

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГАЛО НА ПОРАЖЕННЫХ МУЧНИСТОЙ РОСОЙ ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОКИСЛИТЕЛЬНОМ СТРЕССЕ

© 2020 г. Г. А. Аветисян^{1,*}, Т. В. Аветисян^{1,**}

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276 Москва, Россия

*e-mail: avetisyan@yandex.ru

**e-mail: tarverdyan_tv@mail.ru

Поступила в редакцию 15.05.2019 г.

После доработки 06.10.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Проведено цитологическое исследование взаимодействия в патосистеме “растение пшеницы – возбудитель мучнистой росы” с целью изучения особенностей формирования гало как ответной реакции растения на внедрение патогена. Показано, что при окислительном стрессе, вызванном обработкой инфицированных листьев пшеницы перекисью водорода и 3-амино-1,2,4-триазолом, наблюдаются различия размеров и структуры гало (с четко выраженными или размытыми границами), связанные с индивидуальной реакцией клетки растения в сайте контакта с патогеном. Также показано, что действие прооксидантов вызывало формирование аномалий при прорастании конидий мучнистой росы и снижало интенсивность развития заболевания. Предполагается, что характер проявления гало связан с одной стороны с восприимчивостью растения-хозяина, а с другой – степенью индукции защитных реакций.

Ключевые слова: возбудитель мучнистой росы, гало, окислительный стресс, прооксиданты, пшеница

DOI: 10.31857/S0026364820010031

ВВЕДЕНИЕ

Взаимоотношения между мучнисторосными грибами и растениями при инфекции имеют несколько этапов в своем развитии. Основные этапы развития заболевания проявляются при прорастании мучнисторосного гриба на поверхности покровной ткани листьев растения, при проникновении конидий патогена в эпидермальную клетку растения, при развитии гиф мицелия на поверхности листьев питающего растения (Sukhorukov, 1952; Kunoh et al., 1985). На каждом этапе взаимодействия патогена и растения включается свой механизм защиты, препятствующий проникновению гриба внутрь клеток и тканей растения и ингибирующий паразита (Andreev, Talieva, 1991; Bednarek, Osbourn, 2009; Avetisyan, Avetisyan, 2017).

Начальные этапы развития патологического процесса, вызванного биотрофным грибом с гаусториальным питанием, стимулируют в растениях образование папиллы – защитного барьера на пути продвижения паразита (Stolzenburg et al., 1984; Huckelhoven et al., 1999; Voigt, 2014). Вокруг места проникновения мучнисторосного гриба на поверхности эпидермальной клетки растения-хозяина образуются особые концентрические зоны, названные гало (Kunoh et al., 1977; Zeyen, Bushnell,

1979; Shervud, Vens, 1985; Collinge, 2009). Было установлено, что при прорастании конидии возбудителя мучнистой росы каждая ростковая трубка образует свое гало (Mishina et al., 2001). Как правило, площадь гало, окружающего первичную ростковую трубку, меньше, чем площадь гало вокруг аппрессориальной ростковой трубки, поэтому такие гало были названы соответственно малым и большим (Avetisyan, 2011). Особенности формирования гало отражают реакцию растения на заражение и определяют характер дальнейших взаимоотношений (Mayama, Pappelis, 1977; Tsuzuki et al., 1977; Avetisyan, Avetisyan, 2017).

Значительную роль в ответных реакциях растений на воздействия играют окислительные процессы, в частности, свободнорадикальные реакции, связанные с участием кислородных радикалов и синглетного кислорода (Chasov et al., 2002; Neill et al., 2002). Особый интерес представляет исследование роли активных форм кислорода в регуляции развития биотрофных патогенов, выделяющих в зараженные ткани растений биологически активные вещества, регулирующие метаболизм, и имеющих специальный трофический орган гаусторий (Dyakov et al., 2001). Установлено, что накопление активных форм кислорода проис-

ходит как правило в эпидермальных клетках растения в местах непосредственного взаимодействия растения и патогена (Zhou et al., 1998; Huckelhoven et al., 2003).

