

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИСТЬЕВ И ПЛОДОВ MALOIDEAE (ROSACEAE): б. РОЛЬ ПОВЕРХНОСТНЫХ ТКАНЕЙ В ФОРМИРОВАНИИ УСТОЙЧИВОСТИ К ГРИБНЫМ БОЛЕЗНЯМ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-95-101

УДК 581.821:581:47:582.734.3

Поступление/Received: 24.01.2019

Принято/Accepted: 10.06.2019

Т. Х. КУМАХОВА^{*1}, О. О. БЕЛОШАПКИНА¹,
А. С. ВОРОНКОВ², А. С. РЯБЧЕНКО³

^{*1}Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева, 127550 Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49;
✉ tkumachova@yandex.ru

²Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН, 127276 Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, 35;
✉ voronkov_as@mail.ru

³Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, 127276 Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, 4
✉ marchellos@yandex.ru

MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF LEAVES AND FRUITS IN MALOIDEAE (ROSACEAE):
b. THE ROLE OF SURFACE TISSUES IN THE FORMATION OF RESISTANCE TO FUNGAL DISEASES

Т. KH. KUMACHOVA^{*1}, O. O. BELOSHAPKINA¹,
A. S. VORONKOV², A. S. RYABCHENKO³

^{*1}Russian State Agrarian university – Timiryazev Agricultural Academy, 49 Timiryazevskaya Street, Moscow, 127550, Russia;
✉ tkumachova@yandex.ru

²Timiryazev Institute of Plant Physiology, 35 Botanicheskaya Street, Moscow 127276, Russia;
✉ voronkov_as@mail.ru

³N. V. Tsitsin Main Botanical Garden, 4 Botanicheskaya Street, Moscow, 127276, Russia;
✉ marchellos@yandex.ru

Актуальность. Устойчивость растений к воздействию биотических стрессоров определяет комплекс факторов. Зачастую среди них ведущую защитную роль отводят физиолого-биохимическим особенностям поверхностных тканей. Однако нельзя не принимать во внимание специфику микроструктурной организации поверхности растений, поскольку характер взаимодействия фитопатогенных организмов более сложен, чем химическое воздействие. Накопленный к настоящему времени материал по строению поверхностных тканей вегетативных и репродуктивных органов растений, а также об интерфейсе микобиоты носит фрагментарный характер. **Объект.** Для исследования были выбраны зрелые листья и плоды представителей подсемейства Maloideae Werber (*Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Cydonia oblonga* Mill. и *Mespilus germanica* L.). **Материал и методы.** Образцы для исследований отбирали из средней части кроны модельных деревьев в 3-кратной повторности. В последние годы метод сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) с использованием криофиксации считают наиболее перспективным для анализа поверхности биологических объектов и идентификации видов, что особенно информативно для объектов, имеющих сложную микроморфологию поверхности, а также для изучения разнообразия патогенов. В работе мы сочетали методы световой, электронной (СЭМ, ТЭМ) и конфокальной микроскопии. Образцы изучали также фитопатологическими и гистохимическими методами. Конденсированные полифенолы выявляли $K_2Cr_2O_7$ и $FeCl_3$, а также 4-(Dimethylamino)cinnamaldehyde (DMACA, Sigma-Aldrich). **Результаты.** На основании полученных материалов и литературных данных сделан обзор грибных болезней листьев и плодов *M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga*, *M. germanica*. Установлено, что общей особенностью плодов Maloideae является накопление в клетках наружных тканей перикарпия конденсированных полифенолов, играющих важную защитную роль при воздействии биотических стрессоров. К анатомо-морфологическим признакам пассивного иммунитета, или горизонтальной устойчивости к грибным патогенам можно отнести специфику восковых и кутикулярных отложений, особенности формирования кутикулярных складок и перистоматических колец в области устьиц и микротяжей в основании трихом, толщину кутикулы, пробковой ткани и формирование чечевичек на плодах. **Заключение.** У изученных модельных растений имеется достаточно большой спектр болезней разной этиологии, наиболее распространенными и вредоносными из которых являются микозы. При этом их устойчивость к поражению грибными патогенами коррелирует со спецификой организации микроструктуры поверхности листьев и плодов, а также содержанием веществ фенольной природы (полифенолов) в клетках поверхностных тканей перикарпия.

Ключевые слова: айва, груша, мушмула, яблоня, патогенные грибы, устойчивость, эпидерма, гиподерма, полифенолы.

Background. Resistance to the effects of plant biotic stressors is determined by a set of factors. Among them, the leading protective role is often assigned to the physiological and biochemical characteristics of the surface tissues. However, one cannot ignore the specificity of the microstructural organization of the plant surface, since the nature of interactions in phytopathogenic organisms is more complex than the chemical impact. Meanwhile, the information accumulated to date about the structure of the surface tissues of the vegetative and reproductive organs of plants, and the interface of mycobiota, is fragmentary. **Objective.** Mature leaves and fruits taken from representatives of the subfamily Maloideae Werber (*Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Cydonia oblonga* Mill. and *Mespilus germanica* L.) were selected for the study. **Materials and methods.** Samples for the research were taken from the middle part of the crown of model trees in 3 replications. In recent years, scanning electron microscopy (SEM) with cryofixation is considered the most promising technique and is used to analyze the surface of biological organisms and identification of species. It is particularly informative in the case of organisms with complex surface micromorphology and for studying the biodiversity of pathogens. However, in this work we combined the methods of light, electron (SEM, TEM) and confocal microscopy. The samples were also studied using phytopathological and histochemical techniques. Condensed polyphenols were detected using $K_2Cr_2O_7$ and $FeCl_3$ as well as 4-(Dimethylamino)cinnamaldehyde (DMACA, Sigma-Aldrich). **Results.** On the basis of the obtained phytopathological materials and published data an overview of fungal diseases afflicting leaves and fruits of *M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga* and *M. germanica* was made. It has been established that a common feature of the Maloideae fruits is the accumulation of condensed polyphenols, which play an important protective role against biotic stressors, in the cells of the pericarp's outer tissues. Anatomical and morphological characteristics of passive immunity, or horizontal resistance to fungal pathogens, include the specific nature of waxy and cuticular deposits, features of the formation of cuticular folds and peristomatic rings in the stomata area and microstrands at the base of trichomes, thickness of the cuticle and cork tissue, and the development of lenticels on fruits. **Conclusion.** The studied model plants suffer from a sufficiently wide range of diseases with different etiologies; among them, the most widespread and harmful are mycoses. In view of this, their resistance to fungal pathogens correlates with the specificity of the leaf and fruit surface microstructure and the content of phenolic substances (polyphenols) in the cells of the pericarp's surface tissues.

