

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова»**

ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К БОЛЕЗНЯМ И ВРЕДИТЕЛЯМ

краткий курс лекций

для аспирантов II курса

Направление подготовки
35.06.01 Сельское хозяйство

Профиль подготовки
Защита растений

Саратов 2014

УДК 632.938.1
ББК 44
И 53

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор ФГОУ ВПО
«Пензенская Государственная сельскохозяйственная академия»
А.И. Иванов

доктор сельскохозяйственных наук, профессор ФГОУ ВПО
«Волгоградская ГСХА»
Е.А. Литвинов

И 53

Иммунитет растений: краткий курс лекций аспирантов / Т.М. Хорошева, Л.И. Чекмарева // ФГБОУ ВПО "Саратовский ГАУ". - Саратов, 2013. – 69 с.

Краткий курс лекций по дисциплине «**Иммунитет растений к болезням и вредителям**» составлен в соответствии с программой дисциплины и предназначен для аспирантов направления подготовки 35.06.01 Сельское хозяйство. Краткий курс лекций содержит теоретический материал по основным вопросам иммунитета растений. Направлен на формирование у аспирантов знаний на освоение приемов анализа иммуногенетических и биотехнологических проблем селекции и навыков создания устойчивых к патогенам форм растений и к устойчивых сортов и гибридов к вредителям фитофагам.. Материал ориентирован на вопросы профессиональной компетенции будущих специалистов сельского хозяйства.

УДК 632.938.1
ББК 44

ISBN

© Т.М. Хорошева, Л.И.Чекмарева , 2013
© ФГБОУ ВПО "Саратовский ГАУ", 2013

ЛЕКЦИЯ 1

Значение фитоиммунологии как научного направления.

1.1 Объект, предмет, методы и структуры фитоиммунитета.

Определение иммунитета и устойчивости. Значение устойчивости в снижении потерь, вызываемых вредными организмами. Основные этапы в развитии иммунитета. Роль И.И.Мечникова как основателя научной основы теории иммунитета. Различные теории иммунитета растений – механическая, хемотропическая, кислотная и др. Роль Н.И.Вавилова в обосновании теории иммунитета растений. Продолжение и развитие теории иммунитета в работах П.М.Жуковского. Работы Т.Д.Страхова о влиянии среды на иммунитет растений. Теория иммуногенеза М.С.Дунина. Фитонцидная теория иммунитета Д.Д.Вердеревского.

Наука об иммунитете изучает функции и свойства растений, различные факторы внешней среды, определяющие его способность противостоять поражению или повреждению вредными организмами.

Определение «иммунитет» (от латинского *immunitus* - свободный от чего-либо) характеризует невосприимчивость растений к вредителям и продуктам их жизнедеятельности.

Основной задачей науки об иммунитете является выявление закономерностей проявления невосприимчивости и путей практического использования этого свойства при создании хозяйственно ценных устойчивых сортов сельскохозяйственных растений.

Учение об иммунитете, которое возникло и входило первоначально в качестве отдельных разделов микробиологии, физиологии, ботаники и ряда других наук, в настоящее время представляет собой самостоятельную дисциплину. Это обусловлено, во-первых, тем особым кругом вопросов, который она изучает, и во-вторых, специфичностью методов, используемых для обнаружения иммунологических отношений, например, реакции преципитации.

Явления иммунитета были известны еще в глубокой древности. Например, отмечались факторы снижения продуктивности при возделывании монокультур, которые земледельцы объясняли «усталостью» почвы (земли).

В течение многих веков существовал метод предохранения людей от оспы путем искусственного заражения. Например, индийские врачеватели для этого прикладывали к натертой до ссадин коже размельченные оспенные корки и стручья; в Грузии наносили уколы на коже здорового человека иглами, смоченными в гное. При таких способах заболевание чаще всего протекало в легкой форме, после которого организм становился невосприимчивым к оспе.

В 1798 году английский врач Э. Дженнер доказал, что прививка человеку коровьей оспы предохраняет его от заболеваний натуральной человеческой оспой. Прививки получили название «вакцинация» (от латинского *vaccina* - корова).

С 1798 года, можно считать берет свое начало наука о защитных особенностях организма - иммунология (но это была еще эмпирическая наука).

Луи Пастер в 1879 году выяснил природу таких опасных болезней, как куриная холера, сибирская язва и бешенство. Он обосновал эффективность прививок.

Выдающийся вклад в науку об иммунитете внес русский ученый И.И.Мечников (1845-1916) с его фагоцитарной теорией, за которую в 1908 году он получил Нобелевскую премию. Сущность теории заключается в том, что все животные организмы обладают способностью с помощью особых блуждающих по кровеносной

системе клеток - фагоцитов захватывать и переваривать внедрившихся микробов. В настоящее время установлено, что в животных организмах наряду с фагоцитами антимикробную защиту осуществляют интерфероны, специфические антитела и т.д.

Среди других крупных русских ученых, работавших в этой области, следует отметить Н.Ф. Гамалея (1859-1949) и Д.К. Заболотного (1866-1929). Однако настоящее развитие учение об иммунитете приобрело лишь в конце XIX, начале XX веков.

Появилось ряд теорий. Австралиец Кобба - иммунитет обусловлен наличием механических защитных приспособлений, препятствующих проникновению возбудителей болезней в ткани растений. В 1900 году итальянец Комес отметил, что наибольшей восприимчивостью к болезням обладают органы растений, более богатые сахаром и крахмалом. С другой стороны, чем больше в клеточном соке содержится свободных органических кислот, дубильных соединений и антоциана, тем устойчивее сорт. У устойчивых к милдью и мучнистой росе сортов винограда кислотность (в процентном отношении к сухому веществу) находится в пределах от 6,2 до 10,3, а у пораженных - от 0,5 до 1,9 %.

В 1905 году английский ученый Масси предложил хемо-тропическую теорию, согласно которой иммунитетом обладают такие растения, у которых отсутствуют вещества, привлекающие их паразитов, но не объяснил почему.

В 1911 году А. Ячевский выступил с предложением проводить искусственный отбор в местах массового и постоянного распространения патогенов. Было создано несколько устойчивых сортов подсолнечника и льна к ржавчине. Однако эффективность подобных работ осталась низкой.

Первое широкое обобщение накопленного в мире опыта в области иммунитета было проведено Н.И. Вавиловым (1887— 1943). Им были установлены закономерности формирования и принципы географического распространения иммунных и восприимчивых форм растений (устойчивые к болезням и вредителям формы и даже виды следует искать на первичной родине культурного растения).

Дальнейшее развитие эти идеи получили в работах И.М. Жуковского. Созданная им теория сопряженной эволюции хозяина и паразита на их совместной родине дала обоснование практического значения интродукции исходного селекционного материала.

Следует отметить многолетние исследования Т.Д. Страхова, посвященные выяснению влияния среды на развитие патогена. Он доказал, что питание (удобрение, микроэлементы) в значительной степени влияют на обмен веществ растений и это приводит к нарушению сложившихся взаимоотношений между ними и паразитом, изменяются условия существования его в тканях. При этом, при изменениях, неблагоприятных для жизнедеятельности патогенеза, усиливается сопротивляемость самого растения.

Далее внимание многих исследователей привлекают антибиотические свойства растений, обусловленные фитонцидами, содержащимися в их тканях или образующимися в ответ на заражение (фитоалексины), токсичные для патогенных организмов.

Исследования по иммунитету растений к вредителям долгое время не получали должного развития и существенно отставали от иммунитета растений к заболеваниям. Это было обусловлено большой степенью сложности анализа взаимоотношений в системе растение-вредитель, в сравнении с таковыми в системе растение-гриб или др. микроорганизмам.

Большие исследовательские работы в этом плане были проведены энтомологом Троицким (двадцатые годы). Его экспериментальная станция тесно контактировала с Центральной селекционной и генетической станцией Государственного института и опытной агрономии возглавляемой Н.И. Вавиловым. Большие обещающие работы по иммунитету растений к вредителям были проведены В.Н. Щеголевым. Следует отметить крупные работы профессора Принца по фенольной теории устойчивости винограда к филлоксеру. Она дала возможность развитию представлений о биохимических барьерах, возникающих на пути использования растительных тканей не только сосущими вредителями, но и грибами и другими вредными организмами.

Эти идеи получили развитие в работах американских исследователей в связи с выявлением факторов иммунитета кукурузы к кукурузному мотыльку, различным видам болезней и т.д.

Чесноков П.Г. проводил многолетние исследования по устойчивости к вредителям большого количества сортов, видов и форм зерновых колосовых культур мировой коллекции ВИРа в разных зонах страны. На основании результатов исследования он подтвердил (на энтомологическом материале) теорию Вавилова и Жуковского о том, что формирование естественного генотипического иммунитета растений происходит при постоянном воздействии на них вредителя.

Среди селекционных учреждений, ведущих зерновых культур, следует отметить Украинский институт растениеводства, селекции и генетики им. Юрьева, где селекционный отдел возглавил известный энтомолог Заговора. Ряд сортов ячменя и пшеницы, созданных в этом институте устойчивы к злаковым мухам.

Большие работы велись и продолжают вестись по теоретическим проблемам иммунитета растений к вредителям в ВИЗРе в лаборатории иммунитета растений под руководством Шапиро и Вилковой.

В основу этих исследований положен принцип детального анализа взаимоотношений вредителя с поврежденным им растением с последующим анализом этих явлений в их филогенезе.

Их исследования показали, что при изучении причин приуроченности питания вредителей к тем или иным органам важнейшее значение имеет учет морфофизиологического состояния растений. Использование методов морфофизиологического анализа растений в норме и патологии позволило выявить ведущие причины проявления ряда общих реакций на их повреждение вредителями. На основе изучения питания и пищеварения насекомых - фитофагов и вскрытия закономерностей гидролиза ими основных биополимеров растений был открыт новый класс явлений иммунитета - их структурная защита от гидролизующего действия.

Вопросы для самоконтроля

1. Предмет, значение и задачи иммунитета растений к вредителям.
2. История развития учения об иммунитете растений к вредителям. Работы Н.И.Вавилова, В.Н.Щеголева, Троицкого /20-е годы/.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иммуни́тет растений : учебник / ред. : В. А. Шка́ликов. - М. : КолосС, 2005. - 190 с. : ил. 4 л. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 5-9532-0328-4 : 132 р., 143.11 р.
2. Иммуни́тет растений к вредителям : учебное пособие / Л. И. Чекма́рева, Е. В. Дога́дина, Г. И. Карава́ева. - Саратов : ФГОУ ВПО "Саратовский ГАУ", 2005. - 100 с. - ISBN 5-7011-0282-3 : 50 р.
3. **Плотникова, Л. Я.** Иммуни́тет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л. Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0356-2 : 322.01 р., 160.50 р., 271.15 р.
4. Иммуни́тет культурных растений к болезням и вредителям : научное издание. (сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции, том 92 / ВАСХНИЛ, ВАСХНИЛ ; ред. В. Ф. Дорофеев. - Л. : ВАСХНИЛ, 1985. - 120 с.
5. Иммуни́тет растений : метод. указ. к лаб.-практ. занятиям / СГАУ ; сост. Т. М. Хорошева. - Саратов : ФГОУ ВПО "Саратовский ГАУ", 2009. - 44 с. - 6.44 р.
6. Иммуни́тет растений/ В.А. Шка́ликов, Ю.Т. Дья́ков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шка́ликов . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.
7. Иммуни́тет растений: Метод. указания к лабораторно- практическим занятиям студентов специальностей Защита растений и Селекция и генетика сельскохозяйственных культур. / Т.М. Хорошева, ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ» - Саратов, 2009. – 44 с.
8. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по иммунитету растений к инфекционным болезням. Саратов: Изд-во СХИ, 1994. – 36 с.
9. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.
10. Попкова К.В., Качалова З.П. Практикум по иммунитету растений. М.: Колос, 1984. 175 с.
11. **Практикум по иммунитету растений к вредителям:** Учеб. пособ./Ленинград. СХИ [Текст] : учебное пособие. - [Б. м. : б. и.], 1989. - с. - Б. ц.
12. **Проблемы иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням** [Текст] / АН БССР. - Минск : Наука и техника, 1988. - 248 с. - 2.50 р.
13. **Теоретические основы иммунитета растений к болезням:** Сб. науч. тр./ ВИЗР [Текст] : научно-популярная литература. - [Б. м. : б. и.], 1988. - ., 119 с. - Б. ц.
14. Устойчивость плодовых **растений** к вредителям и болезням / А. М. Соколов, Р. А. Соколова. - М. : Колос, 1974. - 160 с. : ил. - Список лит.: с.154-159. - 0.29 р.
15. Учение об **иммунитете растений** : учебник / К.В. Попкова. - М. : Колос, 1979. - 272 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).
16. Чекма́рева Л.И., Дога́дина Е.В. и др. Иммуни́тет растений к вредителям. Саратов: Изд-во СГАУ, 2005. – 100 с.
17. Шапи́ро И.Д., Вилко́ва Н.А., Слепя́н Э.И. Иммуни́тет растений к вредителям и болезням. Л.: Агропромиздат, 1986.
18. **Шапи́ро, И. Д. Иммуни́тет растений к вредителям и болезням** /И. Д. Шапи́ро, Н. А. Вилко́ва, Слепя́н Э. И [Текст] : научно-популярная литература / И. Шапи́ро. - Л.: Агропромиздат : [б. и.], 1986. - 192 с.

Сопряженная эволюция патогенов с растениями.

План

1. Понятие и значение иммунитета растений для защиты сельскохозяйственных культур.
2. История возникновения и развития учения об иммунитете растений.
3. Н.И. Вавилов как основоположник учения об иммунитете растений к инфекционным болезням.
4. Современные направления в развитии иммунитета растений к болезням.

1. Понятие об иммунитете растений

Иммунитетом называется невосприимчивость организмов к действию патогенов или их токсинов. Слово "иммунитет" происходит от латинского *immunitas* – освобождение от чего-либо. Иммунитет растения – это проявляемая ими невосприимчивость к болезням в случае непосредственного контакта их с возбудителями, способными вызывать данную болезнь, при существовании необходимых для заражения условий. Разная степень проявления иммунитета называется устойчивостью.

Иммунитет растений является важнейшей научной проблемой, тесно связанной с практическими вопросами, стоящими перед сельским хозяйством. Проблемы защиты растений в условиях научно-технического прогресса усложняются, потому что интенсификация и специализация сельскохозяйственного производства ограничивают возможность использования многих профилактических мер, подавляющих вредоносность патогенов и их распространение.

В этих условиях одним из наиболее надёжных и эффективных путей защиты растений становятся использование устойчивых к вредным организмам сортов. Внимание к устойчивым сортам особенно возросло в последнее время из-за усиливающегося загрязнения окружающей среды пестицидами. На посевах же устойчивых сортов во много раз снижается использование инсектицидов и фунгицидов. Подсчитано, что полное обеспечение страны устойчивыми сортами может дать прибавку урожая на 20-25%.

Теоретической основой селекции на устойчивость растений является учение об иммунитете. В связи с этим приобретает особое значение всестороннее изучение иммунитета растений: его природы, взаимоотношений паразита и растения-хозяина, влияния на них окружающей среды, генетики и селекции устойчивых сортов.

2. История возникновения и развития учения об иммунитете растений

Развитие иммунитета растений началось в конце XIX века. И.И. Мечников, создатель общебиологической теории иммунитета, впервые применил термин "иммунитет" по отношению к растениям. В своём труде "Невосприимчивость к инфекционным болезням" (1901) он посвятил целую главу иммунитету растений, где подчеркнул, что устойчивость у растений является результатом химических процессов, а у животных основная роль в иммунитете принадлежит фагоцитозу. "Развитие растительной иммунологии, иногда сближавшееся с развитием животной иммунологии, всё же пошло своим самобытным путём" (Вавилов). В конце XIX века появляются первые теории иммунитета растений. Одной из первых теорий, выдвинутых для объяснения невосприимчивости растений к инфекционным заболеваниям, была механическая теория. Австралиец Н. Кобб, работая в 80- 90-х годах XIX века с

пшеницей, заметил что устойчивые к бурой ржавчине сорта выделялись сильно развитым восковым налетом на колосьях, листьях, стеблях. Он провел исследования, которые показали, что у устойчивых сортов толщина эпидермиса больше, а число устьиц меньше, чем у восприимчивых. Кобб сделал вывод, что причина иммунитета заключается в особенностях механического строения сортов. Теория механического иммунитета сразу же вызвала ряд возражений. Так, в 1896 году, вскоре после опубликования его работ, шведы Ю. Эрикссон и Э. Хеннинг в своей книге, не отрицая роль механических факторов, высказали мнение, что устойчивость у злаков объясняется не только механическими причинами, а составляет сложное физиологическое явление. Уорд (1902 г.), проверяя теорию Кобба, не обнаружил зависимости между степенью инфекции и анатомо-морфологическим строением растений пшеницы. Он пришёл к выводу, что иммунитет или восприимчивость определяются внутренними факторами – свойствами клеток и их составом. Он предположил, что "механизм этот столь же совершенен и тонок, как и тот, который определяет такие фундаментальные свойства, как изменчивость, наследственность и другие биологические явления".

В то время, как исследования Фарреро, Карлетона, Аппеля и других учёных подтверждали механическую теорию, росло и количество опровержений. Механическая теория иммунитета оказалась неприменимой для объяснения некоторых случаев устойчивости растений, и необходимо иметь в виду её приложимость лишь к сравнительно небольшому числу случаев.

Хемотропическую теорию иммунитета выдвинул англичанин Д. Масси. В 1890-х годах он попытался показать, что проникновение ростковых нитей паразитических грибов в ткани растения-хозяина вызвано одним или несколькими специфическими веществами клеточного сока растения. Опыты с химическими соединениями: сахарозой, глюкозой, яблочной и щавелевой кислотой, аспарагином, а также клеточным соком из живых растений привели Масси к выводу, что проникновение ростковых трубок паразитирующих грибов в ткани здоровью растения зависит от положительного хемотропизма. Иммунные же растения лишены этого свойства, характерного для неиммунных. В случае факультативных паразитов хемотропизм объяснялся наличием таких широко распространённых во всех растениях веществ, как сахароза. Для облигатных паразитов притягивающее вещество узкоспецифично и свойственно только растению-хозяину. С помощью своей теории Масси даже объяснил изменение иммунитета при созревании плодов.

По Масси, созревание яблок сопровождается уменьшением концентрации щавелевой и яблочной кислот, обладающих отрицательным хемотропическим действием на *Venturia*, а количество сахаров с положительным хемотропическим действием увеличивается. Поэтому зрелые яблоки более подвержены заражению паршой.

Много общего с хемотропической теорией иммунитета имеют взгляды итальянского учёного О. Комеса, развиваемые им начиная с 1909 г. Согласно разработанной им кислотной теории иммунитета, основным фактором, определяющим иммунитет растений к инфекционным заболеваниям, является количество органических кислот в клеточном соке, а также в некоторых случаях, количество производных ароматических кислот: дубильных веществ и антоцианов. Чем больше кислоты содержится в соке растения, чем больше в нём танина, тем устойчивее данный сорт к заболеваниям, и наоборот, чем больше сахара и крахмала в клетках растения и, соответственно, меньше кислот и дубильных веществ, тем выше восприимчивость растений к паразитам. В

качестве доказательства Комес приводит общеизвестный факт большей подверженности заболеваниям культурных сортов растений по сравнению с их дикими сородичами.

Для доказательства своей теории Комес использовал большой фактический материал, почерпнутый как из анализа литературы, так и из многочисленных опытов, проведённых им. Но, по словам Вавилова "... В том упрощённом виде, в каком эта теория изложена её автором, она слишком схематична и если и приложима, то только к весьма ограниченному кругу проявлений сортами иммунитета". Общеизвестно, например, что щавель, барбарис, содержащие большое количество органических кислот, могут сильно поражаться ржавчиной. Эксперименты, последовавшие за публикацией работ Комеса, часто не подтверждали его теории, но эти исследования констатировали химические различия между иммунными и восприимчивыми сортами, подтверждая необходимость изучать химию растительной клетки для выяснения природы иммунитета.

3. Вавилов Н.И. как основоположник учения об иммунитете растений

В начале XIX века наступил второй этап в развитии иммунитета растений. Основателем современного эволюционного учения о естественном иммунитете растений по праву считается Н.И. Вавилов. На протяжении всей жизни в науке, начиная с 1913 года, он развивал это учение. В своих работах Вавилов проанализировал всю имевшуюся к тому времени литературу по иммунитету растений и пришёл к выводу, что ни одна из существовавших ранее теорий (теория механического иммунитета Кобба, хемотропическая теория Масси, кислотная теория Комеса и др.) не отражала всего многообразия факторов самозащиты растений от патогенов.

В 1918 году Вавилов опубликовал монографию "Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям", в которой он систематизировал имевшиеся данные и разделил иммунитет на две категории – активный, или физиологический, и пассивный, или механический. К пассивному он отнёс анатомо-морфологическое строение растений (толщина кутикулы, число устьиц и др.), наличие химических веществ, ингибирующих патогены и другие врождённые факторы. Активный, или физиологический, иммунитет Вавилов связал с реакциями поражённого растения на внедрение патогенов. Итогом многолетних исследований в области растительного иммунитета стало признание Вавиловым наличия у растений генетически обусловленных, т.е. конституциональных особенностей, которые препятствуют проникновению и развитию внутри растения патогенов. Эти особенности существуют независимо от того, соприкасалось растение с паразитом или нет.

Фундаментальный вывод Вавилова о генетической природе иммунитета растений к патогенам послужил базисом для эволюционной концепции растительного иммунитета, открыл невиданные до того прикладные перспективы. Вавилов выдвинул задачу мобилизации мировых растительных ресурсов природного иммунитета, пополнения генофонда страны эффективными генами устойчивости, что позволило начать целенаправленную селекцию на устойчивость.

С 1919 по 1933 гг. Н.И.Вавилов организует экспедиции, которые обследовали Европу, Азию, Африку, Северную, Центральную и Южную Америку. Были собраны ценнейшие материалы, положившие начало мировой коллекции растительных ресурсов ВИР. При сборе материала Вавилов уделял исключительное внимание описанию иммунологических особенностей новых форм собираемых растений.

В 1935 г. вышла вторая монография Н.И.Вавилова по иммунитету – "Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям". В ней Вавилов четко выделял 3 определяющих момента иммунитета: 1 - генетику сорта; 2 - специализацию паразитов; 3 - условия среды.

Н.И.Вавилов заложил также основы теории сопряженной эволюции (ТСЭ) в системе "растение- паразит". Разработанная им теория центров происхождения культурных растений и обнаружение в них устойчивых к патогенам форм растений (при интродукции их в другие ареалы) потребовало объяснения этого феномена. Вавилов признавал селективное влияние патогенов на появление устойчивых форм растений, но данное положение не было развернуто ученым в стройную систему взглядов. ТСЭ получила свое развитие после Вавилова прежде всего в работах акад. П.П.Жуковского (1966). Согласно теории Жуковского, устойчивость диких сородичей на родине паразита сложилась в результате взаимной приспособленности паразита и хозяина. При этом происходила коэволюция того и другого. У растения- хозяина вырабатывались устойчивые к паразиту формы, а у паразита – более вирулентные расы. Таким образом, Вавилов, являясь крупнейшим исследователем фитоиммунитета, заложил основы для его дальнейшего изучения на новом уровне. Это позволяет считать Н.И. Вавилова основоположником иммунитета растений.