В задачу настоящего исследования входило изучение влияния окислительного стресса на особенности проявления гало на листьях пшеницы, зараженных мучнистой росой и возможной сопряженности данной реакции растения с последующим развитием гриба.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Заря, инокулированные конидиями возбудителя мучнистой росы пшеницы *Blumeria graminis* (DC.) Speer. При заражении использовали популяцию возбудителя мучнистой росы *B. graminis* f. sp. *tritici*, поддерживаемую на восприимчивой пшенице.

Растения пшеницы выращивали на растворе Кнопа и на дистиллированной воде. Двухнедельные проростки пшеницы заражали конидиями мучнистой росы путем стряхивания с пораженных растений и оставляли при температуре 18–20°C. Исследования проводили при появлении первых видимых признаков поражения растений (4–7-е сутки после инокуляции).

Для цитологических исследований пораженные участки эпидермиса снимали с адаксиальной стороны листа и окрашивали 1%-м амидо черным в 7%-й уксусной кислоте в течение 10 мин. Полученные препараты просматривали под световым микроскопом Axioplan 2 (Carl Zeiss, Германия). В локусе контакта аппрессориальных и гифальных лопастей гриба с поверхностью эпидермальных клеток растения пшеницы выявляли зоны ответной реакции растения в виде гало.

Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) был отобран растительный материал на 3–9-е сутки после инфицирования. Образцы листовой ткани без химической фиксации исследовали в условиях низкого вакуума (VP-режим) при комнатной температуре или в условиях высокого вакуума при –30°C с применением замораживающей приставки Deben UK (Великобритания).

Изучали влияние окислительного стресса на зависимость размеров и структуры гало в месте взаимодействия растения и патогена. Окислительный стресс индуцировали обработкой перекисью водорода и 3-амино-1,2,4-триазолом (3-АТА), действие которого связано с увеличением содержания эндогенной перекиси водорода (Perez, Rubio, 2006). Инфицированные листья пшеницы помещали в чашки Петри с исследуемыми растворами. Были выбраны концентрации 1 мМ, 4 мМ, 10 мМ для 3-АТА и 1 мМ, 5 мМ, 10 мМ для перекиси водорода как концентрации с выраженным ингибированием развития мучнисторосяного гриба.

Контролем служили инфицированные листья, не обработанные прооксидантами. Для каждого варианта эксперимента использовали 10–20 листьев пшеницы и 20–30 листьев пшеницы в контроле.

При сравнении различий между контрольным вариантом и экспериментом использовали критерий Уилкоксона. Полученные значения считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение развития возбудителя мучнистой росы показало, что при прорастании конидий *B. graminis* на поверхности эпидермальных клеток пшеницы гало иницируются первичной ростковой трубкой и аппрессориальной ростковой трубкой. При этом в месте контакта с эпидермисом первичной ростковой трубки образуется малое гало, в месте контакта лопасти аппрессория — большое гало (рис. 1а–д, з). Иногда в местах контакта инфекционных структур мучнисторосяного гриба с растительной клеткой было видно только одно гало (рис. 1ж, и, к).

Далее нами были проведены цитологические исследования, направленные на изучение особенностей структуры, окраски и диаметра гало в контрольных необработанных и обработанных прооксидантами листьях пшеницы. Результаты исследований показали, что зона гало в эпидермальных клетках необработанных листьев пшеницы имела диаметр 10–30 мкм, была окрашена равномерно или имела четко выраженные границы (рис. 2а, б).

В наших экспериментах под воздействием экзогенной перекиси водорода и 3-АТА происходило изменение структуры, окраски и размеров гало (рис. 2). Наиболее типичны одноцветные синие или двухцветные гало с пурпурной серединой и синим внешним кольцом. В центре гало часто наблюдали пятно или кольцо диаметром 1.5–5 мкм с более интенсивной синей или пурпурной окраской, соответствующее зоне папиллы. Добавление в среду инкубации низких концентраций 3-АТА (0.5 мМ и 1 мМ) приводило к появлению слоистых гало с размытыми кольцами (рис. 2в). Для всех вариантов с обработкой 3-АТА были характерны гало с размытым и частично обесцвеченным краем, в некоторых случаях обесцвеченная область имела вид слабозаметного серого или бледно-коричневого внешнего кольца (рис. 2е). Практически бесцветные гало появлялись при высоких концентрациях 3-АТА (10 мМ и 20 мМ). В вариантах после обработки 5 мМ перекиси водорода часть гало имела выраженную слоистость, которая возникала в результате появления дополнительных темно-синих и светло-синих колец в пределах синее окрашенной внешней зоны гало (рис. 2д). При действии 10 мМ перекиси водорода наблюдались крупные слабоокрашенные однотонные фиолетово-серые гало, а также крупные практически не-