Key words: quince, pear, medlar, apple-tree, pathogenic fungi, resistance, epidermis, hypoderm, polyphenols.

Введение

На первых этапах патологического процесса важное значение имеют морфофункциональные особенности поверхностных тканей, особенно физиолого-биохимические параметры. К химическим факторам пассивного иммунитета относят содержание или отсутствие в растениях веществ, необходимых для жизнедеятельности патогена, а также наличие соединений, угнетающе действующих на него (фитонцидов, или фитоантиципинов). Ведущая роль в образовании последних принадлежит синтезу и динамике различных соединений фенольной природы (от относительно простых фенолов до сложных полифенольных композитов), токсичных для многих фитопатогенных грибов (Upadyshev, 2008). Показано, что фитонцидное действие растений на специализированных к ним паразитов, как правило, выражено слабее, чем на неспециализированных. При этом фитонцидная активность может сильно варьировать в зависимости от сорта и возраста растения, а также от времени суток, фазы развития, погодных условий и других факторов.

Фенольные соединения, обладающие антиоксидантной активностью, присутствуют в тканях растений в качестве предшественников лигнина и других сложных флавоноидов (полифенолов), выполняющих различные функции. Они входят в состав регуляторов роста, пигментов, структурных элементов клеточной стенки. Фенолы являются стрессовыми метаболитами, синтез которых резко возрастает при поранении или заражении патогенами (Shkalikov et al., 2005; Upadyshev, 2008). В связи с высокой ингибирующей активностью и потенциальной ценностью в качестве пищевых продуктов, бифлавоноиды могут быть перспективными кандидатами на роль ингибиторов афлатоксिनогенеза (Mabrouk, Shayeb, 1992; De Luca et al., 1995; Gonzalez et al., 2001). Несмотря на имеющиеся сведения по биологии и пораженности болезнями многих плодовых представителей Maloideae, до сих пор не предпринято попыток комплексного изучения механизмов формирования устойчивости. Целью данной работы было проведение гистохимических и физиолого-биохимических исследований особенностей поверхностных тканей листьев и плодов *Malus domestica* Borkh., *Pyrus communis* L., *Cydonia oblonga* Mill., *Mespilus germanica* L. и оценка этих показателей в качестве возможных факторов устойчивости к фитопатогенным грибам.

Объект и методы исследования

Объектами исследования были зрелые листья и плоды разных сортов яблони (*M. domestica*), груши (*P. communis*), айвы обыкновенной (*C. oblonga*) и дикорастущей мушмулы германской (*M. germanica*), произрастающих на Северном Кавказе в горных биоагроценозах и на частных участках. Образцы отбирали из средней части кроны модельных деревьев в 3-кратной повторности.

Гистохимические исследования плодов проводили на микроскопе AxioImager D1 (Carl Zeiss, Германия). Срезы толщиной 50 мкм изготавливали с помощью микротомы с вибрирующим лезвием (Thermo Scientific, Microm HM 650V). Для выявления конденсированных полифенолов срезы обрабатывали бихроматом калия

($K_2Cr_2O_7$) и хлоридом железа ($FeCl_3$) (Marin et al., 2010; Kumachova et al., 2018), а также 4-(Dimethylamino)cinnamaldehyde (DMACA, Sigma-Aldrich) (Brillouet, Escoute, 2012). Микрофотографии были получены с помощью камеры AxioCamMrc (Carl Zeiss, Германия), изображения обрабатывали с помощью программы ZEN lite 2012 (Carl Zeiss, Германия).

Для исследований с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) – LEO-1430VP (Carl Zeiss) фрагменты (1 см²) живых листьев вырезали из средней части между главной жилкой и краем пластинки, помещали на столик замораживающей приставки Deben CoolStage, охлаждали до –30°C и изучали в режиме высокого вакуума.

Визуализацию полифенолов в клетках поверхностных тканей плодов проводили с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) JEM-1400 (Япония). Подготовку материала осуществляли по модифицированной ранее методике (Kumachova, Melikyan, 1989). Образцы фиксировали глутаровым альдегидом (на 0,1 М-фосфатном буфере с pH = 7,2) и 1% раствором четырехоксида осмия, затем обезвоживали в серии спиртов и ацетонов возрастающей концентрации и заливали в EPON 812. Ультратонкие срезы изготовляли на ультрамикротоме LKB-III-8801A. Срезы контрастировали 2-процентным водным раствором уранилацетата (37°C) и цитратом свинца по Рейнольдсу (Uikli, 1975). Микрографии ТЭМ обрабатывали в программе CorelDRAWx6.

Автофлуоресценцию поверхностных структур и микобиты исследовали с использованием конфокального микроскопа Olympus FV1000D при возбуждении светом с длиной волны 405, 473, 560 нм.

