

УДК 582.282

**ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПИТАЮЩИХ
РАСТЕНИЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ РЖАВЧИННОГО ГРИБА *MELAMPSORA
POPULNEA* (PERS.) P. KARST. (UREDINALES)**

Просьянникова И.Б., Кострикова Л.А.

*Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина
E-mail: aphanisomenon@mail.ru*

Изучено влияние ржавчинного гриба *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. на анатомическое строение вегетативных органов питающих растений: *Mercurialis perennis* L. и *Populus niger* L. Выявлено локальное и эндофитное расположение паразита в тканях растений-хозяев, обнаружено явление гипертрофии тканей и деформации органов у *M. perennis*. Установлено, что под влиянием возбудителя болезни у *M. perennis* наблюдается делигнификация клеток склеренхимы, более слабое развитие перимедулярной зоны.

Ключевые слова: ржавчинный гриб *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst., анатомическое строение вегетативных органов растений-хозяев: *Mercuriales perennis* L. и *Populus niger* L.

ВВЕДЕНИЕ

Вредоносность ржавчинных грибов заключается не только в том, что патогены, проникая в ткань растения-хозяина, питаются за его счет, но и в уменьшении ассимиляционной поверхности, что часто является причиной отмирания листьев и стеблей. Нарушение анатомической целостности тканей растений под влиянием ржавчинных грибов приводит к изменению транспорта воды, минеральных и органических веществ, дестабилизирует физиологическое состояние растений, делая их более уязвимыми к абиотическим факторам окружающей среды [1]. Согласно данным литературы [2, 3], *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. – разнохозяйный вид: спермогонии (0) и эдии (I) развиваются на *Mercurialis perennis* L. (Euphorbiaceae), а урединии (II) и телии (III) – на видах рода *Populus* L. (Salicaceae). Поэтому объектами исследования явились два вида растений-хозяев: *M. perennis* и *Populus niger* L., пораженные ржавчинным грибом *M. populnea*.

Целью нашего исследования явилось изучение влияния ржавчинного гриба *M. populnea* на анатомическое строение питающих растений: *M. perennis* и *P. niger*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Идентификацию образцов *M. populnea* на листьях растений-хозяев проводили стандартным методом с помощью определителей [4, 5], а названия растений-хозяев представлены по [6]. Объект исследования – растения *M. perennis* и *P. niger*, пораженные ржавчинным грибом в окрестностях села Краснолесье Симферопольского

района АР Крым на склонах горы Кош-Кая (691 м н.у. м.) на трех однородных пробных площадях по 100 м² каждая с различной степенью крутизны склонов. Природная растительность горы Кош-Кая представлена лесом формации *Querceta petraeae* порослевого происхождения [7] 70-80-летнего возраста. На восточном и северо-восточном склонах древесный ярус, помимо *Q. petraea* L. ex Liebl., представлен *Carpinus orientalis* Mill., *Fagus orientalis* Lipsky., *Fraxinus excelsior* L., *Acer campestre* L. В весенний период на влажных почвах в травянистом ярусе доминирует *M. perennis* и *Physospermum cornubiense* Cuss. Варианты опыта: контроль – здоровое растение, опыт – пораженное ржавчинным грибом *M. populnea*. Для выявления гиф мицелия гриба в растительных тканях использовали фиксатор [8], а для выявления лигнина препараты обрабатывали флороглюцином с соляной кислотой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анатомическое строение стебля *M. perennis*. На поверхности стебля с двух сторон расположены ребра, заполненные уголковою колленхимой. Стебель покрыт эпидермой с кутикулой. Под эпидермой располагается первичная кора, состоящая из 1-2 слоев колленхимы уголкового типа, затем следуют крупные клетки овальной формы – это паренхима первичной коры, которая завершается эндодермой, или крахмалоносным влагалищем. За слоем эндодермы располагается центральный цилиндр, в состав которого входят: однослойный перицикл, открытые коллатеральные пучки, спаянные в единое кольцо склеренхимой перициклического происхождения, затем следует перимедулярная зона сердцевины. В проводящих пучках ксилема представлена первичными и вторичными элементами, состоящими из узкопросветных и широкопросветных сосудов, соответственно. Флоэма дифференцирована на первичную, которая частично по периферии пучка превратилась в склеренхиму и вторичную, выполняющую типичную функцию, характерную для флоэмы. Слой камбия в проводящих пучках неясно выражен. В целом, анатомическое строение стебля *M. perennis* соответствует типичному строению стебля травянистых двудольных растений пучкового типа (рис. 1).

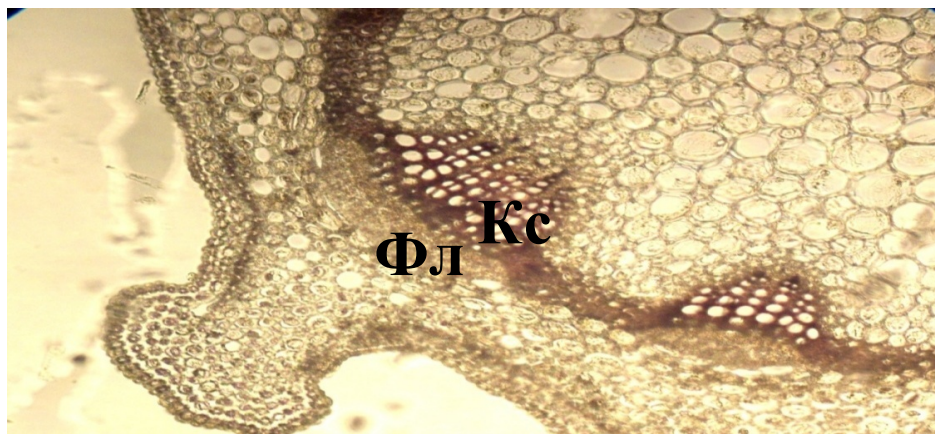


Рис. 1. Поперечный срез стебля *M. perennis*, контроль (увел.15×20, ориг.): Кс – ксилема; Фл – флоэма.

У пораженных растений, созревшие эции ржавчинного гриба *M. populnea* на стебле вызывают разрыв эпидермы, тогда роль покровных тканей берет на себя наружный слой паренхимы первичной коры, расположенный под эпидермой; в этом случае наблюдается утолщение наружных клеточных стенок клеток паренхимы. Существенных изменений в анатомическом строении первичной коры под влиянием инфекции не наблюдается, но эндодерма выражена слабее, по сравнению с контролем. При поражении стебля проводящие пучки также развиты слабее, они отличаются более мелкими размерами, чем в контрольном варианте.

В опытном варианте выявлено отсутствие в стебле кольца склеренхимы перициклического происхождения (рис. 2). Мы полагаем, что наблюдаемая нами делигнификация клеток склеренхимы стебля под влиянием инфекции связана с дополнительным оттоком углеводов из флоэмы пораженного растения путем радиального транспорта к месту внедрения возбудителя в ткани растения-хозяина. В опытном варианте также отмечается более слабое развитие перимедулярной зоны сердцевины.

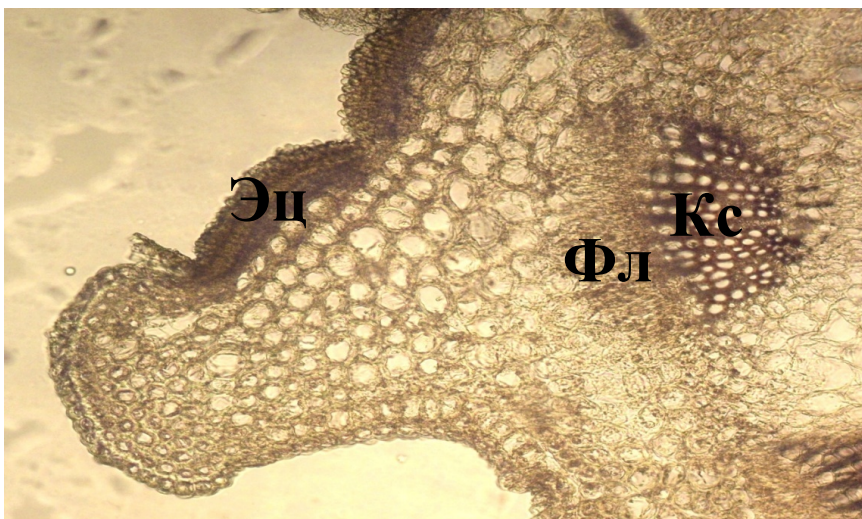


Рис. 2. Поперечный срез стебля *M. perennis*, пораженного ржавчинным грибом *M. populnea*, эцидиальное спороношение (увел.15×20, ориг.): **Кс** – ксилема; **Фл** – флоэма; **Эц** – эций.

Анатомическое строение листа *M. perennis*. Лист имеет перистое жилкование, эпидерма – типичного строения, без кутикулы. Под и над главной жилкой расположено несколько слоев уголкового колленхимы. В центральной жилке находится закрытый коллатеральный проводящий пучок без механической обкладки. На верхней стороне главной жилки листа имеется утолщенное ребро. Мезофилл листа слабо дифференцирован и представлен 4-5 слоями клеток со слабо развитыми межклетниками. Лист опушен редкими простыми конусовидными трихомами (рис. 3).

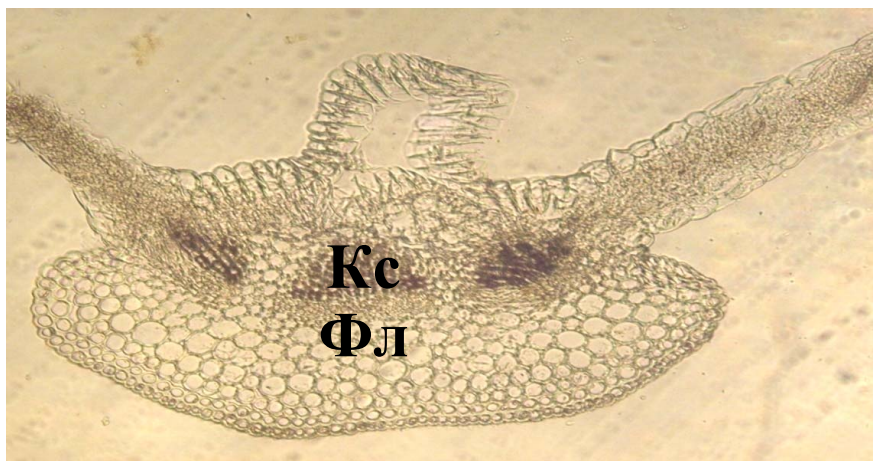


Рис. 3. Поперечный срез листа *M. perennis*, средняя жилка, контроль (увел. 15×20, ориг.): Кс – ксилема; Фл – флоэма.

Ржавчинный гриб *M. populnea* – разнодомный вид. Спермогонии формируются, как правило, на листьях *M. perennis*, под эпидермисом, с плоским или несколько вогнутым гимением и сходящимися в виде усеченного конуса стеригмами. Эции (цеомы) развиваются на *M. perennis*, а уредо- и телейтостадии на видах рода *Populus*. Эцидии располагаются группами до 2 см диаметром, оранжевые, сливающиеся друг с другом, около 0,1 см величиной (рис. 4).



Рис. 4. Эции ржавчинного гриба *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. на листе *Mercurialis perennis* L., (увел. 10×15).

Поражение листа *M. perennis* ржавчиной вызывает недоразвитие проводящих пучков листьев. В месте внедрения гриба отмечается некроз эпидермы, мезофилла листа, вплоть до полного выпадения некротизированной ткани из листа (рис. 5).

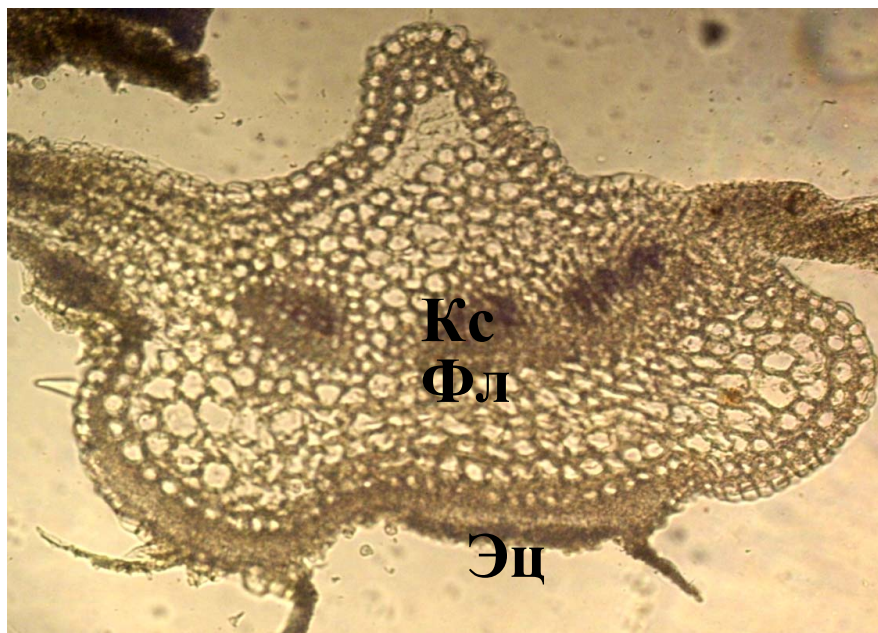


Рис. 5. Поперечный срез листа *M. perennis* (средняя жилка), пораженного ржавчинным грибом *M. populnea*, эцидиальное спороношение (увел.15×20, ориг.): Кс – ксилема; Фл – флоэма; Эц – эций.

Как видно из данных Таблицы 1, под воздействием гриба-паразита наблюдается явление гипертрофии тканей у *M. perennis*. В результате деформации ткани стебля под действием ржавчинного гриба средняя длина клеток хлоренхимы *M. perennis* составляет 88,2 мкм, что в 1,9 раза больше по сравнению с контролем (45,6 мкм).

Таблица 1

Влияние *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. на анатомические показатели *Mercurialis perennis* L

Орган растения <i>M. perennis</i>	Вариант опыта	Длина клеток хлоренхимы стебля и мезофилла листа, мкм	Ширина клеток хлоренхимы стебля и мезофилла листа, мкм	Толщина клеточной стенки, мкм
1	2	3	4	5
1	2	3	4	5
Стебель	Контроль	45,6±0,4	35,8±0,4	0,07±0,01
	Опыт	88,2±0,4	73,6±0,4	0,10±0,04
Лист	Контроль	32,4±0,4	32,4±0,4	0,05±0,01
	Опыт	53,2±0,3	40,7±0,3	0,10±0,02

Те же тенденции к увеличению показателей под влиянием инфекции сохраняются и при сравнении значений ширины клеток хлоренхимы стебля (в опыте этот показатель был в 2 раза выше, чем в контроле). Так, например, при поражении листьев ржавчинным грибом *M. populnea* длина клеток мезофилла листа составляет 53,2 мкм, что в 1,6 раза больше, чем в контроле – 32,4 мкм (табл. 1). Под влиянием инфекции также наблюдается и утолщение клеточной стенки пораженных участков тканей. Так, например, в контроле толщина клеточной стенки листьев составила 0,05 мкм, а в опыте – 0,1 мкм, что в 2 раза выше по сравнению с контролем.

Анатомическое строение листа *Populus niger*. Анатомические исследования листьев второго растения-хозяина – *P. niger*, показали, что эпидерма листа развита одинаково с верхней и нижней стороны. На верхней стороне присутствует кутикула. Главная жилка листа имеет хорошо выраженную механическую обкладку с сильно одревесневшими клетками склеренхимы. Над и под жилкой располагается уголкового колленхима. Мезофилл листа четко дифференцирован на столбчатый и губчатый. Столбчатый мезофилл имеет вытянутые цилиндрические клетки, расположенные без межклетников в два ряда, губчатый мезофилл представлен четырьмя слоями клеток со слабо развитыми межклетниками (рис. 6).

При поражении ржавчинным грибом на нижней стороне листьев *P. niger* формируются уредокучки в виде жёлтых, подушкообразных, округлых, прочных пятен (урединиев) (рис. 7 А). Урединиоспоры шаровидные или широко-эллипсоидальные, стенки довольно толстые, шиповатые. Имеются парафизы с толстыми округлыми либо вытянутыми головками, реже булавовидными (рис. 7 Б). Размер урединиоспор колеблется в диапазоне: 15-28 x 14-18 мкм.

Как видно из данных Рис. 8, при внедрении гиф ржавчинного гриба *M. populnea* в мезофилл листа *P. niger* на стадии урединиоспороношения наблюдается уменьшение толщины склеренхимной обкладки проводящих пучков и деструктуризация анатомического строения листа по сравнению с контролем, особенно это проявляется в зоне столбчатого мезофилла. Телии развиваются на нижней стороне листа, мелкие (1 мм в диаметре), рассеянные или группами, темно-бурые (рис. 8). Телиоспоры призматические, светло-бурые, у вершины закругленные. Размер их колеблется в диапазоне - 27-44 x 6-11 мкм. При поражении ржавчиной происходит разрыв эпидермы и проникновение паразита вплоть до губчатого мезофилла (рис. 8).

При формировании телий *M. populnea* в листьях *P. niger* также наблюдаются явления уменьшения степени развитости склеренхимной обкладки (особенно это проявляется в зоне ксилемы) и деструктуризация анатомического строения листа (в зоне палисадного мезофилла) по сравнению с контрольным вариантом (рис. 6, 7 Б и 8).

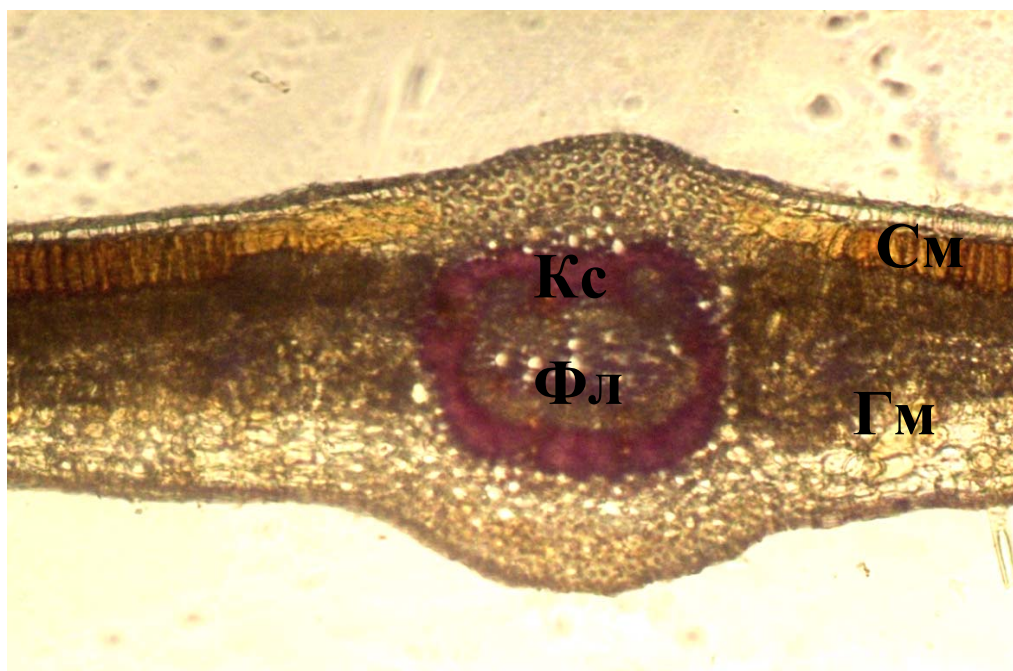


Рис. 6. Поперечный срез листа *P. niger*, контроль (увел. 15×20, ориг.): **Кс** – ксилема; **Фл** – флоэма; **См** – столбчатый мезофилл; **Гм** – губчатый мезофилл.

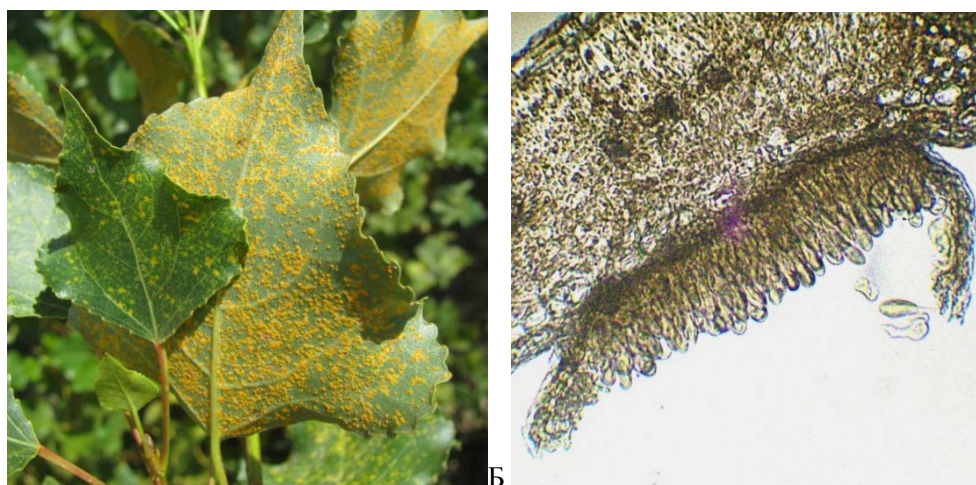


Рис. 7. Урединии ржавчинного гриба *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. на листе *Populus niger* L.: А – общий вид; Б – урединий на поперечном срезе листа *P. niger* (увел. 15×20, ориг.).

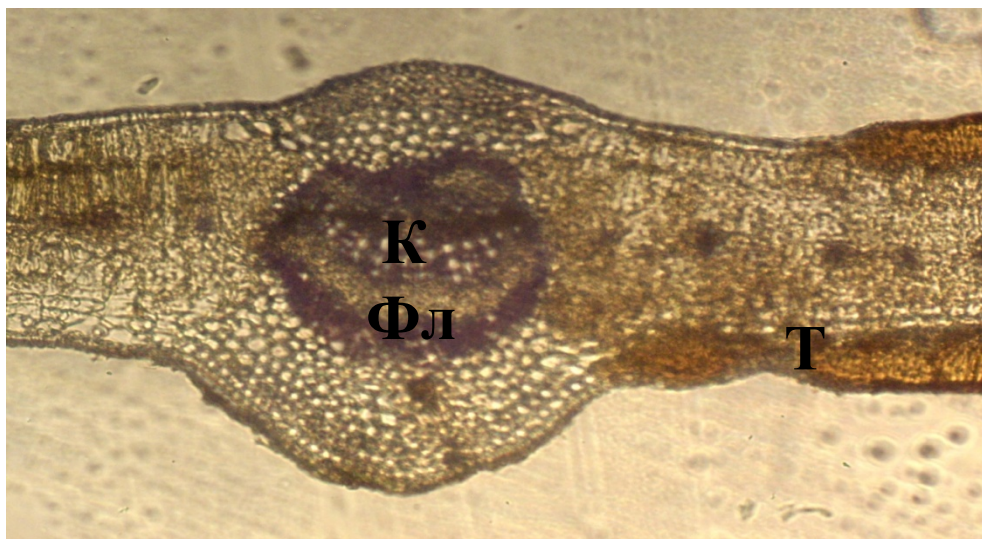


Рис. 8. Поперечный срез листа *P. niger*, пораженного ржавчинным грибом *M. populnea*, телиоспороношение (увел. 15×20, ориг.): **Кс** – ксилема; **Фл** – флоэма; **Т** – телий.

Наши исследования анатомического строения вегетативных органов *M. perennis* и *P. niger* позволили выявить локальное и эндофитное расположение паразита в тканях растения-хозяина. Явление гипертрофии тканей при поражении *M. populnea* ржавчинным грибом листьев *P. niger* нами не было отмечено.

ВЫВОДЫ

1. Проведены анатомические исследования вегетативных органов *M. perennis* и *P. niger*. Отмечено, что анатомическое строение стебля *M. perennis* соответствует типичному строению стебля травянистых двудольных растений пучкового типа. Выявлено локальное и эндофитное расположение паразита в тканях растения-хозяина, обнаружено также явление гипертрофии тканей и деформации органов у *M. perennis*.
2. Установлено, что под влиянием возбудителя болезни у *M. perennis* в стебле наблюдается недоразвитие проводящих пучков, более слабое развитие перимедулярной зоны и отсутствие кольца склеренхимы перициклического происхождения. Считаем, что делигнификация клеток склеренхимы под влиянием ржавчинного гриба связана с дополнительным оттоком углеводов из флоэмы пораженного растения к месту внедрения возбудителя в ткани растения-хозяина. В месте внедрения паразита в лист отмечается некроз эпидермы, мезофилла, вплоть до полного выпадения некротизированной ткани из листа.
3. Показано что под влиянием инфекции в листьях *P. niger* на стадии телио- и урединиоспороношений наблюдается уменьшение толщины склеренхимной обкладки проводящих пучков и деструктуризация анатомического строения листа.

Мы выражаем благодарность доценту кафедры ботаники, физиологии растений и биотехнологии Э.Г. Бирюлевой за оказанную консультативную помощь при выполнении данной статьи.

Список литературы

1. Рубин Б.А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Рубин Б.А., Арциховская Е.В., Аксенова В.А. – М.: изд-во Высшая школа, 1975. – 320 с.
2. Гуцевич С.А. Обзор ржавчинных грибов Крыма / Гуцевич С.А. – ЛГУ, 1952. – 171 с. (С. 50, 94)
3. Грибы природных зон Крыма / [Дудка И.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.А. та ін.]; під ред. І.О.Дудки. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 452 с. – (Інститут ботаніки ім М.Г. Холодного НАНУ).
4. Ульянищев В.И. Определитель ржавчинных грибов СССР / Валерий Иванович Ульянищев. – Минск: Наука и техника, 1978. – Ч. 2. – 383 с.
5. Паразитные грибы степной зоны Украины / [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Бурдюкова Л.И., Дудка И.А.]. – К.: Наук. думка, 1987. – 279 с.
6. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / Сергей Кириллович Черепанов. – Санкт-Петербург: Мир и семья-95, 1995. – 990 с.
7. Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана) / Яков Петрович Дидух. – Киев: Наук. думка, 1992. – 254 с.
8. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. / [Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов и др.]. – М.: изд-во МГУ, 2004. – 312 с.

Просьяннікова І.Б. Особливості анатомічної будови живильних рослин під впливом іржастого гриба *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. (Uredinales) / І.Б. Просьяннікова, Л.А. Кострікова // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2010. – Т. 23 (62), № 3. – С. 105-113.

Вивчено вплив іржастого гриба *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. на анатомічну будову вегетативних органів живильних рослин: *Mercurialis perennis* L. і *Populus niger* L. Виявлено локальне і ендоефітне розташування паразита в тканинах рослин-хазяїв, виявлено явище гіпертрофії тканин і деформації органів у *M. perennis*. Встановлено, що під впливом збудника хвороби у *M. perennis* спостерігається делігніфікація клітин склеренхіми, більш слабкий розвиток перимедулярної зони. У місці поразки *M. perennis* відзначається некроз епідерми, мезофілла листа, аж до повного випадіння некротизованої тканини. Показано що під впливом інфекції в листках *P. niger* на стадії теліо- і уредініоспороношень спостерігається зменшення товщини склеренхімної обкладки провідних пучків і деструктуризація анатомічної будови листа.

Ключові слова: іржастий гриб *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst., анатомічна будова вегетативних органів рослин-хазяїв: *Mercuriales perennis* L. і *Populus niger* L.

Prosyannikova I.B. Peculiar features of feeding plants' anatomical structure influenced by rust fungus *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. (Uredinales) / I.B. Prosyannikova, L.A. Kostrikova // Scientific Notes of Taurida V. Vernadsky National University. – Series: Biology, chemistry. – 2010. – Vol. 23 (62), No 3. – P. 105-113.
The influence of the rust fungus *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst on the anatomic structure of vegetative organs of feeding plants *Mercurialis perennis* L. and *Populus niger* L. is studied. Local and entophytic parasite's disposition in the tissues of host plants is revealed, the phenomenon of tissues' hypertrophy and deformation of organs of *M. perennis* are found. It can be adjudged that under the influence of the pathogen on *M. perennis*, the delignification of sclerenchyma's cells and a weaker development of perimedullary zone are observed. The necroses of the epidermis, leaf's mesophyll along with the complete loss of necrotic tissue are noticed at the place of the lesion in *M. perennis*. It is shown that under the influence of infection in leaves of *P. niger* at the stage of telio- and urediniosporulation, a decrease in the thickness of sklerenchyma layer of vascular bundles and destruction of leaf's anatomy are observed.

Keywords: rust fungus *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst., anatomic structure of vegetative organs of host-plants: *Mercuriales perennis* L. and *Populus niger* L.

Поступила в редакцію 18.09.2010 г.