4. Современные направления в иммунитете растений к болезням

Разработка теоретических вопросов учения об иммунитете растений, начатая Вавиловым, продолжает развиваться в нашей стране. Исследования ведутся в разных направлениях, в результате чего возникло несколько теорий, по- разному трактующих природу иммунитета. Биохимическая теория Б.А.Рубина, основанная на учении А.Н.Баха, связывает причины устойчивости растений с деятельностью окислительных систем растений, главным образом пероксидаз. Фитонцидная теория иммунитета, возникшая на основе открытия Б.П.Токиным у растений фитонцидов (1928г.), сложилась в работах Д.Д.Вердеревского (1966г.). Т.Д.Страхов в 1959 году сформулировал теорию физиологического иммунитета. Он проводил исследования по влиянию на устойчивость растений к болезням факторов внешней среды, удобрений, микроэлементов. П.В. Метлицкий с сотрудниками разрабатывали теорию иммунитета, связанную с образованием фитоалексинов, открытых Мюллером в 1940 году.

В ВИЗРе исследования по иммунитету растений велись под руководством Т.И.Федотовой, которая впервые показала сродство белков хозяина и патогена (1935г.).

В 1973 году открылись лаборатории иммунитета в селекционных центрах нашей страны, в т.ч. в НИИСХ Юго-Востока. Они осуществляют региональный мониторинг расового состава основных патогенов с.-х.культур. В поисках источников устойчивости большую работу проводят ученые ВИРа. Собранный ими коллекция мировых растительных ресурсов в настоящее время насчитывает более 350 тыс. образцов, многие из которых использовались в селекции на устойчивость к болезням и вредителям.

Таким образом, иммунитет растений к инфекционным болезням развивается по трем направлениям: 1) теоретические исследования, связанные с познанием механизмов устойчивости; 2) изучение расообразования патогенов и в связи с этим, анализ структуры популяций; 3) поиски источников устойчивости и создание устойчивых сортов.

Вопросы для самоконтроля

1. Кто и когда впервые применил термин "иммунитет растений" ?

2. Какие теории, объясняющие механизмы иммунитета растений, возникли в конце XIX – начале XX века ?
3. Почему Н.И.Вавилова считают основоположником учения об иммунитете растений ?
4. Какие современные направления существуют в иммунитете растений?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Иммунитет растений / В.А. Шкалик, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкалик . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.

Дополнительная литература

1. Вавилов Н.И. Избранные труды. т.IV. Проблемы иммунитета культурных растений. М.-Л.: Наука, 1964.
2. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.
3. Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Слепян Э.И. Иммунитет растений к вредителям и болезням. Л.: Агропромиздат, 1986.

Патологический процесс и механизмы патогенеза

1. Категории растительного иммунитета.
2. Факторы пассивного иммунитета – анатомо-морфологические, функциональные, физиологические и химические факторы.
3. Факторы активного иммунитета – сверхчувствительности, фитоалексины и фагоцитоз.

1. Категории растительного иммунитета

Деление иммунитета на категории или виды, безусловно, искусственно и подчинено практическим целям – удобству оперирования тем или иным понятием иммунитета.

Существуют следующие виды растительного иммунитета: врожденный и приобретенный; специфический и неспецифический; активный и пассивный; групповой, комплексный и др.

Под врожденным, или естественным иммунитетом понимают присущее данному виду или сорту свойство не поражаться тем или иным заболеванием, передающееся по наследству. Однако он может в той или иной степени изменяться под влиянием внешних условий и приспособительных особенностей патогена. Врожденный иммунитет возник в результате коэволюции растения и паразита под воздействием внешних условий. В связи с филогенетической специализацией патогенов его подразделяют на более мелкие категории: родовой, видовой, сортовой, индивидуальный. Родовой и видовой иммунитет называют специфическим иммунитетом, а сортовой – специфическим. Индивидуальный иммунитет гипотетически возник в результате приспособления к условиям существования. С такими растениями ведут работу по отбору. Так происходила селекция местных, крестьянских сортов.

Врожденный иммунитет делится на активный и пассивный. Активным иммунитетом называют свойство растения активно реагировать на внедрение паразита. Активные реакции растения, возникающие в ответ на заражение: сверхчувствительность (СВЧ) и др., направлены на локализацию патогена и его обезвреживание и часто связаны с физиолого-биохимическими процессами образования фитоалексинов, антиферментов, антитоксинов. Внешне они могут проявляться в виде некрозов. Пассивным иммунитетом называется совокупность свойств растения препятствовать внедрению паразита и развитию его в тканях растения-хозяина, существующих независимо от паразита. В некоторых случаях эти свойства активизируются, но не образуются вновь. К таким особенностям растений относятся строение покровных тканей, реакция клеточного сока, присутствие в тканях каких-либо веществ и т.п..

Растения могут обладать устойчивостью по отношению к разным возбудителям или к болезням и вредителям. В первом случае это называется групповым иммунитетом, а во втором – комплексным. Примером групповой устойчивости может служить *Triticum timopheevi*, иммунная к твердой головне, мучнистой росе и ржавчине.

Все ранее перечисленные категории относятся к врожденному, или естественному иммунитету. Кроме врожденного существует приобретенный или индуцированный иммунитет. Это свойство растения, возникшее в процессе онтогенеза, под влиянием перенесения болезни или воздействия на растение какими-либо приемами, или веществами – индукторами устойчивости. Например, применяют вакцинацию, т.е. обработку растений ослабленной культурой возбудителя (вируса или бактерии).

Устойчивость растений можно повысить, применяя микроэлементы, элиситоры и другие биологически активные вещества-иммунизаторы, а также приемами агротехники.

Вопросы приобретенного иммунитета в нашей стране активно изучали и разрабатывали Т.Д. Страхов, Т.В. Ярошенко, М.Н. Родигин и их ученики. В настоящее время этими вопросами занимаются ученые ВИЗР (С.Н. Тютерев и др.). Работы по индуцированному иммунитету проводятся и на нашей кафедре.

2. Факторы пассивного иммунитета

По характеру защитных реакций иммунитет растений разделяют на 2 категории: пассивный и активный. Факторами пассивного иммунитета являются анатомо-морфологические особенности растений, химический состав клеточного сока или наличие в нем специфических веществ, некоторые физиологические свойства растений.

Анатомо-морфологические факторы. Особенности строения покровных тканей имеют значение на первых этапах патологического процесса. Восковой налет, как и кутикула, может иметь значение механической преграды на пути внедрения паразита в растение. Так, известна зависимость между толщиной кутикулы листьев барбариса и устойчивостью их к *Puccinia graminis*.

Габитус растений также может препятствовать или благоприятствовать заражению. Так, Гойман установил, что фитофторой чаще поражаются сорта картофеля с плотным кустом.

Известно, что фактором устойчивости может быть строение устьиц и количество их на листе, если патоген проникает внутрь через устьица. Например, строение устьиц у устойчивых к бактериальному раку сортов мандарина отличаются от таковых у восприимчивых сортов грейпфрута: у первых замыкающие клетки устьиц снабжены особыми выступами, препятствующими проникновению капель воды с находящимися в них бактериями – возбудителями рака.

В ряде случаев устойчивость сортов пшеницы к пыльной головне зависит от характера цветения. По данным Шехурдина (1936), у восприимчивого сорта Альбосар открыто цвело 70,6 % цветков, а у устойчивого Эритроспермум 0341 – 28,6 %. У твердых пшениц, более устойчивых к твердой головне, закрытое цветение обусловлено большим размером цветочных чешуй и меньшей длиной тычинок.

Толстые оболочки клеток склеренхимы служат препятствием при распространении возбудителя вилта хлопчатника в устойчивых сортах. У восприимчивых сортов наблюдается рыхлое строение древесины, клетки склеренхимы тонкостенные.

Функциональные и физиологические факторы. Американка Херт (1929) создала функциональную теорию иммунитета растений к болезням. Ею было показано, что некоторые сорта пшеницы устойчивы к уредоспорам ржавчинных грибов благодаря особому движению устьиц. У одних сортов они открыты весь день, у других лишь короткое время. Если устьица рано утром открыты, то происходит заражение.

Так называемые раневые паразиты проникают в ткани растения через повреждения. Поэтому, чем быстрее сорт регенерирует ткани, тем устойчивее он к раневым паразитам. К этому же типу устойчивости относится способность растений выделять смолу, млечный сок и т.п.

Характер прорастания зерна у твердой пшеницы является у некоторых сортов фактором устойчивости к заражению твердой головней. У нее стебелек растет под оболочкой вдоль зерна первые 2-3 дня, и защищен в это время от проникновения гриба.

Химические факторы. К химическим факторам относят, во-первых, содержание или отсутствие в растениях веществ, необходимых для питания патогена, и во-вторых, наличие веществ, угнетающе действующих на патоген.

В качестве питательных веществ в первую очередь рассмотрим роль углеводов и белков. Роль углеводов неоднозначна в устойчивости растений к некротрофам и биотрофам. Так, для некротрофов качественный состав углеводов, может иметь лишь ограниченное значение. Обладая мощным ферментативным аппаратом, они могут использовать для питания самые разнообразные вещества растительных тканей, при этом усиливаются гидролитические процессы. В отношении биотрофов имеется большое количество наблюдений, указывающих на то, что развитые растения с высоким содержанием углеводов, более восприимчивы к ним. Таким образом, характер зависимости патогена от углеводного обмена в первую очередь определяется типом питания возбудителя болезни.

Роль белков и белкового обмена давно интересует исследователей. Как правило, устойчивость растений к факультативным паразитам положительно коррелирует с высоким содержанием белка и относительно низким содержанием более подвижных соединений азота. Особое значение придают исследователи белковому обмену при взаимодействии растений с облигатными паразитами. Обмен веществ у них тесно приспособлен к обмену веществ растения-хозяина. Наблюдается сходность строения белков восприимчивого растения и облигатного паразита. При патологическом процессе идет взаимное узнавание белков растения и патогена.

В некоторых случаях в устойчивости играют роль отдельные аминокислоты. Например, аргинин в соответствующих концентрациях может убивать конидии *Phitophthora infestans*. Иногда в качестве фактора устойчивости выступают продукты расщепления белков: аммиак и мочевины, являясь токсинами как для грибов, так и для растения-хозяина.

Осмотическое давление клеточного сока. Как правило, осмотическое давление у гриба-патогена выше, чем у растения-хозяина. Так, в гифах *Botrytis cinerea* осмотическое давление 30 атм, а в клетках растения оно составляет 8-13 атм. Отмечено, что клетки устойчивых сортов имеют более высокое осмотическое давление.

Фитонциды – вещества, содержащиеся в растениях, обладающие бактерицидными и фунгицидными свойствами. Успешно паразитировать на растении могут те паразиты, которые в ходе эволюции приспособились к фитонцидам этого растения. Основная роль фитонцидов – создание неспецифической устойчивости к сапрофитным возбудителям гниения. Фитонцидные свойства растений позволяют использовать их в биологической защите растений (опрыскивание растений и замачивание семян в настоях фитонцидосодержащих растений). Защитную роль в растениях выполняют также алкалоиды, глюкозиды (например, берберины у барбариса, соланин у картофеля, авенацины у овса), а также антоцианы.

3. Факторы активного иммунитета

Факторы активного иммунитета у растений проявляются в защитных реакциях растения на внедрение патогена. Результаты защитных реакций могут проявляться 1) - в замедлении распространения патогена в тканях растения; 2) - в локализации патогена; 3) - в гибели патогена.

К факторам активного иммунитета в первую очередь относится реакция *сверхчувствительности* (СВЧ), приводящая к отмиранию клеток в месте внедрения патогена и к локализации его барьером из мёртвых тканей. Внешне она проявляется в

возникновении некроза в месте заражения. Размер пятен колеблется от микроскопических до достаточно крупных. Проявляется при заражении растений грибами, вирусами, бактериями. Сущность её сводится к сохранению целого организма за счёт гибели зараженных участков ткани. Подобные механизмы устойчивости особенно важны в случае заражения биотрофами.

Фитоалексины – это антибиотики, которые вырабатываются в растении в результате взаимодействия двух метаболических систем: растения и паразита, способные тормозить развитие патогенов. По своей природе многие из них относятся к фенольным соединениям. Мюллер и Боргер (1970) установили, что 1) фитоалексины образуются только в тех тканях, где клетки растения вступают в контакт с патогеном; 2) синтез фитоалексинов наблюдается только в живых клетках, а накапливаются они в отмерших клетках; 3) фитоалексины неспецифичны в своём действии на патоген; 4) защитные реакции у устойчивых и восприимчивых растений различаются скоростью образования фитоалексинов. В растении могут образовываться не один, а несколько фитоалексинов. Например, в клетках картофеля при заражении *Phytophthora infestans* образуются три фитоалексина: ришитин, любимин и фитуберин.

Фитоалексины относятся к слабым антибиотикам, поэтому патогены могут к ним приспособиться. Образование барьера из нескольких фитоалексинов затрудняет процесс приспособления.

Синтез одного и того же фитоалексина может быть вызван разными патогенами, а также химическими веществами-индукторами устойчивости (например, медьсодержащими фунгицидами).

Авторы фитоалексинной теории отмечают, что роль фитоалексинов проявляется лишь в тех случаях, когда устойчивость растений основана на некротических реакциях. Но Рубин и Арциховская впоследствии отмечают, что синтез фитоалексинов не всегда связан с некрозом тканей.

Роль окислительных процессов в иммунитете. Если при заражении биотрофами защитные реакции растений проявляются на начальном этапе внедрения паразита, то при заражении некротрофами патогены при помощи выделяемых ими токсинов убивают ткани хозяина и проникают в них, а затем уже включаются активные защитные механизмы растения, а именно антитоксические и антиферментные реакции.

Как показала Арциховская, устойчивость может быть достигнута путем окисления токсических веществ, выделяемых патогеном, до безвредных соединений, а также усилением синтетических процессов, подавляющих действие гидролитических ферментов патогена, т.е. за счет антиферментных и антитоксических реакций. В тканях устойчивых сортов обменные процессы направлены на сохранение и активизацию энергетического обмена, активизацию полифенолоксидаз и пероксидаз, новообразование митохондрий и активацию их ферментативной активности. У неустойчивых сортов при инфицировании энергетические процессы угнетаются.

Таким образом, роль окислительных ферментов в активных защитных реакциях растений по отношению к патогенам сводится к следующему:

- снижение активности гидролитических ферментов паразита, которые разрушают ткани растения;
- окисление токсинов до нейтральных веществ, их обезвреживание;
- участие в процессах синтеза веществ, восстанавливающих повреждения, наносимые патогенами, и способствующих образованию механических преград;
- фунгицидное и бактерицидное действие хинонов, образующихся из фенолов в тканях растений-хозяев вследствие активизации процессов окисления.

Фагоцитоз. И.И. Мечников в 1883г. создал фагоцитарную теорию иммунитета теплокровных животных и человека. Фагоцитоз - это способность клеток – фагоцитов, образующихся в организме, захватывать паразита и лизировать его. У растений нет клеток–фагоцитов. Но еще в 1990 году появились сообщения о способности растений к внутриклеточному перевариванию (Бернар, 1990).

Явление фагоцитоза проявляется в случае эндотрофной микоризы, когда гриб развивается внутри корней растения и лишь в небольшом количестве выходит в почву.

Гифы гриба проникают в корень, клетки которого проявляют защитные реакции, в результате которых распространение в них мицелия замедляется. Гифы меняют свой вид, либо собираясь в клубок, либо образуя разветвленные верхушки – арбускулы. Внутриклеточные гифы постепенно лизируются и исчезают. Арбускулы теряют способность к дальнейшему росту и передвижению мицелия по клеткам первичной коры прекращается. У злаков, например, *Fusarium oxysporum* образует эндотрофную микоризу. При этом наблюдается частичное или полное переваривание гиф. Защитные реакции растения не позволяют грибу перейти к паразитическому образу жизни. В результате возникает своеобразное сожительство двух организмов – гриба и высшего растения.

Фагоцитарными свойствами обладают не все клетки, а наиболее физиологически активные. Поэтому фагоцитоз не приводит к полному очищению растений. Роль его как фактора активного иммунитета растений сводится к ослаблению возбудителя и его локализации.

Вопросы для самоконтроля

1. На какие категории подразделяется фитоиммунитет ?
2. Перечислите факторы пассивного иммунитета
3. Дать определение пассивного и активного иммунитета
4. Перечислите факторы активного иммунитета
5. Какова роль окислительных процессов в фитоиммунитете?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Иммунитет растений / В.А. Шкалик, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкалик . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.

Дополнительная литература

1. Вавилов Н.И. Избранные труды. т.IV. Проблемы иммунитета культурных растений. М.-Л.: Наука, 1964.

2. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.

3. Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Слепян Э.И. Иммунитет растений к вредителям и болезням. Л.: Агропромиздат, 1986.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ

План

1. Специализация фитопатогенов. Типы специализации.
2. Патогены узкоспециализированные (монофаги) и широкоспециализированные (полифаги).
3. Внутривидовая специализация патогенов. Понятие о специализированных формах, физиологических расах, биотипах.
4. Методы определения физиологических рас грибов.

1. Специализация фитопатогенов. Типы специализации

Специализация фитопатогенов – это приуроченность их к определенному питающему субстрату, способность паразитировать на одном или нескольких растениях-хозяевах.

Автор теории иммуногенеза М.С. Дунин (1966) предложил различать следующие типы специализации: филогенетическую, проявляющуюся в приспособленности паразитировать на определенной, близкородственной группе растений-хозяев; онтогенетическую (возрастную), связанную с приуроченностью патогенов к определенному этапу развития растения или отдельных его органов; гистотропную – способность поражать только определенные ткани растений, и органотропную – способность поражать определенные органы растений.

Один и тот же патоген может обладать всеми типами специализации, или же одним или несколькими типами одновременно.

Наиболее важны филогенетическая и отчасти онтогенетическая специализация.

2. Патогены узкоспециализированные (монофаги) и широкоспециализированные (полифаги)

К филогенетической специализации относятся случаи их приспособления к определенному роду, виду или сорту растения. В соответствии с этим различают патогены узкоспециализированные, или монофаги и широкоспециализированные, или полифаги.

Монофаги могут делиться на патогенов, паразитирующих на одном роде, или только на одном виде растений.

Полифаги, в свою очередь, делятся на паразитирующих на растениях одного семейства и патогенов, поражающих растения из разных семейств. Полифаги обладают широким набором ферментов, позволяющим им использовать для питания растения различных родов и семейств.

3. Внутривидовая специализация патогенов. Понятие о специализированных формах, физиологических расах, биотипах

В соответствии с филогенетической специализацией структура вида патогена часто сложная, состоящая из специализированных форм, физиологических рас и биотипов (патотипов). Например, возбудитель стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis* паразитирует на растениях семейства мятликовых, на различных родах. Однако, исследования шведского ученого Я Эриксона (1896 г.) показали, что этот патоген не может переходить с одного рода злаков на другой, и обычно приспособлен к поражению растений одного или близких родов. У этого патогена вид состоит из

нескольких специализированных форм (*forma specialis*), морфологически схожих, но различающихся по способности поражать растения из того или другого вида злаков. В нашей стране наиболее распространены следующие формы: *P. graminis f.sp. tritici* (на пшенице), *P. graminis f.sp. secalis* (на ржи, пырее, ячмене), *Puccinia graminis f.sp. avenae* (на овсе, овсянице, овсяге), *Puccinia graminis f.sp. poae* (на мятлике).

Американцы Стэкмен и Пимайзен (1917) показали что специализация данного вида этим не ограничивается. Специализированные формы распадаются на физиологические расы, а затем – на биотипы, способные паразитировать только на определённых сортах. Физиологическими расами называются группы патогенов внутри вида, способные вызвать заражение определённых сортов растений-хозяев. Физиологические расы отличаются генотипами. Названием "физиологические" подчёркнуто, что различия между расами основаны на различии в физиологии заражения. Они определены генетически. Способность одной и неспособность другой расы вызвать заражение какого-либо сорта связаны с различными способами воздействия этих рас на растение, с различными физиологическими реакциями.

На одном и том же сорте расы могут вести себя по-разному: одна раса устанавливает взаимоотношения с клетками растения-хозяина и получает от него питательные вещества, другая при попытке заражения вызывает в клетках защитную реакцию сверхчувствительности, в результате которой погибает и клетка, и патоген.

Состав рас патогена в разных странах и в разных регионах неодинаков и определяется сортами растения-хозяина, культивируемыми здесь. У *Puccinia graminis* было обнаружено свыше 300 рас. Внутри рас существуют биотипы, отличающиеся по патогенности от основной расы. Так, в США у расы 15 *Puccinia graminis* были выявлены биотипы 15А, образующий более мелкие пустулы, и 15В с более высокой вирулентностью на дополнительном сорте-дифференциаторе (сорт Ли). Физиологические расы обозначаются цифрами, биотипы – буквой, стоящей после цифрового обозначения расы.

Способность к образованию физиологических рас и биотипов свойственна патогенам, относящимся к различным систематическим категориям: она имеется у слизевиков, у грибов, у цветковых паразитов. У вирусов и бактерий имеются аналогичные расам группы - штаммы.

4. Методы определения физиологических рас грибов

Определение расового состава патогена проводится по характеру реакций на заражение сортов-дифференциаторов (тест-сортов). Существуют стандартные наборы тест-сортов для определения рас у различных паразитов: у возбудителей фитофторы картофеля, бурой и стеблевой ржавчины пшеницы, мучнистой росы пшеницы. В последнее время определяют расовый состав паразитов с помощью специально созданных изогенных линий. В нашей стране при анализе расового состава популяции ржавчинных грибов пользуются: 1) международными, составленными эмпирически наборами тест-сортов; 2) изогенными линиями, имеющими по одному гену расоспецифической (вертикальной) устойчивости.

Для *P. graminis f. tritici* созданы насыщающими скрещиваниями изогенные линии на основе сорта Маркиз, а для *P. recondita f. tritici* – на основе сорта Тэтчер.

Типы поражений, вызываемых расами на сортах-дифференциаторах, служат показателями устойчивости или восприимчивости этих сортов. Для определения рас используют 3 типа реакций: R – устойчив, S – восприимчив, M – гетерогенный. Число определяемых физиологических рас напрямую зависит от числа используемых сортов-

дифференциаторов. Зависимость эта выражается математически формулой A^n , где A – число реакций на заражение, n – число используемых сортов-дифференциаторов.

Тип устойчивости или восприимчивости может изменяться от условий внешней среды. Так, Э. Гешеле описывает изолят *P. recondita f. tritici*, который при температуре 23°C давал чёткую реакцию как раса 20 (сорт Бревит – восприимчив), а при температуре 15°C – как раса 13 (сорт Бревит – устойчив). Один генотип паразита проявляется фенотипически в виде двух рас. По этой причине расы ржавчинных грибов определяют в условиях совершенных теплиц, в климатических камерах. В полевой обстановке высевают наборы сортов-дифференциаторов для размножения.