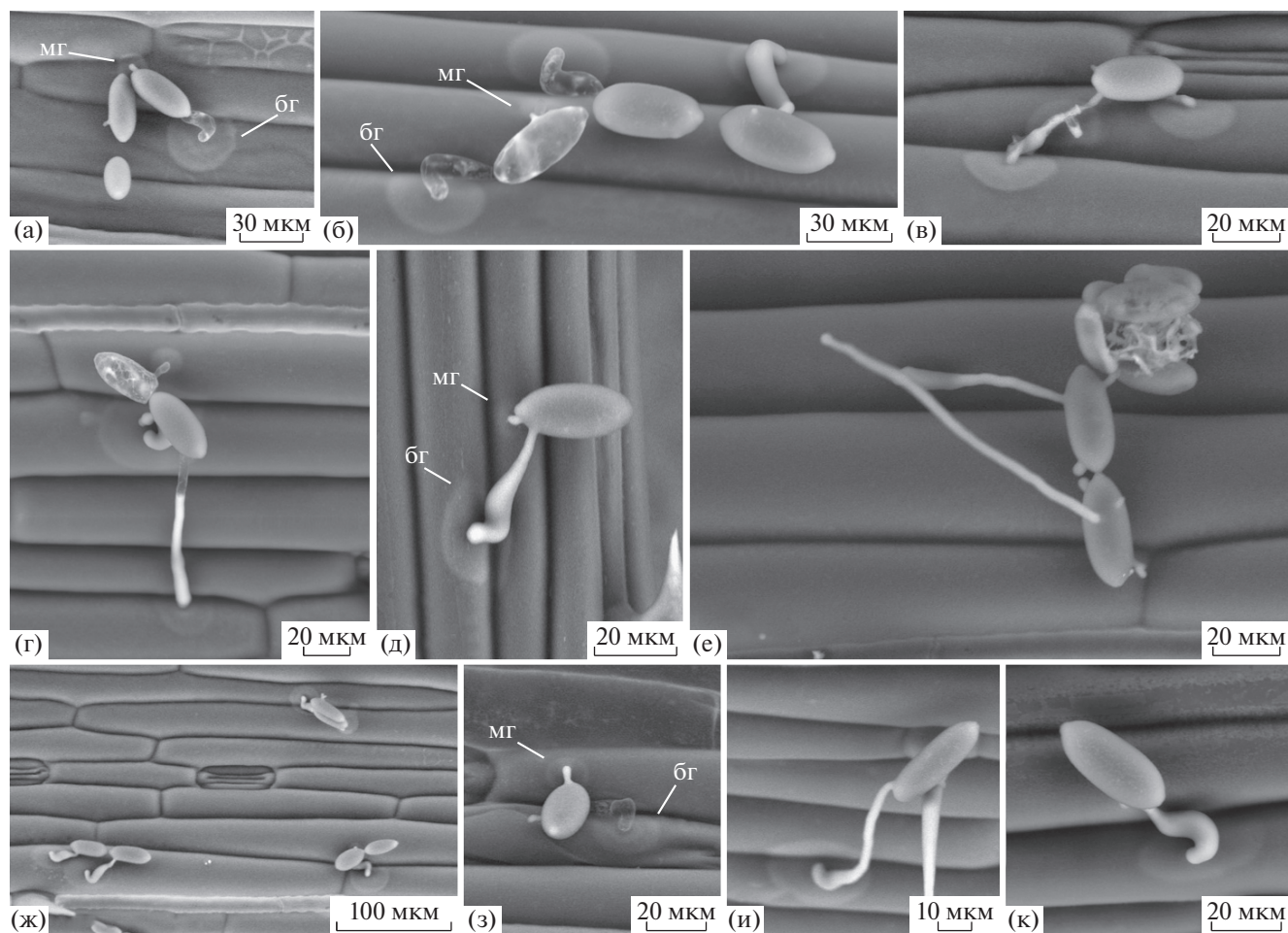


Рис. 1. Образование гало в местах контакта инфекционных структур возбудителя мучнистой росы с эпидермисом пшеницы (СЭМ, 48–72 ч после инфицирования): а–г, ж–и – 5 мМ H_2O_2 ; д, к – 10 мМ H_2O_2 ; е – 1 мМ H_2O_2 . Условные обозначения: бг – большое гало, мг – малое гало.

