

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПОКАЗНИКИ ДЕРЕВ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ В УМОВАХ УРАЖЕННЯ КОРЕНЕВОЮ ГУБКОЮ

Досліджено біосинтез пластидних пігментів та інтенсивність транспірації у дерев сосни, які уражені кореневою губкою, в умовах Західного Полісся. Встановлено, що хвороба у дослідних дерев призводить до значного зниження вмісту зелених, жовтих пігментів та середньоденного показника інтенсивності транспірації.

Ключові слова: сосна звичайна, коренева губка, пластидні пігменти, інтенсивність транспірації, ураження.

Багато лісів України має штучний характер насадження і інтенсивно інфікується *Heterobasidion annosum*. Коренева губка уражає деревостани різного віку. А.В. Цилорик, С.В. Шевченко зазначали, що найбільше шкоди захворювання завдає 25-35-річним сосновим насадженням [9]. Найчастіше вогнища кореневої губки виникають у чистих хвойних насадженнях, особливо в соснових культурах, створених на зрубках, а також на площах, що вийшли з-під сільськогосподарського користування, пустирях і нелісових землях [11, 12].

Первинна ідентифікація кореневої губки здійснюється за зовнішніми ознаками дерев: ажурністю крони, зниженням приросту за висотою, пожовтінням та укороченням хвої, характерним особливостям гниття деревини стовбура та кореневої системи. У природних умовах масове утворення плодових тіл кореневої губки трапляється досить рідко [4, 8], що значно ускладнює діагностику захворювання. Тому для розроблення швидких, зручних методів оцінювання стану дерев і заходів профілактики хвороби виникла необхідність вивчення фізіологічних змін дерев сосни, уражених кореневою губкою [2, 6].

Об'єкти та методика. Об'єктом нашого дослідження були молоді лісові культури сосни звичайної, уражені кореневою губкою. У Волинській та Рівненській областях було закладено 5 дослідних ділянок в умовах свіжого соснового бору. Під час виявлення груп всихаючих дерев в осередках ураження визначали зони активного всихання, так звані "вікна". Також виділяли окремі дерева сосни, які називають "умовно-імунними", що ростуть у діючих осередках і не мають візуальних ознак ураження. Вважається, що для цих дерев стійкість до кореневої губки є спадковою [5].

Для проведення дослідження на кожній ділянці було відібрано за зовнішніми ознакам по 10-12 уражених кореневою губкою і 10-12 здорових (контрольних) модельних дерев сосни. На них досліджували вміст пластидних пігментів та інтенсивність транспірації. Дослідження проводили в другій половині – наприкінці вегетаційного періоду. Вміст пластидних пігментів визначили за спектрофотометричним методом [7]. Для дослідження хвою відбирали з однорічних пагонів верхньої частини південної сторони крони дерев у другій половині вересня. Інтенсивність транспірації води хвоею визначали методом швидкого зважування на торсійних вагах [1].

¹ Наук. керівник: проф. В.К. Заїка, д-р біол. наук

Результати. Стійкість рослин до несприятливих чинників, зокрема і до ураження фітохворобами, значною мірою залежить від функціонування їх асиміляційного апарату, показником стану якого є вміст пластидних пігментів [11]. Ми вивчали особливості нагромадження зелених і жовтих пігментів у хвої дерев, інфікованих кореневою губкою (табл. 1).

Табл. 1. Вміст пластидних пігментів у листяному апараті контрольних та уражених кореневою губкою дерев сосни звичайної