Для идентификации возбудителей заболеваний использовали методы влажной камеры, микробиологический с выделением патогенов на универсальную искусственную питательную среду (картофельно-глюкозный и овсяный агар) с последующим микроскопированием (Bagirova et al., 2012).

Результаты и обсуждение

Проведенный сравнительный анализ видового состава возбудителей микозов у представителей подсемейства Maloideae Werber (Rosaceae Juss.): *M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga* и *M. germanica* показал их разную поражаемость как узкоспециализированными облигатными патогенами, так и относящимися к группе факультативных паразитов и факультативных сапротрофов. При этом степень поражения растений патогенами (рис. 1, а–г) зависела от сортовых особенностей и условий произрастания растений.

По нашим наблюдениям, на первых этапах патологического процесса морфофункциональные особенности поверхностных тканей имеют важное значение. Так, СЭМ-скрининг поверхности эпидермы абаксиальной и абаксиальной сторон листовой пластинки позволил выявить роль организации поверхностных структур, определяющих возможности и пути проникновения патогенных грибов. Это касается прежде всего толщины кутикулы и микроморфологии кутикулярных складок, особенно в области устьиц и оснований трихом. На СЭМ-микрографиях хорошо видны степень зараженности и характер распространения гиф фитопатогенных грибов на наиболее чувствительной абаксиальной сторо-

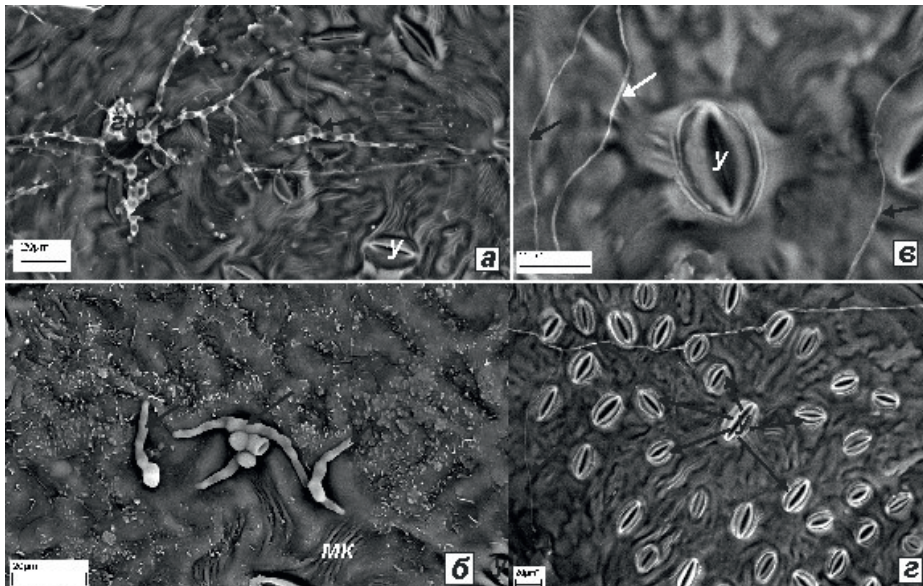


Рис. 1. Фрагменты абаксиальной поверхности листьев Maloideae (Rosaceae) в СЭМ: *а* – скопление гиф гриба в области устьиц (*Malus domestica* Borkh.); *б* – участок с гифами гриба на стадии прорастания (*Pyrus communis* L.); *в* – участок поверхности с тонкими гифами гриба (3 шт. на срез), устьицем с перистоматическими кольцами и микротряжами (*Cydonia oblonga* Mill.); *г* – участок с многочисленными устьицами и единичные гифы гриба (1-2 шт. на срез) (*Mespilus germanica* L.).
Обозначения: *згф* – гифы гриба, *мк* – микротряжи, *у* – устьица.
Стрелкой показаны гифы гриба

Fig. 1. Abaxial leaf surface fragments of Maloideae (Rosaceae) under SEM: *a* – accumulation of hyphae around the stomata (*Malus domestica* Borkh.); *б* – a fragment with hyphae in the stage of germination (*Pyrus communis* L.); *в* – a fragment of the surface with thin hyphae of the fungus (3 pcs per cut) and a stoma with peristomatic rings and microstrands (*Cydonia oblonga* Mill.); *г* – a fragment with numerous stomata and sporadic hyphae (1-2 pcs per cut) (*Mespilus germanica* L.).
Keys: *згф* – hyphae of the fungus, *мк* – microstrands, *у* – stomata.
The arrow points to the hyphae of the fungus

не поверхности (см. рис. 1, *а-г*). СЭМ также выявил наиболее уязвимые места (тонкие части кутикулы, а также большее количество устьиц с открытыми щелями), через которые патогены проникают в клетки внутренних тканей. Наиболее устойчивыми к грибным болезням оказались *C. oblonga* и *M. germanica*, в отличие от *M. domestica* и *P. communis* (см. рис. 1, *в, г*), поражаемость которых патогенами довольно высокая. На отдельных участках поверхности листьев *M. domestica* наблюдаются довольно крупные скопления гиф гриба, особенно в области устьичных щелей (см. рис. 1, *а*), в отличие от *C. oblonga* и *M. germanica*. Для устьиц последних характерно наличие перистоматических колец и валиков (см. рис. 1, *в, г*). В некоторых случаях у яблони наблюдаются картины прорастания конидий гриба через устьичную щель (см. рис. 1, *а*). У *P. communis* проникновение патогенов внутрь клеток листа происходит другим путем – через более тонкие участки кутикулы, не покрытые восковыми отложениями (см. рис. 1, *б*).

