Доклады Национальной академии наук Беларуси

2015 **январь–февраль** **Том 59 № 1**

УДК 581.2

Е. В. МЕЛЬНИКОВА, Л. А. КОРЫТЬКО, Н. В. ПОЛЯКОВА

ВЛИЯНИЕ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ НЕКРОТИЧЕСКОЙ И ХЛОРОЗНОЙ ЗАЩИТНЫХ РЕАКЦИЙ У РАСТЕНИЙ РЖИ (*SECALE CEREALE* L.) ОТ РЖАВЧИННОЙ ИНФЕКЦИИ

(Представлено академиком Н. А. Ламаном)

Институт экспериментальной батоники им. В. Ф. Купревича, Минск *Поступило 15.12.2014*

Введение. Абсцизовая кислота (АБК) является фитогормоном, участвующим в регуляции жизненно важных физиологических процессов в растительном организме, один из которых – инициация защитных реакций против стрессовых факторов. Эта особенность послужила основанием считать АБК «гормоном стресса» [1–4].

Поскольку проникновение патогена в ткани растения считается сильным стрессовым воздействием, оно также может способствовать накоплению эндогенной АБК. Однако изучение роли абсцизовой кислоты в пато- и иммуногенезе усложняется взаимовлиянием гормональных систем двух партнеров – растения-хозяина и фитопатогена. Большой интерес к этому вопросу объясняет рост числа исследований, посвященных выяснению особенностей действия АБК на взаимоотношения растений-хозяев и грибных патогенов. При этом в исследованиях ряда авторов отражено не только эндогенное изменение уровня указанного гормона в больном растении, но и динамика накопления АБК, синтезируемая грибным патогеном в процессе его жизненного цикла [5–8].

Экспериментальным путем было установлено, что АБК, обладая регуляторным потенциалом не только на растение, но и на гриб, может способствовать как формированию резистентности растения-хозяина, так и способности гриба ее преодолеть. Считается, что долговременно поддерживаемый высокий уровень АБК отражает развитие восприимчивости растений к фитопатогенным грибам, а транзитные изменения в ее содержании инициируют запуск системы устойчивости [8].

Несмотря на повышенное внимание исследователей к этому фитогормону, остается еще много неизвестного в определении характера воздействия АБК на инфицированные растения. Например, недостаточно раскрыта роль указанного гормона в формировании взаимоотношений растений с разными по специфичности облигатными патогенами. Особый интерес вызывает исследование участия АБК в ходе развития двух широко распространенных в природе типов фитозащиты: некротического и хлорозного (нехозяинного).

Некротический тип защиты чаще всего проявляется при заражении растений устойчивых сортов высокоспециализированными облигатными паразитами [9]. Наиболее типичной его формой является сверхчувствительная реакция, при которой запускается генетическая программа гибели инфицированной клетки, а в клетках, соседних с пораженной, индуцируется защитный механизм, ограничивающий распространение возбудителя. Фенотипически этот процесс проявляется в виде четко выраженных некрозов на листьях.

Хлорозная защитная реакция возникает в случае инфицирования растения чужеродным облигатным патогеном и проявляется в виде хлорозов на листьях. Этот тип защиты растений, по мнению селекционеров, является физиологически более совершенным, поскольку осуществляется без разрушения пораженной ткани [10]. Однако механизмы хлорозной защитной реакции до сих пор мало изучены.

На основании вышеизложенного очевидна необходимость проведения исследований по изучению участия эндогенной АБК в формировании защитных реакций растений от специфических и чужеродных патогенов. Кроме того, необходимо расширить уже имеющиеся исследования роли АБК в инфекционном процессе за счет изучения ряда новых модельных патологических систем, чтобы выявить общие черты и различия в пато- и иммуногенезе. Поэтому целью данной работы явилось исследование изменений эндогенного содержания АБК при развитии некторической и хлорозной защитных реакций.

Материалы и методы исследования. Исследования проводили в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси на трех модельных биологических системах: рожь Державина *Secale cereale* L. *ssp. derzhavinii* Tzvel Kobyl. – гибридная разновидность ржи, унаследовавшая от дикой ржи Куприянова полигенную устойчивость ко всем видам ржавчины [11], и возбудитель бурой листовой ржавчины *Puccinia dispersa* Erikss. et Henn составляли устойчивую патосистему; озимая рожь *Secale cereale* L. сорта Игуменская, инфицированная тем же патогеном, – восприимчивую комбинацию; культурная рожь сорта Игуменская, инфицированная корончатой ржавчиной овса *Puccinia coronifera* Kleb., – несовместимую патосистему, служащую для изучения хлорозной защитной реакции.

Растения выращивали в вегетационном павильоне института и в фазе 3–4 листьев заражали уредоспорами ржавчинных грибов. Инокуляцию листьев ржи проводили водной суспензией спор (плотность инокулюма 5–8 тыс. спор/мл). Контролем служили неинфицированные растения.