Применяется также метод ловушек рас паразита. Например, на сорте Эйнкорн (однозернянка) улавливают расу 17 *P. graminis f. tritici*. Кроме того, полевые испытания на больших коллекциях сортов дают представление о полевых расах, с которыми селекционер должен считаться из-за угрозы новым сортам. Для селекционных учреждений необходимы исследования не только по выявлению новых рас, но и прогнозирование их развития. Это даёт возможность для сохранения расоспецифической устойчивости более долгое время.

Расы и биотипы наиболее изменчивы. Появление и накопление новых рас может приводить к поражению сорта, ранее не поражаемого. Сорт может быть устойчив к одной расе и поражаться другой. Так, после районирования нового сорта и выращивания его на больших площадях, появляются расы возбудителя, способные поражать этот сорт, что приводит к эпифитотиям.

Вопросы для самоконтроля

1. Дать определение специализации фитопатогенов
2. Перечислите виды специализации
3. Какова роль филогенетической специализации в фитоиммунитете ?
4. Какие существуют методы определения физиологических рас ?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Иммуитет растений / В.А. Шкаликов, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкаликов . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.
2. Иммуитет растений : Метод. указания к лабораторно- практическим занятиям студентов специальностей Защита растений и Селекция и генетика сельскохозяйственных культур. / Т.М. Хорошева, ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ» - Саратов, 2009. – 44 с.

Дополнительная литература

1. Попкова К.В. Учение об иммуитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.

Лекция 5
ГЕНЕТИКА УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

План

1. Взаимоотношения растения-хозяина и паразита (ТСЭ)
2. Классическая теория Флора "Ген на ген"
3. Вертикальная и горизонтальная устойчивость Ван-дер-Планка (1966 г.)
4. Основные направления в селекции на устойчивость и толерантность к болезням.

1. Взаимоотношения растения-хозяина и паразита

Первые работы, связанные с генетическим контролем устойчивости растений, были проведены Биффеном еще в 1905 году. Он показал, что устойчивость некоторых сортов пшеницы к желтой ржавчине является наследственным признаком и контролируется одним рецессивным геном.

Трудности в изучении генетики иммунитета растений заключается в том, что устойчивость или восприимчивость растения является результатом взаимодействия 2-х геномов: растения-хозяина и паразита, кроме того в значительной степени эти свойства зависят от условий внешней среды.

Основы ТСЭ были заложены Н.И.Вавиловым и получили дальнейшее развитие в работах П.М.Жуковского (1965). Базируясь на ценном фактическом материале он показал, что наследственная устойчивость складывается на родине паразита и растения-хозяина. На совместной родине протекают параллельные процессы эволюции (коэволюция) растения-хозяина, образующего новые устойчивые формы, и патогена, образующего новые вирулентные расы. На совместной географической родине растения и паразита удерживается биологическое равновесие между ними. Попадая на другой континент, где у растения-хозяина еще нет устойчивости, патоген вызывает опустошительные эпифитотии.

Н.И.Вавилов, а вслед за ним и П.М.Жуковский пришли к выводу, что устойчивые виды и формы растений для селекционной работы надо искать на совместной родине растения-хозяина и паразита, там, где протекает их коэволюция. На родине пшеницы в Закавказье были обнаружены эндемичные высокоиммунные виды *Triticum timofecvi* и *Tr. militinae*. На Ближнем Востоке – *Tr. dicoccum* – высокоустойчивый ко всем видам ржавчины. На родине картофеля в Мексике и Гватемале обнаружены формы, устойчивые к *Phytophthora infestans*.

По мнению Жуковского, существуют не только первичные, но и вторичные геноцентры. Например, в Кении существуют очень благоприятные условия для развития стеблевой ржавчины, и здесь она представлена особо вирулентными расами. Поэтому кенийские пшеницы обладают устойчивостью к этому виду ржавчины. В Аргентине и Чили, где сильно развита желтая и бурая ржавчина, многие формы пшеницы имеют полевою устойчивость к этим двум видам ржавчины.

2. Теория Флора "ген на ген"

Классической теорией, объясняющей механизм взаимодействия паразита и растения-хозяина и возникновение естественного иммунитета на их общей родине, является теория Флора "ген на ген" (1956). на основании результатов, полученных им при изучении однохозяйной ржавчины льна (*Melampsora lini*) Флор установил, что каждому гену устойчивости растения-хозяина соответствует комплементарный ген вирулентности патогена. Сорты, имеющие один ген устойчивости, поражаются расой,

имеющей соответствующий ген вирулентности, для сортов с двумя генами устойчивости раса должна нести не менее двух соответствующих генов вирулентности.

Таблица 1. Результаты взаимоотношений растения и паразита при взаимодействии одной пары комплементарных генов

Паразит	Растение-хозяин		
	rr	Rr	RR
AA	+	-	-
AA	+	-	-
aa	+	+	+

R – ген устойчивости; A – ген вирулентности; (+) – восприимчивость; (-) – устойчивость

Как видно из таблицы 1, при взаимодействии доминантных аллелей генов устойчивости и генов вирулентности, наблюдается (-) – несовместимая реакция (устойчивость). Совместимость (+) проявляется при рецессивном состоянии гена устойчивости, а также гена вирулентности. Поскольку доминантное состояние гена вирулентности приводит к неспособности паразита поражать растение, т.е. авирулентности, принято доминантный аллель называть геном авирулентности – Avr, а рецессивный – геном вирулентности – avr.

Расы патогена различаются генами вирулентности. Для преодоления иммунитета растения, имеющего несколько генов устойчивости, раса должна нести набор комплементарных генов вирулентности. Взаимодействие доминантных аллелей по любой паре генов приводит к проявлению устойчивости независимо от результатов взаимодействия по другим парам генов (таблица 2).

Таблица 2. Взаимоотношение двух пар комплементарных генов

Паразит	Растение-хозяин			
	r ₁ r ₁ r ₂ r ₂	R ₁ -r ₂ r ₂	r ₁ r ₁ R ₂ -	R ₁ - R ₂ -
A ₁ -A ₂ -	+	-	-	-
a ₁ a ₁ A ₂ -	+	+	-	-
A ₁ - a ₂ a ₂	+	-	+	-
A ₁ -A ₂ -	+	+	+	+

Устойчивое состояние растения возникает только в случае взаимодействия доминантных аллелей растения-хозяина и паразита. Если же одна из аллелей или обе находятся в гомозиготном рецессивном состоянии, растение становится восприимчивым. Действие каждой пары генов устойчивости-вирулентности не зависит от других пар, при совпадении доминантных генов хотя бы по одной паре растение будет устойчивым.

Теория Флора применима для узкоспециализированных патогенов-биотрофов (облигатных паразитов и факультативных сапрофитов), имеющих физиологические расы. Данные о появлении у некротрофов (факультативных паразитов) рас, способных поражать определённые генотипы культурных растений с помощью специализированных токсинов (СХТ), появились недавно. Селективные токсины обнаружены у небольшого числа специализированных некротрофных грибов из родов *Alternaria* и *Cochliobolus*, а также у некоторых бактерий. Предполагают, что

образование селективных по отношению к хозяину токсинов – это способ эволюции факультативных паразитов.

Слабоспециализированные некротрофы имеют механизм подавления иммунной системы растений в виде токсинов широкого спектра действия, нарушающих общие звенья метаболизма у многих видов растений. Для подобных патогенов взаимоотношения с растением-хозяином не подчиняются взаимоотношениям, описанным Флором.

В настоящее время уделяется большое внимание изучению генетики популяций патогенов. Персон (1967) указал на случаи сбалансированного полиморфизма, т.е. в популяции имеются различные гены вирулентности. Появление и распространение устойчивого сорта-хозяина повышает селективную ценность соответствующего гена вирулентности в популяции паразита, а смена сортов влечёт за собой изменения в соотношении расового состава популяции. Если устойчивый сорт снять с производства, популяция возвращается к исходному состоянию, но аллели вирулентности не исчезают из популяции, а сохраняются в гетерозиготном состоянии. При возврате сорта с геном устойчивости аллель вирулентности вновь обретает селективную ценность и её содержание в популяции возрастает. Таким образом отмечается зависимость появления вирулентных рас и биотипов от устойчивости сорта в производстве.

3. Вертикальная и горизонтальная устойчивость

Ван-дер-Планк (1966) ввёл понятие вертикальной и горизонтальной устойчивости растений. Вертикальная или моногенная, или расоспецифическая устойчивость действительна только против некоторых, но не всех рас патогенов. Она моногенна, или олигогенна (олиго – мало), зависит от наличия в генотипе растения одного или нескольких больших (вертикальных) генов устойчивости. Гены, контролирующие вертикальную устойчивость, наследуются по законам Менделя. Их можно идентифицировать, детально изучить. Можно определить, какой тип устойчивости придаёт данный ген: доминантный или рецессивный. Расоспецифическая устойчивость защищает растение от патогена эффективно, зачастую создавая почти абсолютный иммунитет. Недостатком этой устойчивости является то, что она утрачивается в результате образования новых вирулентных рас патогена за 5-7 лет, иногда и быстрее, и требует непрерывного процесса создания и внедрения новых, устойчивых сортов. Например, сорт пшеницы Саратовская 46, несущий ген устойчивости Lr 19, в 1982 году, на пятый год потерял устойчивость к бурой ржавчине.

Расоспецифическая полевая, или полигенная устойчивость действует ко всем расам патогена. Она контролируется многими, так называемыми малыми генами, или полигенами. От моногенной полигенную устойчивость можно отличить по фенотипу расщепляющегося потомства. Если потомство в 1-м и 2-м поколении даёт непрерывный ряд расщепляющихся по восприимчивости растений, то устойчивость контролируется полигенами. Обычно число полигенов слишком велико, чтобы их можно было идентифицировать. Известен только комбинированный эффект всех генов в целом.

Установлено, что горизонтальная устойчивость почти никогда не бывает абсолютной, но сдерживает развитие заболевания на приемлемом уровне. Одно из главных её особенностей – долговечность, она не зависит от расообразовательного процесса у патогена.

Для патогенов *Puccinia graminis*, *Phytophthora infestans* и других облигатных паразитов и близких к ним факультативных сапрофитов моногенная устойчивость

растения-хозяина задерживает начало эпифитотии, тогда как полигенная устойчивость замедляет развитие болезни после её начала.

4. Основные направления в селекции на устойчивость

Анализ имеющихся данных о генетической природе иммунитета позволил выработать стратегию селекции растений на иммунитет. Она включает три традиционных подхода: 1) селекцию на полную устойчивость (вертикальную); 2) селекцию на средний уровень долговременной устойчивости (горизонтальную); 3) селекцию на толерантность (выносливость к болезни).

Первый подход заключается в создании моногенных, конвергентных, многолинейных сортов и возделывании мозаики сортов. Моногенные сорта - защищенные единичными сильными генами, характеризуются кратковременной устойчивостью. Она эффективна примерно на протяжении 5 лет. Потеря устойчивости связана с размножением до эпифитотийного уровня расы патогена, способной преодолеть ген устойчивости. Эти расы либо имеются в популяции патогена, либо появляются в результате изменчивости патогена, либо заносятся из других регионов. Такие расы приобретают селективное преимущество перед другими. В итоге наблюдается массовое поражение сортов с ранее эффективными генами устойчивости, что произошло, например, с сортами пшеницы Аврора и Кавказ, устойчивыми к бурой ржавчине. Преимущества селекции моногенных сортов состоят в сокращении сроков селекции и в полном подавлении болезни.

Конвергентные сорта, имеющие несколько генов вертикальной устойчивости, сохраняют ее более длительное время, т.к. несколько генов устойчивости патогену преодолеть труднее. Одна из программ создания таких сортов предложена Рудольфом (1965). Сначала выводят чистые линии, устойчивость которых определяется разными факторами. Затем, путем скрещивания линий друг с другом, комбинируют гены устойчивости. Чем больше генов устойчивости содержит сорт, тем менее вероятно возникновение расы, способной поразить его.

Многолинейный (мультилинейный) сорт – это популяция из нескольких линий, однородных по своим агрономическим свойствам, но имеющих разные гены устойчивости. Многолинейный сорт получают, смешивая семена нескольких составляющих его изогенных линий. Впервые программа создания многолинейных сортов была предложена Иенсенем в середине XX века для защиты овса от стеблевой и корончатой ржавчины. В России такую работу провел В.А.Крупнов в НИИСХ Юго-Востока. Показано, что использование многолинейных сортов снижает скорость нарастания инфекции и ее общий запас. В отличие от конвергентного сорта, многолинейный сорт является смесью нескольких генотипов, каждый из которых имеет ген устойчивости. Поэтому супервирулентная раса, способная поражать многолинейный сорт, возникает скорее, чем на конвергентном. Она попадает в сложную популяцию патогена, где испытывает конкуренцию со стороны менее вирулентных рас, и имеет пониженную жизнеспособность (эффект вертифолии). Внешне многолинейный сорт будет вести себя как полигенноустойчивый. Чем больше линий содержит сорт, тем он устойчивее. Как правило, многолинейный сорт должен содержать не менее 4-х линий. Производство многолинейных сортов затрудняется необходимостью вести индивидуальное семеноводство каждой линии, поэтому стоимость их высока. Кроме того, многолинейный сорт создается на генетической основе одного образца, который с течением времени начинает уступать новым сортам по агрономическим свойствам.

При возделывании мозаики сортов на соседних площадях высевают сорта с разными генами устойчивости. В результате на каждом из них накапливается меньше инфекции. Этим обусловлено введение в озимые и яровые сорта разных генов устойчивости. Выдвигались предложения о региональном распределении генов устойчивости, но пока они не нашли поддержки у селекционеров, т.к. ограничивают их возможности в использовании источников устойчивости.

Выведение частично поражаемых сортов с долговременной полигенной устойчивостью более перспективно. Такие сорта защищены многими малыми генами, не проявляющими сильного фенотипического эффекта и не оказывающими сильного давления на популяцию патогена. В результате сорта с полигенной устойчивостью сохраняют ее длительное время. Сорта с полигенной (горизонтальной) устойчивостью частично поражаются, но дают хороший урожай.

Проявление полигенной устойчивости определяется различными факторами пассивного иммунитета одновременно: анатомо-морфологическими, биохимическими и др., а также условиями выращивания и факторами среды.

При селекции на горизонтальную устойчивость вертикальная служит помехой, поэтому ее следует удалять из популяции специальными методами, предложенными Робинсоном. Это усложняет процесс селекции на горизонтальную устойчивость. Вообще наделить сорт горизонтальной устойчивостью в полном объеме не удастся. При расщеплении в гибридном потомстве устойчивость распыляется. Исключение составляют случаи, когда полигены собраны в блок, находятся в одной хромосоме или в одном участке хромосомы. Так, в Краснодарском НИИСХ удалось полностью передать устойчивость от сорта Клейн таким сортам, как Скороспелка 36, Северокубанка, Краснодарская 6.

Некоторые селекционеры предлагают сочетать горизонтальную устойчивость с вертикальной. Имеются примеры таких сортов, например, сорт Смуглянка селекции НИИСХ Юго-Востока.

Вопросы для самоконтроля

1. Когда и кем была разработана теория сопряженной эволюции (ТСЭ)?
2. В чем суть теории Флора "ген на ген"?
3. Кто и когда впервые ввел понятия вертикальной и горизонтальной устойчивости?
4. В чем достоинства и недостатки вертикальной и горизонтальной устойчивости?
5. В каких сортах используют вертикальную устойчивость?
6. В чем трудности выведения сортов с горизонтальной (полигенной) устойчивостью?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Иммуитет растений / В.А. Шкалик, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкалик . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.

Дополнительная литература

1. Вандерпланк Я. Устойчивость растений к болезням. М.: Колос, 1972.
2. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.

Лекция 6
**ИНФЕКЦИОННЫЙ И ПРОВОКАЦИОННЫЙ ФОНЫ И МЕТОДЫ ИХ
СОЗДАНИЯ**

План

1. Инфекционный фон – использование естественных и искусственных инфекций.
2. Провокационный фон – условия, способствующие заражению растений.
3. Методы создания инфекционных фонов (заражение почвы, семян, стеблей листьев растений, цветков).
4. Инфекционная нагрузка – минимальная, оптимальная и максимальная.

1. Инфекционный фон

В селекционной практике важное место занимает оценка устойчивости материала и получаемых гибридов и сортов. Для этих целей часто используют естественные источники инфекции. Поэтому оценку испытываемых форм целесообразно проводить в районах массового развития тех или иных болезней и вредителей. Но погодные условия не всегда благоприятны для развития заболеваний. Поэтому при оценке устойчивости к спорадическим болезням необходимо стимулировать развитие заболевания или создавать искусственный инфекционный фон. Инфекционный фон – это наличие патогена, способного вызвать заражение, и условий, благоприятствующих этому.

Различают естественный и искусственный инфекционные фоны. Оценка на естественном фоне проводят в условиях эпифитотии или путем использования участков, где в результате многолетнего возделывания восприимчивой культуры произошло накопление инфекции. Естественный инфекционный фон целесообразно применять при работе с почвенными микроорганизмами. Искусственный фон создают, внося инфекцию в почву или непосредственно на растение.

Приемы искусственной инокуляции разнообразны, их выбор зависит от биологических особенностей патогена и растения. Способы и сроки заражения должны по возможности приближаться к тем, которые наблюдаются в естественных условиях.

2. Провокационный фон

Создание условий, способствующих заражению и развитию болезни называют провокационным фоном. Он создается без искусственного заражения, в расчете на запас естественной инфекции. Это достигают, например, изменением сроков посева, глубины заделки семян повышением влажности путем искусственного дождевания и т.д.

Так, при ранних сроках сева яровых создаются более благоприятные условия для заражения зерновых культур твердой головней. Для заражения озимой пшеницы, наоборот, поздние сроки посева более благоприятны.

Среда – это неотъемлемая часть инфекционного процесса. Необходимо знать, как внешние условия влияют на заражение, на развитие паразита и на проявление защитных свойств растения. При анализе почвенных условий обращают внимание на тип почвы, на ее механический состав, на наличие влаги, химические свойства и особенно на элементы питания растений.

Питательные элементы в почве влияют на защитные механизмы растений. Бенингу удалось установить, что избыток азота, при недостатке фосфора и калия, ведет к повышению восприимчивости к болезням.

На метеорологические условия при оценке устойчивости трудно повлиять в полевых испытаниях, но возможно изменять их в благоприятную для патогена сторону при лабораторных испытаниях и в теплицах.

Для многих грибов для заражения необходима капельно-жидкая влага, например, для возбудителя фитофтороза. Температура также оказывает большое значение на развитие патологического процесса. При пониженной температуре фитофтороз не развивается. Пшеница при повышении температуры становится более устойчивой к жёлтой ржавчине. С другой стороны, многие патологические процессы усиливаются с повышением температуры, так как паразиты больше выделяют токсинов и ферментов. Необходимо подбирать оптимальную температуру для заражения и развития патогена.

Определённое значение имеет освещённость. По данным Власова, для поражения томатов стриком необходимо в теплицах снижать температуру и освещённость. При работе с ржавчиной в зимнее время в теплицах необходимо давать дополнительное освещение и удлинять световой день. Таким образом, при создании инфекционного фона необходимо выращивать растения в определённых, оптимальных для заражения условиях.

3. Методы создания инфекционных фонов

Методы инокуляции растений очень разнообразны. В соответствии с особенностями биологии патогена и растения-хозяина, способами заражения, методы инокуляции можно разделить на несколько групп: 1) заражение через почву; 2) заражение семян; 3) заражение листьев, стеблей; 4) заражение цветков.

Заражение через почву. В почву участка, парника, теплицы вносят инфекционный материал: семена цветковых паразитов (заразики, повилики); чистые культуры почвенных грибов (*Fusarium*, *Verticillium*, *Botrytis*); измельчённые, пораженные ткани (кила капусты, рак картофеля); измельчённые склероции белой гнили и др. Можно предварительно несколько лет выращивать на участках сильно восприимчивые к патогену сорта. Это способствует накоплению инфекции.

Заражение почвы применяется при оценке заразиоустойчивости, устойчивости к корневым гнилям, к вилту, к болезням корней и корнеплодов. Дозы инфекции подбираются в зависимости от её вида.

Заражение семян. Ряд заболеваний – гельминтоспориоз, фузариоз, головня – передаётся семенами. Известно, что семенная инфекция бывает наружной и внутренней. Часто бактерии, споры грибов находятся на поверхности семян, вызывая заболевания растений уже в поле. Следовательно, при помощи заsporения семян болезнетворными организмами можно обеспечить заражение всходов.

Применяют заsporения сухим и влажным способом. При заsporении сухим способом семена встряхивают с спорами в закрытом сосуде. При влажном способе из спор готовят суспензию, которой опрыскивают семена, разложенные на поверхности тонким слоем. Культуры, семена которых покрыты плёнками, инокулируют после нарушения целостности плёнки. Например, семена овса, ячменя предварительно обрабатывают на молотильном аппарате. Кривченко предложил обрабатывать плёнчатые семена с суспензией спор в гомогенизаторе РТ-1. Для лучшего прорастания спор рекомендовано добавлять в суспензию питательную смесь (6% суслу, 0,2% агара, 1% декстрина). Э. Гешеле с сотрудниками предложил метод вакуум-инфильтрации для заsporения плёнчатых культур. Он заключается в проникновении под плёнки суспензии спор (12 г на 1 л) с помощью создания небольшого вакуума (10 мм рт. ст. в вакуум-приборе).

Заражение листьев, стеблей. Метод используется при оценке устойчивости к ржавчинным грибам, мучнистой росе, некоторым вирусам и бактериям.

Инфекционный материал (сухие споры, суспензии, гомогенаты и экстракты) в зависимости от его вида наносят на растения путём опыливания, опрыскивания или натирания. Опыливание сухими спорами проводят на увлажнённых листьях.

Суспензии готовят из культуры путём смыва. Споры ржавчинных грибов можно наносить в смеси с тальком (1 г спор на 50-100 г талька) с помощью порошокдувателя или ручными опыливателями. Инокуляцию ржавчиной проводят в вечернее время, когда ожидается выпадение росы. На 1 м² посева берут 20-50 мг всхожих спор. Перед инокуляцией растения целесообразно полить, опрыснуть водой. Затем желательно деланки накрыть плёнкой на ночь. Период увлажнения должен быть не менее 6 ч для стеблевой ржавчины и 4 ч – для бурой. Можно добавлять в суспензию 0,1% агара или твина-80 для прилипания.

Часто для инокуляции используют настои из поражённых листьев или стеблей. На 8 л суспензии (на 200 м²) необходимо взять 300 стеблей или 2000 поражённых ржавчиной листьев и хорошенько встряхнуть. Полученной суспензией опрыскивать растения. В лабораторных условиях после инокуляции растения помещают во влажные камеры – под стеклянные колпаки и т.п.

Заражение испытуемых растений контактными вирусами проводят с помощью натирания их листьев соком больных растений. Предварительно листья опыливают корборундом для появления микроранок.

При инфицировании неконтагиозными вирусам используют их переносчиков – тлей, цикадок, клещей и др. Заселяют растения под изоляторами вирофорными особями переносчиков, предварительно питавшихся на больных растениях. Также используют для инокуляции вирусами и фитоплазмами метод прививки больных черенков растений на здоровые.