Кутикулярной природы микрорельеф поверхностных тканей может способствовать или не способствовать задержанию влаги, необходимой для прорастания конидий фитопатогенных грибов. В крупных ячейках и кутикулярных складках накапливается значительно больше влаги, чем в мелких, и сохраняется она там дольше (Kochetova, Kochetov, 1982). По другой гипотезе, большая высота кутикулярных складок изменяет характер смачиваемости поверхности листьев (Sitte et al., 2007). Водяные капли вследствие высокого поверхностного натяжения касаются только верхних кромок кути-

кулярных гребней и поэтому легко скатываются с эпидермы. Можно предположить, что при этом происходит сдувание воздушными потоками и смывание дождем спор (конидий) фитопатогенных грибов, имеющих округлую форму, из-за чего они не могут прочно удержаться на складках кутикулы. Возможно, характер поверхности листьев *C. oblonga* и, в несколько меньшей степени, *M. germanica* способствует повышенной устойчивости к грибным патогенам.

В отличие от других представителей подсемейства, высокая устойчивость плодов *M. germanica* к поражению различными грибными болезнями в период вегетации во многом объясняется наличием в составе наружных тканей околоплодника очень плотно расположенных толстостенных клеток с суберинизированными стенками, которые также значительно ограничивают проникновение и локализацию патогенов в тканях растения-хозяина (рис. 2, *а-г*). Следует отметить, что у *M. germanica* к числу барьеров от грибных болезней можно отнести увеличение синтеза в клетках поверхностных тканей суберина, который обладает повышенной устойчивостью к воздействию патогенов (Beloshapkina et al., 2018). Именно за счет сильной суберинизации клеточных стенок у плодов этих растений значительно повышается прочность «кожицы» околоплодника. По данным литературы (Upadyshev, 2008), образование суберинизированных тканей стимулируется ортодигидрофенолами, а антигрибной активностью обладают также фенольные эфиры эпикутикулярного воска. Кроме того, ткани растений, в которых происходит интенсивная аккумуля-

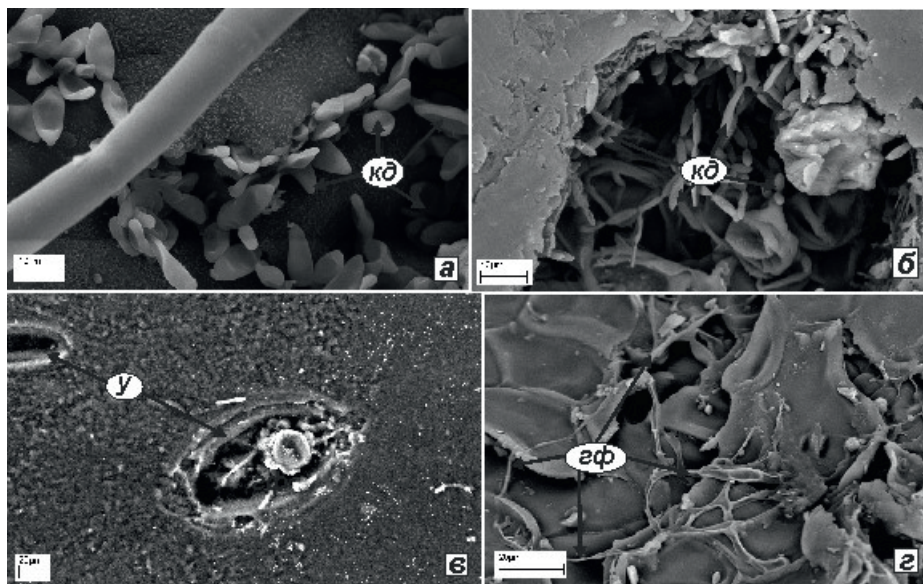


Рис. 2. Фрагменты поверхности плодов Maloideae (Rosaceae) в СЭМ: а – микротрещины с многочисленными конидиями гриба (*Malus domestica* Borkh.); б – чечевичка с многочисленными конидиями (*Pyrus communis* L.); в – устьица с единичными гифами гриба (1–2 шт. на срез) в устьичной щели (*Cydonia oblonga* Mill.); г – участок плотно расположенных наружных толстостенных клеток с суберинизированными стенками (*Mespilus germanica* L.)
Обозначения: гф – гифы гриба, кд – конидии, у – устьица. Стрелкой показаны конидии и гифы гриба

Fig. 2. Fruit surface fragments of Maloideae (Rosaceae) under SEM: а – microfissures with numerous conidia of the fungus (*Malus domestica* Borkh.); б – a lenticel with numerous conidia (*Pyrus communis* L.); в – stomata with sporadic hyphae (1–2 pcs per cut) in the stomatic cleft (*Cydonia oblonga* Mill.); г – a fragment of densely arranged outer cells with suberized walls (*Mespilus germanica* L.)
Keys: гф – hyphae of the fungus, кд – conidia, у – stomata. The arrow points to the conidia and hyphae of the fungus

муляция суберина, лимитируют рост некоторых грибов (Shkalikov et al., 2005). Если учесть, что на поверхности плодов *M. germanica* нет сплошного кутикулярного покрова, безусловно, отсутствует и эпикутикулярный воск. Интенсивная суберинизация клеточных стенок поверхностных тканей и permanently слищающаяся поверхность плодов у *M. germanica*, вероятно, является компенсаторной этим барьерным структурам (см. рис. 2, г). Как видно на СЭМ-микрографиях, полость чечевички плода *P. communis* полностью забита многочисленными конидиями (см. рис. 2, б). В данной работе приведены толь-

ко СЭМ-микрографии ультраскульптуры поверхности плода *M. domestica* (см. рис. 2, а), поскольку описание деталей тонкого строения и микобиоты имеются в более ранних работах (Kumachova et al., 2014; Beloshapkina et al., 2014). Наибольшее внимание уделено описанию и обсуждению *C. oblonga* и *M. germanica* как менее изученным представителям Maloideae. Таким образом, наиболее доступными структурными путями проникновения патогенных грибов в ткани листьев и плодов Maloideae являются устьица и чечевички, а также основания отпавших волосков и микротрещины. Хотя устьица на плодах

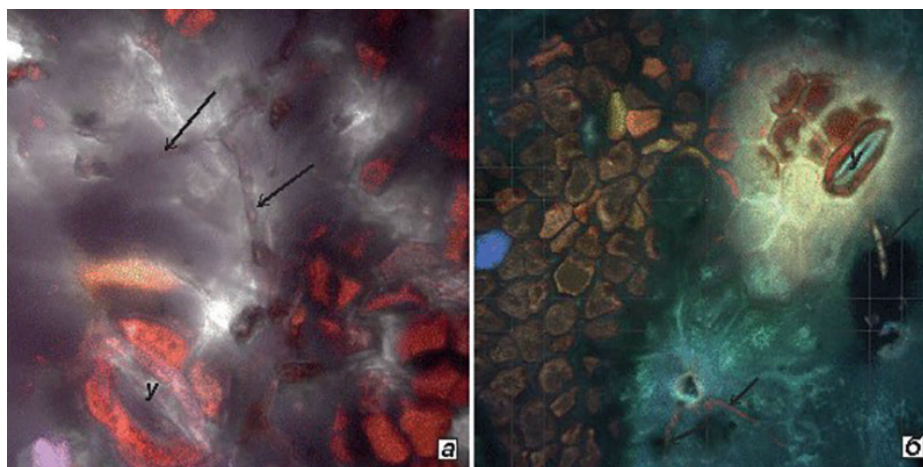


Рис. 3. Поверхность плодов Maloideae (Rosaceae) в конфокальном микроскопе:
а, б – *Cydonia oblonga* Mill.; в – *Mespilus germanica* L.
Обозначения: у – устьице. Стрелкой показаны гифы гриба. Увеличение: × 400

Fig. 3. Fruit surface of Maloideae (Rosaceae) under a confocal microscope:
а, б – *Cydonia oblonga* Mill.; в – *Mespilus germanica* L.
Keys: у – a stoma. The arrow points to the hyphae of the fungus. Magnified × 400

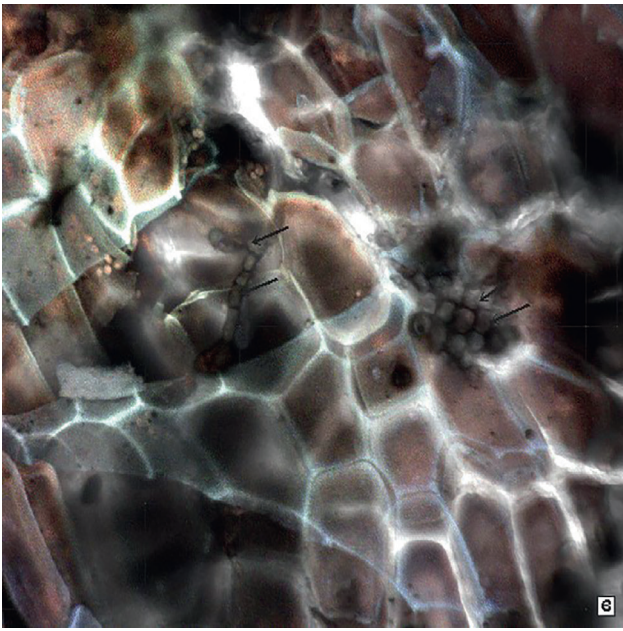


Рис. 3. (продолжение)

C. oblonga значительно крупнее и многочисленнее (см. рис. 2, в), чем у других культур, плоды ее реже бывают поражены микозами, возможно, из-за того, что некоторые газообразные соединения, находящиеся непосред-

ственно в подустыичной полости, являются токсичными для возбудителей болезней.

Поверхность плодов *C. oblonga* и *M. germanica* изучена методом конфокальной микроскопии (рис. 3, а–в). У *C. oblonga* гифы и конидии патогенных грибов были выявлены в области устьиц и основании опавших волосков (см. рис. 3, а, б), а у *M. germanica* – на поверхности сдвигающихся клеток (см. рис. 3, в). При этом гифальные клеточные стенки обладали интенсивной автофлуоресценцией.

В результате гистохимического анализа поверхностных тканей околоплодника показано, что общей особенностью плодов Maloideae является накопление конденсированных полифенолов. Эти соединения хорошо визуализируются $K_2Cr_2O_7$ и $FeCl_3$, а также DMACA на поперечных срезах околоплодника (рис. 4). При наличии в клетках полифенолов образцы становились насыщенного темно-коричневато-буроватого и синего цветов (соответственно). Контрольные клетки, не содержащие конденсированных полифенолов в достаточном количестве, после окрашивания имели бледно-коричневый оттенок. При этом клетки эпидермы содержали большую часть конденсированных полифенолов, что является одним из факторов полевой (горизонтальной) устойчивости к фитопатогенным грибам. В глубже лежащих слоях клеток околоплодника, в особенности гиподермы, ко-

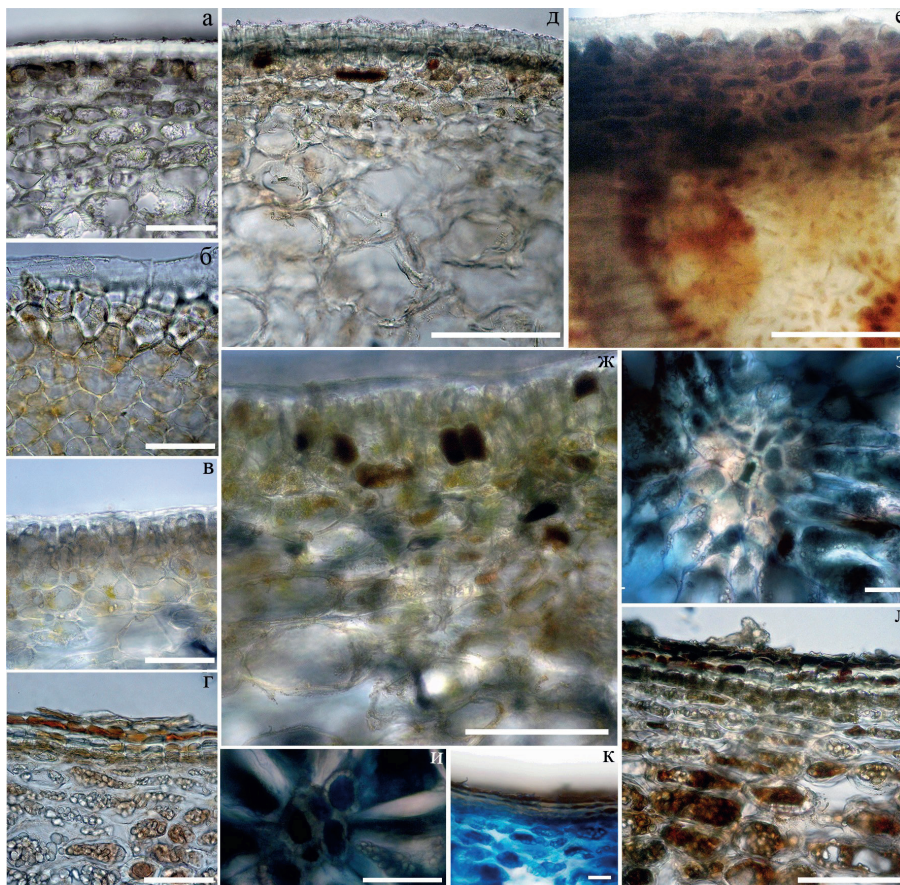


Рис. 4. Микрофотографии гистохимического анализа околоплодников Maloideae (Rosaceae): а–г – неокрашенные срезы *Malus* Mill. (а), *Pyrus* L. (б), *Cydonia* Mill. (в), *Mespilus* L. (г); д–ж, л – окрашенные $K_2Cr_2O_7$ срезы *Malus* (д), *Pyrus* (е), *Cydonia* (ж), *Mespilus* (л); з–к – визуализированные DMACA проантоцианиды в склереидах *Pyrus* (з), *Cydonia* (у), *Mespilus* (к)

Fig. 4. Microphotographs of the histochemical analysis of pericarps from Maloideae (Rosaceae): а–г – unstained cuts of *Malus* Mill. (а), *Pyrus* L. (б), *Cydonia* Mill. (в), and *Mespilus* L. (г); д–ж, л – $K_2Cr_2O_7$ -stained cuts of *Malus* (д), *Pyrus* (е), *Cydonia* (ж), and *Mespilus* (л); з–к – proanthocyanidins visualized with DMACA in the sclereids of *Pyrus* (з), *Cydonia* (у), and *Mespilus* (к)

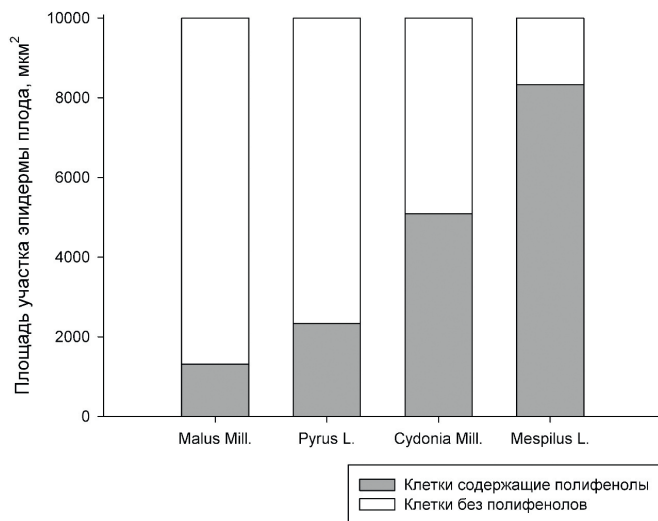


Рис. 5. Специфика накопления полифенолов в клетках эпидермы плодов Maloideae (Rosaceae)

Fig. 5. Specific nature of polyphenol accumulation in the cells of fruit epidermis in Maloideae (Rosaceae)

личество клеток с конденсированными полифенолами значительно меньше, чем в эпидерме (рис. 5). В эпидерме *M. domestica* этих веществ было менее 20% от общего числа клеток, чуть больше их у *P. communis*. В околоплоднике *C. oblonga* 50% клеток эпидермы содержали полифенолы, а у *M. germanica* – до 80%, причем на отдельных участках ткани они способны были образовывать сплошной слой. Известно, что проантоцианиды (конденсированные полифенолы) обладают ярко выраженными антиоксидантными и защитными (фунгицидными) свойствами. Следовательно, экранирование плода полифенолами может способствовать меньшей поражаемости плода микозами, а также устойчивости клетки к стрессу при повреждении ее структур грибами и их токсинами.

