

176 00

1 MAR 1993

АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ИНСТИТУТ
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БОТАНИКИ им. В. Ф. КИТРИЧЕВИЧА

На правах рукописи

КАРОЗА Сергей Эдвардович

УДК 581.198:616.003.725+633.162:632.981

ОСОБЕННОСТИ РЕГУЛЯТОРНОГО ДЕЙСТВИЯ
СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ЯЧМЕНИ
К ГРИБНОЙ ИНФЕКЦИИ

00.03.12 -- физиология растений

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой
степени кандидата биологических наук

Минск — 1992

Работа выполнена в лаборатории физиологии больного растения Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН Беларуси.

Научный руководитель: доктор биологических наук
А. П. Больнец

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор А. В. Мироненко
кандидат биологических наук,
профессор А. С. Шуканов

Ведущая организация: Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева РАН

Защита состоится "2" мая 1993 года в "14" часов на заседании специализированного ученого совета по присуждению ученой степени кандидата биологических наук (К 006.04.01) при Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН Беларуси по адресу: 220072, г. Минск-ГСП, ул. Ф. Скорины, 27.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке им. Я. Коласа АН Беларуси.

Автореферат разслан "29" апреля 1993 года.

Ученый секретарь
специализированного совета, *И. В. Рогоульченко* И. В. Рогоульченко
кандидат биологических наук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Одной из важнейших задач в сельском хозяйстве Республики Беларусь была и остается проблема повышения продуктивности зерновых культур. Однако, несмотря на предпринимаемые усилия, она далека от своего разрешения. Значительный ущерб производству хлебных злаков наносят болезни растений. В связи с интенсификацией и специализацией сельскохозяйственного производства их распространение в настоящее время не только не сокращается, а, наоборот, расширяется. При современном уровне защиты ячмени потери урожая от болезней в республике могут достигать 15-17, а в неблагоприятные годы — 30-40% [Буга, 1980].

Основными мероприятиями в борьбе с болезнями считается селекция и использование устойчивых сортов. Но такой путь защиты является весьма длительным, трудоёмким и не всегда достаточно успешным в силу частичной или полной потери сортами первичной устойчивости. Химический метод, основанный на применении синтетических фунгицидов, при всей своей эффективности не имеет перспективы из-за отрицательного воздействия на природу и человека. Думается, что наряду с традиционными методами выход следует искать в использовании принципов естественной защиты, основанной на повышении иммунных свойств самого растения. В этих целях можно использовать биологически активные соединения естественного происхождения. Свой выбор мы остановили на веществах вторичного обмена стероидной природы, так называемых стероидных гликозидах, широко распространённых в высших растениях, в том числе и культурных [Кинтя и др., 1987]. В начале наших исследований было известно, что они обладают биологической активностью, положительно воздействуя на процессы роста [Вольнец и др., 1991], развития [Жученко и др., 1984] и продуктивность [Кинтя, 1984] растений. Одновременно они способны были подавлять рост некоторых микроорганизмов [Чубан и др., 1985], что и послужило первоосновой для широкого изучения фунгицидных свойств этой группы веществ.

В то же время природа действия стероидных гликозидов на растения была совершенно не изучена. Между тем, опираясь на имеющиеся факты, валою было выяснить сущность ростовой активности стероидных гликозидов, их отношение к фитогормонам и защитным веществам растения-хозяина, так как по своей сути рост-

вал и фунгицидная активность представлял собой две стороны одного и того же процесса.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы являлось изучение особенностей действия стероидных гликозидов на представителей патосистемы ячмень-гельминтоспориозные грибы. Конкретные задачи исследований сводились к следующему:

1. Выяснить влияние стероидных гликозидов на рост ячменя и фитопатогенных грибов *H. teres* и *sativum* в лабораторных условиях.

2. Изучить характер действия этих соединений на патосистему ячмень-гельминтоспориозный гриб (*H. teres*) в вегетационных и полевых условиях.

3. Установить природу собственной ростовой активности стероидных гликозидов и изучить их взаимодействие с фитогормонами.

4. Исследовать влияние стероидных гликозидов на содержание эндогенных регуляторов роста (фитогормонов и фенольных соединений) растений-хозяина на обычном и инфекционном фонах.

Научная новизна. Установлена фунгицидная активность стероидных гликозидов по отношению к фитопатогенным грибам *Helminthosporium teres* и *sativum*. У этих соединений впервые выявлены защитные свойства регуляторного типа, связанные с повышением устойчивости растения-хозяина к грибной инфекции. Эти свойства и стимулирующее действие гликозидов на рост и развитие растений ячменя в значительной мере связаны с впервые обнаруженной у них гормоноподобной активностью ауксинового и питекинивого типов. Показано активирующее и стабилизирующее действие гликозидов на содержание фитогормонов и фенольных соединений, приводящее к оздоровлению инфицированных растений ячменя.

Практическая значимость работы. На основании проведенных исследований разработан и рекомендован для производственных испытаний экологически чистый способ повышения устойчивости и продуктивности ячменя. Используемые методические приемы могут применяться для обнаружения других соединений, обладающих сходным действием.

Абсбация работы. Основные положения диссертационной работы докладывались на научной сессии ИЭВ В. Ф. Купревича АН Беларуси, посвященной 60-летию Института (Минск, 1991) и на научном семинаре БрГПИ им. А. С. Пушкина (Брест, 1991).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 4 печатные работы и 3 находятся в печати.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 133 страницах машинописного текста и состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы и приложения. Работа иллюстрирована 35 рисунками и содержит 22 таблицы, из которых 3 в основной части, остальные в приложении. Список литературы включает 143 источника, в том числе 41 иностранной. Приложение представлено на 16 страницах.

Объекты и методы исследований. Объектами исследований служили районированные в республике Беларусь сорта ярового ячменя интенсивного типа: Зазерский 85 — сравнительно восприимчивый и Прима Белоруссии — относительно устойчивый к основным грибным заболеваниям, и фитопатогенные грибы *Helminthosporium teres* и *sativum*. В опытах использовали эндогенные стероидные гликозиды, выделенные сотрудниками лаборатории скрининга биологически активных веществ и экзогенной регуляции генома Института экологической генетики АН Молдовы из различных растений. В результате экспериментов были отобраны две пары близких по строению соединений: капсикозид и капсикозин (*Capsicum annuum* L.) и томатозид и томантин (*Lycopersicon esculentum* Mill).