Фитоплазму можно передавать с больных растений на здоровые и через повилику. Для этого повилику высаживают в вазоны с больными растениями, а затем перекидывают её стебли на здоровые растения.

Заражение цветков. Метод применяют при оценке устойчивости растений к возбудителям, проникающим через цветки (пыльная головня, спорынья злаков, *Monilia cinerea*, *Bacterium amilovorum* – бактериальный ожог плодовых). Инокуляцию цветков и завязей проводят путём из заспорения или обработки суспензией спор с использованием вакуум-приборов Кривченко.

Методы индивидуального заспорения. При заражении пыльной головнёй срезают ножницами один верхний и два нижних колоска, а из всех остальных колосков при помощи пинцета удаляют все средние цветки (как при скрещивании). Затем открывают каждый цветок и пинцетом наносят споры. Этот метод был предложен Брефельдом в 1905 году.

Методы заспорения колоса. Сейчас селекционные учреждения осуществляют цветковые заражения с использованием вакуум-прибора Кривченко, предложенного в 1960 году. Вакуум-метод более производителен, экономно расходует споровый материал. Суспензию составляют из 0,5 спор на 1 л воды. По данным Тапке, при температуре 19-29 °С и влажности воздуха 56-85 % ему удалось добиться 97 % заражения колосьев.

4. Инфекционная нагрузка

Количество инфекционного материала, необходимого для заражения, называется инфекционной нагрузкой. Она зависит от агрессивности возбудителя и

восприимчивости растения. Например, растение пшеницы можно заразить одной спорой ржавчины, но для того, чтобы вызвать заболевание фузариозом, необходимо 10000 спор на одно растение. Количество патогена, приходящегося на единицу учёта (на 1 растение, на 1 грамм почвы, на одно зерно, на 1 см² листа, на 1 см длины побега и т.д.) называют инфекционной нагрузкой.

Различают минимальную, максимальную и оптимальную инфекционную нагрузку. Для заражения облигатными паразитами требуется, как правило, меньшая инфекционная нагрузка, чем полупаразитами. Величиной инфекционной нагрузки можно измерить степень устойчивости сортов.

Оптимальная инфекционная нагрузка даёт наибольшее число случаев заражения при данных условиях. Её определение необходимо для получения достоверных данных об устойчивости. При слишком большой инфекционной нагрузке, так же как и при недостаточной, вероятность заражения может снижаться. На очень сильном инфекционном фоне сорта с различной восприимчивостью поражаются настолько одинаково, что нельзя выявить различия в устойчивости.

Оптимальную нагрузку можно определить, инокулируя неустойчивый к изучаемой болезни сорт последовательно разводимой суспензией спор патогена. Концентрацию спор определяют в капле суспензии под микроскопом (число спор в поле зрения). После проявления заражения определяют оптимальную нагрузку, которая в данных условиях обеспечивает наибольшее число заражений.

Таким образом, при оценке устойчивости растений необходимо обеспечить: 1) оптимальную инфекционную нагрузку; 2) выращивать испытуемые растения в оптимальных для заражения и развития патогена условиях. Только при соблюдении этих условий можно обеспечить получение достоверных сведений по устойчивости изучаемых сортов и гибридах.

Вопросы для самоконтроля

1. Дать определение инфекционному и провокационному фону
2. Чем провокационный фон отличается от инфекционного?
3. Какие методы применяют для создания инфекционных фонов в фитопатологии?
4. Что называют инфекционной нагрузкой?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Иммуитет растений / В.А. Шкаликов, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкаликов . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.

Дополнительная литература

1. Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. М.: Колос, 1978.
2. Инфекционные фоны в фитопатологии /под ред. Фадеева Ю.Н./ М.: Колос, 1979.
3. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.

ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К ПОВРЕЖДЕНИЯМ НАСЕКОМЫМИ

План

1. Устойчивость растений к вредителям (Биохимические особенности. Анатомо-морфологические особенности. Фенологические особенности)
2. Типы повреждений растений вредными насекомыми и их ответная реакция
3. Типы устойчивости (Отвержение и выбор растений вредителями. Антибиотическое воздействие кормового растения на вредителей. Вещества вторичного обмена. Структура особенности основных биополимеров, синтезируемых растениями)

1. Устойчивость растений к вредителям (Биохимические особенности. Анатомо-морфологические особенности. Фенологические особенности)

Между иммунитетом растений к микроорганизмам и иммунитетом к вредителям существуют принципиальные различия.

Вредители-насекомые, клещи, нематоды и другие в отличие от микроорганизмов при повреждении растений действуют избирательно, используя при этом целую систему рецепторов, то есть избирательную способность их при выборе кормовых растений определяют с помощью органов чувств. Результатом ее является высокая численность особей на предположительных фонах, то есть отвечающих их биологическим требованиям, и сравнительно небольшое количество или полное отсутствие на непригодных для питания. Наиболее ярко она (избирательность) выражена у самок в период кладки яиц как наследственное приспособительное свойство, обеспечивающее сохранение и поддержание определенного вида.

Растения, пригодные для питания, кладки яиц, вредители отыскивают по исходящим от них раздражителям (запах, окраска и др.). Реакция вредителя на раздражитель зависит от действия фактора среды (t °С, влажность, направление ветра, фаза растения и др.). Резко изменяет привлекательность растений внесение различных удобрений. Значительно влияет на избирательность насекомых общее состояние хозяина (растения). Например, колорадский жук выбирает для откладки яиц и питания ослабленные растения, особенно зараженные вирусами, а стеблевой мотылек наоборот.

После нахождения хозяина (растения) возможность перехода от фазы «контакт» к фазе «повреждение» определяется пищевой специализацией вредителя и свойствами кормового растения: биохимическими, анатомо-физиологическими, фенологическими.

Биохимические особенности. Выбор вредителями растения для питания или наоборот, исключение из числа кормовых, основан на их способности улавливать биохимические различия разных видов и сортов.

Пример, колорадский жук предпочитает табак, картофель дикий и культурный. Биологические требования к составу пищи у насекомых часто меняются. По мере развития растения происходит смена хозяина.

Анатомо-морфологические особенности Характер строения покровных тканей и анатомо-морфологические особенности растений влияют на избирательность вредителя.

Например, опушенность листьев мягкой пшеницы, более глубокие бороздки стимулируют яйцекладку гессенской мухи, а у твердой листья более гладкие и привлекательность вредителя меньше.

Панцирные сорта подсолнечника защищают семена от повреждения. Отродившиеся гусеницы не способны прогрызть панцирный слой оболочки, расположенный между пробковой и склеренхимной тканями. Это препятствует проникновению их в семянку.

Фенологические особенности. Многие вредители повреждают (или заселяют) растения только в определенные фазы их развития. Устойчивыми будут те, которые способны уйти от повреждений в критические фазы, когда потери ощутимы (шведская муха, просяной комарик и т.д.).

Устойчивые растения оказывают также антибиотическое действие на вредителя в момент питания и способны подавлять массовое развитие вредителя либо изменять продолжительность их развития? Антибиотические действия обусловлены содержанием в устойчивых формах растений биологически активных веществ.

2. Типы повреждений растений вредными насекомыми и их ответная реакция

Вредители наносят повреждения в процессе питания, а некоторые и в период откладки яиц. Тип повреждений, наблюдаемый при питании, обусловлен строением ротового аппарата и биологическими свойствами вида. Он специфичен. Характер и степень повреждений растений определяют дальнейшую их жизнеспособность.

У вредителей с грызущим ротовым аппаратом различают следующие типы повреждений: скелетирования, сплошное объедание листьев и т.д.

Повреждения, вызываемые вредителями с колюще-сосущим ротовым аппаратом существенно отличаются от повреждений насекомых с грызущим ротовым аппаратом. Их внешний вид определяется характером ответных реакций растения на внедрение частей ротового аппарата и действия вводимых слюнных секретов. Различают два типа его внедрения в ткани растений.

Интрацеллюлярный тип - введение частей ротового аппарата в межклеточное пространство через естественные ходы без нарушения целостности клеточных стенок. Характерно для тлей.

Интрацеллюлозный тип - введение ротового аппарата в ткани растений путем прокалывания клеточных стенок. Характерно для клопов, цикадок, клещей.

Некоторым видам тлей свойственны оба типа внедрения. Вокруг мест питания вредители с колюще-сосущим ротовым аппаратом наблюдаются следующие нарушения: окраски, образование вздутий, галлов, усыхания, опадание цветов, бутонов и т.д.

Вредители с колюще-сосущим ротовым аппаратом вступают в более тесные взаимоотношения с поврежденным растением. Введя со слюной ферменты в растение, они способны к внеклеточному перевариванию тканей хозяина. У растения нарушается обмен веществ, в собственных ферментах усиливаются гидролитические процессы.

3. Типы устойчивости (Отвержение и выбор растений вредителями.

Антибиотическое воздействие кормового растения на вредителей. Вещества вторичного обмена. Структура особенности основных биополимеров, синтезируемых растениями)

Иммунитет растений к вредителям равно как и к микроорганизмам (бактерии, вирусы, грибы) является важным биологическим свойством обеспечивающим выживаемость растительных органов.

Существует большое разнообразие форм проявления устойчивости растений к вредителям, причем многие из них дополняют друг друга.

Различают три основных типа проявления устойчивости:

1. Отвержение или выбор растений вредителями при откладке яиц или при питании (полная неповрежденность отдельных видов или сортов) растений определяется видом вредителей.

2. Антибиотическое воздействие кормового растения на вредителя (неповреждаемость или слабая повреждаемость).

3. Выносливость растений к повреждениям.

Отвержение и выбор растений вредителями. Известны виды и сорта растений, которые вредители не избирают или неохотно избирают для откладки яиц и питания. Другие виды и сорта охотно избираются ими. Насекомые благодаря хорошо развитым у них органам чувств хорошо различают и оценивают кормовые растения по окраске, микроструктуре их внешнего и внутреннего строения, микроструктуре поверхности растений, что человек может оценить только с помощью электронного микроскопа. Насекомые отлично распознают такие физиолого-биохимические состояния хозяина, улавливают различия в молекулярном строении веществ, продуцируемых растениями различных сортов и видов.

При выборе вредителем растений для откладки яиц и для питания большое значение для него имеет информация о скорости роста растения и его отдельных органов прохождении фаз развития растений. Пример с опушен-ностью и окраской выполненностью соломины и т.д.

Зрение насекомых не очень надежно, так как они плохо видят на большом расстоянии. А вот раздражители химической природы обладают большим радиусом действия. Химические раздражители действуют направленно по ветру. При выборе растений для питания первостепенную роль играют их питательная ценность - отсутствие или невысокий уровень механических барьеров для поглощения пищи, наличие в растениях фитостимуляторов, уровень содержания физиологически активных веществ, степень сбалансированности белков, углеводов, жиров и т.д. Для окончательного места питания насекомое делает пробные «кусы» растений.

Насекомые могут также выбирать оптимальные для него по возрасту и физиологическому состоянию растения. Так, например, выбор для питания меристематических зон, зон роста растений, типичных для сосущих насекомых, связано, очевидно, с уровнем концентрации в тканях ростовых гормонов. Гля чувствует эти гормоны на расстоянии. С этим связаны миграции тли с одного посева на другой. Хорошо реагирует на наличие или отсутствие Сахаров и их концентрацию в растениях луговой мотылек. Одни вещества в растениях обладают аттрактными действиями, другие репеллентными. Имеет значение и концентрация веществ: одни и те же вещества в малой концентрации являются аттрактантами, в большой - ре-пилентами. Реакция насекомых на содержание в растениях различных веществ или других свойств зависит от возраста и физиологического состояния насекомых. У ряда видов взрослых особей в период дополнительного питания расширяется круг используемых в пищу растений. У личиночных же фаз насекомых проявляются более специфичные требования к кормовым растениям.

Дистантная ориентация на пищевой фактор производится с помощью зрительных, механических и химических анализаторов.

На устойчивых сортах поиск вредителями места для откладки яиц и питания бывает затруднен. Он занимает значительно больше времени и требует от насекомых больших усилий, чем на неустойчивых. Это приводит к повышению энергетических затрат, снижению плодовитости самок, их преждевременной изнашиваемости и гибели.

Антибиотическое воздействие кормового растения на вредителей. Антибиоз - это неблагоприятное воздействие растения на фитофага, проявляющееся при использовании его насекомым в пищу или для откладки яиц. В качестве факторов антибиоза могут выступать:

- вещества вторичного обмена;
- структурные особенности основных биополимеров, синтезируемых растениями и степень их доступности для усвоения фитофагами;
- пищевая ценность растения для вредителя;
- анатомо-физиологические особенности растений, затрудняющие доступ фитофага к зонам его наиболее благоприятного питания;
- ростовые процессы растений, приводящие к самоочищению растения от вредителя или нарушающие условия нормального развития фитофага.

На территориях, занятых устойчивыми сортами растений, обычно создаются условия, предотвращающие массовые размножения насекомых. Сорта, обладающие свойствами антибиоза, становятся мощным рычагом управления численностью насекомых.

Вещества вторичного обмена. Растениям наряду с синтезом веществ первичного обмена свойственен синтез веществ вторичного обмена, одной из функций которых является охрана целостности организма.

Вещества вторичного обмена представлены в виде различных эфирных масел, алколоидов гликозидов и других веществ, специфичных для определенных групп растений на уровне семейств, родов, а также видов.

Например, колорадский жук перешел с дикорастущих пасленовых на картофель, который от своих диких сородичей отличается низким содержанием гликоалколоидов, что улучшало питание и размножение вредителя. Устранение фактора ингибирующего размножение, обеспечило этому виду колоссальные возможности для захвата огромных территорий.

Эти вещества, безусловно, играли большую роль в историческом прошлом, являясь одной из причин становления пищевой специализации фитофагов (группы потребителей крестоцветных, пасленовых, маревых и т.д.).

Вредители капусты, например, приобрели способность к обезвреживанию ядовитого гликозида синергина и к использованию его в качестве источника энергии.

Вредители табака приспособились к никотину, вредители клещевины - к цианогену. Никотин, анабазин, пиретрин широко известны как инсектициды.

Адаптации фитофагов к использованию растений, содержащих те или иные вещества вторичного обмена относительно, поэтому при питании растениями, содержащими более высокие концентрации веществ вторичного обмена фитофаги начинают испытывать их отрицательное антибиотическое действие.

Наиболее чувствительны к веществам вторичного обмена личинки младших возрастов. Они гибнут уже в первые дни питания на 70-80 % (колорадский жук, гусеницы кукурузного мотылька).

Кроме гибели они могут вызывать расстройство пищеварительной, нервной, половой и других систем. В некоторых случаях отрицательное влияние этих веществ отмечено на отложенные яйца, на растения устойчивых сортов (колорадский жук, пядица).

В селекции растений на устойчивость к вредителям оценка уровня содержания веществ вторичного обмена в различных сортах может усиленно использоваться в качестве маркера их устойчивости. Но вести селекцию на повышение концентрации этих веществ нельзя.

Структура особенности основных биополимеров, синтезируемых растениями. Известно, что наиболее эффективным источником биологической энергии являются углеводы. При усвоении биополимеров растений в процессе пищеварения большое значение имеет степень стереохимического соответствия гидролитических ферментов насекомых молекулярным структурам пищи. При таком соответствии обеспечивается быстрый с минимальными затратами энергии гидролиз биополимеров и их всасывание. И наоборот, энергетические затраты на переваривание пищи насекомым возрастают при недостаточном стереохимическом соответствии между гидролизами и структурными особенностями биополимеров пищи.

Важное значение имеет также степень сбалансированности различных питательных веществ в соответствии с требованиями насекомых. Эта несбалансированность приводит к неэффективному использованию элементов пищи. Поэтому большое иммунологическое значение имеет уровень атакуемости биополимеров пищи гидролизами потребителя. При низком уровне атакуемости даже те растения, которые характеризуются высокой биологической ценностью, не могут быть использованы потребителем полностью. В результате этого у насекомых возникает, так называемый синдром неполного голодания.

Усложнение формы полимеров пищевого субстрата свойственного устойчивым сортам приводит к различного рода отклонениям в жизнедеятельности фитофагов - усиливается секреция гидролитических ферментов, повышается их активность (клоп черепашка, личинки злаковых мух и т.д.). При питании фитофагов на несвойственных для него тканях на устойчивых сортах создается дисбаланс в организме, что приводит к задержке в росте, снижению накопления жировых запасов, низкой подвижности, пониженной устойчивости к неблагоприятным условиям среды (при перезимовке) и часто к гибели.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие основные задачи науки об иммунитете растений?
2. Назовите русских и зарубежных ученых внесших вклад в науку по иммунитету растений к вредителям?
3. На каких признаках основана устойчивость растений к вредителям?
4. Каковы основы биохимических, анатомо-морфологических и фенологических особенностей, являющихся критериями устойчивости?
5. Что представляют собой типы повреждений растений вредными насекомыми и какова ответная реакция на них растений?
6. Какие вы знаете типы реакций растений на повреждения?
7. Устойчивость растений к фитофагам. Биохимические особенности, анатомо-морфологические, фенологические.
8. Типы повреждений растений вредными насекомыми, их ответная реакция. Интрацеллюлярный и интрацеллюлозный типы.

9. Система иммунологических барьеров. Конституциональные и индуцированные барьеры. Морфологический, атрептический, ростовой, фенологический, органогенетический, выделительный, репарационный, оксидативный, ингибиторный.
10. Методы оценки устойчивости сортов. Оценка устойчивости форм в полевых условиях. Посев сортообразцов в зонах с постоянно высокой численностью фитофагов. Создание провокационных фонов. Создание искусственных фонов.
11. Современное состояние и перспективы создания устойчивых к вредителям сортов основных сельскохозяйственных культур: пшеницы и других колосовых культур, кукурузы к стеблевому кукурузному мотыльку.
12. Создание устойчивых форм и сортов подсолнечника к подсолнечниковой огневке.
13. Иммунитет картофеля к колорадскому жуку – типичному олигафагу.
14. Иммунитет овощных культур к капустной тле, капустным мухам, луковым мухам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иммунитет растений : учебник / ред. : В. А. Шкалик. - М. : КолосС, 2005. - 190 с. : ил. 4 л. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 5-9532-0328-4 : 132 р., 143.11 р.
2. Иммунитет растений к вредителям : учебное пособие / Л. И. Чекмарева, Е. В. Догадина, Г. И. Караваева. - Саратов : ФГОУ ВПО "Саратовский ГАУ", 2005. - 100 с. - ISBN 5-7011-0282-3 : 50 р.
3. **Плотникова, Л. Я.** Иммунитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л. Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0356-2 : 322.01 р., 160.50 р., 271.15 р.
4. Иммунитет культурных растений к болезням и вредителям : научное издание. (сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции, том 92 / ВАСХНИЛ, ВАСХНИЛ ; ред. В. Ф. Дорофеев. - Л. : ВАСХНИЛ, 1985. - 120 с.
5. Иммунитет растений : метод. указ. к лаб.-практ. занятиям / СГАУ ; сост. Т. М. Хорошева. - Саратов : ФГОУ ВПО "Саратовский ГАУ", 2009. - 44 с. - 6.44 р.
6. Иммунитет растений/ В.А. Шкалик, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкалик. - М.: КолосС, 2005. - 190 с.
7. Иммунитет растений: Метод. указания к лабораторно- практическим занятиям студентов специальностей Защита растений и Селекция и генетика сельскохозяйственных культур. / Т.М. Хорошева, ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ» - Саратов, 2009. - 44 с.
8. Методические указания к лабораторно-практическим занятиям по иммунитету растений к инфекционным болезням. Саратов: Изд-во СХИ, 1994. - 36 с.
9. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.
10. Попкова К.В., Качалова З.П. Практикум по иммунитету растений. М.: Колос, 1984. 175 с.
11. **Практикум по иммунитету растений к вредителям:** Учеб. пособ./Ленинград. СХИ [Текст] : учебное пособие. - [Б. м. : б. и.], 1989. - с. - Б. ц.
12. **Проблемы иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням** [Текст] / АН БССР. - Минск : Наука и техника, 1988. - 248 с. - 2.50 р.

13. **Теоретические основы иммунитета растений** к болезням: Сб. науч. тр./ ВИЗР [Текст] : научно-популярная литература. - [Б. м. : б. и.], 1988. - ., 119 с. - Б. ц.
14. Устойчивость плодовых **растений** к вредителям и болезням / А. М. Соколов, Р. А. Соколова. - М. : Колос, 1974. - 160 с. : ил. - Список лит.: с.154-159. - 0.29 р.
15. Учение об **иммунитете растений** : учебник / К.В. Попкова. - М. : Колос, 1979. - 272 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).
16. Чекмарева Л.И., Догадина Е.В. и др. Иммунитет растений к вредителям. Саратов: Изд-во СГАУ, 2005. – 100 с.
17. Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Слепян Э.И. Иммунитет растений к вредителям и болезням. Л.: Агропромиздат, 1986.
18. **Шапиро, И. Д. Иммунитет растений** к вредителям и болезням /И. Д. Шапиро, Н. А. Вилкова, Слепян Э. И [Текст] : научно-популярная литература / И. Шапиро. - Л.: Агропромиздат : [б. и.], 1986. - 192 с.

Биологическая система «вредитель – кормовое растение»

1. Формы пищевой специализации вредителей.
2. Выносливость растений и онтогенез растений.
3. Система иммунологических барьеров растений – атриптический, анатомо-морфологический, физиологический и органогенетический, ростовой и репарационный, гало-тиретогенетический и др.

1. Формы пищевой специализации вредителей

Рассмотрение взаимоотношений фитофагов и их кормовых растений в связи с системой иммуногенетической защиты растений вызывает необходимость анализа пищевой специализации вредителей. Еще выдающийся советский ученый Н.И. Вавилов (1919, 1964) рассматривал явления иммунитета растений как синоним понятия «пищевая специализация паразита». В развитие идей Ы.И. Вавилова современные иммунологи в качестве первоочередных задач в решении проблемы фитоиммунитета выдвигают изучение специализации патогенных организмов и их адаптации к антибиотическому воздействию растений, что, в свою очередь, вызывает необходимость изучения эволюции паразитизма патогенов (Вердеревский, 1966; Дунин, 1966, и др.).

Круг явлений, определяющих выбор или отвержение насекомыми растений для питания и откладки яиц, степень благоприятности корма, его усвояемость и т. д., дает представление, с одной стороны, об особенностях пищевой специализации фитофагов и, с другой - об основных факторах иммунитета.

Одним из наиболее сложных для решения и широко обсуждаемых в специальной мировой литературе является вопрос о механизмах, определяющих пищевую специализацию фитофагов.

Своеобразие современных систем «кормовое растение (повреждаемая культура) - фитофаг» определяется длительностью сопряженной эволюции организмов, обусловившей формирование адаптивных черт у партнеров.

Известно, что организмы в биоценозах связаны как единством жизненного субстрата, так и единством эволюционного процесса.

В условиях трофической эволюции основное направление отбора способствует развитию стабилизирующих регуляторных механизмов продуктивности популяций, населяющих биоценоз, и усиливает взаимосвязи между ними. В ходе сопряженной эволюции растений и их потребителей-фитофагов действие отбора было направлено на сохранение и совершенствование связей, повышающих устойчивость и прочность этой экологической системы. С экологической точки зрения специализацию фитофагов по отношению к кормовым растениям можно рассматривать как один из механизмов поддержания и сохранения устойчивости рассматриваемой системы.

