

УДК 633.111.1; 632.4; 661.743.1

СПЕЦИФІКА ДІЇ ЕЛІСИТОРІВ НА МАКРОМОРФОГЕНЕЗ У *TRITICUM AESTIVUM* ЗА УМОВ ОДНОЧАСНОГО УРАЖЕННЯ *SEPTORIA TRITICI* ТА *PUCCINIA RECONDITA*

І.В. Жук^{1*}, О.П. ДМИТРІЄВ¹, Г.М. ЛІСОВА²

Анотація. Фітопатогенні гриби порушують макроморфогенез пшениці (*Triticum aestivum*), однак біотичні еліситори здатні стимулювати неспецифічну стійкість, ріст і розвиток пагонів рослин. Показано, що щавлева кислота в якості біотичного еліситора та донор сигнальної молекули оксиду азоту нітропрусид натрію сприяють росту стебла у висоту та прапорцевих листків у довжину, підвищують кількість зерен в колосі та продуктивність озимої пшениці сортів 'Поліська 90' та 'Столична' за умов ураження збудниками септоріозу (*Septoria tritici*) та бурой іржі (*Puccinia recondita*) в польових умовах. Відзначено у обох оброблених сортів зменшення ступеня ураження листків за шкалою Саарі-Прескотта. Сорт 'Поліська 90' більш чутливий до обох грибних патогенів, ніж 'Столична', однак вплив еліситора на його архітектоніку був не менший, ніж у сорту 'Столична'.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, *Septoria tritici*, *Puccinia recondita*, щавлева кислота, оксид азоту

¹ Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, вул. Заболотного, 148, м. Київ, 03143, Україна; * iren_zhuk@mail.ru

² Інститут захисту рослин НААН України, вул. Васильківська, 33, м. Київ, 03022, Україна; mail_gl@mail.ru

Вступ

Фітопатогенні гриби здатні значно впливати на макроморфогенез пшениці, перешкоджаючи тим самим реалізації її продуктивності. Порушення розвитку колоса, зменшення фотосинтетично активної поверхні листків – все це негативно відбивається на архітектоніці рослин. Фунгіциди направлені на знищення збудника захворювання, що не вирішує проблеми збереження архітектоніки рослин. Однак речовини, що стимулюють неспецифічну стійкість рослин, біотичні еліситори, здатні не лише зменшувати фітопатогенне навантаження, а й стимулювати ріст і розвиток пагонів рослин. Застосування еліситорів дозволяє підвищити адаптивний потенціал культурних рослин до біотичного стресу та зменшити пестицидне навантаження на навколишнє середовище. До найбільш вивчених еліситорів належать саліцилова та жасмонова кислоти, а також хітозан (ТЮТЕРЕВ 2015). Однак їх ефективність не завжди достатня для

індукування природної стійкості рослин до фітопатогенних грибів. Тому триває пошук нових еліситорів для індукції фітоімунітету. Зазвичай дослідження присвячені проявам одного грибного захворювання, в той час як у природі досить часто трапляються випадки ураження посівів одночасно кількома видами фітопатогенів, що значно ускладнює боротьбу з ними. До переваг біотичних еліситорів відносять підвищення рівня екологічної безпеки та неспецифічність дії за рахунок активації експресії багатьох генів, що особливо важливо при контамінації посівів кількома фітопатогенами.

Відомо, що щавлева кислота має високу здатність до хелатації катіонів та інгібує утворення активних форм кисню (АФК) при окиснювальному вибусі (КІМ *et al.* 2008). H_2O_2 продукується під час окиснювального вибуху і вимагає постійного входу Ca^{2+} , який активує локалізовану в мембрані НАДФ Н-оксидазу. Компартменталізація клітини забезпечує обмеження локалізації H_2O_2 і формування його локальних рівнів (МІТГЛЕР 2002). Універсальною