Наличие конденсированных полифенолов в клетках околоплодника Maloideae было выявлено и с помощью ТЭМ, поскольку в данном методе фиксация материала оксидом осмия (OsO_4) позволяет визуализировать комплексы белков с полифенолами в виде черного электронно-плотного материала (ЭПТ). У плодов *M. germanica* большинство клеток наружного слоя полностью забиты полифенолами, в отличие от *M. domestica*, *P. communis*, *C. oblonga* (рис. 6, а, б), у которых эти вещества сконцен-

Закключение

На основании результатов фитопатологических, гистохимических и микроскопических исследований листьев и плодов Maloideae можно предположить, что в формировании функционального пассивного иммунитета значительная роль принадлежит поверхностным тканям, в частности эпидерме и гиподерме. При этом у изученных представителей *Malus domestica*, *Pyrus communis* *Mespilus germanica* и *Cydonia oblonga* содержание конденсированных полифенолов в эпидерме и гиподерме плодов было различным. Клетки эпидермы содержали большую часть конденсированных полифенолов, являющихся одним из химических факторов полевой (горизонтальной) устойчивости к фитопатогенным грибам. Исключением были плоды гру-

ши (*Pyrus communis*), у которых в среднем на 10% было больше клеток с полифенолами в гиподерме. По нашему мнению, установленные родоспецифичные микроструктурные и функциональные особенности поверхностных тканей определяют разную степень детерминирования пассивного иммунитета к микозам внутри подсемейства Maloideae. Сведения о взаимосвязи функционального состояния поверхностных тканей и пораженности грибными патогенами могут быть полезны для селекционных работ по выведению наиболее устойчивых к микозам сортов плодовых культур. Выявленные закономерности распределения фитопатогенных грибов на листьях и плодах, а также путей их проникновения во внутренние ткани позволяют связать морфофункциональные особенности поверхностных тканей с поражаемостью

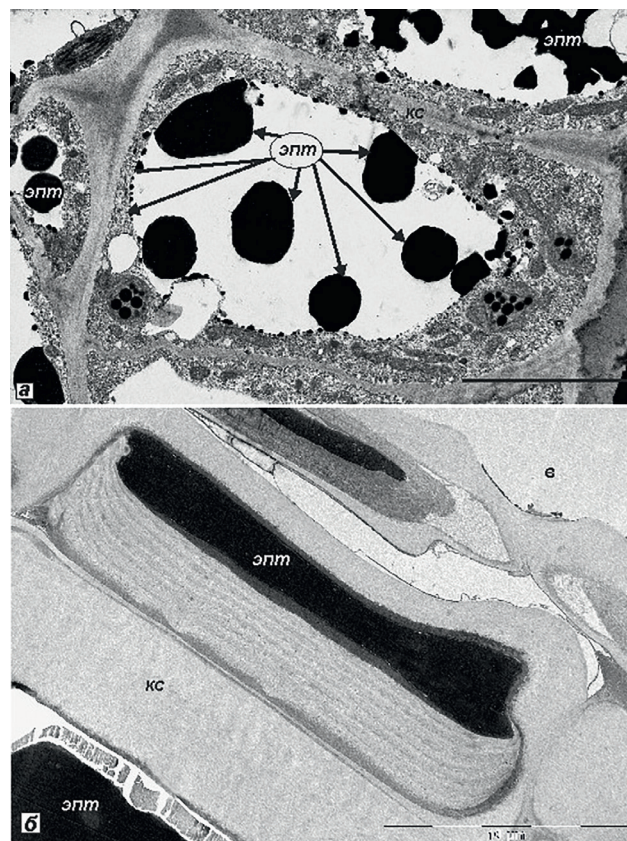


Рис. 6. Фрагменты клеток поверхностных тканей околоплодника Maloideae (Rosaceae) в ТЭМ: а – наружные клетки с полифенолами в виде крупных, отдельных, электронно-плотных образований – танноглобул (*Malus domestica* Mill.); б – наружные клетки с толстыми суберинизированными стенками, полностью заполненные электронно-плотным материалом – полифенолами (*Mespilus germanica* L.) Обозначения: в – вакуоль, кк – клеточная стенка, эпт – электронно-плотный материал

Fig. 6. Surface tissue cell fragments in the pericarp of Maloideae (Rosaceae) under TEM: а – outer cells with polyphenols in the form of large sporadic electron-dense formations – tannoglobules (*Malus domestica* Mill.); б – outer cells with thick suberized walls, completely filled with electron-dense material – polyphenols (*Mespilus germanica* L.) Keys: в – vacuole, кк – cell wall, эпт – electron-dense material

ши (*Pyrus communis*), у которых в среднем на 10% было больше клеток с полифенолами в гиподерме. По нашему мнению, установленные родоспецифичные микроструктурные и функциональные особенности поверхностных тканей определяют разную степень детерминирования пассивного иммунитета к микозам внутри подсемейства Maloideae. Сведения о взаимосвязи функционального состояния поверхностных тканей и пораженности грибными патогенами могут быть полезны для селекционных работ по выведению наиболее устойчивых к микозам сортов плодовых культур. Выявленные закономерности распределения фитопатогенных грибов на листьях и плодах, а также путей их проникновения во внутренние ткани позволяют связать морфофункциональные особенности поверхностных тканей с поражаемостью

болезнями и частично объяснить механизм формирования устойчивости представителей Maloideae к биотическим стрессорам.