окрашенные гало с узкими четкими кольцами темно-серого, пурпурного или синего цвета (рис. 2г).

Обработка инфицированных листьев пшеницы прооксидантами влияла и на размеры гало. Как видно из табл. 1, использование 3-АТА при концентрациях 1 мМ, 4 мМ и 10 мМ приводило к увеличению размеров гало. При дальнейшем увеличении концентрации 3-АТА происходило уменьшение диаметра гало (данные не приведены, так как различия статистически не достоверны). Увеличение диаметра гало под действием 3-АТА было свойственно также малому гало.

Подобное действие на изменения размеров гало проявляла обработка инфицированных листьев перекисью водорода (табл. 1). После добавления в среду инкубации 1 мМ перекиси водорода было отмечено достоверное увеличение диаметра большого гало по сравнению с контролем. При 5 мМ и 10 мМ перекиси водорода стимулирующий эффект сохранялся. Во многом сходные изменения наблюдали в случае малого гало. Особенностью

действия перекиси водорода в наших опытах было появление очень крупных и отличающихся по окраске и структуре гало (рис. 2г). Этот тип гало встречался в опытных вариантах наряду с гало, которые были похожи на гало в контроле.

Расстояние между большим и малым гало отражает расстояние между точками контакта патогена с эпидермисом растения первичной ростковой трубки и аппрессория. Следует отметить, что обработка 3-АТА и H_2O_2 оказывала влияние и на этот параметр, но это влияние проявлялось только при самой высокой из использованных концентраций прооксидантов (10 мМ и 20 мМ).

Одновременно с изучением влияния окислительного стресса на формирование гало на зараженных мучнистой росой листьях пшеницы исследовали интенсивность развития патогена на поверхности растения. Опыты показали, что использование концентрации 1 мМ, 5 мМ H_2O_2 и 1 мМ, 4 мМ 3-АТА вызывало различные аномалии в морфологии ростковых трубок, приводя к сни-

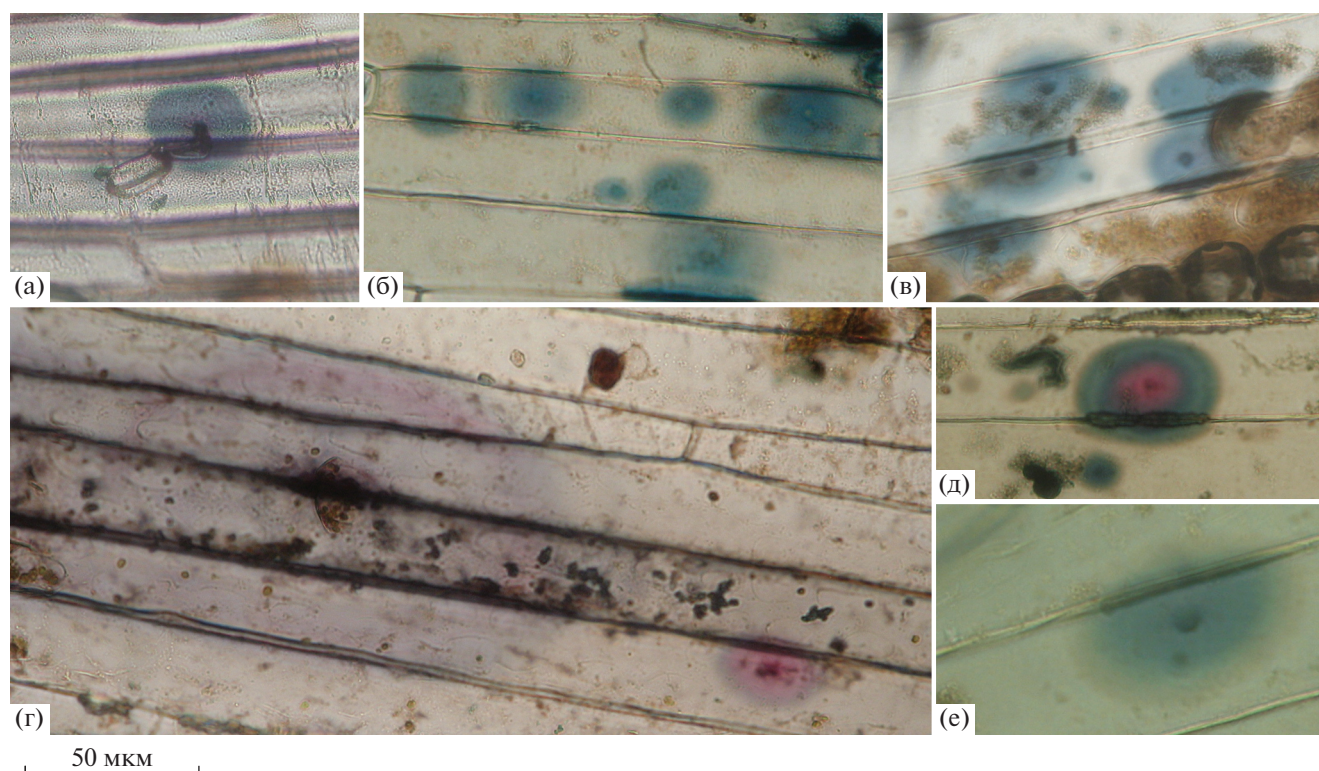


Рис. 2. Вариабельность окраски и структуры гало (24–48 ч после инфицирования): а, б – контроль; в – 1 мМ 3-АТА; г – 10 мМ H_2O_2 ; д – 5 мМ H_2O_2 ; е – 4 мМ 3-АТА. Масштаб – 50 мкм.

жению распространения мучнистоспяного гриба (рис. 1 е). А высокие концентрации этих веществ (10 мМ и 20 мМ), как правило, практически полностью подавляют развитие болезни.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что активация кислорода является одним из самых ранних ответов растительной клетки на инфицирование (Hurkman, Tanaka, 1996;

Trujillo et al., 2006; Feng et al., 2008). Многие исследователи, изучавшие механизм действия перекиси водорода, отмечали, что перекись водорода при экзогенном воздействии повышает интенсивность генерации активных форм кислорода, индуцирующих устойчивость к патогену (Prasad et al., 1994; Baek, Rajashekar, 2000; Wan, Liu, 2008; Feng et al., 2008). В ходе исследований (Shetty et al., 2008) было показано, что перекись водорода может играть роль не только вторичного мессендже-

Таблица 1. Изменение размеров гало на листьях пшеницы, инфицированных *Blumeria graminis* при обработке 3-АТА и H_2O_2

Вариант эксперимента		Диаметр большого гало, мкм	Диаметр малого гало, мкм	Расстояние между большим и малым гало, мкм
Контроль (H_2O)		26.1 ± 1	10.2 ± 1.2	61 ± 1.4
Концентрация 3-АТА, мМ	1	33.1 ± 0.2	20.1 ± 0.7	57.4 ± 0.4
	4	39 ± 0.2	19.6 ± 0.9	50.3 ± 0.9
	10	52 ± 0.3	18.7 ± 0.1	71.5 ± 0.5
Концентрация H_2O_2 , мМ	1	77.7 ± 0.4	20.7 ± 0.8	58.8 ± 0.6
	5	58 ± 0.2	25.5 ± 0.2	60.8 ± 0.4
	10	82 ± 0.4	10.8 ± 0.9	81.5 ± 0.2

Примечание. Для каждого варианта опыта вычисляли среднее значение и стандартную ошибку на 20 препаратах. При сравнении результатов исследования контрольной и экспериментальной групп различия между значениями параметров считали достоверными при $p < 0.05$.

