

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Б. С. МОШКОВ

**ФОТОПЕРИОДИЗМ И ИММУНИТЕТ**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 15 IV 1938)

Известно, что в различных географических районах иммунитет к паразитарным заболеваниям у многих культурных растений подвержен значительным изменениям. Особенно отчетливо это явление было обнаружено для злаков в опытах акад. Н. И. Вавилова. На основании большого фактического материала можно считать, что иммунитет растений изменяется в зависимости от общего экологического фона их выращивания. Температура, влажность и условия питания растений в той или иной степени определяют характер и размеры паразитных «эпидемий». Свет также входит в число факторов, влияющих на иммунитет растительных организмов, но при этом в литературе его значение сводится только к изменениям напряженности. В наших фотопериодических исследованиях, проводимых над широким кругом культур, неоднократно приходилось встречаться с различиями в поражаемости грибными болезнями опытных растений, причем были подмечены интересные закономерности. Еще в 1930 г. обнаружилась поражаемость листьев у сеянцев белой акации, находящейся в условиях фотопериодов с длиной дня в 10 и 12 час., в то время как сеянцы на фотопериодах с 14-часовыми и еще более длинными днями оставались совершенно здоровыми. В 1931 г. в зависимости от фотопериодического фона выращивания наблюдались различия в размерах поражения у роз и крыжовника от мучнистой росы, у ив от *Apiosporium salicinum* Mont. и у злаков от бурой ржавчины и мучнистой росы.

С 1932 по 1935 г. наблюдалась определенная зависимость между поражением листьев черной смородины (клоны Лия плодородная и Боскопский великан) грибом из группы ржавчинных *Cronartium ribicola* Dietr. и фотопериодическими условиями. На этом последнем примере мы остановимся с возможной подробностью, потому что в этом случае опытные растения были подвергнуты более дробному фотопериодическому воздействию.

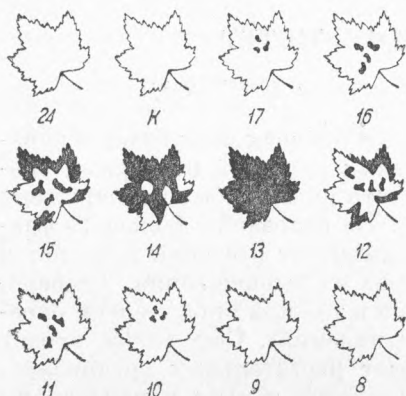
Из учетных данных (таблицы) видно, что листья черной смородины на фотопериодах с длиной дня в 17, 16, 15, 14, 13, 12, 11 и 10 час. были в различной степени (фиг. 1) уже в конце июня поражены телеитоспорами *Cronartium ribicola*. В естественных условиях Ленинграда это явление обычно наблюдается только осенью.

Когда длина дней превышала 17 час., листья смородины оставались совершенно чистыми. Максимальное поражение листьев наблюдалось у растений на фотопериодах с длиной дня в 13, 14 и 15 час. Выращивание растений в условиях фотопериодов с более короткими днями в 9, 8 и 7 час.

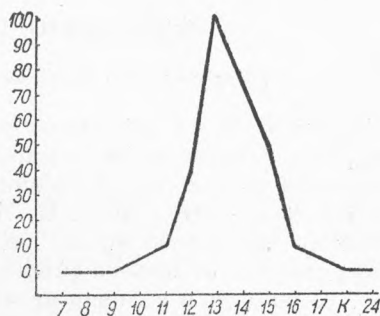
показало, что в этих условиях растения в течение всей вегетации не поражаются. Если (фиг. 2) по оси абсцисс нанести длину дней от 7 до 24 час., а по оси ординат—проценты пораженности листьев телейтоспорами, то получится одновершинная кривая, характеризующая зависимость пораженности листьев смородины от фотопериодических условий.

Эта кривая показывает наличие оптимальных и критических фотопериодов для развития на листьях смородины телейтоспор *Cronartium ribicola*. Критическими являются фотопериоды с длиной дня в 16 час. (верхний порог) и в 11 час. (нижний порог). Отсюда становится понятным, почему в естественных условиях Ленинграда телейтоспоры грибка развиваются только в конце лета или осенью, т. е. в то время, когда длина дней становится короче 16 час.

Чем объяснить это явление? Прямой ли реакцией гриба на фотопериодические условия или же изменениями среды, в которой он развивается? Окончательно этот вопрос может быть разрешен только постановкой спе-



Фиг. 1. — Поражение телейтоспорами *Cronartium ribicola* листьев *Ribes nigrum* на фотопериодах с длиной дня, обозначенной под каждым листом (фото 25 VI 1934 г.).



Фиг. 2. — Кривая зависимости между процентом поражения грибом и фотопериодическими условиями роста черной смородины. (По оси абсцисс нанесена длина дней в часах, при которой выращивались растения, а по оси ординат—пораженность листьев в процентах.)

циальных опытов. Однако больше шансов за то, что подмеченная нами закономерность в развитии телейтоспор грибка на листьях растений, находящихся на различных фотопериодах, связана с изменениями, происходящими в клетках листа хозяина, что меняет не только его физиологическое, но и анатомо-морфологическое состояние. Если бы в опыте не было вариантов с длиной дня в 9, 8 и 7 час., то можно бы было думать, что одним из условий, благоприятствующих развитию гриба, является окончание роста растением-хозяином. Это предположение однако отпадает, так как раньше всего рост смородины прекращается именно на фотопериодах с длиной дня в 9—7 часов и в то же время листья в этих условиях не поражаются (таблица).