Живая система всегда оказывается приспособленной к условиям существования, что считают наиболее характерной чертой жизни. При этом любой адаптационный процесс, по свидетельству Г. Селье (1960) и многих других, по своей сути есть процесс энергетический, не отделимый от других энергетических процессов организма и требующий постоянного притока энергии извне.

По мере повышения уровня организации организмов наряду с совершенствованием использования энергии повышается их зависимость от источников энергии. У гетеротрофов пища служит единственным источником пластического и энергетического обеспечения. Насекомые благодаря своим специфиче-

ским особенностям могут быть отнесены к организмам с очень высоким уровнем энергетических затрат.

Видовые адаптации, по свидетельству С.С. Шварца (1969), весьма разнообразны и необозримо совершенны, что определяется не только их функциональной активностью, но и энергетической стоимостью. Отсюда становится очевидным значение экономизации обмена и совершенствования способности к накоплению энергетических резервов как важнейших адаптации. Известно, что в норме функциональные механизмы организма действуют с минимальной затратой энергии.

Экономия энергии, даже, казалось бы, самая ничтожная, может иметь решающее значение в жизнедеятельности и эволюции организмов, в том числе и насекомых. Особенно важным, по мнению С.С. Шварца (1969), следует считать соотношение энергетических потребностей животного с затратами энергии на добывание корма, что во многих случаях предопределяет пути микроэволюционных преобразований. В сопряженной эволюции с консументами основным направлением приспособительной изменчивости у растения-хозяина было развитие защитных механизмов от многочисленных врагов, в том числе и насекомых. С этим, очевидно, связана часто проявляющаяся общность факторов резистентности по отношению ко многим повреждающим агентам. В то же время адаптации у фитофагов оказались направленными на приспособление к наиболее рациональному использованию материально-энергетических ресурсов, поставляемых кормовым растением. Эта тенденция выразилась у фитофагов в многочисленных приспособлениях, затронувших различные уровни и организации. Это привело к становлению гостальной, топической и онтогенетической специализации. У насекомых, в свою очередь, эволюционировали и механизмы защиты от отрицательных воздействий хозяина.

Применительно к фитофагам различают несколько категорий пищевой специализации: 1) гостальную специализацию, приводящую к приобретению способности нормально существовать и развиваться лишь на растениях-хозяевах, относящихся к определенным систематическим группам; 2) топическую специализацию, при которой виды оказываются способными развиваться лишь при условии особой локализации на хозяевах; 3) онтогенетическую специализацию, приводящую к возникновению способности развиваться на органах хозяина, находящихся в определенном для каждого вида фитофага возрасте и морфофизиологическом состоянии. При этом гостальная специфичность выступает как основная категория специализации, производными от которой являются две другие взаимосвязанные категории: топическая и онтогенетическая,

С точки зрения понимания природы устойчивости растений большой интерес представляет деление гостальной специфичности в соответствии с различиями таксономического ранга хозяев на: 1) специфичность крупных таксонов потребителей к крупным таксонам хозяев; 2) специфичность семейств или основных надсемейственных таксонов по отношению к роду, семейству или основным надсемейственным таксонам хозяев; 3) специфичность к виду и надвидовым таксонам хозяев; 4) специфичность вида-паразита или симбионта к внутривидовым группам, видам или родам хозяев (Слепян, 1973). Заслуживает внимания при рассмотрении гостальной специализации наличие существенных различий между так называемой реальной и потенциальной специфичностью отмеченной у паразитов по отношению к их хозяевам (Киршенблат, 1941; Догель, 1962).

Различия между растениями, относящимися к группе потенциально возможных для питания и растениями оптимальными, зависят от следующих причин:

1) форм поведения, в которых выявляются избирательные отношения насекомого к определенным растениям, обусловленные реакцией на тот или иной признак последних; 2) влияния растения на насекомое при питании. Например, ряд видов тлей и клопов (вредная черепашка) меняет место питания в зависимости от состояния и расположения конуса нарастания (рис. 5.2). Сочетание этих условий и определяет широкий спектр внутривидового разнообразия градаций устойчивости растений к вредителям.

Общепринятое деление фитофагов по широте пищевых связей на поли-, олиго- и монофагов, по существу, не отражает существования в каждой группе предпочтения определенного круга растений, в том числе и внутривидовых форм, которыми изобилуют культурные виды растений. Среди фитофагов наиболее широко представлены поли- и олигофага, включающие виды с более широкой или узкой специализацией. Доместикация и селекция растений привели к широкому их полиморфизму, что, в свою очередь, углубило процессы пищевой специализации фитофагов. Часто генетическая природа этих форм бывает гораздо сложнее, чем у диких видов.

Необходимость вычленения специфичности фитофагов к внутривидовым формам растений (сортам, гибридам, линиям) совершенно очевидна. Этот уровень пищевой специализации определяется факторами сортовой устойчивости растений. Н.И. Вавилов (1939) придавал большое значение наряду с родовым и видовым иммунитетом разнообразию представленности иммунитета полиморфных видов - от практически полной их резистентности до сильной восприимчивости.

Таким образом, напряжение иммунитета к вредителям на посевах культурных растений поддерживается иммуногенной защитой разных таксономических категорий растений: семейств, подсемейств, триб, родов, видов и внутривидовых форм. Выделение этих форм иммунитета растений базируется на соответствующих уровнях гостальной специализации фитофагов. Устойчивость растений к поли-, олиго- и монофагам может определяться каждой из названных форм иммунитета или их сочетанием. Характерно, что для полифагов большое значение имеют факторы, определяющие внутривидовую (сортовую) устойчивость. Вместе с тем на первых этапах изучения природы иммунитета растений к вредителям сложилось мнение о трудности нахождением устойчивых к многоядным вредителям форм растений и невозможности их создания (Щегол ев, 1938). Однако, как показывает мировой опыт, наиболее значительные успехи были достигнуты в селекции устойчивых к полифагам и широким олигофагам сортов сельскохозяйственных культур.

В отношении гостальной специфичности, особенно видов с широким кругом кормовых растений, можно выделить три уровня специализации: 1) специализация, ограничивающая круг растений, возможных для питания в пределах относительно крупных их таксономических групп; 2) специализация, выражающаяся в предпочтении определенных форм растений из числа возможных; 3) специализация, выражающаяся в предпочтении внутривидовых форм полиморфных видов растений. Поиски причин подобной специализации, предпринятые многими исследователями, породили различные гипотезы, трактующие избирательность насекомых по отношению к растениям с самых разных позиций.

Топическая и онтогенетическая специализация фитофагов выступают для каждого вида растений и животных как неизбежность биологического прогресса, в связи с чем становится очевидным, что избирательное отношение фитофагов к видам и внутривидовым формам кормовых растений следует рассматривать лишь как ступень пищевой специализации насекомых.

Рассмотрение гостальной специализации фитофагов создает некоторую иллюзию их широких возможностей в использовании разнообразных пищевых субстратов, представляемых различными органами растений. Однако из огромного числа фитофагов лишь ограниченное число видов способно питаться на всех без исключения органах растений. Среди фитофагов четко выделяются строго специализированные группы: филофаги, ксилофаги, ризофаги, антофаги, карпофаги др. Становление топической специализации, помимо органотропности -приуроченности к определенным органам и системам органов, проявляется на тканевом (гистротропность) и клеточном (цитотропность) уровнях, когда в пределах каждого органа растения фитофаги предпочитают питаться определенными тканями и их структурами.

Можно полагать, что обилие видов фитофагов, приуроченных к вегетативным органам растений, отражает особенности прогрессивной эволюции покрытосеменных. Ароморфоз цветковых растений, по мнению ряда исследователей, базировался в первую очередь на постоянных, т.е. вегетативных органах (Крыжановский, 1958; Яценко-Хмелевский, 1958; Попов, 1963; Проханов, 1965; Тихомиров, 1965, и др.). Очевидно, в связи с этим высокого совершенства достигла и иммуногенная система вегетативной сферы растений. Важные физиологические функции, выполняемые вегетативными органами, и обилие массы имели, как можно полагать, решающее значение для приспособительной эволюции фитофагов. Существенным в становлении специфичности фитофагов следует считать и тот факт, что «основной линией прогрессивной эволюции высших растений является не усовершенствование структур, а убыстрение темпов роста и развития». Это свойство, присущее покрытосеменным, усилило значение ростового барьера как одного из важных элементов иммунной системы растений. В то же время ускорение темпов роста и происходящую в связи с этим легкость регенерации точек роста у покрытосеменных М.Г. Попов (1963) связывает с увеличением и усложнением белковой молекулы. Следствием этих существенных преобразований белка явился синтез самых разнообразных форм побочных продуктов жизнедеятельности растений: алкалоидов, эфирных масел, органических кислот и т.д. Эти соединения, обладая широким спектром антибиотического действия, играют огромную роль в иммуногенной системе растений.

Существенными во взаимосвязях с насекомыми следует признать такие онтогенетические особенности растений, как способность к восстановлению органов благодаря специфическим тканям - первичной и вторичной меристемам - и способность к ослаблению связей с внешней средой или сведение этого взаимодействия к минимуму в отдельные периоды онтогенеза, выраженные физической и физиологической изоляцией.

Экологическое своеобразие системы «насекомое-фитофаг-кормовое растение» определяется необходимостью периодического возобновления взаимосвязей между составляющими ее элементами - растением и насекомым. Особенно яркую выраженность онтогенетической периодичности становления система получила во взаимоотношениях фитофагов с культурными растениями, где в результате ротации культур в севообороте происходят частые смены стадий. В связи с этим результативность взаимодействия растений и их потребителей - фитофагов — в значительной степени зависит от синхронизации развития партнеров.

Надежность и устойчивость взаимосвязей фитофагов с кормовыми растениями обеспечивается согласованностью в пространстве и времени определенных

морфофункциональных изменений тех и других организмов (Шапиро, 1962,1985; Вилкова, 1980).

Следствием этого явилось становление у насекомых особых типов сопряженности циклов развития с циклами развития хозяев. Приуроченность к определенным возрастным периодам развития растений, в основе которой лежит топическая специфичность, свойственна всем группам фитофагов. Однако более четко выраженная зависимость от определенных этапов органогенеза кормового растения проявляется у фитофагов, приспособившихся к внутритканевому образу жизни.

Таким образом, в сопряженной эволюции с растением-хозяином формирование приспособительных черт фитофагов проходило на фоне сложных кинетических изменений, происходящих в онтогенезе растений, носящих характер циклических - ростовых и органообразовательных процессов, в основе которых лежат физико-химические превращения энергетических и пластических веществ в растениях. В связи с этим приспособительная эволюция фитофагов была подчинена особенностям морфоанатомической конституции, характеру и темпам формирования и дифференциации различных органов и тканей растений в онтогенезе последних, особенностям синтеза, транспорта и резервирования растениями веществ основного и «вторичного» обменов. В связи с этим можно полагать, что адаптации фитофагов были направлены в сторону морфо-физиологических приспособлений, обеспечивающих потребителям относительно гомеостатические условия использования в пищу непрерывно меняющихся в онтогенезе растений форм и уровня содержания пластических и энергетических ресурсов (Шапиро, Вилкова, 1973).

Этот процесс нашел свое выражение в становлении у насекомых строгой приуроченности к использованию лишь определенных органов и тканей, находящихся на тех или иных этапах формирования. Так, для многих видов насекомых хорошо известна приуроченность к питанию осевыми органами, находящимися на определенных этапах онтогенеза. Еще более выражена приуроченность многих видов насекомых к питанию репродуктивными органами лишь на тех или иных этапах органогенеза. Во многих случаях относительно гомеостатические условия питания насекомых обеспечиваются путем приспособления к питанию строго определенными тканями растений. Это особенно ярко проявляется в приспособлении многих видов сосущих насекомых к высасыванию соков из эмбриональных тканей, паренхимы, флоэмы и других специализированных тканей растений. Принцип анализа сопряженности онтогенезов фитофагов и их кормовых растений позволил подойти к пониманию сущности топической и онтогенетической специализации многих видов.

Приобретению фитофагами в процессе эволюции приуроченности к оптимальным кормовым растениям, определенного морфофизиологического состояния, способствовала необходимость преодоления барьеров иммунной системы растений - тканевого (эпидерма, пробка, склеренхима, древесина), осмотического, ростового, органогенетического (большая скорость роста и дифференциации органов и тканей) и метаболического -наличие токсических соединений. Этот процесс нашел выражение в становлении у насекомых строгой приуроченности к использованию определенных органов тканей растений, находящихся на тех или иных этапах формирования.

2. Выносливость растений и онтогенез растений

Показаны типы повреждений растений и их ответные реакции. Даны антибиотические воздействия кормового растения на вредителей. Описан мутационный процесс в связи с загрязнением окружающей среды.

. Выносливость растений - это их способность к восстановлению нарушенных повреждением функций, обеспечивающих формирование урожая без заметных потерь. Основу выносливости растений составляет их способность сохранять высокий уровень обменных процессов или усиливать его в ответ на повреждение. Повреждение растений грызущими вредителями ограничивается, как правило, механическим воздействием на ткани.

Вводимые сосущими вредителями в растение физиологически активные вещества отрицательно влияют на ход физиолого-биохимических процессов растений.

Повреждение растений грызущими вредителями чаще всего имеют локальное значение. Выносливость растений к повреждениям в этом случае высокая. Повреждения листьев, в сильной степени, считается патологическим процессом и приобретает всеобщий для растения генерализованный характер.

Повреждение растения сосущими вредителями способны дезорганизовать физиологические функции растений более широко. Поэтому их воздействие по своему характеру имеет много общих черт с воздействием на растение микроорганизмов.

Однако на степень вреда в этих случаях оказывает большое влияние условия роста растений.

Известно, что не всякое повреждение причиняет растениям вред и приводит к снижению урожая. Часто у поврежденных растений стимулируется обмен, повышается их продуктивность. Вредом можно считать лишь ту меру наносимых фитофагом повреждений культурным растениям, которая приводит к снижению количества и качества урожая. Выносливость растений и онтогенез растений:

На I этапе всходы у одних растений поврежденность листьев на 25-50 % стимулирует дальнейший рост (злаки, картофель, горох), у других - снижает количество и качество урожая (свекла, хлопчатник). Эти культуры очень чувствительны к повреждениям. Если же на II-III этапе онтогенеза у растений поврежден конус нарастания, то они могут сформировать взамен погибшего дополнительные продуктивные стебли.

На III-IV-V-VI этапах онтогенеза повреждения листьев и стеблей приводит к ухудшению условий закладки и формирования репродуктивных органов. Это приводит к ослаблению их развития и снижения продуктивности.

На VII—VIII этапах онтогенеза большое значение приобретает выносливость растений к вредителям, повреждающим верхние части стеблей и побегов, в которых находятся продуктивные органы. --

На IX-X-XII этапах онтогенеза выносливость может быть отмечена за счет деятельности листьев, обслуживающих соцветие или плод, «усиления» фотосинтетической деятельности самого плода или соцветия, створок, колосковых чешуи, за счет ускоренноеTM и более полному оттоку пластических веществ в репродуктивные органы.

Выносливость к повреждениям различных органов. Наибольшее значение для выносливости имеют:

- 1 - скорость роста и характер формирования корневой системы;
- 2 - способность и скорость репродукции новых корней;

3 - темпы загнивания ран и устойчивость корней к гниению.

Например, выносливость белокочанной капусты к повреждению личинками капустных мух зависит от темпов одревеснения центрального цилиндра и от возможности сорта формировать дополнительные корни.

Выносливость пшеницы и ячменя к хлебным стеблевым пилильщикам связана со степенью заполненности стеблей паренхимой к началу питания личинок.

Выносливость растений к повреждениям сосущими вредителями. Введение вредителями в растенья пищеварительных соков вызывает у них глубокое физиологическое нарушение.

При повреждении конуса нарастания на ранних этапах органогенеза растение (побег, стебель) гибнет.

При повреждении листьев они деформируются, снижается фотосинтетическая поверхность, понижается продуктивность растений.

Повреждение сосущими вредителями зеленых частей растений (I—VIII этапы онтогенеза) носит сходный наиболее общий характер, что связано, очевидно, с переносом вводимых вредителями физиологически активных веществ по сосудистой системе.

При повреждении растений на завершающих этапах созревания зерновок (семян и других репродуктивных органов) действие ферментов в растениях ограничено очень небольшой зоной, то есть локально.

Выносливость растений к повреждениям клопами зависит во многом от уровня гидролизующего действия ферментов их слюнных желез (их активности и количества). Хлебные клопы при повреждении растений вводят в них комплекс ферментов, нарушая нормальный углеводный, липидный и белковый обмен растений. Выносливость различных сортов пшеницы к повреждению клопами обусловлена степенью податливости зерновок атакующему воздействию их гидролитических ферментов.

Выносливость различных сортов сельскохозяйственных культур к повреждению сосущими вредителями существенно различается. Это обусловлено глубиной и скоростью прохождения разрушительных процессов в растениях и выраженностью у сортов физиологических барьеров, ослабляющих эти процессы. Поэтому выносливые растения обычно, несмотря на нанесенные им повреждения, формируют удовлетворительный урожай.

3. Система иммунологических барьеров растений

Система иммунологических барьеров растений включает конституциональные и индуцированные барьеры, обеспечивающие защиту вегетативных и репродуктивных органов от насекомых фитофагов.

Конституциональный иммунитет растений к вредителям включает морфологический атрептический, ростовой, физиологический и органогенетический иммунитеты.

К морфологическому барьеру относятся анатомо-морфологические структуры растений, обуславливающие невозможность или сильно затрудняющие использование растения для питания, откладки яиц и т.д.

Атрептический барьер обусловлен специфическими структурными особенностями молекулярного строения биополимеров основных питательных веществ растений, используемых вредными организмами. Структурные особенности биополимера создают защиту от гидролизующего действия ферментов насекомых.

Ростовой барьер связан с характером роста различных органов растений и отдельных их частей во времени и пространстве (самоочищающие растения от вредителя или антибиотическое воздействие на яйца и личинки).

Физиологический барьер обусловлен содержанием в растениях физиологически активных веществ. Питание на видах и сортах растений, содержащих высокие концентрации этих веществ, относящихся к развитым классам химических соединений, приводят к угнетению физиологического состояния, а иногда и к гибели насекомых.

Органогенетический барьер связан с ростом и степенью дифференциации растительных тканей. Устойчивость растений выражается в мере способности поврежденного растения к восстановлению процессов рационального использования синтезируемой им энергии.

Основные формы такого ответа проявляются путем формирования в растениях специфических индуцированных барьеров, к которым относятся выделительный, некротический, репарационный, гало и теритогенетический, оксидативный и ингибиторный.

Выделительный барьер - поврежденные группы клеток растений отмирают и высыхают, лишая фитофага возможности питаться (получение питательных веществ).

Репарационный барьер - восстановление утраченных органов - листьев, побегов и т.д.

Гало- и теритогенетические барьеры возникают, когда вредитель при питании выделяет в растительные ткани помимо гидролитических ферментов физиологически активные вещества (триптофан). Растения отвечают на это реакцией в виде разрастания тканей, что приводит к формированию новообразований - галлов и терит.

Оксидативный барьер - у поврежденных растений повышается уровень окислительно-восстановительных процессов, а окислительные процессы повышают физиологическую активность веществ вторичного обмена.

Ингибиторный барьер обусловлен тем, что в результате повреждения растений вредителями может происходить индуцированное усиление ингибиторов пищеварения и питания насекомых.

Генетика иммунитета растений

Виды растений, также как и паразиты, не являются однородными. Они состоят из линий (биотипов), различающихся по биологическим свойствам, в том числе и по устойчивости.

В частности, наиболее изменчивую по составу группу представляет собой перекрестноопыляемые сорта. Чистые линии у них получаются путем близкородственного скрещивания при самоопылении. Они генетически однородны. По сравнению с видами сорта более гомогенны. У самоопыляемых видов сорт иногда может состоять даже из одного биотипа.

Таким образом, различные виды, как паразиты, так и растения-хозяева представляют собой популяцию с разной степенью специализации по патогенноеTM и восприимчивости.

Эти две обособленные генетические системы - «растение» и «паразит» оказывают друг на друга взаимное селективное влияние. Поэтому наибольшее генетическое разнообразие и интенсивное формирование складываются в местах их длительного совместного существования. Значительная гетерогенность популяций препятствует накоплению патогенов.

В результате длительного взаимодействия сохраняются растения, обладающие групповым (комплексным) иммунитетом.

Например, у картофеля выявлен дикий вид *Solanum semidemissum* устойчивый к фитофторе и неповреждаемый колорадским жуком.

Массовые размножения насекомых вредителей являются результатом деятельности человека. Выращивание ограниченного числа сортов на огромных площадях благоприятствует, как правило, накоплению и быстрому распространению патогена. Особенно быстро идет этот процесс тогда, когда происходит контакт тех форм патогена и хозяина, которые ранее существовали географически изолировано (филлоксера, завезенная из Америки в Европу). Вот, что значит сопряженная эволюция растения и патогена.

Анализ генетического разнообразия у семенных растений и специализированных видов вредителей в центрах их формирования позволили предположить, что взаимоотношение между ними в процессе сопряженной эволюции приводят к возникновению комплементарных генетических систем.

Наличие взаимодействующих генов у растений и их паразитов было доказано экспериментально в 1962 году американским ученым Флором. Он предложил гипотезу «ген» на «ген» и показал, что каждому гену растения, контролирующему ответную реакцию на заражение соответствует ген вирулентности паразита, вызывающий ее. Расой паразита с одним геном вирулентности поражаются сорта, имеющие один ген устойчивости. Для того, чтобы раса смогла заразить сорт с двумя генами устойчивости она должна нести не менее двух генов вирулентности. А вирулентная раса поражает сорта, у которых нет генов устойчивости. Каждая пара комплементарных генов - «устойчивости-вирулентности» действует независимо от других пар. Таким образом, показано, что генетика изучает взаимодействие двух генов - паразита и хозяина.

Ускорению устойчивости у растений в центрах их происхождения способствовало формированию в этих условиях доминантных генов ответственных за иммунитет. Появлению сильных доминантных генов иммунитета способствует свободное скрещивание и обогащение генофонда за счет естественных мутаций, возникающих с повышенной частотой на обширных территориях. В центрах происхождения возделываемых растений под влиянием различий в условиях среды обитания на ограниченной территории появляются рецессивные признаки других растений.

Как показал Н.И. Вавилов, в эндемичных (местных) географических микроцентрах дикорастущих видов формируются рецессивные формы. Вид, выйдя из микроцентра на обширную территорию, бывает подвержен мутационным изменениям, что приводило к появлению видов с доминантными генами устойчивости (разнокачественных популяций по количеству биотипов).

С началом земледельческой культуры связан этап в развитии взаимосвязей фитофагов с кормовыми растениями. Этот процесс сопровождался резким ослаблением иммунных сил растений, что послужило большим импульсом к формированию агрессивных вредителей культурных растений. По мере окультуривания диких родичей сельскохозяйственных растений снижалась их устойчивость к вредным организмам, что связано с перестройкой их морфофизиологических особенностей. Например, установлено, что 14-хромосомные виды пшеницы привлекают к себе наибольшее число клопов по сравнению с 42-хромосомными. Жуковский П.М. отмечал, что результатом сопряженной эволюции хозяина и паразита является выживание и сохранность в

естественной обстановке устойчивых форм хозяина, несмотря на то, что паразит образует нередко вирулентные расы и биотипы.

