------------|----------------------|------|-----------------|------|----------------------|------|-----------------|------|-------------------------|---------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------|
|         |             |               | мг/г сырого вещества |      |                 |      | мг/г сухого вещества |      |                 |      | мг/г сырого<br>вещества |                           | мг/г сухого<br>вещества |                           |                  |
|         |             |               | Общий                |      | Прочносвязанный |      | Общий                |      | Прочносвязанный |      | Общий                   | Прочно-<br>связан-<br>ный | Общий                   | Прочно-<br>связан-<br>ный |                  |
|         |             |               | а                    | b    | а               | b    | а                    | b    | а               | b    |                         |                           |                         |                           |                  |
|         |             |               |                      |      |                 |      |                      |      |                 |      | а                       | б                         | а                       | б                         |                  |
| 17.V    | Бере боск . | I             | 1,19                 | 0,39 | 1,08            | 0,33 | 3,61                 | 1,18 | 3,27            | 1,00 | 1,58                    | 1,41                      | 4,79                    | 4,21                      | 1,79             |
|         |             | II            | 1,19                 | 0,39 | 1,04            | 0,26 | 3,21                 | 1,05 | 2,81            | 0,70 | 1,58                    | 1,31                      | 4,26                    | 3,51                      | 1,54             |
| 17.VI   | Кифер . .   | I             | 0,96                 | 0,27 | 0,94            | 0,24 | 3,00                 | 0,84 | 2,94            | 0,75 | 1,23                    | 1,18                      | 3,84                    | 3,69                      | 1,44             |
|         |             | II            | 0,93                 | 0,27 | 0,92            | 0,25 | 2,58                 | 0,75 | 2,55            | 0,69 | 1,20                    | 1,16                      | 3,33                    | 3,24                      | 1,22             |
| 15.VII  | Бере боск . | I             | 1,66                 | 0,51 | 1,53            | 0,49 | 3,69                 | 1,13 | 3,40            | 1,09 | 2,17                    | 2,02                      | 4,82                    | 4,49                      | 1,71             |
|         |             | II            | 1,41                 | 0,35 | 1,18            | 0,33 | 2,66                 | 0,66 | 2,22            | 0,62 | 1,77                    | 1,51                      | 3,32                    | 2,84                      | 1,24             |
| 15.VII  | Кифер . .   | I             | 1,10                 | 0,32 | 1,06            | 0,32 | 2,82                 | 0,82 | 2,72            | 0,82 | 1,42                    | 1,38                      | 3,64                    | 3,54                      | 1,43             |
|         |             | II            | 1,28                 | 0,35 | 1,25            | 0,35 | 2,51                 | 0,69 | 2,45            | 0,69 | 1,63                    | 1,60                      | 3,20                    | 3,14                      | 1,24             |
| 15.VII  | Бере боск . | I             | 1,35                 | 0,39 | 1,27            | 0,39 | 3,00                 | 0,87 | 2,82            | 0,87 | 1,74                    | 1,66                      | 3,87                    | 3,69                      | 1,42             |
|         |             | II            | 1,77                 | 0,50 | 1,65            | 0,42 | 2,19                 | 0,62 | 2,03            | 0,52 | 2,27                    | 2,07                      | 2,80                    | 2,55                      | 0,99             |
| 15.VII  | Кифер . .   | I             | 0,72                 | 0,18 | 0,68            | 0,18 | 1,80                 | 0,45 | 1,70            | 0,45 | 0,90                    | 0,86                      | 2,25                    | 2,15                      | 1,02             |
|         |             | II            | 0,82                 | 0,28 | 0,71            | 0,20 | 1,71                 | 0,58 | 1,48            | 0,42 | 1,10                    | 0,91                      | 2,29                    | 1,90                      | 0,98             |
| 24.VIII | Бере боск . | I             | 1,46                 | 0,44 | 1,33            | 0,44 | 2,81                 | 0,85 | 2,55            | 0,85 | 1,90                    | 1,77                      | 3,66                    | 3,40                      | 1,37             |
|         |             | II            | 2,27                 | 0,74 | 2,12            | 0,74 | 2,77                 | 0,90 | 2,59            | 0,90 | 3,01                    | 2,86                      | 3,67                    | 3,49                      | 1,29             |
| 24.VIII | Кифер . .   | I             | 1,13                 | 0,35 | 1,02            | 0,30 | 2,45                 | 0,76 | 2,22            | 0,65 | 1,48                    | 1,32                      | 3,21                    | 2,87                      | 1,31             |
|         |             | II            | 1,15                 | 0,37 | 1,12            | 0,37 | 2,44                 | 0,79 | 2,38            | 0,79 | 1,52                    | 1,49                      | 3,23                    | 3,17                      | 1,15             |

П. Крамер и Т. Козловский [12], как и другие авторы, отмечают, что каротиноиды более устойчивы к неблагоприятным условиям. По-видимому, каротиноиды в меньшей степени подвергаются и воздействию засухи. Это подтверждается и в опыте с завяданием. В меньшей степени подвержены изменению в процессе завядания каротиноиды в листьях более устойчивого к засухе сорта груши Кифер.

Таблица 5

Изменение хлорофилла в процессе завядания листьев груши

| Дата    | Сорт                | Общий                  |                        | Прочносвязанный        |                        |
|---------|---------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
|         |                     | в мг/г сырого вещества | в мг/г сухого вещества | в мг/г сырого вещества | в мг/г сухого вещества |
| 17.V    | Бере боск . . . . . | 0                      | -0,52                  | -0,10                  | -0,76                  |
|         | Кифер . . . . .     | -0,03                  | -0,51                  | -0,02                  | -0,45                  |
| 17.VI   | Бере боск . . . . . | -0,40                  | -1,50                  | -0,51                  | -1,65                  |
|         | Кифер . . . . .     | +0,21                  | -0,44                  | +0,22                  | -0,40                  |
| 15.VII  | Бере боск . . . . . | +0,53                  | -1,07                  | +0,41                  | -1,14                  |
|         | Кифер . . . . .     | +0,20                  | -0,04                  | +0,05                  | -0,25                  |
| 24.VIII | Бере боск . . . . . | +1,11                  | +0,01                  | +1,09                  | +0,09                  |
|         | Кифер . . . . .     | +0,04                  | +0,02                  | +0,17                  | +0,30                  |

Как же изменяются водоудерживающие силы в листьях Бере боск и Кифер в процессе их завядания? В мае различия между сортами по оводненности листьев были незначительные. Это же можно сказать и в отношении водоудерживающих сил в клетках (см. рис.). 17 июня различия были существенны. После 4-часового завядания листья сорта Кифер содержали больше общей воды в сравнении с сортом Бере боск (см. рис.). Если в начале опыта вода извлекалась из клеток больше у сорта Бере боск, то через 4 часа после завядания — у сорта Кифер. Водоудерживающие силы клеток в процессе обезвоживания у сорта Бере боск сильно возросли в результате значительной потери воды у этого сорта. Особенно четкие различия по сортам проявились в июле и августе, когда листья были более обезвожены в результате их возрастных изменений, а также с увеличением напряженности метеорологических факторов. Следовательно, и в этом случае наблюдается определенная зависимость между водным режимом листьев и содержанием в них пигментов. Причем, в сортовом аспекте важно не общее содержание тех или иных пигментов в устойчивости растений, а степень изменения пигментной системы под действием фактора обезвоживания. В процессе адаптации растений к засухе основную роль играют прочносвязанная форма хлорофилла и каротиноиды.

