

УДК 632.651

Ану РИЙСПЕРЕ*

ЗАВИСИМОСТЬ РАЗВИТИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ НЕМАТОДЫ ОТ ИНГИБИРОВАНИЯ МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА 2,4-ДИНИТРОФЕНОЛОМ И ПРОПИЛГАЛЛАТОМ

В настоящем сообщении представлены дальнейшие результаты опытов по ингибированию метаболизма растений в целях изучения взаимоотношений между растениями картофеля и картофельной нематодой. Для ослабления физиологического состояния растений-хозяев использованы ингибиторы запасаения энергии 2,4-динитрофенол (ДНФ) и пропилгаллат (ПГ). Энергетический обмен растений имеет при определении хозяино-паразитных отношений двоякое значение: с одной стороны, усиленный синтез макроэргических соединений в ответ на инвазию паразитов обеспечивает энергией интенсификацию метаболизма — поддержание гомеостаза, являющегося основой физиологической устойчивости инвазированной ткани, с другой стороны, от уровня макроэргов зависит жизнедеятельность питающих клеток, обеспечивающая необходимую текущую среду для биотрофного паразита. По существу, это один и тот же процесс повышения интенсивности метаболизма в инфицированной ткани, который используется биотрофным паразитом в своих интересах.

Материал и методика

Опыты проводили в вегетационном домике в песчаных культурах (Рийспере, 1979). Растением-хозяином служил восприимчивый сорт картофеля 'Сулев'. Растения заражали в 2-недельном возрасте суспензией личинок *Globodera rostochiensis* (патотип Ro 1), инвазионная нагрузка составляла 1000 личинок на растение. Ингибиторы добавляли к основному питательному раствору (0,5-кратный раствор Роббинса) на 4-й день после инокуляции в концентрациях 2,5, 10, 20 мг/л ДНФ и 20, 40, 80, 160 мг/л ПГ. Через три недели растения отмывали от песка, взвешивали, корни фиксировали в смеси этанол — уксусная кислота — формалин — вода (15:1:6:40) и окрашивали кислым фуксином в лактофеноле. Песок промывали, промывные воды процеживали для вылавливания освободившихся из корней адульных самцов и самок. Результаты подсчета нематод в корнях обрабатывали статистически методом дисперсионного анализа. Каждый вариант опыта содержал 8 растений.

Параллельно с зараженными растениями во всех вариантах опыта выращивали и незараженные растения для установления «нетто-эффекта» применяемых ингибиторов. Кроме сырой массы надземных частей и корней определяли также интенсивность поглощения кислорода корнями с использованием газового хроматографа «Хром-3» (Куузик, Рейма, 1985).

* Eesti Teaduste Akadeemia Zooloogia ja Botaanika Instituut (Институт зоологии и ботаники Академии наук Эстонии). 202400 Tartu, Vanemuise 21. Estonia.

Результаты опыта

Данные о сырой массе растений (таблица) показывают, что в применяемых концентрациях указанные ингибиторы не были фитотоксичными. Уменьшение веса надземных частей наблюдалось только в варианте с 40 мг/л ПГ. О действии ингибиторов на метаболизм корней свидетельствуют изменения в интенсивности дыхания. Привлекает внимание то, что эти изменения для ДНФ и ПГ сходные — при низких концентрациях ингибиторов поглощение кислорода корнями подавляется, а с повышением дозы появляется тенденция к возвращению до уровня контроля. Можно допустить, что это связано с прогрессирующим разобщением дыхания и фосфорилирования — свободное окисление, не сопряженное с фосфорилированием, выражается в стимуляции потребления кислорода (Рубин, Ладыгина, 1974).

Влияние обработки корней картофеля 2,4-динитрофенолом (ДНФ) и пропилгаллатом (ПГ) на развитие картофельной нематоды

Вариант опыта	Количество нематод в 8 растениях							Незараженные растения		
	Всего	Личинки		Самцы		Самки		Сырая масса одного растения, г		Поглощение O ₂ корнями, мкл/мин/г
		II ст.	III ст.	IV ст.	Взрослые	IV ст.	Молодые	надз. часть	корни	
Контроль	221	1	7	32	28	26	127	5,79	5,29	70,6
ДНФ, мг/л										
2,5	393*	—	6	101*	28	55*	203*	5,14	5,48	53,1
5	266	—	6	118*	8*	43	91	5,21	5,86	43,8
10	141*	—	6	55	34	1*	45*	5,86	6,22	59,2
20	105*	1	13	61	10	2*	18*	5,72	5,63	71,5
ПГ, мг/л										
20	241	—	1	75*	36	13	116	6,20	4,70	77,6
40	223	—	—	59	20	26	118	4,64*	6,03	52,0
80	143*	2	18	63	22	13	22*	4,80	5,33	48,6
160	93*	4	11	38	13	2*	25*	4,68	5,73	72,8

* — отличие от контроля достоверно при 5%-ном уровне значимости.