ра в индукции защитных реакций, но также непосредственно участвовать в качестве реагента при перекрестной сшивке полимеров клеточной стенки. Установлено, что внедрение гаустории в растительную клетку приводит к увеличению генерации перекиси водорода в сайте взаимодействия (Vainstein, Peberdy, 1991; Kauss, Jeblick, 1996; Dat et al., 1998). При этом раннее накопление и высокое содержание перекиси водорода вблизи места контакта растения и патогена способствует укреплению клеточной стенки, препятствуя проникновению паразита в клетку растения, и является критическим фактором для фитопатогенных грибов, как, например, при инфицировании томатов *Oidium neolycopersici* (Miskova et al., 2004). Очевидно, что такое локальное изменение химических свойств компонентов клеточной стенки может оказывать влияние на характер окраски и размеры гало.

Полученные нами данные свидетельствуют, что окислительный стресс, вызванный обработкой перекисью водорода и 3-АТА, регулирует развитие конидиального инокуляма возбудителя мучнистой росы пшеницы на стадии развития инфекционных структур патогена и оказывает влияние на степень проявления гало. В случае, когда гифальные лопасти патогена не образовывали гаустории, гало отличались большей площадью, что можно объяснить всплеском активности в сайте проникновения в связи с включением определенных защитных реакций растения. В случае, когда проникновение гриба сопровождалось образованием гаустории, активность в сайте проникновения постепенно затухала, что визуально проявлялось в исчезновении гало. Можно предположить, что наблюдаемые различия проявления гало являются результатом индивидуальной реакции отдельной растительной клетки на проникновение мучнисторосяного гриба.

Таким образом, повышение уровня активных форм кислорода в зараженных мучнистой росой листьях пшеницы под действием экзогенной обработки прооксидантами регулирует развитие патогена на поверхности растения и в сайте проникновения. Как показали цитохимические исследования, размеры и структура гало отражают защитные реакции, протекающие в клетках растения. Этим, возможно, объясняется большая площадь гало вокруг инфекционных структур, не образующих гаустории. Проведенные исследования позволяют заключить, что для определения характера взаимоотношений мучнисторосяного патогена и растения-хозяина можно учитывать особенности проявления гало и степень поражения пшеницы мучнистой росой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Andreev L.N., Talieva M.N. Physiological aspects of plant immunity. In: Obligate parasitism. Cytological and physiological aspects: collection of scientific articles. Moscow, Nauka, 1991. P. 5–12 (in Russ.).
- Avetisyan G.A. Cytophysiological features of early stages of development of causative agent of powdery mildew of wheat in the modeling of oxidative stress. Cand. Sci. Thesis. Moscow, 2011 (in Russ.).
- Avetisyan G.A., Avetisyan T.V. Anomalies in early stages of development *Erysiphe graminis tritici* under oxidative stress. Bulletin Moskovskogo universiteta. Ser. 16. Biologiya. 2017. T. 72 (2). P. 70–74 (in Russ.).
- Baek K.-H., Rajashekar C.B. Hydrogen peroxide reduces hypoxia in germinating bean seeds. HortScience. 2000. V. 35 (3). P. 427–428.
- Bednarek P., Osbourn A. Plant-microbe interactions: chemical diversity in plant defense. Science. 2009. V. 324. P. 746–748.
<https://doi.org/10.1126/science.1171661>
- Chasov A.V., Gordon L.Kh., Kolesnikov O.P., Minibaeva F.V. Cell surface peroxidase — a generator of superoxide anion in wheat root cells under wound stress. Tsitologiya. 2002. V. 44 (7). P. 691–696 (in Russ.).
- Collinge D.B. Cell wall appositions: the first line of defence. J. Experimental Botany. 2009. V. 60 (2). P. 351–352.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erp001>
- Dat J.F., Lopez-Delgado H., Foyer C.H., Scott I.S. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. Plant Physiology. 1998. V. 116. P. 1351–1357.
- Dyakov Yu.T., Ozeretskoykaya O.L., Dzhevakhia V.G., Bagirova S.F. General and molecular Phytopathology. Phytopathology society, Moscow. 2001 (in Russ.).
- Feng H., Li X., Duan J., Li H., Liang H. Chilling tolerance of wheat seedlings is related to an enhanced alternative respiratory pathway. Crop Sci. 2008. V. 48. P. 2381–2388.
- Hückelhoven R., Dechert C., Kogel K.H. From the Cover: Overexpression of barley BAX inhibitor 1 induces breakdown of mlo-mediated penetration resistance to *Blumeria graminis*. PNAS. 2003. V. 100. P. 5555–5560.
- Hückelhoven R., Fodor J., Preis C., Kogel K.H. Hypersensitive cell death and papilla formation in barley attacked by the powdery mildew fungus are associated with hydrogen peroxide but not with salicylic acid accumulation. Plant Physiol. 1999. V. 119. P. 1251–1260.
- Hurkman W.J., Tanaka C.K. Germin gene expression is induced in wheat leaves by powdery mildew infection. Plant Physiology. 1996. V. 111. P. 735–739.
- Kauss H., Jeblick W. Influence of salicylic acid on the induction of competence for H₂O₂ elicitation (comparison of ergosterol with other elicitors). Plant Physiology. 1996. V. 111. P. 755–763.
- Kunoh H., Ishizaki H., Nakaya K. Cytological studies of early stages of powdery mildew in barley and wheat leaves: (II) significance of the primary germ tube of *Erysiphe graminis* on barley leaves. Physiol. Plant Pathol. 1977. V. 10. P. 191–199.

