ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
Բիոլոգիական գիտ. XII, № 8, 1959 Биологические науки

Н. А. КЕЧЕК

НОВОЕ В БИОЛОГИИ ПУЗЫРЧАТОЙ ГОЛОВНИ КУКУРУЗЫ

Впервые описание гриба Ustilago Zeae (Вескм) Unger было проведено Бекманом в 1768 году.

Первые наблюдения над биологическими особенностями пузырчатой головни кукурузы (по Л. С. Гутнер) были начаты в 1858 г. Кюном, который проводил наблюдения над прорастанием спор. Над этим же вопросом работали Вольф (1874) и Брефельд (1883).

Брефельд (1905) впервые отметил значение воздушных конидий, которые, как он полагал, предназначены для **непосредственного** заражения органов питающего растения. На молодые, находящиеся в периоде роста, ткани он наносил конидии, которые прорастали в нить, проникали в межклеточные пространства, а иногда и внутрь самой клетки и развивались в грибницу.

В результате опытов Брефельда выяснилось, что споры пузырчатой головни попадают на поверхность почвы и здесь образуют базидиоспоры и конидии, которые переносятся ветром на различные органы питающего растения и заражают их.

Подобные же опыты были поставлены и Вальтером (1932), который дал подробную картину проникновения нитей не только базидиоспор, но и хламидоспор в межклеточные пространства, а в некоторых случаях и в клетки молодых растущих тканей кукурузы.

По литературным данным и по данным наших опытов, при искусственном заражении кукурузы, путем впрыскивания суспензии спор пузырчатой головни в корневую шейку или в конус нарастания растений, создается контакт спор с молодыми тканями растений кукурузы и получается заражение пузырчатой головней любого органа (полное и частичное поражение початков, метелок, листьев и т. д.).

Старые же ткани, даже только что появившихся листьев, метелок, стеблей и других органов, при нанесении на их поверхность спор пузырчатой головни, этой болезнью не поражаются даже при нанесении органам кукурузы ранений, уколов, ударов, сжатий и других травматических повреждений, а также при сдирании эпидермиса.

Следовательно, до сих пор было известно, что только молодые растущие ткани могут заражаться пузырчатой головней, а огрубевшие ткани уже появившихся органов не способны заражаться ею. Известно также, что молодые растущие ткани вегетативных и репродуктивных органов кукурузы в период от 3—4 до 7—8 пар листьев находятся в зачаточном состоянии в формирующихся влагалищах листьев, или

на конусе нарастания стебля, и скрыты, защищены листьями и их влагалищами.

В таком случае откуда и как в естественных условиях споры проникают к этим органам и достигают молодых растущих тканей их? В связи с невозможностью при современном состоянии изученности биологии гриба Ustilago Zeae и его взаимоотношений с растением-хозяином ответить на этот и другие вопросы было трудно. У С. И. Борисенко [1] появилось предположение, что заражение органов кукурузы происходит от инфекции, внедрившейся через проросток, подобно твердой головне пшеницы, диффузно поднявшейся вверх, достигшей органов растений и заразившей их.

Располагая литературными данными о методе заражения проростков кукурузы суспензией спор пузырчатой головни через обрезанные колеоптиле (Роуэлл-де-Вей [9]), мы проверили этот вопрос экспериментально.

Опыт ставился на Эчмиадзинской экспериментальной базе Института земледелия в 1958 г. Он был заложен на 500 кв метрах в трех повторностях, половина растений была заражена вышеуказанным методом, другая половина оставалась контрольной.

Сорт — Северокавказская, желтая, кремнистая; срок посева — 25 апреля; обработка, принятая отделом агротехники Института земледелия.

С момента появления всходов (5—13 мая) началось проявление заражения молодых растений кукурузы пузырчатой головней, сначала на первой паре листьев в виде небольших вздутий или довольно длинных полос (3—4 см) на средней жилке листа, от которых растения прижимались к земле и погибали. В этот же период ростки начали гибнуть и от вздутий, образовавшихся на стеблях (рис. 1).

20, 26, 30 мая началось проявление болезни на первом междоузлии молодых растений, которые также погибли (рис. 2).

