

УДК 581.1

РЕАКЦИЯ УСТЫЧНОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ НА ДЕЙСТВИЕ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ЕЖЕСУТОЧНЫХ СНИЖЕНИЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И ЗАРАЖЕНИЕ ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКОЙ НЕМАТОДОЙ

В. В. Лаврова, Е. Н. Икконен, Е. М. Матвеева, М. И. Сысоева

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучено влияние предобработки кратковременными ежесуточными снижениями температуры (ДРОП) на устьичную проводимость листьев растений картофеля, зараженных фитопаразитической нематодой. Зараженные растения характеризуются низкой устьичной проводимостью и транспирацией листьев. Предобработка растений картофеля кратковременными ежесуточными снижениями температуры способствует поддержанию работы устьичного аппарата в условиях заражения фитопаразитической нематодой, что свидетельствует о снижении негативных последствий нематодной инвазии на растительный организм.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Solanum tuberosum* L., картофельная цистообразующая нематода, кратковременные ежесуточные снижения температуры, устьичная проводимость.

V. V. Lavrova, E. N. Ikkonen, E. M. Matveeva, M. I. Sysoeva. THE RESPONSE OF THE STOMATAL APPARATUS OF POTATO PLANTS TO DAILY SHORT-TERM TEMPERATURE DROPS AND NEMATODE INFESTATION

The effects of daily short-term temperature drops (DROP) on the stomatal conductance in the leaves of nematode-infected potato plants have been studied. Nematode-infected plants are characterized by low stomatal conductance and transpiration of leaves. Pretreatment of potato plants by daily short-term temperature drops helped maintain the performance of the stomatal apparatus during nematode invasion, indicating an alleviation of the negative effects of nematode infection on the plants.

К e y w o r d s: *Solanum tuberosum* L., potato cyst nematode, short-term temperature drop, stomatal conductance.

Введение

Картофельная цистообразующая нематода (КЦН) является облигатным седентарным эндопаразитом корневой системы картофеля, который для прохождения жизненного цикла формирует в растительной ткани специализированные

места питания (синцитий), сильно изменяя метаболизм растения-хозяина. КЦН принадлежит к числу наиболее серьезных и экономически важных вредителей и внесен в международный список карантинных организмов. В настоящее время в Российской Федерации распространен только один вид КЦН – *Globodera rostochiensis*

Woll. [Subbotin et al., 2000]. Паразитирование нематоды в корнях оказывает негативное влияние на многие физиологические процессы растений [Соловьева и др., 1989].

Устьичный аппарат занимает важное место в регуляции водного баланса и газообмена растений. Известно, что при заражении грибными и вирусными инфекциями устьица закрываются, и это ведет к нарушению водного режима, а соответственно, к снижению жизнедеятельности и продуктивности растений [Соловьева и др., 1989]. Важная роль в регуляции движения устьиц и транспирации принадлежит температуре. Ранее проведенные исследования показали, что кратковременные ежесуточные снижения температуры (ДРОП, от англ. drop – «падение»), широко распространенные в природе, повышают устойчивость растений картофеля к нематоде [Сысоева и др., 2011]. Особое внимание уделено изучению фотосинтетического аппарата (ФСА) растений. К настоящему времени изучено действие кратковременных ежесуточных снижений температуры на функциональное состояние ФСА [Сысоева и др., 2010] и содержание фотосинтетических пигментов в условиях заражения [Сысоева и др., 2013]. Однако не исследовано влияние ДРОП на функционирование устьичного аппарата растений картофеля при заражении нематодой, что и явилось целью настоящей работы.

Материалы и методы

Мини-клубни картофеля (*Solanum tuberosum* L., с. Невский – восприимчивый к КЦН), полученные в ГНУ «Карельская ГСХОС Россельхозакадемии», проращивали стандартным способом на свету в течение 3 недель, высаживали в пластиковые сосуды с песком при поливе питательным раствором с добавлением микроэлементов (рН 5,5–5,6) и выращивали в камере искусственного климата при температуре 23 °С, фотопериоде (день/ночь) 16/8 ч и освещенности 10 клк. По достижении фазы трех листьев часть растений оставляли при 23 °С (контрольные растения), а остальные подвергали в течение 6 суток ежесуточным снижениям температуры (с 23 до 5 °С) на 2 ч в конце ночного периода (ДРОП-обработанные растения). Сразу после завершения температурных обработок (0-е сутки) проводили измерение устьичной проводимости, транспирации листьев, содержания CO₂ в межклеточном пространстве на 3-м полностью развернувшемся листе наиболее развитого побега растений каждого варианта (контрольные растения, ДРОП-обработанные растения).

На следующий день все растения заражали нематодой (*Globodera rostochiensis* Woll. патотип Ro1, доза – 10 цист/растение) и далее выращивали в оптимальных условиях (температура 23 °С, фотопериод (день/ночь) 16/8 ч, освещенность 10 клк). Устьичную проводимость, транспирацию листьев и содержание CO₂ в межклеточном пространстве измеряли в период, когда нематода оказывает существенное влияние на физиологические процессы растений (20-е сутки после заражения; контрольные растения + заражение, ДРОП-обработанные растения + заражение). Все измерения проводили на 3-м полностью развернувшемся листе наиболее развитого побега.

Устьичную проводимость, транспирацию листьев и содержание CO₂ в межклеточном пространстве измеряли при помощи портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия) при освещенности 1000 мкмоль/(м²·с) фотосинтетически активной радиации, влажности воздуха 60–70 %, содержании CO₂ в воздухе 400 ppm, температуре 21 °С.

В таблицах приведены средние арифметические значения из двух независимых опытов по пяти повторностям и их стандартные ошибки. Достоверность различий между средними оценивали с помощью критерия Стьюдента (при $p \leq 0,05$) с использованием дисперсионного анализа в пакете программ Statistica (v.8.0.550.0, StatSoft, Inc). Исследование проведено с использованием оборудования ЦКП ИБ КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

В ходе проведенного исследования для растений картофеля установлены следующие параметры функционирования устьичного аппарата: устьичная проводимость – 122 ммоль H₂O/м²·с, транспирация листьев – 2,0 ммоль H₂O/м²·с, содержание CO₂ в межклеточном пространстве – 261 ppm (табл. 1). Обработка растений кратковременными ежесуточными снижениями температуры вызвала повышение устьичной проводимости и транспирации листьев на 54 и 60 % соответственно (см. табл. 1). Подобная закономерность была отмечена для растений огурца [Икконен и др., 2012] и, вероятно, обусловлена перераспределением содержания абсцизовой кислоты в растении при низкотемпературном воздействии [Kudoyarova et al., 2011].

Исследование функционирования устьичного аппарата зараженных растений проводилось на эндодермальном этапе развития паразита, когда проникшие в корни растений инвазионные личинки нематоды из состояния личинки 2-го возраста (J2) проходят развитие до состояния

личинки 4-го возраста (J4). Это период активного питания нематоды за счет метаболитов и энергии хозяина, в течение которого паразит оказывает наибольшее влияние на физиологические процессы растения [Матвеева и др., 2007]. Зараженные нематодой растения характеризовались довольно низкой устьичной проводимостью и транспирацией (табл. 2), что согласуется с результатами исследований, полученных ранее для паразитарных систем «картофель – *Globodera pallida*» и «соевые бобы – *Heterodera glycines*» [Fatemy et al., 1985; Schans, Arntzen, 1991; Asmus, Ferraz, 2002]. Такая реакция устьичного аппарата может быть вызвана особенностями развития паразита на данном этапе и его влиянием на растительный организм. Формирование в тканях корня гипертрофированного многоклеточного комплекса (синцития) приводит к анатомическим изменениям корней и сопровождается нарушением их поглотительной функции, нарушением водного режима растений [Fatemy et al., 1985; Соловьева и др., 1989]. Частичное закрытие устьиц и связанное с ним падение устьичной проводимости, возможно, стало одной из причин снижения уровня CO_2 в межклеточном пространстве (см. табл. 2). На основании полученных данных можно предположить негативное влияние заражения на интенсивность фотосинтеза как интегрального показателя жизнеспособности и продуктивности растений, что подтверждается данными по снижению качественных и количественных характеристик урожая картофеля в условиях заражения почвы нематодой [Лаврова, 2012].

Таблица 1. Устьичная проводимость (g_s), транспирация (Tr), содержание CO_2 в межклеточном пространстве (C_i) листьев контрольных и ДРОП-обработанных растений картофеля после температурных обработок (0-е сутки)

Параметры	g_s , ммоль $\text{H}_2\text{O} / (\text{м}^2 \cdot \text{с})$	T_r , ммоль $\text{H}_2\text{O} / (\text{м}^2 \cdot \text{с})$	C_i , ppm
контрольные растения	122,0 ± 16	2,0 ± 0,3	261,0 ± 11
ДРОП-обработанные растения	188,0 ± 25	3,2 ± 0,5	261,0 ± 19

Таблица 2. Устьичная проводимость (g_s), транспирация (Tr), содержание CO_2 в межклеточном пространстве (C_i) листьев контрольных и ДРОП-обработанных растений картофеля при заражении нематодой (20-е сутки)

Параметры	g_s , ммоль $\text{H}_2\text{O} / (\text{м}^2 \cdot \text{с})$	T_r , ммоль $\text{H}_2\text{O} / (\text{м}^2 \cdot \text{с})$	C_i , ppm
контрольные растения + заражение	45,0 ± 10	1,2 ± 0,2	90,0 ± 11
ДРОП-обработанные растения + заражение	68,0 ± 11	1,7 ± 0,2	193,0 ± 12