- Kunoh H., Kunoh K., Ishizaki H. Cytological studies of the early stages of powdery mildew in barley and wheat. XI. Autofluorescence and galos at penetration sites of appressoria of *Erysiphe graminis hordei* and *Erysiphe pisi* on barley coleoptiles. Can. J. Bot. 1985. V. 63. P. 1535–1539.
- Mayama S., Pappelis A.J. Application of interference microscopy to the study of fungal penetration of epidermal cells. Phytopathology. 1977. V. 67. P. 1300–1302.
- Mishina G.N., Serezhkina G.V., Avetisyan T.V., Ryabchenko A.S., Andreev L.N. Features of halo formation in pathogenesis as a response of epidermal cereal cells to the penetration of pathogens of powdery mildew. Izvestiya Akademii nauk. Ser. Biol. 2001. N 4. P. 424–430 (in Russ.).
- Mlickova K., Luhova L., Lebeda A., Mieslerova B., Pec P. Reactive oxygen species generation and peroxidase activity during *Oidium neolycopersici* infection on *Lycopersicon* species. Plant Physiol. Biochem. 2004. V. 42 (10). P. 753–761.
- Neill S.J., Desikan R., Clarke A., Hurst R.D., Hancock J.T. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. J. Exp. Bot. 2002. V. 53. P. 1237–1247.
- Perez F.J., Rubio S.N. An improved chemiluminescence method for hydrogen peroxide determination in plant tissues. Plant Growth Regulation. 2006. V. 48. P. 89–95.
- Prasad T.K., Anderson M.D., Martin B.A., Stewart C.R. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide. The Plant Cell. 1994. V. 6. P. 65–74.
- Shervud R.T., Vens K.P. Primary changes in the cells of the epidermis during the penetration of the parasite. In: Infectious plant diseases: physiological and biochemical bases. Agropromizdat, Moscow, 1985, pp. 34–53 (in Russ.).
- Shetty N.P., Lyngs Jørgensen H.J., Jensen J.D., Collinge D.B., Shetty H.S. Roles of reactive oxygen species in interactions between plants and pathogens. Eur. J. Plant Pathol. 2008. V. 121. P. 267–280.
- Stolzenburg M.C., Aist J.R., Israel H.W. The role of papillae in resistance to powdery mildew conditioned by the mlo gene in barley. I Correlative evidence. Physiological Plant Pathology. 1984. V. 25 (3). P. 337–346.
- Sukhorukov K.T. Physiology of plant immunity. Moscow, 1952 (in Russ.).
- Trujillo M., Altschmied L., Schweizer P., Kogel K.-H., Hückelhoven R. Respiratory burst oxidase homologue A of barley contributes to penetration by the powdery mildew fungus *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. J. Exp. Bot. 2006. V. 57. P. 3781–3791.
- Tsuzuki T., Ishizaki H., Kunoh H. Cytological studies of early stages of powdery mildew in barley and wheat leaves. Japanese J. Phytopathol. 1977. V. 43 (2). P. 202–206.
- Vainstein M.H., Peberdy J.F. Location of invertase in *Aspergillus nidulans*: release during hyphal wall digestion and secretion by protoplasts. Mycol. Res. 1991. V. 95 (11). P. 1270–1274.
- Voigt C.A. Callose-mediated resistance to pathogenic intruders in plant defense-related papillae. Frontiers in Plant Science. 2014. V. 5. P. 168.
- Wan X.-Y., Liu J.-Y. Comparative proteomics analysis reveals an intimate protein network provoked by hydrogen peroxide stress in rice seedling leaves. Mol. Cell. Proteomics. 2008. V. 7. P. 1469–1488.
- Zeyen R.J., Bushnell W.R. Papilla response of barley epidermal cells caused by *Erysiphe graminis*: rate and method of deposition determined by microcinematography and transmission electron microscopy. Can. J. Bot. 1979. V. 57. P. 898–913.
- Zhou F., Zhang Z., Gregersen P.L., Mikkelsen J.D., De Neergaard E., Collinge D.B., Thordal-Christensen H. Molecular characterization of the oxalate oxidase involved in the response of barley to the powdery mildew fungus. Plant Physiol. 1998. V. 117. P. 33–41.
- Аветисян Г.А. (Avetisyan) Цитофизиологические особенности ранних стадий развития возбудителя мучнистой росы пшеницы при моделировании окислительного стресса: дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 2011. 130 с.
- Аветисян Г.А., Аветисян Т.В. (Avetisyan, Avetisyan) Аномалии ранних стадий развития *Erysiphe graminis tritici* при окислительном стрессе // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2017. Т. 72. № 2. С. 70–74.
- Андреев Л.Н., Талиева М.Н. (Andreev, Talieva) Физиологические аспекты иммунитета растений // Облигатный паразитизм. Цитофизиологические аспекты: сб. науч. статей. М.: Наука, 1991. С. 5–12.
- Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. (Dyakov et al.) Общая и молекулярная фитопатология. М.: Общество фитопатологов, 2001. 301 с.
- Мишина Г.Н., Сereжкина Г.В., Аветисян Т.В., Рябченко А.С., Андреев Л.Н. (Mishina et al.) Особенности формирования гало в процессе патогенеза как ответная реакция эпидермальных клеток злаков на проникновение возбудителей мучнистой росы // Известия АН. Серия биол. 2001. № 4. С. 424–430.
- Сухоруков К. Т. (Sukhorukov) Физиология иммунитета растений. М.: АН СССР, 1952. 147 с.
- Часов А.В., Гордон Л.Х., Колесников О.П., Минабаева Ф.В. (Chasov et al.) Пероксидаза клеточной поверхности — генератор супероксид-аниона в корневых клетках пшеницы при раневом стрессе // Цитология. 2002. Т. 44. № 7. С. 691–696.
- Шервуд Р.Т., Вэнс К.П. (Shervud, Vens) Первичные изменения в клетках эпидермиса при проникании паразита // Инфекционные болезни растений: физиологические и биохимические основы. М.: Агропромиздат, 1985. С. 34–53.

