

<https://doi.org/10.3176/biol.1973.3.06>

УДК 632.651

ЭВИ ХАБЕРМАН

ОБ ИЗМЕНЕНИИ ФЕНОЛЬНОГО КОМПЛЕКСА КАРТОФЕЛЯ ПРИ ЗАРАЖЕНИИ КАРТОФЕЛЬНОЙ НЕМАТОДОЙ

Общепринято, что устойчивость растительных тканей ко многим фитопатогенным микроорганизмам в значительной степени основана на их способности образовывать вещества, обладающие токсическим действием против паразитов. Особое внимание в этом отношении привлекают соединения фенольного характера благодаря их активному и многообразному участию в метаболических процессах. Предположения о защитной роли дубильных веществ растений против различных возбудителей были высказаны еще в конце прошлого столетия. С развитием экспериментальных исследований укреплялось мнение, что в целом ряде случаев фенольным веществам можно приписать роль фактора устойчивости против разных фитопатогенных организмов. Заражение многими грибными, вирусными и бактериальными возбудителями одинаково приводит к повышенному синтезу фенольных соединений в больных растениях. Установлено, что образование защитных фенолов обычно является ответной реакцией на внедрение паразита (Рубин, Арциховская, 1960; Tomiyama и др., 1968; Farkas, Király, 1962), только в редких случаях за непоражаемость ответственны вещества здоровых тканей растения (Киркхем, 1962). Подавляющее действие фенольных соединений на патогены может быть многосторонним — они могут ингибировать действие ферментов как растения-хозяина, так и патогена, могут образовывать механические барьеры на пути инфекции, нарушать энергетику клеток вследствие разобщения дыхания и фосфорилирования и т. д.

Наряду с накоплением веществ фенольного характера часто в зараженных растениях наблюдается увеличение активности дыхания и дыхательных энзимов — пероксидазы и фенолоксидазы (Рубин и др., 1965; Tomiyama, Stahmann, 1964; Rudolph, 1971). Подобные процессы выражены тем сильнее, чем выше устойчивость растений. Повышенная окислительная способность растительных клеток в значительной степени определяет роль фенольных соединений в иммунитете. Известно, что окисленные хинонные формы фенолов более реакционноспособны и более токсичны для возбудителей болезней (Рубин, Арциховская, 1960; Метлицкий и др., 1965).

Фенольным соединениям картофеля придается важное значение в непоражаемости данного растения многими паразитами (Johnson, Schaal, 1957; Lee, Tourneau, 1958; Patil и др., 1964), но возможная роль системы фенолы — фенолоксидаза в устойчивости картофеля к нематоды *Heterodera rostochiensis* изучена мало. Можно сослаться на работы, авторы которых образование некроза считают фактором устойчивости и про-

тив фитопаразитических нематод (Mountain, 1960; Wilski и др., 1968; Maeseneer, 1964).

Цель данной работы — изучение веществ фенольного характера в системе взаимоотношений картофеля — картофельная нематода.

Материал и методика

В работе использованы два сорта картофеля (*Solanum tuberosum* L.): восприимчивый к картофельной нематоде *Heterodera rostochiensis* Woll. 'Сулев' и устойчивый к биотипу А нематоды 'Спекула'.

Опыты проводились летом 1970 и 1971 г. Картофель выращивался в вегетационном домике в песчаной культуре на питательной среде Роббинса (Хьюитт, 1960). Для заражения применялась местная популяция картофельной нематоды, состоявшая только из расы А. Инфекционная нагрузка составляла 300 цистов нематоды на 1 л песка. Методика заражения и способ определения степени зараженности растений опубликованы ранее (Хаберман, 1972).

Приготовление экстракта фенольных соединений. Для анализов использовался замороженный жидким азотом материал. 6 г корней или 2 г листьев растирали двукратным объемом (по отношению к навеске) 96%-ного этилового спирта, прибавляя предварительно для нейтрализации органических кислот кончиком скальпеля немного CaCO_3 . Гомогенат доводили этанолом до объема 25 мл и давали ему постоять 1 ч при комнатной температуре, время от времени перемешивая. Затем экстракт был отфильтрован через бумажный фильтр в 50-миллилитровую колбу. Осадок на фильтре трижды промывали по 8 мл этанола и объединенные промывные экстракты доводили этанолом до метки.

Определение количества фенольных соединений. В полученном этанольном экстракте определяли общее содержание фенолов реактивом Фолина-Дениса (Swain, Hillis, 1959). Интенсивность возникшей синей окраски измерялась на колориметре ФЕК-56 с красным светофильтром № 9. Как известно, реактив Фолина-Дениса окрашивает все восстанавливающие соединения. Чтобы сделать определение более специфичным, измерялось и количество *o*-дифенолов методом Арнова (Arnou, 1937). Интенсивность возникшей окраски устанавливалась на ФЭК-56 с зеленым светофильтром № 5. Результаты определения содержания фенолов выражены в миллиграммах хлорогеновой кислоты на 1 г свежего материала. (Подсчет данных на единицу сухого веса тканей не изменил картины).