Показник	Вміст пластидних пігментів, мг/г абс. сух. маси			
	M ^{±m}	%	t _ф	V, %
Дослідна ділянка № 2 (19.09.2010)				
Хлорофіл <i>a</i>	2,355 ^{±0,024} 2,087 ^{±0,079}	100 88,6	3,25	3,220 12,000
Хлорофіл <i>b</i>	0,709 ^{±0,024} 0,642 ^{±0,028}	100 90,6	1,82	10,547 14,021
<i>a+b</i>	3,064 ^{±0,030} 2,729 ^{±0,100}	100 89,1	3,21	3,111 11,550
Каротиноїди	0,298 ^{±0,012} 0,321 ^{±0,012}	100 107,7	1,36	12,480 12,086
<i>a/b</i>	3,352 ^{±0,112} 3,269 ^{±0,107}	100 97,5	0,55	10,591 9,739
<i>(a+b)/карот.</i>	10,428 ^{±0,407} 8,571 ^{±0,330}	100 82,2	3,54	12,341 12,161
Дослідна ділянка № 3 (10.09.2011)				
Хлорофіл <i>a</i>	2,062 ^{±0,075} 0,536 ^{±0,068}	100 26,0	15,07	11,532 37,886
Хлорофіл <i>b</i>	0,632 ^{±0,039} 0,199 ^{±0,023}	100 31,5	9,56	19,583 34,128
<i>a+b</i>	2,694 ^{±0,109} 0,735 ^{±0,087}	100 27,3	14,43	12,763 32,953
Каротиноїди	0,335 ^{±0,012} 0,110 ^{±0,016}	100 32,8	11,25	11,428 43,526
<i>a/b</i>	3,320 ^{±0,119} 2,844 ^{±0,345}	100 85,7	1,30	11,297 36,377
<i>(a+b)/карот.</i>	8,077 ^{±0,265} 7,088 ^{±0,547}	100 87,8	1,63	10,384 23,135
Дослідна ділянка № 4 (10.09.2011)				
Хлорофіл <i>a</i>	2,244 ^{±0,081} 1,067 ^{±0,067}	100 47,5	11,61	11,424 17,162
Хлорофіл <i>b</i>	0,796 ^{±0,040} 0,406 ^{±0,025}	100 51,0	8,27	15,911 18,243
<i>a+b</i>	3,040 ^{±0,109} 1,473 ^{±0,087}	100 48,5	11,54	11,311 16,510
Каротиноїди	0,339 ^{±0,010} 0,255 ^{±0,018}	100 75,2	4,08	9,381 20,853
<i>a/b</i>	2,863 ^{±0,129} 2,655 ^{±0,103}	100 92,7	1,26	14,244 11,622
<i>(a+b)/карот.</i>	9,003 ^{±0,300} 5,858 ^{±0,244}	100 65,1	8,13	10,532 12,512
Дослідна ділянка № 5 (15.09.2011)				
Хлорофіл <i>a</i>	2,503 ^{±0,058} 2,007 ^{±0,079}	100 80,2	5,06	7,279 12,419

Хлорофіл <i>b</i>	$\frac{0,459^{\pm 0,012}}{0,382^{\pm 0,012}}$	$\frac{100}{83,2}$	4,54	$\frac{8,563}{10,296}$
<i>a+b</i>	$\frac{2,962^{\pm 0,053}}{2,389^{\pm 0,090}}$	$\frac{100}{80,7}$	5,49	$\frac{5,630}{11,945}$
Каротиноїди	$\frac{0,401^{\pm 0,017}}{0,307^{\pm 0,008}}$	$\frac{100}{76,6}$	5,00	$\frac{13,094}{8,488}$
<i>a/b</i>	$\frac{5,508^{\pm 0,269}}{5,252^{\pm 0,088}}$	$\frac{100}{95,4}$	0,90	$\frac{15,462}{5,292}$
<i>(a+b)/карот.</i>	$\frac{7,455^{\pm 0,214}}{7,791^{\pm 0,247}}$	$\frac{100}{104,5}$	1,03	$\frac{9,087}{10,036}$

Примітки: У чисельнику здорові (контрольні) дерева, у знаменнику – уражені (дослідні). Табличне значення t_{05} -критерію Стюдента становить 2,26.

З табл. 1 видно, що для дослідних дерев сосни звичайної характерне значне зниження вмісту пластидних пігментів на всіх ділянках ураження кореневою губкою. Так, сумарний вміст зелених пігментів у хвої контрольних дерев змінюється в межах 2,694-3,064 мг/г абс. сух. маси, а в уражених кореневою губкою – 0,735-2,729 мг/г абс. сух. маси ($t_{\Phi}=3,21$ -14,43; $t_{05}=2,26$). Вміст каротиноїдів відповідно становить – 0,298-0,401 і 0,110-0,321 мг/г абс. сух. маси ($t_{\Phi}=1,36$ -11,25).

