

УДК 581.1

## **ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ФЕНИЛАЛАНИН-АММИАК-ЛИАЗЫ, СУММАРНОГО СОДЕРЖАНИЯ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ И ЛИГНИНА В ПРОРОСТКАХ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ ФУЗАРИОЗНОЙ ИНФЕКЦИИ И САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ**

© 2007 г. **В. Г. Адамовская, О. О. Молодченкова,  
Л. Й. Цисельская, Л. Я. Безкровная**

*Селекционно-генетический институт -  
Национальный центр семеноведения и сортоизучения  
Украинской академии аграрных наук  
(Одесса, Украина)*

Изучено в динамике изменение суммарного содержания фенольных соединений, лигнина и активности фенилаланин-аммиак-лиазы (ФАЛ) в проростках ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) при заражении растений *Fusarium culmorum* и действии салициловой кислоты (СК). Установлены различия в ответной реакции растений на действие салициловой кислоты и фузариозной инфекции у контрастных по устойчивости генотипов ярового ячменя. Высказано предположение, что уровень активности ФАЛ в патосистеме *H. vulgare – Fusarium culmorum* не входит в число лимитирующих факторов, определяющих конечное содержание лигнина и фенольных соединений. Показано дифференцированное изменение активности ФАЛ и суммарного содержания фенольных соединений и лигнина при действии салициловой кислоты в зависимости от устойчивости генотипов к фузариозу. Отмечена возможность опосредованного участия салициловой кислоты в функционировании фенилпропаноидного пути биосинтеза лигнина и фенольных соединений.

**Ключевые слова:** *Hordeum vulgare* L., фенилаланин-аммиак-лиаза, фенолы, лигнин, фузариоз, салициловая кислота

<sup>1</sup> Решающая роль в адаптации растений к воздействию неблагоприятных факторов среды принадлежит защитным биохимическим системам, индуцируемым под влиянием этих факторов. Известно, что одной из защитных реакций растений на действие биогенных и абиогенных стрессоров является активация фенольного метаболизма и, в частности, синтеза фермента, катализирующего первую и скорость-лимитирующую реакцию фенилпропаноидного пути (дезаминирование фенилаланина) – ФАЛ. Показано, что ФАЛ принимает участие в формировании посредников салициловой кислоты (СК), фитоалексинов, мономеров лигнина (ЛГ),

которые изменяют механические и химические барьеры клеток растений [10, 11, 21]. Важная роль фенольных соединений (ФС) в устойчивости растений к грибным заболеваниям подчеркивалась неоднократно [3]. Продемонстрирована связь между устойчивостью яровой пшеницы к стеблевой ржавчине и способностью растений к накоплению ФС [17]. Значительные сдвиги в активности ФАЛ происходят в ответ на действие многих факторов: света, температуры, механического повреждения, регуляторов роста, дефицита бора [5, 8, 15, 16, 18, 22].

Формирование защитных реакций растений сопровождается включением разных сигнальных систем, которые передают элиситорные сигналы на геном, что приводит к экспрессии защитных генов. Частью этих реакций является значительное увеличение уровня сиг-

---

<sup>А</sup>адрес для корреспонденции: Адамовская Валентина Германовна, Селекционно-генетический институт УААН, Овидиопольская дорога, 3, г. Одесса, 65036, Украина, e-mail: adam@paco.net

## ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ

нальных соединений, в частности СК [2]. В механизме индукции СК устойчивости растений к инфекции включается синтез индивидуальных PR-белков, играющих в растениях защитную роль при патогенезе [12]. Показано, что под действием СК происходит усиление активности гидролитических и протеолитических ферментов, участвующих в защитных реакциях растений [1, 7, 19]. Однако, насколько нам известно, в литературе практически отсутствуют данные относительно изменения активности ФАЛ и содержания различных ФС в растениях при действии СК [11]. В то же время исследование физиолого-биохимических процессов, происходящих в растениях под влиянием СК, и сравнение их с аналогичными процессами при фито-заболеваниях, имеет важное значение для изучения индуцирования защитных механизмов и разработки методов оценки растений на устойчивость к стрессовым факторам различной природы.

Исходя из этого, в данной работе изучали действие фузариозной инфекции и СК на активность ФАЛ, суммарное содержание ФС и ЛГ в проростках ярового ячменя, различающихся по устойчивости к возбудителям фузариозных гнилей.