Резкие изменения в пигментной системе листьев характерны для менее устойчивых к засухе сортов. Мы имеем в виду не только сорта груши, о которых речь идет в этой статье, но и остальных изучаемых нами сортов, различающихся по степени засухоустойчивости (яблони, персика), т. к. результаты по сортам этих пород получились аналогичные.

Кратко резюмируя сказанное, можно прийти к следующим выводам: условия водного режима оказывают значительное влияние на содержание пигментов в листьях плодовых растений (яблоня, груша, пер-



сик), смородины и озимой пшеницы. Растения, выросшие при недостаточной влажности почвы, в большинстве случаев отличаются более высоким содержанием пигментов, чем растения, произрастающие в оптимальных условиях увлажнения. Увеличение количества хлорофилла прочносвязанного в хлорофилл-белково-липидном комплексе у растений, произрастающих на фоне недостаточного увлажнения, является приспособительной реакцией растения к недостаточному увлажнению. У более устойчивого к засухе персика содержание в листьях как прочносвязанной формы хлорофилла, так и упорядоченной воды, выше чем у менее устойчивого к засухе растения черной смородины. Пигментный комплекс в меньшей степени подвержен изменениям в процессе обезвоживания листьев у более засухоустойчивых сортов.

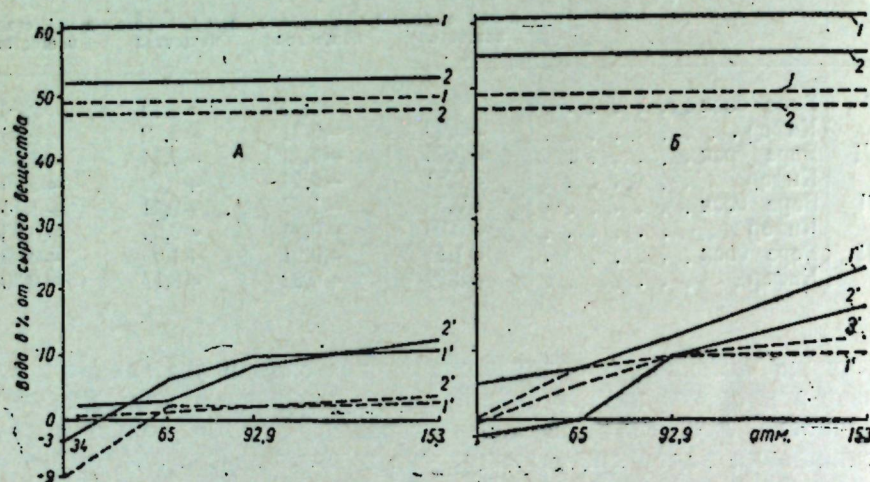


Рис. Изменение водоудерживающих сил листьев груши при завядании.

Условные обозначения:

А — май, Б — июнь

Общая вода (в г на 100 г сырого вещества)

- 1 — Кифер до завядания
- 1' — Кифер после 4 часов завядания
- 2 — Бере боск до завядания
- 2' — Бере боск после 4 часов завядания

Отнятая вода (в г на 100 г сырого вещества)

- 1' — Кифер до завядания
- 1'' — Кифер после 4 часов завядания
- 2' — Бере боск до завядания
- 2'' — Бере боск после 4 часов завядания

Хлорофилл *b* меньше изменяется у засухоустойчивых сортов в сравнении с сортами, неустойчивыми к засухе. Прочносвязанная форма хлорофилла *b* и каротиноиды меньше всего подвергаются изменению в процессе обезвоживания листьев. Сорта с более устойчивым водным режимом характеризуются и меньшими изменениями в пигментной системе. По-видимому, последняя играет определенную роль в водном режиме растения. Белковые вещества стромы хлоропластов упорядочивают воду, способствуя тем самым в какой-то мере стабилизации их водного режима, нормального течения фотосинтеза. Это же, в свою очередь, является приспособительным свойством растений. У более устойчивых к засухе растений под воздействием засухи пигментная система изменяется в меньшей степени.

## ЛИТЕРАТУРА

1. А. М. Алексеев, Н. А. Гусев. Влияние условий влажности среды на водный режим, гидратацию протоплазмы и ассимиляцию углерода. «Уч. зап. КГУ», кн. 7, 1935.
2. А. М. Алексеев. Зависимость фотосинтеза от состояния воды в листе. «Уч. зап. КГУ», кн. 8, 1954.
3. В. С. Бадалян. Недостаточное увлажнение почвы и интенсивность фотосинтеза у некоторых растений. «Известия АН АрмССР», т. 9, 1956, № 5.
4. Н. Г. Васильева, З. С. Буркина. Водный режим органоидов клетки. — «Физиология растений», т. 7, вып. 4, 1960.
5. В. А. Бриллиант. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растения. М., изд-во АН СССР, 1949.
6. А. С. Вечер. О формах и содержании воды в пластидах. «Биохимия», т. 15, вып. 1, 1950.
7. П. А. Генкель. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. «Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР», вып. 1, 1946.
8. Н. А. Гусев. Некоторые методы исследования водного режима растений. М.—Л., изд-во АН СССР, 1960.
9. Н. А. Гусев. О характеристике воды в растениях. «Физиология растений», т. 9, вып. 4, 1962.
10. Д. И. Колпиков. Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов. — Сб. «Памяти акад. Н. М. Максимов». М., 1957.
11. А. А. Красновский, Л. М. Воробьева, Е. В. Пакшина. Исследование фотохимически активной формы хлорофилла у растений различных систематических групп. «Физиология растений», № 4, 2, 1957.
12. П. Крамер и Ф. Козловский. Физиология древесных растений. М., 1963.
13. Е. В. Крюкова, Г. П. Курчатова, Р. А. Батыр. Об особенностях коллоидов протоплазмы листьев некоторых плодовых культур в связи с их водным режимом. — «Тр. III научн. конф. молодых ученых Молдавии». Кишинев, «Карта Молдовеняскэ», 1964.
14. М. Д. Кушниренко, Е. В. Крюкова, К. К. Душутина. Некоторые особенности водного режима груши в процессе вегетации. «Известия АН МССР», 1964, № 4.
15. А. Курсанов, В. Благовещенский, М. Казакова. Влияние влажности почвы на физиологические процессы и химический состав сахарной свеклы. «Бюлл. Московского об-ва испытателей природы» (отд. биол.), т. 42, вып. 2, 1933.
16. М. Д. Кушниренко. Водный обмен и степень засухоустойчивости некоторых пород плодовых. «Физиология растений», т. 2, вып. 3, 1964.
17. М. Д. Кушниренко. Автореферат диссертации. Кишинев, 1966.
18. М. Д. Кушниренко. Водный режим и засухоустойчивость плодовых культур. Кишинев, «Карта Молдовеняскэ», 1967.
19. Г. И. Лозовая. Особенности пигментной системы пластид кукурузы различного генетического происхождения. Автореферат кандидатской диссертации, Киев, 1964.
20. М. И. Лютова. Прочность связи хлорофилла с белком у растений с повышенной теплоустойчивостью. «Докл. АН СССР», № 5, 1963.
21. Т. Г. Маслова. Извлекаемость хлорофилла петролевым эфиром из листьев различных растений разных систематических групп. «Ботанический журнал», 1959, № 14.
22. О. П. Осипова. О состоянии хлорофилла в хлоропластах. — II-я Всесоюзная конф. по фотосинтезу 21—26 янв. М., изд-во АН СССР, 1957.
23. Д. И. Сапожников, Т. Г. Маслова, Н. В. Бажанова, С. А. Черноморский, Г. А. Ширяева. О состоянии пигментов в листьях. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», (серия IV), «Экспериментальная ботаника», вып. 15, 1962.
24. Е. Г. Судьина, М. Г. Голод. Фотохимическая активность и прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса. — «Укр. ботанический журнал», т. XX, № 5, 1963.