References/Литература

- Bagirova S.F., Dzavakhiya V.G., Dyakov Yu.T. et al. Fundamental phytopathology (Fundamentalnaya fitopatologiya). Moscow; 2012. [in Russian] (Багирова С.Ф., Джавахия В.Г., Дьяков Ю.Т. и др. Фундаментальная фитопатология. Москва; 2012).
- Beloshapkina O. O., Kumachova T. Kh., Wahsheh I.N.N. Immunological assessment of apple varieties in terms of their scab resistance and its correlation with leaf and fruit microstructure. *Izvestia Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = Transactions of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2014;4:52-62.
- Beloshapkina O.O., Kumachova T.Kh., Voronkov A.S. Fungal diseases in quince and medlar, their connection with microstructural features of epidermal tissues (Gribnye bolezni ayvy i mushmuly, ikh vzaimosvyaz s mikrostrukturnymi osobennostyami pokrovnykh tkaney). *Problemy razvitiya APK regiona = Problems of Regional Agroindustrial Complex Development*. 2018;2(34):27-34 [in Russian] (Белошапкина О.О., Кумахова Т.Х., Воронков А.С. Грибные болезни айвы и мушмулы, их взаимосвязь с микроструктурными особенностями покровных тканей. *Проблемы развития APK региона*. 2018;2(34):27-34). DOI: 10.15217/ISSN2079-0996.2018.2
- Brillouet J.-M., Escoute J. A new technique for visualizing proanthocyanidins by light microscopy. *Biotechnic & Histochemistry*. 2012;87(3):195-200. DOI: 10.3109/10520295.2011.603703
- De Luca C., Passi S., Fabbri A.A., Fanelli C. Ergosterol oxidation may be considered a signal for fungal growth and aflatoxin production in *Aspergillus parasiticus*. *Food Addit. Contam.* 1995;12(3):445-450. DOI: 10.1080/02652039509374328
- Gonzalez E., Felicio J.D., Pinto M.M. Biflavonoids inhibit the production of aflatoxin by *Aspergillus flavus*. *Brazil. J. Med. Biol. Res.* 2001;34(11):1453-1456.
- Kochetova N.I., Kochetov Yu.V. Adaptive properties of plant surface (Adaptivnye svoystva poverkhnosti rasteniy). Moscow; 1982. [in Russian] (Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. М.; 1982).
- Kumachova T.Kh., Beloshapkina O.O., Babosha A.V., Ryabchenko A.S. (Features of the ultrasculpture and mycobiota in apple fruit surface during maturation and storage (Osobennosti ultraskulptury i mikobioty poverkhnosti plodov yabloni pri sozrevanii i khranении). *Izvestia Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii = Transactions of the Timiryazev Agricultural Academy*. 2014;3:51-69. [in Russian] (Кумахова Т.Х., Белошапкина О.О., Бабоша А.В., Рябченко А.С. Особенности ультраскульптуры и микобиоты поверхности плодов яблони при созревании и хранении. *Известия ТСХА*. 2014;3:51-69).
- Kumachova T.Kh., Melikyan A.P. Ultrastructure of the fruit cuticle in different apple-tree varieties of *Malus domestica* (Rosaceae) (Ultrastruktura kutikuly plodov rasnykh sortov yabloni *Malus domestica* [Rosaceae]). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1989;74(3):328-332. [in Russian] (Кумахова Т.Х., Меликян А.П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов яблони *Malus domestica* (Rosaceae). *Ботанический журнал*. 1989;74(3):328-332).
- Kumachova T.Kh., Voronkov A.S., Orlova Yu.V. et al. Tannosomes in the pericarp cells of *Maloideae* (Rosaceae). *Doklady Biological Sciences*. 2018;482(1):214-218. DOI: 10.1134/S0012496618050149
- Mabrouk S.S., Shayeb N.M.A. Inhibition of aflatoxin production in *Aspergillus flavus* by natural coumarins and chromones. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 1992;8(1):60-62. DOI: 10.1007/BF01200686
- Marin M., Jasnić N., Lakušić D. et al. The micromorphological, histochemical and confocal analysis of *Satureja subspicata* Bartl. ex Vis. glandular trichomes. *Archives of Biological Sciences*. 2010;62(4):1143-1149. DOI: 10.2298/ABS1004143M
- Shkalikov V.A., Dyakov Yu.T. et al. Plant immunity (Immunitet rasteniy). Moscow: Kolos; 2005. [in Russian] (Шкаликов В.А., Дьяков Ю.Т., Смирнов А.Н. и др. Иммуитет растений. М.: Колос; 2005).
- Sitte P., Weiler E.W., Kadereit J.W. et al. Botany. Vol. 1: Cell biology. Anatomy. Morphology (Botanika. T. 1: Kletochnaya biologiya. Anatomiya. Morfologiya). Moscow: Academia; 2007. [in Russian] (Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В. и др. Ботаника. Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. М.: Академия; 2007).
- Upadyshev M.T. The role of phenolic compounds in the processes of horticultural plant life (Rol fenolnykh soyedineniy v protsessakh zhiznedeyatel'nosti sadovykh rasteniy). Moscow: MSP Publ. House; 2008. [in Russian] (Упадышев М.Т. Роль фенольных соединений в процессах жизнедеятельности садовых растений. М.: Изд. дом МСП; 2008).
- Weakley B. Electronic microscopy for beginners (Elektronnaya mikroskopiya dlya nachinayuschikh). Moscow: Mir; 1975. [in Russian] (Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир; 1975).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

Для цитирования/How to cite this article

Кумахова Т.Х., Белошапкина О.О., Воронков А.С., Рябченко А.С. Морфофункциональная характеристика листьев и плодов Maloideae (Rosaceae): б. Роль поверхностных тканей в формировании устойчивости к грибным болезням. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции 2019;180(2):95-101. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-95-101

Kumachova T.Kh., Beloshapkina O.O., Voronkov A.S., Ryabchenko A.S. Morphofunctional characteristics of leaves and fruits in Maloideae (Rosaceae): b. The role of surface tissues in the formation of resistance to fungal diseases. Proceedings on applied botany, genetics and breeding 2019;180(2):95-101. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-95-101

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-2-95-101>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest