

УДК 581.132:633.11:632.954

ДЕЙСТВИЕ ТОРДОНА НА СВЕТОВЫЕ СТАДИИ ФОТОСИНТЕЗА ПШЕНИЦЫ ПРИ ПЕРВИЧНОЙ И МНОГОЛЕТНИХ ОБРАБОТКАХ

З. П. ГРИБОВА, М. К. СОЛНЦЕВ, В. А. ЗИНЧЕНКО, Л. А. ПОСТНОВ,
Л. Э. ГУНАР, В. А. КАРАВАЕВ, Л. М. ЕЛЬГИНА

(Институт химической физики АН СССР, МГУ,
кафедра химических средств защиты растений ТСХА)

В настоящее время с целью расширения спектра действия гербицидов широко применяют их смеси в различных сочетаниях. В частности, для уничтожения сорняков, устойчивых к 2,4-Д, в гербицидные смеси включают натриевую соль 3,5,6-трихлор-4-аминопиколиновой кислоты (тордон). Установлено, что систематическое применение 2,4-Д, банвела Д и тордона 22К на ряде репродукций яровой пшеницы сопровождается усилением токсического действия гербицидов на культуру. Прибавки урожая от применения гербицидов выше при первичном воздействии, чем после многолетних обработок. Наиболее сильное последствие на культуру отмечалось у тордона 22К [2]. Различен характер изменений азотного и фосфорного обмена пшеницы, впервые обработанной гербицидом и обрабатываемой этим же гербицидом в течение 3—6 лет (в поколениях) [3, 4]. Значит, ответная реакция растений на гербицид коррелирует с последствием обработок предыдущих репродукций.

Существует мнение о неспецифичности адаптации растений к различным неблагоприятным воздействиям (стрессам), об однотипности функциональных изменений [5]. Анализ литературных данных за последние 10 лет показал, что ответная реакция фотосинтетического аппарата на различные неблагоприятные воздействия проявляется в виде чередования фаз падение — подъем интенсивности процессов, слагающих фотосинтез, и завершается выходом на новый стационарный уровень, который определяется устойчивостью сорта и степенью неблагоприятного воздействия [7].

В связи с этим представляло интерес исследовать механизм действия тордона 22К на фотосинтетический аппарат пшеницы при первичном и длительном (в поколениях) воздействии. В настоящей работе методами электронного парамагнитного резонанса (ЭПР), термовысвечивания и индукции люминесценции исследовалось влияние тордона 22К на фотосинтетический аппарат листьев пшеницы. Наблюдаемые при обработке гербицидами изменения качественно подтверждены различными методами. Некоторые количественные несоответствия данных связаны с использованием экспериментального материала, полученного при различных условиях выращивания, неодинаковыми уровнями развития растений, а также, по-видимому, с периодичностью отклика фотосинтетического аппарата растений на стрессовые воздействия [5].

Материалы и методы

Пшеницу Саратовскую 29 выращивали в сосудах Митчерлиха на Селекционной генетической станции им. П. И. Лисицына (Тимирязевская академия) в вегетационных опытах. Для закладки опытов брали семена урожая 1980 г. многолетнего полевого опыта по изучению влияния тордона 22К при первичном и многолетних воздействиях [2]. В вегетационных опытах были следующие варианты: 1 — пересев культуры в течение 9 лет без применения гербицида (контроль); 2 — одноразовая обработка тордоном 22К в вегетационном опыте (в дальнейшем первичная); 3 — ежегодная обработка тордоном 22К в течение 8 лет в полевом опыте и на 9-й год в вегетационном (многолетняя); 4 — последствие обработок в течение 8 лет в полевом опыте, проверяемое в вегетационном опыте без обработки тордоном. Обработку в вегетационном опыте проводили в фазу кушения (на 22-й день после появления всходов).

В модельных опытах проростки пшеницы Саратовской 29 и Московской 21 выращивали на питательной среде Кнопа (0,5 нормы) в условиях 16-часового светового режима. Обработывали их либо путем пересадки на водный раствор гербицида в концентрации $2 \cdot 10^{-4}$ моля по д. в. (в контроле на дистиллированную воду), либо путем смачивания кисточкой листьев раствором гербицида. Хлоропласты из проростков пшеницы выделяли в 0,05-молярном трис HCl буфере (pH 7,9) и ресуспендировали в 0,07-молярном фосфатном буфере (pH 7,8). Пигменты определяли по методу Арнона [8], реакцию Хилла с феррицианидом калия в качестве акцептора электрона проводили по методике, описанной в работе [1].