Опыты проводили в лабораторных, вегетационных и полевых условиях в 1990-92 гг. В лаборатории оценивали биологическую активность стероидных гликозидов по влиянию их на всхожесть, энергию прорастания, жизнеспособность и силу роста семян [Методы..., 1975], а также на начальный рост ячменя в бумажных рулонах [Прыгун и др., 1985]. Обработку семян проводили методом инкрустации раствором пленкообразователя [Шанбанович, 1990], содержащим гликозиды. Изучение регуляторной активности этих соединений осуществляли по общепринятым методикам с использованием специфических биотестов: ауксиновую — по методике Бояркина [1965] и Турецкой [1966]; гиббереллиновую — Муромцева и Агнестиковой [1973]; цитокининовую — Кулаевой [1973], Мазина [1976], Процко [1976]. Математическую обработку данных проводили по П. Ф. Рскицкому [1973] с помощью программы статанализа Statim. О фунгицидной активности стероидных гликозидов судили по их влиянию на накопление биомассы и изменение диаметра зон роста указанных выше фитопатогенных грибов в чистой культуре.

В вегетационном павильоне (ЦЭС АН Беларуси) определяли действие гликозидов на основные морфофизиологические показатели и устойчивость ячменя к основным грибным заболеваниям.

Полевые опыты проводили на стационаре БелНИИЗиК (г. Жодино). В 1992 г. при посеве вносили инокулам *Helminthosporium sativum* и использовали комплексный инфекционный фон группы защиты растений. Опыты закладывали в 4-6-кратной повторности на делянках площадью 1,0 м. В 1990-91 гг. обработку их стероидными гликозидами осуществляли методом опрыскивания в фазах кушения и выхода в трубку (концентрации 25, 50 и 100 мг/л); в 1991-92 гг. — инкрустацией семян (дозы 0,1, 1 и 10 мг/кг). В полевых опытах учитывали степень и индекс поражения основными болезнями, урожайность и основные показатели структуры урожая.

Определение фенольных соединений и ряда гормонов проводили методом систематического (Вольнец, 1980), ИУК и зеатиноподобных соединений — иммуноферментного анализа [Кудоярова и др., 1989], АБК — газожидкостной хроматографией [Караваева и др., 1979].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Действие стероидных гликозидов на начальный рост представителей патосистемы имень-гельминтоспориозный гриб. По действию на всхожесть семян, рост первичных органов и накопление биомассы ячменя гликозиды вели себя как настоящие регуляторы роста. У фуростаноловых (томатонин и капсинозид) эти показатели с повышением концентрации от 0,1 до 10 мг/л (мг/кг семян) возрастали. У спиростаноловых (томатонин и капсинозин), наоборот, стимуляция увеличивалась с разбавлением растворов, а в относительно высоких дозах наблюдали ингибирование этих процессов. Следовательно, спиростаноловые гликозиды были намного активнее фуростаноловых. Из сортов более отзывчивым оказался Прима Белоруссии.

В опытах с грибами *H. teres* и *sativum* выявлено фунгицидное действие стероидных гликозидов, но оно проявлялось в разной степени в зависимости от условий обработки. При прямом действии на культуру грибов максимальным ингибирующим действием обладали спиростаноловые гликозиды, тогда как фуростаноловые в никаких концентрациях способны были даже стимулировать их рост (Рис. 1). В модельной системе (опыты на проростках) наиболее активными концентрациями были средние, так как относительно высокие подавляли развитие растения и ослабляли его собственные защитные свойства (Рис. 1). Таким образом, в патосистеме эффективность действия гликозидов на возбудителей сетчатой пятнистости и корневых гнилей была выше, чем в чистой культуре.

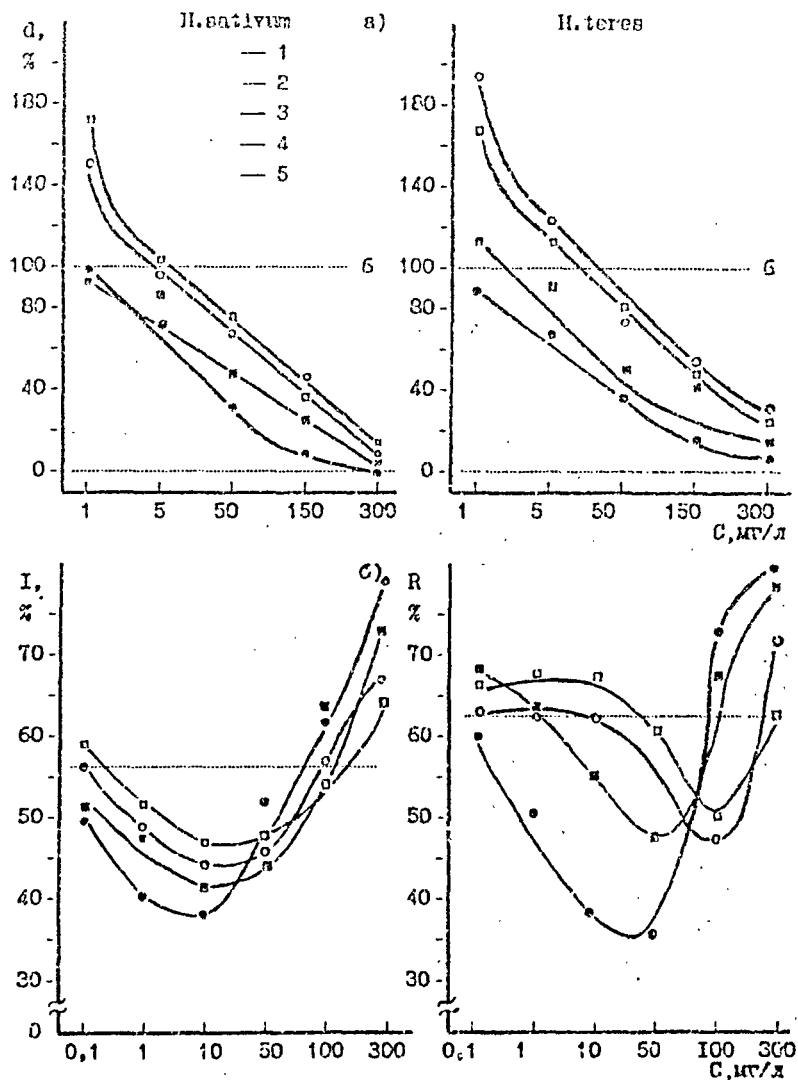


Рис. 1. Влияние стероидных гликозидов на изменение диаметра зон роста (а) культур патогенных грибов и степень поражения ими проростков ячменя (б): 1 — томатызин, 2 — томатычин, 3 — кэпсикозид, 4 — кэпсикозин, 5 — α-томатыл, 6 — вода.

Влияние гликозидов на устойчивость и продуктивность ячменя в вегетационных и полевых условиях. По результатам вегетационных и полевых опытов 1990-91 гг. было установлено, что обработка ячменя стероидными гликозидами методом опрыскивания по вегетирующей массе приводила к снижению степени поражения его основными листовыми болезнями и повышению урожайности на 7-13%. Максимальная прибавка урожайности наблюдалась у сорта Прима Белоруссии при применении фуростаноловых гликозидов в концентрации 100 мг/л и спиристаноловых — 25-50 мг/л. Более высокие концентрации спириглюкозидов, хотя и снижали в значительной мере распространение болезней (прямое фунгицидное действие), в то же время подавляли развитие самих растений и иногда даже уменьшали урожай.

В 1991-92 гг. испытывали более технологичный и экономичный способ обработки — инкрустацию семян. При таком способе гликозиды снижали степень поражения корневыми гнилями, оказывали слабое влияние на болезни листового аппарата, стимулировали начальный рост и увеличивали урожай ячменя за счет улучшения выполненности зерна, повышения продуктивной кустистости и озерненности колоса. Особенно заметно это действие проявилось в неблагоприятных климатических условиях 1992 г., что свидетельствует о положительном влиянии гликозидов на повышение общей устойчивости растений к стрессовым факторам. Максимальное снижение индекса поражения наблюдали при применении спиристаноловых гликозидов в относительно высоких дозах (10 г/т) при первом учете (появление всходов). При учете в фазу полной спелости минимальное поражение было в вариантах с низкими дозами спиристаноловых (0,1 и 1 г/т) и высокими фуростаноловых (10 г/т) гликозидов, для которых было характерно и наибольшее повышение урожайности (Табл. 1,2). Таким образом, в лабораторных, вегетационных и полевых опытах была выявлена способность стероидных гликозидов повышать устойчивость и продуктивность пораженного грибными болезнями ячменя в дозах, не обладающих прямым фунгицидным действием. Объяснение такой способности следовало искать в регуляторных свойствах этих соединений.

Гормоноподобная активность стероидных гликозидов и их взаимодействие с фитогормонами. Гликозиды повышали пророст отрезков coleoptилей пшеницы в низких концентрациях и ингибировали его в высоких (Рис. 2, а). При этом капсикозин и томатынин активно стимулировали процессы роста, но в узком диапазоне концентраций,

Таблица 1. Влияние обработки стероидными гликозидами на основные показатели роста и развития ячменя сорта Заверский 85 в полевом междоельночном опыте 1992 г.

Ва- ри- ант	До- за г/г	Высота главного стебля		Продуктивная кустистость		Урожайность		Псра- жение %
		(мм)	(%)	(стеблей)	(%)	(г/м)	(%)	
Фон НаКМЦ		550,4±6,49	100,0	1,87±0,07	100	149,3±2,35	100,0	45,0
Байтан		552,7±5,38	100,4	1,88±0,08	101	154,3±2,7*	103,6	38,4
Кап- сико- вид	0,1	553,6±6,28	100,6	1,85±0,08	99	150,2±3,31	100,8	46,4
	1	557,3±6,0*	101,3	1,96±0,08*	105	172,4±3**	115,7	45,2
	10	564,4±7**	102,5	2,22±0,1**	119	186,7±4**	125,3	41,4
Кап- сико- вин	0,1	567,8±5**	103,2	2,21±0,1**	124	193,4±4**	129,8	40,2
	1	559,3±6,3*	101,6	2,07±0,15*	111	172,8±4**	116,0	41,3
	10	553,7±6,04	100,6	1,89±0,09	101	158,1±2,6*	106,1	46,2

Таблица 2. Влияние обработки стероидными гликозидами на структуру урожая ячменя сорта Заверский 85 в полевом междоельночном опыте 1992 г.

Ва- ри- ант	До- за г/г	Масса 1000 семян		Число семян в колосе		Масса зерна одного колоса	
		(г)	(%)	(шт)	(%)	(г)	(%)
Фон НаКМЦ		36,75±0,41	100,0	20,5±0,18	100,0	0,75±0,06	100,0
Байтан		37,60±0,51	102,3	21,0±0,17	102,0	0,79±0,05*	105,3
Кап- сико- вид	0,1	36,91±0,49	100,3	20,7±0,23	100,9	0,76±0,04	101,3
	1	37,64±0,52*	102,5	21,9±0,19*	106,8	0,82±0,1**	109,3
	10	38,73±0,4**	105,3	22,9±0,2**	111,2	0,85±0,1**	112,3
Кап- сико- вин	0,1	40,26±0,5**	109,3	23,9±0,2**	111,7	0,83±0,1**	117,3
	1	37,64±0,39*	102,5	21,7±0,21*	105,9	0,81±0,07*	109,3
	10	37,45±0,57	101,6	20,8±0,16	101,5	0,77±0,04	102,7

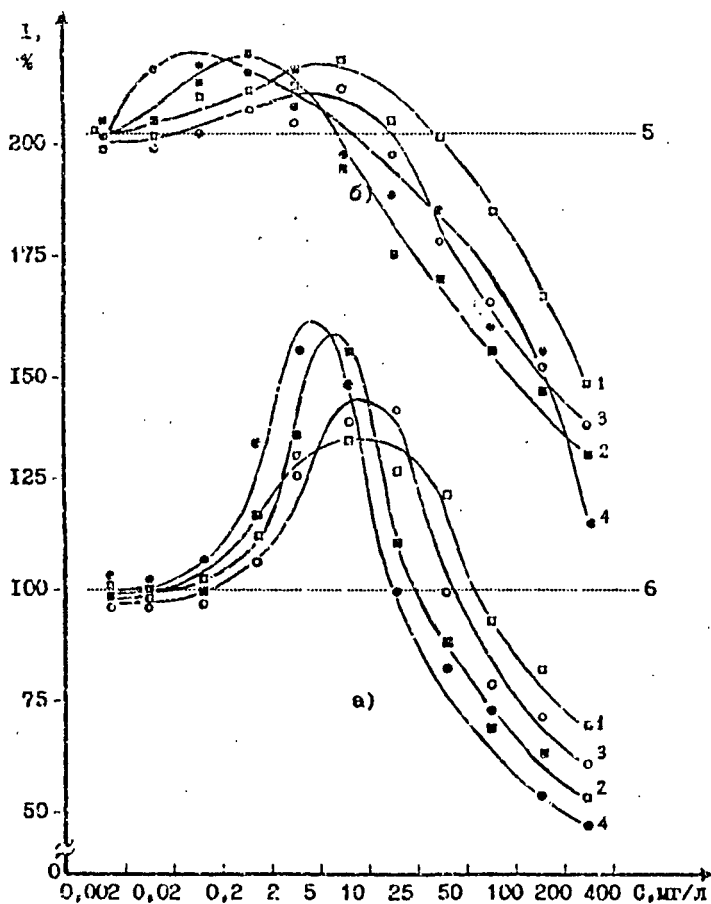


Рис. 2. Влияние стероидных гликозидов (а) и их совместное действие с салицилом (б) на прирост отрезков coleoptилей пшеницы сорта Харьковская 308: 1 — томотозид, 2 — томотонин, 3 — калсикозид, 4 — калсикозин, 5 — КЛК, 6 — контроль воды.

тогда как для калсикозида и томатызида была характерна более низкая активность, но диапазон действия был шире. При совместном влиянии стероидных гликозидов и ауксина наиболее ярко была выражена их ингибирующая активность, особенно у соединенной спиростанолового ряда (Рис. 2, б). Стимулирующее влияние гликозидов проявлялось слабее, причём активнее были также калсикозин и томатынин. При этом наблюдался сдвиг стимулирующих концентраций в сторону их уменьшения, что говорит о их взаимодействии с гормоном. Аналогичное действие гликозиды оказывали на укоренение черенков фасоли. Следовательно, стероидные гликозиды действительно обладают ауксиноподобной активностью. Этот вывод был подтвержден результатами исследований совместного действия на рост отрезков колеоптилей гликозидов и абсцизовой кислоты. В низких концентрациях гликозиды проявляли стимулирующую активность и частично снимали действие гормона, а в высоких наблюдалось их независимое ингибирующее влияние.

Исследование действия этих соединений на удлинение эпикотилей карликового гороха показало, что они сами в высоких концентрациях ингибировали этот процесс и подавляли активность гибберелловой кислоты при совместном их использовании, выступая, таким образом, в качестве антигиббереллинов.

На сохранение и образование растительных пигментов стероидные гликозиды действовали подобно цитокининам, замедляя разрушение хлорофилла в отрезках листьев ячменя (Рис. 3, а) и стимулируя его накопление в семядолях огурцов. При совместном использовании стероидных гликозидов и кинетина действие этого гормона значительно усиливалось (Рис. 3, б). Максимум синергистического эффекта был сдвинут влево, то есть в сторону более низких концентраций.

Таким образом, стероидные гликозиды проявляют некоторые свойства ауксинов и цитокининов, в частности, стимулируют процессы роста растяжением и корнеобразованием, способствуют сохранению хлорофилла и активируют его накопление в изолированных органах растений. В более высоких концентрациях гликозиды, наоборот, подавляют эти процессы, то есть проявляют регуляторную способность подобно фитогормонам [Дольнец, 1980]. Возможно, что за счет их гормоноподобного действия может интенсифицироваться обмен веществ растений-хозяина и повышаться устойчивость к патогенам. В связи с этим важно было выяснить влияние стероидных гликозидов на содержание эндогенных регуляторов роста.

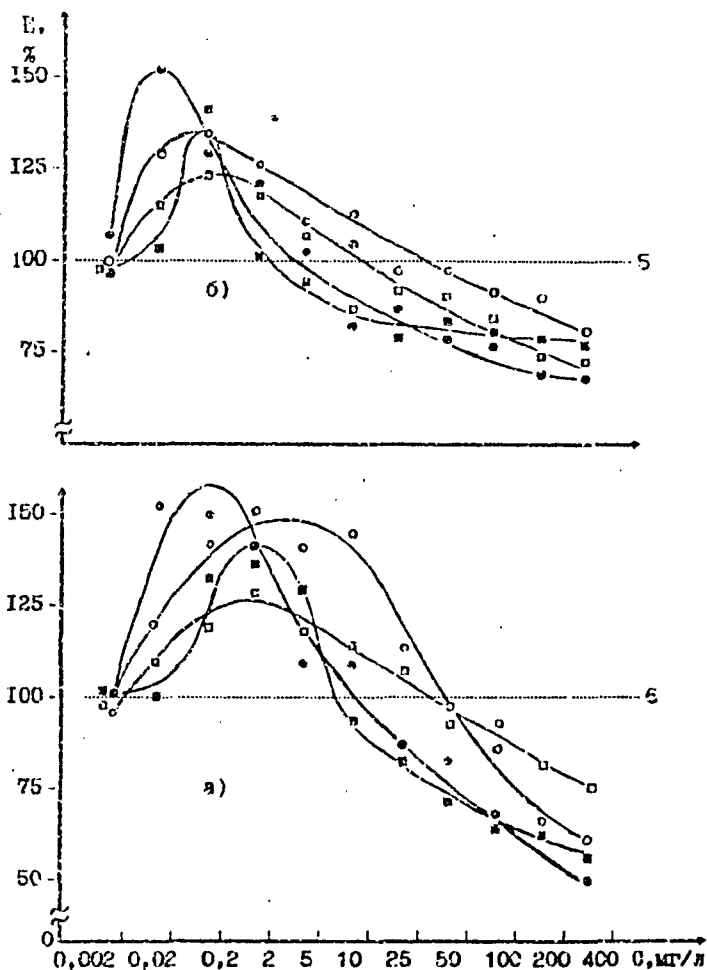


Рис. 3. Влияние стероидных гликозидов (а) и их совместное действие с цианином (б) на содержание хлорофилла в отрезках листьев ячменя: 1 — томатыд, 2 — томатсин, 3 — калсикозид, 4 — калсикозин, 5 — кинетин, 6 — контроль вода.

Эндогенные регуляторы роста инфицированных и оздоровленных растений ячменя. В качестве объекта исследований использовали растения ячменя сорта Зазерский 85 в возрасте двух листьев, которые обрабатывали растворами капсикозида (50 мг/л) и капсикозина (25 мг/л) путем опрыскивания или инокуляции семян в дозировке 1 мг/кг. Инокуляцию спорами гриба *H. teres* S. проводили в возрасте шестнадцати или восемнадцати суток (инфекционная нагрузка 3-4 тыс. / мл).

Инфицирование ячменя приводило к сильному повышению содержания ИУК, особенно через шесть суток после инокуляции (Рис. 4, а). При опрыскивании незараженных растений гликозидами характер изменения ауксинового обмена сильно зависел от химического строения исследуемых соединений. Капсикозид слабо повышал содержание гормона, а капсикозин устойчиво и существенно усиливал его накопление в листьях. Предобработка инокулированных растений ячменя этими соединениями вдвое снижала накопление ИУК, характерное для гельминтоспориозной инфекции, и уменьшала активность оксидазы ИУК (ОИУК). При этом характер кривых не изменялся, что указывает на модификацию гликозидами ауксинового обмена ячменя количественно, а не качественно. При инокуляции семян гликозиды увеличивали накопление ауксина в растениях ячменя более значительно, чем при опрыскивании (Рис. 4, б) и вызвали кратковременное повышение активности ОИУК. На инфекционном фоне они стабилизировали накопление ИУК также на более высоком уровне.

Заметное повышение уровня АБК гельминтоспориозная инфекция вызывала уже через 1-2 суток после заражения растений. Накопление этого гормона прогрессивно нарастало (Рис. 5, а). Обработка здоровых растений стероидными гликозидами обоими методами коренным образом изменяла ход накопления АБК по сравнению с грибной инфекцией. Содержание гормона плавно возрастало, достигало максимума, а затем снижалось, принимая форму почти правильной одновершинной кривой. Причем независимо от способа обработки капсикозин вызывал более существенное повышение уровня АБК по сравнению с капсикозидом. В отличие от однообразного характера нарушений обмена АБК при обработке гликозидами здоровых растений, действие их на пораженные гельминтоспориозом ткани давало двойную картину: кривая накопления этого гормона была сходна либо с кривой, полученной для больных растений, либо с кривой,

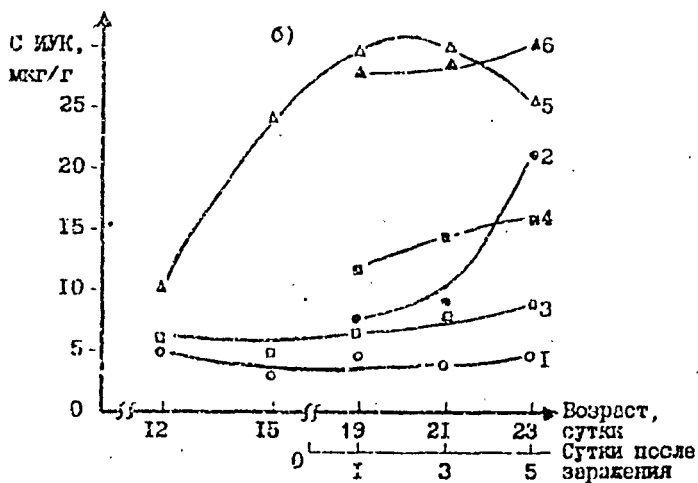
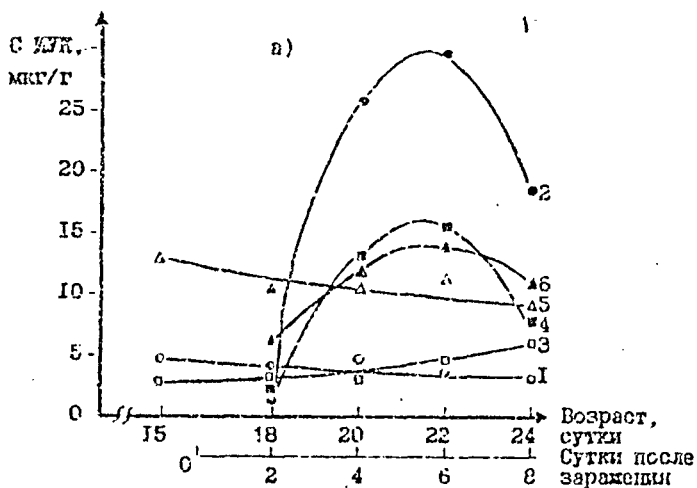


Рис. 4. Содержание ИУК в растениях ячменя, обработанных стерильными гликозидами методами опрыскивания (а) и инкрустации (б). Обозначения: 1 — контроль неинфильтрованный; 2 — контроль инфильтрованный; 3 — капсикозид, - неинфильтрованные растения; 4 — то же, инфильтрованные; 5 — капсикозин, неинфильтрованные; 6 — то же, инфильтрованные.