Эффективность иммунологических барьеров растительных организмов зависит как от их индивидуальных физиологических особенностей, во многом связанных с состоянием окружающей среды, так и от их наследственных генетических отличий, определяющих основные показатели их роста и развития обмена веществ.

Известно, что с полиплоидией, например, связаны размеры растений в целом.

Это имеет большое значение для иммунитета. Ростовый иммунологический барьер предотвращает возможность локализации фитопатогенных организмов на поверхности растений-хозяев или же в их тканях и клетках. В результате этого нормальное развитие вредных организмов нарушается и они гибнут. При увеличении числа органов растений и их размеров часть из них остаются не заселенными фитопатогенными организмами. Это предотвращает их отмирание и способствует сохранению растениями их жизнедеятельности.

Большое значение для осуществления иммунитета имеют генные мутации, в результате которых в растениях синтезируются физиологически активные соединения, изменяется водный и минеральный обмен, осмотическое давление, изменения в строении клеточных оболочек (одревеснение).

Генетическая рекомбинация также играет роль в иммунитете.

Хромосомные абберации (изменение структуры хромосом) - иногда приводят к изменению органов и тканей, что затрудняет использование их в пищу и как среду обитания.

Мутационный процесс

Происходящие в организме мутации как морфологические, физиологические, биохимические изменения в растениях и иммунологический барьер (морфофизиологический, биохимический, физиологический) тесно взаимодействуют. В результате чего устойчивость может повышаться или снижаться.

У паразитов также наблюдаются мутации, так как растения влияют на вредные организмы. Воздействие растений-хозяев -одна из основных причин возникновения изменчивости у их потребителей.

Одни физиологически активные вещества способствуют наследственной изменчивости. Другие (алкалоиды, гликозиды и т.д.) обладают собственной мутагенной активностью и могут оказываться причиной появления индивидуальных мутаций.

Большое значение в наследственной изменчивости вредных организмов приобретает химическое загрязнение растений различного рода химическими загрязнениями, так как многие из этих загрязнений мутагенны.

Иммунитет растений и загрязнение окружающей среды

Основными причинами изменяющими среду обитания (воздух, природные воды, почвы и т.д.) являются следующие:

- химическое загрязнение выбросами производственных предприятий в процессе добычи и переработки природного сырья, химическое загрязнение в результате несоблюдения регламента применения химических средств в различных отраслях, в том числе в сельском хозяйстве;

- снижение содержания кислорода в атмосфере, воде, почве;

- изменение содержания воды (снижение или увеличение).

Наиболее опасно для сельскохозяйственных растений загрязнение среды их обитания, так называемыми трансформирующими химическими соединениями, к

которым принадлежат, например, многие полициклические ароматические углеводороды, нитросоединения и т.д.

Эти соединения способны вызывать различные сочетания наследственных изменений пороков строения и развития, ослабления иммунитета, повышение вредоносности вредителей и возбудителей болезней, расширение границ их распространения.

Антропогенные изменения характеристик среды обитания:

1. Изменение температурного режима связанного с воздействием локального повышения (или понижения) суточной, месячной и т.д. температуры связанной с горно-техническим гидроэнергетическим строительством, изменением рельефа и т.д.

2. Изменение водного режима.

3. Изменение режима полей радиации. Антропогенные изменения механических характеристик

среды связано с ее механическим загрязнением (увеличение пылевых частиц, аэрозолей, стихийных процессов).

Особенно важными являются химические и физические повреждаемые агенты, которые приводят к общему ослаблению растений, их иммунологических барьеров.

Культурные растения менее стойки, чем дикорастущие при воздействии антропогенных повреждающих агентов. Разработка способов и существенного повышения иммунитета сельскохозяйственных растений к такого рода воздействиям являются самостоятельной и важной работой.

Вопросы для самоконтроля

1. Как формируются и на что направлены приспособительные черты фитофагов на основе сопряженной эволюции их с растением-хозяином?
2. Назовите основные типы устойчивости растений к вредителям и их классификацию?
3. Что представляет собой конституциональный иммунитет растений к вредителя
4. Назовите барьеры этого типа?
5. Где используется конституциональный иммунитет растений, примеры?
6. Значение работ Н.И. Вавилова для разработки методов выведения устойчивых форм растения к вредным организмам?
7. Раскройте понятия иммунитет растений и загрязнение окружающей среды?
8. Устойчивость растений к фитофагам. Биохимические особенности, анатомо-морфологические, фенологические.
9. Типы повреждений растений вредными насекомыми, их ответная реакция. Интрацеллюлярный и интрацеллюлозный типы.
10. Система иммунологических барьеров. Конституциональные и индуцированные барьеры. Морфологический, атрептический, ростовой, фенологический, органогенетический, выделительный, репарационный, оксидативный, ингибиторный.
11. Методы оценки устойчивости сортов. Оценка устойчивости форм в полевых условиях. Посев сортообразцов в зонах с постоянно высокой численностью фитофагов. Создание провокационных фонов. Создание искусственных фонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вавилов, Н. И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петровской СХА. Вып. 1-4. - М., 1919.

2. *Вердеревский, ДД.* Теоретические основы методики селекции невосприимчивых к болезням сортов сельскохозяйственных культур // Итога работы IV Всес. совещ. по иммунитету с.-х. растений. Ч. III. Кишинев, КСХИ, 1966. - С. 255-269.
3. *Дунин, М. С.* Общие факторы и закономерности иммуногенеза и практическое использование в растениеводстве // Докл. ТСХА. 1966.-Т. 118.-С. 67-80.
5. *Проханов, Я. И.* Возникновение двудольных многолетних трав // Проблемы филогении растений. - М.: Наука, 1965. - С. 111-123.
6. *Попов, М. Г.* Основы флоргенетики. - М. : АН СССР, 1963. -С. 134.
7. *Селье, Г.* Очерки об адаптационном синдроме. - М. : Медгиз,1960.-С. 254.
8. *Шати́ро, И. Д.* Использование методов биологического контроля за развитием и ростом растений при их защите от вредителей // Биологический контроль в сельском хозяйстве. - М. : Изд. МГУ, 1962.-С. 266-274
9. *Шати́ро, И. Д.* Иммуни́тет полевых культур к насекомым и клещам. - Л.: ЗИН АН СССР, 1985. - С. 321.
10. *Шати́ро, И. Д., Вилкова, Н. А.* Устойчивость сельскохозяйственных культур к вредителям (обзорная информация). - М. : Изд-во Всес. инст. науч-техн. инфор. с.-х., 1973. -С. 64.

ЛЕКЦИЯ 9

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОЗДАНИЯ УСТОЙЧИВЫХ К ВРЕДИТЕЛЯМ СОРТОВ ОСНОВНЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

План

1. Иммуниет растений пшеницы и других зерновых культур к фитофагам (гессенская и шведская мухи, хлебный стеблевой пилильщик, пьявица).
2. Иммуниет сортов кукурузы к фитофагам (кукурузный мотылек)
3. Иммуниет бобовых культур к фитофагам (гороховая и фасолеваея зерновки)
4. Иммуниет люцерны к фитофагам (люцерновый клоп)
5. Иммуниет подсолнечника к фитофагам (подсолнечниковая огневка)
6. Иммуниет картофеля (*Solatum tuberosum* L.) к фитофагам (колорадский жук)

1. Иммуниет пшеницы и других колосовых культур к фитофагам

Даны современное состояние и перспективы создания устойчивых к вредителям сортов, а также факторы иммуниета основных сельскохозяйственных культур нового качества экологической среды.

Территории, занятые определенным сортом той или иной сельскохозяйственной культуры - это новое качество экологической среды в самом широком ее понимании. Сорты одной и той же культуры отличаются по продолжительности вегетационного периода, мощности развиваемой ими биологической массы, темпам роста, развития корней, листьев и репродуктивных органов и другими признакам, ответственным за сре-дообразующую роль растений.

В различных ярусах растительного покрова каждого сорта создается специфическая макро-, мезо- и микросреда, на которую разные сочлены агросистемы реагируют по-своему. Так, на поверхности растений сортов, различающихся по строению кутикулы, восковому налету и опушению, создаются различные микрорежимы влажности и температуры. Возможность проникновения вредных организмов внутрь растений зависит также от особенностей механических тканей растения.

Растения разных сортов создают на поле своеобразные условия освещенности, температуры и влажности. Посевы каждого сорта - это и разный уровень насыщения приземного слоя летучими химическими веществами - алломонами и в первую очередь пищевыми аттрактантами или репеллентами; это специфическая макро- и микроструктура растений; это временные особенности ростообразовательных процессов; это не только разная степень привлечения фитофагов к посеву, но и разные топологические возможности для размещения на посевах вредителей и других сочленов агроценоза, включая сорные устойчивые растения. Это соответствует разному сроку привлечения тех или иных видов насекомых.

На фоне высокой агротехнической службы следует создавать устойчивые сорта. Посевы устойчивых сортов слабо привлекают к себе вредителей, на их плантациях часто складывается менее благоприятная экологическая обстановка, возникают трудности в добыче пищи и ее усвоении. Поэтому использование устойчивых сортов сельскохозяйственных культур является одним из элементов интегрированной защиты растений. Часто на таких посевах численность вредителей не высокая (на

уровне ЭПВ). Поэтому в этом случае не возникает необходимости использования инсектицидов, либо сокращается число обработок до минимума. Благодаря тому, что в нашей стране 45 лет возделывается устойчивый к подсолнечниковой огневке панцирные сорта подсолнечника, сэкономлено свыше 300 тыс. тонн инсектицидов, улучшено качество продукции.

На посадках неустойчивых сортов картофеля на Украине проводят 2-3 обработки инсектицидами против колорадского жука, а на устойчивых - одну или картофель совсем не обрабатывают. В последнем случае картофель обрабатывают инсектицидами в годы с повышенной численностью колорадского жука. Кроме того на полях, где не проводятся химические обработки, сохраняется полезная энтомофауна и численность эн-томофагов увеличивается в 10-15 раз.

При использовании скороспелых сортов с укороченным вегетационным периодом укорачивается и критический пери-Од, когда вредитель может нанести существенный вред. По-этому сокращается применение дорогостоящих и опасных для окружающей среды химических препаратов. В США в 70-х годах применение инсектицидов сократилось на 54 %, гербицидов - на 36 %, фунгицидов - на 10 %. Фунгицидами обрабатывается 1 % площади, а инсектицидами - 12 %.

В настоящее время мы располагаем некоторым количеством сортов различных сельскохозяйственных культур, устойчивых к вредителям. Однако это не обеспечит все запросы нашей страны в устойчивых сортах. Поэтому этому вопросу уделяется большое внимание.

Гессенская муха (*Mayetiola destructor* Say.) широко распространена в лесостепной и степной зоне. Благодаря усилиям украинских селекционеров, начиная с 1954 года, в нашей стране стали высеваться устойчивые к этому виду вредителя сорта озимых пшениц селекции Белоцерковской (сорта Бело-церковская 198, 23, 20, 21, 29), Веселоподолянской (сорта Ве-селоподолянская к, 485, 499) и Мироновской (сорта Мироновская 264) селекционных станций. Во всех этих сортах в качестве донора устойчивости служил сорт Ковейл. Устойчивый к этому вредителю озимый сорт Мироновская 808 селекции академика В.Н.Ремесло унаследовал свойство устойчивости от яровой пшеницы сорта Артемовка.

В настоящее время основными устойчивыми сортами озимой пшеницы к гессенской мухе являются Мироновка, Днепровская 521, Ростовчанка. Исследование устойчивых сортов в центральной Нечерноземной зоне снизило вредоносность значения этого вредителя и дало огромный экономический эффект. Как сообщает А.В.Заговора, площадь высеваемых устойчивых к гессенской и шведской мухе сортов озимой пшеницы достигает 6,0 млн.га. Это, как показали расчеты, по самым скромным оценкам обеспечивает получение более одного миллиона тонн дополнительного урожая пшеницы в год. Из яровых пшениц, устойчивых к гессенской мухе, наиболее широко распространен сорт твердой пшеницы Харьковская 46. К факторам устойчивости пшениц к гессенской мухе относят отсутствие опушенности листьев, наличие кремнистых включений в тканях растений, а также пока еще неустойчивые антибиотические факторы, присутствующие в растениях устойчивых сортов (Пайнтнер, 1953; Заговора, 1974).

Мы пока не располагаем сортами устойчивых пшениц к гессенской мухе для степных зон Северного Кавказа, юга Украины, Казахстана, Западной Сибири, где этот вредитель постоянно создает угрозу сильного повреждения посевов.

В связи с тем, что гессенская муха представлена на территории стран СНГ несколькими расами, необходимо при селекции пшеницы использовать разные доноры

устойчивости и, в первую очередь, обладающие полигенной устойчивостью. В США к разным расам этого вредителя, часть из которых обладает полигенной устойчивостью, относится большинство из рас гессенской мухи.

Шведская муха - этот вредитель сильно повреждает посевы колосовых культур. Ячменная муха (*Oseinella pusilla* M.) преимущественно приурочена к лесостепным и степным зонам и повреждает ячмень, пшеницу, рожь, кукурузу. Овсяная муха распространена в более северных увлажненных зонах и повреждает овес и др. колосовые, избегая ячмень. К основным факторам устойчивости злаков к этому вредителю относятся: спорость формирования первых листьев и корневой системы, хорошая защищенность конуса нарастания, раннее и дружное наступление фазы кущения, образование узловых корней и ускоренное развитие, физиологическая устойчивость тканей растений к воздействию пищеварительных ферментов личинок вредителя.

Селекция пшеницы на устойчивость к шведской мухе развернута в нашей стране слабо. В условиях Алтайского края проявили высокую устойчивость к шведской мухе яровые пшеницы сортов - Херсонская 183, Лютесценс 226, В-4, Волжанка, Кальян, Сона, Вендель, Орегон и др.

Среди овсов наиболее устойчивы к шведской мухе желтозерные сорта Золотой дождь, Леймевицкий, Тулунский 86/5, Верхняцкий 053, Кюто.

Наибольшие успехи в селекции на устойчивость к шведской мухе имеются по ячменю. По данным А.В. Зогора (1974), относительно устойчивыми сортами ячменя к шведской мухе в 1974 году засевалось в нашей стране 9,9 млн.га или 39 % всех посевов этой культуры. К устойчивым и сред-неустойчивым сортам относятся: Осиский 13709, Винер, Донецкий 650, Московский 121, Носовский 2, Носовский 6, Черниговский 5, Черниговский 7, Харьковский 306, Харьковский 60 и Прикоциус 143. Большинство этих сортов введено методом индивидуального отбора. К гибридным сортам относятся Московский 121, Донецкий 4, Донецкий 650, Харьковский 60. Наиболее устойчивыми сортами к шведской мухе являются, по данным упомянутого автора, Омский 13709 и Донецкий 4.

Расширение и интенсификация работ по селекции устойчивых сортов колосовых культур должно обеспечить создание новых сортов пшеницы, ячменя и овса, особенно для Нечерноземной зоны, Поволжья и Западной Сибири.

Стеблевые хлебные пилильщики. Вредят два вида стеблевых хлебных пилильщиков (*Cerphus rugmaeus* L) и черный (*n.Trachelus talidus* F.). Первый вид распространен в степной и лесостепной зонах, на юге Нечерноземной зоны в Сибири и Средней Азии, последний - в степной зоне страны. Кроме хлебных злаков, повреждают костры, тимофеевку, ежу сборную, овсюг. На большие сортовые различия в повреждаемости сортов пшеницы и ячменя хлебными пилильщиками и важнейшие факторы устойчивости растений к этим вредителям обратил внимание профессор В.Н. Щегол еще почти семьдесят лет тому назад. Было показано, что основным фактором устойчивости является выполненность соломины (стеблей). Результатом классических исследований В.Н. Щеголева были использованы канадскими, а затем американскими специалистами. Ими были созданы сорта пшениц устойчивых к пилильщикам. Это дало исключительно большой экономический эффект, так как обеспечило возможность выращивания пшеницы без потерь урожая от этих вредителей в Канаде, где стеблевые пилильщики приносили очень большой ущерб производству пшениц. Устойчивые к пилильщикам сорта сочетают в себе и устойчивость к головне и ржавчине.

В странах СНГ вредоносность пилильщиков резко усилилась в связи с осуществлением в ряде зон противозерозийных мероприятий и в частности безотвальной пахоты, а также вследствие выращивания сортов, благоприятствующих размножению вредителя. На посевах широко распространенных сортов Безостая 1, Одесская 51 поврежденность пилильщиками стеблей в последние годы была на очень высоком уровне -от 20 до 60 и местами даже 80 %.

Селекционеру Г.И. Петрову на Прикумской опытно-селекционной станции удалось создать первые устойчивые к этому вредителю сорта озимых пшениц - Прикумскую-36 и

- Прикумскую-38. На Кинельской опытной станции селекционером Глуховцевой созданы высокопродуктивные сорта Ки-нельская 30 и Кутулукская, Заречная, Самарская, устойчивые к этому вредителю они обладают комплексной устойчивостью к шведским мухам, стеблевым хлебным пилильщикам, бурой ржавчине, пыльной головне, слабо поражаемые септориозом и корневыми гнилями.

Сорта Саратовской селекции устойчивые к стеблевым

- хлебным пилильщикам изогенные линии, Саратовская 29 и Саратовская 48.

Вредная черепашка (*Eurygaster integriceps* P.) и другие виды клопов. Эта группа вредителей, повреждая зерновки в процессе их роста, развития и созревания, ухудшает качество зерна, что сказывается на масштабах получения доброкачественных сильных пшениц во многих странах СНГ. В результате исследований ВИЗР было показано, что основным фактором устойчивости зерновок пшеницы к вредной черепашке и другим видам клопов является низкая атакуемость биополимеров эндосперма пищеварительными ферментами клопов (Вилкова, Шапиро, 1968). Важное значение имеют также особенности строения колоса и колосовых чешуи, которые могут затруднять повреждение зерновок.

Исследования ВИЗР показали, что ряд современных высокопродуктивных сортов пшеницы Приазовская улучшенная, -Прибой, Южноукраинка, Одесская 51 в 2-3 раза слабее повреждаются вредной черепашкой, чем сорта Безостая 1 и Мироновская 808. Их использование в зонах повышенной численности вредителя может дать значительный эффект в повышении качества зерна, получении сильных пшениц и в снижении численности вредителя.

На основе исследований особенностей поведения, питания и пищеварения клопов и реакции зерновок на повреждение сотрудниками ВИЗР были предложены методы полевых и лабораторных оценок устойчивости сортов к вредной черепашке. На этой основе можно приступить к селекции. В этом должны быть наиболее заинтересованы земледельцы юга Украины, Юго-востока. В создании устойчивых сортов пшеницы к вредной черепашке, маврскому и австрийскому клопу заинтересованы многие страны Передней Азии. По-видимому, успеху дела способствовало бы развитие кооперации по этому вопросу со странами из названных регионов.

Создание устойчивых сортов к полевому и хлебному клопикам более легкая задача, поскольку для этих видов главным барьером на пути к использованию зерновок для их питания служит надежная защита зерна колосовыми чешуями. В создании устойчивых к хлебному клопику сортов пшеницы наиболее заинтересованы хлеборобы Средней Волги, Казахстана.

2. Иммуниетет сортов кукурузы к фитофагам.

Стеблевой мотылек (*Pyrausta nubilalis* Hb.). В результате повреждения растений кукурузы в годы сильного размножения вредителя потери ее урожая в большинстве зон, где эта культура выращивается на зерно, могут достигать 5-8 и более ц/га.

Ведущими факторами устойчивости кукурузы к стеблевому мотыльку первого поколения является уровень содержания в растениях флавоноида 6-мета-оксибензазолинона токсичного для молодых гусениц вещества, степень устойчивости стеблей к слому после повреждения гусеницами и выносливость растений к повреждениям.

Сотрудники ВИЗРа разработали методику оценки устойчивости линий и гибридов к этому вредителю (Шапиро, Пере-верзев, Шура-Бура, 1971; Пригула, Шапиро, Вилкова, 1975). С 1969 года наша страна наряду с другими 14 странами участвует в Международной программе по изучению экологии стеблевого мотылька и устойчивости кукурузы к этому вредителю. Благодаря международной кооперации и обмену семенами сотрудниками ВИЗРа было испытано около двухсот линий из Польши, Венгрии, Чехословакии, Югославии, Румынии, Болгарии, Австрии, Франции, Испании, Италии, США, Канады, Индии и Филиппин, из которых было выделено около 30 высокоустойчивых линий. Использование этих, а также отечественных линий позволило Кубанской станции ВИЗР, Краснодарскому НИИ сельского хозяйства и некоторым другим учреждениям создать несколько устойчивых к стеблевому мотыльку гибридов, которые в настоящее время проходят государственные испытания. В последние годы число селекционеров, включающихся в решение этой проблемы, расширилось. Таким образом, можно ожидать в ближайшие годы появления на наших полях большой серии устойчивых к стеблевому мотыльку гибридов кукурузы. Это обеспечит повышение урожайности кукурузы и даст существенный экономический эффект. Так, по данным ВИЗР в среднем за ряд лет в условиях Кубани недобор урожая зерна у устойчивых самоопыленных линий от вредителя составлял 3-6 %, а у неустойчивых линий он редко составляет ниже 20 и часто достигает 28 %. Недобор урожая дорогостоящих семян самоопыленных линий на неустойчивых линиях W64A, ВИР-44, ВИР-40 составлял 8,0-8,5ц/га на сумму около 600 руб/га, в то время как на устойчивых линиях, где недобор урожая был в пределах 0,3-0,8ц/га, потери оцениваются только в 30-55 руб/га (1979).

3. Иммуитет бобовых культур к фитофагам

Гороховые плодожорки (*Laspeyresia nigricana* F.). На территории СССР горох повреждается двумя близкими видами *Laspeyresia nigricana* F. и *L.dorsana* F. Наибольший вред гороховые плодожорки причиняют урожаю гороха в Нечерноземное зоне РСФСР.

У многих сортов гороха проявляется так называемая фенологическая устойчивость к гороховой плодожорке. Скороспелые сорта обычно повреждаются значительно слабее, чем средне- и позднеспелые. Так, в условиях Воронежской области у раннеспелых сортов Виктория розовая 079, Тычковский 1771 и другие поврежденность зерен составила 7,3-9,6 % зерен, а у позднеспелого сорта Виктория желтая 09 было повреждено 18,3 % зерен. На сортах первой группы успело закончить питание и покинуть бобы до уборки от 30 до 50 % гусениц, а на позднеспелых сортах гороха число завершивших питание гусениц повысилось до 70-80 %.

А. Исаева и Н. Пика (1965) показали, что горох сорта Ула-довский 208 и гибрид Люлипетский 141 хорошо прививались на боб и люпин. Они установили, что

поврежденность растений при внутрисортных и межсортных прививках близка к контрольным растениям, по мере удаления родства прививаемых компонентов устойчивость растений к плодоярке повышалась.

При отборе семей с повышенной устойчивостью к плодоярке получен ряд номеров гибридов Уладовский 208хбоб, а также гибридов этого сорта с люпином, у которых поврежденность гороховой плодояркой была низкой, и составляли соответственно - 1,0-4,1 %; 1,8-3,3 %.

Гороховая зерновка (*Bruchus pisorum* L.). Этот вредитель особенно опасен в лесостепной и степной зонах Европейской части СССР, а также в республиках Закавказья. Наиболее детально факторы устойчивости гороха к гороховой зерновке были изучены Л.И. Колесниченко (1972). Было установлено, что ведущими факторами устойчивости являются уровень реактивности бобов гороха на откладку самками зерновки яиц, динамика формирования пергаментного слоя в створках бобов, а также биохимические особенности зерна. Разработана методика выявления устойчивости гороха к гороховой зерновке (Вилкова, Колесниченко, Шапиро, 1977). Перегудт (1954) для условий Крыма установил, что сорта, рано зацветающие и с коротким периодом цветения, значительно слабее повреждаются зерновками по сравнению с позднеспелыми сортами. К числу устойчивых к зерновке сортов для Крыма автор относит Скоропелый мозговой (Чудо Кальвидона), Майский ОВ, Метеор Шарпа и Суперб.

Возможности успешной селекции устойчивых к гороховой зерновке сортов гороха показана на Украине и в Средней Азии. Ермоленко (1948) путем многократного отбора из полученного им гибридного материала (Чудо Америки х Виктория Штрубе и Чудо Америки х Виктория Гейне) в условиях Таджикистана удалось на седьмой год снизить поврежденность семян гороха с 98 % до 2-7 %.

Исаева и Пика (1965) за счет отдаленной вегетативной гибридизации гороха сорта Уладовский 208 с бобами и люпином получили ряд семей, у которых поврежденность семян в условиях Житомирской области была на уровне 2,7-4,1 %. Авторы считают, что таким путем можно создать исходный материал для селекции на устойчивость к брухусу и гороховой плодоярке. Использование относительно устойчивых сортов в сочетании с химическими обработками посевов обеспечивало в условиях Краснодарского края полную неповреждаемость гороха зерновкой, который считается трудноискореняемым * вредителем (Николаева, 1968).

Гороховая тля (*Aphis fabae*). Эти вредители причиняют наибольший вред гороху и другим однолетним бобовым культурам.

Следует детально рассмотреть факторы иммунитета гороха к этому вредителю.

Гороховая тля заселяет больше растения гороха с нежной желто-зеленой окраской листьев. Важный фактор - высота растений в фазу полного роста. Дело в том, что тля заселяет наиболее высокие растения, так как у таких растений более редкая листва, они менее защищены от паразитов и особенно хищников, солнца и ветра. В посевах гороха широко проявляется антибиотическое воздействие, в результате чего наблюдается уменьшение массы самок и снижение их плодовитости. Это происходит, видимо, потому, что существует наличие веществ вторичного обмена в организме растений - фитиновая кислота, концентрация которой зависит также от возраста растений и температуры воздуха (сорт «Perfection»). Было исследовано 16 сортов гороха, на которых тли биотипа 1а размножаются одинаково на всех сортах, биотип 1в - на

четырёх из шестнадцати, тли биотипа 1с на горохе практически всех сортов не размножаются (размножаются на клевере, других многолетних бобовых).

4. Иммуниет люцерна к фитофагам

Листовой люцерновый долгоносик (*Phytonomus vari-abuilis* Н.) широко распространен в Европе, в Передней и Средней Азии. В странах СНГ наиболее многочисленен и вредоносен на территории Средней Азии и прилегающих к ней районов Казахстана, а также в Поволжье.

Биологические особенности этого вредителя необходимо хорошо знать для эффективной борьбы с ним.

Повреждают люцерну, как личинки, так и имаго люцернового листового долгоносика. Зимовка имаго обычно проходит в почве люцерновых полей. Весной имаго покидают место зимовки и при повышении температуры воздуха до 10-12°C приступают к дополнительному питанию. Наиболее охотно они питаются молодыми стеблями люцерны, выгрызая в них углубление. Яйца размещаются внутри молодых стеблей. Плодовитость самки более 200 яиц. Личинки внедряются в листовые почки, проникают внутрь нераспустившихся листьев, скелитируют ткани. Развитие личинок при температуре 22 °С длится от 15 суток и при температуре 17 °С до 28 суток. Окукливание происходит в коконе, располагающемся в верхней части стеблей. Затем через 6-10 суток из куколок отрождаются взрослые насекомые. При повышенных ночных температурах, равных 24 °С, жуки впадают в спячку. Личинки отдают явное предпочтение люцерне.

Характер повреждения растений и вредоносность. Листовой люцерновый долгоносик повреждает верхние молодые листья, оставляя лишь ткани жилок, что сильно снижает урожай и качество сена. В условиях средней Азии коэффициент ее вредоносности на разных полях варьирует от 39,5 % до 89,5 % (Яхонтов, 1934). В зависимости от числа личинок на стебле снижение урожая зеленой массы изменяется в пределах 5-80 ц/га, а потери сена - в пределах 114-18,2 ц/га. Серьезный вред листовой долгоносик наносит люцерне на территории Северного Кавказа, Закавказья, юго-запада Украины, Поволжья. В США он был впервые обнаружен в 1904 году, где в тридцатые годы недобор урожая первого укоса достиг 25-80 %. К концу 50-х годов ареал листового люцернового долгоносика охватил 45 штатов. В особенности явно его вредоносность проявилась в штатах Мериленд, Виргиния, Северная Каролина, на территории которых из-за сильного повреждения долгоносиком посевы люцерны сократились на 38-86 %. В 1966 году потери урожая люцерны при повреждении ее листовым люцерновым долгоносиком достигли в США 56 млн. долларов за один укос и потребовали 14 млн. долларов для химической обработки растений.

Факторы иммунитета. Люцерна, листья которой характеризуются наличием трихомного покрова, а стебли - развитием паренхимы сердцевины, неохотно избираются листовым люцерновым долгоносиком для питания и откладки яиц. На избирательность слоника по отношению к люцерне оказывает содержание в последней флавоноидов и фенольных соединений.

Фенольные и иные физиологически активные соединения, по-видимому, определяют проявление антибиоза. На люцерне сорта Майкопская серпообразная и сорта Днепропетровская желтая, отличающейся мелкими опушенными листочками и тонкими опушенными и выполненными стеблями, число откладываемых яиц в 1,8-2,6 раза меньше, чем на люцерне сорта Одесская Зайкевича и сорта Lichtenstein отличающейся крупными и слабоопушенными листьями, а также полувыполненными

и слабоопушенными стеблями (Шустер, 1980). Стопроцентная гибель листового люцернового долгоносика при их питании *Medicago scutellata* A., и *M. disciformis* обусловлена наличием у последних железистых трихом. Выделения этих трихом губительны для личинок.

Устойчивость люцерны различных видов и сортов

Формы люцерны, рано отрастающие весной в условиях Средней Азии более, сильнее повреждаются личинками листового долгоносика, чем формы поздно отрастающей люцерны (Яхонтов, 1934). Люцерна, выращиваемая в жарких странах, страдает от упомянутого долгоносика намного больше, чем большинство форм люцерны европейского типа. Некоторые из последних повреждаются намного слабее, чем люцерны средне-азиатского вида *Medicago lupulina* L. В связи с этим формы люцерны жарких стран, на территории которых листовая люцерновый долгоносик постоянный вредитель, не могут конкурировать по урожайности с формами европейской люцерны.

Образец люцерны желтой Краснокутская практически не повреждается личинками долгоносика. Средний балл его повреждения (по 10-бальной шкале) 1,5 при среднем количестве личинок на одно растение 0,31.

Наименее имунны к долгоносику формы люцерны средневропейской группы. Австрийская люцерна повреждается на 4,8 балла. Значительно повреждается долгоносиком (на 5,6-6,3 балла) отдельные американские сорта.

В условиях Черновицкой области более устойчивой оказалась люцерна К-27723 (прямая люцерна), Днепропетровская желтая, К-29120, Омская 8893, Веселоподолянская 11. Повреждаются особенно сильно Шустер; Шустер 1980; Шустер 1981а.

Устойчивые сорта в нашем регионе Краснокутская (желтая люцерна), Зайкевича, Одесская, Лихтенштейн.

Цветочная галлица (*Contarinia medicaginis* K.) наиболее распространенный вид в Европе, Азии, Северной Америке. Вредитель повреждает репродуктивные органы растения люцерны. Наиболее значительный вред наносимый люцерне в лесостепной и степной зонах Европы в годы с достаточным увлажнением, а также на поливных землях. В СНГ люцерновая цветочная галлица максимально вредоносна в Поволжье.

Биологические особенности. Личинка люцерновой цветочной галлицы зимуют в коконах в верхних слоях почвы. Окукливаются они весной. Взрослые галлицы вылетают в период бутонизации люцерны 1-го укоса. Самка откладывает яйца внутрь молодых зеленых бутонов группами по 4-5 яиц, размещая их между пестиком и зачатками лепестков околоцветника. Питание личинок внутри бутона приводит к утолщению лепестков и к деформации цветка, внутри которого личинки и завершают свое питание. В течение года у люцерновой цветочной галлицы развивается 2-3 поколения на юге до 5. Самки для откладки яиц выбирают бутоны на начальном этапе их развития. Наиболее предпочитаема люцерна с цветками синей окраски. Люцерна с желтыми цветами повреждается значительно реже.

Факторы иммунитета люцерны. Сравнение 120 сортообразцов двенадцати видов люцерны в условиях Черновицкой области показало, что наиболее имунны сортообразцы люцерны желтой К-29120, К-20629, Майкопская и Кубанская. Сортообразцы люцерны посевной (*Medicago Sativa*) и, особенно, люцерны изменчивой (*Medicago Variata*) слабо имунны (Шустер, Крисаченко, 1980).

У люцерны устойчивых сортов в среднем за 3 года поврежденность бутонов была минимальной (равной 0,3-0,9 %). В период зимовки имело место высокая

смертность галлицы (в пределах 69-87 %), что свидетельствует об антибиотическом t воздействии устойчивой люцерны к люцерновой цветочной галлице имеют фенольные соединения.

Клеверные долгоносики рода *Arion*. Клевер повреждается долгоносиками нескольких десятков видов рода *Arion*. Однако наибольшее хозяйственное значение имеют виды-семяеды и виды, обитающие внутри стеблей.

Клеверные долгоносики семяеды. Наиболее вредонос-/ ный клеверный семяед (*Arion aricans* H), широко распространенный в европейской части нашей страны.

Биологические особенности семяедов. Зимовка имаго происходит в верхнем слое почвы под растительными остатками на опушках лесов. Питание начинается ранней весной и осуществляется за счет листьев диких клеверов. По мере отрастания культурного клевера имаго переселяется на клеверные поля. Самки вначале откладывают яйца в листовые почки, а затем в цветочные почки, в бутоны и цветки. Средняя плодовитость самок 35-50 яиц, а максимальная 200. Через 5-12 суток отрождаются личинки, развитие которых продолжается до 30 дней. Перед окукливанием личинка выгрызает в цветоложе камеру, в которой и окукливается. Фаза куколки продолжается до 12 суток. Появление жуков длится с конца июня до второй половины августа. При уборке клевера на сено значительная часть личинок и куколок продолжает развитие в стогах и в скирдах. Вокруг них численность молодых жуков часто достигает многих тысяч на 1м². На протяжении года у клеверных долгоносиков развивается одно поколение. Срок жизни жуков до 3-х лет.

Характер повреждения клевера и вредоносность. Основной вред долгоносики-семяеды наносят соцветиям (головкам клевера), уничтожая завязи, цветки и семена. Перед окукливанием личинка дополнительно повреждает 8-10 плодозале-ментов, подгрызая их у основания. В одном соцветии клевера встречаются до 4-5 личинок, завершивших их развитие.

Устойчивость растений. Иммуитет клевера к клеверным долгоносикам-семяедам исследовался в условиях Черновицкой области (Шустер, 1974). Было изучено 48 сортообразцов клевера из коллекции Всесоюзного научно-исследовательского института им. Н.И.Вавилова ВАСХНИЛ, а также сортов, проходящих сортоиспытание на территории Черновицкой области. Оказалось, что клевер различных видов и сортов, различающийся по повреждению листьев, используемых семяедами для питания, отличаются и по содержанию в листьях изофлавона биоханина А, характеризующегося эстрогенным действием. Биоханин А стимулирует плодовитость самок и способствует увеличению продолжительности периода откладки ими яиц. Плодовитость самок *Arion apricifhs*, питающихся листьями клевера сорта Носовский-4, инфильтрированного биоханином А, увеличилась на 11—16 суток против питания инфильтрированными листьями. При питании клевером белым сорта Гигант и клевером розовым сорта Приекульский 26 плодовитость самок увеличилась до 200-227 %. Наиболее выражен стимулирующий эффект биоханина А при питании клевером красным сортов Глуховский-1 и Фрунзенский-1, характеризующихся высоким содержанием биоханина А при нормальных условиях развития.

В обеспечении иммуитета к долгоносикам-семяедам клевера сорта Приекульский 26, участвует фенольное соединение, содержащееся в листьях и обладающее антибиотическими свойствами.

Сравнение клевера, принадлежащего к сортам, различающимся по иммуитету к клеверным долгоносикам-семяедам, показало, что существуют повреждаемые сорта, например, сорта клевера гибридного Приекульский 26, Суйдинский, сорта клевера

белого Бинутай белый № 61, Гигант №17760, Гигант № 34668, 4, а также дикорастущий клевер № 34411 и дикорастущий клевер № 31160. Сюда надо отнести слабо повреждаемые сорта, потеря урожая семян которых до 7 %, сильно повреждаемые сорта, потери урожая семян которых выше 16 %. Это сорта Фрунзенский 1, Немерчанский 1 и Приморский 28.

5. Иммуниет подсолнечник к фитофагам

Подсолнечниковая огневка (*Homaeosoma nebulella* H.).

Самым опасным вредителем является подсолнечниковая огневка, гусеницы которой, поселяясь в корзинах растений, уничтожают семянки. В первые же годы расширения посевов подсолнечника в России подсолнечниковая огневка стала опустошать посевы этой культуры. Позднее было установлено, что сорта, у которых в лузке семян имеется так называемый панцирный слой (углеродистый), не повреждаются под-солнечниковой огневкой. Огромный эффект получает наша страна от панцирных сортов подсолнечника. Подсолнечник стал среди растений классическим объектом в отношении его селекции на устойчивость к подсолнечниковой огневке и обширному комплексу вредных организмов. На примере этой культуры академик В.С. Пустовойт и Л.А. Жданов и их сотрудники убедительно показали огромные по разнообразию возможности в создании сортов растений, устойчивых к комплексу вредных организмов. Успехи в создании устойчивых сортов подсолнечника и повышении масличности семян способствовали значительному процветанию этой культуры' и расширению ее посевов. В настоящее время мировые площади под посевами подсолнечника составляют 7,5 млн га, из которых 4,8 млн га размещено в странах СНГ и более 1млн.га в странах народной демократии. Комплексно-устойчивые сорта к заразихе и подсолнечниковой огневке, созданные во Всесоюзном институте масличных культур академиком В.С. Пусто-войтом, широко используются с 1937 года. За этот период суммарная площадь, занятая ими в странах СНГ, составила свыше 120 млн га. При этом для защиты посевов подсолнечника от подсолнечниковой огневки, заразихи и других заболеваний не потребовалось никаких затрат. Условная экономия от этого составила не менее 300 млн рублей.

Таким образом, подсолнечник оказался культурой, защита которой от важнейшего ее вредителя - подсолнечниковой огневке - была полностью разрешена селекционными методами. При условии поддержания у подсолнечника минимального уровня панцирного слоя этот эффект сохранится на многие десятилетия без дополнительных затрат на химическую защиту.

6. Иммуниет картофель (*Solatium tuberosum* L.) и овощных культур к фитофагам

Картофель - одна из основных пищевых культур мира. Возделывают картофель в Европе и Америке, в меньших масштабах в более холодных частях других стран света. Родина картофеля - район Анд в Южной Америке, где *S.tuberosum* L, *S.andigenum* и некоторые другие виды выращиваются местными жителями.

Сорта и виды рода *Solanum*. В гористых местностях Южной и Центральной Америки встречается несколько видов *Solanum*. Некоторые из них дают клубни. Коллекции этих видов собраны растениеводами России, Англии, Департамента земледелия США и др. В Кембридже (Англия) сейчас культивируется свыше 1500 линий. Виды *Solanum* образуют полиплоидные ряды с основным числом хромосом 12.

Изученные сорта *S.tuberosum*, разводимые в северном полушарии, имеют в соматических клетках 48 хромосом, но известны сорта этого вида с 24, 36 и 60 хромосомами (Хоукс, 1947). Некоторые дикие виды используются при выведении сортов, устойчивых к заморозкам, болезням и насекомым.

Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata* S.). Использование инсектицидов на посевах картофеля сильно возросло в последнее пятилетие в связи с тем, что колорадский жук широко распространился по территории нашей страны. Исследования, выполненные станцией по раку картофеля и колорадскому жуку (Всесоюзного НИИ защиты растений) показали, что среди районированных в нашей стране сортов картофеля имеются сорта, обладающие хорошо выраженными антибиотическими для колорадского жука свойствами. Важную роль играют также способности растения к регенерации.

Наряду с ранее выделенными устойчивыми сортами картофеля к колорадскому жуку Столовый 19, Львовский белый, Кенебек, Искра, Темп и другие, выделено еще 8 сортов преимущественно отечественной селекции. Антибиотический эффект у устойчивых сортов приводит к высокой смертности молодых личинок колорадского жука, который достигает 80 %. Питание жуков на устойчивых сортах ухудшает физиологическое состояние выживших особей, что отрицательно сказывается на их выживаемости и плодовитости. Ослабление физиологического состояния имаго и личинок при питании на растениях устойчивых сортов повышает их смертность от инсектицидов.

Эффективность использования устойчивых сортов картофеля к колорадскому жуку в производственных условиях оценивалось на фоне высокой численности вредителя в колхозе «Верховинка» Закарпатской области. Результаты этой работы показали, что за счет использования устойчивого сорта Темп количество химических обработок было снижено в два и более раз, то есть вполне достаточно проводить лишь одну обработку посевов картофеля инсектицидами, а в отдельные годы удается обойтись совсем без химической защиты.

Колорадский жук типичный олигофак. Его пищевые связи ограничиваются пасленовыми растениями, особенно представителями рода *Solanum*. Из числа культурных растений он выбирает картофель и баклажаны и меньше томаты, перец и табак. Из числа дикорастущих растений - белену и дурман. Виды *Solanum* объединяются по отношению к ним колорадским жуком в группы.

Первая группа - паслен колючий (*S.rostratum*), паслен горько-сладкий.

Вторая группа - картофель культурный, а также *S.tuberosum* L, *S.andigenum* и другие его виды, на которых личинки развиваются относительно хорошо, хотя темпы их развития бывают замедленными и сопровождаются несколько повышенной смертностью.

Третья группа *S.ciliatum*, *S.commersonii* и *S.pygasantum* слабо повреждаемые растения. Развитие личинок при питании этими видами заканчивается редко.

Четвертая группа - черный паслен (*S.nigrum*), дикорастущий картофель - *S.demissum*, *S.poliadenium*, *S.rodustum* и другие виды - неповреждаемые колорадским жуком или очень слабо повреждаемые. Личинки отказываются от питания, или даже погибают в самом начале питания.

Факторы иммунитета. Иммунитет картофеля основан на многих его свойствах.

1. Иммунитет растений картофеля к колорадскому жуку определяется временем питания личинок на листьях (его возрастом).

2. Антибиотическое воздействие картофеля на колорадского жука объединяется наличием в растениях продуктов вторичного обмена - солонина, соламатина, демисина и других. Обнаружено гемомцирующее действие солонина, то есть способность уничтожать эритроциты.

При этом демисин действует как репеллент, личинки отказываются питаться на таких растениях и гибнут от голода.

Межвидовые гибриды (культурный и дикорастущий картофель) содержат большое количество этих веществ и непригодны в пищу для человека и домашних животных.

Однако исследования разных сортов культурного картофеля показали, что среди них имеются устойчивые антибиотические воздействия на колорадского жука. Происходит торможение развития половой продукции, у личинок наблюдается высокая смертность. Это объясняется и наличием биополимеров.

Второй фактор иммунитета - быстрое старение растения.

Фактором иммунитета является высокая регенерирующая способность, появление новых органов взамен погибшим.

Устойчивые сорта картофеля происходят из Мексики, Аргентины, Панамы, Уругвая, Парагвая. Они уже использованы в селекции.

Овощные культуры и их иммунитет

Сорта овощных культур, устойчивые к вредителям, имеют особое значение, так как многие из них употребляются в пищу в свежем виде, без предварительной обработки и должны быть не загрязненными инсектицидами.

Иммунитет капустных культур. Представителям Brassicaceae свойственно наличие в тканях серосодержащих гликозидов (или горчичных масел). Продукты ферментативного гидролиза придают растениям острый запах и характерный вкус, а при высокой концентрации они становятся токсичными. Наличие в тканях крестоцветных упомянутых продуктов способствовали пищевой специализации фитофагов, которые исторически приобрели способность к детоксикации и утилизации гликозинолатов (Кузнецов, 1930; Lichtenstein, 1964), выполняющих роль пищевых ориентиров и стимуляторов питания насекомых (Шапиро и др., 1976; Рапопорт, 1979а, б). Для генных фитофагов продукты гидролиза гликозинолатов высокотоксичны и имеют значение иммуногенетического барьера.

Капустная тля (*Brevicoryne brassicae* L.) - широко распространенный вредитель крестоцветных культур. На территории СНГ она повреждает капусту, редис и иные возделываемые и дикорастущие крестоцветные повсеместно за исключением субтропиков.

Биологические особенности. Капустная тля однодомна, представлена крылатыми и бескрылыми партеногенетически-ми самками. Число ее поколений на протяжении лета на юге достигает до 30, а на севере в условиях Финляндии - до 6. Осенью самки откладывают у основания нижних листьев капусты или на дикорастущих растениях зимующие яйца. Весной из яиц отраждаются личинки, которые отыскивают кормовые растения. Тли поселяются на верхней стороне листьев, цветках и стручках.

Характер повреждения растений и вредоносность. При повреждении листьев образуются желтовато-белые пятна, которые затем становятся грязно-бурыми. Листья, цветки, стручки деформируются и засыхают. Поврежденные кочаны теряют товарный вид. При сильном заселении тлями растения отстают в росте и погибают. Кроме прямого вреда капустная тля переносит фитопатогенные вирусы - возбудителей

мозаики и других заболеваний. Даже при относительно слабом заселении тлями капусты в течение месяца масса кочана может уменьшаться на 200 грамм (Мамонтова, 1954).