Термолюминесценцию (ТЛ) изучали через сутки после обработки растений тордоном 22К в вегетационном опыте. Кривые ТЛ были сняты на установке, подробно описанной в работе [13]. Для измерений использовали высежки из средней части третьего листа 3—4 растений. Высежки листьев помещали в круглое углубление держателя диаметром 20 мм и прижимали покровным стеклом. Для стандартизации опытов образцы выдерживали в течение 5 мин в криостате в темноте при комнатной температуре (компоненты электронно-транспортной цепи (ЭТЦ) при этом переходят в окисленное состояние) и затем откачивали воздух из

криостата до давления 13 Па. Далее образец замораживали до -70° и облучали в течение 5 мин (доза 40 Вт/м²) светом лампы КГМ-30-300 через 10 см водный фильтр. Облученный образец быстро замораживали до -196° и через 1,5 мин начинали нагрев со скоростью 60 град/мин. Повторность опытов 5-кратная.

Для изучения индукции люминесценции использовали 8-дневные проростки пшеницы сорта Саратовская 29, взятые из модельного опыта. Флуоресценцию возбуждали светом лампы К-16-90 через широкополосные фильтры СЗС-8 и СЗС-19 с максимумом результирующего пропускания около 450 нм и 8 см водный фильтр (доза 3,5 Вт/м²). Излучение регистрировали на СФ-4 при длине волны $\lambda = 686$ нм при помощи ФЭУ-38. Кривые медленной индукции флуоресценции записывали на приборе КСП-4. Измерения проводили при комнатной температуре, используя высежки средних частей первого и второго листьев проростков пшеницы. Последние помещали в плоский держатель площадью 4,5 см² и перед измерением адаптировали к темноте в течение 5 мин.

Для измерения спектров ЭПР использовали 7—9-дневные проростки пшеницы Саратовской 29 и Московской 21. Высежки средних частей второго листа размером 20×3 мм помещали в плоскую кварцевую кювету и адаптировали образец к темноте в резонаторе спектрометра ЭПР при комнатной температуре. Спектры записывали при комнатной температуре на радиоспектрометре ЭПР фирмы «Брукер» (200 Д—SRC), снабженном мини-ЭВМ ASPECT-2000. Спектры записывали в следующей последовательности: темновой сигнал до освещения после или без 5—10-минутной адаптации; при освещении в резонаторе радиоспектрометра насыщающим светом с $\lambda > 690$ нм (фильтр КС-19,5 мм), возбуждающим преимущественно фотосистему 1 (ФС 1); при освещении с $\lambda > 400$ нм (стеклянный фильтр ЖС-11), возбуждающем обе ФС; темновой спектр после выключения света и темновой адаптации. Повторность опытов 4—5-кратная. Образцы освещали светом ртутной лампы сверхвысокого давления мощностью 1000 Вт (СВДШ-1000). Для отсеивания ИК диапазона спектра использовали водный фильтр толщиной 10 см. Условия записи спектров даны в подписях к рисункам.

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлена типичная кривая ТЛ листьев контрольных растений пшеницы Саратовской 29 в возрасте 23 дней, выращенных в сосудах Митчерлиха (кривая 1). Кривая имеет два пика: пик *B* с максимумом $T_B = 21^\circ$ и пик *C* с $T_C = 68^\circ$ [7]. Светосумма пика *B* в несколько раз превышает светосумму пика *C*. На кривой 2 (первичная обработка тордоном 0,1 кг/га) интенсивность пика *B* заметно падает и появляется пик *A* небольшой интенсивности при температуре $T_A = -14^\circ$. Максимумы пиков *B* и *C* при этом сдвигаются на 4–7° в область низких температур. Более существенно изменяется форма линии кривой ТЛ растений, обработывавшихся тордоном 22К в течение 8 лет в полевых условиях и не обработанных в вегетационном опыте (кривая 3). Амплитуда пика *B* существенно уменьшается, тогда как интенсивность высокотемпературного пика *C* растет. Более четко проявляется пик *A*. При дополнительной обработке этих растений в вегетационном опыте (доза 0,1 кг/га) пик *B* практически полностью исчезает, а интенсивность пика *C* продолжает увеличиваться.

Таким образом, характерные изменения кривых ТЛ листьев пшеницы при обработке тордоном 22К — появление низкотемпературного пика *A* с T_A около -14° и сдвиг пика *B* в низкотемпературную область, что свидетельствует, по-видимому, о частичном прерывании электронного транспорта в ЭТЦ хлоропластов между двумя ФС [6]. При многолетней обработке наряду с появлением низкотемпературного пика усиливается амплитуда пика *C*, что, по-видимому, связано с деградацией мембраны хлоропластов [9].

Для оценки изменения состояния ЭТЦ фотосинтетического аппарата пшеницы при взаимодействии ее компонент с некоторыми гербицидами (феназон, диурон) нами был использован метод индукции флуоресценции. На рис. 2 представлены кривые медленной индукции флуоресценции (во временном интервале до 5 мин) листьев 8-дневных проростков пшеницы Саратовской 29, выращенных на растворе Кюпа и обработанных тордоном 22К в концентрации $2 \cdot 10^{-4}$ моля за сутки до измерения.

На кривых индукции флуоресценции наблюдаются три максимума: OP_1 , OP_2 и OP_3 . У листьев растений, обработанных тордоном первично, максимумы полностью не исчезают, однако соотношение пиков меняется (таблица).

Для характеристики кривых индукции использовали отношения OP_2 к OP_3 и OT к OP_1 . Близкие значения этих соотношений получены для ли-

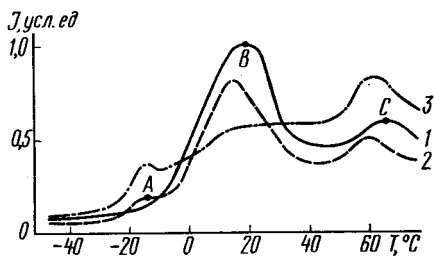


Рис. 1. Кривые ТЛ листьев 23-дневных растений пшеницы Саратовской 29 (вегетационный опыт).

1 — контрольных; 2 — обработанных первично тордоном 22К в дозе 0,1 кг/га; 3 — выращенных из семян 8-летнего полевого опыта и не обработанных в вегетационном опыте.

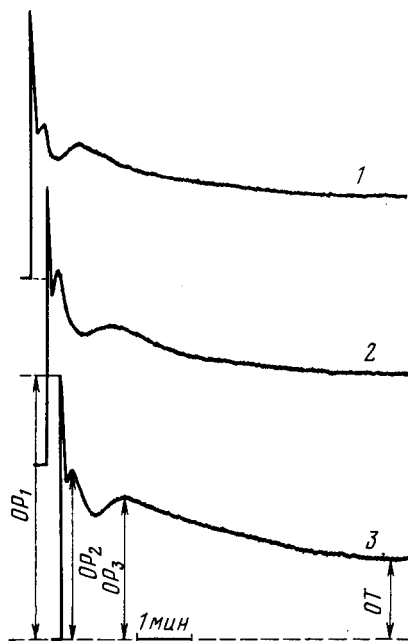


Рис. 2. Кривые медленной индукции люминесценции листьев проростков пшеницы Саратовской 29.

1 — контрольных; 2 — обработанных первично тордоном 22К в концентрации $2 \cdot 10^{-4}$ моля; 3 — выращенных из семян 8-летнего полевого опыта и не обработанных в модельном опыте.

Параметры кривых медленной индукции флуоресценции листьев 8-дневных проростков пшеницы сорта Саратовская 29

Вариант	OT/OR ₁	OR ₂ /OR ₁	OR ₃ /OR ₁
Контроль	0,29	0,51	0,58
1-й год обработки	0,33	0,50	0,78
Последствие 8-летней обработки	0,31	0,54	0,65

лены темновые (спектры 1, 4—7) и светоиндуцированные (спектры 2, 3, 8, 9) сигналы ЭПР 7-дневных проростков пшеницы сорта Московская 21. Сигнал 1 представляет собой типичный темновой сигнал ЭПР II, обычно наблюдаемый в листьях и хлоропластах фотосинтезирующих растений [10] с g -фактором 2,0046. Форма линии темнового сигнала ЭПР листьев, обработанных гербицидом (спектр 4), существенно отличается от формы линии 5-компонентного сигнала контрольного растения наличием в центре спектра дополнительной компоненты. При продолжительном нахождении образца в темноте (около 10 мин) эта компонента практически полностью исчезает в образцах, обработанных тордоном 22К путем смачивания листьев (спектр 5), но не исчезает за то же время в образцах, обработанных пересадкой растений на раствор гербицида. Освещение образца дальним красным светом ($\lambda > 690$ нм) не влияет на интенсивность этой компоненты. Освещение светом с λ 400 нм или УФ светом ($400 > \lambda > 246$ нм) приводит к исчезновению ее уже через 2—3 мин, т. е. радикал, ответственный за эту компоненту, чувствителен к свету с $\lambda > 400$ нм. После действия света темновой сигнал представляет собой типичный 5-компонентный сигнал II (рис. 3, спектр 7). Разность спектров 4 и 7 на рис. 3 представляет собой синглетный сигнал 6 с ΔH около 8 Э и g -фактором $2,0040 \pm 0,0002$. Такой же сигнал наблюдался в листьях пшеницы Саратовской 29, обработанной тордоном путем смачивания листьев, или при перенесении образца в раствор гербицида на сутки (рис. 4, спектр 4). Интенсивность сигнала при этом увеличивается, и после 3-минутного освещения светом с $\lambda > 400$ нм он полностью не исчезает. В листьях растений, выращенных из семян 8-летней обработки предыдущих репродукций (вариант последствия), также наблюдался сигнал с $g=2,0040$, чувствительный к свету с $\lambda > 400$ нм (рис. 5, спектры 1 и 3). По значению g -фактора, ширины линии и чувстви-

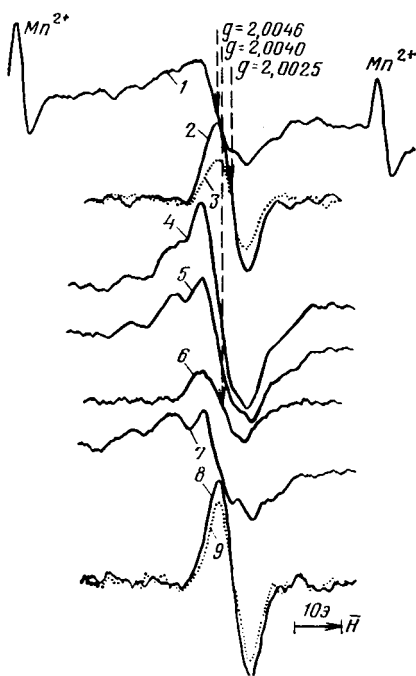


Рис. 3. Темновые (1, 4—7) и светоиндуцированные (2, 3, 8, 9) спектры ЭПР листьев проростков пшеницы Саратовской 29.

1—3 — контрольных; 4—9 — при смачивании листьев тордоном 22К в концентрации $2 \cdot 10^{-4}$ моля; 1, 4 — адаптация 3 мин; 5 — 8 мин; 7 — после предварительного освещения $\lambda > 400$ нм и темновой адаптации 3 мин; 3 — разность спектров 4 и 5; 2, 8 — сигналы $R700^+$ при освещении $\lambda > 690$ нм; 3, 9 — то же, что 2, 8, при освещении $\lambda > 400$ нм.

Условия записи спектров: мощность СВЧ поля — 5,2 мВт; амплитуда ВЧ модуляции — 5 Э. Развертка поля — 100 Э, число свипов при накоплении сигналов — 15. Все спектры записаны при 20° .

ствей проростков пшеницы Саратовской 29. Наиболее существенное увеличение по отношению к контролю отмечено у OR_2 образцов, обработанных гербицидом впервые. У растений варианта последствия он также возрастает.

Исследования методом ЭПР изменений темновых и светоиндуцированных сигналов, за которые ответственны эндогенные компоненты ЭТЦ [10, 12], позволяют получить сведения о характере и месте действия гербицида на ЭТЦ хлоропластов пшеницы. На рис. 3 представлены темновые (спектры 1, 4—7) и светоиндуцированные (спектры 2, 3, 8, 9) сигналы ЭПР 7-дневных проростков пшеницы сорта Московская 21. Сигнал 1 представляет собой типичный темновой сигнал ЭПР II, обычно наблюдаемый в листьях и хлоропластах фотосинтезирующих растений [10] с g -фактором 2,0046. Форма линии темнового сигнала ЭПР листьев, обработанных гербицидом (спектр 4), существенно отличается от формы линии 5-компонентного сигнала контрольного растения наличием в центре спектра дополнительной компоненты. При продолжительном нахождении образца в темноте (около 10 мин) эта компонента практически полностью исчезает в образцах, обработанных тордоном 22К путем смачивания листьев (спектр 5), но не исчезает за то же время в образцах, обработанных пересадкой растений на раствор гербицида. Освещение образца дальним красным светом ($\lambda > 690$ нм) не влияет на интенсивность этой компоненты. Освещение светом с λ 400 нм или УФ светом ($400 > \lambda > 246$ нм) приводит к исчезновению ее уже через 2—3 мин, т. е. радикал, ответственный за эту компоненту, чувствителен к свету с $\lambda > 400$ нм. После действия света темновой сигнал представляет собой типичный 5-компонентный сигнал II (рис. 3, спектр 7). Разность спектров 4 и 7 на рис. 3 представляет собой синглетный сигнал 6 с ΔH около 8 Э и g -фактором $2,0040 \pm 0,0002$. Такой же сигнал наблюдался в листьях пшеницы Саратовской 29, обработанной тордоном путем смачивания листьев, или при перенесении образца в раствор гербицида на сутки (рис. 4, спектр 4). Интенсивность сигнала при этом увеличивается, и после 3-минутного освещения светом с $\lambda > 400$ нм он полностью не исчезает. В листьях растений, выращенных из семян 8-летней обработки предыдущих репродукций (вариант последствия), также наблюдался сигнал с $g=2,0040$, чувствительный к свету с $\lambda > 400$ нм (рис. 5, спектры 1 и 3). По значению g -фактора, ширины линии и чувстви-

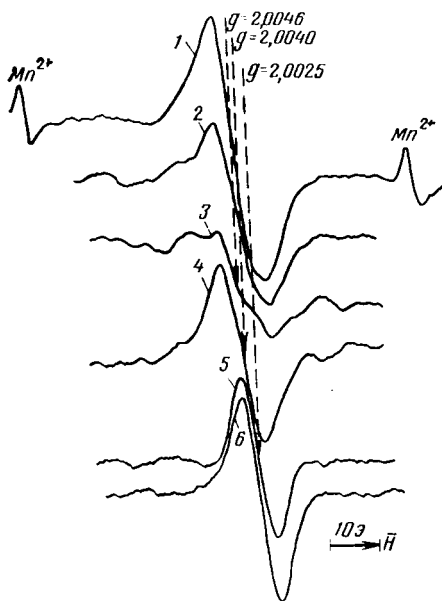


Рис. 4. Спектры ЭПР листьев 8-дневных проростков пшеницы Саратовской 29, обработанных тордоном 22К в концентрации $2 \cdot 10^{-4}$ моля путем введения его через корни.

1 — темновой сигнал до освещения образца, адаптация 2 мин; 2 — то же, что 1, после предварительного освещения $\lambda > 400$ нм и темновой адаптации 2 мин; 3 — то же, что 2, после темновой адаптации 1,5 ч при 20°; 4 — разность спектров 1 и 3; 5, 6 — сигналы P700+, индуцированные светом соответственно $\lambda > 690$ и $\lambda > 400$ нм.
Условия записи те же, что и на рис. 3.

При освещении листьев контрольных растений светом с $\lambda > 690$ нм, возбуждающим преимущественно ФС1, наблюдается типичный сигнал P700+ (спектр 2 на рис. 3) с g-фактором 2,0025 и ΔH около 7 Э [10]. Спектр ЭПР P700+ получен вычитанием с помощью ЭВМ спектра 1 из сигнала ЭПР, записанного на свету с $\lambda > 690$ нм и являющегося суммой сигнала II и светоиндуцированного сигнала P700+. На свету с $\lambda > 400$ нм (фильтры ЖС-11 и НС-7), возбуждающем обе ФС, также индуцируется сигнал P700+ меньшей интенсивности из-за восстановления части центров P700+ электронами, поступающими от реакционного центра ФС2 [12]. Отношение интенсивностей сигналов P700+, возбуждаемых на свету с $\lambda > 690$ нм и $\lambda > 400$ нм, I_{700}/I_{400} для контрольных растений варьировало от 1,6 до 1,9. Это свидетельствует о том, что ЭТЦ между двумя ФС функционирует. Освещение светом $\lambda > 690$ нм и $\lambda > 400$ нм листьев растений, обработанных гербицидом или выращенных из семян 8-летнего полевого опыта (вариант последствия), также индуцирует сигналы P700+ (спектры 8, 9 на рис. 3, 5, 6 на рис. 4 и 4,5 на рис. 5), однако соотношение интенсивностей сигналов при тех же условиях освещения существенно изменяется. Для растений, обработанных путем смачивания листьев гербицидом, отношение $I_{700}/I_{400} = 1,2 \div 1,1$. То же соотношение получено для листьев варианта последствия. При пересадке на раствор гербицида $I_{700}/I_{400} = 0,8 - 0,9$. В соответствии с общепринятыми представлениями о транспорте электронов между двумя ФС [12] данные рис. 3 и 5 свидетельствуют о частичном или полном ингибировании ЭТЦ на участке между двумя ФС.

Представляло интерес сопоставить эти данные с данными по изменению фотохимической активности хлоропластов. Скорость фотовосстановления феррицианида калия хлоропластами контрольных,

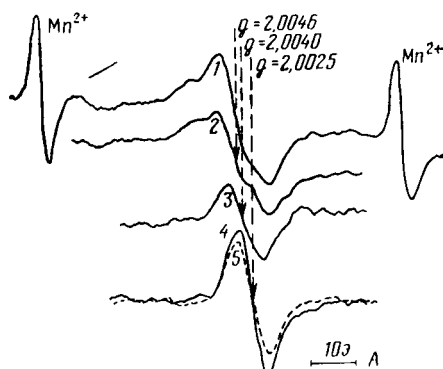


Рис. 5. Темновые (1—3) и светоиндуцированные (4, 5) спектры ЭПР листьев не обработанных в модельном опыте проростков пшеницы Саратовской 29, выращенной из семян 8-летнего полевого опыта.

1 — до освещения, адаптация к темноте 6 мин; 2 — после предварительного освещения $\lambda > 400$ нм, адаптация к темноте 1 мин; 3 — разность спектров 1 и 2; 4 — сигнал P700+, индуцированный светом $\lambda > 690$ нм (разность между сигналом, записанным на свету, и сигналом 1); 5 — то же, что 4, но $\lambda > 400$ нм (разность между сигналом, записанным на свету, и сигналом 2).
Условия записи те же, что и на рис. 3.

тельности к свету его можно отнести к сигналу ЭПР хинонного типа [10, 11]. Определение функциональной роли этого сигнала требует дальнейших исследований.

первично обработанных гербицидом 9-дневных проростков пшеницы и в варианте последействия составила соответственно 84,1, 64,9 и 67,2 мкмоль $K_3Fe(CN)_6$ на 1 мг хлоропластов за 1 ч. Фотохимическая активность хлоропластов, выделенных из растений, обработанных гербицидом первично, составила 77 % к контролю, а в варианте последействия многолетних обработок — 80 %. Таким образом, подтвердилась общая тенденция изменения электронного транспорта при обработках гербицидом.

Одноразовая и многолетняя обработки гербицидом 2,4-Д растений пшеницы и ячменя приводили к частичному нарушению электронного транспорта и возникновению синглетного сигнала ЭПР с g -фактором 2,0039 и $\Delta H = 8 \div 9$ Э.

Важно отметить, что в многолетнем полевом опыте, с которого брали семена пшеницы Саратовской 29 [2], в 1980 г. урожайность в контроле составила 25,0 ц/га; тордон (0,05 кг/га) в этом году не оказал заметного влияния на массу зерна как при однолетней, так и при 8-летней обработке, однако в варианте с многолетними обработками несколько увеличилась масса соломы.

В вегетационном опыте, заложенном с использованием семян указанного полевого опыта, обработка тордоном (0,1 кг/га) привела к существенному снижению массы зерна 20 растений — с 17,4 г в контроле до 15,3 и 15,9 г в вариантах с первичной и 9-летней обработками (НСР₀₅ 1,3 г). При практически одинаковой массе зерна в двух последних вариантах масса соломы составила соответственно 17,6 и 26,5 г, а соотношение массы соломы и массы зерна — 1,15 и 1,68. Следовательно, для формирования одинаковой массы зерна при многолетних обработках гербицидами требовалась большая фотосинтезирующая поверхность, что, видимо, связано с рассмотренными выше нарушениями фотосинтетической способности листьев пшеницы.

Вероятно, тордон ингибирует ЭТЦ не между первичными и вторичными электронными акцепторами ФС₂, а после вторичного акцептора.

Таким образом, проведенная работа позволила установить характерные изменения кривых термолюминесценции под влиянием обработок тордоном, выражающиеся в появлении низкотемпературного пика A с T_D около -14° , сдвига пика B в низкотемпературную область, а в случае многолетних обработок наряду с этим — в усилении амплитуды пика C , что указывает на частичное нарушение транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов и возможную деградацию мембраны хлоропластов.

Методом ЭПР установлено, что тордон вызывает нарушение электронного транспорта и появление нового синглетного сигнала ЭПР с g -фактором 2,004 и $\Delta H = 9$ Э, который предположительно соответствует сигналам соединений хинонного типа. Указанные изменения при многолетних обработках были выражены сильнее, чем при первичном воздействии тордона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаврилина В. Ф., Ладыгина М. Е., Хайдобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1975. — 2. Зинченко В. А., Таболина Ю. П., Игнатова Н. Г., Москаленко Г. П. Влияние хлмпрополки на пшеницу. — Защита растений, 1981, № 2, с. 26—27. — 3. Игнатова Н. Г. Влияние многолетних обработок гербицидом на обмен азотсодержащих веществ пшеницы. — Автореф. канд. дис. М., 1979. — 4. Москаленко Г. П. Влияние многолетнего применения гербицида на развитие, урожайность и фосфорный обмен яровой пшеницы. — Автореф. канд. дис. М., 1979. — 5. Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям. — Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1979, т. 64, вып. 3, с. 5—22. — 6. Черноколев А. К., Кукушкин А. К., Солнцев М. К. Изучение процессов, связанных с переносом электрона в хлоропластах высших растений, методом термовысвечивания. — Вестн. МГУ, сер. физика, астрономия, 1979, т. 20, № 1, с. 27—31. — 7. Чернышева С. В., Удовенко Г. В. Развитие во времени реакции фотосинтетического аппарата пшеницы на воздействие стрессовых факторов среды. — Физиол. растений, 1983, 30, № 4, с. 787—

789. — 8. Arnon D. I. — *Physiol.*, 1949, vol. 24, N 1, p. 1. — 9. Desai T. S., Fatake V. G., Sane P. V. — *Photosynthetica*, 1982, vol. 16, N 1, p. 129. — 10. Goldfeld M. G., Blumenfeld L. A. — *Bul. Maghct. Res.*, 1979, N 1, p. 66. — 11. Oettmeier W., Masson K., Johanningsmeier U. — Evidence of two different Herbicide-binding proteins at the reducing

side of photosystem II — *BBA*, 1982, vol. 679, p. 376. — 12. Fikhonov A. N., Khomutov G. B., Runge E. K., Blumenfeld L. A. — *BBA*, 1981, vol. 637, N 2, p. 321—333. — 13. Pliqnett F., Solncev M. — *Thermolumineszenz biologischer Objekte*. Veb. Georg. Thieme Leipzig, 1978.

Статья поступила 11 ноября 1983 г.

SUMMARY

First treatment with tordon results in low-temperature peak A with T_A about -14° and shifting peak B to low-temperature sector of thermoluminescence curves. Perennial treatments also increase peak C amplitude which indicates to partial disturbance of electrons transport in chloroplasts electron-transportation net (ETN) and possible degrading of chloroplasts membrane.

Slow fluorescence induction method shows that the effect of tordon on photosynthesis apparatus differs from that of diuron and phenazon that completely inhibit the transportation of electrons in the ETN sector between two photosystems. Electron paramagnetic resonance (EPR) method demonstrates that tordon causes disturbance in electron transport and appearance of a new EPR singlet signal with g-factor 2.0040 and $\Delta H=8$ Oe which is supposed to correspond to chinon type compounds signal. With perennial treatments the changes observed were more expressive.