відповіддю на H_2O_2 є зростання експресії антиоксидантних ферментів. H_2O_2 може взаємодіяти з цистеїновими та тіоловими залишками білків, що спричиняє конформацію білків і впливає на їх активність. Пероксидази відновлюють H_2O_2 до води і послідовно окиснюють вторинний відновник, такий як глутатіон або аскорбат. H_2O_2 здатен активувати каскад мітоген-активованих протеїнкіназ (МАПК) і забезпечувати зв'язок між сигналом H_2O_2 і генною експресією (VAN BREUSEGEM *et al.* 2001; SOLTIS & КЛІВЕНSTEIN 2015). Раніше нами була показана ефективність еліситору щавлевої кислоти за умов ураження озимої пшениці септоріозом (ЗНУК *et al.* 2014). Зокрема, нами встановлено, що щавлева кислота та оксид азоту активують неспецифічну стійкість шляхом впливу на антиоксидантні системи, зокрема пероксидази. Одна з функцій фенольних пероксидаз – участь у лігніфікації клітинної стінки, що є одним з найважливіших механізмів знешкодження гіф гриба у відповідь на ураження рослини (ОВРУЦЬКА 2007).

Мета цієї праці – дослідити вплив щавлевої кислоти та донора оксиду азоту на макроморфогенез озимої пшениці *Triticum aestivum* L. за умов одночасного ураження збудниками септоріозу (*Septoria tritici* Desm.) та бурої іржі (*Puccinia recondite* Rob. et Desm.).

Матеріали і методи досліджень

Об'єктом дослідження були сорти озимої м'якої пшениці *T. aestivum* 'Поліська 90' і 'Столична', котрі вирощували у Київській області з застосуванням типової для цієї зони агротехніки. Оригінації обох сортів – Національний науковий центр "Інститут землеробства НААН України". У фазі виходу в трубку рослини обприскували 0,1 мМ розчином щавлевої кислоти та 0,5 мМ водним розчином донору оксиду азота – нітропрусиду натрію, після чого проводилась інокуляція збудником септоріозу (*S. tritici*) та бурої іржі

(*P. recondita*) у концентрації 10^6 спор/мл. У фазу молочно-воскової стиглості зерна вимірювали морфометричні параметри (висоту рослин, довжину колоса) Оцінку ступеню розвитку захворювання проводили за шкалою Саарі-Прескотта (БАБАЯНЦ *и др.* 1988). Повторність дослідів була триразовою. Результати обробляти статистично з використанням програмного пакету Microsoft Excel.

Результати та їх обговорення

В Україні поширена європейська форма бурої іржі. Це специфічне захворювання пшениці, яке найбільш розповсюджене в Лісостепу та на Поліссі. Хвороба проявляється на листі та піхвах пшениці. Спочатку на листках і піхвах з'являються бурі пустули (урединії), потім вони перетворюються у чорні, з глянцевою відтінком, телії. Урединії і телії найчастіше розташовані на верхньому боці листків. Навколо них можуть утворюватись хлоротичні та некротичні плями. Так само, як і *S. tritici*, збудник бурої іржі *P. recondita* f. *tritici* Eriks. et Jenn. (*Puccinia triticina* Eriks.) уражує листки пшениці, зменшуючи асиміляційну поверхню, сприяючи їх передчасному відмиранню та формуванню неповноцінних зернівок, але при цьому є облігатним паразитом.

Розрив епідермісу внаслідок ураження патогенами призводить до підвищення транспірації та порушення водного балансу рослин, передчасного відмирання листків, зниження зимо- і посухостійкості рослин. Недобір урожаю внаслідок сильного розвитку хвороби може становити 15-20%.

Порогом шкодочинності бурої іржі вважається поява перших пустул на листках у період від фази кушіння до молочно-воскової стиглості за сприятливих для розвитку хвороби погодних умов.

Листки сприйнятливої сорту 'Поліська 90' можуть повністю покриватись іржастими пустулами, що призводить до їхнього скручування і передчасного відмирання (Рис. 1 А). На листках сорту

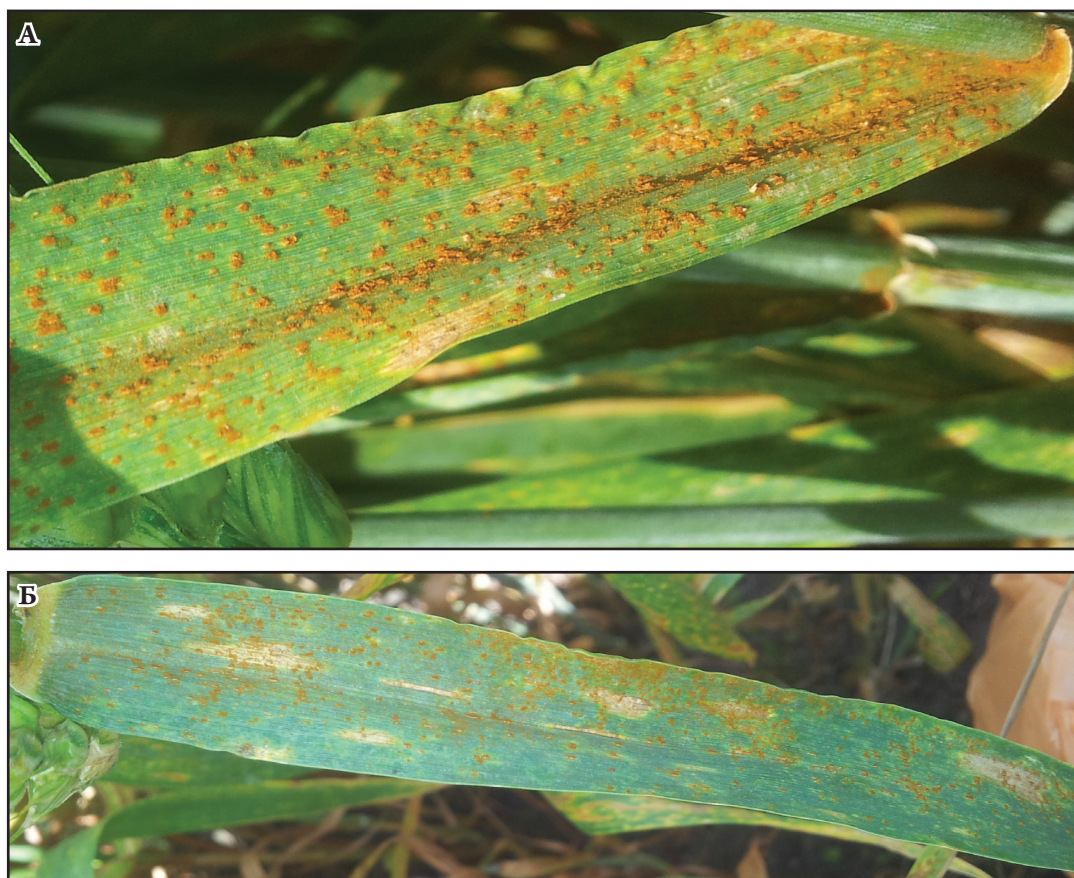


Рис. 1. Ураження септоріозом і бурюю іржею на листках пшениці сорту 'Поліська 90' (А) та сорту 'Столична' (Б).
Fig. 1. The lesion of the leaf blotch and the wheat leaf rust on wheat leaves of cv. 'Poliska 90' (A) and cv. 'Stolychna' (B).

'Столична' із підвищеною стійкістю проти хвороби формуються хлоротичні плями, а пустули часто не здатні розірвати епідерміс листка (Рис. 1 Б).

У другій половині вегетації пшениці (після фази молочної стиглості) на нижньому боці уражених листків формуються чорні блискучі теліопустули з теліоспорами – зимуюча стадія гриба. Процес зараження рослин збудником бурюї іржі відбувається лише в краплині води і починається з проростання урединіоспор шляхом утворення ними росткових трубок. Інфекційний гіф проникає у тканину рослини-господаря через продихи. Протягом вегетації патоген формує кілька генерацій урединіоспор. Цей показник залежить від стійкості сорту і

погодних умов. Перші симптоми хвороби можна спостерігати ще у фазу кущіння, а максимальний її розвиток проявляється у фазі молочно-воскової стиглості.

Перші симптоми септоріозу з'являються у вигляді дрібних хлоротичних або жовтуватих плям. Пізніше плями збільшуються, стають світло-бурими з темною облямівкою або без неї. У центрі плям утворюються темно-коричневі, блискучі пікніди у вигляді чорних крапок. Септоріоз призводить до зменшення асиміляційної поверхні, передчасного всихання листків і рослин, зниження врожаю зерна і погіршення його посівних та технологічних якостей. Старіючі тканини уражуються сильніше, ніж молоді. Втрати врожаю можуть становити 40%.



Рис. 2. Ураження септоріозом і бурюю іржею на листках пшениці сорту 'Столична' (А) та сорту 'Поліська 90' (Б) за умов попередньої обробки елісатором щавлевою кислотою та донором оксиду азоту (НПН).

Fig. 2. The lesion of the leaf blotch and the wheat leaf rust on wheat leaves of cv. 'Stolychna' (A) and cv. 'Poliska 90' (B) after preventive treatment by oxalic acid elicitor and nitric oxide donor (SNP).

Септоріоз найбільш поширений у зонах достатнього зволоження, особливо на Поліссі і у північній частині Лісостепу.

Показано, що у обох сортів щавлева кислота та НПН стимулювали ріст та розвиток стебла, збільшення довжини листків та кількості зерен в колосі, зростання врожайності на 10-15% (Рис. 3-6). Встановлено, що за шкалою Саарі-Прескотта ступінь ураження септоріозом та бурюю іржею за обробки нітропрусидом натрію та оксалатом у обох сортів озимої пшениці знижувався

на 1-2 бали, уражена поверхня листка при цьому зменшувалась на 10-25%. Місцями навіть було відзначено формування лише хлоротичних плям без утворення пікнід. Ріст стебла та прапорцевого листка хоча і стимулювався елісатором, однак в уражених рослин озимої пшениці не перевищував рівня контрольного варіанту. Зростання врожайності за дії елісатора обумовлене формуванням виповнених зернівок та збільшенням їх кількості у колосі.

Фази розвитку фітопатогенних грибів співпадають з періодом найактивнішого

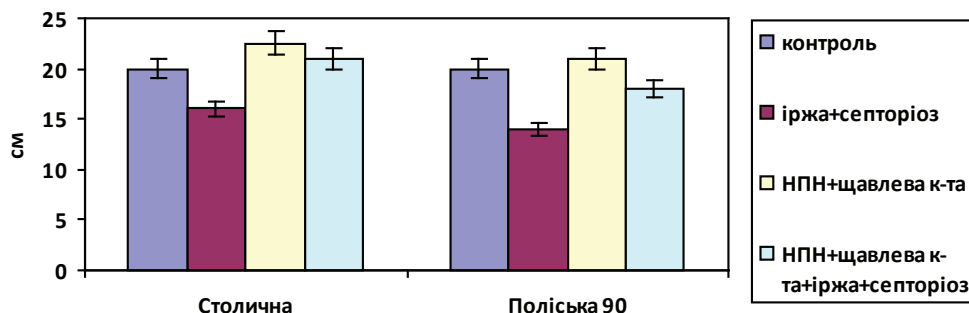


Рис. 3. Вплив обробки донором оксиду азоту, нітропрусидом натрію (НПН), та щавлевою кислотою на довжину прапорцевого листка озимої пшениці сорту 'Поліська 90' та сорту 'Столична'.

Fig. 3. The influence of nitric oxide donor, sodium nitroprusside (SNP), and oxalic acid on the length of the last leaf in winter wheat of cv. 'Poliska 90' and cv. 'Stolychna'.

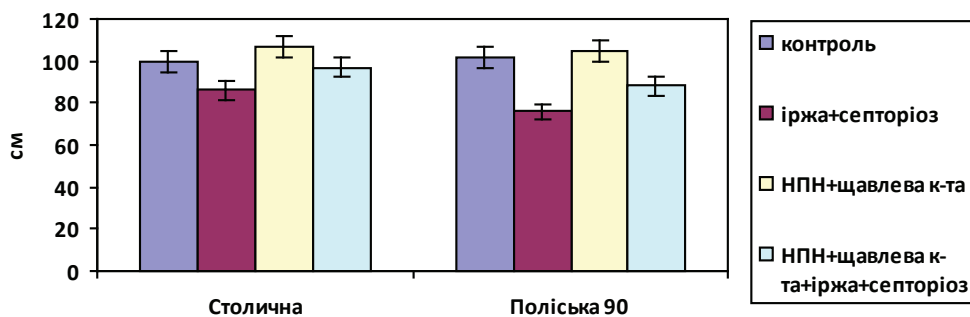


Рис. 4. Вплив обробки донором оксиду азоту, нітропрусидом натрію (НПН), та щавлевою кислотою на висоту рослин озимої пшениці сорту 'Поліська 90' та сорту 'Столична'.

Fig. 4. The influence of nitric oxide donor, sodium nitroprusside (SNP), and oxalic acid on the plant height in winter wheat of cv. 'Poliska 90' and cv. 'Stolychna'.

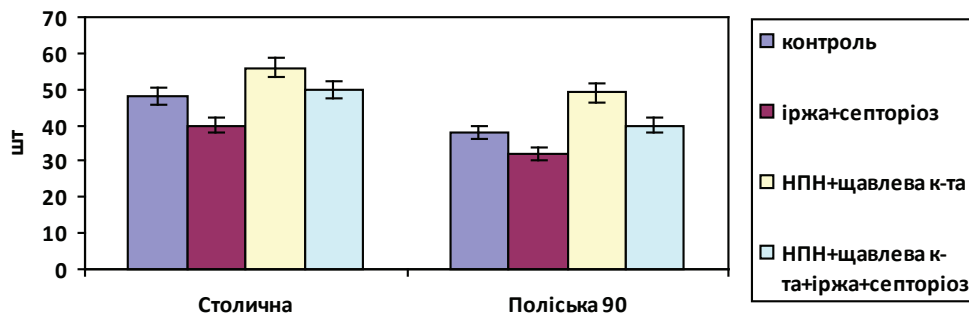


Рис. 5. Вплив обробки донором оксиду азоту, нітропрусидом натрію (НПН), та щавлевою кислотою на кількість зерен в колосі озимої пшениці сорту 'Поліська 90' та сорту 'Столична'.

Fig. 5. The influence of nitric oxide donor, sodium nitroprusside (SNP), and oxalic acid on the number of grains per ear in winter wheat of cv. 'Poliska 90' and cv. 'Stolychna'.

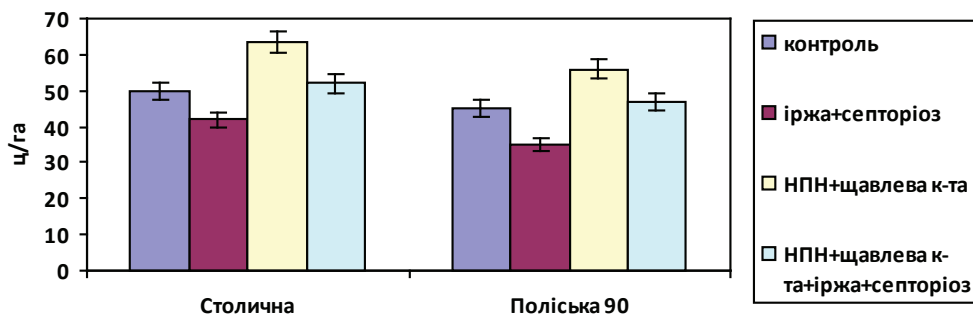


Рис. 6. Вплив обробки донором оксиду азоту, нітропрусидом натрію (НПН), та щавлевою кислотою на продуктивність рослин озимої пшениці сорту 'Поліська 90' та сорту 'Столична'.

Fig. 6. The influence of nitric oxide donor, sodium nitroprusside (SNP), and oxalic acid on the plant productivity in winter wheat of cv. 'Poliska 90' and cv. 'Stolychna'.

росту вегетативних органів у пшениці. Обробка біотичними елісаторами у найчутливіший період таким чином не лише попереджає розвиток захворювання, але й збільшує ймовірність формування повноцінних генеративних органів за умов високого природного фону, а отже, і врожаю.

Висновки

Показано, що донор оксиду азоту та щавлева кислота підвищували стійкість та продуктивність пшениці за умов ураження грибними захворюваннями. Дія щавлевої кислоти зменшувала втрати врожаю за рахунок зниження ступеню ураження зернівок патогеном. Донор NO виявляв властивості сигнальної молекули та регулятора росту в умовах дії біотичного стресу, що сприяло реалізації потенційної продуктивності пшениці. Встановлено, що донор оксиду азоту та щавлева кислота є неспецифічними елісаторами, ефективними при сумісному розвитку ураження пшениці гемібіотрофним грибом *S. tritici* і облигатним паразитом *P. recondite*. Таким чином, застосування щавлевої кислоти в якості елісатора для індукування фітоімунітету пшениці є перспективним та безпечним, оскільки не буде порушувати екологічну рівновагу в агрофітоценозах.

Використані джерела

- БАБАЯНЦ А.Т., МЕШТЕРХАЗИ А., ВЕХТЕР Ф., НЕКЛЕСА Н., ДУБІНИНА Л.А. 1988.** Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ. Прага. [Babajants L.T., Meshterhazi A., Vexter F., Neklesa N., Dubinina L.A. 1988. Methods of selection and evaluation of wheat and barley tolerance to diseases in countries – Comecon members. Praga. (In Russian)]
- ОВРУЦЬКА І.І. 2007.** Уявлення про лігніфікацію клітинних стінок. *Укр. ботан. журн.* **64** (5): 720–729. [Ovrutska I.I. 2007. The conception of cell walls lignification. *Ukr. Bot. J.* **64** (5): 720–729. (In Ukrainian)]
- ТЮТЕРЕВ С.Л. 2015.** Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам. *Вестник защиты растений* **1** (83): 3–13. [Tjuterev S.L. 2015. The ecologically safe inducers of plant tolerance to diseases and physiological stresses. *Bull. Plant Protect.* **1** (83): 3–13. (In Russian)]
- MITTLER R. 2002.** Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* **7** (9): 405–410.
- KIM K.S., MIN J.-Y., DICKMAN M.B. 2008.** Oxalic acid is an elicitor of plant programmed cell death during *Sclerotinia sclerotiorum* disease development. *Mol. Plant-Microbe Interact.* **21** (5): 605–612.
- SOLTIS N.E., KLIEBENSTEIN D.J. 2015.** Natural variation of plant metabolism: genetic mechanisms, interpretive caveats, and evolutionary and mechanistic insights. *Plant Physiol.* **169** (3): 1456–1468.
- VAN BREUSEGEM F., VRANOVA E., DAT J.F., INZE D. 2001.** The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Sci.* **161**: 405–414.
- ZHUK IV., LISOVA G.M., DOVGAL Z.M., DMITRIEV A.P. 2014.** Induction of *Triticum aestivum* L. tolerance to *Septoria tritici* by oxalic acid. *Mod. Phytomorphol.* **6**: 105–108.

THE SPECIFICS OF ELICITOR EFFECT ON *TRITICUM AESTIVUM* L. MACROMORPHOGENESIS UNDER SIMULTANEOUS LESION BY *SEPTORIA TRITICI* AND *PUCCINIA RECONDITA*І.В. ЖУК^{1*}, А.П. ДМИТРИЄВ¹, Г.М. ЛІСОВА²

Abstract. Phytopathogenic fungi interrupt the macromorphogenesis of wheat (*Triticum aestivum*) but biotic elicitors stimulate the nonspecific tolerance, growth and development of plant stems. It is shown that oxalic acid as a biotic elicitor and donor of nitric oxide signal molecule (sodium nitroprusside) stimulate stem growth in height and last leaves length, as well as grain quantity and productivity both in cv. 'Poliska 90' and cv. 'Stolychna' under *Septoria tritici* and *Puccinia recondita* infection in field trials. It is detected that the degree of infected leaf area decreased in both treated cultivars under Saari-Prescott scale. Cv. 'Poliska 90' is more sensitive to both fungal pathogens than cv. 'Stolychna', but elicitor influence on its architectonics was no less than on cv. 'Stolychna'.

Key words: *Triticum aestivum*, *Septoria tritici*, *Puccinia recondita*, oxalic acid, nitric oxide

¹ Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, Zabolotnogo str. 148, 03680 Kyiv, Ukraine; * iren_zhuk@mail.ru

² Institute of Plant Protection, Vasilkivska str. 33, 03022 Kyiv, Ukraine; mail_gl@mail.ru