Факторы иммунитета. Иммунитет к капустной тле связан с формированием воскового налета на листьях, с плотностью кутикулы, с компактностью губчатой паренхимы, а также с содержанием в растениях синигрина. Капустную тлю привлекает восковой налет и повышенное содержание синигрина (Бобинская, 1953; Богданова, 1981). Отвергание растений, не имеющих хорошо развитого воскового налета, очевидно связано с тем, что тело капустной тли покрыто восковым налетом и насекомое нуждается в постоянном пополнении с пищей соответствующих химических соединений. При низком их содержании в кормовых растениях у тлей уменьшаются размеры, продолжительность жизни и плодовитость и увеличивается смертность (Богданов и др., 1982; Асякин и др., 1981). Отсутствие кутикулярного покрова на листьях используется при селекции кормовой капусты на устойчивость тле. Кроме этого упомянутый иммунитет связан с наличием в цитоплазме соединений, участвующих в образовании воскового налета.

Brassicacса oleracea и *Brassicacса napus* содержат 15-нонаказанол, кетон и спирт. Эти соединения содержатся в брюссельской капусте, но не обнаружено в белой горчице, как известно, устойчивой к капустной тле.

Редис в период вегетационного роста слабо привлекает капустную тлю, а при переходе к цветению он становится для нее весьма привлекательным. Привлекательность объясняется почти 4-х кратным увеличением к началу цветения содержания тиоцианатов.

Сорта белокачанной капусты различные по скорости развития отличаются и по динамике размножения на них тлей (Бобинская, 1953). Если на ранней капусте насчитывалось 7000 тлей, а к 20 августа - 576 тлей, то на капусте среднеспелого сорта Слава 1305 число тлей в эти сроки было соответственно 826 и 2850, а на капусте позднеспелого сорта Амагер 611 соответственно - 370 и 4055.

Устойчивые сорта. В условиях Узбекистана сильнее повреждаются капустной тлей поздние сорта капусты (Яхонтов, 1953). В условиях Белоруссии эта закономерность не проявлялась. Наиболее сильно повреждались ранние сорта, цветоносы семенников, кормовая капуста и поздняя (Янушевский, 1966). В США в условиях штата Висконсин сорта Коренгаген, Флат и Маркет неустойчивы к капустной тле. Краснокочанные сорта капусты Ред акре и Ред холландер среднеустойчивы к капустной тле в августе^ сентябре, но позднее они заселяются ею сильнее, чем белокачаннные сорта.

Среди 100 сортов капусты изучающихся на устойчивость к капустной тле в условиях Нечерноземной зоны России, выделены устойчивые раннеспелые сорта Стахановка 1513 и Ию-лия, устойчивые позднеспелые сорта Русиновка, Вега, Столичная, сорта южного происхождения Ташкентская-10, Узбекистанская 133, Ликуритка 498/15, а также сорт цветной капусты Гарантия. Среди сортов, устойчивых к возбудителю килы, наиболее устойчивыми к капустной тле оказались сорта Тайнинская 11, Урожайная 10 (Богданов и др., 1983).

Капустные мухи. Крестоцветные культуры (капусту, редьку, репу, редис и др.) повреждают весенняя капустная муха (*Delia brassicae*) и летняя капустная муха (*D.floralis*). Весенняя муха более распространена и встречается в Европе и в Азии. В XIX веке капустные мухи были завезены в Америку, где они быстро распространились на территории Канады и США. Летняя муха распространяется севернее весенней мухи.

Биологические особенности. Весенняя капустная муха на севере СНГ (в Мурманской области) развивается в одном поколении, в средней полосе - в двух поколениях, а в южных областях в трех поколениях. Летняя капустная муха повсеместно развивается в одном поколении. Морфологически и по биологическим особенностям оба вида капустных мух сходны.

Зимовка куколки происходит в почве, в ложнококоне. Отродившиеся мухи нуждаются в дополнительном питании на цветущих растениях. Яйца откладываются на почву у основания растений. Личинки проникают в подземную часть стебля и в корень, тканями которых питаются. Через 3-4 недели личинки окукливаются в почве вблизи повреждаемых ими растений. Через 8-20 суток из ложнококонов вылетает новое поколение весенней капустной мухи. Летняя муха, как и часть куколок весенней мухи, диапаузируют и зимуют.

Характер повреждения растений и вредоносность. Наиболее благоприятна для питания личинок капустных мух паренхима корня и подземной части стебля по мере роста растений личинки на пути к паренхиме сталкиваются с барьером из одревесневших клеток в связи с чем, они локализуются в паренхиме первичной и вторичной коры корня. Часть личинок вдоль радиальных лучей ксилемы проникает в сердцевину, а другая часть, в особенности личинки летней капустной мухи, использует центральную жилку листьев (Асякин и др., 1979).

Тины повреждения во многом зависят от того, в какой срок развития растения были повреждены. Критический период развития - формирование 4-5 настоящих листьев.

Для того, чтобы рассада погибла достаточно 3-5 личинок, которые способны полностью разрушить проводящую систему стебля. После формирования 7-9 настоящих листьев личинки также легко проникают внутрь стебля и разрушают проводящую систему. У подземной части стебля образуется перетяжка. Лишенные притока питательных веществ растения гибнут, несмотря на то, что основная корневая система может оказаться неповрежденной.

В фазе розетки после формирования 11-14 настоящих листьев начинается усиленное одревеснение тканей стержневого корня и подземной части стебля. В связи с этим личинки уже не способны нанести тяжелые повреждения проводящей системе.

В более поздние сроки развития растений в последствии сильного одревеснения подземной части стебля и корня личинки мигрируют в нижнюю часть корня и питаются тканями боковых корней. Питание даже 50-75 личинок на мочковатых корнях, как правило, не вызывает гибели растений. Повреждения вызывают в основном личинки первого поколения весной и частично, летней капустных мух (Шапиро, Асякин, 1977; Асякин, Рапопорт, 1978; Асякин и др., 1979).

Факторы иммунитета. При выборе самками растений для откладки яиц большое значение имеют аллилизотиоцианат, синильбин, синигрин, гликотрагеолин и другие соединения, содержащиеся в крестоцветных.

В определенных концентрациях упомянутых соединений имеют значение аттрактантов, стимулирующих откладку ими яиц. В высоких концентрациях они оказываются ингибиторами (Рапопорт и др., 1978; Шапиро и др., 1978). Среди сортов капусты наиболее привлекательных для самок весенней капустной мухи при откладке яиц сорта Урожайная 10, Лосиноостровская 8 и другие.

При выборе самками мух редиса большое значение имеет его габитус, форма корнеплода и характер его роста (Асякин, 1980). Редис с небольшой листовой розеткой и сильно рассеченными листьями, с округлой и округло-плоской формой корнеплодов,

растущих вверх, заселяется капустной мухой в 5-10 раз слабее, чем редис, корнеплоды которого имеют продолговатую форму и растущие вниз (вглубь почвы). Слабо заселяется редис, принадлежащий к сортам Чемпион, Ледяная сосулька № 265, Розово-красный с белым кончиком. На редисе сорта первого типа гибель яиц происходит вследствие выноса их на поверхность почвы в результате быстрого роста корнеплодов. Гибель молодых личинок в значительной степени вызывается трудностями их проникновения в подземный стебель и в корни капусты, а также в корнеплоды редиса, у которых происходит быстрое одревеснение в корне. Личинки, оставшиеся в живых, но не сумевшие проникнуть в растения, вынуждены использовать в пищу трудно гидролизуемые и мало питательные ткани, что снижает их жизнеспособность и плодовитость. Антибиотическое воздействие оказывают на личинок изотиоционаты, содержащиеся в крестоцветных устойчивых сортах в повышенном количестве и обладающие инсектицидными и фунгицидными свойствами. Их токсичность повышается в результате окисления при разрушении тканей растений-хозяев личинками.

В растениях с пониженным содержанием тиоцианатов развитие личинок проходит значительно успешнее.

Устойчивые сорта. Среди капусты раннеспелых сортов более устойчивы сорта Номер первый, Полярный К-206 и Скороспелая. Одревеснение стеблей у капусты этих сортов полностью оканчивается ко времени массового отрождения личинок весенней капустной мухи. Среднеспелые сорта в среднем повреждаются капустными мухами несколько сильнее, чем раннеспелые. Сорта Надежда, Тайнинская-11 характеризуются высокой степенью устойчивости. Среднепоздние сорта более устойчивы к капустным мухам, причем в особенности устойчив сорт Ладожская 22, среди позднеспелых сортов наибольшая устойчивость свойственна сорту Московская 15.

Луковая муха (*Hylemyia antiqua* Mg.). Луковая муха - широко известный вредитель лука в Европе, Азии, в Северной Америке. В странах СНГ распространена повсеместно, включая Заполярье. Наиболее значительна ее вредность в странах с прохладным климатом, а также в условиях поливного земледелия.

Биологические особенности. Луковая муха развивается в 1-3 поколениях. Зимовка ее происходит в состоянии куколки в ложнококонах в почве на глубине до 10-20 см. Вылетевшие весной самки приступают к откладке яиц, размещая их рядами или небольшими группами (по 5-12 штук) на почве как у всходов, так и у более взрослых растений. Развитие яиц длится 3-8 суток при температуре равной 17-22 °С и при влажности, равной 75-80 %. При низкой влажности наступает массовая гибель яиц. Кроме репчатого лука (*Allium cepa*) луковая муха также активно повреждает лук-батун (*Allium fistulosum*) и слабее повреждает чеснок, шалот-лук (*Allium ascelanicum* L), шнитт-лук (*A.schoenoprasum*) и лук-порей (*A.porrum* L).

Характер повреждения растений и вредоносность. Повреждение лука личинками луковой мухи могут быть объединены в два основных типа. К первому из них принадлежат повреждения характеризующиеся разрушением донца, ко второму типу - наносимые листьям и чешуям. Личинки луковой мухи вызывают гибель растений или же снижают товарную ценность урожая. Гибель лука-севка происходит при внедрении в него 1-2 личинок. В случае повреждения конуса нарастания может погибнуть и лук-репка. При повреждении во второй половине лета репчатый лук более вынослив и выдерживает повреждения 30-40 личинок и более.

Наиболее характерные признаки повреждения лука-севка луковой мухой - увядание центрального листа, легко отделяющегося вместе с находящимися у его основания личинками, а у более взрослых растений - увядание значительной части

листьев (которые загнивают и засыхают), загнивание луковицы (луковица приобретает гнилостный запах). Количество поврежденных растений достигает 50 % и более, что может снизить урожай лука на 30-50 %.

Факторы иммунитета. Самки луковой мухи проявляют четко выраженную избирательность при откладке яиц на лук различных видов и сортов. Важнейшая роль в возникновении такой избирательности принадлежит аллицинам. При высоком содержании аллицина в луке самки избегают откладывать яйца, размеры личинок уменьшаются, а смертность их повышается (Киреев, 1981). Привлекают луковую муху сорта А с пониженным содержанием эфирных масел.

Устойчивые виды и сорта. Лук-слизун и лук пахучий, а также дикорастущий лук алтайский и лук угловатый не заселяются луковой мухой, на луке-порее обнаруживаются лишь единичные яйца. Несколько больше заселяется лук-батун. Наиболее привлекателен лук репчатый. Среди многочисленных сортов лука есть и слабо заселяемые. В условиях Горь-ковской области устойчивость выявлена у сортов «Арзамасский, Тереховский, Луганский и Бессоновский, а наибольшая повреждаемость у сортов Каратальский, Донецкий золотистый и Хавский однолетний (Киреев, 1981).

Острые сорта лука повреждаются слабее, чем полуострые и, в особенности, сладкие (Казакова, 1964). Значительной устойчивостью характеризуется лук норвежского образца К-233765, этот лук содержит повышенное количество эфирных масел, отличается высокой фитонцидной активностью по отношению к инфузориям и повреждается очень незначительно (на 1-7 %).

В условиях Канады по устойчивости к луковой мухе выделились сорта *Allium fistulosum*, Nebraska, Nordiy Hishiko и Hishiko. Гибель лука этих сортов в течение двух лет испытания составила от 1-2,3 % до 4,8-7,1 %. Сорта *Allium fistulosum* во много раз более устойчивы, чем сорта *Allium sepa*. Наиболее повреждаемы сорта Senshu-ki, Sappo-ki, Early Yellow Ylobe, Brigham Yellow Ylobe, а также P. 1.175573, P. 1.16485 и P.1. 174201.

Иммунитет растений и экосистемы

Членистоногим фитофагам как консументам I порядка принадлежит важная роль в становлении естественных и искусственных экосистем. При установлении закономерностей становления экосистем нередко считается, что во взаимоотношениях фитофагов с растениями-хозяевами, как и у иных организмов, образующих биоценозы, основную роль играет процесс конкурентного исключения. Однако факт его осуществления еще не доказывает, что это результат отбора направленного на устранение конкуренции. Для лучшего понимания закономерностей становления и эволюции биоценозов необходимо знать, какие из наблюдаемых случаев географического или экологического конкурентного исключения обусловлены экологической несовместимостью видов, а какие оказываются следствием физиологических адаптации к условиям окружающей среды, не связанных с конкурентными отношениями. Многообразие свидетельств сказанного достаточно велико. Во-первых, специфический характер пищевой специализации проявляется в большинстве случаев вне зависимости от совместного обитания на одной и той же территории близкородственных видов - потенциальных конкурентов. Во-вторых, современный уровень знаний о физиологии питания и пищеварения убеждает в тесной приспособленности пищеварительно-транспортного конвейера к качественным характеристикам пищи. Экспериментальные материалы по анализу факторов иммунитета растений к вредителям подтверждают гипотезу о том, что в основе пищевой специализации фитофагов лежит преодоление

ими иммунологических барьеров растений и их адаптации к определенной структурной форме основных биополимеров и к содержанию последних в растительных тканях.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите основной фактор устойчивости пшеницы, ячменя к хлебным пилильщикам.
2. Кем был установлен фактор устойчивости-выполненности соломины?
3. Раскройте фактор иммунитета люцерны к листовым долгоносикам.
4. На каких факторах основана избирательность луковой мухи при откладке яиц?
5. Создание устойчивых форм и сортов подсолнечника к подсолнечниковой огневке.
6. Иммунитет картофеля к колорадскому жуку – типичному олигафагу.
7. Иммунитет овощных культур к капустной тле, капустным мухам, луковым мухам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иммунитет растений : учебник / ред. : В. А. Шкаликков. - М. : КолосС, 2005. - 190 с. : ил. 4 л. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 5-9532-0328-4 : 132 р., 143.11 р.
2. Иммунитет растений к вредителям : учебное пособие / Л. И. Чекмарева, Е. В. Догадина, Г. И. Караваева. - Саратов : ФГОУ ВПО "Саратовский ГАУ", 2005. - 100 с. - ISBN 5-7011-0282-3 : 50 р.
3. **Плотникова, Л. Я.** Иммунитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям : учебник / Л. Я. Плотникова ; Международная ассоциация "Агрообразование" . - М. : КолосС, 2007. - 359 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений). - ISBN 978-5-9532-0356-2 : 322.01 р., 160.50 р., 271.15 р.
4. Иммунитет растений/ В.А. Шкаликков, Ю.Т. Дьяков, А.Н. Смирнов и др.; Под ред. проф. В.А. Шкаликков . – М.: КолосС, 2005. – 190 с.
5. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М.: Колос, 1979. -272 с.
6. Попкова К.В., Качалова З.П. Практикум по иммунитету растений. М.: Колос, 1984. 175 с.
7. **Практикум по иммунитету растений к вредителям:** Учеб. пособ./Ленинград. СХИ [Текст] : учебное пособие. - [Б. м. : б. и.], 1989. - с. - Б. ц.
8. **Проблемы иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням** [Текст] / АН БССР. - Минск : Наука и техника, 1988. - 248 с. - 2.50 р.
9. **Теоретические основы иммунитета растений к болезням:** Сб. науч. тр./ ВИЗР [Текст] : научно-популярная литература. - [Б. м. : б. и.], 1988. - ., 119 с. - Б. ц.
10. Устойчивость плодовых **растений** к вредителям и болезням / А. М. Соколов, Р. А. Соколова. - М. : Колос, 1974. - 160 с. : ил. - Список лит.: с.154-159. - 0.29 р.
11. Учение об **иммунитете растений** : учебник / К.В. Попкова. - М. : Колос, 1979. - 272 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).
12. Чекмарева Л.И., Догадина Е.В. и др. Иммунитет растений к вредителям. Саратов: Изд-во СГАУ, 2005. – 100 с.
13. Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Слепян Э.И. Иммунитет растений к вредителям и болезням. Л.: Агропромиздат, 1986.

14. **Шапиро, И. Д. Иммуниет растений к вредителям и болезням** /И. Д. Шапиро, Н. А. Вилкова, Слепян Э. И [Текст] : научно-популярная литература / И. Шапиро. - Л.: Агропромиздат : [б. и.], 1986. - 192 с.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Асякин, Б. П., Волкова, Н. А., Шапиро, И. Д.* Практикум по иммунитету растений к вредителям. Л.: ЛСХИ, Пушкин. 1990. 237 с.
2. *Асякин, Б. П., Рапопорт, Е. Г.* Характер повреждения растений капусты капустными мухами. - В кн. : Биологические основы рап. использования жи-вотн. и раст. мира. - Рига : Зинятке, 1978. -С. 232-233.
3. *Вавилов, П. И.* Проблемы иммунитета культурных растений. Избранные труды. - Т. 4. - М.-Л.: Наука, 1964.
4. *Волкова, Н. А., Шапиро, И. Д.* К вопросу о пищевой специализации фитофагов в связи с устойчивостью к ним растений. - Тр. Тринадцатого Международной энтомологической конф. Ред. В. А. Тря-гащина. - Л.: Наука, 1971 а. - Т. 2. - С. 412^13.
5. *Вилкова, П. А., Шапиро, И. Д.* Пищевая ценность сортов и се значение в устойчивости растений к вредителям. - Тр. Всес. НИИ защ. раст., ВАСХНИЛ. Ред. И. Д. Шапиро. - Л.: 1973 а. - Вып. 37. -С. 30-40. - В кн. Методические рекомендации по оценке устойчивости с.-х. культур к вред. Ред. И. Д. Шапиро. - Л. : Всес. нИИзащ. раст. Васхнил, 1978. - С. 79-96.
6. *Деверолл, Б. Д.* Защитные механизмы растений. - М. : Колос, 1980.
7. *Жуковский, П. М.* Культурные растения и их сородичи. - Л. : Наука, 1972.
8. *Мосиенко, Н. А., Мязитов, К. У.* Спутник эколога. Справочник по экологии и природопользованию. - Изд-во Сар. гос. сельхозакадемии, 1997.-314 с.
9. *Пайтнер, Р.* Устойчивость растений к насекомым. - М. : ИЛ, 1953.
10. *Пайтнер, Р.* Устойчивость растений к повреждениям насе-" комых. — В ст. Современные проблемы энтомологии. - М. : Высшаяшкола, 1975.
11. *Помазков, Ю. И.* Иммуниет растений к болезням и вредителям. - М.: Изд-во университета дружбы народов, 1990. - С. 77.
12. *Рахманова, Т. Б.* Природа устойчивости культурных растений к насекомым-вредителям. Сельское хозяйство за рубежом. - М., 1966.-С. 43-55.
13. *Шапиро, И. Д.* Учение об иммунитете растений к вредителям. Конспект лекций для студентов по специальности 1504 «Защита растений» и слушателей факультета повышения квалификации. -Ленинград-Пушкин, 1979.-42 с.
14. *Шапиро, И. Д.* Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам. - Л.: Зоологический институт АН СССР, 1985. - 320 с.
15. *Шапиро, И. Д., Вилкова, Н. А., Слепян Э. И.* Иммуниет растений к вредителям и болезням. -Л.: Агропромиздат, 1986. - 189 с.
16. *Шапиро, И. Д., Новожилов, К. В., Вилкова, П. А.* Иммуниет растений к вредителям и вопросы стратегии и тактики защиты растений / Сельскохозяйственная биология, 1976.-Т. 13.-№ 1.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Лекция 1. ВВОДНАЯ ЛЕКЦИЯ. ИСТОРИЯ ИММУНИТЕТА К ВРЕДНЫМ НАСЕКОМЫМ	4
1. Цели изучения дисциплины. Основные понятия, определения, термины	
2. Предмет, значение и общие задачи иммунитета растений.	
Вопросы для самоконтроля	
Список литературы	
Лекция 2. ВВЕДЕНИЕ В ФИТОИММУНИТЕТ	9
1. Понятие об иммунитете растений, его значение для защиты культур.	
2. История возникновения и развития учения об иммунитете растений.	
3. Н.И. Вавилов как основоположник учения об иммунитете растений к инфекционным болезням.	
4. Современные направления в развитии иммунитета растений к болезням.	
Вопросы для самоконтроля	
Список литературы	
Лекция 3. КАТЕГОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ИММУНИТЕТА	14
1. Категории растительного иммунитета.	
2. Факторы пассивного иммунитета.	
3. Факторы активного иммунитета.	
Вопросы для самоконтроля	
Список литературы	
Лекция 4. СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ	19
1. Специализация фитопатогенов. Типы специализации.	
2. Патогены узкоспециализированные (монофаги) и широкоспециализированные (полифаги).	
3. Внутривидовая специализация патогенов. Понятие о специализированных формах, физиологических расах, биотипах.	
4. Методы определения физиологических рас грибов.	
Вопросы для самоконтроля	
Список литературы	
Лекция 5. ГЕНЕТИКА УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ	22
1. Взаимоотношения растения-хозяина и паразита (ТСЭ)	
2. Теория Флора "Ген на ген"	
3. Вертикальная и горизонтальная устойчивость	
4. Основные направления в селекции на устойчивость	
Вопросы для самоконтроля	
Список литературы	
Лекция 6. ИНФЕКЦИОННЫЙ И ПРОВОКАЦИОННЫЙ ФОНЫ И МЕТОДЫ ИХ СОЗДАНИЯ	27
1. Инфекционный фон	
2. Провокационный фон	
3. Методы создания инфекционных фонов	
4. Инфекционная нагрузка	
Вопросы для самоконтроля	
Список литературы	
Лекция 7. ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К ПОВРЕЖДЕНИЯМ	31

НАСЕКОМЫМИ

1. Устойчивость растений к вредителям (Биохимические особенности. Анатомо-морфологические особенности. Фенологические особенности)

2. Типы повреждений растений вредными насекомыми и их ответная реакция

3. Типы устойчивости (Отвержение и выбор растений вредителями. Антибиотическое воздействие кормового растения на вредителей. Вещества вторичного обмена. Структура особенности основных биополимеров, синтезируемых растениями)

Вопросы для самоконтроля

Список литературы

Лекция 8. ФОРМЫ ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ВРЕДИТЕЛЕЙ

38

1. Формы пищевой специализации вредителей

2. Выносливость растений и онтогенез растений

3. Система иммунологических барьеров растений

Вопросы для самоконтроля

Список литературы

Лекция 9. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОЗДАНИЯ УСТОЙЧИВЫХ К ВРЕДИТЕЛЯМ СОРТОВ ОСНОВНЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

50

1. Иммуниет пшеницы и другие колосовые культуры к фитофагам

2. Иммуниет сортов кукурузы к фитофагам.

3. Иммуниет бобовых культур к фитофагам

4. Иммуниет люцерны к фитофагам

5. Иммуниет подсолнечник к фитофагам

6. Иммуниет картофель (*Solanum tuberosum* L.) и овощных культур к фитофагам

Вопросы для самоконтроля

Список литературы

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

67