Определение качественного состава фенольных веществ. Состав фенольного комплекса изучался методом двумерной бумажной хроматографии в системах *n*-бутанол—ледяная уксусная кислота—вода (БУВ) (6:1:2) и 3%-ная уксусная кислота (УК). Экстракт для хроматографии был приготовлен следующим образом: 25 мл этанольного экстракта упаривали досуха при комнатной температуре; сухой остаток обрабатывали в течение 1 мин в 1 мл дистиллированной воды; затем прибавляли 1 мл 96%-ного этанола, обрабатывали еще 1 мин и полученный экстракт центрифугировали. На каждую хроматограмму было нанесено в виде полосы длиной 3 см такое количество экстракта, которое соответствует 0,4 г свежих корней или 0,1 г листьев. Хроматографирование проводилось на бумаге Фильтрак FN 3 (средняя).

Пятна на хроматограммах характеризовали по флуоресценции на ультрамикроскопе типа Хромотоскоп в присутствии и в отсутствии паров аммиака, по величинам R_f в различных растворителях, а в некоторых случаях также по ультрафиолетовым спектрам поглощения. Для получения спектров отдельных фенольных соединений пятна на хроматограммах

были вырезаны в восьмикратной повторности и элюированы 60%-ным этиловым спиртом в течение 4 ч. Спектр элюата снимали на спектрофотометре СФ-4А в области длины волн 240—400 нм.

Результаты

На основе проведенных анализов можно заключить, что здоровые растения восприимчивого и устойчивого сортов существенно не отличаются по общему содержанию фенольных веществ. Содержание фракции *o*-дифенолов в основных чертах повторяет те же закономерности, которые выявляются в отношении суммы фенольных соединений, хотя данные и показывают большие колебания (рис. 1—3).

В общем 1 г свежих корней содержит около 0,15—0,38 мг фенольных веществ. При этом количество *o*-дифенолов составляет 20—50% (в большинстве случаев 30—40%) от общего количества фенолов. С развитием растений содержание фенольных соединений в корнях постепенно увеличивается (рис. 2).

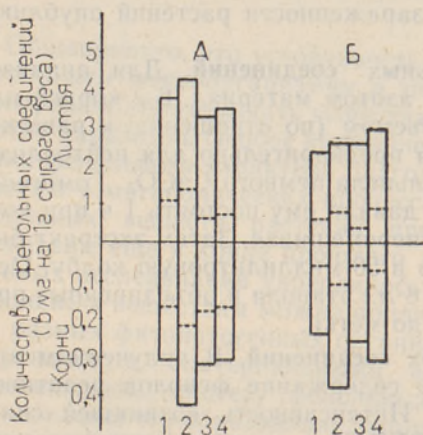


Рис. 1. Влияние заражения картофельной нематодой на содержание фенольных соединений в устойчивом и восприимчивом сортах картофеля. 1 — 'Спекула' контроль; 2 — 'Спекула' зараженный; 3 — 'Сулев' контроль; 4 — 'Сулев' зараженный; — общее содержание фенолов; --- содержание *o*-дифенолов.

Листья картофеля по сравнению с корнями намного богаче фенолами. С ростом количество фенолов в листьях сильно повышается. У 10—20-дневных растений содержание фенольных соединений колебалось в обоих сортах в пределах 1,8—4,0 мг на 1 г свежего материала, а 38-дневные растения содержали свыше 8 мг фенолов (рис. 2). Зависимое от возраста растений накопление фенолов в тканях картофеля наблюдалось и в работах С. Пашкаря (Пашкарь, 1956).

При хроматографическом разделении этанольных экстрактов в корнях незараженных растений обоих сортов вместе было обнаружено 29 фенольных соединений, из них основных (которые всегда существуют в обоих сортах) — 17. Схематическое изображение результатов хроматографического изучения фенольных соединений корней картофеля дано на рис. 4. Пятна охарактеризованы более подробно в табл. 1.

Разделение фенольного комплекса хроматографическим методом показало, что качественный состав фенолов в восприимчивом и невосприимчивом сортах в общих чертах сходен, но более обилен в невосприимчивом 'Спекула'. В корнях растений 'Спекула' налицо вещества 10 и 27, которые отсутствуют в корнях 'Сулева', а вещества 3, 4, 7, 17, 23, 25, 26, если судить по интенсивности свечения пятен на хроматограммах, обнаружены в большем количестве по сравнению с восприимчивым сортом. В корнях последнего содержание веществ 6, 22, 28 и 29 превышает содержание соответствующих веществ в корнях резистентного сорта.