В уражених кореневою губкою дерев сосни відносно здорових спостерігається значне зниження хлорофілу *a* на 10,6-74,0 % ($t_{\Phi}=3,00$ -15,07; $t_{05}=2,26$) і хлорофілу *b* – на 9,4-68,5 % ($t_{\Phi}=1,82$ -9,56). При цьому зниження концентрації хлорофілу *b* є меншим, ніж хлорофілу *a*. Ці дані підтверджуються також дослідженнями Н.І. Федорова [9], який встановив, що зниження вмісту зелених пігментів у хвої уражених кореневими гнилями дерев сосни відбувається в основному за рахунок хлорофілу *a*, та очевидно є адаптивною реакцією фотосинтетичного апарату рослини до стресового фактору.

Ураження дерев сосни вплинуло також на співвідношення хлорофілів *a/b* та суми хлорофілів до концентрації каротиноїдів *(a+b)/c*. Так, відношення хлорофілів *a/b* у дослідних рослин, порівняно з контрольними, знизилось на 2,5-14,3 % ($t_{\Phi}=0,55$ -1,30; $t_{05}=2,26$), а суми хлорофілів до вмісту каротиноїдів – на 12,2-34,9 % ($t_{\Phi}=1,63$ -8,13). Лише на ділянці 5 в уражених дерев сосни спостерігається незначне збільшення співвідношення *(a+b)/c* на 4,5 % ($t_{\Phi}=1,03$).

Ми здійснили також дослідження вмісту пластидних пігментів у хвої дерев сосни в зоні впливу кореневої губки на дослідній ділянці 2 (табл. 2).

Табл. 2. Вміст пластидних пігментів у листовому апараті контрольних та уражених кореневою губкою дерев сосни звичайної, мг/г абс. сух. маси

Показник	Варіанти						
	контроль	уражені дерева навколо "вікна"			"умовно-імунні" дерева		
	M ^{±m}	M ^{±m}	%	t _ф	M ^{±m}	%	t _ф
Хлорофіл <i>a</i>	2,335 ^{±0,024}	2,309 ^{±0,048}	98,9	0,48	2,155 ^{±0,104}	92,3	1,69
Хлорофіл <i>b</i>	0,709 ^{±0,024}	0,703 ^{±0,019}	99,2	0,20	0,703 ^{±0,026}	99,1	0,18
<i>a+b</i>	3,064 ^{±0,030}	3,012 ^{±0,058}	98,3	0,80	2,858 ^{±0,116}	93,3	1,72
Каротин. <i>c</i>	0,298 ^{±0,012}	0,344 ^{±0,007}	115,4	3,31	0,325 ^{±0,010}	109,1	1,73
<i>a/b</i>	3,352 ^{±0,112}	3,332 ^{±0,082}	99,4	0,14	3,088 ^{±0,161}	92,1	1,35
<i>(a+b)/c</i>	10,428 ^{±0,407}	8,802 ^{±0,165}	84,4	3,70	8,800 ^{±0,246}	84,4	3,42

Примітка. Табличне значення t_{05} -критерію Стюдента становить 2,01...2,31.

З табл. 2 видно, що у дерев сосни, які ростуть навколо "вікна" ураження кореневою губкою, порівняно з контрольними, спостерігається зниження вмісту пластидних пігментів на 1,7 % ($t_{\Phi}=0,80$; $t_{05}=2,01$ -2,31) та зростання біосинтезу каротиноїдів на 15,5 % ($t_{\Phi}=3,31$). В "умовно-імунних" дерев сосни спостерігається більш значне зниження сумарного вмісту хлорофілів на 6,7 % ($t_{\Phi}=1,72$) і незначне підвищення вмісту жовтих пігментів на 9,1 % ($t_{\Phi}=1,73$).

Як в "умовно-імунних", так і в дерев, які ростуть навколо "вікна" ураження, встановлено порушення у співвідношенні пластидних пігментів. Для двох варіантів відношення хлорофілів *a/b* і хлорофілів до каротиноїдів *(a+b)/c*, порівняно з контролем, зменшилось відповідно на 0,6-7,9 % ($t_{\Phi}=0,14$ -1,35; $t_{05}=2,01$ -2,31) і на 15,6 % ($t_{\Phi}=3,42$ -3,70), що вказує на погіршення загального фізіологічного стану рослини.

Для вивчення впливу кореневої губки на стан дерев сосни було досліджено інтенсивність транспірації. Транспірація прямо впливає на водний режим рослин, тісно пов'язана з інтенсивністю фотосинтезу, дихання й іншими процесами метаболізму. Її порушення може призвести до зниження продуктивності й загибелі рослини [1, 3]. Унаслідок проведеного дослідження було встановлено зниження інтенсивності транспірації в дослідних дерев порівняно з контрольними (табл. 3).

Табл. 3. Середньоденні показники інтенсивності транспірації контрольних та уражених кореневою губкою дерев сосни звичайної

№ пр.пл.	Дата проведення досліджень	Інтенсивність транспірації, мг/г·год		
		M ^{±m}	%	t _ф
Коренева губка				
3	06.08.2011	$\frac{482,0^{\pm 19,7}}{324,6^{\pm 49,6}}$	$\frac{100}{67,3}$	1,68
4	02.08.2011	$\frac{437,9^{\pm 82,0}}{338,6^{\pm 67,6}}$	$\frac{100}{77,3}$	0,93
5	20.08.2011	$\frac{434,3^{\pm 97,7}}{169,6^{\pm 42,6}}$	$\frac{100}{39,1}$	2,48

Примітки: У чисельнику контрольні (неуражені) дерева, у знаменнику – дослідні (уражені). Табличне значення t_{05} -критерію Стюдента становить 4,30.

З табл. 3 видно, що в здорових дерев показники інтенсивності транспірації змінювались в межах 434,3-482,0 мг/г-год, а в дослідних – 169,6-338,6 мг/г-год, що на 22,7-60,9 % ($t_{\Phi}=0,93$ -2,48; $t_{05}=4,30$) нижче від контролю.

Результати дослідження денної динаміки інтенсивності транспірації на ділянках сосни, уражених кореневою губкою, показали, що зміна її показників для контрольних та дослідних варіантів у денному ході мали синхронізований характер (рис.). До 11 години спостерігається поступове підвищення транспірації, потім швидке зростання до середини дня з максимальним значенням о 13 годині і спад до кінця дня.

Виявлено, що в уражених дерев максимальне зростання в середині дня було менш виразним. Найбільше цей факт відзначається на ділянці 5 (див. рис., В), де максимальний показник транспірації для контрольних дерев становив 779,1 мг/г-год., а для дослідних – 281,9 мг/г-год. Зменшення інтенсив-

ності транспірації, передусім, свідчить про погіршення водного режиму хворих дерев. Це може бути спричинено відмиранням кореневої системи рослини унаслідок ураження її кореневою гниллю.

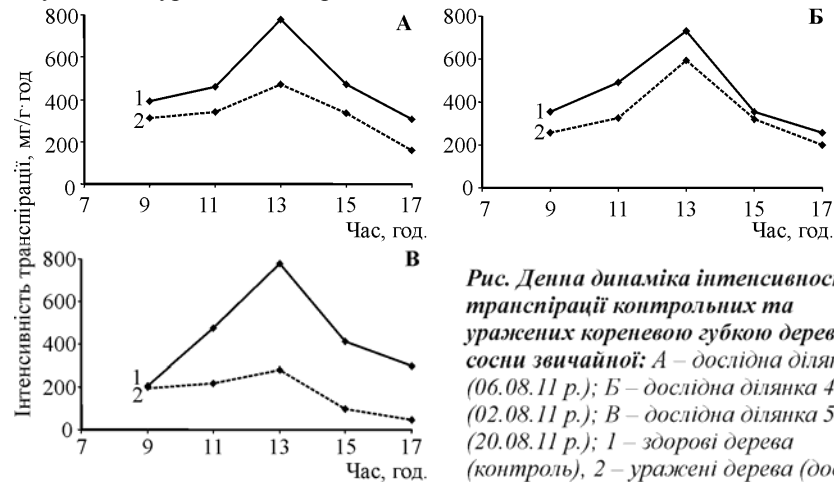


Рис. Денна динаміка інтенсивності транспірації контрольних та уражених кореневою губкою дерев сосни звичайної: А – дослідна ділянка 3 (06.08.11 р.); Б – дослідна ділянка 4 (02.08.11 р.); В – дослідна ділянка 5 (20.08.11 р.); 1 – здорові дерева (контроль), 2 – уражені дерева (дослід)

Таким чином, внаслідок ураження кореневою губкою дерев сосни звичайної спостерігається порушення важливих фізіологічних процесів: істотне зниження вмісту пластидних пігментів та інтенсивності транспірації. Також встановлено, що дерева сосни, які залишились у згасаючих "вікнах" кореневої губки, характеризуються значно вищою інтенсивністю процесів життєдіяльності і підвищеним імунітетом проти хвороби порівняно з тими, які ростуть поза межами "вікна".

