На правах рукописи

Голованова Тамара Ивановна

СВЕТ И МИКРООРГАНИЗМЫ АНТАГОНИСТЫ В РЕГУЛЯЦИИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ РАСТЕНИЙ

03.00.12 – физиология и биохимия растений

автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

003486088

Красноярск - 2009

Работа выполнена на кафедре биотехнологии Сибирского Федерального университета

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Гольд Виктор Моисеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Моргун Василий Николаевич

доктор биологических наук, с.н.с.
Тирранен Ляля Степановна

доктор биологических наук, профессор
Полонский Вадим Игоревич

Ведущая организация - Санкт-Петербургский государственный университет

Защита состоится 18 декабря 2009 г. в 10 часов 00 минут
на заседании Диссертационного совета ДМ212.099.15 при Сибирском Федеральном университете по адресу 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79, корпус 4, ауд. 43-12, тел./факс: (391) 2448790, E-mail: nikgna@gmail.com

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Сибирского Федерального университета

Автореферат разослан « » ноября 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
доктор биологических наук Н.А. Гаевский

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Одним из вопросов, требующего решения – это взаимосвязь организма и окружающей среды. Для решения данной проблемы необходимо выяснить характер действия внешних факторов, как абиотических, так и биотических, механизм ответных реакций растительного организма и пути их регуляции. Среди разнообразных абиотических факторов внешней среды, регулирующих процесс жизнедеятельности растений, огромное значение принадлежит свету, который оказывает специфическое влияние на многие жизненно важные процессы растений, такие, как рост и развитие, метаболизм углерода, интенсивность и энергетика фотосинтеза и т.д.

Принято считать, что в растении существуют несколько реакций, составляющих фоторегуляторную систему, в которой свет является внешним сигналом, осуществляющим взаимодействие растения с внешней средой. Особое место в этой сложной системе растительного организма занимают реакции, связанные с регуляцией интенсивности фотосинтеза и дыхания, являющиеся составными частями продукционного процесса растений. В настоящее время вопрос о влиянии света на процессы взаимоотношений фотосинтеза и дыхания в продукционном процессе остается открытым. Кроме того, возникают проблемы участия сенсорной регуляции, связанной с усилением оттока продуктов фотосинтеза.

В классической схеме зависимости продуктивности растений от фотосинтеза дыхание фигурировало в качестве отрицательной величины, в связи с этим дыхание рассматривали как чисто энтропийный процесс, негативно влияющий на общую продуктивность. По современным представлениям интенсивность и эффективность дыхания во многом определяют рост и накопление растением биомассы и, в связи с этим, дыхание разделяют на дыхание роста и дыхание поддержания. Функциональные составляющие дыхания позволяют оценить количественное соотношение этих двух процессов, глубже изучить роль дыхания в продукционном процессе, как в обеспечении

21

энергетической интеграции физиологических процессов, так и в обеспечении биосинтетических процессов необходимыми реакционно-способными соединениями, дать оценку дыхательных затрат на рост и поддержание структур у различных организмов в зависимости от внешних и внутренних факторов. Однако, исследований по изучению дыхания и его составляющих в продукционном процессе у растений на начальных этапах онтогенеза (при переходе растений от гетеротрофного типа питания к автотрофному) крайне недостаточно и требуются более детальные рассмотрения. Изучение взаимоотношений фотосинтеза, дыхания и его составляющих в продукционном процессе растений позволит более глубоко изучить теоретические и практические аспекты регуляции энергетических потоков в растительном организме.

Кроме того, среди многочисленных биотических факторов, регулирующих процесс жизнедеятельности растений, огромное значение принадлежит микроорганизмам – антагонистам фитопатогенов, которые оказывают непосредственное влияние на рост и развитие растений, что открывает перспективы их использования в регуляции ростовых процессов растительных организмов. Однако на современном этапе вопрос о влиянии микроорганизмов - антагонистов на физиолого-биохимические процессы растений остается невыясненным.

Цель работы - определение влияния длительности светового периода на соотношение фотосинтеза и дыхания и его составляющих у растений на начальных этапах онтогенеза и механизма действия микроорганизмов-антагонистов фитопатогенов на ростовые процессы растений.

Основные задачи:

• исследовать и проанализировать влияние света на соотношение фотосинтеза и дыхания в продукционном процессе при переходе растений от гетеротрофного типа питания к автотрофному;

• разделить суммарные дыхательные затраты растения на рост и поддержание структур;

• оценить роль функциональных составляющих дыхания в продукционном процессе у растений на начальных этапах онтогенеза;

• определить на начальных этапах онтогенеза соотношение фотосинтеза, дыхания и его составляющих у растений, выращенных на фотопериоде и на непрерывном освещении;

• выявить механизм действия микроорганизмов-антагонистов фитопатогенов в регуляции ростовых процессов растений.

Основные положения, выносимые на защиту:

• Фотопериод оказывает влияние на соотношение фотосинтеза, дыхания и его составляющих при переходе растений от гетеротрофного типа питания к автотрофному.

• При переходе растений от гетеротрофного типа питания к автотрофному, доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза у пшеницы выше, чем у овса как на непрерывном освещении, так и на фотопериоде.

• Доля дыхания поддержания составляет в среднем около 80 % в суммарном дыхании у растений на начальных этапах онтогенеза.

• У растений, обработанных спорами *Trichoderma spp.*, выше эффективность использования ФС-II и изменяется соотношение гранальных и агранальных структур хлоропластов.

• Микроорганизмы – антагонисты фитопатогенов увеличивают содержание хлорофилла в растениях и изменяют их соотношение в сторону увеличения хлорофилла *b*, оказывают стимулирующее влияние на метаболические процессы растений, выращенных в различных условиях.

Научная новизна работы. Изучены функциональные составляющие продукционного процесса растений и их органов: соотношение фотосинтеза, дыхания и его составляющих на начальных этапах онтогенеза у растений, выращенных на фотопериоде, который составлял 14 час, и на непрерывном освещении.

Показано, что на начальных этапах онтогенеза длительность светового периода по-разному влияет на растения и их органы, причем интенсивность

газообмена пшеницы выше, чем у овса, как на непрерывном освещении, так и на фотопериоде.

Выявлено, что характер использования запасных питательных веществ зависит от длительности светового периода.

Установлено взаимодействие штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum* с корнями растений и механизм его взаимодействия с растениями: грибы рода *Trichoderma* оказывают существенное влияние на структуру и функциональную активность фотосинтетического аппарата, заключающуюся в увеличении содержания зеленых пигментов, изменении соотношения форм хлорофиллов в сторону увеличения хлорофилла *b,* что свидетельствует об активации ФС-II, накоплении белков и углеводов.

Практическая значимость работы. Материалы диссертации могут быть использованы для анализа функциональных составляющих продукционного процесса у растений на начальных этапах онтогенеза, определения доли дыхания поддержания в общем дыхании при разных условиях выращивания растений.

Интенсивность дыхания и его составляющих дают более детальную информацию об энергетических потребностях растений при переходе от гетеротрофного типа питания к автотрофному.

Дыхание можно рассматривать как центральное звено метаболизма растений в донорно-акцепторной системе.

Микроорганизмы-антагонисты можно использовать в качестве регуляторов метаболизма растений, поскольку виды *Trichoderma spp.*и *Pseudomonas fluoresctns* влияют на их биохимическую направленность.

Результаты исследования используются в учебном процессе Сибирского федерального университета при чтении курса «Физиология растений», спец. курса «Устойчивость растений».

Публикации и апробация работы. По материалам диссертации опубликовано 47 работ, в том числе в изданиях, рекомендованных ВАК РФ – 10. Основные результаты диссертации были доложены и обсуждены на Краевой конференции

«Актуальные проблемы биологии» (Красноярск, 1994), Краевой конференции «Экологическое состояние и природоохранные проблемы Красноярского края» (Красноярск, 1995), Региональной научной конференции КрасГАУ «Методические аспекты экспериментальной работы в исследованиях агрономического профиля» (Красноярск, 1995), Краевой конференции «Достижение науки и технике – развитию г. Красноярска» (Красноярск, 1997), Международной конференции «Diseases and insects in Forest nurseries» (Гейнсвилл, Флорида, США, 1996, Международной конференции «Larix-98: Word Resourses for Breeding, Resistance and Utilisations» (Красноярск, 1998), Международной конференции «Assessment methods of forest ecosystem status and sustainabiliry» (Красноярск, 1999), II съезде биофизиков России (Москва, 1999), IV съезд общества физиологов растений России (Москва, 1999), Международной конференции «Assessment methods of forest ecosystem status and sustainability» (Красноярск, 1999), Краевой конференции «Достижения науки и техники – развитию сибирских регионов» (Красноярск, 1999), Региональной научно-практической конференции «Производительные силы Красноярского края в современных социально-экономических условиях» (Красноярск, 1999), Международном совещании «Методы оценки состояния и устойчивости сеянцев хвойных» (Красноярск, 1999), Краевой конференции «Достижения науки и техники – развитию сибирских регионов» (Красноярск, 2000), VI Международной конференции «Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях» (Москва, 2001), IV Международном симпозиуме «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (Пущино, 2001), Первом съезде микологов России (Москва, 2002), Всероссийской конференции «Молекулярные механизмы взаимодействия микроорганизмов и растений: фундаментальные и прикладные аспекты» (Саратов, 2005), Всероссийской конференции «Природная и антропогенная динамика наземных экосистем» (Иркутск, 2005), Всероссийской научно-практической конференции «Социально – экологические проблемы природопользования в Центральной Сибири» (Красноярск, 2006), Международной научной конференции

«Проблемы биоэкологии и пути их решения» (Саранск, 2008), Второй Международной научно-практической конференции «Проблемы биологии, экологии, географии, образования: история и современность» (Санкт-Петербург, 2008), Международной научной конференции «Теоретические и прикладные аспекты биохимии и биотехнологии растений» (Минск, 2008).