Peculiarities of Halo Formation on the Leaves of Wheat Affected By Powdery Mildew Under the Influence of Oxidative Stress

G. A. Avetisyan^{a, #} and T. V. Avetisyan^a

^a N.V. Tsitsin Main botanical garden of Russian Academy of Sciences, 127276 Moscow, Russia

[#]e-mail: avetisyan@yandex.ru

A cytological study of the relationship between *Blumeria graminis* and the host plant was conducted in order to revealing of the characteristics of halo formation as a response of the epidermal plant cell to the pathogen penetration. An oxidative stress was created by treating infected wheat leaves with hydrogen peroxide and 3-amino-1,2,4-triazole. In this experiment, it turned out that there were differences in the size and structure of the halo (with clearly defined or blurred boundaries) depending on the individual response of the plant cell in contact with the pathogen. The action of prooxidants causes abnormal germination of powdery mildew conidia and reduces the intensity of disease development. On the one hand, the nature of the halo is associated with the susceptibility of the host plant, on the other hand, it is correlated with the degree of induction of protective reactions. Such reactions may explain the large halo area around infectious structures that do not form haustoria. Thus, the present study allow us to conclude that to determine the nature of the relationship between the powdery mildew pathogen and the host plant, it is necessary to take into account the peculiarities of the halo manifestation and the degree of wheat damage by powdery mildew.

Keywords: halo, oxidative stress, powdery mildew pathogen, prooxidants, wheat