Література

1. Векірчик К.М. Практикум. Фізіологія рослин : навч. посібн. / К.М. Векірчик. – К. : Вид-во "Вища шк.", 1984. – 240 с.
2. Купревич В.Ф. Физиология больного растения / В.Ф. Купревич. – Л. : Изд-во АН СССР, 1947. – 300 с.
3. Ладейщикова Е.И. Оценка морфологических и физиолого-биохимических показателей сосны при отборе ее на устойчивость к корневой гниле / Е.И. Ладейщикова, А.И. Побегайло, Г.М. Пастернак, А.Г. Коробченко, Л.Ф. Ладных // Лесоводство и агролесомелиорация : респ. межвед. темат. науч. сб. – К. : Вид-во "Урожай". – 1975. – Вып. 40. – С. 3-15.
4. Негруцкий С.Ф. Корневая гниль / С.Ф. Негруцкий. – М. : Агропромиздат, 1986. – 196 с.
5. Ониськів М.І. 30-річні результати вивчення проблеми захисту від кореневої губки культур сосни звичайної у Поліссі / М.І. Кониськів, О.Ю. Кайдик // Лісівництво і агролісомеліорація : зб. наук. праць. – Харків : Вид-во УкрНДЛГА. – 2008. – Вип. 114. – С. 201-207.
6. Побегайло А.И. Содержание элементов минерального питания в тканях сосны при поражении корневой гнилью / А.И. Побегайло // Лесоводство и агролесомелиорация : респ. межвед. темат. науч. сб. – К. : Вид-во "Урожай". – 1974. – Вып. 37. – С. 60-65.
7. Третьяков Н.Н. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Т.В. Карнаухова, Л.А. Паничкин и др. / под общ. ред. Н.Н. Третьякова. – М. : Агропромиздат, 1990. – 271 с.
8. Федоров Н.И. Корневые гнили хвойных пород / Н.И. Федоров. – М. : Изд-во "Лесн. пром-сть", 1984. – 160 с.
9. Циліорик А.В. Лісова фітопатологія / А.В. Циліорик, С.В. Шевченко. – К. : Вид-во КВІЦ, 2008. – 410 с.

10. Lance C.J. Changes in pigments levels, Rubisco and respiratory enzyme activity of *Ficus benjamina* during acclimation to low irradiance / C.J. Lance, C.L. Guy // *Physiol. Plant.* – 1992. – Vol. 86. – № 4. – P. 630-638.

11. Munda A. Preliminary report on the distribution of *Heterobasidion annosum* intersterility groups in Slovenia / A. Munda // *Proc. Eighth IUFRO Conference on Root and Butt Rots* (Sweden, Aug. 1993). – Uppsala, Sweden: Swedish Univ. Agricultural Sciences, 1994. – P. 272-273.

12. Swedjemark G. Population dynamics of the rot fungus *Heterobasidion annosum* following thinning of *Picea abies* / G. Swedjemark, J. Stenlid // *Oikos*. – 1993. – Vol. 66. – P. 247-254.

Рыбак Ю.Л. Физиолого-биохимические показатели деревьев сосны обыкновенной в условиях поражения корневой губкой

Изучен биосинтез пластидных пигментов и интенсивность транспирации у деревьев сосны, которые поражены корневой губкой на территории Западного Полесья. Установлено, что болезнь у пораженных деревьев привела к значительному снижению содержания зеленых, желтых пигментов и интенсивности транспирации.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, корневая губка, пластидные пигменты, интенсивность транспирации, поражение.

Rybak Yu.L. The physiological and chemical indices of Scots pine infected by the *Heterobasidion annosum*

We investigated the pigment contents and transpiration of Scots pine infected by the *Heterobasidion annosum* in the territory of the West Polesie. The infection by the root disease leads to decreasing content of green and yellow pigments and transpiration.

Keywords: Scots pine, *Heterobasidion annosum*, plastid pigments, transpiration, infection.