Соединений, окрашиваемых ванилиновым реактивом, на хроматограммах не обнаружено. (На нингидрин и орцин не реагировало ни одно

Таблица 1

Характеристика хроматограмм этанольного экстракта корней картофеля резистентного и восприимчивого к картофельной нематоде

| Номер пятна | Свечение в УФ | | | | Интенсивность свечения* | | | |
|----------------|---------------|---------|---------------------|-------------------|-------------------------|------------|----------|------------|
| | БУВ (6:1:2) | УК (3%) | с NH ₃ | | 'Спекула' | | 'Сулев' | |
| | | | без NH ₃ | с NH ₃ | Контроль | Зараженный | Контроль | Зараженный |
| 1 | 0 | 0,14 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 2 | 0,09 | 0,12 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 3 | 0,08 | 0,42 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 4 | 0,08 | 0,61 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 5 | 0,13 | 0,87 | желто-синий | желто-синий | + | + | + | + |
| 6 | 0,18 | 0,88 | синий | синий | + | + | + | + |
| 7 | 0,19 | 0,71 | желтый | желтый | + | + | + | + |
| 8 | 0,22 | 0,68 | темно-фиолетовый | темно-фиолетовый | + | + | + | + |
| 9 | 0,22 | 0,60 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 10 | 0,26 | 0,70 | желтый | желтый | + | + | + | + |
| 11 | 0,28 | 0,82 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 12 | 0,31 | 0,88 | темно-фиолетовый | темно-фиолетовый | + | + | + | + |
| 13 | 0,36 | 0,79 | темно-фиолетовый | темно-фиолетовый | + | + | + | + |
| 14 | 0,43 | 0,85 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 15 | 0,38 | 0,77 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 16 | 0,36 | 0,65 | серо-синий | серо-синий | + | + | + | + |
| 17 | 0,52 | 0,84 | — | желтый | + | + | + | + |
| 18 | 0,45 | 0,71 | темно-фиолетовый | темно-фиолетовый | + | + | + | + |
| 19 | 0,54 | 0,75 | фиолетовый | зеленый | + | + | + | + |
| 20 | 0,57 | 0,70 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 21 | 0,53 | 0,56 | синий | зеленый | + | + | + | + |
| 22 | 0,40 | 0,36 | розовый | розовый | + | + | + | + |
| 23 | 0,38 | 0,52 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 24 | 0,47 | 0,78 | — | фиолетовый | + | + | + | + |
| 25 | 0,64 | 0,76 | — | фиолетовый | + | + | + | + |
| 26 | 0,64 | 0,63 | — | фиолетовый | + | + | + | + |
| 27 | 0,58 | 0,12 | — | желтый | + | + | + | + |
| 28 | 0,83 | 0,80 | фиолетовый | зелено-синий | + | + | + | + |
| 29 | 0,82 | 0,64 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 30 | 0,80 | 0,59 | фиолетовый | фиолетовый | + | + | + | + |
| 31 | 0,84 | 0,49 | фиолетовый | синий | + | + | + | + |
| 32 | 0,89 | 0,34 | — | желто-зеленый | + | + | + | + |
| 33 | 0,85 | 0,22 | — | желто-зеленый | + | + | + | + |
| 34 | 0,82 | 0,04 | фиолетовый | синий | + | + | + | + |

* Интенсивность свечения выражена количеством знаков от отсутствия флуоресценции (—) до сильного свечения (++++).

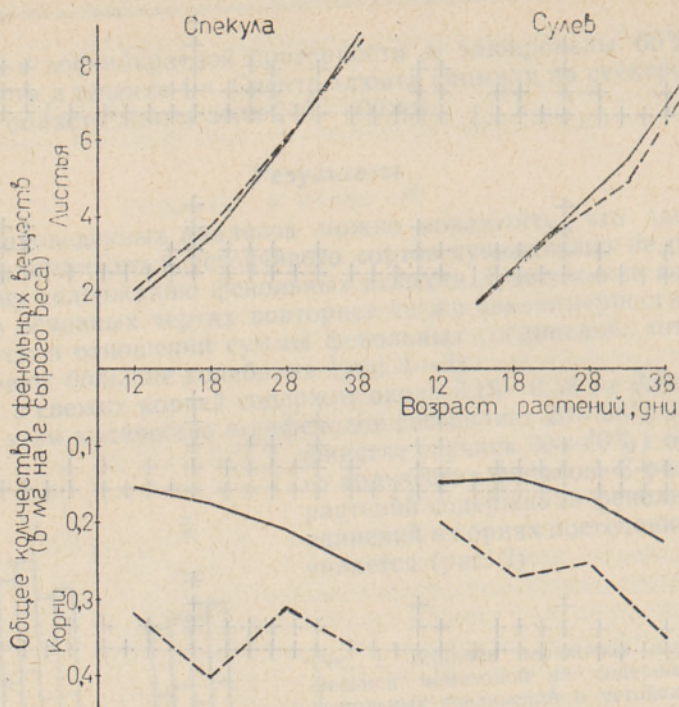


Рис. 2. Динамика содержания суммы фенольных соединений в устойчивом и восприимчивом сортах картофеля. — контрольные растения; --- зараженные растения.