Личный вклад. Автор принимал непосредственное участие в постановке задач, проведении экспериментальных и полевых работ, в обработке и анализе полученного материала.

Благодарности. Автор выражает признательность и благодарность своему научному консультанту д.б.н. В.М.Гольду за помощь на всех этапах работы, д.б.н. Т.И. Громовых за оказание помощи в проведении микробиологических анализов, к.б.н. О.А. Могильной за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и списка литературы, включающей 468 наименований. Работа изложена на 294 страницах машинописного текста, иллюстрирована 71 таблицами и 83 рисунками.

Во введении обоснована актуальность темы исследований, изложены цели и задачи работы, показана научная новизна и практическая значимость проводимых исследований.

В первой и второй главах рассматривается состояние изученности проблемы взаимосвязи фотосинтеза, дыхания и его составляющих у растений и изложена концепция взаимодействия микроорганизмов - антагонистов и растений.

В третьей главе дано описание объектов исследования и методов, применяемых в работе. При выяснении соотношения фотосинтеза и дыхания у растений на начальных этапах онтогенеза объектом исследования служили растения пшеницы, овса четырех возрастов: всходы – 2-3-х дневные, стадия 1-го листа – 8-9-и дневные, стадия 2-го листа – 15-16-ти дневные, стадия 3-его листа – 21-22-х дневные и 5-6-дневные проростки гороха, которые выращивали гидропонным способом в условиях светокультуры на непрерывном освещении

и фотопериоде. Фотопериод составлял 14 часов. В качестве источника света использовали тепличные облучатели «Фотос – 4» и лампы ДРИ 2000-6, создававшие облученность на уровне посева 80 – 90 Вт/м^2. Температура воздуха колебалась в пределах 26-28 ^{0}С. Газообмен определяли с помощью инфракрасного газоанализатора [Гавриленко, Ладыгина, Хандобина, 1975]. Для разделения дыхания на его функциональные составляющие использовали метод, предложенный Mc Cree [1970]. Коэффициенты дыхания роста и поддержания рассчитывали по формуле: $R=k \cdot P_i+c \cdot W$, где R – интенсивность темнового дыхания, k – коэффициент дыхания роста, P_i – интенсивность истинного фотосинтеза, с - коэффициент дыхания поддержания, W – сухая биомасса. Для перехода от количества выделенного при дыхании CO_2 к эквивалентному количеству потраченного дыхательного субстрата, использовали коэффициент перевода равный 0,68 [Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965]. Интенсивность истинного фотосинтеза рассчитывали в виде суммы интенсивности видимого фотосинтеза (P_n) и интенсивности дыхания (R).

При изучении влияния микроорганизмов-антагонистов на ростовые процессы растений в качестве объектов исследования использовали растения, относящиеся к разным отделам и семействам, выращенные в условиях светокультуры, защищенного грунта, лесопитомника. В работе использовали штаммы МГ-97 *Trichoderma asperellum* (ВКПМ F-765) и «Универсальный» *Trichoderma harzianum*. Внесение спор грибов рода *Trichoderma* проводили с семенами и в форме суспензии. *Pseudomonas fluorescens* применяли для предпосевной обработки семян в день посева. Количество микроорганизмов в ризосфере определяли методом высева на плотные питательные среды, предварительно определяли инфицируемость корней методом индуцирования роста фитопатогенов во влажной камере. Выделение грибов с пораженных корней производили пересевом образующегося мицелия с последующим изолированием чистой культуры [методы почвенной микробиологии и биохимии, под ред. Звягинцева, 1991; руководство к практическим занятиям по микробиологии, под ред. Егорова, 1995]. Энергию прорастания и всхожесть

определяли согласно методике [Семена деревьев и кустарников. Правила отбора образцов и методы определения посевных качеств семян: ГОС. Стандарты СССР, 1988]. Для определения объема корневой системы, общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы использовали методы, предложенные Д.А. Сабининым и И.И. Колосовым [Сб. лабораторных работ по физиологии растений под ред. Гольда, 1971]. По методике Е.В.Аринушкиной определяли pH почвы [Аринушкина, 1970]. Для определения общего содержания воды использовали методику [Голованова с соав., 2003]. Определение углеводов проводили по модифицированному методу Dibois et al. [1956], белков по методам биохимического исследования растений [Ермаков, 1972; Плешков, 1976]. Содержание зеленных пигментов определяли спектрофотометрическим методом на СФ-46 и СФ SPEKOL 1300. В качестве индикатора состояния фотосинтетических мембран использовали метод термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции хлорофилла [Гаевский и др., 1991; Нестеренко и др., 2001]. В качестве источника возбуждения использовали монохроматор МУ. Величина входной и выходной щели монохроматора составляла 1 мм. Исследуемый объект помещали в кювету прибора и заливали отстоянной водопроводной водой. Период темновой адаптации составлял 5 минут. Нагрев образцов проводили со скоростью 6 град/мин в диапазоне 30-70 ^{0}С. Все данные нормировали по величине F_0 (нулевой уровень флуоресценции) при 30^{0}С. Флуоресценцию измеряли при длине волны 685 нм. Чтобы уменьшить влияние возрастной гетерогенности тканей на проводимые измерения, использовали высечки из средней части листа [Гольд и др., 1984; Нестеренко и др., 2001]. Рассчитывали вариабельную флуоресценцию – R_1, термоустойчивость и соотношение максимумов кривой – R_2, поскольку отсутствовал второй максимум брали значения флуоресценции при 65 ^{0}С. Термоустойчивость определяли путем построения биссектрисы из места пересечения касательных к термограмме, приложенных в участках минимального и максимального роста флуоресценции.

Исследование ультраструктуры срезов корня с помощью электронной микроскопии проводили, используя общепринятые методы подготовки препаратов в институте биофизики СО РАН г. Красноярск [Паушева, 1970, Ченцов, 2004].

Оценку достоверности различий по критерию Стьюдента для уровня вероятности не менее 95 % проводили с использованием пакета программ Microsoft Excel 2000.

В **четвертой главе** рассмотрено влияние света на соотношение фотосинтеза и дыхания у растений пшеницы и овса на начальных этапах онтогенеза.

Исследования показали, что длительность светового периода оказывает существенное влияние на интенсивность фотосинтеза и дыхания растений. Газообмен надземной части растений пшеницы и овса, выращенных на непрерывном освещении и фотопериоде, различается по интенсивности фотосинтеза и дыхания. Самая высокая дыхательная активность и наибольшая интенсивность истинного фотосинтеза наблюдается у проростков, выращенных при непрерывном освещении, а затем, по мере уменьшения относительной скорости роста, эти величины быстро снижаются (рис.1, 2, 3, 4).

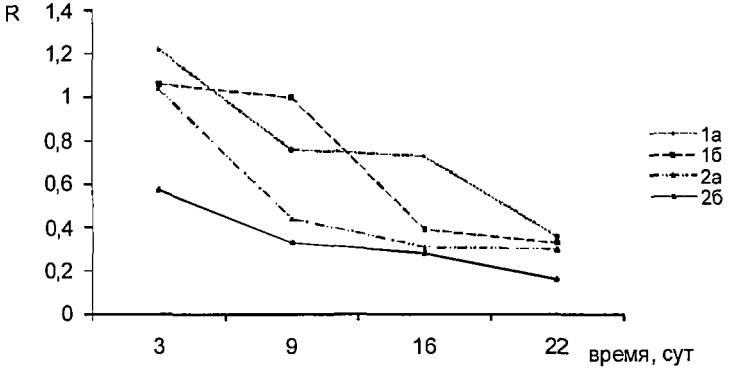

Рис.1 - Интенсивность дыхания (R, мл CO_2/г·ч) надземной части растений пшеницы (1) и овса (2), выращенных на непрерывном освещении (а) и фотопериоде (б)

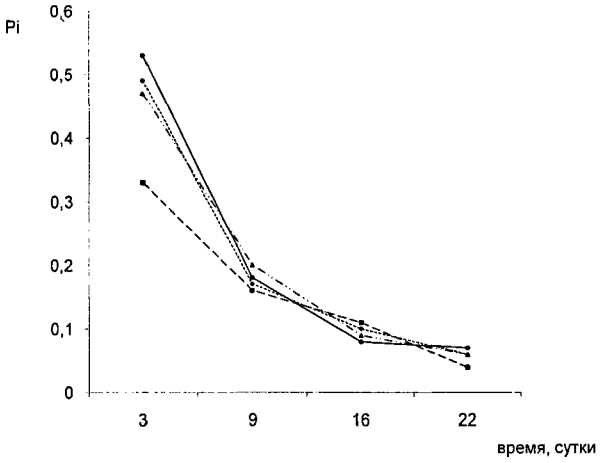

Рис. 2 - Интенсивность истинного фотосинтеза (P_i, мг CO_2/г сухого вещества·ч) надземной части растений:

– - пшеницы, выращенной на непрерывном освещении, ···· - пшеницы, выращенной на фотопериоде; —·— - овса, выращенного на непрерывном освещении,—— - овса, выращенного на фотопериоде;

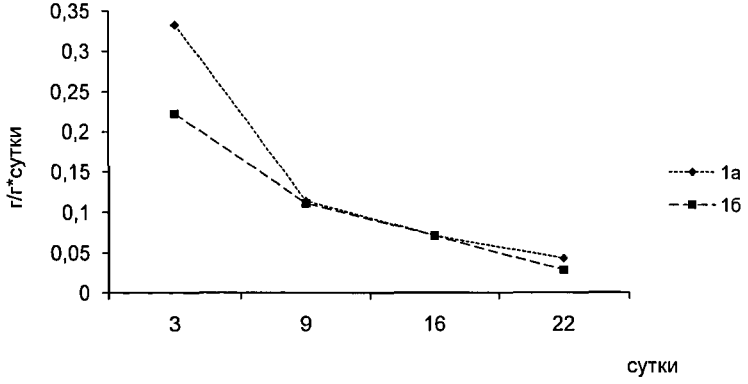

Рис. 3 – Изменение относительной скорости роста надземной системы пшеницы (1), выращенной на непрерывном освещении (а) и на фотопериоде (б)

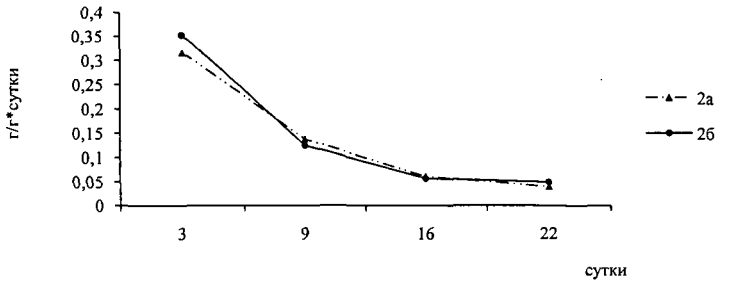

Рис.4 - Изменение относительной скорости роста надземной системы овса (2), выращенного на непрерывном освещении (а) и на фотопериоде (б)

Отношение дыхания к истинному фотосинтезу от стадии всходов до стадии 3-его листа у растений уменьшается, значительное уменьшение этого показателя наблюдается от всходов к стадии 1-го листа, т.е. к моменту формирования у растений фотосинтетического аппарата и уменьшения доли гетеротрофных тканей (табл. 1).

Таблица 1 – Доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза (R/P_i , %)

Объект исследования	Условия роста	Стадия роста	Надземная часть	Целое растеие
Пшеница	Непрерывное освещение	Всходы	73,0	77,9
		1-й лист	46,3	45,0
		2-й лист	45,1	55,3
		3-й лист	28,3	36,6
	Фотопериод	Всходы	77,3	77,9
		1-й лист	72,5	49,5
		2-й лист	24,4	41,1
		3-й лист	25,4	27,8
Овес	Непрерывное освещение	Всходы	73,8	70,0
		1-й лист	48,9	52,2
		2-й лист	35,6	35,4
		3-й лист	40,0	40,0
	Фотопериод	Всходы	63,3	66,7
		1-й лист	42,3	49,0
		2-й лист	35,0	31,1

По результатам исследований интенсивность дыхания роста варьирует от всходов к третьему листу (рис.5).

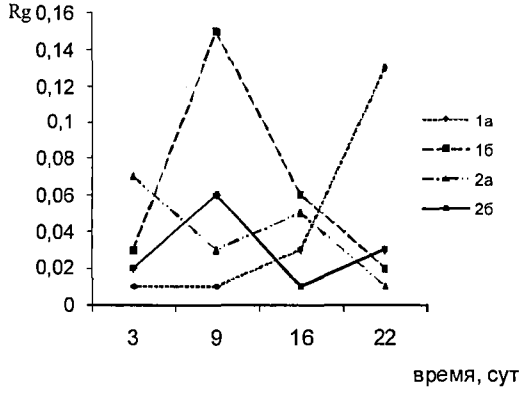

Рис.5. Интенсивность дыхания роста (R_g, мл CO_2/г·ч) целого растения пшеницы (1) и овса (2), выращенных на непрерывном освещении (а) и на фотопериоде (б)

Доля дыхания роста от суммарного дыхания незначительна по сравнению с дыханием поддержания, которая включает энергию, необходимую для ресинтеза тех веществ, которые претерпевают обновление в процессе обмена веществ, поддержания в клетках должной концентрации ионов и величины pH, сохранения внутриклеточного фонда метаболитов против градиента концентрации, поддержания функционально активного состояния структур [Голик, 1990, Головко, 1999 и др.]. На стадии всходов доля дыхания поддержания в суммарном дыхании составляет в среднем ≈ 80 - 90 % (табл. 2). На этот показатель вновь большое влияние оказывает длительность светового периода. Интенсивность дыхания поддержания и суммарного дыхания снижается от всходов к третьему листу.

Таблица 2 – Доля дыхания поддержания в общем дыхании растений

Объект исследования	Условия роста	Стадия роста	R_m/R, %	
			Надземная часть	Корневая система
Пшеница	Непрерывное освещение	Всходы	86,1	98,4
		1-й лист	46,1	69,6
		2-й лист	66,9	73,6
		3-й лист	41,7	78,7
	Фотопериод	Всходы	59,4	74,0
		1-й лист	61,6	33,0
		2-й лист	66,7	90,9
		3-й лист	81,8	97,4
Овес	Непрерывное освещение	Всходы	74,0	91,8
		1-й лист	61,4	93,8
		2-й лист	74,2	78,0
		3-й лист	46,7	95,5
	Фотопериод	Всходы	87,7	94,7
		1-й лист	97,0	78,0
		2-й лист	92,9	88,4
		3-й лист	93,8	96,0

Коэффициенты дыхания роста и дыхания поддержания непосредственно отражают процессы дыхания роста и дыхания поддержания (табл. 3). Коэффициент дыхания поддержания отражает, по крайней мере, два процесса превращения углерода; один является истинным дыханием поддержания созданных структур, а второй связан с мобилизацией ранее запасенных продуктов фотосинтеза на экспорт к акцептору [Головко, 1999]. Коэффициент дыхания поддержания у исследуемых растений уменьшается от всходов к третьему листу, что характерно для надземной части, корневой системы и

целого растения. Особенно резкие изменения коэффициента (*c*) отмечены для надземной части растений, выращенных на непрерывном освещении. Растения пшеницы, выращенные на непрерывном освещении, отличались наиболее высокими коэффициентами дыхания поддержания (табл. 3).

Таблица 3 - Коэффициенты дыхания поддержания (*c*) и дыхания роста (*k*)

Стадии роста	Пшеница				Овес			
	Непрерывное освещение		Фотопериод		Непрерывное освещение		Фотопериод	
	k	*c*	*k*	*C*	*k*	*c*	*k*	*c*
	Надземная часть							
Всходы	0,10	0,064	0,31	0,039	0,19	0,047	0,08	0,031
1-й лист	0,25	0,021	0,28	0,037	0,19	0,017	0,01	0,020
2-й лист	0,14	0,031	0,08	0,016	0,09	0,014	0,03	0,016
3-й лист	0,16	0,009	0,05	0,017	0,21	0,009	0,01	0,009
	Корневая система							
Всходы	-	0,038	-	0,045	-	0,028	-	0,033
1-й лист	-	0,044	-	0,019	-	0,028	-	0,024
2-й лист	-	0,039	-	0,043	-	0,020	-	0,023
3-й лист	-	0,036	-	0,023	-	0,013	-	0,015
	Целое растение							
Всходы	0,01	0,032	0,04	0,031	0,14	0,017	0,04	0,017
1-й лист	0,01	0,020	0,16	0,018	0,07	0,013	0,12	0,012
2-й лист	0,06	0,014	0,08	0,015	0,08	0,010	0,02	0,011
3-й лист	0,18	0,009	0,03	0,011	0,03	0,009	0,09	0,006

Причиной уменьшения величины (*c*) может быть снижение концентрации белка, поступающего из запасных тканей зародыша. Коэффициент дыхания поддержания в онтогенезе наиболее подвержен действию внешних факторов среды, поэтому он варьирует в течение вегетации, зависит от вида растения, его органа, стадии роста и условий выращивания.

Согласно данным, полученным рядом авторов, значения коэффициента дыхания роста варьируют в пределах от 0,15 до 0,5. Известно, что в начале вегетации преобладает синтез азотистых веществ, а затем происходит перестройка метаболизма с преимущественным синтезом углеводов. В связи с тем, что энергетические затраты на продуцирование единицы веса азотистых соединений выше, чем при синтезе этого же количества углеводов, изменение

направленности синтеза может привести к снижению коэффициента дыхания роста. По результатам данного исследования какой-либо динамики для этого показателя у растений пшеницы и овса обнаружить не удалось, вероятно, это связано с нестабильностью химического состава растений на начальных этапах роста и переходом растения от гетеротрофного типа питания к автотрофному

В **пятой главе** рассматривается вопрос об участии света в регуляции соотношения дыхания и фотосинтеза у 5-6 – дневных проростков гороха.

Интенсивность видимого и истинного фотосинтеза, а также биомасса целого растения выше на непрерывном освещении, чем на фотопериоде. На непрерывном освещении и фотопериоде коэффициенты дыхания роста составили 0,23 и 0,28, дыхания поддержания - 0,019 и 0,020, соответственно (табл. 4). Так как на начальных этапах онтогенеза питание проростков носит гетеротрофный характер и осуществляется за счет мобилизации запасных соединений, поэтому энергетические и пластические потребности роста в первую неделю обеспечиваются исключительно дыханием. У 5-6 – дневных проростков гороха доля дыхания от фотосинтеза высока и составляла на фотопериоде 82%, а на непрерывном освещении – 66%, однако, на фотопериоде отмечается некоторое увеличение данного отношения, что, возможно, связано с большей долей гетеротрофных тканей у растений, выращенных на фотопериоде, о чем свидетельствует и увеличение доли дыхания поддержания в общем дыхании на фотопериоде и уменьшение отношения дыхания роста к дыханию поддержания.

Таблица 4 - Коэффициенты дыхания 5-6 – дневных проростков гороха

R_m/R	R_g/R_m	R/P_i	k	c
Непрерывное освещение				
0,65	0,55	0,66	0,23	0,019
Фотопериод				
0,66	0,52	0,82	0,28	0,020

На основании экспериментальных данных было рассчитано соотношение между дыхательными затратами и интенсивностью поступления

ассимилятов в корневую систему растений, выращенных на фотопериоде и при непрерывном освещении, эта величина составляла 0,55 и 0,47, соответственно.

По полученным данным построено процентное распределение CO_2 между корневой системой и надземной частью растения, выращенных на непрерывном освещении и фотопериоде (рис. 6). Показано, что длительность светового периода оказывает существенное влияние на усвоение и перераспределение CO_2.

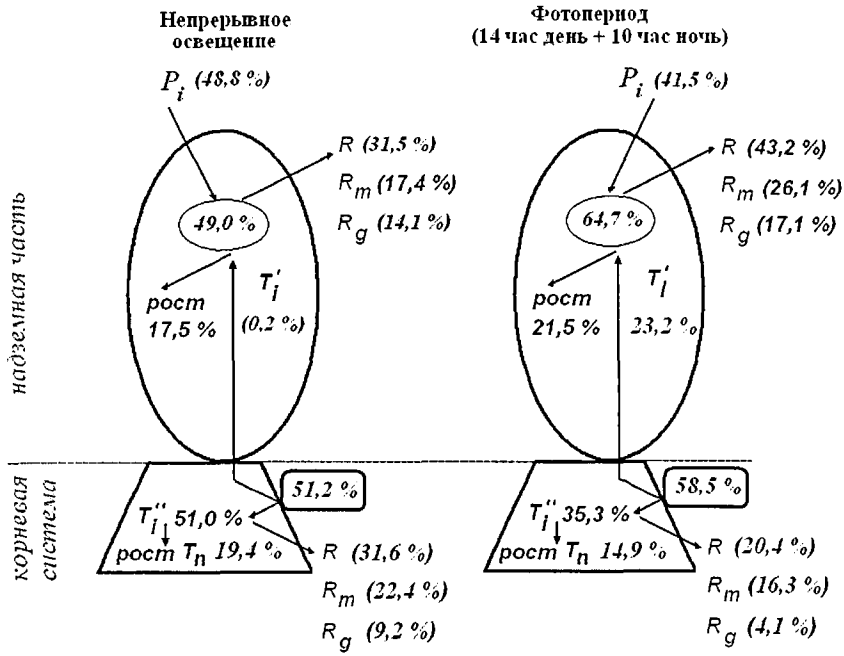

Рис. 6. Процентное распределение CO_2 у 5-6 – дневных проростков гороха, выращенных в условиях светокультуры

Примечание: P_i – истинный фотосинтез, R – интенсивность дыхания, R_m - интенсивность дыхания поддержания, R_g - интенсивность дыхания роста, T – количество ассимилятов.

В шестой главе показано влияние микроорганизмов-антагонистов на рост и развитие: томатов, злаков, амаранта, хвойных.

6.1. Грибы рода *Trichoderma* и ростовые процессы томатов

Исследования показали, что штамм гриба *T. harzianum* достоверно повышает энергию прорастания и грунтовую всхожесть семян на 10 и 5 % в прокаленной почве и на 12 и 7 % - в непрокаленной почве при любом способе интродукции гриба. Установлено, что при опудривании семян спорами *T. harzianum* появление всходов, цветение и образование плодов происходило на 7 – 8 суток раньше в сравнении с другими вариантами. Масса плода в среднем на 18 % была больше по сравнению с контрольным вариантом, а количество генеративных органов на одном растении в 2 раза превышало соответствующее значение в контроле (табл. 5), происходило уменьшение численности микромицетов в ризосфере томатов (табл. 6) и снижение инфицируемости растений (табл. 7).

Таблица 5 – Влияние гриба *Trichoderma harzianum* на некоторые параметры томатов

Воз-раст, сут.	Варианты Опыта	Длина надземной части, см	Количество листьев, Шт	Количество кистей, шт	Количество плодов, шт	Масса плода, г
90	Контроль: семена необработанные спорами триходермы	25,57 ±5,43	6,07 ±0,91	нет	нет	Нет
	Опыт: семена, обработанные спорами триходермы	37,63 ±6,61	9,73 ±0,66	1,57 ±0,36	1,50 ±0,33	25,37 ±3,39
130	Контроль: семена не обработанные спорами триходермы	65,20 ±6,43	15,20 ±0,70	2,53 ±0,50	13,80 ±0,60	41,92 ±3,99
	Опыт: семена, обработанные спорами триходермы	89,01 ±7,29	16,60 ±0,75	5,21 ±0,67	15,60 ±0,68	49,63 ±4,03

При выращивании томатов в прокаленной почве наблюдается нарастание общей численности грибов. Внесение в ценоз спор гриба *Trichoderma harzianum* снижает численность микофлоры независимо от метода внесения.

Таблица 6 - Влияние гриба *Trichoderma harzianum* на численность микобиоты ризосферы томатов (1×10^3 кое · $г^{-1}$ почвы)

Время наблюдений, сут	Варианты опыта	Условия проведения опыта	
		Прокаленная почва	Непрокаленная почва
		M±m	M±m
	Контроль	0	58,50±7,2
7-е	I	37,80±7,40	55,10±4,50
	II	16,60±3,14	20,33±0,58
	III	18,22±3,60	34,30±5,54
30-е	I	37,04±5,22	57,13±3,12
	II	17,07±2,60	19,02±1,03
	III	17,93±2,14	24,13±3,58

Примечание. Посев семян: I –необработанных, II – обработка методом опудривания спорами гриба, III – в почву, обработанную суспензией спор гриба, контроль – исходная почва

Иная закономерность динамики численности микофлоры ризосферы томатов отмечается на непрокаленной почве. При выращивании томатов без внесения триходермы численность микромицетов в ризосфере достоверно не изменяется во все сроки вегетации. Внесение гриба-антагониста приводит к значительному снижению микромицетов. Уже через 7 сут вегетации количество микромицетов достоверно уменьшается в 3 раза в варианте с обработкой семян и в 1,4 раза при обработке почвы суспензией (табл. 7).