С ростом растений (11, 19, 30 июня) пузыри начали образовываться на 2 и 3 междоузлиях тех растений, которые не погибли от первого пузыря (рис. 3).

Такие растения достигали до одного и более метров высоты и образовывали метелки, початки вовсе не образовывались или оставались недоразвитыми. Вскоре и они высыхали и гибли.

Встречались и растения, заболевшие позже (3, 7, 18 июля). До заболевания они достигали уже высоты одного и более метра. Пузыри начали появляться на первом междоузлии, но быстро поднимались на 2, 3, 4, 5 и 6 междоузлие (рис. 4), отчего растения иссушивались, сгибались и погибали.

Из 1000 зараженных растений от пузырчатой головни стебля погибло 105 растений или 10,5%. Контрольные же все остались здоровыми. Этот опыт дал возможность прийти к следующим выводам:

1. Все растения, пораженные пузырчатой головней через колеоптиле, рано или поздно погибают.

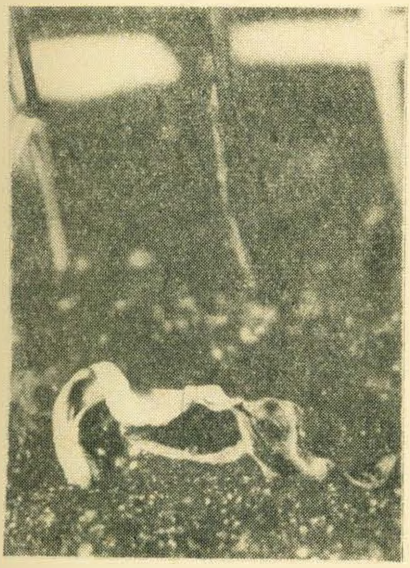

Рис. 1. Пузырчатая головня ростка кукурузы.

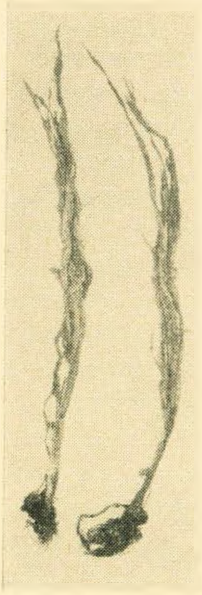

Рис. 2. Пузыри на первом междоузлии.

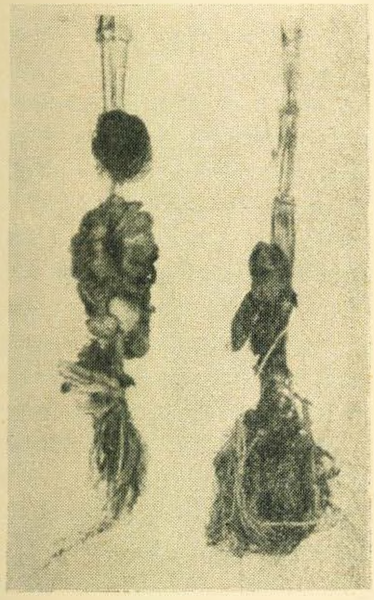

Рис. 3. Пузыри на первом, втором и третьем междоузлиях.

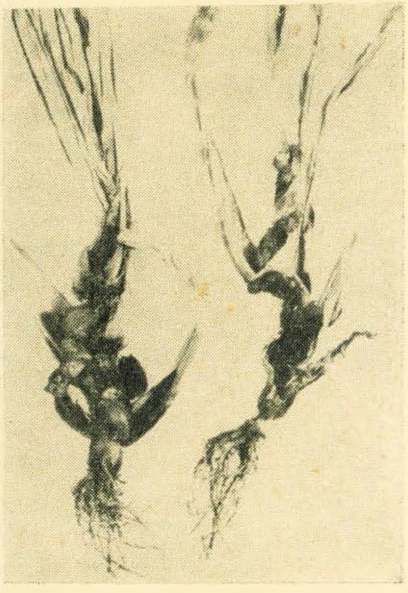

Рис. 4. Пузыри достигли 5 и 6 междоузлий.

2. При заражении кукурузы через колеоптиле мицелий может диффузно подняться лишь до шестого междоузлия, поражая исключительно стебли.