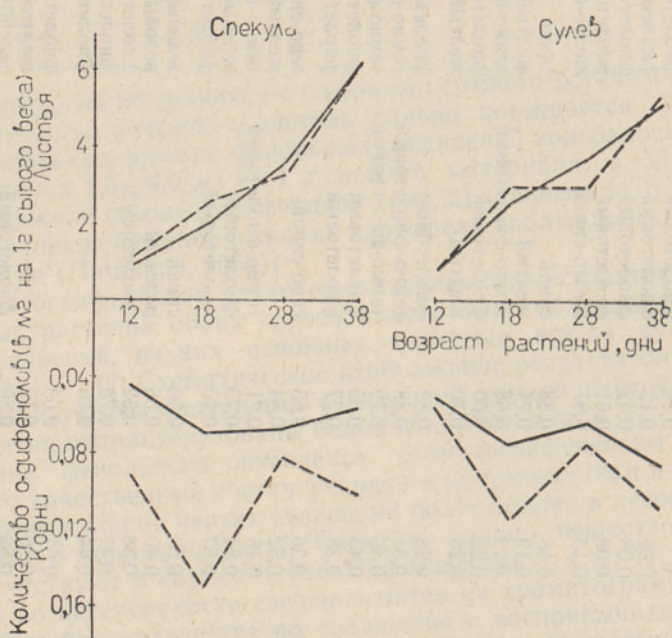


Рис. 3. Динамика содержания о-дифенолов в устойчивом и восприимчивом сортах картофеля. Обозначения см. рис. 2.

пятно, обнаруженное на хроматограмме по свечению в ультрафиолетовом свете).

Детальная идентификация обнаруженных соединений не входила в задачи настоящей работы. На основании данных по R_f , которые совпадают с R_f метки, и по ультрафиолетовому спектру поглощения можно утверждать, что вещества 21 и 19 соответствуют хлорогеновой кислоте и одному из ее изомеров (рис. 5).

Уже первоначальные опыты показали, что заражение картофеля картофельной нематодой заметно увеличивает содержание фенольных соединений в корнях на первых этапах развития нематоды (14-дневные растения) (рис. 1). Изучение динамики фенольных веществ в течение всего жизненного цикла нематоды показало, что сумма фенольных соединений в корнях невосприимчивого сорта на всех этапах развития нематоды превышает количество фенолов в пораженных корнях восприимчивого сорта. Следовательно, синтез фенолов в ответ на заражение происходит активнее в корнях резистентного сорта 'Спекула' (рис. 2). Но особенно отчетливо выявляются сортовые различия в молодых растениях. Изменения в содержании *o*-дифенолов в общих чертах подчинены тем же закономерностям (рис. 3). В листьях под влиянием заражения не происходит существенных сдвигов в содержании фенолов.

Следует отметить, что увеличение количества фенольных соединений в корнях в некоторой степени зависит от инфекционной нагрузки. В опыте, где количество нематод в 1 г ткани составляло только 150 особей, не происходило увеличения фенолов в восприимчивом сорте (рис. 1А). Но в то же время повышенное содержание фенолов в устойчивом сорте по сравнению с 'Сулев' не является следствием более сильного заражения устойчивого сорта. Наоборот, в корни восприимчивого сорта всегда проникает больше личинок нематоды (рис. 6).

Заражение вызывает в фенольном комплексе корней картофеля не только количественные, но и качественные изменения. На хроматограммах зараженных корней обоих сортов обнаружено пять новых веществ, 30—34, которые в здоровых тканях отсутствуют (рис. 4). Из них самым интенсивным свечением обладает в ультрафиолете вещество 31. В корнях восприимчивого сорта новых фенольных соединений образуется меньше, чем в тканях устойчивого сорта, если судить по интенсивности свечения пятен в ультрафиолете. Это доказано и сравнением концентрации вещества 31 в пораженных корнях обоих сортов по ультрафиолетовому максимуму поглощения при 280 нм. По окрашиванию с диазотированной сульфаниловой кислотой в быстроисчезающий красноватый цвет и по месту расположения на хроматограммах, по-видимому, эти

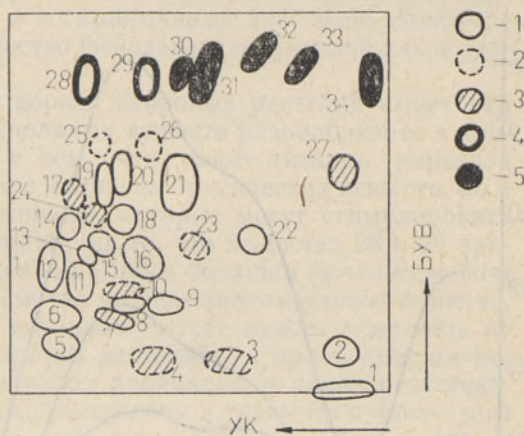


Рис. 4. Схема хроматограмм этанольного экстракта корней устойчивого и восприимчивого картофеля. Пятна, 1 — которые всегда обнаруживаются в обоих сортах; 2 — которые обнаруживаются в определенное время; 3 — характерные для устойчивого сорта; 4 — характерные для восприимчивого сорта; 5 — возникающие в зараженных корнях.

вещества можно охарактеризовать как простые фенолы (агликоны) (Hänsel, 1959). Их присутствие в гомогенатах личинок нематод не обнаружено.

Чтобы выяснить биологическую активность новообразованных фенолов, было испытано действие веществ 31 и 34 на рост coleoptилей пшеницы. Соединение 31, полученное из 0,8 г свежего материала в 1 мл 2%-ной сахарозы, ингибировало рост на 40%, из 0,5 г в 1 мл — на 20%. Вещество 34 оказалось более слабым ингибитором.

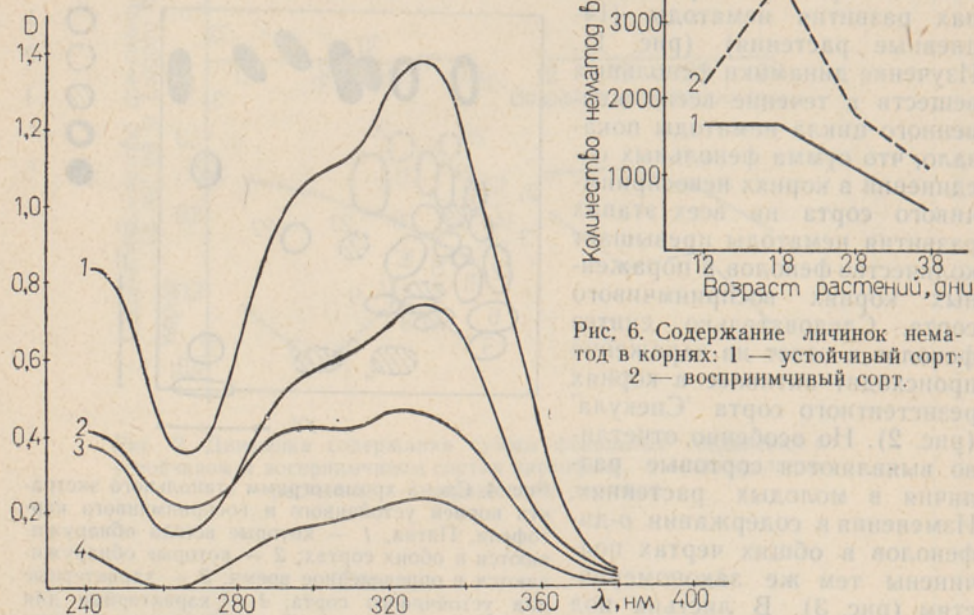


Рис. 5. Ультрафиолетовые спектры поглощения веществ 19 и 21. 1 — чистый препарат хлорогеновой кислоты; 2 — пятно 19 из листьев; 3 — пятно 21 из листьев; 4 — пятно 21 из корней.

Таблица 2

Влияние заражения картофельной нематодой на содержание хлорогеновой кислоты в корнях картофеля

| Сорт | 12-дневные растения | | | 18-дневные растения | | |
|-----------|---------------------|------------|--------------|---------------------|------------|--------------|
| | Контроль | Зараженный | % увеличения | Контроль | Зараженный | % увеличения |
| 'Спекула' | 0,88 | 1,18 | 134 | 0,70 | 3,35 | 478 |
| 'Сулев' | 0,58 | 0,95 | 164 | 1,01 | 2,93 | 290 |

* Количество хлорогеновой кислоты дано в миллиграммах на 100 г сырого веса.

Кроме появления в пораженных тканях новых веществ, при визуальном рассмотрении хроматограмм в зараженных корнях обоих сортов картофеля отмечается увеличение концентрации веществ 11, 16, 18, 19, 21. В корнях 'Спекула' соединения 16 и особенно 11 более интенсивны по сравнению с 'Сулев'. По максимуму поглощения при 330 нм было изучено изменение в содержании хлорогеновой кислоты (пятно 21). Данные представлены в табл. 2. Не удалось обнаружить различий в направленности

изменения содержания этой кислоты в разных сортах картофеля. В больших растениях обоих сортов количество хлорогеновой кислоты сильно увеличивается, но ее содержание в устойчивом сорте лишь незначительно превышает количество, имеющееся в восприимчивом.