Пробы для анализа брали в динамике патогенеза растений: I стадия – инкубационная (1–2 сутки после заражения, симптомы болезни еще не проявляются); II стадия – критический период становления несовместимой, устойчивой и восприимчивой патосистем (3–4 сутки, когда возникают первые видимые признаки болезни в виде этиолированных пятен); III стадия – формирование некрозов или уредопустул (5–7 сутки после инфицирования).

Содержание АБК в листьях опытных растений определяли с использованием метода тонкослойной хроматографии и последующей спектрофотометрии [12].

Результаты и их обсуждение. Сравнительное изучение динамики содержания эндогенной АБК в трех различных патосистемах позволило установить, что инфицирование специфическим (*Puccinia dispersa*) и чужеродным (*Puccinia coronifera*) патогенами вызывало временное или постоянное повышение содержания АБК в тканях как устойчивой, так и восприимчивой форм ржи. Это подтверждает, что стресс-индуцированное увеличение концентрации АБК во всех патосистемах может быть отнесено к универсальной неспецифической реакции [4; 8].

Инокулирование растений восприимчивой ржи сорта Игуменская специфическим патогеном *Puccinia dispersa* уже на стадии инкубации приводило к повышению содержания АБК на 26 % по сравнению со здоровым контролем, а в последующем – к постепенному стойкому накоплению этого гормона в инфицированных растениях так, что на стадии формирования уредопустул, когда представляется возможность визуально оценить развитие болезни, по уровню АБК опытные растения превышали здоровые на 50 %. Можно предположить, что долговременное поддержание высокой концентрации АБК приводит к снижению эффективности работы защитных механизмов растения и, как следствие, развитию болезни (рис. 1). В данной модельной системе сложно оценить вклад растения или патогена в повышение уровня АБК, поскольку она характеризуется довольно длительным сосуществованием двух организмов, поэтому последовательное накопление гормона в тканях больного растения может быть вызвано

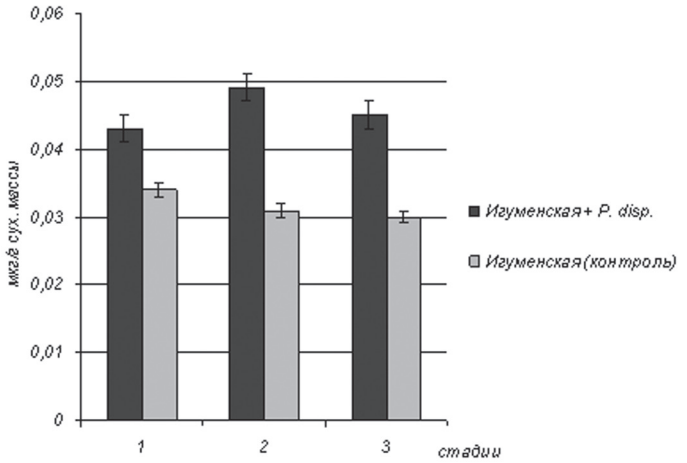


Рис. 1. Содержание АБК в листьях ржи сорта Игуменская, инфицированных *Puccinia dispersa*

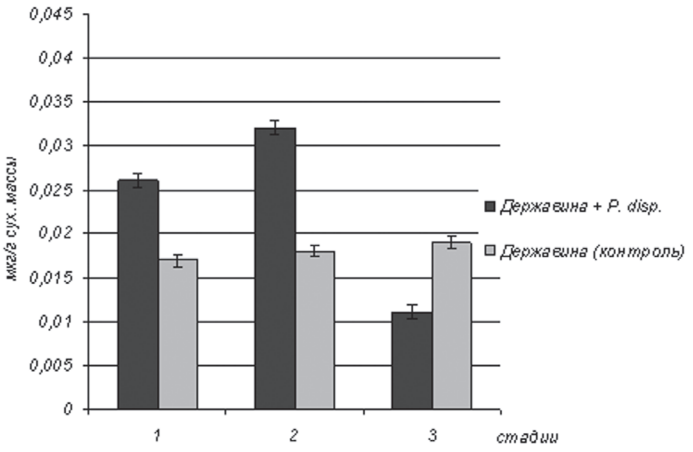


Рис. 2. Содержание АБК в листьях ржи Державина, инфицированных *Puccinia dispersa*

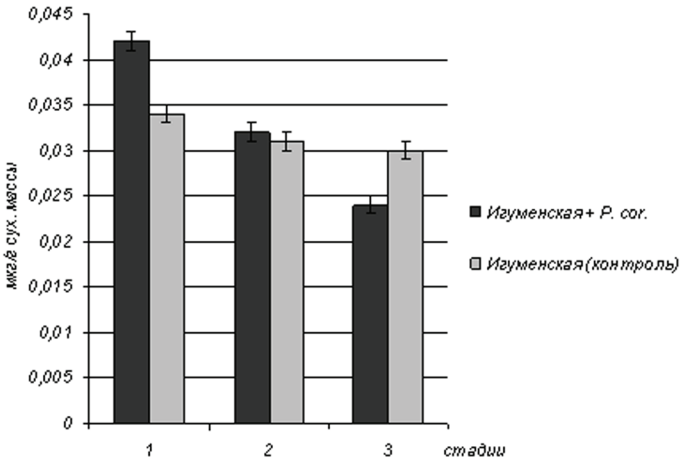


Рис. 3. Содержание АБК в листьях ржи сорта Игуменская, инфицированных *Puccinia coronifera*

продуцированием не только растительной, но и грибной АБК.

В устойчивой комбинации рожь Державина–бурая листовая ржавчина содержание эндогенной АБК на начальной стадии иммуногенеза было достаточно высоким (152 % к контролю). Однако после довольно быстрого и значительного повышения уровня фитогормона, достигавшего 178 % в сравнении со здоровыми растениями на стадии формирования этиолированных пятен, концентрация его к концу эксперимента, когда на поверхности листьев инфицированных растений отчетливо стали видны некрозы, оказалась ниже на 42 %, чем в здоровом контроле (рис. 2). Резкое накопление АБК на второй стадии иммуногенеза в данном случае может быть связано с запуском защитных реакций растений, которые способствуют формированию устойчивости. Следует отметить также, что изначальный рост концентрации АБК в устойчивой патосистеме был выше, чем у восприимчивого сорта, инфицированного тем же патогеном. Вероятно, быстрое накопление АБК в этот период способствует снижению негативного влияния метаболитов патогена.

Заражение листьев ржи сорта Игуменская неспецифическим патогеном *Puccinia coronifera* индуцировало обратимое накопление исследуемого фитогормона на начальном этапе патогенеза (123 % к контролю), но это увеличение содержания АБК было временным и в дальнейшем на стадии формирования этиолированных пятен происходило возвращение к исходному уровню, а к моменту образования отчетливых хлорозов на листьях понижалось на 20 % по сравнению с контролем (рис. 3). Такое кратковременное накопление АБК, также как и в устойчивой комбинации, на наш взгляд, служит сигналом к запуску факторов несовместимости, подавляющих рост патогена в тканях растения.

Заключение. Таким образом, результаты проведенного исследования подтверждают тот факт, что накопление АБК на начальном этапе патогенеза в ответ на проникновение специфических и чужеродных патогенных грибов в листья как устойчивых, так и восприимчивых растений ржи является универсальной неспецифической ответной реакцией растения на стрессовые воздействия [4; 8].

Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что временное значительное увеличение содержания АБК на начальных этапах взаимодействия растения с патогенами как в устойчивой, так и в несовместимой комбинациях может служить сигналом для включения антистрессовых программ в инфицированных тканях, направленных на подавление активности возбудителя болезни, тогда как поддержание высокой концентрации АБК на всех стадиях патогенеза в восприимчивой патосистеме приводит к снижению эффективности защитных систем и формированию совместимых взаимоотношений между высокоспециализированным патогеном и растением-хозяином, проявляющихся в форме развития болезни.

Литература

1. *Кулаева О. Н.* // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 3. С. 645–646.

2. *Дубовская Л. В., Колеснева Е. В., Бабакина Ю. С., Волотовский И. Д.* Циклический гуанозинмонофосфат и сигнальные системы клеток растений. Минск, 2014. – 274 с.

3. *Tuteja N. //* Plant Signal. Behav. 2007. Vol. 2, N 3. P. 135–138.

4. *Шакирова Ф. М.* Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа, 2001. – 159 с.

5. *Schmidt K., Pflugmacher M., Klages S.* et al. // Mol. Plant Pathol. 2008. Vol. 9, N 5. P. 661–673.

6. *Волынец А. П., Полякова Н. В.* // Проблемы экспериментальной ботаники. Минск, 1997. С. 199–210.

7. *Li A., Heath C.* // Physiol. Mol. Plant Pathol. 1990. Vol. 37. P. 245–254.

8. *Максимов И. В.* // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 6. С. 854–835.

9. *Шамрай С. Н.* // Цитология и генетика. 2014. Т. 48, № 2. С. 67–82.

10. *Комарова Э. П.* // Проблемы экспериментальной ботаники. Минск, 1997. С. 176–184.

11. *Кобылянский В. Д.* Рожь. М., 1988. – 270 с.

12. *Кефели В. И., Коф Э. М., Власов П. В., Кислин Е. Н.* Природный ингибитор роста – абсцизовая кислота. М., 1989. – 184 с.

E. V. MELNIKOVA, L. A. KARYTSKO, N. V. POLIAKOVA

patphysio@mail.ru

ABSCISIC ACID INFLUENCE ON THE FORMATION OF NECROTIC AND CHLOROSIS PROTECTIVE REACTIONS OF RYE PLANT (*SECALE CEREALE* L.) AGAINST RUST INFECTION

Summary

The changes in the ABA contents in rye plants are investigated in the development of different protective reactions against rust infection. A temporary significant increase in the ABA content both in resistant (*Secale sp. derzhavinii – Puccinia dispersa*), and in incompatible (*Secale sereale* grade Igumenskaja – *Puccinia coronifera*) combinations can be a signal to involve antistressful programs in infected tissues directed against pathogen suppression, whereas a high ABA concentration in all pathogenesis stages in a susceptible pathosystem reduces the efficacy of plant antistressful programs and results in the development of disease.