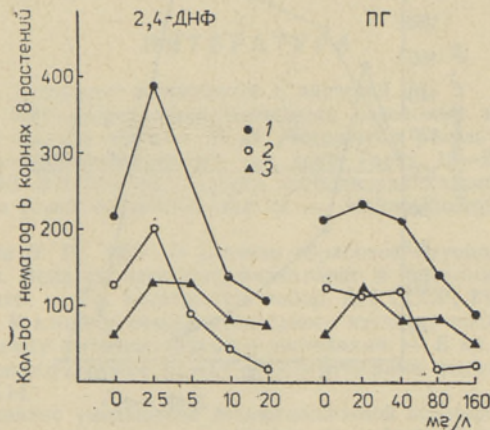


Рис. 1. Общее количество нематод (1), число молодых самок (2) и самцов (IV ст. + взрослые) (3) в корнях картофеля 'Сулев', обработанных 2,4-динитрофенолом и пропилгаллатом.

По данным численности нематод в корнях (таблица, рис. 1) можно допустить улучшение условий развития личинок в варианте 2,5 мг/л ДНФ — по сравнению с контролем увеличилось как общая зараженность корней, так и число молодых самок. При увеличении концентрации ДНФ до 10 и 20 мг/л количество нематод в корнях, а также число самок в популяции уменьшились. Необходимо отметить, что количество самцов (IV ст. + взрослые) при этом не уменьшалось, а оставалось на уровне контроля. При обработке корней картофеля ПГ положительного влияния на развитие нематод не наблюдалось. Увеличение дозы ингибитора до 80 и 160 мг/л вызывало торможение формирования самок, а число самцов оказывалось на уровне контроля даже при самой высокой концентрации.

Таким образом, полученные результаты подтверждают закономерность, отмеченную уже ранее при регулировании физиологического состояния растения картофеля (Рийспере, 1988, 1989, 1991), а именно условия питания личинок картофельной нематоды улучшаются при слабом стрессе хозяина и ухудшаются при более глубоком нарушении метаболизма в питающей ткани. При этом у самок и самцов отчетливо проявляются различия в потребности к обеспеченности питанием (рис. 1). Выживание самок при более высоких концентрациях ингибиторов исключает и допущение, что вымирание самок связано с прямым токсическим действием этих соединений на нематоды. Наши результаты не подтверждают общепринятого мнения, согласно которому условия, способствующие росту растения-хозяина, в то же время способствуют и инфекции облигатными паразитами (Schoeneweiss, 1975). При росте концентраций ДНФ проявляется непрямолинейная зависимость развития картофельной нематоды от физиологического состояния хозяина. В связи с этим интерес представляют данные о влиянии тех же концентраций ДНФ на развитие клеверной нематоды в корнях белого клевера 'Тыгева 4' (Рийспере и др., 1980). По этим данным, максимум количества молодых самок обнаружили при концентрации ДНФ 20 мг/л, несмотря на то, что рост корней белого клевера был сильно заторможен. Сравнение этих двух видов нематод между собой по их реакции на ингибирование метаболизма растения-хозяина еще раз показывает большую чувствительность картофельной нематоды к нарушению жизнедеятельности в питающей ткани (рис. 2).

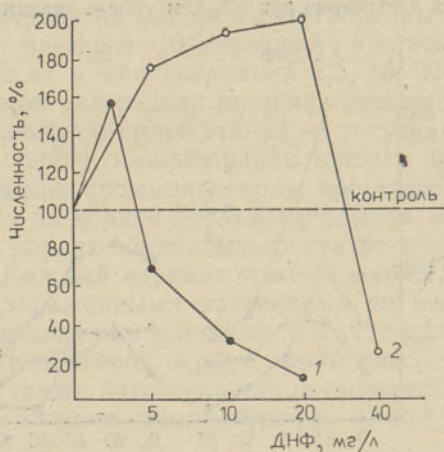


Рис. 2. Численность молодых самок картофельной нематоды в корнях картофеля 'Сулев' (1) и клеверной нематоды в корнях белого клевера 'Тыгева 4' (2) (в процентах от контроля) при возрастающих концентрациях 2,4-динитрофенола в среде.

Данные о реакции других видов нематод на ингибирование метаболизма хозяина ДНФ и ПГ в литературе скудные. К сожалению, в работах, в которых изучалось влияние ПГ на развитие галловой и свекловичной нематод (Мюге, 1962—1963; Мюге, Васильева, 1971), испытывалась только одна концентрация ингибитора, поэтому трудно судить о действии этого соединения. Зарегистрированы только подавляющее действие на развитие личинок при поливе растений 100 мг/л ПГ (*Heterodera schachtii*) и после опрыскивания растений раствором 1 мг/л ПГ (*Meloidogyne incognita*).

Настоящее сообщение является последним из серии работ, изучающих влияние различных факторов среды и физиологического состояния растения-хозяина на развитие нематод. Заканчивая обсуждение полученных результатов необходимо подчеркнуть следующее:

картофельная нематода является высокочувствительной к изменениям метаболизма в питающей ткани, что указывает на тонко отрегулированное равновесие между литическим действием паразита, высасыванием содержимого клетки и метаболической активностью питающих центров; все экзогенные действия, которые могут нарушить это равновесие, оказывают угнетающее влияние на развитие личинок, особенно самок;

аналогия между развитием самцов при стрессовых условиях в питающей ткани восприимчивых растений и развитием их в тканях генетически невосприимчивых растений может служить доказательством того, что и в основе генетической устойчивости к картофельной нематоде лежит недостаточная обеспеченность их питанием, а не специфическое распознавание со стороны растения и вызванное этим сверхчувствительная реакция;

несмотря на тонко регулируемое равновесие процесса питания, обеспечение картофельной нематоды питательными веществами может улучшаться в состоянии умеренного стресса растения-хозяина, когда «запрос, исходящий от паразитов, оказывается для растения более сильным, чем аттрагирующие сигналы его собственных меристем» (Курсанов, 1976).

Автор выражает благодарность академику У. Маргна за просмотр работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растений. М.
Куузик А., Рейма Т. 1985. Определение газообмена насекомых методом газохроматографического анализа газов. — В кн. Методика и результаты изучения физиологического состояния насекомых. Тез. докл. Тарту, 18—23.
Мюге С. Г. 1962—1963. Влияние ингибиторов свободнорадикальных реакций на галлообразование и развитие фитогельминтов. — *Helminthologia*, 4, № 1—4, 344—350.
Мюге С. Г., Васильева Н. П. 1971. О влиянии обработок огурцов пропилгаллатом на мелойдогиноз. Вопросы биологии, физиологии и биохимии гельминтов животных и растений. — Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, 21, 190—191.
Рийспере А. Ю. 1979. К вопросу экспериментального изучения постинвазионных взаимоотношений между фитонематодами и растениями. — В кн.: Принципы и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями. Тарту, 105—114.
Рийспере А. 1988. Влияние уменьшения ассимиляционной поверхности и интенсивности освещения растения-хозяина на развитие картофельной нематоды. — Изв. АН ЭССР. Биол., 37, № 1, 36—43.
Рийспере А. 1989. Влияние водного режима растения-хозяина на развитие картофельной нематоды. — Изв. АН Эстонии. Биол., 38, № 4, 274—284.

- Puiscpere A. 1991. Зависимость развития картофельной и клеверной нематод от метаболической активности растения-хозяина. — Изв. АН Эстонии. Биол., 40, № 2, 77—83.
- Puiscpere A., Puiscpere U., Masso T. 1980. Влияние ингибирования различных звеньев метаболизма растений-хозяев на развитие картофельной и клеверной нематод. IX конф. Украинского общества паразитологов. Тез. докл. Часть III, 77—78.
- Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. 1974. Физиология и биохимия дыхания растений. М. Schoeneweiss, D. F. 1975. Predisposition, stress and plant disease. — Annual. Rev. Phytopath., 13, 193—211.

Поступила в редакцию
11/II 1991

Anu RIISPERE

KARTULI KIDUSSI ARENG 2,4-DINITROFENOOLI JA PROPUÜLGALLAADIGA TÖÖDELDED TAIMES

Liivkultuuris kasvavaid kartulitaimi (sustseptiilne sort 'Sulev') nakatati kartuli kidussiga (*Globodera rostochiensis*, patotüüp Ro1, 1000 isendit ühe taime kohta). Pärast taime nakatamist lisati toitelahusele 2,4-dinitrofenooli (DNF) 2,5, 5, 10, 20 mg/l või propüülgallaati 20, 40, 80, 160 mg/l. 2,5 mg/l DNF-i lisamine juurte keskkonda suurendas taime nakatuvust ja kiirendas emasisendite arengut. Mõlema inhibiitori kõrgemad kontsentratsioonid põhjustasid emaste arengu pidurdumise. Tulemused kinnitavad kartuli kidussi tundlikkust peremeestaime ainevahetuses toimivate muutuste suhtes. Taime ainevahetuse aktiivsuse ja nematoodide arengu kiiruse vaheline sõltuvus on kõverjooneline, maksimum taime mõõduka stressi piirkonnas.

Anu RIISPERE

THE DEVELOPMENT OF THE POTATO CYST NEMATODE IN A HOST PLANT TREATED WITH 2,4-DINITROPHENOL AND PROPYLGALLATE

The potato plants (cv. 'Sulev', susceptible) grown in sand cultures were infested with larvae *Globodera rostochiensis* (pathotype Ro1) (1000 larvae per plant). The inhibitors 2,4-dinitrophenol and propylgallate were added to nutrient solution after infestation in concentrations 2,5, 5, 10, 20 ppm and 20, 40, 80, 160 ppm, respectively. The number of nematodes in roots, the adult females among them, was increased after the treatment with 2,5 ppm DNP. The increase in the concentration of both inhibitors resulted in the suppressed development of females. The results of the experiment confirm the high specialization of the nematode and the dependence of their nutrition on the active metabolism of nutrient cells. The relationship between the intensity of metabolism of the host plant and the development of nematodes is not linear but represents the curve with maximum in the region of moderate stress of host plant.