Обсуждение результатов

Как показали анализы, нет зависимости между конституционным содержанием фенольных веществ в здоровых растениях картофеля разных сортов и степенью совместимости этих сортов по отношению к картофельной нематод. Устойчивый и восприимчивый картофель содержат приблизительно одинаковое количество фенольных соединений как в корневой системе, так и в листьях.

Качественный состав фенолов корней здоровых растений имеет ряд сортовых особенностей. Спектр фенольных веществ разнообразнее в корнях устойчивого сорта. В связи с тем, что совместимость паразита и хозяина можно связать не только с наличием токсических веществ, но и с возможностью присутствия соединений, которые могут стимулировать рост паразита, надо обратить внимание на то, что вещества 28 и 29 присутствуют в корнях растений 'Сулев' в намного большем количестве, чем в корнях устойчивого сорта. Но несмотря на некоторые сортовые отличия, по-видимому, невосприимчивость в данном случае нужно связывать не с конституционными фенолами здоровых растений, а с процессами активного иммунитета, хотя личинки нематод проникают в корни резистентного сорта в несколько меньшем количестве, чем в ткани восприимчивого сорта.

Устойчивость картофеля к картофельной нематод характеризуется образованием некроза и ингибированием развития самок нематоды (но не самцов), вследствие чего они не проходят полного жизненного цикла и цистов не образуется. По всей вероятности, причиной подавления развития нематоды являются изменения, возникающие в растениях после заражения. В фенольном составе картофеля после проникновения личинок нематод в корни наблюдаются заметные сдвиги. Увеличивается как общее количество фенолов, так и содержание *o*-дифенолов, появляются новые соединения. Все эти процессы протекают активнее в резистентном сорте. Возникающие новые вещества из-за хорошей подвижности в смеси БУВ (6:1:2) и малой подвижности в разбавленной уксусной кислоте, а также по окрашиванию с реактивом Кирби-Берри, по-видимому, можно отнести к простым фенолам (агликонам). Агликоны считаются более токсичными для микроорганизмов по сравнению с соответствующими гликозидами. Новые фенолы можно принять за вещества растительного происхождения, их не было обнаружено в гомогенатах личинок нематод. Они могут образоваться из фенольных соединений картофеля под действием β -глюкозидазы нематоды (Sproston, 1957). Не исключено, что появление новых веществ происходит за счет окислительных превращений ранее существовавших соединений. О появлении новых фенолов в некротизированных тканях картофеля сообщают и другие авторы (Дьяков и др., 1969), причем за фунгитоксичность этих тканей обычно отвечают именно образовавшиеся под влиянием инфекции новые вещества (Озерцовская и др., 1968). Увеличение концентрации фенолов, присутствующих в здоровых тканях, в том числе хлорогеновой кислоты, очевидно, можно объяснить активированием общего пути синтеза фенольных соединений в пораженных растениях.

Хлорогеновой кислоте часто приписывают решающее значение в непо-
ражаемости растений различными фитопатогенами (Johnson, Schaal,

1957; Lee, Tourneau, 1958). В данном случае такого заключения сделать нельзя. Хотя содержание хлорогеновой кислоты увеличивается в зараженных нематодами корнях, абсолютное количество кислоты в устойчивом картофеле незначительно превышает ее содержание в восприимчивом сорте.

Следует отметить, что наибольшие количественные отличия в комплексе фенолов между зараженными растениями разных сортов обнаруживаются в молодых растениях. Это неоднократно замечали и другие авторы (Wilski и др., 1968). Позднее различия начинают уравниваться, но известно, что половая дифференциация нематод определяется уже на II или III стадии развития.

Что касается влияния возникающих в зараженных растениях фенолов, можно предполагать, что они препятствуют питанию нематод. По нашим данным, вещество 31 заметно ингибировало рост coleoptилей пшеницы. Это совпадает с данными Дж. Гибеля, который показал, что гидролизированный экстракт зараженных корней восприимчивого сорта намного сильнее ингибировал активность оксидазы ИУК, чем экстракт из корней устойчивого сорта (Giebel, 1970). Следовательно, вещество 31 является антагонистом индолилуксусной кислоты. По предположению польского ученого, ростовые вещества могут играть важную роль в образовании гигантских клеток, без возникновения которых нематоды не могут питаться.