### МЕТОДИКА

Объектом исследования служили надземная часть проростков и корни 3-7-суточных проростков ярового ячменя, различающихся по устойчивости к возбудителям фузариозных гнилей. Работу проводили на двух генотипах ярового ячменя, контрастных по устойчивости к фузариозу: Нутанс-244 – устойчивый, Рось – восприимчивый. Растения выращивали при 24°C на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой (контроль), 2 мМ СК (вариант 1), и на среде, содержащей 10<sup>5</sup> млн. конидий высоко-патогенного штамма *Fusarium culmorum* (вариант 2).

Активность ФАЛ определяли по методу [22] в нашей модификации. ФАЛ экстрагировали из тканей проростков 0,1 М боратным буфером с рН 8,8 при +4°C в течение 30 мин при соотношении масса:объем 1:17. Реакционная смесь состояла из 0,1 мл ферментного препарата и 0,4 мл боратного буфера, рН 8,8, содержащего 12 мМ L-фенилаланина. В контроль вместо фермента добавляли 0,1 мл дистиллированной воды. Реакционную смесь инкубировали в течение 16 часов при 37°C. Активность фермента определяли спектрофотометрическим методом по изменению оптической плотности

при 290 нМ. Активность ФАЛ выражали в единицах оптической плотности ( $\Delta E/\text{мг}$  белка). Содержание белка определяли по методу Лоури [20]. Содержание ЛГ, суммарных ФС определяли по методам, описанным Ермаковым и др. [4].

Опыты проводили в 3-х кратной биологической и 3-х кратной аналитической повторностях. В таблицах приведены средние арифметические из всех определений и их стандартные отклонения. Цифровой материал обработан статистически с помощью программы “Анализ данных электронных таблиц Microsoft Excel”. Оценка различий в содержании изучаемых показателей в опытных и контрольных растений проведена по критерию Вилкокса [13].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение содержания суммарных ФС и ЛГ в тканях надземной части проростков и корнях ярового ячменя при действии СК и возбудителей фузариозной инфекции свидетельствует о том, что они оказывают заметное влияние на эти показатели (табл. 1, 2). Так, у устойчивого генотипа в тканях корней при действии СК наблюдалось резкое увеличение содержания суммарных ФС на всём протяжении эксперимента с максимумом на 5-е сутки прорастания (231% относительно контроля). Аналогичная закономерность отмечалась и в изменениях содержания ЛГ в тканях корней, с максимумом на 3-и сутки прорастания (323% по сравнению с незаражёнными растениями) (табл. 1).

Совершенно другая картина наблюдается при использовании в эксперименте восприимчивого генотипа. Так, при действии СК в тканях корней у восприимчивого генотипа содержание суммарных ФС и ЛГ, как правило, снижалось. Исключением явились 3-и и 6-е сутки прорастания, когда уровень суммарных ФС и ЛГ превышал контрольный на 33,8 и 112,5% соответственно (табл. 2). В тканях надземной части проростков у устойчивого генотипа наличие в среде прорастания СК вызывало снижение содержания суммарных ФС и только на 6-е сутки прорастания отмечалось незначительное их увеличение (107,7% относительно контроля). В то же время у восприимчивого генотипа в тканях надземной части проростков при воздействии этого фактора, начиная с 5-х суток прорастания, содержание суммарных ФС резко возрастало (142,8-185,2% относительно контрольных растений). Содержание ЛГ в тканях надземной части проростков устойчивого генотипа (за исключением 3-х суток) в

Таблица 1

Динамика изменения активности ФАЛ, суммарного содержания фенольных соединений и лигнина при действии салициловой кислоты (СК) и фузариозной инфекции в проростках устойчивого генотипа ярового ячменя

Время прорастания, сут	контроль			СК			<i>Fusarium culmorum</i>			СК			<i>Fusarium culmorum</i>		
	ФС мг/г	ЛГ мг/г	ФАЛ ЕА/мг	ФС мг/г	ЛГ мг/г	ФАЛ ЕА/мг	ФАЛ ЕА/мг	ЛГ мг/г	ФАЛ ЕА/мг	ФС % от контроля	ЛГ % от контроля	ФАЛ % от контроля	ФС % от контроля	ЛГ % от контроля	ФАЛ % от контроля
Наземная часть проростков															
3	0,495	0,500	0,353	0,462	0,300	0,580	0,628	0,575	0,900	93,3	60,0	186,4	116,2	180,0	162,9
4	0,597	0,600	0,384	0,525	0,700	1,140	0,818	0,650	0,500	87,9	116,6	296,8	108,8	83,3	213,0
5	0,650	2,000	0,402	0,650	2,500	1,340	0,813	0,687	2,200	100,0	125,0	333,0	105,7	110,0	202,3
6	0,652	4,600	0,854	0,702	4,800	0,912	0,808	0,625	4,000	107,7	104,0	106,8	100,0	86,9	94,1
7	0,672	4,600	0,413	0,437	4,900	0,467	0,437	0,525	2,600	64,7	106,5	113,0	77,7	56,5	105,8
Корни															
3	0,600	2,100	0,837	0,937	6,800	1,360	0,758	0,937	1,700	156,2	323,8	162,4	156,2	80,9	90,5
4	0,550	4,800	1,020	0,662	10,80	2,110	0,742	0,600	2,700	120,4	225,0	206,8	109,1	56,2	72,2
5	0,479	6,300	0,888	1,100	7,200	0,894	0,585	1,310	9,500	231,0	114,3	100,7	275,8	150,8	65,9
6	0,745	4,300	0,480	1,200	5,200	0,333	1,070	1,200	5,900	161,1	120,9	69,3	157,0	137,2	222,9
7	0,762	4,600	0,350	0,940	4,900	0,340	0,673	0,962	5,600	123,3	106,5	97,1	126,2	121,1	285,7



присутствии СК возрастало и колебалось в интервале 104-125% относительно контроля. У восприимчивого генотипа индуцированное увеличение ЛГ при действии СК в тканях надземной части проростков отмечалось только на 6-е сутки прорастания (в остальных случаях их содержание было значительно ниже или находилось на уровне контрольных растений).

Изменение содержания суммарных ФС и ЛГ протекало на фоне изменения активности ФАЛ.

У устойчивого генотипа индуцированное увеличение активности ФАЛ в тканях надземной части проростков при действии СК наблюдалось во всех вариантах опыта с максимумом на 5-е сутки прорастания (333% относительно контроля). В тканях корней увеличение активности ФАЛ у этого генотипа отмечалось на 3-5-е сутки прорастания, а затем её активность резко снижалась. У восприимчивого генотипа активация ФАЛ при действии СК отмечалась в тканях корней на 3-7-е сутки прорастания (109,2-144,7 % относительно контрольных растений), а в тканях надземной части проростков у этого генотипа регистрировалось ингибирование активности ФАЛ на всех сроках проведения эксперимента.

Ответная реакция растений на действие фузариозной инфекции по изменению содержания изучаемых биологически активных веществ имеет как черты сходства, так и значительные различия по сравнению с действием СК. Так, присутствие в среде проращивания патогена в тканях корней у устойчивого генотипа вызывало увеличение содержания суммарных ФС и их максимальный уровень, как и под влиянием СК, приходился на 5-е сутки прорастания (231% относительно контроля). В то же время в отличие от воздействия СК, при инфицировании патогеном у этого генотипа в тканях корней увеличение содержания ЛГ наблюдалось только начиная с 5-х суток прорастания и уровень индуцированного увеличения суммарного содержания ЛГ был ниже, чем при действии СК в 2,2 раза (табл. 3). В тканях надземной части проростков у устойчивого генотипа при заражении отмечалось 2 пика увеличения содержания ЛГ на 3-и (180 % относительно контроля) и 5-е сутки прорастания (110 % относительно контроля). У восприимчивого генотипа при действии патогена регистрировался совершенно иной характер изменения содержания ЛГ в тканях надземной части проростков и корней. В отличие от действия СК, фу-

зариозная инфекция способствовала увеличению содержания ЛГ в тканях надземной части проростков и корней у этого генотипа практически на всем протяжении опыта, за исключением 4-х и 5-х суток прорастания (85 и 80% соответственно). Подобные изменения содержания ЛГ при внесении в среду проращивания мицелия гриба наблюдали и другие исследователи [15, 20].

Характер изменения активности ФАЛ у исследуемых нами генотипов ячменя при действии патогена также неодинаковый. Так, у устойчивого генотипа в тканях надземной части проростков под влиянием фузариозной инфекции отмечалось значительное увеличение активности фермента на 3-5-е сутки прорастания (162,9-213,0% относительно контроля), а в дальнейшем активность находилась на уровне контроля (7-е сутки) или чуть ниже (6-е сутки). В тканях корней у этого генотипа увеличение активности ФАЛ регистрировалось только на 6-е и 7-е сутки прорастания (229 и 225,7% относительно контроля). У восприимчивого генотипа при заражении патогеном, в отличие от действия СК, в тканях надземной части проростков активация ФАЛ не отмечалась только на 3-и и 5-е сутки прорастания. В тканях корней восприимчивого генотипа инфицирование вызывало индуцированное увеличение активности ФАЛ только на 3-и сутки прорастания (122,5 % относительно контроля) (табл. 1, 2).

Для удобства сопоставления полученных значений, характеризующих изменение активности ФАЛ, суммарного содержания ЛГ и ФС у различных по устойчивости генотипов при действии изучаемых факторов в табл. 3 представлены величины суммарного содержания ЛГ, ФС и активности ФАЛ на протяжении всего эксперимента отдельно в тканях надземной части проростков и корнях, и в пересчете на целое растение.

Анализируя все вышесказанное, можно констатировать, что ответная реакция растений на действие СК и фузариозной инфекции у контрастных по устойчивости генотипов ярового ячменя определяется разными механизмами. На это указывает не только неодинаковое количественное содержание ЛГ и ФС у этих генотипов, но и уровень изменения активности ФАЛ (табл. 1, 2). Одной из вероятных причин повышения активности ФАЛ у устойчивых генотипов при действии СК может быть более эффективное функционирование фенилпропаноидного пути биосинтеза фенольных соединений, которое реализуется в более интенсивном

**ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ**

Таблица 3

**Суммарное содержание суммарных ФС, ЛГ и суммарной активности ФАЛ  
в проростках генотипов ярового ячменя на разных фонах проращивания (3-7-е сутки)**

Варианты	Контроль			СК			<i>Fusarium culmorum</i>		
	ФС мг/г	ЛГ мг/г	ФАЛ ЕА/мг	ФС мг/г	ЛГ мг/г	ФАЛ ЕА/мг	ФС мг/г	ЛГ мг/г	ФАЛ ЕА/мг
Надземная часть проростков	3,07 ± 0,02	12,30 ± 0,3	2,41 ± 0,05	2,78 ± 0,04	13,20 ± 0,2	4,52 ± 0,08	3,10 ± 0,05	10,20 ± 0,15	3,50 ± 0,05
	3,13 ± 0,04	22,10 ± 0,4	3,57 ± 0,03	4,84 ± 0,05	34,90 ± 0,4	5,03 ± 0,1	5,00 ± 0,03	24,80 ± 0,5	3,83 ± 0,02
	6,20 ± 0,04	34,40 ± 0,2	5,98 ± 0,02	7,62 ± 0,03	48,10 ± 0,5	9,55 ± 0,3	8,10 ± 0,1	35,00 ± 0,7	7,33 ± 0,05
<b>Устойчивые генотипы</b>									
Надземная часть проростков	3,65 ± 0,04	7,60 ± 0,09	4,50 ± 0,07	4,00 ± 0,07	6,20 ± 0,05	3,40 ± 0,08	4,85 ± 0,05	8,30 ± 0,05	4,40 ± 0,02
	2,80 ± 0,03	23,40 ± 0,3	5,00 ± 0,1	2,57 ± 0,03	17,00 ± 0,2	5,10 ± 0,1	3,85 ± 0,02	27,60 ± 0,3	3,91 ± 0,05
	6,45 ± 0,05	31,10 ± 0,4	9,50 ± 0,08	6,57 ± 0,04	23,20 ± 0,3	8,50 ± 0,2	8,70 ± 0,1	35,90 ± 0,4	8,31 ± 0,03
<b>Восприимчивые генотипы</b>									
Надземная часть проростков	3,65 ± 0,04	7,60 ± 0,09	4,50 ± 0,07	4,00 ± 0,07	6,20 ± 0,05	3,40 ± 0,08	4,85 ± 0,05	8,30 ± 0,05	4,40 ± 0,02
	2,80 ± 0,03	23,40 ± 0,3	5,00 ± 0,1	2,57 ± 0,03	17,00 ± 0,2	5,10 ± 0,1	3,85 ± 0,02	27,60 ± 0,3	3,91 ± 0,05
	6,45 ± 0,05	31,10 ± 0,4	9,50 ± 0,08	6,57 ± 0,04	23,20 ± 0,3	8,50 ± 0,2	8,70 ± 0,1	35,90 ± 0,4	8,31 ± 0,03

**Примечание:** в таблице приведены средние арифметические из трех повторностей одного опыта и их стандартные ошибки.

Таблица 4

Коэффициент соотношения суммарного содержания ФС, ЛГ и суммарной активности ФАЛ при поражении фузариозом и действии салициловой кислоты в проростках ярового ячменя, различающихся по устойчивости к фузариозу (относительно контрольных растений)

Варианты	Салициловая кислота			<i>Fusarium culmorum</i>		
	ФС	ЛГ	ФАЛ	ФС	ЛГ	ФАЛ
Устойчивые генотипы	1,23	2,27	1,60	1,31	1,02	1,22
Восприимчивые генотипы	1,01	0,74	0,89	1,35	1,15	0,87

накоплении лигнина и ФС. В отличие от устойчивых, у восприимчивых генотипов при действии этого фактора содержание лигнина существенно ниже, а содержание ФС находится на уровне контрольных растений. Вполне допустимо, что непосредственной причиной низкого содержания лигнина у этого генотипа является неэффективная работа фенилпропаноидного пути, что косвенно подтверждается значительным снижением активности ФАЛ. По-видимому, активатором или ингибитором фенилпропаноидного пути в нашем эксперименте может выступать СК.

Известно, что СК является индуктором белок-протеиназной системы, активация которой сопровождается изменением уровня свободных аминокислот, в том числе фенилаланина, дифференцированно в зависимости от устойчивости генотипов к фузариозу [1, 7]. Кроме того, существует еще один аспект возможного участия СК в функционировании фенилпропаноидного пути, который реализуется в каскаде реакций, индуцированных окислительным взрывом и NO-синтетазной системой. Показано, что оксид азота активирует экспрессию гена ФАЛ, что приводит, по всей видимости, также к изменению количественного содержания фенилаланина. Появившееся при этом дополнительное количество фенилаланина при участии ФАЛ подвергается дезаминированию и направляется в реакции образования фенольных соединений и для биосинтеза белков [2]. При этом количество фенилаланина, которое может использовать ФАЛ на синтез ФС, зависит от интенсивности биосинтеза белка [9].

При инфицировании растений фузариозом коэффициент соотношения суммарного содержания ЛГ и ФС у устойчивых и восприимчивых генотипов практически одинаковый, а коэффициент соотношения ФАЛ у устойчивых генотипов в 1,4 раза выше, чем у восприимчивых (табл. 4). Не исключено, что установлен-

ный в наших экспериментах низкий уровень активности ФАЛ у восприимчивых генотипов при действии патогена связан с ускоренной спонтанной инактивацией фермента данным патогеном либо с синтезом специфического ингибитора ФАЛ в этих условиях. Аналогичные эффекты наблюдались авторами и в других работах [6, 8].

Инактивирующий эффект действия патогена на активность ФАЛ особенно заметен в тканях корней у восприимчивых генотипов (табл. 3). Вместе с тем, следует подчеркнуть, что активность ФАЛ в корнях незараженных растений у восприимчивых генотипов выше, чем у устойчивых в 1,4 раза. А при действии патогена активность ФАЛ в тканях корней у обоих генотипов находится на одинаковом уровне. В то же время суммарное содержание лигнина у восприимчивого генотипа выше, чем у устойчивого (27,6% и 24,8% соответственно) (табл. 1, 2). Есть основания полагать, что уровень активности ФАЛ в патосистеме *H. vulgare* – *Fusarium culmorum* не входит в число лимитирующих факторов, определяющих конечное количественное образование ЛГ и ФС [8, 9]. Однако определяющая роль этого фермента в изменении содержания ФС показана при действии других биотических и абиотических факторов [5, 14, 16, 17, 21].

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что при действии патогена и СК в растениях ярового ячменя происходит активация фенольного метаболизма. Это проявляется в изменении содержания ФС, ЛГ и активности ФАЛ. В целом же изменения в фенольном метаболизме у генотипов ярового ячменя являются важным процессом, связанным с формированием устойчивости к действию изучаемых факторов.

**ЛИТЕРАТУРА**

1. *Адамовская В.Г., Клечковская Е.А., Молодченкова О.О., Вовчук С.В.* Изменение протеиназно-ингибиторной системы озимой пшеницы под действием салициловой кислоты и *Fusarium* // Физиология растений. – 2000. – Т. 47, № 2. – С. 210-215.
2. *Васюкова Н.И., Герасимова Н.И., Озерецковская О.Л.* Роль салициловой кислоты в болезнеустойчивости растений // Прикл. биохим. и микробиол. – 1999. – Т.35, №5. – С. 557-563.
3. *Запрометов М.Н.* Фенольные соединения.– М.: Наука, 1993. – 272 с.
4. *Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др.* Методы биохимического исследования растений. – Л.: Агропромиздат, 1987. – 429 с.
5. *Ксендзова Э.Н.* Активность фенилаланин-аммиак-лиазы в листьях устойчивых и восприимчивых к бурой ржавчине сортов пшеницы // Микология и фитопатология. – 1978. – Т. 12, вып. 1. – С. 19-22.
6. *Лаанест Л.Э., Маргна У.В.* Роль фенилаланин-аммиак-лиазы в накоплении флавоноидов в проростках гречихи // Физиология растений. – 1972. – Т. 19, вып.6. – С. 1157-1164.
7. *Молодченкова О.О.* Влияние салициловой кислоты на протеиназно-ингибиторную систему озимой пшеницы и ее участие в формировании устойчивости к фузариозу // Автореф. дис... канд. биол. наук. – К., 1997. – 24 с.
8. *Олениченко Н.А., Загоскина Н.В.* Ответная реакция озимой пшеницы на действие низких температур: образование фенольных соединений и активность L-фенилаланин-амиак-лиазы // Прикл. биохим. и микробиол. – 2005. – Т. 41, № 6. – С. 681-685.
9. *Паду Э.Х.* Свойства пероксидазы и фенилаланин-аммиак-лиазы при образовании и лигнификации клеточных стенок стебля пшеницы // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 3. – С. 408-415.
10. *Панина Я.С., Герасимова Н.Г., Чаленко Г.И. и др.* Салициловая кислота и фенилаланин-аммиак-лиаза в картофеле, инфицированном возбудителем фитофтороза // Там же. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 573-577.
11. *Тарчевский И.А., Максютова Н.Н., Яковлева В.Т., Гречкин А.Н.* Янтарная кислота – миметик салициловой кислоты // Там же. – 1999. – Т. 46. – С. 23-28.
12. *Тарчевский И.А., Чернов В.М.* Молекулярные аспекты фитоиммунитета // Микология и фитопатология. – 2000. – Т. 34, вып. 3. – С. 3-10.
13. *Холлендер М., Вулф Д.А.* Непараметрические методы статистики. – М.: Финансы и статистика, 1983. – 519 с.
14. *Шеин И.В., Шибистова О.Б., Зражевская Г.К.* Содержание фенольных соединений и активность ключевых ферментов их синтеза в гипокотиле сосны обыкновенной при фузариозе // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 4. – С.581-586.
15. *Шеин И.В., Андреева О.Н., Полякова Г.Г., Зражевская Г.К.* Изменение содержания фенольных соединений в каллусе сосны в ответ на элиситацию *Fusarium* разной степени патогенности // Там же. – 2003. – Т. 50, № 5. – С. 710-715.
16. *Школьник М.Я., Маевская А.Н., Сергейчук А.А.* Активность фенилаланин-аммиак-лиазы у чувствительных к недостатку бора у некоторых однодольных и двудольных растений // Там же. – 1980. – Т. 37, вып. 7. – С. 773-777.
17. *Чигрин В.В., Розым Л.В.* Изменение фенольного обмена у яровой пшеницы при заражении стеблевой ржавчиной// Там же. – 1969. – Т. 16, вып. 2. – С. 331-335.
18. *Ярулина Л.Г., Ибрагимов Р.И.* Активность фенилаланин-аммиак-лиазы и ингибиторов протеолитических ферментов в проростках пшеницы при септориозе // Физиология и биохимия культ. растений. – 2000. – Т. 32, № 3. – С. 223.
19. *Lowri K., Rosebrough Nj., Farr A.Z.* Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. – 1951. – V. 193, № 1. – P. 265-275.
20. *Rhodes M.I.C.* The physiological of significance of plants phenolic compounds // Ann. Proc. Phytochem. Soc. Europe. – 1985. – V. 25. – P. 99 - 117.
21. *Vance C.P., Kirk T.K., Sherwood R.T.* Lignification as a mechanism of disease resistance // Ann. Rev. Phytopathol. – 1980. – V. 18. – P. 259-288.
22. *Zucker M.* Induction of phenylalanine ammonia-lyase in Xaritin leaf disk. Photosythetic requirement and effect of day-length // Plant Physiol. – 1969. – V. 44. – P. 91-112.

Поступила в редакцию  
06.10.2006 г.

**АДАМОВСКАЯ и др.**

**THE CHANGE OF PHENYLALANINE-AMMONIA-LYASE ACTIVITY,  
CONTENT OF TOTAL PHENOLIC COMPOUNDS AND LIGNIN  
IN THE SEEDLINGS OF SPRING BARLEY AT THE INFLUENCE  
OF FUSARIOSE INFECTION AND SALICYLIC ACID**

V. G. Adamovskaya, O. O. Molodchenkova,  
L. Y. Ciselskaya, L. Ya. Bezkravnaya

*Plant Breeding & Genetic Institute - National Center of Seed and Cultivar Investigation  
of Ukrainian Academy of Agrarian Sciences  
(Odessa, Ukraine)*

The change of total phenolic compounds and lignin content and phenylalanine-ammonia-lyase (PAL) activity in the seedlings of spring barley is studied in dynamics under the infection plants by *Fusarium culmorum* and influence of salicylic acid (SA). The differences are established in plant responses under the influence of SA and fusariose infection by contrast on resistance genotypes of spring barley. It is supposed that the PAL activity level in pathosystem *H. vulgare* - *Fusarium culmorum* is not included into the number of limiting factors determining final content of lignine and phenolic compounds. The differentiated change of PAL activity and content of total phenolic compounds and lignin is shown under the SA influence depending on genotype's resistance to *Fusarium* spp. The possibility of the SA mediated participation in the functioning of phenylpropanoid way of lignin and phenolic compounds biosynthesis is noted.

**Key words:** *Hordeum vulgare* L., phenylalanine-ammonia-lyase, phenols, lignin, fusariose, salicylic acid

**ЗМІНА АКТИВНОСТІ ФЕНІЛАЛАНІН-АМІАК-ЛІАЗИ,  
СУМАРНОГО ВМІСТУ ФЕНОЛЬНИХ СПОЛУК ТА ЛІГНІНУ  
В ПРОРОСТКАХ ЯРОГО ЯЧМЕНЮ ЗА ДІЇ ФУЗАРІОЗНОЇ ІНФЕКЦІЇ  
ТА САЛІЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ**

В. Г. Адамовська, О. О. Молодченкова,  
Л. Й. Цісельська, Л. Я. Безкровна

*Селекційно-генетичний інститут –  
Національний центр насіннєзнавства і сортовивчення  
Української академії аграрних наук  
(Одеса, Україна)*

Вивчена в динаміці зміна вмісту сумарних фенольних сполук, лігніну і активності фенілаланін-амміак-ліази (ФАЛ) в проростках ярого ячменю (*Hordeum vulgare* L.) при зараженні рослин *Fusarium culmorum* та дії саліцилової кислоти (СК). Встановлені відмінності у реакції – відповіді рослин за дії СК та фузаріозної інфекції у контрастних за стійкістю генотипів ярого ячменю. Висловлено припущення, що рівень активності ФАЛ у патосистемі *H. vulgare* – *Fusarium culmorum* не входить до числа лімітуючих факторів, які визначають кінцевий вміст лігніну та фенольних сполук. Показана диференційована зміна активності ФАЛ та сумарного вмісту фенольних сполук і лігніну за дії СК залежно від стійкості генотипів до фузаріозу. Відзначена можливість опосередкованої участі СК у функціонуванні фенілпропаноїдного шляху біосинтезу лігніну та фенольних сполук.

**Ключові слова:** *Hordeum vulgare* L., фенілаланін-амміак-ліаза, феноли, лігнін, фузаріоз, саліцилова кислота