Таблица 7 - Влияние способа внесения спор *Trichoderma harzianum* на инфицируемость корней фитопатогенными грибами, % от общего числа

Вариант опыта	Прокаленная почва		Непрокаленная почва	
	7 – е сутки	30 – е сутки	7 – е сутки	30 – е сутки
I	16,7	26,6	63,4	25,6
II	0	0	3,8	1,5
III	5,4	2,9	5,3	3,9

Примечание. Посев семян: I –необработанных, II – обработка методом опудривания спорами гриба, III – в почву, обработанную суспензией спор гриба, контроль – исходная почва

Положительное влияние грибов рода триходерма отмечается и в изменении качественного состава микобиоты ризосферы томатов. Возбудители

корневой гнили: *Fusarium*, *Alternaria*, *Botrytis*, *Pythium* в вариантах с внесением триходермы в ризосферу растений либо не были обнаружены, либо выделялись, о в меньших количествах, чем в почвах без внесения спор гриба *T. harzianum* (рис.7).

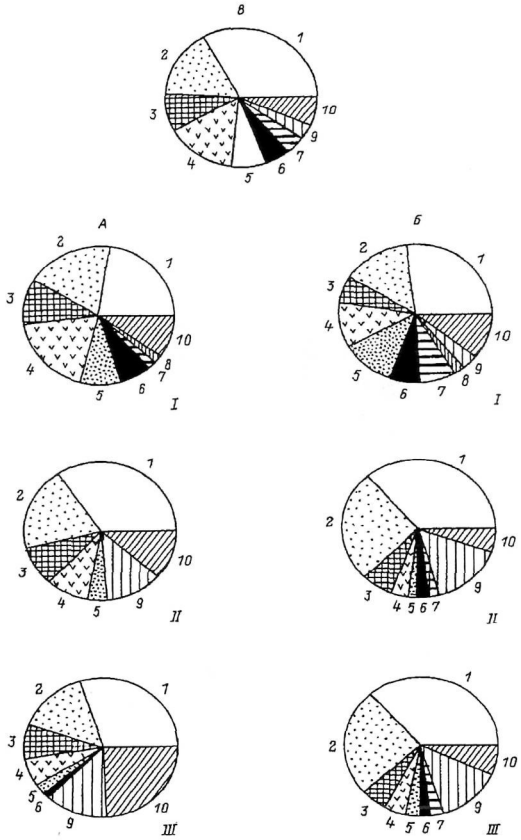

Рис. 7. Соотношение количества изолятов почвенных грибов (%) в ризосфере томатов при различных способах внесения триходермы

Примечание: А – прокаленная почва, Б – непрокаленная почва, В – контроль. I – посев необработанных семян, II – обработка семян методом опудривания, III – обработка почвы суспензией спор. 1 – *Penicillium*, 2 – *Aspergillus*, 3 – *Mucor*, 4 – *Cladosporium*, 5 – *Fusarium*, 6 – *Alternaria*, 7 – *Botrytis*, 8 – *Pythium*, 9 – *Trichoderma*, 10 – прочие

Таким образом, внесение антагониста *Trichoderma harzianum* в почву уменьшает численность фитопатогенных микромицетов, что приводит к снижению инфицируемости растений, стимулирует рост и развитие растений.

6.2. Влияние микроорганизмов антагонистов на рост и развитие злаков

В опытах с пшеницей и ячменем стимулирующий эффект микроорганизмов–антагонистов проявляется уже на самых ранних стадиях развития растений. Обработка семян спорами штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum* достоверно увеличивает энергию прорастания в среднем на 15 %, а всхожесть -на 10 %, *Pseudomonas fluorescens* – на 10 % и 8 %, соответственно (рис. 8, 9).

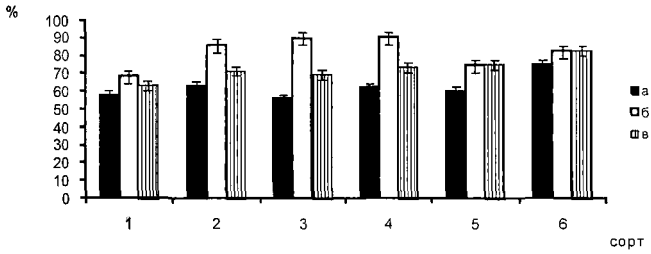

Рис. 8. Влияние микроорганизмов на энергию прорастания ячменя

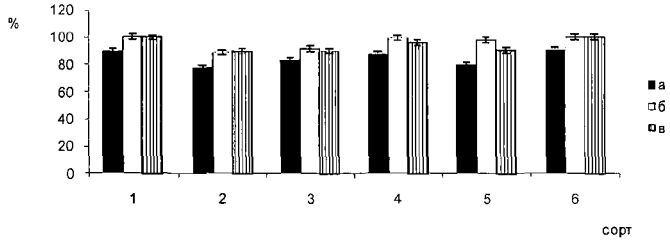

Рис. 9. Влияние микроорганизмов на грунтовую всхожесть ячменя
Примечание к рис. 8, 9: а – необработанные семена, б – семена, опудренные спорами штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum*, в – семена, обработанные *Pseudomonas fluorescens*; сорта: 1 – Агул–2, 2 – Баджей, 3 – Красноярский – 80, 4 – Лазурит, 5 –Соболек, 6- У–96-1050

Под действием метаболитов штаммов *Trichoderma asperellum* и *Pseudomonas fluorescens* увеличивается длина надземной части и корневой системы, сырая и сухая биомасса, объем корневой системы, количество листьев (табл. 8).

Таблица 8 - Влияние микроорганизмов - антагонистов на ростовые процессы 21-дневных проростков ячменя

Сорт	Длина надземной части, см	Длина корневой системы, см	Количество листьев, шт	Объем корневой системы, $см^3$
Контроль				
Агул – 2	41,6±2,4	7,6±1,5	5,0±0,7	1,5±0,6
Баджей	37,0±6,1	9,3±3,2	4,3±0,4	1,5±0,1
Красн. – 80	40,5±3,7	10,7±1,3	7,0±1,4	3,3±0,2
Лазурит	28,7±2,8	7,5±1,8	5,7±1,5	1,7±0,3
Соболек	33,4±3,4	10,3±0,7	9,0±0,7	3,8±0,4
У– 96 –1050	39,4±2,8	9,6±0,9	8,0±1,4	3,4±0,2
Семена, обработанные спорами штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum*				
Агул – 2	42,8±7,5	8,3±2,4	7,3±0,4	2,3±0,4
Баджей	39,7±6,1	10,7±2,4	5,7±0,4	2,2±0,1
Красн. – 80	41,8±4,0	13,3±4,0	8,0±1,2	3,1±0,6
Лазурит	31,8±7,7	11,0±1,8	7,7±0,4	3,3±0,4
Соболек	35,0±0,9	12,9±2,2	9,0±0,7	4,1±0,3
У– 96 –1050	41,6±1,0	10,7±1,3	8,3±0,4	3,7±0,1
Семена, обработанные *Pseudomonas fluorescens*				
Агул – 2	42,6±6,8	8,6±1,8	5,3±0,4	2,7±0,7
Баджей	42,8±9,5	9,9±1,8	5,7±0,4	1,7±0,8
Красн. – 80	36,1±6,1	10,9±1,8	7,0±0,7	3,4±0,9
Лазурит	37,2±5,0	7,7±0,7	6,3±1,6	1,8±0,4
Соболек	37,8±1,8	12,3±0,9	8,3±0,8	3,5±0,1
У– 96 –1050	36,5±1,3	13,4±0,9	8,7±0,8	3,7±0,9

Исследуемые микроорганизмы оказывают положительное влияние на продуктивность исследуемых растений: под их действием увеличивается общая и продуктивная кустистость, а также масса зерна с одного растения, причем наибольший эффект наблюдается на менее потенциально продуктивных сортах ячменя (табл. 9).

Таблица 9 - Влияние микроорганизмов-антагонистов на продуктивность различных сортов ячменя

Сорт	Общая кустистость на одно растение	Продуктивная кустистость на одно растение	Конечная урожайность из расчета на одно растение, г
Контроль			
Агул – 2	2,0±0,20	1,3±0,0	0,53
Баджей	4,6±0,77	3,6±0,40	4,09
Красн. – 80	7,3±1,00	7,0±0,46	3,96
Лазурит	3,0±0,70	3,0±0,70	3,60
Соболек	14,3±1,62	14,0±0,30	10,45
У– 96 –1050	13,7±0,27	13,7±0,27	8,93
Семена, обработанные спорами штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum*			
Агул – 2	9,0±1,29	7,5±0,68	4,12
Баджей	11,0±0,91	7,0±0,64	6,50
Красн. – 80	10,2±1,47	8,4±1,06	5,10
Лазурит	7,3±0,29	6,8±0,45	4,53
Соболек	6,1±0,19	5,1±0,30	6,21
У– 96 –1050	14,1±0,78	6,7±0,35	4,50
Семена, обработанные *Pseudomonas fluorescens*			
Агул – 2	14,0±0,11	10,0±0,71	2,40
Баджей	13,0±0,84	12,0±0,38	8,35
Красн. – 80	9,0±0,76	5,5±0,32	1,86
Лазурит	6,0±0,84	5,0±0,21	3,46
Соболек	17,0±0,78	16,5±0,87	12,35
У– 96 –1050	24,5±0,45	22,8±0,81	7,29

Методом электронной микроскопии получены микрофотографии, подтверждающие взаимодействие гифов гриба *Trichoderma sp. МГ – 97* с внешними тканями растения (рис. 10). Поперечный разрез образца корня, взятый из молодого растения пшеницы, выращенного из семян, обработанных спорами гриба – антагониста, выявил, что штамм гриба МГ-97 *Trichoderma asperellum* взаимодействует с клетками корня зависимого растения. Удержание грибных спор на корешке осуществляется с помощью слизеподобных веществ,

выделяемых грибом, способных достаточно прочно удерживать гриб на поверхности корня.