Кроме того, известно, что у 'Спекула' окислительная способность выражена сильнее, чем у восприимчивого сорта. В зараженных корнях резистентного сорта активность пероксидазы выше, чем в неустойчивом сорте (Хаберман, 1972). Вследствие нарушения целостности клеток при проникновении нематод в корни легко могут возникать окисленные продукты фенольных соединений, притом быстрее и в большем количестве в резистентном сорте, что служит причиной образования некроза.

Суммируя изложенный материал, можно заключить, что сильнее выраженные нарушения метаболизма в резистентном сорте картофеля ведут к более серьезным нарушениям в питании паразита по сравнению с восприимчивым сортом. Последний представляет собой более конгениальную среду для паразита. Особенно чувствительны самки нематод, которые нуждаются в большем количестве пищи, а, может быть, и из-за особенностей пищевых потребностей. Следовательно, система фенолов — ферменты окисления фенолов может быть одним из факторов, ограничивающим размножение картофельной нематоды в корнях резистентного картофеля.

ЛИТЕРАТУРА

- Дьяков Ю. Т., Филиппович А. Н., Соколова В. С., Метлицкий Л. В., 1969. Превращение фенольных соединений в картофеле различных генотипов, зараженном разными расами *Phytophthora infestans* (Month) de Bary. В сб.: Биохимия иммунитета и покоя растений (под ред. Л. В. Метлицкого). М.: 60—70.
- Киркхэм Д. С., 1962. Роль факторов растения-хозяина в физиологии заболевания. В сб.: Проблемы и достижения фитопатологии (под ред. М. С. Дунина). М.: 115—126.
- Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л., Чаленко Г. М., Строкова Г. А., 1965. О фунготоксичном действии фенольных соединений, возникающих в клубнях картофеля при поранении. Доклады АН СССР, 160 (4) : 664—678.
- Озерецковская О. Л., Васюкова Н. И., Метлицкий Л. В., 1968. Изучение антибиотических веществ клубня картофеля, возникающих в ходе некротической реакции. Доклады АН СССР, 178 (1) : 244—248.
- Пашкаръ С. И., 1956. Возрастные изменения содержания фенольных соединений и распределение их по органам растения картофеля. Доклады АН СССР 3 (6) : 1375—1377.

- Рубин Б. А., Иванова Т. И., Давыдова М. А., 1965. О механизме активации пероксидазы в инфицированной ткани иммунных растений. Прикладная биохим. и микроб. 1 (1) : 25—36.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В., 1960. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.
- Хаберман Э., 1972. Изучение активности и изоэнзимного состава окислительных ферментов картофеля в связи с заражением картофельной нематодой. Изв. АН Эст. ССР. Бюл. 21 : 356—364.
- Хьюитт Э., 1960. Песчаные и водные культуры в изучении питания растений. М.
- Агнов Л. Е., 1937. Colorimetric determination of the components of 2,4-dihydroxyphenyl-alanine-tyrosine mixtures. J. Biol. Chem. 118 : 531—537.
- Giebel J., 1970. Phenolic content in roots of some *Solanaceae* and its influence on IAA-oxidase activity as an indicator of resistance to *Heterodera rostochiensis*. Nematologica 16 (1) : 22—32.
- Farkas G. L., Király Z., 1962. Role of phenolic compounds in the physiology of plant disease and disease resistance. Phytopathol. Z. 44 : 105—150.
- Hänssel R., 1959. Zellsaftlösliche Pigmente (Anthocyane und Flavonoide), В кн.: Papierchromatographie in der Botanik. (Под ред. H. F. Linskens). Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- Johnson G., Schaal L. A., 1957. Chlorogenic acid and other orthodihydrophenols in scab-resistant Russet Burbank and scab-susceptible Triumph potato tubers of different maturities. Phytopathology 47 (5) : 253—255.
- Lee Shu-fung, Tourneau D. L., 1958. Chlorogenic acid content and *Verticillium* wilt resistance of potato toes. Phytopathology 48 : 268—274.
- Maeseneer de J., 1964. Leaf-browning of *Ficus* spp., new host plants of *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema Bos). Nematologica 10 : 403—408.
- Mountain W. B., 1960. Mechanismus involved in plant nematode relationships. Nematology : 426—431.
- Patil S. S., Powelson R. L., Young R. A., 1964. Relation of chlorogenic acid and free phenols in potato roots to infection by *Verticillium albo-atrum*. Phytopathology 54 : 531—535.
- Rudolph K., 1971. Qualitative und quantitative Enzymveränderungen nach Infektion von Bohnenblättern mit *Pseudomonas phaseolicola* und *Uromyces Phaseoli*. Angew. Bot. 44 (5—6) : 347—359.
- Sproston T. Jr., 1957. Studies in the disease resistance of *Impatiens balsamina*. Phytopathology 47 : 534.
- Swain T., Hillis W. E., 1959. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. I. The quantitative analysis of phenolic constituents. J. Sci. Food. Agric. 10 : 63—68.
- Tomiyama K., Sakama T., Ishizaka N., Sato N., Katsui N., Takasugi M., Masamune T., 1968. A new antifungal substance isolated from resistant potato tissue infected by pathogenes. Phytopathology 58 (1) : 115.
- Tomiyama K., Stahmann M. A., 1964. Alteration of oxidation enzymes in potato tuber tissue by infection with *Phytophthora infestans*. Plant Physiol. 39 (3) : 483—489.
- Wilski A., Giebel J., Glowinkowska A., 1968. Związki fenolowe w korzeniach ziemniaków podatnych a odpornych na matwicę ziemniaczanego (*Heterodera rostochiensis* Woll.). Prace naukowe instytutu ochrony roślin. 10 (1) : 203—214.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
10/1 1973

EVI HABERMAN

KARTULI FENOOLSE KOMPLEKSI MUUTUMISEST NAKATUMISEL KARTULI KIDUSSIGA

Resüme

Uuriti kartuli kiduussi (*Heterodera rostochiensis* Woll.) suhtes resistentse sordi 'Spekula' ja sustseptiilse sordi 'Sulev' fenoolsete ühendite dünaamikad nakatumisel kõnesoleva nematoodiga ning juurte fenoolse kompleksi üsloomu.

Fenoolide ning o-difenoolide kvantitatiivses sisalduses resistentse ja sustseptiilse sordi tervete taimede juurtes ja lehtedes erinevusi ei esinenud. Mõlema sordi juurtes tehti kindlaks kuni 29 fenoolse iseloomuga ainet, kusjuures mõningad neist ühendeist esinevad ainult resistentse sordis või esinevad temas suuremates kogustes kui sustseptiilse sordis.

Nakatumisel kartuli kiduussiga suureneb fenoolide kogus mõlema sordi juurtes märgatavalt. Fenoolide süntees toimub seejuures aktiivsemalt resistentses sordis, mistõttu fenoolsete ainete üldhulk tema nakatatud juurtes on alati kõrgem kui nakatatud vastuvõtliku sordi juurtes. Nakatumisel kiduussiga muutub ka fenoolsete ühendite kvalitatiivne koostis ning tekib uusi aineid. Intensiivsem uute fenoolide teke on iseloomulikum just resistentsele sordile.

Oletatakse, et fenoolsete ühendite sisalduse suurem tõus ja uute fenoolide moodustumise kõrgem intensiivsus resistentses sordi taimede juurtes on üks põhjusi, mis takistab selle nematoodi arenemist resistentses kartulis.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Toimetusse saabunud
10. I 1973

EVI HABERMAN

ÜBER DIE VERÄNDERUNG DES PHENOLISCHEN KOMPLEXES IN DER DURCH DEN KARTOFFELNEMATODEN BEFALLENEN KARTOFFEL

Zusammenfassung

Es wurde die Dynamik der Phenolverbindungen und der Bestand des Phenolkomplexes in der resistenten Kartoffelsorte 'Spekula' und in der anfälligen Sorte 'Sulev' bei ihrem Befall durch den Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) untersucht.

Zwischen den gesunden Pflanzen der resistenten und der anfälligen Sorte fehlten Unterschiede des quantitativen Gehalts der Phenole und *o*-Diphenole in den Wurzeln und Blättern. Es wurde das Vorkommen von etwa 29 phenolartigen Substanzen in den Wurzeln der beiden Sorten festgestellt. Einige dieser Verbindungen treten nur in der resistenten Sorte auf oder kommen dort in größeren Mengen vor als in der anfälligen Sorte.

In den durch den Kartoffelnematoden befallenen Wurzeln steigert sich die Gesamtmenge der Phenole in beiden Sorten beträchtlich. Die Synthese der Phenole vollzieht sich aktiver in den infizierten Pflanzen der resistenten Sorte, deswegen ist die Gesamtmenge der phenolischen Körper in den befallenen Wurzeln der resistenten Sorte immer höher als in denjenigen der anfälligen Sorte. Beim Befall durch den Nematoden verändert sich auch der qualitative Bestand der Phenole — es entsteht eine Reihe neuer Verbindungen. Kennzeichnend für die resistente Sorte ist eine intensivere Bildung neuer Phenolverbindungen als in der anfälligen Sorte.

Es wird vermutet, daß die sich zwischen der resistenten und der anfälligen Sorte zeigenden Unterschiede in der Gesamtmenge der Phenolverbindungen und in der Intensität der Bildung neuer Phenole, einige von den Ursachen sind, welche die Entwicklung der Nematoden in der resistenten Kartoffel verhindern.

Institut für Zoologie und Botanik
der Akademie der Wissenschaften der Estnischen SSR

Eingegangen
am 10. Jan. 1973