25. И. А. Тарчевский. Фотосинтез и засуха. Казань, изд-во Казанского университета, 1964.
26. М. М. Тюрина. Определение водоудерживающей способности растительных тканей. «Физиология растений», № 4, 1957.
27. Ю. Л. Цельникер. Пути приспособления древесных пород к перенесению засухи в условиях степи.— В сб. «Физиология устойчивости растений», М., изд-во АН СССР, 1960.
28. А. И. Шаловалов. Состояние покоя растений и изменение пластид и пигментного комплекса озимой пшеницы при действии морозов и засухи. Автореферат кандидатской диссертации, Киев, 1966.
29. Brugger J. E., Franck I. Experimental and theoretical contribution to studies of the afterglow of chlorophyll in plant materials. "Arch. Biochem. a Biophysics.", 752, 1958.
30. French C. S., Young V. K. The fluorescence spectra of red algae and the transfer of energy from phycoerythrin to phycocyanin and chlorophyll. "Journ. Gener. Physiol.", 35, 1952.
31. Koloveras S. A. New method of determining drought resistance. "Plant physiol". v. 33, N 3, 1958.
32. Kramer P. Y., Kozlowski T. T. Physiology of trees N.—Y. (U. A.) 14, 5, 42, 1960.
33. Wettstein D. Chlorophyll — letale und der Submikroskopische Formwechsel der Plastiden. "Experimental Cell Research", 12, N 3, 427—506.

И. С. ПОПУШОН, Ш. М. ГРИНБЕРГ

## РОЛЬ АГРОТЕХНИЧЕСКИХ МЕРОПРИЯТИЙ В ПОВЫШЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПОДСОЛНЕЧНИКА К ВОЗБУДИТЕЛЮ ЛОЖНОМУЧНИСТОЙ РОСЫ

(*Plasmopara helianthi* Novot. f. *helianthi*).

В настоящее время по производству подсолнечника и выработке растительного масла Молдавия занимает третье место в стране и является одной из крупнейших сырьевых зон маслобойной промышленности.

За последние годы площади, занятые под подсолнечником, резко возросли и к 1966 году составили 237 тыс. га, то есть 12,5% пашни, а валовой сбор этой ценной культуры составил свыше 365 тыс. тонн. Пятилетним планом развития народного хозяйства предусмотрено довести валовой сбор подсолнечника до 380 тыс. тонн при площади 210 тыс. га, т. е. 10,5% пашни. Дальнейшее увеличение маслосемян будет вестись не за счет расширения площадей, а за счет повышения урожайности.

Очень вредное воздействие на культуру подсолнечника в Молдавии оказывает ложномучнистая роса.

Ложная мучнистая роса впервые выявлена в Молдавии в 1948 году на посевах б. Госселекционной станции [7] и в сравнительно короткий срок широко распространилась по республике. Уже в 1961 году эта болезнь была обнаружена на посевах подсолнечника во всех районах республики (см. табл. 1). Это произошло, видимо, в результате

Таблица 1

Распространение ложномучнистой росы подсолнечника в республике  
(по данным годовых отчетов сектора службы сигнализации и прогнозов)

| Годы | Посевные площади подсолнечника, тыс. га | Обследовано площади |                    | Зараженная площадь от обследованной |       | Поражено растений по районам республики (в %) |             |         |
|------|-----------------------------------------|---------------------|--------------------|-------------------------------------|-------|-----------------------------------------------|-------------|---------|
|      |                                         | тыс. га             | % от всей посевной | тыс. га                             | в %   | максимальное                                  | минимальное | среднее |
| 1958 | 213,1                                   | 10,66               | 5,0                | 1,6                                 | 15,0  | —                                             | —           | —       |
| 1959 | 214,3                                   | 11,57               | 5,4                | 5,21                                | 45,0  | —                                             | —           | —       |
| 1960 | 230,5                                   | 12,40               | 5,3                | 9,55                                | 77,0  | —                                             | —           | —       |
| 1961 | 223,9                                   | 11,20               | 5,0                | 11,2                                | 100,0 | 17,2                                          | 0,2         | 4,8     |
| 1962 | 223,9                                   | 13,21               | 5,9                | 13,21                               | 100,0 | 25,0                                          | 0,3         | 7,3     |
| 1963 | 225,8                                   | 17,39               | 7,7                | 12,58                               | 72,3  | 4,2                                           | 0,01        | 0,9     |
| 1964 | 223,7                                   | 14,09               | 6,3                | 7,65                                | 54,3  | 10,0                                          | 0,3         | 3,4     |
| 1965 | 238,6                                   | 68,3                | 28,6               | 59,22                               | 86,7  | 30,1                                          | 3,1         | 9,1     |







II формой болезни растений равен 23,4 г, а здоровых — 87,3 г. Абсолютный вес семян, полученных с больных растений, — 28,6 г, а со здоровых — 81. Диаметр корзинки пораженных растений — 12,8 см, а здоровых — 18,7.

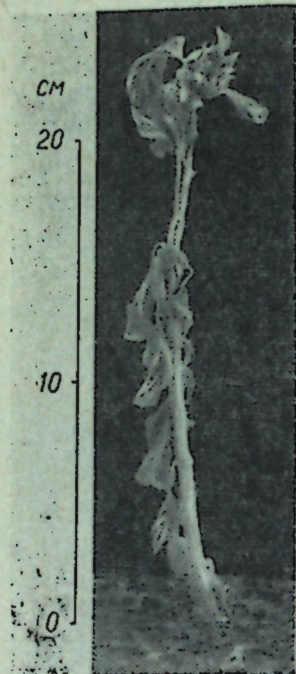


Рис. 2. I форма поражения подсолнечника ложномучнистой росой

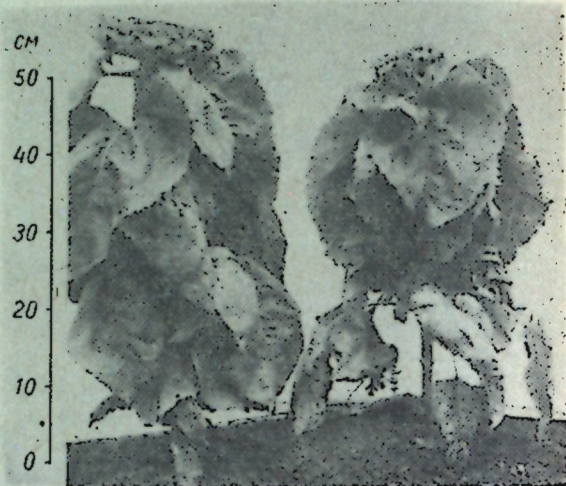


Рис. 3. II форма поражения подсолнечника ложномучнистой росой

При III форме болезни пораженными оказываются листья в результате вторичной инфекции (маслянистые пятна, а с нижней стороны при влажной погоде войлочный пушок). Растения по внешнему виду не отличаются от здоровых (рис. 4).



Рис. 4. III форма поражения подсолнечника ложномучнистой росой

IV форма болезни носит скрытый характер. Это особенно проявляется при посеве подсолнечника семенами с растений, пораженных II формой болезни, когда вырастают нормально развитые растения (рис. 5), но несущие в себе инфекцию в скрытой форме. Это подтвердилось при помещении проростков с этих семян во влажные камеры (чашки Петри). Из 49 проростков на 23 образовалось спороношение на корнях у возбудителя ложномучнистой росы.

При I и II формах болезни развивается диффузный мицелий, который пронизывает все части растения, а при III форме — локальный, концентрирующийся в месте инфекции.

Специальными опытами установле-

но, что I и II формы болезни проявляются при заражении растений от фазы семядольных листочков, до 3—4 пар настоящих листьев; так, в фазе семядольных листьев отмечено 65% диффузно пораженных растений, в фазе одной пары настоящих листьев — 47%, трех пар настоящих листьев — 5%, четырех пар — 1%. III форма болезни развивается от 3—4 пар настоящих листьев до цветения. Так, в фазе четырех пар настоящих листьев отмечено 16% пораженных растений, а при цветении — 1,8% (работа проведена при Чадыр-Лунгском отряде защиты растений).

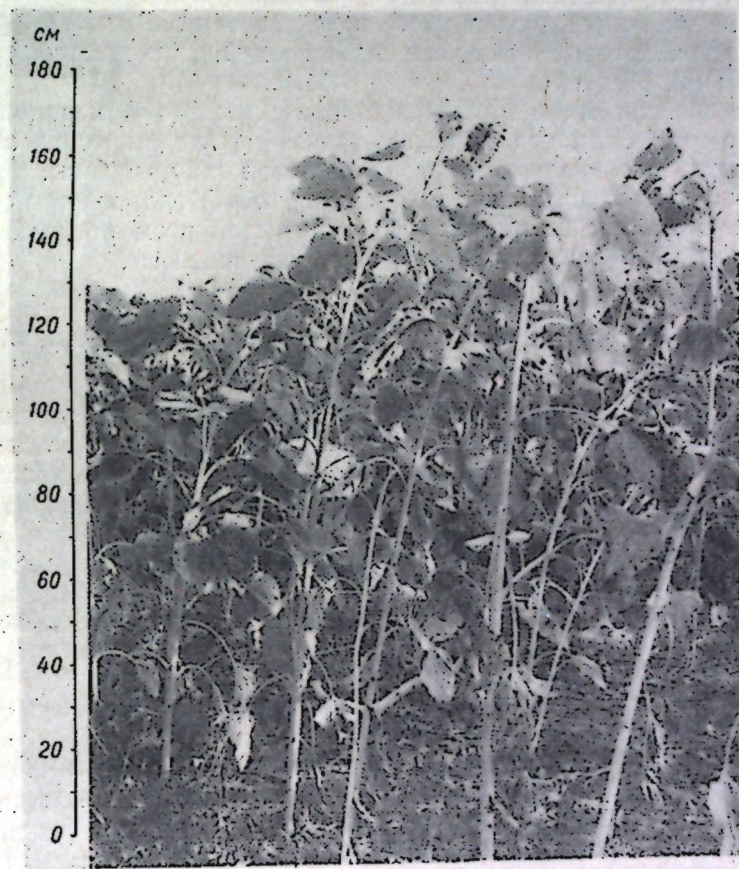


Рис. 5. IV форма поражения подсолнечника ложномучнистой росой

Как и у каждого живого организма, так и у грибов, все разнообразные процессы жизни направлены к конечной цели — к размножению вида. Цикл гриба включает бесполое и половое размножение. Бесполое размножение осуществляется зооспорангиями, которые прорастают в зооспоры. Половой процесс у возбудителя ложномучнистой росы — оогамия с образованием ооспор. Мицелий гриба хорошо развитый, многоядерный, одноклеточный.

Источником первичной инфекции являются послеуборочные остатки (корни, листья, стебли, шляпки, семена), где сохраняются ооспоры гриба, в семенах грибок сохраняется в виде зимующего мицелия [6].



Ооспоры при наступлении теплой и влажной погоды прорастают в зооспорангий с зооспорами, а последние — в мицелий, который при благоприятных условиях образует зооспорангий с зооспорами (летние стадии размножения), с помощью которых осуществляется многократное распространение возбудителя болезни в течение вегетационного периода и накопление инфекции. При неблагоприятных условиях мицелий образует оогоний, антеридий и ооспоры, где резервируется инфекция. Согласно литературным данным, одним из основных методов борьбы с возбудителем ложномучнистой росы является агротехнический. Он предусматривает правильное чередование культур в севообороте, рациональное использование удобрений, сроков сева и целый ряд других приемов, которые повышают невосприимчивость растений к патогенам [3], [6], [9], [10].

Все проводимые в Молдавии в последнее время мероприятия по борьбе с этой болезнью не основывались на биологических особенностях возбудителя, экологических условиях той или иной зоны.

Нами поставлена задача ответить на целый ряд вопросов, связанных с мерами борьбы против ложномучнистой росы подсолнечника с учетом всех тех условий, о которых было указано выше.

#### Влияние сроков сева на поражаемость подсолнечника ложномучнистой росой

Подсолнечник поражается в основном возбудителем ложномучнистой росы в фазе всходов. Поэтому многие считали, что основным мероприятием в борьбе с этой болезнью является нарушение условий (необходимых паразиту в цикле его развития) путем изменения сроков посева подсолнечника.

Предполагалось, что растения поздних сроков посева значительно сильнее поражаются чем ранние [5], [8], [9], [10].

В связи с этим рекомендуются ранние сроки посева подсолнечника.

Исследованиями Н. С. Новотельновой и Ф. С. Венцлавович [5] было доказано, что исход заражения зависит от климатических условий в уязвимый период развития подсолнечника. Наиболее уязвимая фаза развития подсолнечника для ложномучнистой росы — фаза всходов, которая при раннем сроке сева совпадает с периодом, когда в почве лишь начинает накапливаться источник первичной инфекции в результате прорастания перезимовавших в растительных остатках ооспор возбудителя болезни, а поэтому подсолнечник при ранних сроках посева меньше поражается этим заболеванием.

Поскольку данный вопрос еще достаточно не изучен, а он представляет интерес для успешной борьбы с ложномучнистой росой подсолнечника, нами были поставлены опыты по изучению роли сроков сева как средства защиты от данной болезни. Одновременно провели анализ климатических условий весеннего периода, решающего в развитии болезни.

Опыт проводился в колхозе «Красное Знамя» Чадыр-Лунгского района в трех повторностях по каждому варианту. Площадь каждой делянки — 840 кв. м. Опытный участок имел большой запас инфекции возбудителя ложномучнистой росы подсолнечника. В 1965 году на этом поле был размещен подсолнечник, пораженный ложномучнистой росой на 48—50%. В третьей декаде сентября 1965 года была проведе-

на зяблевая вспашка на глубину 22—25 см. Ранней весной 1966 года провели боронование, а до посева — две культивации. Посев вели в 1966 году в три срока: ранний — 2—3 апреля, средний — 15—16 апреля, поздний — 3—5 мая, площади питания растений составляли 65×30 см.

Таблица 3

Анализ климатических условий от посева до появления массовых всходов

| Варианты сроков сева | Срок сева | Появление всходов | Массовые всходы | Количество дней до появления всходов |                | Среднесуточная температура почвы от посева до массовых всходов |                   | Количество осадков, мм |                                    |
|----------------------|-----------|-------------------|-----------------|--------------------------------------|----------------|----------------------------------------------------------------|-------------------|------------------------|------------------------------------|
|                      |           |                   |                 | первых (10%)                         | массовых (75%) | +                                                              | эффективная (+5°) | от посева до всходов   | в т. ч. в период появления всходов |
| Ранний . . .         | 2/4       | 17/4              | 19/4            | 15                                   | 17             | 12,0                                                           | 7,0               | 49,7                   | 26,3                               |
| Средний . . .        | 15/4      | 25/4              | 27/4            | 10                                   | 12             | 14,6                                                           | 9,6               | 26,3                   | —                                  |
| Поздний . . .        | 5/5       | 12/5              | 13/5            | 7                                    | 8              | 20,4                                                           | 15,4              | 32,7                   | 32,7                               |

Появление всходов при раннем сроке посевов произошло через 17 дней, при позднем — через 8 и совпало с благоприятными условиями для развития ложномучнистой росы (температура, осадки в период всходов, инфекционный фон), что и способствовало их сильному поражению этой болезнью.

При среднем сроке сева всходы появились через 12 дней. Температура и запас инфекции были благоприятными для развития болезни, однако осадков в период появления всходов не было, а поэтому и процент диффузно пораженных растений был очень низок (табл. 4).

Таблица 4

Поражаемость подсолнечника в зависимости от сроков сева

| Варианты сроков сева | % больных растений | пораженные |          |
|----------------------|--------------------|------------|----------|
|                      |                    | диффузно   | локально |
| Ранний . . . . .     | 83,0               | 76,0       | 7,0      |
| Средний . . . . .    | 14,2               | 5,2        | 9,0      |
| Поздний . . . . .    | 48,0               | 42,6       | 5,4      |

Учеты на пораженность растений ложномучнистой росой проводили в фазе 3—4 пар настоящих листьев и в начале цветения. Для этого по диагонали поля через каждые 30 метров просматривали 100 растений и подсчитывали количество больных, в том числе отдельно диффузно и локально пораженных растений. Параллельно с этим опытом было проведено обследование полей подсолнечника с различным сроком сева целого ряда хозяйств Вулканештского и Чадыр-Лунгского районов и подсчитано количество пораженных ложномучнистой росой растений. Все агротехнические приемы на этих участках (за исключением сроков сева) были почти одинаковыми.



Таблица 5

Данные по обследованию посевов подсолнечника на пораженность ложномучнистой росой

| Хозяйства                                           | Район              | Обсле-<br>дуе-<br>мая пло-<br>щадь, га | Срок<br>сева | Дата появ-<br>ления<br>всходов | Количес-<br>тво осад-<br>ков, мм |                                    | Среднесуточная<br>температура<br>воздуха | Большин-<br>ство расте-<br>ний | Из них   |          |
|-----------------------------------------------------|--------------------|----------------------------------------|--------------|--------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|------------------------------------------|--------------------------------|----------|----------|
|                                                     |                    |                                        |              |                                | от посева<br>до всходов          | в т. ч. при по-<br>явлении всходов |                                          |                                | диффузно | локально |
| К-з «XXX лет<br>Октября» . . .                      | Вулканешт-<br>ский | 150,0                                  | 23/3         | 6/4                            | 2,0                              | —                                  | 10,4                                     | Единичные<br>растения          | —        | —        |
| К-з «Молдова» . .                                   | Ч. Лунгский        | 54,0                                   | 23/3         | 6/4                            | 2,0                              | —                                  | 10,4                                     | —                              | —        | —        |
| С-з «Чалык» . . .                                   |                    | 60,0                                   | 31/3         | 18/4                           | 37,4                             | 24,0                               | 11,1                                     | 92,5                           | 92,5     | —        |
| К-з «Родина» . . .                                  |                    | 30,0                                   | 1—2/4        | 19/4                           | 49,7                             | 26,3                               | 11,3                                     | 89,0                           | 89,0     | —        |
| К-з «Заря комму-<br>низма» . . . . .                | Вулканешт-<br>ский | 60,0                                   | 3/4          | 18,4                           | 38,7                             | 30,3                               | 14,6                                     | 76,0                           | 76,0     | —        |
| К-з «Ленинское<br>знамя» . . . . .                  | Ч. Лунгский        | 40,0                                   | 2/4          | 18/4                           | 39,2                             | 30,3                               | 14,6                                     | 65,0                           | 49,0     | 16,0     |
| С-з «Советский по-<br>граничник» . . .              |                    | 200,0                                  | 8/4          | 23/4                           | 37,5                             | —                                  | 15,4                                     | 5,4                            | 1,4      | 4,0      |
| Хозяйства Чадыр-<br>Лунгского райо-<br>на . . . . . |                    | 11041,0                                | 17—          | 26/4—                          | —                                | —                                  | —                                        | Единичные<br>растения          | —        | —        |
| К-з «Заря комму-<br>низма» . . . . .                | Вулканешт-<br>ский | 110,0                                  | 22/4         | 4/5                            | 27,0                             | —                                  | 14,0                                     | —                              | —        | —        |
|                                                     |                    |                                        |              |                                | 0,8                              | —                                  | 17,3                                     |                                |          |          |

Из табл. 5 видно, что количество пораженных ложномучнистой росой растений не зависит от сроков сева. Так, при очень ранних сроках (23 марта) в хозяйствах «XXX лет Октября» и «Молдова» встречаются единичные больные растения. Метеоусловия были неблагоприятными для развития болезни, осадков от посева до появления всходов выпало мало (2 мм), а в период появления всходов вообще не было. Такую же картину поражения наблюдали и при оптимальных и поздних сроках сева, в то время как в целом ряде других хозяйств при благоприятных климатических условиях (осадки в период появления всходов) болезнь прогрессировала (количество диффузно пораженных растений колебалось от 49,0 до 92,5%).

#### Влияние удобрений на развитие и распространение возбудителя ложномучнистой росы подсолнечника

В своих исследованиях мы ставили задачу изучения влияния удобрений на устойчивость подсолнечника к поражению ложномучнистой росой, зная, что правильное их применение повышает устойчивость растений ко многим болезням за счет улучшения свойств почвы и увеличения запасов элементов минерального питания. С этой целью закладывались специальные опыты по следующей схеме: под предпосевную культивацию было внесено (согласно принятым агротехническим нормам, при некоторой завышенной дозе азотных удобрений) 2 ц/га суперфосфата, 2 ц/га аммиачной селитры, смесь 2 ц/га суперфосфата + 2 ц/га аммиачной селитры. Посев подсолнечника был проведен 15—16 апреля. Остальные агротехнические приемы, а также методика уче-

тов на поражаемость растений ложномучнистой росой были такие же, как это указано выше.

Таблица 6

Данные о поражаемости подсолнечника ложномучнистой росой в зависимости от внесенных удобрений

| Виды удобрений                  | Количество,<br>ц/га | % больных<br>растений | Из них                 |                        |
|---------------------------------|---------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|
|                                 |                     |                       | диффузно<br>пораженные | локально<br>пораженные |
| Суперфосфат . . . . .           | 2                   | 19,0                  | 9,0                    | 10,0                   |
| Аммиачная селитра . . . . .     | 2                   | 8,3                   | 5,2                    | 3,1                    |
| Суперфосфат + аммиачная селитра | 2+2                 | 7,1                   | 4,6                    | 2,5                    |
| Контроль . . . . .              | —                   | 24,2                  | 5,2                    | 19,0                   |

Как видим, удобрения значительно снижают количество растений, заболевших ложномучнистой росой (с 24,2% до 7,1). Особенно резкое снижение поражения наблюдается при повышенных дозах азотных удобрений (до 8,3%). Однако количество диффузно пораженных растений остается почти на уровне контроля, а снижение заболевания идет, в основном, за счет локального поражения, а, следовательно, меньше распространение и накопление инфекции.

#### Роль севооборота в борьбе с ложномучнистой росой подсолнечника

Удельный вес подсолнечника в посевной площади юга Молдавии составляет 18—20%. При этом он выходит за пределы двух полей севооборота, возвращаясь на прежнее поле через 4, а на отдельных участках — и через 3 года, что приводит к снижению его урожайности, главным образом за счет возбудителя ложномучнистой росы. Об этом свидетельствуют данные [1], приведенные по Вулканештскому району.

В 1961 году подсолнечник в Вулканештском районе занимал 15,3% пашни, а урожайность в среднем с одного гектара равнялась 22,3 ц. К 1966 году площадь подсолнечника в районе значительно возросла (18,7% пашни), а урожайность понизилась до 14,4 ц/га. Такое снижение урожайности произошло, видимо, за счет возвращения подсолнечника на прежнее место в севообороте через 4, а иногда и через 3 года, что и способствовало накоплению инфекции возбудителя ложномучнистой росы.

Имеющиеся в литературе сведения относительно сроков возвращения подсолнечника на прежнее место в севообороте весьма противоречивы. Так, рекомендуют возвращать подсолнечник на прежнее место в севообороте через 8—9 лет [7], 7—8 лет [3], 6—7 лет [6], 5 лет [10], 4 года [2], 3—4 года [9].

Обследования относительно влияния севооборота на поражаемость подсолнечника возбудителем ложномучнистой росы проведены нами в колхозе «Красное знамя» Чадыр-Лунгского района (см. табл. 7).



Таблица 7

Влияние севооборота на поражаемость подсолнечника  
ложномучнистой росой

| Срок возвращения подсолнечника в поля<br>севооборота (на какой год) | Срок сева (1966 г.) | % пораженных растений |          |
|---------------------------------------------------------------------|---------------------|-----------------------|----------|
|                                                                     |                     | диффузно              | локально |
| Второй . . . . .                                                    | 8 апреля            | 76,0                  | 7,0      |
| Третий . . . . .                                                    | "                   | 45,3                  | 6,8      |
| Четвертый . . . . .                                                 | "                   | 22,4                  | 7,3      |
| Пятый . . . . .                                                     | 10 апреля           | 11,8                  | 7,9      |
| Шестой . . . . .                                                    | "                   | 2,4                   | 4,2      |
| Седьмой . . . . .                                                   | 9 апреля            | 0,5                   | —        |
| Восьмой год и более . . . . .                                       | "                   | —                     | 1,3      |

Из табл. 7 видно, что диффузное поражение подсолнечника этой болезнью и период возвращения его на прежнее место в севообороте находятся в обратно пропорциональной зависимости, и уже на шестой год поражение подсолнечника резко падает (2,4%).

На всех обследуемых участках поражение подсолнечника ложномучнистой росой в последний год, предшествующий его возвращению, колебалось в пределах 12—18% (по данным наблюдательного пункта). Все агротехнические мероприятия, проведенные на этих полях в осенний период 1965 года и весенне-летний 1966 года, были почти одинаковые. Метеоусловия для всех участков также были равными и благоприятствовали развитию возбудителя ложномучнистой росы.

Помимо основных вышеуказанных агротехнических мероприятий, немаловажную роль в снижении поражаемости подсолнечника ложномучнистой росой играют следующие факторы.

1. Экспозиция местности. Нами отмечено, что количество пораженных ложномучнистой росой растений подсолнечника на южном склоне составляло 6,9%, северном — 12,7%, а на ровном участке — 9,8%. Причем, на вершине южного склона пораженных растений не было, а в низине — 4,8%. Количество диффузно пораженных растений не зависит от экспозиции местности и остается почти на одном уровне (1,3—2,5%), снижение заболевания идет за счет локально (5,6—10%) пораженных растений (колхозы «Советский пограничник» и имени Ильича Вулканештского района).

2. Густота посева подсолнечника на диффузное поражение не оказывает влияния:

| Площадь питания,<br>см <sup>2</sup> | Густота посева,<br>шт./га | Количество диффузно<br>пораженных расте-<br>ний, % | Количество локально<br>пораженных расте-<br>ний, % |
|-------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| 70 × 35 . . . . .                   | 40816                     | 1,0                                                | 9,6                                                |
| 70 × 70 . . . . .                   | 30800                     | 0,9                                                | 4,7                                                |
| 60 × 35 . . . . .                   | 45000                     | 1,1                                                | 11,2                                               |

Снижение количества заболевших растений происходит за счет локального поражения (колхозы «Искра» и «Красное знамя» Чадыр-Лунгского района).

3. Глубина заделки семян. Опыт был поставлен в колхозе имени Ильича Вулканештского района (бр. № 1). Все проведенные на данном участке агротехнические мероприятия были одинаковые за исключением одного — глубины заделки семян. Часть поля была засеяна подсолнечником с глубиной заделки семян — 10—12 см, а часть — 5—6 см. Посев проводился 2 апреля. При глубокой заделке семян всходы появились через 17 дней (19 апреля), а количество диффузно пораженных растений составило 38—42%; при мелкой же — через 10 дней (12 апреля), а при учетах встречались единичные пораженные растения.

Из всего вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1. Ложномучнистая роса подсолнечника в Молдавии получила повсеместное распространение и наносит большой ущерб.

2. Болезнь в условиях Молдавии проявляется в 4 формах (I и II — наиболее вредоносные).

3. При I и II формах болезни развивается диффузный мицелий, а при III — локальный.

4. I и II формы болезни развиваются от фазы семядольных листочков до 3—4 пар настоящих листьев, III форма — от 3—4 пар настоящих листьев и до цветения. IV форма болезни носит скрытый характер.

5. Источниками первичной инфекции являются растительные остатки и семена.

6. Основной метод борьбы с ложномучнистой росой — агротехнический (с учетом биологических особенностей возбудителя и экологических условий возделываемой зоны).

7. Считаем, что вполне достаточный, на наш взгляд, период возвращения подсолнечника в севообороте на прежнее место является 6—7 лет.

Чтобы получать ежегодно стабильные и высокие урожаи подсолнечника, необходимо ограничить площади его в структуре посевных площадей до 15—16% пашни, особенно в зоне его широкого возделывания (юг Молдавии).

8. Регулировать заболеваемость посредством сроков сева нельзя, так как заражение всходов зависит от оптимального сочетания влажности почвы с температурой, а это в разные годы приходится на различные сроки.

Наши данные подтверждают, что заражение возбудителем ложномучнистой росы зависит не от сроков сева, а от количества выпадающих осадков, которые могут совпасть со сроками прорастания семян и появлением всходов. Сеять подсолнечник нужно не под дождь, а после дождя, чтобы появление всходов происходило при отсутствии капельно-жидкой воды в почве, без которой не может пройти стадия зооспор.

9. Внесение удобрений под предпосевную культивацию резко снизило локальное поражение, а несколько диффузно пораженных растений, по сравнению с контролем, ограничивая таким образом, распространение и накопление инфекции.

10. Густота стояния растений и экспозиция местности не оказывают влияния на диффузное поражение подсолнечника, резко снижая



локальное поражение (за счет улучшения проветривания увеличивает испарение, а, следовательно, не происходит задерживания необходимого количества влаги для прорастания зооспор).

III. Глубина заделки семян оказывает влияние на диффузное поражение подсолнечника ложномучнистой росой. При более глубокой заделке семян задерживается появление всходов и увеличивается период их наибольшей восприимчивости к болезни.

Учитывая все эти мероприятия, мы значительно понизим заболеваемость подсолнечника ложномучнистой росой и тем самым повысим валовые сборы этой ценной культуры.

## ЛИТЕРАТУРА

1. М. Архипцев. Совершенствовать структуру посевных площадей. «Сельское хозяйство Молдавии», Кишинев, 1967, № 1.
2. М. К. Гродзинский. Ложная мучнистая роса подсолнечника в Киевской области. — «Научные записки Белоцерковского института», 1958, № 5.
3. А. Ф. Коршунова. Меры борьбы против ложномучнистой росы подсолнечника. «Защита растений от вредителей и болезней», М., 1960, № 2.
4. Н. С. Новотельнова. Методические указания по обследованию посевов подсолнечника на выявление ложномучнистой росы и меры по предупреждению и подавлению болезни. Л., 1962.
5. Н. С. Новотельнова, Ф. С. Венцлавович. Поражение подсолнечника ложномучнистой росой при разных сроках сева. — «Бюлл. ВИЗРА», Л., 1962, № 7.
6. Н. С. Новотельнова. Ложная мучнистая роса подсолнечника. Л.—М., 1966.
7. Р. П. Пышкало, В. И. Живило. Изучение ложномучнистой росы в условиях Молдавии. — В кн.: «Материалы научной конференции молодых ученых». Кишинев, 1961.
8. А. И. Серебряков. Ложная мучнистая роса подсолнечника. — «Информ. бюлл. Гос. комиссии по сортоиспытанию с.-х. культур. Мин. с.-х. СССР», 1955, № 10.
9. Е. Христова, Н. Митов. Маната на слънчогледа *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni. — В «Болгария и средства за борба с нея». Болгарск. Акад. наук, отд. с.-х. наук Центр. и-иссл. инст. защ. раст. — «Науч. тр.», Ш., 1960.
10. В. П. Ягодкина. Ложная мучнистая роса подсолнечника в Краснодарском крае. — «Земледелие», 1955, № 7.

## РЕФЕРАТЫ

УДК 632.16:634.2

Значение гриба *Verticillium dahliae* Kleb. и функционального заболевания в усыхании косточковых плодовых и увядании пасленовых культур. И. С. Попшой, Л. Ф. Онофреш, Э. Д. Коган, Ж. Г. Простакова, Э. Ф. Хрипунова. «Известия АН МССР», 1967 г., № 9, стр. 3—19.

На основании проведенных опытов 1961—1965 гг. в статье показано, что наиболее часто преждевременное усыхание косточковых и увядание пасленовых в Молдавии происходит в результате внедрения и развития в растениях гриба *Verticillium dahliae* Kleb., который поражает чаще всего молодые растения с хорошим ростом и развитием и реже — растения с плохим ростом, развитием и плодоношением.

В связи с этим авторы статьи считают, что улучшение условий для роста и развития растений на инфицированном грибом фоне способствует более интенсивному развитию заболевания, а поэтому предлагают работу по изучению и разработке мер борьбы с преждевременным усыханием и увяданием растений в Молдавии направить в первую очередь на изучение и разработку мер борьбы с грибом *Verticillium dahliae* Kleb., которую следует начинать с мероприятий, направленных на уменьшение количества инфекции в почве. Таблиц 3. Рисунков 5. Библиографий 7.

УДК 581.134.5:634.2

Изменения процессов обмена веществ у сливы при недостаточности отдельных основных элементов корневого питания. С. М. Иванов, Г. В. Кандина, Ш. Е. Межибовская. «Известия АН МССР», № 9, 1967 г., стр. 20—29.

Изложены результаты изучения влияния различных соотношений основных элементов корневого питания на обмен веществ растений сливы. При относительном недостатке фосфора и калия уменьшалось содержание аскорбиновой кислоты в листьях, растворимых сахаров — в листьях, побегах и корнях, крахмала — в листьях до следов и значительно повышалось содержание органических кислот во всех последовательных органах. При этом в растениях сливы накапливались небелковые формы азота: в листьях — амидный, амидный и аминный, в побегах — амидный и аминный, в корнях — амидный, аминный, а при недостатке фосфора — и амидный, что свидетельствует о задержке синтеза белков. Таблиц 5. Библиографий 10.

УДК. 581.19.

О пектолитических ферментах высших растений. Арасимович В. В. «Известия АН МССР», 1967, № 9, стр. 30—38.

В статье обобщаются литературные данные и приводятся собственные результаты исследований по вопросу о присутствии пектолитических ферментов у высших растений, выясняются причины противоречий между исследователями.

Критически рассматриваются методы определения активности пектолитических ферментов и обсуждаются возможности повышения достоверности результатов их определения в растительном материале. Таблиц 2. Библиографий 26.

УДК. 581.132:634.8.

Влияние минерального питания на содержание пигментов в листьях винограда. Д. Н. Грозов, Б. Л. Дорохов. «Известия АН МССР», № 9, 1967 г., стр. 39—49.

В статье дана характеристика условий минерального питания, которые оказывают сильное влияние на концентрацию хлорофилла в листьях винограда сортов Алиготе и Траминер. Наиболее благоприятно воздействует на биосинтез и накопление зеленого пигмента азот, тогда как влияние фосфора и калия менее



значительно. При внесении в почву парного и тройного сочетания элементов минерального питания авторы обнаружили, что как фосфор, так и калий в большинстве случаев несколько понижали положительное действие азота на образование хлорофилла. Таблиц 5. Библиографий 29.

УДК. 581.2.

Остаточные количества цинбеа на поверхности листьев табака, обработанных фунгицидом. Ю. С. Ляликов, И. С. Попушой, И. В. Козлова, К. Н. Дашкеева. «Известия АН МССР», № 9, 1967 г., стр. 50—55.

В борьбе с ложной мучнистой росой табака табаководы применяют цинбеа в 0,4%-ной концентрации.