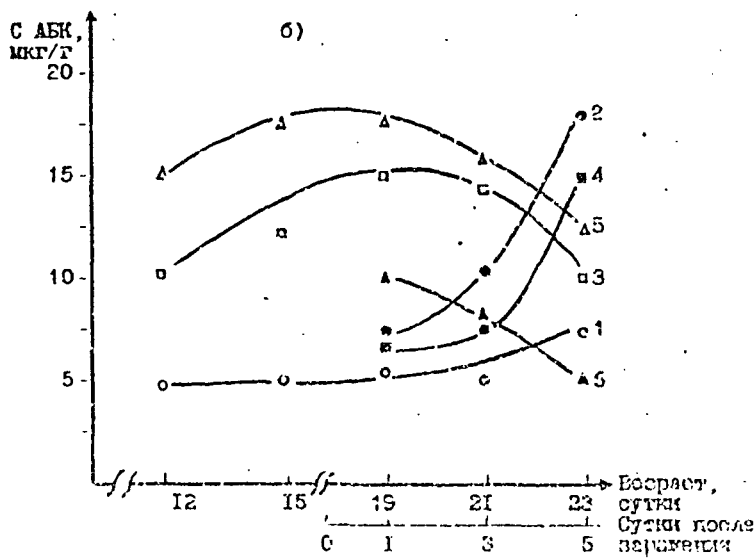
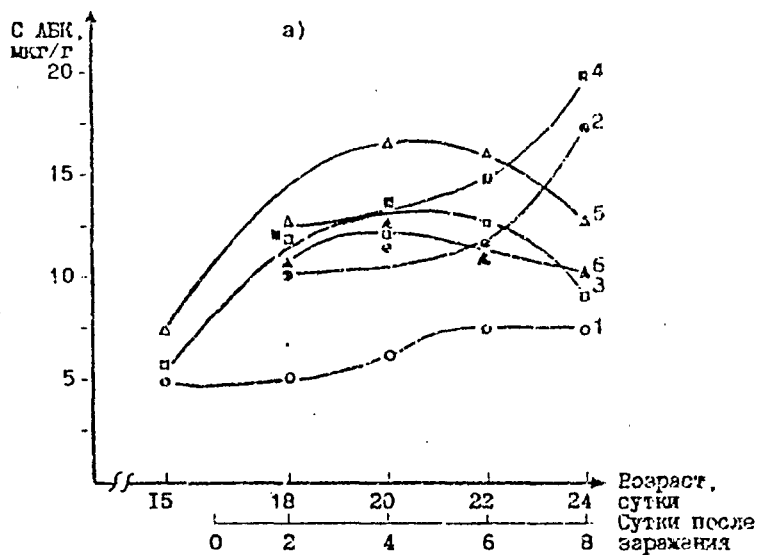


Рис. 5. Содержание АЕК в растительных язвах, обработанных стандартными гликосидными методами опрыскивания (а) и микроинъекции (б). Обозначения см. рис. 4.

характерной для здоровых растений, обработанных стероидными гликозидами (Рис. 5). Однотипный с влиянием грибной инфекции характер изменения содержания АБК был присущ капсиковиду. При действии капсикоидов содержание гормона было таким, как будто растения были здоровыми, то есть кривые изменения уровня АБК на инфекционном фоне и без него имели один и тот же вид.

Повышение уровня цитокининов в тканях при заражении происходило быстро и резко, однако через несколько суток он начинал снижаться и к концу учетного периода опускался ниже контроля. Обработка растений ячменя стероидными гликозидами приводила к значительному увеличению содержания цитокининов (Рис. 6). Капсикоид способствовал более сильному накоплению фитогормонов по сравнению с капсикоидом. При опрыскивании инфицированных растений гликозиды стабилизируют обмен цитокининов на достаточно высоком (почти максимальном) уровне. При инкрустации семян они оказывали слабое влияние на стабилизацию уровня цитокининов.

Содержание гиббереллинов как под влиянием инфекции, так и при действии препаратов изменялось незначительно. Вероятно, они не играют важной роли в защитной реакции со стороны растения-хозяина или средства нападения со стороны патогена.

Для понимания сущности сдвигов в гормональном обмене необходимо знать происхождение гормонов в патосистеме ячмень-гельминтоспорозный грибок и их роль в инфицированных растениях. Обнаруженные гормоны формально могли быть растительного, грибного или смешанного происхождения. Грибок *H. teres* способен их продуцировать, однако, учитывая его медленный рост, слабое накопление биомассы и незначительное выделение гормонов в начальный период развития [Вольнец, 1989; Афанасьева и др., 1990], остается признать, что основное их количество растительного происхождения. Что же касается роли фитогормонов в больных растениях, то она сводится прежде всего к интенсификации обмена, направленной на мобилизацию собственных защитных сил, а для АБК, возможно, еще и дезорганизации питательного режима патогена путем блокирования его гормональной активности, которая обычно служит средством аттракции питательных веществ. Из сказанного можно сделать вывод, что при действии стероидных гликозидов на инфицированные растения, кроме фунгицидной, проявляющейся при высоких дозировках, имеет место еще два типа защиты — регуляторная и антигормональная, связанная с интенсификацией или ингибированием обмена фитогормонов.

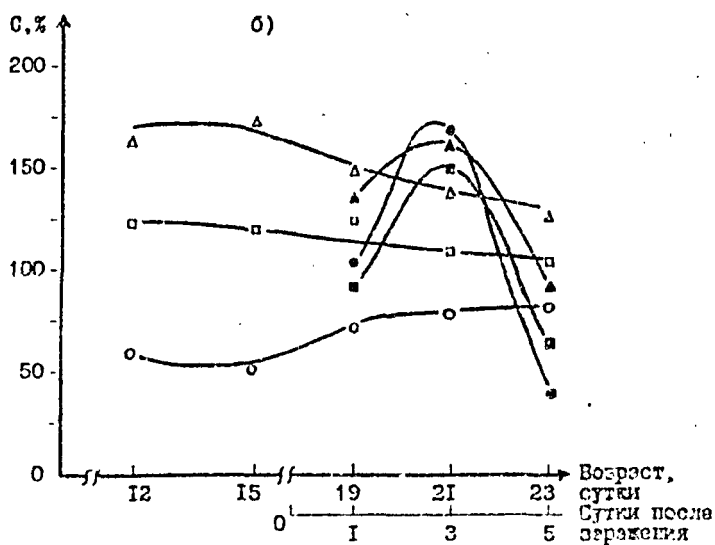
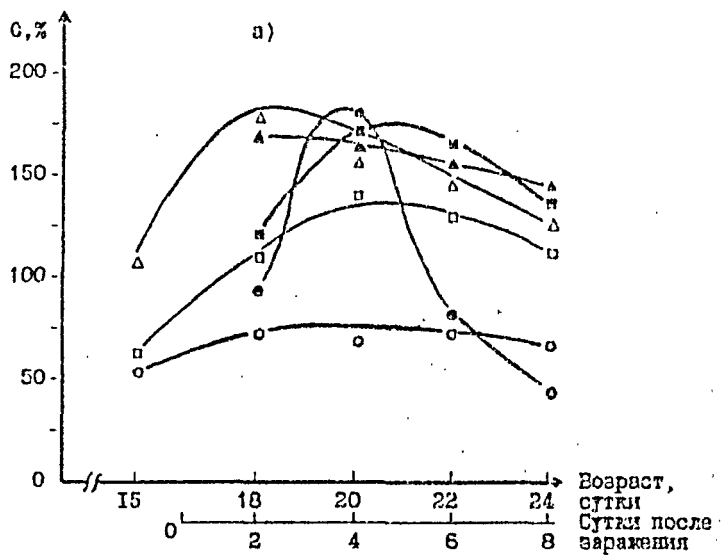


Рис. 6. Содержание ситскининов в растениях ячменя, обработанных стероидными гликозидами методами опрыскивания (а) и инкустации (б). Обозначения см. рис. 4.

Обладая регуляторными свойствами, гликозиды, подобно фитогормонам, влияют на здоровые растения, вызывая существенный подъем в обмене веществ, активирование начального роста, повышение продуктивной кустистости и массы зерновок, увеличение высоты растений и озерненности колоса.

Возрастание устойчивости к грибной инфекции возможно за счет накопления эндогенных защитных веществ, в том числе и фенольных. Инфицирование на содержании фенолкарбоновых кислот сказалось неоднозначно (рис. 7). Содержание оксисалицилов возрастало только на четвертые сутки после заражения, а количество оксикоричинов повышалось в течение всего учетного периода, причем в большей степени. Общая сумма кислот увеличилась примерно на 1/3 во второй срок после заражения. Обработка капсикозином здоровых растений практически не изменяла общее количество фенолкарбоновых кислот. В то же время действие этого гликозида на больные растения приводило к сильному и устойчивому накоплению всех фенолкарбоновых кислот. Та же зависимость, но в меньшей степени, была характерна и другим вариантам опыта. Следовательно, можно говорить о взаимодействии грибной инфекции и стероидных гликозидов, приводящем к появлению нового качества, выражающегося в стабильном накоплении защитных веществ фенольной природы.

Параллель между изменением содержания свободных и лабильно-связанных фенольных соединений не наблюдалась. Капсикозин один и совместно с инфекцией чаще всего снижали содержание как эфиров фенолкарбоновых кислот, так и флавоноидных гликозидов, что говорит, вероятно, о расхождении новообразованных свободных компонентов на лигнификацию тканей. Таким образом, обработка вегетирующих растений ячменя стероидными гликозидами способствует повышению устойчивости растений против гельминтоспориозной и другой инфекции за счет повышения уровня фенольных защитных веществ и, по-видимому, лигнификации тканей [Крусшанк и др., 1968].

Сравнительный анализ всех данных позволил вычленить несколько типов защиты, связанных с действием стероидных гликозидов на возбудителя, гормональную систему растения и патогена, защитный комплекс и активацию обмена растения-хозяина (табл. 3). Среди этих реакций наибольшее значение имеют регуляторное действие гликозидов, стабилизация гормонального обмена, накопление АБК и фенольных соединений, функционирующие на всех этапах патологического процесса или на значительном его отрезке.

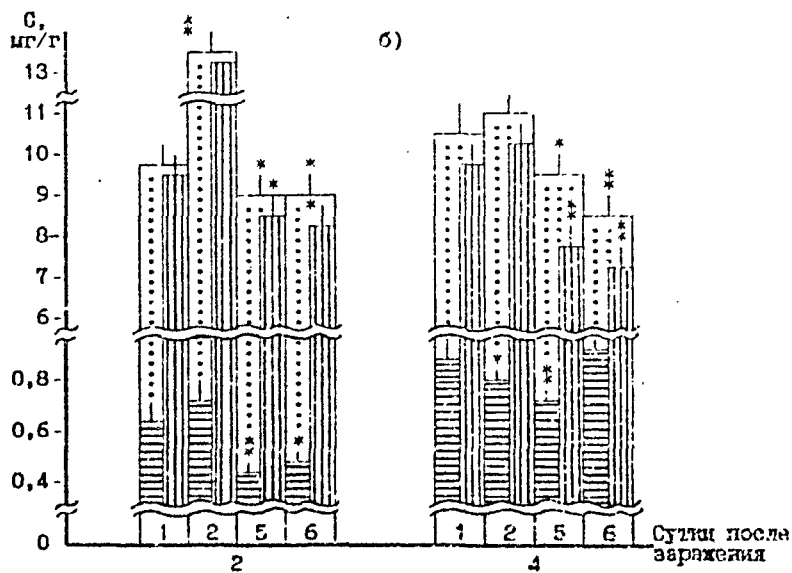
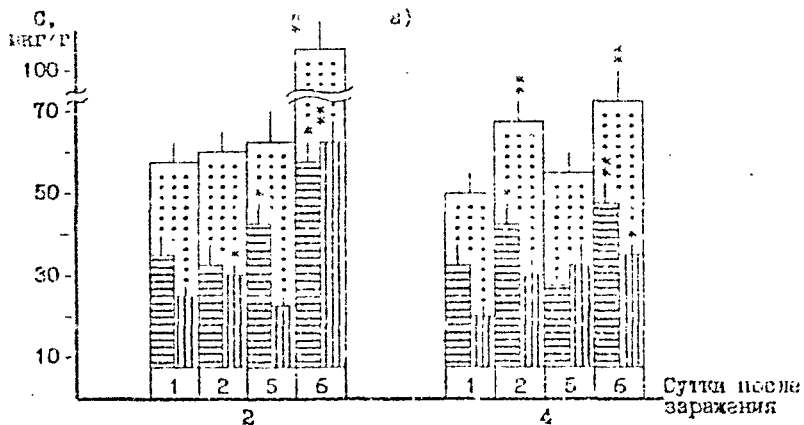


Рис. 7. Влияние стероидных гликозидов на содержание (а): оксибензойных \square , оксикоричных \square , общую сумму свободных фенолкарбоновых кислот \square и (б): эфиров фенолкарбоновых кислот \square , флавоноидов \square и общую сумму связанных фенольных соединений \square . Обозначения см. рис. 4.

Табл. 3. Роль экзогенных стероидных гликозидов как защитных веществ в развитии гельминтоспориоза.

N п/п	Показатель		Стадия развития болезни			
			инкуб. период	хлороз	некроз	
1.	Фунгицидное действие.		+	-	-	
2.	Подавление гормональной активности гриба <i>H. teres</i> .		+	-	-	
3.	Регуляторное действие на растения.		+	+	+	
4.	Содержание фитогормонов в растениях.		ИУК	++	--	---
			ГК	-	-	---
			АБК	++	+++	---
			ПК	++	--	---
5.	Стабилизация гормонального обмена на высоком уровне.		+	+	---	
6.	Содержание фенольных защитных веществ в растениях.	свободных	-	-	---	
		связанных	--	--	---	
		свободных на инфекц. фоне	++	++	---	

Примечание: + — наличие реакции, - — сохранение, - — отсутствие, -- — снижение, ++ или +++ — увеличение, --- — показатель не определялся.

ВЫВОДЫ

1. Стероидные гликозиды оказывают регуляторное действие на представителей патосистемы ячмень-гельминтоспориозные грибы (*H. teres* и *sativum*), стимулируя его в низкой и подавляя в высокой концентрациях. При этом спиро-станоловые гликозиды намного (на 1-2 порядка) активнее фураностаноловых.

2. Регуляторное действие стероидных гликозидов не только сохраняется и на более поздних фазах развития. Оно выражается в уменьшении высоты растений, продуктивной кустистости, озерненности колоса, массы зерновок и урожайности. Повышение урожая зерна в полевых опытах при обработке ячменя гликозидами составило от 10 до 25%. Особенно заметно этот эффект проявляется при высокой инфекционной нагрузке и неблагоприятных погодных условиях.

3. В целях раскрытия регуляторной природы и защитного действия стероидных гликозидов, от грибной инфекции впервые изучены биологическая активность этих соединений, взаимодействие их с фитогормонами и отношение к эндогенным регуляторам роста на обычном и инфекционном фоне.

4. У стероидных гликозидов выявлена гормоноподобная активность ауксинового и цитокининового типов. Спиростаноловые гликозиды оказывают более высокое стимулирующее (ингибирующее) действие на рост растений, образование, сохранение пигментов, чем фураностаноловые.

5. При совместном использовании с ИУК и кинетином стероидные гликозиды в диапазоне концентраций 0,01-10 мг/л ведут себя как синергисты, а выше 50 мг/л — как антагонисты фитогормонов. В то же время при совместном действии с другими регуляторами роста (АБК и ГК) проявляется только их антигормональная активность.

6. Регуляторное действие стероидных гликозидов на растения ячменя связано не только с изменением активности, но и повышением содержания эндогенных ауксинов, цитокининов и гиббереллинов. Уровень эндогенных фенольных соединений в тканях обработанных растений не изменялся.

7. Грибная инфекция вызывает быстрое повышение содержания эндогенных ауксинов, цитокининов, АБК и свободных фенолкарбоновых кислот в тканях растений ячменя, которое в период выраженных симптомов сменяется резким снижением уровня эндогенных регуляторов роста. Установлено, что накопление фитогормонов и фенольных соединений в инфицированных тканях происходит исключительно за счет растения, а не привносится патогеном.

8. Обработка инфицированных растений ячменя стероидными гликозидами способствует дальнейшему повышению уровня фитогормонов и фенольных соединений и стабилизирует обмен эндогенных регуляторов роста на максимально высоком уровне.

9. Реализация защитных способностей природных стероидных гликозидов может осуществляться за счет прямого фунгицидного действия, повышения уровня и стабилизации обмена эндогенных регуляторов роста, накопления защитных веществ фенольной природы и, по-видимому, в результате, подавления гормональной активности фитопатогенных грибов.

10. При комплексном поражении растений ячменя корневыми гнилями и листовыми болезнями рекомендуется применять капсикозин и капсикозид в дозах 0,1-1 и 1-10 г/т соответственно путем инкрустации семян и опрыскивания растений в фазе выхода в трубку растворами тех же веществ в концентрациях 25 и 50 мг/л, а при поражении только надземных органов или корневой системы — одним из указанных методов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Вольнец А. П., Кароза С. Э., Кншта П. К. Антигиббереллиновая активность стероидных гликозидов. // ДАН Беларуси. — 1992. — Т. 36, N 1. — С. 85-87.
2. Вольнец А. П., Кароза С. Э., Бабейко В. А., Шуканов В. П., Лупашку Г. А. Исследование гормональной активности стероидного гликокаллоида α -томатина. // Весці АН Беларусі, Сер. біял. навук. — 1992. — N 2. — С. 111-113.
3. Вольнец А. П., Кароза С. Э., Кншта П. К., Лупашку Г. А. Ауксиновая активность стероидных гликозидов. // ДАН Беларуси. — 1992. — Т. 36, N 3-4. — С. 262-264.
4. Вольнец А. П., Кароза С. Э., Кншта П. К., Лупашку Г. А. Влияние стероидных гликозидов на образование и сохранение растительных пигментов. // ДАН Беларуси. — 1992. — Т. 36, N 3-4. — С. 265-267.
5. Вольнец А. П., Пшеничная Л. А., Кароза С. Э., Манжелесова Н. Е. О природе нарушения ауксинового обмена растений ячменя гельминтоспориозной инфекцией. // ДАН Беларуси. — 1993. — Т. 37, N 2 (в печати).
6. Вольнец А. П., Кароза С. Э., Пшеничная Л. А., Морозик Г. В. Стероидные гликозиды как активаторы ауксинового обмена инфицированных растений ячменя. // ДАН Беларуси. — 1993 — Т. 37 (в печати).
7. Вольнец А. П., Кароза С. Э., Сухова Л. С. Абсцизовая кислота как возможный фактор защиты ячменя при грибной инфекции. // Докл. академии наук (РАН). — 1993 (в печати).