Предобработка растений кратковременными ежесуточными снижениями температуры способствовала поддержанию устьичной проводимости и транспирации листьев при заражении растений нематодой (см. табл. 2). Можно предположить, что ДРОП-предобработка позволяет сбалансировать приток воды и ее испарение, позволяя устьицам оставаться открытыми и обеспечивать оптимальный газообмен и фотосинтез растений. Ранее проведенные исследования показали эффективность такой низкотемпературной предобработки для повышения продуктивности растений в условиях заражения и снижения популяции паразита [Лаврова и др., 2014], что связано с повышением устойчивости растений и было подтверждено данными по экспрессии гена *H1*, ответственного за реакцию сверхчувствительности [Сысоева и др., 2011].

Таким образом, предобработка растений картофеля кратковременными ежесуточными снижениями температуры способствует поддержанию работы устьичного аппарата в условиях заражения фитопаразитической нематодой, что свидетельствует о снижении негативных последствий нематодной инвазии на растительный организм.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биоресурсы 2012–2014» (№ г. р. 01201262103) и РФФИ (№ 14-04-00840а).

Литература

- Икконен Е. Н., Шибеева Т. Г., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Устьичная проводимость *Cucumis sativus* L. при длительном и кратковременном действии низких температур // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 5. С. 716–720.
- Лаврова В. В. Реакция растений картофеля на кратковременные низкотемпературные обработки при заражении нематодой: физиолого-биохимический аспект: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 2012. 22 с.
- Лаврова В. В., Матвеева Е. М., Сысоева М. И. Предпосадочная обработка клубней картофеля кратковременными снижениями температуры в условиях заражения картофельной цистообразующей нематодой // Сельскохозяйственная биология. 2014 (в печати).
- Матвеева Е. М., Иешко Е. П., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Температуруообусловленные реакции паразито-хозяйинных отношений в системе «картофель – картофельная цистообразующая нематода» // Нематоды естественных и трансформированных экосистем. Петрозаводск, 2007. С. 62–65.
- Соловьева Г. И., Потаевич Е. В., Богданова А. П., Макарычева И. В., Коваленко Т. Е. Физиология глобдерорезистентности картофеля. Л.: Наука, 1989. 134 с.

Сысоева М. И., Лаврова В. В., Марковская Е. Ф., Матвеева Е. М., Шерудило Е. Г. Влияние ежесуточных кратковременных снижений температуры на состояние фотосинтетического аппарата растений картофеля в условиях заражения фитопаразитической нематодой // Труды КарНЦ РАН. 2010. № 2. С. 41–46.

Сысоева М. И., Лаврова В. В., Марковская Е. Ф., Матвеева Е. М., Шерудило Е. Г., Топчиева Л. В. Кросс-адаптация растений картофеля к действию низких температур и заражению картофельной цистообразующей нематодой // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 853–858.

Сысоева М. И., Лаврова В. В., Матвеева Е. М. Влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры на содержание фотосинтетических пигментов в листьях зараженного нематодой картофеля // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 3. С. 194–199.

Asmus G. L., Ferraz L. C. Effect of population densities of *Heterodera glycines* race 3 on leaf area, photosynthesis and yield of soybean // Fitopatologia Brasileira. 2002. Vol. 27, N 3. P. 273–278.

Kudoyarova G., Veselova S., Hartung W., Farhutdinov R., Veselov D., Sharipova G. Involvement of Root ABA and Hydraulic Conductivity in the Control of Water Relations in Wheat Plants Exposed to Increased Evaporative Demand // Planta. 2011. Vol. 233. P. 87–94.

Fatemy F., Trinder P. K. E., Wingfield J. N., Evans K. Effects of *Globodera rostochiensis*, water stress and exogenous abscisic acid on stomatal function and water use of Cara and Pentland Dell potato plants // Revue Nematol. 1985. Vol. 8, N 3. P. 249–255.

Schans J., Arntzen F. K. Photosynthesis, transpiration and plant growth characters of different potato cultivars at various densities of *Globodera pallida* // Neth. J. Pl. Path. 1991. Vol. 97. P. 297–310.

Subbotin S. A., Halford P. D., Warry A., Perry R. N. Variations in ribosomal DNA sequences and phylogeny of *Globodera* parasiting solanaceous plants // Nematology. 2000. Vol. 2, N 6. P. 591–604.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лаврова Виктория Витальевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: VVLavrova@mail.ru
тел.: (8142) 762706

Икконен Елена Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ikkonen@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Матвеева Елизавета Михайловна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: matveeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Сысоева Марина Ивановна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910

Lavrova, Victoria

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: VVLavrova@mail.ru
tel.: (8142) 762706

Ikkonen, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: ikkonen@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Matveeva, Elizaveta

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: matveeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Sysoeva, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia