

Влияние фитопатогенов на содержание пластидных пигментов и интенсивность процессов перекисного окисления липидов в листьях древесных растений

© 2022. С. Ю. Огородникова¹, к. б. н., с. н. с.,
С. В. Пестов^{1,2}, к. б. н., доцент, В. В. Зиновьев², аспирант,
А. П. Софронов³, к. с.-х. н., зав. лабораторией,

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,

167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

²Вятский государственный университет,

610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

³Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока
имени Н. В. Рудницкого,

610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, д. 166а,

e-mail: svetao_05@mail.ru

Представлены сведения о повреждаемости листьев патогенными организмами и влиянии фитопатогенов на содержание пластидных пигментов и интенсивность процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях древесных растений. Исследования проводили в г. Кирове и его окрестностях (подзона южной тайги Европейского Северо-Востока). В период исследования на 17 видах древесных растений были обнаружены повреждения, вызванные фитопатогенами. Наиболее распространёнными группами инфекционных заболеваний являлись пятнистости, реже встречались ржавчины и мучнистая роса. Вирусные инфекции (мозаики) вносили незначительный вклад в общее число инфекционных заболеваний древесных растений. Болезни грибной и вирусной природы вызывали сходные неспецифические ответные реакции в листьях древесных растений, которые проявлялись в снижении уровня фотосинтетических пигментов. В повреждённых листьях содержание хлорофиллов и каротиноидов было меньше, чем в здоровых, соотношение пигментов в большинстве случаев не изменялось. Повышенное, по сравнению со здоровыми листьями, накопление малонового диальдегида в инфицированных клетках растений свидетельствует о прогрессирующем разрушении мембран. Изменение окраски листьев, поражённых фитопатогенами, может быть следствием окислительной дегградации молекул пигментов под действием активных радикалов, образующихся в процессе ПОЛ. Различия в реакции на действие фитопатогенов определяются физиолого-биохимическими и морфологическими особенностями разных видов древесных растений.

Ключевые слова: древесные растения, фитопатогены, пятнистости, ржавчина, мучнистая роса, мозаика, хлорофиллы, каротиноиды, перекисное окисление липидов.

Influence of phytopathogens on the content of plastid pigments and the intensity of lipid peroxidation processes in the leaves of woody plants

© 2022. S. Yu. Ogorodnikova¹ ORCID: 0000-0001-8865-4743^{*}

S. V. Pestov^{1,2} ORCID: 0000-0002-5464-793X^{*}

V. V. Zinoviev² ORCID: 0000-0002-5621-2120^{*} A. P. Sofronov³ ORCID: 0000-0002-9507-8622^{*}

¹Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

²Vyatka State University,

36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

³N. V. Rudnitsky Federal Agricultural Science Center of the North-East,
166a, Lenina St., Kirov, Russia, 610007,

e-mail: svetao_05@mail.ru

Data on leaf damage by pathogenic organisms and the effect of phytopathogens on the content of plastid pigments and the intensity of lipid peroxidation (LPO) processes in the leaves of woody plants are presented. The studies were carried out in the city of Kirov and its environs (southern taiga subzone). The assessment of damage to the leaves of woody plants by pathogens was carried out in different parts of the city in parks and on the territory of the experimental garden of the Federal Agricultural Research Center of the North-East. To determine the degree of damage to woody plants, 100 leaves were collected from each plot (10 leaves from 10 trees or shrubs). Leaves were sampled in the first half of the day to determine photosynthetic pigments and the intensity of LPO processes. The content of chlorophylls and carotenoids was determined in acetone extract. The intensity of lipid peroxidation processes was assessed by the accumulation of malonic dialdehyde (MDA). During the study period, damage caused by phytopathogens was found on 17 species of woody plants, the most common groups of infectious diseases are spotting, rust and powdery mildew are less common. Virus infections (mosaics) make an insignificant contribution to the total number of infectious diseases of woody plants. Diseases caused by fungi and viruses induced similar non-specific responses in the leaves of woody plants, which manifested themselves in a decrease in the level of photosynthetic pigments. In infected leaves, the content of chlorophylls and carotenoids was lower than in healthy leaves, the ratio of pigments in most cases did not change. An increased accumulation of MDA in infected plant cells indicates a progressive destruction of membranes. A change in the color of leaves affected by phytopathogens may be a result of the oxidative degradation of pigment molecules under the action of active radicals formed during LPO. Differences in the intensity of biochemical changes in leaves in response to the action of phytopathogens are determined by the physiological, biochemical and morphological characteristics of different types of woody plants.

Keywords: woody plants, phytopathogens, spotting, rust, powdery mildew, mosaic, chlorophylls, carotenoids, lipid peroxidation.

В процессе индивидуального развития древесные растения подвергаются воздействию комплекса неблагоприятных факторов разной природы. Среди биотических стрессоров особое место занимают патогенные организмы, которые являются возбудителями инфекционных болезней деревьев и кустарников. Грибы вызывают 97% инфекционных болезней лесных древесных пород, бактерии – 2%, вирусы – 1% [1].

Развитие патологического процесса при инфекционных болезнях растений происходит в несколько этапов: заражение, инкубационный период, болезнь и выздоровление или отмирание поражённых частей либо всего растения [2]. На этапе заболевания проявляются внешние признаки инфекционного процесса (изменение окраски, появление пятен, наростов, деформация листьев и побегов и др.), которые являются результатом физиолого-биохимических и морфологических изменений в растительных клетках, вызванных болезнетворными микроорганизмами.

Растения реагируют на попытку инфицирования широким спектром защитных реакций, которые определяют активный врождённый иммунитет растений [2]. В ответ на поражение патогеном в клетках растений накапливаются вещества, оказывающие протекторное действие (серосодержащие белки, РР-белки, антивирусные белки, гликопротеиды, ингибиторы протеиназ); синтезируются низкомолекулярные антимикробные вещества (фитоалексины); подавляется образование жизненно важных для инфицирующих агентов веществ (полиамины при поражении ржавчиной); из гликозидов образуются высо-

ко токсичные вещества (агликоны), убивающие растительную клетку и находящиеся в ней паразитов [3].

В случае инфицирования растений патогеном в клетках происходит образование активных форм кислорода (АФК) [4, 5]. Растения активно продуцируют АФК в качестве сигнальных молекул для контроля таких процессов, как запрограммированная гибель клеток и защита от патогенов [6].

Повышенное накопление АФК приводит к активации окислительных процессов, приводящих к повреждениям белков, нуклеиновых кислот, липидов, ферментов и клеточных структур [7]. Атака на полиненасыщенные жирные кислоты в мембранах инициирует перекисное окисление липидов (ПОЛ), приводящее к разрушению мембран и к изменениям мембраносвязанных ферментных систем. Мучнистая роса индуцирует активацию процессов ПОЛ в листьях *Hevea brasiliensis* [8]. Радикалы, образующиеся в процессе ПОЛ, вызывают обесцвечивание пигментов [9].

Антиоксидантная система, которая включает ферменты и низкомолекулярные антиоксиданты, снижает уровень АФК в растительной клетке [10]. Во время инфицирования или после образования поражения отмечается повышение активности антиоксидантных ферментов вокруг очагов инфекции, что направлено на защиту клеток, прилегающих к очагам поражения, от повреждения, вызванного радикалами [11].

Заражение листьев тополя ржавчиной вызывает окислительный стресс и повреждение клеточных мембран, а также изменяет активность антиоксидантных ферментов (каталаза,

супероксиддисмутаза, пероксидаза, полифенолоксидаза) и изоферментный профиль [12]. В заражённых вирусами растениях *Cucumis sativus* и *Cucurbita pepo* происходит индукция супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаз и аскорбатпероксидаз. Все изоформы пероксидазы, обнаруженные в клетках огурца и цуккини, не только функционировали как поглотители радикалов, но и катализировали образование пероксида водорода [13].

Первичной защитной реакцией некоторых растений на заражение фитопатогенами является реакция сверхчувствительности, которая проявляется в быстрой локальной гибели растительных клеток в очаге инфекции. В клетке прекращает функционировать система антиоксидантной защиты, образуется большое количество АФК и свободных радикалов [5, 14], происходит модификация клеточной стенки, накопление фитоалексинов, фенольных соединений [3]. В результате биохимических преобразований клетка погибает, вместе с ней гибнет и патоген. Некрозы на листьях растений, поражённых болезнетворными микроорганизмами, образуются в результате необратимой деградации клеточных структур и останавливают перемещение паразита.

Достаточно хорошо изучены ответные биохимические реакции культурных травянистых растений на действие патогенных организмов [11, 15, 16], данные о биохимическом отклике древесных растений на возбудителей инфекционных болезней разрознены [8, 12, 17].

Целью данной работы было изучение интенсивности процессов перекисного окисления липидов и содержания пластидных пигментов в листьях древесных растений, повреждённых патогенными организмами.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в г. Кирове и его окрестностях (подзона южной тайги Европейского Северо-Востока). Оценивали повреждаемость листьев древесных растений в разных частях города в парковых насаждениях (парк имени Ю. А. Гагарина, парк Аполло, сквер 50-летия СССР, Александровский сад, парк имени С.М. Кирова, парк Победы, дендрологический парк лесоводов Кировской области) и на территории экспериментального сада ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока.

Объектами исследования были 17 видов древесных растений. Сбор материала проводили по второй декаде июля. Листья отбирали с деревьев и кустарников, находящихся в оди-

наковых экологических условиях (уровень увлажнения, освещённости и т. д.). Изучали древесные растения в генеративном возрастном состоянии с чётко выраженными видовыми признаками. Листья деревьев отбирали из нижней части кроны, листья кустарников – из средней части кроны, отбор листьев проводили с разных сторон кроны. Для выявления степени повреждения древесных растений патогенами собирали 100 листьев (по 10 листьев с 10 деревьев или кустарников).

Для изучения биохимических параметров отбирали листья без повреждений (контроль) и повреждённые фитопатогенами. Пробы листьев для определения пластидных пигментов фиксировали кипящим уксусом. В уксусном экстракте фотометрически определяли содержание хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов при длинах волн 662, 644 и 470 нм соответственно [18, 19]. Содержание пигментов в листьях выражали в мг/г сухой массы.

Интенсивность процессов ПОЛ в листьях оценивали по накоплению одного из продуктов – малонового диальдегида (МДА). Концентрацию МДА в экстракте определяли на спектрофотометре при длине волны 532 нм [20]. Содержание МДА в листьях выражали в нмоль/г сырой массы. Фотометрические измерения выполняли на спектрофотометре ПЭ-5300 ВИ (Экротхим, Россия).

Статистическую обработку полученных данных выполняли в программе Past 2.17, построение графиков осуществляли в Excel 2002 for Windows.

Результаты и обсуждение

Инфекционные болезни листьев деревьев и кустарников часто встречаются в городских насаждениях, парках, садах и питомниках. Лиственные породы, кустарники, плодовые растения большей частью поражаются грибами, бактериальные и вирусные инфекции встречаются очень редко.

В период исследования на листьях 17 видов древесных растений были обнаружены три типа повреждений, вызванных представителями различных видов фитопатогенных грибов: пятнистости, ржавчина и мучнистая роса. Пятнистости встречались на всех изученных видах (табл. 1). Максимальная степень поражения пятнистостями отмечена на боярышнике и тополе бальзамическом (более 80%). Ржавчины определены только на берёзе, осине, рябине и черёмухе. Наиболее распространёнными и обладающими высокой интенсивностью пора-

жения листьев характеризуются ржавчины рябины и осины. Мучнистая роса встречается на шести видах растений, максимальная интенсивность поражения отмечена на дубе и карагане.

Мучнистая роса – инфекционная болезнь растений, которую вызывают микроскопические эктопаразитические мучнисторосые грибы (порядок эризифовые) класс подсумчатых [2]. Все они – узкоспециализированные облигатные паразиты, которые образуют на поражённых органах (листьях, побегах) поверхностный мицелий. В наших исследованиях мучнистая роса была обнаружена на листьях шести видов растений. Наиболее сильно этой группой грибов повреждается карагана древоидная, клён ясенелистный и дуб черешчатый. Интенсивность поражения этих растений мучнистой росой превышает 30%. Клён платанолистный и осина слабо поражаются грибами, вызывающими мучнистую росу (менее 15%).

На территории сада ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока листья караганы древоидной были на 70% покрыты белым мучнистым налётом, который, очевидно, представляет собой мицелий и споры одного из возбудителей мучнистой росы *Microsphaera paczewiskii* [21]. Содержание фотосинтетических пигментов

в листьях караганы, инфицированных грибами, было значительно ниже, чем в здоровых (рис. 1). В одинаковой степени (на 30%) снижалось накопление хлорофиллов *a* и *b* в поражённых листьях. Каротиноиды были более устойчивы к заражению листьев караганы грибной инфекцией, количество жёлтых пигментов в повреждённых листьях было на 20% меньше по сравнению со здоровыми листьями. Интенсивность процессов ПОЛ в клетках не изменялась при заселении листьев караганы мучнистой росой, уровень МДА в здоровых и инфицированных листьях составлял 53 ± 2 и 48 ± 1 нмоль/г сырой массы соответственно.

Известно, что в листьях древесных растений, поражённых мучнистой росой, изменяется структура мембран хлоропластов, снижается содержание хлорофилла, подавляется флюоресценция хлорофилла [8, 22]. Показано, что на первых этапах инфицирования листьев пшеницы мучнистой росой отмечен рост накопления хлорофиллов, по мере развития заболевания содержание хлорофиллов снижается, в результате задержки и угнетения развития хлоропластов, на поздних стадиях происходит дегградация хлоропластов [23]. Инфицирование дуба (*Quercus robur* L.) возбудителем мучнистой росы *Discula umbrinella* оказывает

Таблица 1 / Table 1

Средняя интенсивность поражения листьев древесных растений фитопатогенами в г. Кирове, %
Average intensity of woody plant leaf damage by phytopathogens in the city of Kirov, %

Вид растения Plant species	Группы болезней / Type of damage		
	пятнистости spotting	ржавчины rust	мучнистая роса powdery mildew
Берёза повислая – <i>Betula pendula</i> Roth	4,3	3,3	26,3
Боярышник кроваво-красный – <i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	81,0	–	–
Вишня – <i>Prunus cerasus</i> L.	5,0	–	–
Вяз гладкий – <i>Ulmus laevis</i> Pall.	21,0	–	–
Дуб черешчатый – <i>Quercus robur</i> L.	10,0	–	67,0
Ирга круглолистная – <i>Amelanchier ovalis</i> Medik.	38,0	–	–
Карагана древоидная – <i>Caragana arborescens</i> Lam.	7,0	–	85,0
Клён ясенелистный – <i>Acer negundo</i> L.	5,0	–	38,3
Клён платанолистный – <i>Acer platanoides</i> L.	41,0	–	3,0
Липа – <i>Tilia cordata</i> Mill.	38,6	–	–
Осина – <i>Populus tremula</i> L.	39,0	54,0	7,0
Рябина – <i>Sorbus aucuparia</i> L.	46,8	26,5	–
Смородина чёрная – <i>Ribes nigrum</i> L.	12,0	–	–
Тополь бальзамический – <i>Populus balsamifera</i> L.	97,0	–	–
Черёмуха обыкновенная – <i>Prunus padus</i> L.	2,0	3,0	–
Черноплодная рябина – <i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliott	5,0	–	–
Яблоня домашняя – <i>Malus domestica</i> Borkh.	15,0	–	–

Примечание / Note: «–» – не обнаружено / not detected.

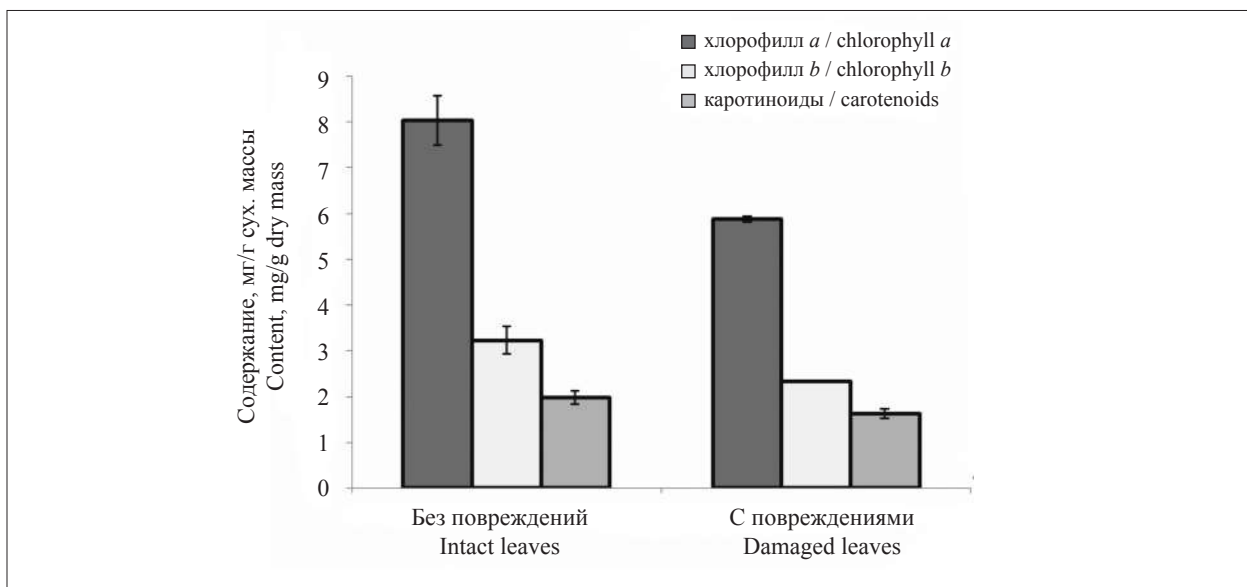


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *Caragana arborescens*, повреждённых мучнистой росой
Fig. 1. The content of photosynthetic pigments in the leaves of *Caragana arborescens* damaged by powdery mildew

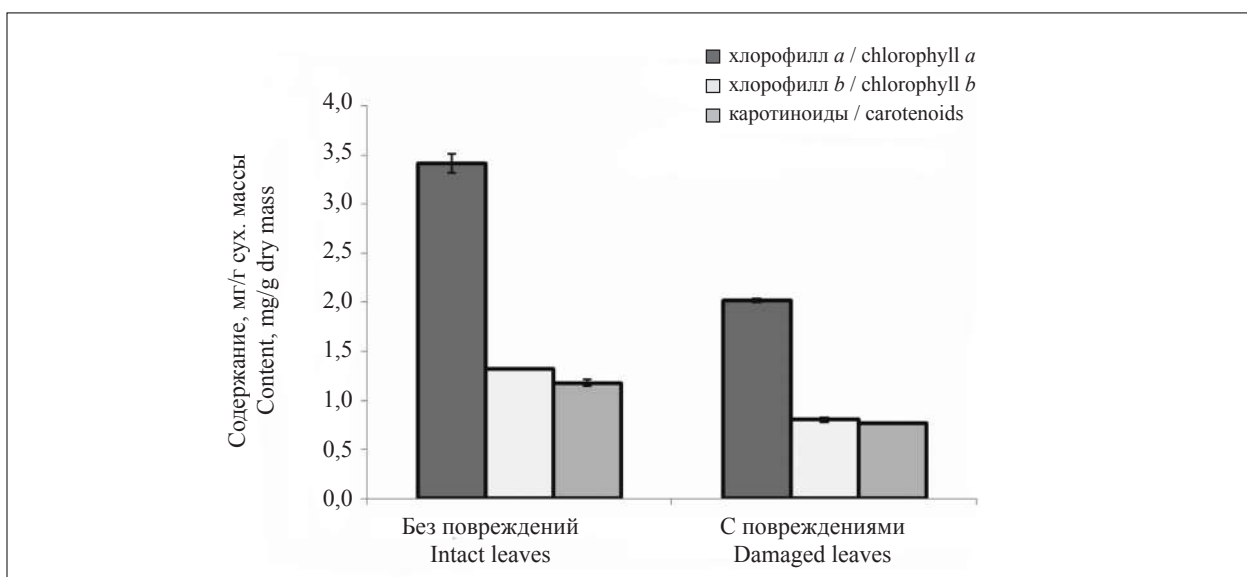


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *Malus domestica*, повреждённых пятнистостью
Fig. 2. The content of photosynthetic pigments in the leaves of *Malus domestica* damaged by spotting

влияние на процессы биосинтеза изопрена, который является субстратом для синтеза каротиноидов и фитольной цепи хлорофиллов [24]. По-видимому, изменения в пигментном комплексе листьев караганы, поражённых мучнистой росой, обусловлены повреждением структуры хлоропластов и нарушением процессов биосинтеза пигментов.

Пятнистости вызываются чаще всего зуаскомицетами и несовершенными грибами. Они характеризуются образованием на

листьях плоских (некротических) или выпуклых (строматических) пятен различной окраски, формы и размера [2]. Плоские пятна представляют собой отмершие участки тканей, на которых образуются спороношения возбудителей. В г. Кирове пятнистости встречались на всех изученных видах древесных растений. Наибольшая степень поражения пятнистостями отмечена на липе, рябине, боярышнике и тополе бальзамическом (более 80%). Вяз гладкий, клён платанолистный

и ирга круглолистная характеризуются средней (30–40%) повреждаемостью пятнистостями. Поражаемость остальных растений – менее 15%.

Под влиянием грибной инфекции на листьях яблони происходит образование бурых пятен, которые занимают 5–10% площади листа. В поражённых грибной инфекцией листьях яблони уровень пластидных пигментов был ниже на 40% по сравнению со здоровыми листьями (рис. 2). В одинаковой степени уменьшалось содержание хлорофиллов и каротиноидов под влиянием патогенов, соотношение пигментов не изменялось.

Грибная инфекция не оказывала влияния на интенсивность процессов ПОЛ в листьях яблони, уровень МДА в здоровых листьях и листьях с пятнистостью составлял соответственно 102 ± 8 и 97 ± 7 нмоль/г сырой массы.

Патогенные грибы рода *Phyllosticta* sp. вызывают образование пятен на листьях вяза гладкого [21]. В повреждённых листьях выявлена тенденция снижения уровня фотосинтетических пигментов, соотношение пигментов не изменялось (табл. 2). Отмечали значительное, в 2 раза, возрастание интенсивности процессов ПОЛ, что свидетельствует о высокой активности окислительных процессов в листьях, поражённых грибной инфекцией.

Ржавчина вызывается ржавчинными грибами (порядок Uredinales, класс телиомицеты). Все ржавчинные грибы – облигатные паразиты с узкой специализацией. Диагностическими признаками ржавчины являются спороношения, образующиеся на разных стадиях развития возбудителей [2]. На территории г. Кирова ржавчинами поражаются

листья пяти из семнадцати изученных нами видов растений. Наиболее интенсивно (более 50%) повреждаются листья осины и рябины. Слабое заражение ржавчиной характерно для берёзы, клёна ясенелистного и черёмухи.

Ржавчина на рябине проявляется на верхней стороне листьев в виде пятен различной формы, диаметром 2–5 мм, оранжево-жёлтого цвета, с тёмно-коричневыми бугорками на поверхности. Возбудитель ржавчины на листьях рябины – гриб *Gymnosporangium cornutum* [21].

Повреждение листьев рябины ржавчинными грибами вызывает снижение уровня пластидных пигментов (рис. 3). В листьях, поражённых ржавчиной, содержание хлорофиллов и каротиноидов было на 15–18% меньше по сравнению со здоровыми листьями. Снижение накопления фотосинтетических пигментов в листьях коррелирует с активацией окислительных процессов в листьях с повреждениями. Ржавчинные грибы индуцировали активацию процессов ПОЛ в листьях рябины, уровень МДА составлял 162 ± 8 нмоль/г сырой массы, против 138 ± 3 нмоль/г сырой массы в неповреждённых листьях.

Наши данные согласуются с результатами других исследователей. Так в листьях тополя, инфицированных ржавчинными грибами, отмечали активацию ферментов антиоксидантной защиты, накопление продуктов ПОЛ и снижение накопления хлорофиллов и каротиноидов [12].

Грибные инфекции, вызывающие повреждение растений (мучнистая роса, пятнистости, ржавчины), приводят к снижению накопления фотосинтетических пигментов в листьях, причём в равной степени уменьшается содержание хлорофиллов и каротиноидов.

Таблица 2 / Table 2
Содержание пластидных пигментов и малонового диальдегида в листьях *Ulmus laevis*, поражённых пятнистостью / The content of plastid pigments and malonic dialdehyde in leaves of *Ulmus laevis* damaged by spotting

Вариант Variant	Содержание, мг/г сухой массы Content, mg/g dry mass			Содержание малонового диальдегида, нмоль/г сырой массы / The content of malonic dialdehyde, nmol/g wet mass
	хлорофилл / chlorophyll		каротиноиды carotenoids	
	a	b		
Листья без повреждений Intact leaves	$7,54 \pm 0,09$	$3,37 \pm 0,09$	$2,21 \pm 0,01$	95 ± 4
Листья повреждённые Damaged leaves	$7,1 \pm 0,5$	$3,17 \pm 0,32$	$2,02 \pm 0,15$	$197 \pm 9^*$

Примечание: * – различия достоверны при $p \leq 0,05$.
Note: * – differences are significant at $p \leq 0,05$.

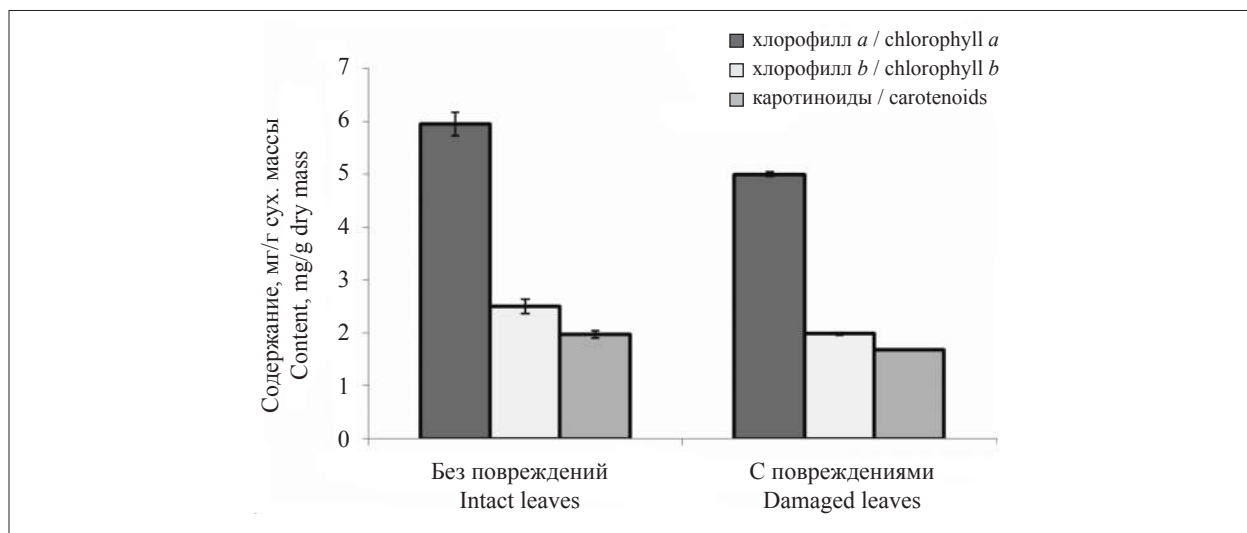


Рис. 3. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *Sorbus aucuparia*, поражённых ржавчиной
Fig. 3. The content of photosynthetic pigments in the leaves of *Sorbus aucuparia* affected by rust

Таблица 3 / Table 3

Содержание пластидных пигментов и малонового диальдегида в листьях *Sorbus aucuparia* и *Populus laurifolia*, повреждённых мозаикой
 The content of plastid pigments and malonic dialdehyde in leaves of *Sorbus aucuparia* и *Populus laurifolia* infected with mosaic

Вариант Variant	Содержание, мг/г сухой массы Content, mg/g dry mass			Содержание малонового диальдегида, нмоль/г сырой массы / The content of malonic dialdehyde, nmol/g wet mass
	хлорофилл / chlorophyll		каротиноиды carotenoids	
	a	b		
<i>Sorbus aucuparia</i>				
Листья без повреждений Intact leaves	5,96±0,22	2,51±0,13	1,98±0,07	137,99±2,94
Листья повреждённые Damaged leaves	3,78±0,31*	1,47±0,13*	1,30±0,10*	183,42±14,34*
<i>Populus laurifolia</i>				
Листья без повреждений Intact leaves	4,26±0,49	3,40±0,41	1,68±0,18	43,94±3,92
Листья повреждённые Damaged leaves	4,03±0,34	1,63±0,12*	1,15±0,10	65,02±7,81*

Примечание: * – различия достоверны при $p \leq 0,05$.
 Note: * – differences are significant at $p \leq 0.05$.

Степень изменений в пигментном фонде зависит от индивидуальных особенностей вида (анатомо-морфологических и физиолого-биохимических характеристик). Интенсивность процессов ПОЛ в листьях, поражённых грибной инфекцией, изменяется значимо только у вяза гладкого (в 2 раза), в остальных случаях уровень МДА был близок к таковому в листьях без повреждений.

Вирусные инфекции вносят незначительный вклад в общее число инфекционных заболеваний древесных растений. К вирусным болезням растений относят мозаики. Эти заболевания характеризуются пёстрой, мозаичной окраской, при которой тёмно-зелёные участки листа чередуются со светло-зелёными или жёлтыми. Некротические участки могут иметь вид полос, пятен, колец. Нередко мозаика

сопровождается деформацией листовых пластинок, которые становятся морщинистыми, курчавыми, нитчатыми [1, 2].

Поражение листьев рябины вирусом мозаики приводило к снижению накопления пластидных пигментов (табл. 3). Количество хлорофиллов и каротиноидов в инфицированных листьях было на 35–40% меньше, чем в здоровых. Соотношение пигментов не изменялось, что свидетельствует об одинаковой чувствительности хлорофиллов и каротиноидов к действию патогена. В клетках листьев, повреждённых вирусом, отмечена повышенная активность процессов ПОЛ. Возможно, одной из причин пожелтения участков листьев рябины, поражённых мозаикой, является снижение количества пластидных пигментов в результате окислительной дегградации молекул пигментов.

В листьях тополя лавролистного отмечен сходный характер биохимических изменений в ответ на поражение вирусом. Интенсивность процессов ПОЛ, которую оценивали по накоплению МДА, была выше в повреждённых листьях по сравнению с неповреждёнными. Отмечена повышенная устойчивость хлорофилла *a* к поражению вирусной инфекцией. Хлорофилл *b* и каротиноиды отличались большей чувствительностью к возбудителям болезни, уровень пигментов в повреждённых листьях составлял 50 и 70% по сравнению со здоровыми.

Снижение уровня пластидных пигментов в листьях, поражённых мозаикой, является неспецифической реакцией на действие вирусов, которая хорошо изучена на травянистых растениях. Изменения в пигментном комплексе проявляются не сразу после поражения вирусом. Через 2 недели после инфицирования отмечено снижение уровня хлорофиллов в листьях табака [25], горчицы стеблевой [26] и гороха [27]. Среди причин уменьшения количества фотосинтетических пигментов в листьях растений может быть активация окислительных процессов в поражённых клетках.

Наши данные по накоплению МДА в листьях, поражённых вирусной инфекцией, соотносятся с результатами других авторов. Показано, что в растениях, инфицированных вирусом мозаики огурца и вирусом жёлтой мозаики цуккини, происходит усиленное перекисное окисление полиненасыщенных жирных кислот, что указывает на ускоренный распад мембран. Радикальные интермедиаты, которые образуются во время ПОЛ, совместно окисляют молекулы пигмента, что может объяснить симптомы пожелтения, вызванные вирусом [16].

Заключение

Поражение фитопатогенами листьев древесных растений широко распространено в городских садово-парковых насаждениях. Наиболее распространёнными группами инфекционных заболеваний являются пятнистости, реже встречаются ржавчины и мучнистая роса.

В ходе работы было определено влияние поражения фитопатогенами (грибные и вирусные инфекции) древесных растений и кустарников на содержание в их листьях фотосинтетических пигментов и интенсивность процессов ПОЛ. Изучение биохимического статуса листьев проводили на последнем этапе развития инфекционного заболевания, когда визуально можно было выявить поражение растений патогенными микроорганизмами. Поэтому полученные данные по уровню пластидных пигментов и МДА можно рассматривать как результат адаптационных биохимических изменений, которые индуцировали фитопатогены в клетках. Болезни грибной и вирусной природы вызывали сходные неспецифические ответные реакции в листьях древесных растений, которые проявлялись в снижении уровня фотосинтетических пигментов. Изменения в пигментном комплексе являются результатом биохимических перестроек в клетке. Повышенное накопление МДА в клетках повреждённых листьев свидетельствует о прогрессирующем разрушении мембран. Изменение окраски листьев, поражённых фитопатогенами, может быть следствием окислительной дегградации молекул пигментов под действием активных радикалов, образующихся в процессе ПОЛ. Различия в интенсивности биохимических изменений в листьях на действие фитопатогенов, по-видимому, определяются физиолого-биохимическими и морфологическими особенностями разных видов древесных растений.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги».

References

1. Churakov B.P., Churakov D.B. Plant pathology. Moskva: GOU VPO MGUL, 2007. 424 p. (in Russian).
2. Sokolova E.S., Semenkova I.G. Forest phytopathology. Moskva: Lesnaya promyshlennost, 1981. 312 p. (in Russian).

3. Fundamental phytopathology / Ed. Yu.T. Dyakov. Moskva: Krasand, 2012. 512 p. (in Russian).
4. Elstner E.F., Osswald W. Mechanisms of oxygen activation during plant stress // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences. 1994. V. 102. P. 131–154.
5. Bolwell G.P., Wojtaszek P. Mechanisms for the generation of reactive oxygen species in plant defence – a broad perspective // Physiological and Molecular Plant Pathology. 1997. V. 51. No. 6. P. 347–366. doi: 10.1006/pmpp.1997.0129
6. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends in Plant Science. 2002. V. 7. No. 9. P. 405–410. doi: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9
7. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annual Review of Plant Biology. 2004. V. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701
8. Wang L., Wang M., Zhang Yu. Effects of powdery mildew infection on chloroplast and mitochondrial functions in rubber tree // Tropical Plant Pathology. 2014. V. 39. P. 242–250. doi: 10.1590/S1982-56762014000300008
9. Rice-Evans C.A., Diplock A.T., Symons M.C.R. Investigations of the consequences of free radical attack on lipids // Techniques in Free Radical Research / Eds. R.H. Burdon, P.H. Knippenberg. Amsterdam: Elsevier, 1991. P. 125–183.
10. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Annals of Botany. 2003. V. 91. Spec. No. 2. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
11. Fodor J., Gullner G., Adam A.L., Barna B., Kármives T., Kiraly Z. Local and systemic responses of antioxidants to tobacco mosaic virus infection and to salicylic acid in tobacco // Plant Physiology. 1997. V. 114. No. 4. P. 1443–1451. doi: 10.1104/pp.114.4.1443
12. Zhang S., Lu S., Xu X., Korpelainen H., Li C. Changes in antioxidant enzyme activities and isozyme profiles in leaves of male and female *Populus cathayana* infected with *Melampsora larici-populina* // Tree Physiol. 2010. V. 30. No. 1. P. 116–128. doi: 10.1093/treephys/tpp094
13. Riedle-Bauer M. Role of reactive oxygen species and antioxidant enzymes in systemic virus infections of plants // Journal of Phytopathology. 2000. V. 148. No. 5. P. 297–302. doi: 10.1046/j.1439-0434.2000.00503.x
14. Mehdy M.C. Active oxygen species in plant defense against pathogens // Plant Physiology. 1994. V. 105. No. 2. P. 467–472. doi: 10.1104/pp.105.2.467
15. Malamy J., Carr J.P., Klessig D.F., Raskin I. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection // Science. 1990. V. 250. No. 4983. P. 1002–1004. doi: 10.1126/science.250.4983.1002
16. Lohaus G., Heldt H.W., Osmond C.B. Infection with phloem limited *Abutilon* mosaic virus causes localized carbohydrate accumulation in leaves of *Abutilon striatum*: relationships to symptom development and effects on chlorophyll fluorescence quenching during photosynthetic induction // Plant Biology. 2000. V. 2. No. 2. P. 161–167. doi: 10.1055/s-2000-9461
17. Melo G.A., Shimizu M.M., Mazzafera P. Polyphenoloxidase activity in coffee leaves and its role in resistance against the coffee leaf miner and coffee leaf rust // Phytochemistry. 2006. V. 67. P. 277–285. doi: 10.1016/J.PHYTOCHEM.2005.11.003
18. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
19. Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F. Critical evaluation of the spectrophotometric method for the quantitative determination of carotenoids // Fiziologiya rasteniy. 1986. V. 39. No. 6. P. 615–619 (in Russian).
20. Lukatkin A.S., Golovanova V.S. The intensity of lipid peroxidation in chilled leaves of heat-loving plants // Fiziologiya rasteniy. 1988. V. 35. No. 4. P. 773–780 (in Russian).
21. Sokolova E.S., Galasyeva T.G. Infectious diseases of leaves of woody plants. Moskva: MGUL, 2005. 42 p. (in Russian).
22. Percival G.C., Fraser G.A. The influence of powdery mildew infection on photosynthesis, chlorophyll fluorescence, leaf chlorophyll and carotenoid content of three woody plant species // Arboricultural Journal. 2002. V. 26. No. 4. P. 333–346. doi: 10.1080/03071375.2002.9747348
23. Zitko S.E., Statler G.D., Nutter Jr.F.W. Chlorophyll of wheat leaves with differences in leaf rust severity and reaction type // Canadian Journal of Plant Pathology. 1985. V. 7. No. 2. P. 146–150. doi: 10.1080/0706066850950149
24. Bruggemann N., Schnitzler J.-P. Influence of powdery mildew (*Microsphaera alphitoides*) on isoprene biosynthesis and emission of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) leaves // Journal of Applied Botany and Food Quality. 2001. V. 75. P. 91–96.
25. Chaerle L., Pineda M., Romero-Aranda R., Van Der Straeten D., Baryn M. Robotized thermal and chlorophyll fluorescence imaging of pepper mild mottle virus infection in *Nicotiana benthamiana* // Plant and Cell Physiology. 2006. V. 47. No. 9. P. 1323–1336. doi: 10.1093/pcp/pcj102
26. Guo Y.-P., Guo D.-P., Peng Y., Chen J.-S. Photosynthetic responses of radish (*Paphanus sativus* var. *longipinnatus*) plants to infection by turnip mosaic virus // Photosynthetica. 2005. V. 43. P. 457–462. doi: 10.1007/s11099-005-0073-3
27. Perez-Bueno M.L., Rahoutei J., Sajjani C., Garcia-Luque I., Baron M. Proteomic analysis of the oxygen-evolving complex of photosystem II under biotic stress: Studies on *Nicotiana benthamiana* infected with tobamoviruses // Proteomics. 2004. V. 4. No. 2. P. 418–425. doi: 10.1002/pmic.200300655