При обработке растений наибольшее количество цинбеа сохраняется на листьях верхних ярусов. На поверхности обработанных листьев цинбеа постепенно убывает, а осадки, даже в незначительном количестве, способствуют смыву нанесенного ядохимиката.

Повторные обработки следует проводить один раз в 7—10 дней, а ломку табака — не ранее, чем на 7-й день после последнего проведенного опрыскивания. Таблиц 6. Библиографий 3.

УДК. 576.858.8.

Экспериментальное изучение эпидемического гепатита (болезни Боткина). С. С. Спатаренко, К. Н. Дашкеева. «Известия АН МССР», № 9, 1967 г., стр. 56—60.

Возбудителем эпидемического гепатита предполагается один из растительных вирусов, который в процессе эволюции, изменчивости и приспособления адаптировался к организму человека с преимущественным поражением печени. Приведены результаты ряда экспериментальных работ искусственного заражения некоторых индикаторных растений сывороткой крови больных эпидемическим гепатитом. Для возбудителя этого заболевания выявлен целый ряд экспериментальных моделей растений — индикаторов. Положительные результаты получены и в опытах с использованием серологического метода. Рисунков 5.

УДК 582.282.12:631.46.

Сравнительная характеристика видового состава рода *Penicillium* Link. серых лесных и пойменных почв Молдавии. И. С. Попушой, Ж. Г. Простакова, Л. А. Маржина. «Известия АН МССР», № 9, 1967 г., стр. 61—68.

Авторами были исследованы серые лесные почвы со слабокислой реакцией в сливовых садах в районах Кодр и пойменные почвы с нейтральной или слабощелочной реакцией в долине р. Днестр. Было выявлено 75 видов пенициллов.

Сравнение показало, что имеются некоторые различия по видовому составу между этими типами почв. Каждую определяют характерные виды, но выделяются они в небольшом количестве. Таких видов на пойменной почве обнаружено 13, а на серой лесной — 15. В общем количестве культур эти специфические виды составляют незначительную часть. На плавневой почве — всего 1,77%, а на серой лесной — 11,38%.

И в плавневой, и в серой лесной почвах имеется небольшой набор общих видов, которые составляют основную массу культур.

Преобладающее количество видов из обеих почв принадлежит к секции *Asymmetrica*, 70,63% культур с пойменной почвы относится к этой секции, а на серой лесной — 59,60%. При этом увеличивается по сравнению с пойменной почвой число культур, относящихся к секции *Monoverticillata*.

В статье приводятся списки всех обнаруженных видов. Таблиц 4. Библиографий 20.

УДК. 581.174.

Изменение пигментной системы листьев растений в зависимости от их водного режима. М. Д. Кушниренко, Т. Н. Медведева, Е. В. Крюкова, П. П. Семенченко. «Известия АН МССР», № 9, 1967 г., стр. 69—80.

Авторы статьи выяснили, что значительное влияние на содержание пигментов в листьях плодовых растений (яблоня, груша, персик, смородина) и озимой

пшеницы оказывают условия водного режима. Растения, выросшие при недостаточной влажности почвы, в большинстве случаев отличаются более высоким содержанием пигментов, чем растения, произрастающие в оптимальных условиях увлажнения. Увеличение количества хлорофилла, прочно связанного с хлорофилл-белково-липидным комплексом у растений, произрастающих на фоне недостаточного увлажнения, является приспособительной реакцией растения к недостаточному увлажнению.

Пигментный комплекс в меньшей степени подвержен изменениям в процессе обезвоживания листьев у более засухоустойчивых растений. По-видимому, пигментная система играет определенную роль в водном режиме растения. Белковые вещества стромы хлоропластов упорядочивают воду, способствуя тем самым, в какой-то мере, стабилизации их водного режима, нормального течения фотосинтеза. Таблиц 5. Библиографий 33.

УДК 632.4:633.854.78.

Роль агротехнических мероприятий в повышении устойчивости подсолнечника к возбудителю ложномучнистой росы. Попушой И. С., Гринберг Ш. М. «Известия АН МССР», 1967, № 9, стр. 81—92.

В результате проведенных в колхозах Чадыр-Лунгского и Вулканештского районов МССР исследований была изучена роль экологических условий и некоторых агротехнических мероприятий в проявлении и степени поражения растений подсолнечника ложномучнистой росой. На основе данных, полученных в результате исследований, авторы пришли к выводу, что в районах Молдавии встречаются четыре формы возбудителя болезни. Основными мероприятиями в борьбе с заболеванием растений подсолнечника являются агротехнические: севооборот, глубина заделки семян, сроки посева и внесения удобрений под предпосевную культивацию. Библиографий 10. Рисунков 5. Таблиц 7.



## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                                                                                                                             |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| И. С. Попшой, Л. Ф. Онофреш, Э. Д. Коган, Э. Ф. Хрипунова, Ж. Г. Простакова. «Значение гриба <i>Verticillium dahliae</i> Kleb. и функционального заболевания в усыхании косточковых плодовых и увядании пасленовых культур» | 3  |
| С. М. Иванов, Г. В. Кандина и Ш. Е. Межибовская. «Изменение процессов обмена веществ у сливы при недостаточности отдельных основных элементов корневого питания»                                                            | 20 |
| В. В. Арасимович. «О пектолитических ферментах высших растений»                                                                                                                                                             | 30 |
| Д. Н. Грозоз, Б. Л. Дорохов. «Влияние минерального питания на содержание пигментов в листьях винограда»                                                                                                                     | 39 |
| Ю. С. Ляликов, И. С. Попшой, И. В. Козлова, К. Н. Дашкеева. Распределение остаточных количеств цинка на поверхности листьев табака, обработанных ядохимикатом с целью их защиты от ложной мучнистой росы.                   | 50 |
| С. С. Спатаренко, К. Н. Дашкеева. «Экспериментальное изучение эпидемического гепатита (болезни Боткина)»                                                                                                                    | 56 |
| И. С. Попшой, Ж. Г. Простакова, Л. А. Маржина. «Сравнительная характеристика видового состава рода <i>Penicillium</i> Link. серых лесных и пойменных почв Молдавии»                                                         | 61 |
| М. Д. Кушниренко, Т. Н. Медведева, Е. В. Крюкова, П. П. Семенченко. «Изменение пигментной системы листьев растений в зависимости от их водного режима»                                                                      | 69 |
| И. С. Попшой, Ш. М. Гринберг. «Роль агротехнических мероприятий в повышении устойчивости подсолнечника к возбудителю ложномучнистой росы»                                                                                   | 81 |
| Рефераты                                                                                                                                                                                                                    | 93 |

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК МОЛДАВСКОЙ ССР

№ 9, 1967 г.

Редактор А. Хействер.  
Художественный редактор В. Пашенцев.  
Технический редактор А. Демарцев.  
Корректор М. Чертова.

Сдано в набор 21.VI.1967 г. Подписано к печати 16.IX.1967 г. Формат бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Печатных листов 6. Уч.-изд. листов 8,02. Тираж 500. АБ09610. Цена 45 коп.  
АБ09610. Заказ № 890.

Редакционно-издательский отдел Академии наук Молдавской ССР.

 2-я типография Государственного комитета Совета Министров Молдавской ССР по печати. Кишинев, Советская, 8.