Очевидно наличие цветения и плодоношения у одних растений и отсутствие их у других не влияет на размеры повреждений и не входит в условия, определяющие иммунитет смородины к данному паразиту. Физиологические процессы, связанные с цветением, плодоношением и закладкой новых плодовых почек, не отразились на ходе описанной выше закономерности. Наконец размеры поражения паразитом не до конца коррелировались и с энергией роста смородины. Не поражались как сильно растущие кусты в условиях непрерывного освещения, так и медленно растущие на коротких 9-, 8-, 7-часовых днях. Следовательно рост растений и заложение

| Фотопериодические варианты | Дата окончания роста | Период роста в днях | Прирост за год в см | Цветение было +, нет - | Поражен. листовой пластинки в % | Описание величины повреждений, причиненных <i>Cronartium ribicola</i>   |
|----------------------------|----------------------|---------------------|---------------------|------------------------|---------------------------------|---|
| Непрерывн. освещ. .        | 28 VIII              | 110                 | 424.5               | +                      | 0                               | Поражения нет. Листья до конца оставались совершенно чистыми  |
| Естествен. фотопер .       | 20 VIII              | 102                 | 307.0               | +                      | 0                               | Телейтоспоры появились только в конце августа в небольшом количестве  |
| 17-часов. день . . .       | 14 VIII              | 98                  | 191.0               | +                      | 5                               | Телейтоспоры в конце июня, отдельными пятнами на редких листьях. Поражение очень слабое   |
| 16 » » . . . .             | 9 VIII               | 93                  | 190                 | +                      | 10                              | Телейтоспоры в конце июня, отдельными пятнами не на всех листьях. Поражение слабое, но сильнее, чем на 17-час. дне                          |
| 15 » » . . . .             | 23 VII               | 81                  | 110                 | +                      | 50                              | Поражение значительное. Телейтоспоры в конце июня покрывали половину листовой поверхности. Листья отпали к концу августа                    |
| 14 » » . . . .             | 16 VII               | 76                  | 98                  | +                      | 75                              | Поражение сильное. Телейтоспоры в конце июня покрывали $\frac{3}{4}$ листовой пластинки всех листьев. Листья опали в середине августа       |
| 13 » » . . . .             | 5 VII                | 65                  | 90                  | +                      | 100                             | Поражение очень сильное. Максимальное. Телейтоспоры в конце июня покрывали всю нижнюю сторону листьев сплошь. Листья опали в начале августа |
| 12 » » . . . .             | 3 VII                | 63                  | 60                  | +                      | 40                              | Поражение значительное. Телейтоспоры в конце июня покрывали около 0.5 поверхности листа. Листья опали в конце августа                       |
| 11 » » . . . .             | 29 VI                | 58                  | 48                  | -                      | 10                              | Повреждение слабое. Телейтоспоры в конце июня, пятнами по листу, занимая не больше $\frac{1}{10}$ его поверхности                           |
| 10 » » . . . .             | 29 VI                | 58                  | 30                  | -                      | 5                               | Поражение очень слабое. Телейтоспоры в конце июня, единичными пятнами не на всех листьях  |
| 9 » » . . . .              | 21 VI                | 51                  | 17.4                | -                      | 0                               | Поражения нет, только в конце августа на единичных листьях отдельные пятна телейтоспор  |
| 8 » » . . . .              | 21 VI                | 51                  | 16.2                | -                      | 0                               | Поражения нет. Листья все время оставались чистыми  |
| 7 » » . . . . .            | 21 VI                | 51                  | 16.0                | -                      | 0                               | Поражения нет. Листья все время оставались чистыми  |

ние и развитие органов плодоношения, с одной стороны, и сопротивляемость их паразитам, с другой стороны, обуславливаются различными физиологическими причинами и прямо друг с другом не связаны.

Можно ли на основании наших наблюдений говорить об изменении иммунитета растений к грибным паразитам в зависимости от фотопериодических условий, или же изложенные нами факты объясняются просто механическим уходом растений от заболевания?

Анатомическое строение покровных тканей листьев и некоторые другие морфологические признаки говорят как будто за то, что в нашем примере мы встречаемся не просто с механическим иммунитетом. Напротив, имеется много оснований предполагать зависимость физиологического иммунитета от воздействия на растения различными фотопериодами, ибо оно влечет за собою значительные изменения в клетках листьев хозяина. Возможно, что листья растений, в зависимости от фотопериодических условий, синтезируют или не синтезируют специфические вещества порядка «антител», могущих обуславливать иммунитет растений, согласно теории, принятой для иммунитета у животных. Наконец и чувствительность клеток растений к токсинам паразита, обуславливающего иммунитет согласно симбиотической теории паразитизма, предложенной Уордом, может изменяться в зависимости от фотопериодических условий, в которых выращиваются растения.

Не входя в обсуждения различных теорий по физиологическому иммунитету, мы полагаем, что последний зависит и от тех изменений, которые происходят в листьях растения в результате их фотопериодической реакции. Дело дальнейших исследований—выяснить правильность этого предположения.

Лаборатория физиологии.  
Всесоюзный институт растениеводства.  
Пушкин.

Поступило  
19 IV 1938.