Таким образом, стало ясно, что поражение органов кукурузы (по-

чатков, метелок, более взрослых листьев и т. д.) пузырчатой головней при заражении через колеоптиле, путем роста диффузного мицелия не происходит.

Пришлось снова обратиться к точке зрения Брефельда о попадании спор пузырчатой головни вместе с почвой на поверхность растений, однако следовало выяснить и уточнить неясные вопросы.

При просмотре кукурузы в различных районах республики нам пришлось наблюдать, что у растений в фазе 3—4 пар листьев после дождя влага скоплялась в конусе нарастания, как в воронке, и что эта влага с большой постепенностью из конуса нарастания просачивалась вниз, что было заметно по тончайшему слою сухой пыли, оставшейся на внутренней поверхности конусов нарастания.

Другой раз, когда растения были в фазе 7—8 пар листьев, было замечено, что внутренняя поверхность всех листьев кукурузы на участке покрыта тонким слоем сухой почвы. Было замечено также, что с каплями дождя или росы эта пыль тончайшими струйками стекала по листьям в направлении к влагалищам. Тут возникло предположение, что влага, достигшая основания листа, в некоторых случаях может проникнуть во влагалище. Если же в почве, нанесенной на поверхность листьев или в конус нарастания, будут находиться споры пузырчатой головни, то и они вместе с каплями влаги проникнут во влагалища, достигнут молодых растущих тканей, органов кукурузы и заразят их.

Рис. 5. На растении поражены все органы. Заражение проявляется по пути стекания капель влаги из конуса нарастания.

Нам пришлось также наблюдать растения кукурузы в фазе полной спелости, у которых пузырчатой головней были поражены все органы — метелка, початок и 4 листа (2 выше и 2 ниже початка) и было ясно заметно, что пузыри образовались по пути стекания капель влаги (рис. 5).

Эти наблюдения дали нам основание заключить, что в естественных условиях споры пузырчатой головни, нанесенные ветром с почвой на поверхность растений кукурузы, с каплями влаги (дождь, роса и пр.) через конус нарастания или через влагалища листьев проникают к органам растений, где и создается контакт спор с их молодыми растущими тканями, когда и происходит заражение. В зависимости от того, до каких пор достигнет капля со спорами и произойдет заражение соответствующего органа кукурузы. Через некоторое время зараженный орган выходит наружу уже покрытый пузырями пузырчатой головни.

Имея в виду этот способ заражения, делаются понятными и объяснимыми многие факты, замеченные исследователями этого заболевания, но из-за неполного решения вопроса о способе заражения кукурузы пу-

зырчатой головней, получавшие зачастую неудовлетворительные, а порой и неправильные толкования.

Становится ясным, почему уже зараженные органы кукурузы выходят на поверхность растений, почему не заражаются корни и не эффективны протравители.

В более сухих и жарких местностях и в более сухие годы поражение кукурузы пузырчатой головней большее, потому что в таких условиях тургор растений ослабевает, отчего конус нарастания несколько рыхлеет, а влагалища листьев и в частности язычек менее плотно прилегают к стеблю и создается большая возможность для проникновения капель влаги к органам растений. В период заражения кукурузы в мае, июне, а в горных районах до середины июля влаги вполне достаточно как от дождей, так и от рос.

Восприимчивость растений по тем же причинам с возрастом увеличивается. Этим же объясняется и наиболее частое поражение рудиментарного початка, так как нижние листья (ниже початка) быстрее других подсыхают, язычек их раньше других отстает от стебля и дает возможность каплям, несущим споры, проникнуть к молодым тканям початка.

Заражение 2—3 початков на одном растении не является случайностью, так как при раннем проникновении капель влаги в конус нарастания они могут пойти по нескольким путям и заразить несколько початков.

Более частое поражение початков и метелок (в особенности ножки последней), по сравнению с другими органами, объясняется тем, что стекающие капли долго не задерживаются на листьях и других частях растений. Места же прикрепления початков и метелок являются конечными, куда стекают капли, где они и останавливаются и, где начинается прорастание спор и внедрение проростков в молодые, сочные, питательные ткани. На листьях же пузырчатая головня проявляется в виде продолговатых полос, состоящих из рядов отдельных мелких вздутий, в тех случаях, когда ткани листа **сравнительно** плотно прилегают друг к другу и не дают возможности каплям быстро стечь с них, когда споры успевают прорасти и заразить нежную ткань еще не вышедшего из влагалища листа.

Разъясняется ошибочное объяснение Брефельда, что воздушные конидии предназначены для **непосредственного** заражения органов питающего растения, и других исследователей, считающих, что органы кукурузы заражаются после выхода их из своих покровных тканей и понятны причины безуспешности опытов по искусственному заражению их даже при условии сдирания эпидермиса.

Многие исследователи неправильно объясняли биологию пузырчатой головни, полагая, что кукуруза поражается пузырчатой головней в течение **всего** периода развития растений — от прорастания до созревания, или что **в конце вегетации** гриб поражает почти исключительно репродуктивные початки, или что период вегетации гриба растянут —

вслед за одними частями растений заражаются другие и, таким образом, развитие гриба продолжается **большую часть лета.** На самом же деле заражение происходит в сравнительно ранний (от 3—4 пар листьев) и не очень растянутый (до 7—8 пар листьев) период, а в продолжении всей вегетации идет только **проявление** болезни по мере выхода пораженных органов кукурузы наружу или путем прорыва ткани стебля силой развивающегося головневого пузыря (рудиментарного початка).

За последнее время в литературе появились разноречивые данные по вопросу о влиянии сроков посева на развитие пузырчатой головни. Так, Ф. Е. Немлиенко [8] указывает, что кукуруза второго срока посева поражается намного больше, чем первого (13,9 и 24%). Аналогичные данные получены С. Н. Московцом [7] (5,6 и 23,1%) и противоположные В. И. Козловой [5] (21,3, 16,3, 8,0 и 7,1%). В. А. Куцевол [6] отмечает, что в 1953 г. болезни было больше на первом сроке, в 1954 г., наоборот, а в 1955 г. сроки посева не влияли на поражение кукурузы этой болезнью. По нашим данным, в поражении кукурузы разных сроков посева пузырчатой головней закономерности не имеется (7,7, 5,4 и 12,8%). Исходя из наших данных, это положение легко объяснимо. Для заражения кукурузы всех сроков посева (апрель, май) условия одинаково благоприятны: температура и влага находятся в оптимуме для прорастания спор, растения обладают достаточно молодыми и нежными тканями для того, чтобы ростки спор могли проникнуть внутрь их, а время, подходящее для проникновения ростков к органам растений, наступает периодически для всех сроков посева на протяжении 15—20 дней. Степень же заражения в это время зависит от силы и направления ветра в тот или иной отрезок времени, несущего инфекцию, от дождей, прошедших за этот период, от разницы температур ночи и дня, влияющих на образование рос, играющих роль в проникновении инфекции внутрь растений, а так как эти факторы влияют на заражение кукурузы независимо от сроков посева, то и получаются такие незакономерные и разноречивые данные.

Д. Д. Вердеревский [2], с чем согласен и М. М. Горленко [3], считает, что существует **первичная** инфекция пузырчатой головни, состоящая из хломидоспор, перезимовавших на поверхности или в верхних слоях почвы, которой поражаются растения в период между появлением всходов и до конца стеблевания и **вторичная,** состоящая из вновь образовавшихся на таких растениях хламидоспор, которые, рассеиваясь, вызывают вторичное заражение растений, причиняющие **основные** потери урожаю кукурузы. Наши исследования показывают, что **все** органы растений заражаются от первичной инфекции, вторичная же инфекция может заразить лишь верхние зерна небольшого числа початков, имеющих слабо свернутые обертки, но и это мало вероятно, так как эти зерна могут заразиться, находясь еще во влагалищах листьев. Следовательно, вторичная инфекция или играет весьма незначительную роль, или вовсе не существует.

Сортоустойчивость кукурузы к пузырчатой головне объясняется

или лучшим прорастанием спор гриба на экстрактах из восприимчивых сортов, или зависимостью между сопротивляемостью тканей на укол и устойчивостью сортов к пузырчатой головне и так далее, однако эти гипотезы не подтвердились. Ф. Е. Немлиенко [8] устойчивость и восприимчивость увязывает с реагированием растений на влагу, но объясняет это легкостью проникновения проростков спор в ткани, обладающие меньшим тургором. Мы же объясняем различной плотностью строения конуса нарастания кукурузы (в случае проникновения инфекции через конус нарастания) и степенью плотности прилегания влагалища и язычка листа к стеблю и величиной язычка (в случае проникновения инфекции через влагалища). Плотность прилегания органов друг к другу в свою очередь увязывается, кроме сортов, с реагированием растений на влагу, с возрастом растений и с другими условиями, что также надо принимать во внимание при создании сортов устойчивых к пузырчатой головне.

Таким образом, становится понятным, в каком направлении должна вестить селекция кукурузы для получения устойчивых к пузырчатой головне сортов.

Выводы

1. До сих пор было известно, что только молодые растущие ткани растений кукурузы способны заражаться пузырчатой головней, а огрубевшие ткани вышедших наружу органов уже не в состоянии заразиться ею.

Это состояние изученности пузырчатой головни оставляет пробел в познании биологии ее возбудителя, т. к. остается неизвестным, откуда и как в естественных условиях споры проникают к молодым растущим тканям органов кукурузы и где и как происходит заражение их.

2. Испытание способа заражения кукурузы пузырчатой головней семенной инфекцией не увенчалось успехом, и выяснилось, что все растения кукурузы, пораженные пузырчатой головней через колеоптиле, рано или поздно погибают и что мицелий в этом случае может диффузно подняться лишь до шестого междоузлия и поразить исключительно стебли.

3. Наблюдения показали, что в естественных условиях споры пузырчатой головни, нанесенные ветром вместе с почвой на поверхность растений кукурузы, с каплями влаги (дождь, роса и пр.) через конус нарастания или через влагалища листьев, проникают к органам растений, где и создается контакт спор с их молодыми растущими тканями и происходит заражение.

4. Имея в виду этот способ заражения, делаются понятными и объяснимыми многие факты, замеченные исследователями этого заболевания. Так, становится ясным, почему не эффективны протравители, почему в более жарких и сухих районах и в более старшем возрасте кукуруза поражается этой болезнью сильнее, что является причиной

более частого поражения початков и метелок и отсутствия закономерности в поражении кукурузы разных сроков посева. Стало очевидным, что до сих пор давалось неправильное объяснение биологии пузырчатой головни, которое гласило, что кукуруза поражается ею в течение всего периода развития растений, от первичной и от вторичной инфекции и стали ясными многие другие вопросы, касающиеся биологии гриба.

5. Установлено, что устойчивость и восприимчивость сортов кукурузы зависит от различного строения конуса нарастания, влагалища листьев и язычка листа, что надо принимать во внимание селекционерам при создании сортов кукурузы, устойчивых к пузырчатой головне.

Институт земледелия Министерства
сельского хозяйства Армянской ССР

Поступило 4.I 1959 г

Ն. Հ. ՔԵՉԵԿ

ՆՈՐԸ ԵԳԻՊՏԱՑՈՐԵՆԻ ԲՇՏԻԿԱՎՈՐ ՄՐԿԻ ԲԻՈԼՈԳԻԱՅՈՒՄ

Ամփոփում

1. Մինչև այժմ հայտնի է եղել, որ բշտիկավոր մրիկով կարող են վարակվել եգիպտացորենի միայն երիտասարդ, աճող հյուսվածքները, իսկ հասակն առած և ամրացածները չեն վարակվում:

Հարցի այսպիսի դրվածքը չի բացատրում այս հիվանդության հարուցիչի բիոլոգիայի բոլոր հարցերը: Մասնավորապես հասկանալի չի դառնում, թե բնական պայմաններում բշտիկավոր մրիկի սպորները որտեղից և ինչպես են մերձեցնում եգիպտացորենի երիտասարդ և աճող օրգաններին:

2. Եգիպտացորենը սերմերի ինֆեկցիայի վարակելու մեր բոլոր փորձերն ապարդյուն անցան: Այդ աշխատանքներից պարզվեց, որ եգիպտացորենի բոլոր բույսերը, որոնք վարակվում են կոլեոպտիլից, վաղ թե ուշ մեռնում են և որ այդ դեպքում սնկի միցելիումը կարող է դիֆուզ ձևով բարձրանալ մինչև վեցերորդ միջհանգույցը և հիվանդացնել բացառապես բույսի ցողուններին:

3. Դիտողությունները ցույց են տալիս, որ բնական պայմաններում բշտիկավոր մրիկի սպորները, որոնք հողի մասնիկների հետ քամու միջոցով նստում են եգիպտացորենի վրա, ջրի կաթիլների (անձրև, ցող և այլն) միջոցով բույսի աճման կոնից, կամ տերևապատյաններից ներս են թափանցում դեպի նրա այս կամ այն օրգանը, որտեղ տեղի է ունենում բույսի ու պարազիտի հպումը և վարակումը:

4. Վարակման այս ձևը նկատի ունենալու դեպքում, հիվանդության ուսումնասիրողների նկատած շատ փաստերը, որոնք մինչ այդ ոչ լրիվ և երբեմն էլ սխալ բացատրություն էին ստանում, հասկանալի ու բացատրելի են դառնում:

Ակնհայտ դարձավ, որ մինչև այժմ եգիպտացորենի բշտիկավոր մրկի բիոլոգիան ճիշտ չէր բացատրվում, ըստ որի կարծում էին, թե այդ հիվանդությամբ բույսը կարող է վարակվել ամբողջ վեգետացիայի ընթացքում ինչպես առաջնային, այնպես էլ երկրորդային վարակից և ուրիշ շատ հարցեր՝ կապված հարուցիչի բիոլոգիայի հետ:

Այսպես, օրինակ, պարզ է դառնում, թե ինչու սերմերի ախտահանումն արդյունավետ չէ, ինչու ավելի շուտ ու չոր շրջաններում և բույսի զարգացման ուշ փուլերում եգիպտացորենն ավելի ուժեղ է վարակվում, ինչու կողերը և հարաններն ավելի հաճախ են վարակվում, կամ ինչու եգիպտացորենի տարբեր ժամկետների ցանքերի մեջ վարակման օրինաչափություն չի նկատվում և այլն:

5. Հաստատված է, որ եգիպտացորենի սորտերի հիվանդապիմացկուն և ոչ դիմացկուն լինելը կախված է բույսի աճման կոնի, տերևապատյանի, տերևվաժոգի ու տերևալեզվակի կառուցվածքից և որ սելեկցիոներները դիմացկուն սորտեր ստեղծելիս նշված հանգամանքները պետք է հաշվի առնեն:

ЛИТЕРАТУРА

1. Борисенко С. Н. Биологические особенности возбудителя пузырчатой головни кукурузы (Ustilago Zeae). Сб. научных работ за 1951—53 гг. Харьковской госселекционной станции, Харьков, 1954.
2. Вердеревский Д. Д. и Войтович К. А. О перспективах применения химических методов в борьбе с пузырчатой головней кукурузы. Доклады ВАСХНИЛ вып. 4, 1957.
3. Горленко М. М. и Глушенкова Т. Н. К биологии возбудителя пузырчатой головни кукурузы (Ustilago Zeae (Beckm). Unger.
4. Гутнер Л. С. Головневые грибы. Сельхозгиз, 1941.
5. Коблова В. Н. Развитие пузырчатой головни в зависимости от типа и сроков сева кукурузы. Журн. Защита кукурузы от вредителей и болезней, 2, 1958.
6. Кушевол Е. А. Особенности пузырчатой головни на юго-востоке УССР. Журн. Защита растений от вредителей и болезней, 2, 1958.
7. Москопец С. Н. Пузырчатая головня на юге Украины. Журн. Защита кукурузы от вредителей и болезней, 2, 1958.
8. Немлиенко Ф. Е. Болезни кукурузы. Госиздат, 1957.
9. Роэлл Де-Вей. Факторы, влияющие на заражение проростков кукурузы головней методом вакуумфильтрации, Рефер. Журн. Биология, 11, 1955.