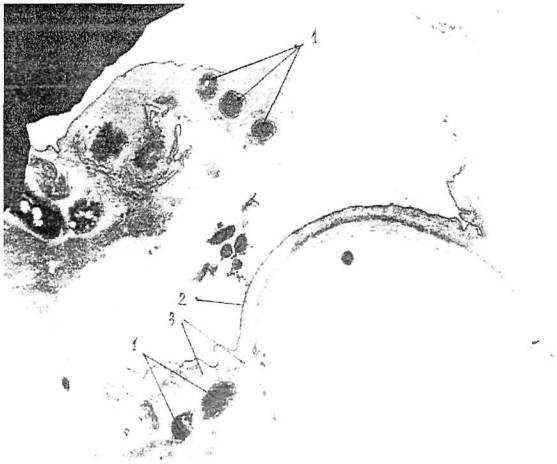

Рис. 10. Взаимодействие штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum* и растения пшеницы (поперечный разрез корня).

Примечание: Увеличение в 12000 раз. 1 – споры штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum*, 2 – клеточная стенка, 3 – слизеподобное вещество, выделяемое штаммом МГ-97 *Trichoderma asperellum*

При оценке эффективности микроорганизмов как антагонистов и стимуляторов ростовых процессов учитывали не только внешние параметры растений, но и изучали их влияние на пигментный состав растений, выращенных в различных условиях, содержание белков, углеводов, о влиянии триходермы на фотосинтетический аппарат судили по ТИНУФ (термоиндуцированные изменения нулевого уровня флуоресценции) хлорофилла. Рассчитывали вариабельную флуоресценцию (R1), термоустойчивость исследуемых растений и соотношение гранальной и агранальной структуры хлоропластов (R2).

Гриб антагонист увеличивает содержание углеводов (рис. 11) и белков у пшеницы и ячменя (рис. 12).

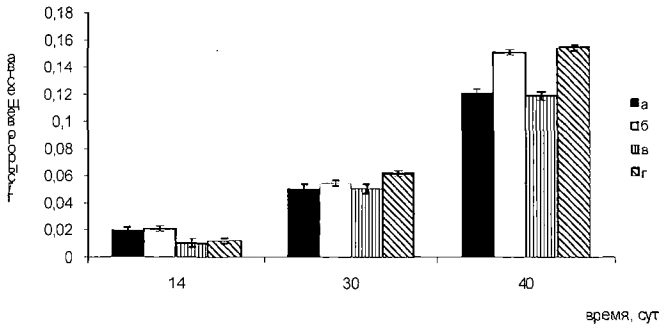

Рис. 11.Влияние штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum* на содержание углеводов у пшеницы сортов «Жница» (а,б) и «Веснянка» (в,г):

Примечание: а, в – необработанные семена; б, г – семена, обработанные методом опудривания спорами гриба

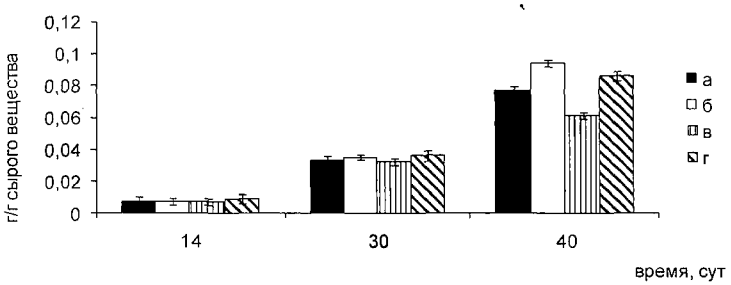

Рис. 12. Влияние штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum* на накопление белков у пшеницы сортов «Жница» (а, б) и «Веснянка» (в, г):

Примечание: а, в – необработанные семена; б, г – семена, обработанные методом опудривания спорами гриба

Штамм МГ-97 *Trichoderma asperellum* оказывает положительное влияние на содержание зеленых пигментов, установлено, что соотношение хлорофиллов *a* и *b* в опытных вариантах ниже, чем у контрольных растений, что указывает на большую активность у них фотосистемы II (табл.10).

Таблица 10 - Содержание зеленых пигментов в растениях пшеницы, выращенной в условиях светокультуры.

Сорт	Сроки вегетации, сутки	Содержание хлорофилла, %			Отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*
		A	*B*	общее	
Жница Веснянка	20	Контроль			
		0,107 0,090	0,043 0,033	0,150 0,123	2,49 2,73
Жница Веснянка		Опыт			
		0,117 0,098	0,059 0,050	0,176 0,148	1,98 1,96
Жница Веснянка	30	Контроль			
		0,141 0,119	0,068 0,056	0,209 0,175	2,07 2,13
Жница Веснянка		Опыт			
		0,151 0,141	0,072 0,060	0,223 0,201	2,10 2,35

Примечание: контроль – семена необработанные, опыт – семена, обработанные спорами штамма МГ-97 *Trichoderma asperellum* методом опудривания

Исходя из результатов термоиндуцированной флуоресценции хлорофилла растений, сделано заключение, что растения, обработанные спорами гриба *Trichoderma asperellum*, обладают большей термоустойчивостью. У растений, семена которых были обработаны спорами гриба, независимо от условий выращивания преобладает гранальная организация хлоропластов в сравнении с контрольными растениями. Результаты исследований показали высокие значения вариабельной флуоресценции в обработанных триходермой растениях. В опытных вариантах эффективность использования световой энергии ФС II выше (табл. 11).

Таблица 11 - Термоиндуцированные изменения нулевого уровня флуоресценции хлорофилла у пшеницы, выращенной в условиях естественного освещения

Варианты Опыта	Сроки вегетации, сут	R1	R2	Термоустойчивость,°С
		Контроль		
Жница Веснянка	35	0,680±0,004 0,630±0,002	2,270±0,002 2,210±0,006	40,00±0,00 40,50±0,61
		Опыт		
Жница Веснянка		0,730±0,002 0,690±0,002	3,160±0,012 3,050±0,002	41,50±0,61 41,00±0,41
		Контроль		
Жница Веснянка	42	0,540±0,001 0,490±0,001	3,460±0,017 2,620±0,011	37,25±1,89 38,00±0,50
		Опыт		
Жница Веснянка		0,630±0,001 0,610±0,002	2,780±0,014 3,340±0,011	37,00±2,16 39,75±0,50
		Контроль		
Жница Веснянка	51	0,680±0,003 0,570±0,004	3,310±0,004 2,670±0,008	38,30±0,89 36,33±0,53
		Опыт		
Жница Веснянка		0,650±0,001 0,610±0,002	3,400±0,006 3,060±0,015	37,60±0,08 40,01±1,15

Примечание: контроль – растения, семена которых не обработаны спорами триходермы, опыт - растения, семена которых обработаны методом опудривания спорами гриба; R1 – вариабельная флуоресценция, R2 – соотношение гранальной и агранальной структуры хлоропластов.

Таким образом, микроорганизмы – антагонисты положительно действуют на всхожесть и энергию прорастания семян различных сортов пшеницы и ячменя. Антагонисты положительно влияют на физиолого-морфологические параметры растений и урожайность, независимо от их сортовой принадлежности. Штамм МГ-97 *Trichoderma asperellum* оказывает стимулирующее действие на накопление белков, углеводов и хлорофилла растением, на соотношение гранальной и агранальной структуры хлоропластов.

Методом электронной микроскопии показан процесс непосредственного взаимодействия штамма *Trichoderma asperellum* с растениями.

6.3. Роль грибов рода *Trichoderma* в жизнедеятельности амаранта

При обработке семян амаранта спорами штамма «Универсальный» *Trihoderma harzianum* получен наибольший эффект. Все исследуемые параметры исследуемых растений выше по сравнению с контролем: увеличилась сырая и сухая биомасса, длина надземной и корневой систем, количество листьев (рис. 13). Объем корневой системы увеличился у гибрида К–65 на 48 %, у К–45913 на 51,7 % - в условиях светокультуры, на 36,6 % и 40,6 %, соответственно, в открытом грунте. Содержание углеводов у опытных вариантов увеличилось более чем в 1, 5 раза.

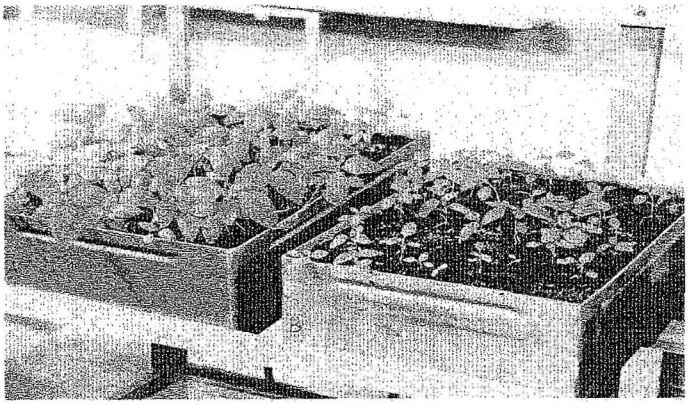

Рис. 13. Влияние штамма «Универсальный» *Trihoderma harzianum* на ростовые процессы амаранта, выращенного в условиях светокультуры.

Примечание: А – опытный вариант, В – контрольный вариант

При обработке семян спорами триходермы появление всходов происходило раньше по сравнению с контрольным вариантом.

Обнаружено, что у амаранта гибрида К – 65, выращенного в условиях светокультуры, содержание зеленых пигментов в опытном варианте увеличилось на 56,6 %, а у амаранта гибрида К – 45913, семена которого были

обработаны спорами *T. harzianum* и выращенного в естественных условиях, общее содержание хлорофилла возросло более, чем в два раза. Штамм «Универсальный» *T. harzianum* способствовал интенсивному росту растений. Достоверных различий по действию *T. harzianum* на параметры ТИНУФ обнаружить не удалось, что, вероятно, связано с особенностями метаболизма исследуемого растения, с его пластичностью и легкой адаптируемостью к различным условиям обитания.

6.4. Взаимоотношения микроорганизмов-антагонистов с голосеменными растениями

Эксперименты с голосеменными растениями: сосна, лиственница, ель, проведенные в условиях лесопитомника, защищенного грунта, светокультуры, показали, что микроорганизмы - антагонисты: *Trichoderma harzianum, Pseudomonos fluorescens* и препараты, изготовленные на их основе, стимулируют ростовые процессы растений: достоверно увеличивалась длина надземной части и корневой системы, биомасса сеянцев, содержание зеленых пигментов (рис. 14).

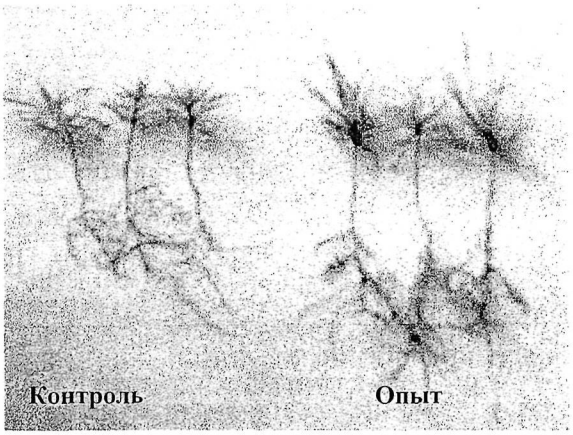

Рис.14. Влияние штамма «Универсальный» *Trichoderma harzianum* на ростовые процессы сосны обыкновенной в условиях защищенного грунта

Примечание: контроль – семена необработанные, опыт – семена, обработанные методом опудривания спорами гриба *Trihoderma harzianum*

Trichoderma harzianum и *Pseudomonos fluorescens* достоверно увеличивают энергию прорастания и всхожесть сеянцев. Внесение антагонистов на семена оказывает существенное влияние на микрофлору прикорневой зоны сеянцев, снижает численность фитопатогенных форм грибов: *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, что приводит к повышению устойчивости сеянцев и к снижению их отпада (рис. 15, табл. 12).

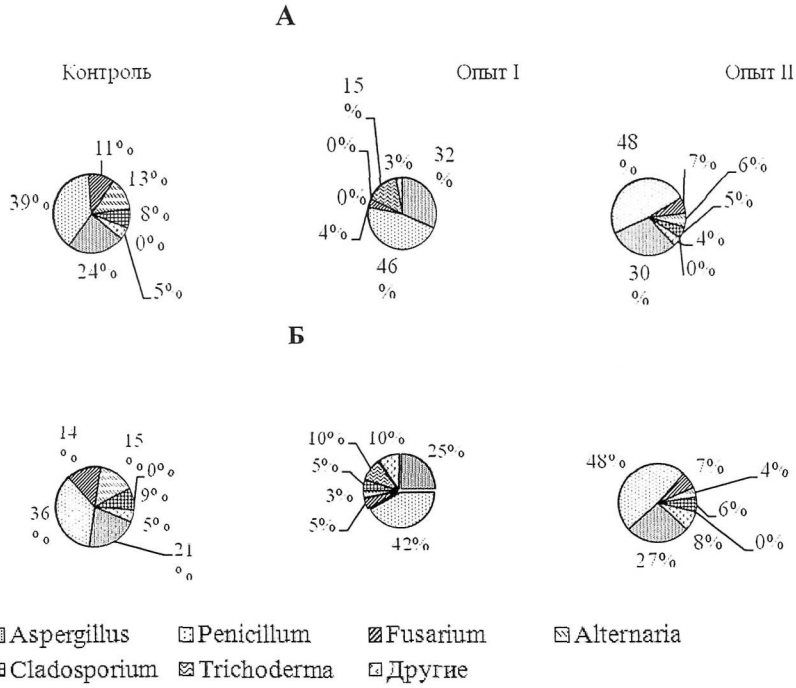

Рис.15. Процентное соотношение количества различных родов грибов в ризоплане сосны (А) и лиственницы (Б) при обработке различными биопрепаратами

Примечание: контроль - необработанные семена; опыт I – семена, обработанные триходермином - С; опыт II – семена, обработанные препаратом Rizo-94.

Таблица 12 - Влияние микроорганизмов – антагонистов на энергию прорастания и всхожесть сеянцев сосны обыкновенной, выращенных в условиях светокультуры

Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	% отпада
Контроль	49	57	58
Опыт 1	66	78	21
Опыт 2	93	90	9

Примечание: контроль – необработанные семена; опыт 1 – семена, обработанные *Pseudomonas fluorescens R-94*; опыт 2 – семена, опудренные спорами *Trichoderma harzianum*

На основании проведенных исследований можно сделать заключение, что одним из наиболее перспективных методов борьбы с инфекционными заболеваниями древесных пород является метод, основанный на использовании антагонистических взаимоотношений между микроорганизмами. Такие микроорганизмы-антагонисты, как *Trichoderma harzianum, Pseudomonos fluorescens R-94* характеризуются рядом свойств, которые оказывают воздействие на рост и развитие растений, повышают их устойчивость к инфекционным заболеваниям.

ВЫВОДЫ

1. Фотопериод оказывает специфическое действие на интенсивность газообмена растений: интенсивность истинного фотосинтеза и дыхания у растений пшеницы и овса была выше на непрерывном освещении. Причем газообмен надземной части пшеницы, выращенной как на фотопериоде, так и на непрерывном освещении, выше, чем у овса.

2. Отношение дыхательных затрат к истинному фотосинтезу, по мере накопления биомассы и формирования фотосинтетического аппарата, как у надземной части, так и у целого растения от стадии всходов к стадии первого листа резко снижалось. В стадии всходов у растений доля дыхательных затрат от фотосинтеза была максимальной.

3. На начальных этапах онтогенеза доля дыхания поддержания составляет в среднем 80 - 90 % в суммарном дыхании растений пшеницы и

овса, что связано с перестройкой фотосинтетической активности растения и переходом его от гетеротрофного типа питания к автотрофному.

4. Установлено, что коэффициент дыхания поддержания у растений пшеницы и овса уменьшается от всходов к третьему листу, это характерно для надземной части, корневой системы и целого растения. Особенно резкие изменения отмечены для надземной части растений, выращенных на непрерывном освещении.

5. Длительность светового периода оказывает существенное влияние на соотношение дыхательных затрат и интенсивность поступления ассимилятов в корневую систему растений гороха, которое на непрерывном освещении составляло 0,62, а на фотопериоде – 0,58.

6. Действие микроорганизмов - антагонистов на рост и развитие растений носит двоякий характер:

с одной стороны их действие опосредовано, т.к. они, действуя на микрофлору почв, снижают ее численность, что приводит к повышению урожайности растений,

с другой стороны они оказывают непосредственное влияние на метаболические процессы, протекающие в растениях, и на их продуктивность за счет их непосредственного взаимодействия с растениями.

7. При обработке семян спорами гриба *Trichoderma asperellum* МГ-97 у вегетирующих растений отмечен более интенсивный захват световой энергии фотосистемой II, а также выявлено изменение соотношения гранальных и агранальных структур хлоропластов в сторону увеличения содержания хлорофилла *b* в гранальных участках.

8.Стимулирующий эффект штаммов грибов из рода *Trichoderma* проявляется в накоплении основных метаболитов растений – белков и углеводов. Фотосинтетический аппарат растений пшеницы, семена которых обработаны спорами штамма МГ- 97 гриба *Trichoderma asperellum*, устойчив к действию высоких температур.

Основное содержание работы изложено в следующих публикациях:

1.Гольд, В.М. К вопросу о регуляторном действии синего света в процессе фотосинтеза / В.М.Гольд, Т.И.Боткина. // Информационный бюллетень – Иркутск, 1970. - №7. - С. 31-32.

2. Гольд, В.М. Исследование фотосинтеза у аспидистры // Информационный бюллетень/ В.М.Гольд, Н.А. Гаевский, Т.И.Боткина, Ю.С.Григорьев, О.Н. Юзикова - Иркутск. 1972. №10. - С. 35-36.

3*.Гольд, В.М. Активность фотохимических реакций у аспидистры на синем и красном свету / В.М.Гольд, Н.А. Гаевский, **Т.И.Боткина,** Ю.С.Григорьев // Физиология растений. - 1973. - 20. - № 3. - С. 539-543.

4. Голованова, Т.И. Действие ингибиторов дыхания на накопление крахмала в листьях растений, экспонируемых на качественно различном свету / Т.И. Голованова, В.М.Гольд // ВИНИТИ. - № 1069-85. Деп. - С. 1-13.

5.Голованова, Т.И.Действие синего и красного света на дыхательные системы / Т.И. Голованова, В.М.Гольд, Ю.Ф. Портнова // ВИНИТИ. -24. 04. 92. -№ 1387-1392. Деп. - С. 1-13.

6.Голованова, Т.И. Роль темнового дыхания растений в продукционном процессе / Т.И. Голованова, В.М.Гольд, Е.В. Михайленко // Актуальные проблемы биологии. - Красноярск. - 1994. - С.23.

7.Голованова, Т.И. Действие грибов рода *Trichoderma* на компоненты агроценозов томатов / Т.И.Голованова, В.М. Гукасян, Т.И. Громовых, С.В. Шмарловская // Методические аспекты экспериментальной работы в исследованиях агрономического профиля. - Красноярск. - 1995. - С. 56-57.

8.Голованова, Т.И. Исследование составляющих темнового дыхания у растений на начальных этапах онтогенеза / Т.И. Голованова, В.М. Гольд // ВИНИТИ. 20. 03. 96. - № 869-В 96.

9.Голованова, Т.И. Триходерма как регулятор ростовых процессов / Т.И.Голованова, Т.И. Громовых, В.М. Гукасян, Т.В. Тимонина, Е.А. Юева // ВИНИТИ. - 16.02.96. № 502-В 96. - 14 с.

10.Gromovykh, T.I. The application of microbiological antagonism for biological control of damping-off in nurseriies / T.I.Gromovykh, A.L. // Proceedings of the third meeting of IUFRO Malinovsky, V.M. Gukasyan, B.A. Tulpanova, T.I. Golovanova Working Party S7. - 03-04 «Diseases and insects in forest nurseries». Report 97-4. USA. - 1997. - P. 138-144.

11.Голованова, Т.И. Использование грибов рода триходерма как стимуляторов роста / Т.И.Голованова, Т.И.Громовых, В.М.Гукасян // ВИНИТИ. - 28.04.97. - № 1417-В 97. - 11 с.

12.Голованова, Т.И. *Trichoderma harzianum* и ростовые процессы растений / Т.И.Голованова, Т.И.Громовых, В.М.Гукасян, Е.С. Исупова, Т.И. Тимонина, Е.А. Юева // ВИНИТИ. - 13. 06. 97. - № 1948-В-97. - 7 с.

13*.Громовых, Т.И. Использование микробного антагонизма в борьбе с инфекционным полеганием сеянцев хвойных/ Т.И.Громовых, В.М.Гукасян, А.Л. Малиновский, В.А. Тюльпанова, **Т.И. Голованова** // Сибирский экологический журнал. - 1997. - № 5. - С. 501-504.

14*.Громовых, Т.И. *Trichoderma harzianum Rifai aggr.* как фактор повышения устойчивости томатов к возбудителям корневой гнили /Т.И.Громовых, В.М.Гукасян, **Т.И.Голованова,** С.В.Шмарловская // Микология и фитопатология. - 1998. - Т.32. -Вып. 2. - С. 73-78.

15.Gromovykh, T.I. Perspectives of biopreparations use in increase of Larix sibirica seedling keeping / Gromovykh, V.M. Gukasyan, T.I. Golovanova, S.V. Shmarlovskaya, H.A. Shilkina // Larix-98: World Resources for Breeding, Resistance and Utilization: - Abstracts IUEFRO International Symposium. - Krasnoyarsk. - September 1-5. - 1998. - P. 36-37.

16.Golovanova, T.I. The effect of these biopreparations on growth process of Larix / T.I. Golovanova, T.I.Gromovykh, V.M. Gukasyan, I.G. Cenchilo. // Larix-98: World Resources for Breeding, Resistance and Utilization: - Abstracts IUEFRO International Symposium. - Krasnoyarsk. - September 1-5. - 1998. - P. 35-36.

17.Голованова, Т.И. Влияние спор гриба *Trichoderma harzianum* на высшие растения / Т.И. Голованова // Успехи медицинской микологии. - Москва. - 2003. - Т.1. - С. 267-270.

18*.Голованова, Т.И. Физиолого-морфологические параметры растений при действии спор гриба рода *Trichoderma* / Т.И.Голованова, А.А.Аксентьева // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. -2003. - С. 134-139.

19*.Голованова, Т.И. Влияние спор гриба рода *Trichoderma* на томаты / Т.И.Голованова, Т.В.Тимонина. // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. -2004. - С. 48-53.

20*.Голованова, Т.И.. Темновое дыхание и его составляющие на начальных этапах онтогенеза / Т.И.Голованова // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. - 2005. - С. 200-205.

21*.Голованова, Т.И. Роль грибов рода *Trichoderma* в жизнедеятельности сосны обыкновенной / Т.И.Голованова, И.Г. Сенчило // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. - 2005. - С. 205-210.

22*.Голованова, Т.И. Реакция фотосинтетического аппарата на обработку растений пшеницы спорами гриба рода *Trichoderma* / Т.И.Голованова, Е.А.Логинова // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. - 2005. - С. 210-215.

23*.Голованова, Т.И. Влияние гриба рода *Trichoderma* на ростовые процессы амаранта / Т.И.Голованова, Н.В.Ширкевич // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. - 2006. - С. 99-103.

24*.Сичкарук, Е.А.Влияние спор гриба рода *Trichoderma* на различные группы микроорганизмов в ризосфере растений / Е.А.Сичкарук, **Т.И.Голованова** // Вестник Красноярского государственного университета. - Красноярск. - 2006. - С.124-127.

25.Голованова, Т.И. Влияние грибов рода *Trichoderma* на ростовые процессы растений / Т.И.Голованова, Е.В.Долинская, Ю.Н.Костицина // Электронный

научный журнал «Исследовано в России» 173 http: // zhumal. ape. relam. ru /articles/ 2008/ 013. pdf. - 10 с.

26.Голованова, Т.И. Оценка влияния гриба рода триходерма на фотосинтетический аппарат растений / Т.И. Голованова, Е.В. Долинская // Международная научная конференция «Проблемы биоэкологии и пути их решения» (II Ржавитинские чтения). - Саранск, 15-18 мая. - 2008. - С. 201-203.

27. Голованова, Т.И. Растения и ассоциативные микроорганизмы / Т.И.Голованова, Е.В.Долинская, Е.А.Сичкарук, О.Л.Песегова //Вторая Международная научно-практическая конференция «Проблемы биологии, экологии, географии, образования: история и современность». - Санкт-Петербург, 3-5 июня. - 2008. - С. 113-115.

28.Голованова, Т.И. О возможности использования микроорганизмов-антагонистов для повышения продуктивности растений / Т.И.Голованова, Е.В.Долинская, Е.А.Сичкарук // Международная научная конференция «Теоретические и прикладные аспекты биохимии и биотехнологии растений». Сборник научных трудов III Международной научной конференции. - Минск, 14-16 мая. - 2008. - С. 396 – 398.

* - Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Подписано в печать 09.11.2009.
Формат 60x84/16. Усл. печ. л. 1,9.
Тираж 120 экз. Заказ №830/09

Отпечатано в типографии ИПК СФУ
660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 82а