# Содержание

Предисловие. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .3



Введение . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4



Глава 1. Фитоиммунитет и его виды (основные термины и механизмы действия) . 4



Глава 2. Типы повреждений растений насекомыми и клещами . . . . . . . . . . . . . . . . 10



Глава 3. Связь между устойчивостью к вредителям и поражением растений возбудителями заболеваний. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .12



Глава 4. Основные факторы групповой и комплексной устойчивости растений к патогенным агентам . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .13



Глава 5. Перспективы и некоторые принципы создания комплексно устойчивых сортов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .16



Глава 6. Пути селекции устойчивых сортов. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .16



§ 6.1 Селекция. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 16

§ 6.2. Получение трансгенных и мутантных растений (изолированные протопласты, генная инженерия) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .. . . . . . . . . . 18

Глава 7. Перспективы и роль иммунологии. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20



Литература . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .22



# Предисловие

Тенденции развития современной науки и морали таковы, что мы все более склонны искать ответы в естественности, самой природе.

Начало земледельческой деятельности человека явилось мощным толчком для развития нашей цивилизации. Однако создание огромных территорий агробиоценозов послужило самостоятельной причиной массового размножения и расселения существующих видов фитофагов, а также возникновения новых их форм.

Именно в связи с этим человечество, переводя растениеводство на промышленную основу, было вынуждено, образно говоря, взять заботу о защите растений на себя (Член-корреспондент Академии наук СССР Скарлато А.О., Председатель научного Совета по проблемам охраны окружающей среды междуведомственного координационного Совета АН СССР в Ленинграде, Директор Зоологического института АН СССР).

Последовавшее вслед за развитием промышленности непомерное использование агрохимических средств защиты нередко являлось причиной нарушения экологического равновесия в биосистемах и массовой гибели людей.

Несмотря на мощное развитие в настоящее время агрохимической индустрии, возможности ее далеко не беспредельны. Реальность же такова, что зачастую использование химических средств защиты растений от насекомых-вредителей не соответствует современным стандартам по охране окружающей среды ГосКомПрироды и приводит к химическому загрязнению (в частности загрязнению пестицидами).

Это, а также постоянная интенсификация растениеводства привели к необходимости нахождения новых методов защиты растений от повреждения различными биологическими объектами. Таковыми методами являются переход на возделывание сортов и гибридов сельскохозяйственных растений с групповым и комплексным иммунитетом к вирусам, микоплазмам, грибам и беспозвоночным, а также применение биологических методов защиты культивируемых растений.

По словам одного из создателей отечественной фитоиммунологии Шапиро И.Д. потребность в сортах, иммунных к вредителям, на протяжении научно-технического прогресса в сельском хозяйстве будет увеличиваться. Причем в особенности возрастет значение таких сортов при переходе от интегрированной защиты растений к управлению агробиоценозами (Шапиро, 1985).

# Введение

Существует множество средств защиты растений от повреждения их различными биологическими объектами, в том числе и насекомыми. Самый тривиальный и, наверное, древний метод – механическое их уничтожение. Но при современных масштабах развития сельского хозяйства это неуместно, просто смешно.

Метод химической защиты, как уже было сказано выше, часто приводит к негативным последствиям, да и коэффициент полезного действия этого метода в современных условиях ничтожно мал.

Сочетание же биологического метода защиты с созданием и усилением у культурных сортов растений иммунных механизмов защиты от вредоносных биологических агентов приобретает все большее значение для интенсивного развития сельскохозяйственной деятельности. Намного легче предупреждать заболевание, чем вылечивать его и последствия им вызванные.

Несмотря на все вышесказанное, использование последнего метода мало распространено в связи с отставанием селекции с-ох-ых культур, устойчивых к вредителям и неизученностью темы.

Именно перспективностью и широким полем для исследований данная тема привлекла к себе мое внимание и подвигла на более глубокое изучение данной области науки.

# Глава 1. Фитоиммунитет и его виды (основные термины и механизмы действия)

Целесообразно оговорить термины, применяемые в данной области биологии.

**Иммунитет** (от лат. immunitas – освобождение, избавление) способность живых существ противостоять действию повреждающих агентов, сохраняя свою целостность и биологическую индивидуальность; защитная реакция организма (Советский энциклопедический словарь, 1984).

Иммунитет растений к вредным организмам (фитоиммунитет) – важнейшее биологическое свойство растений, эволюционно возникшее в результате длительного сосуществования (длительной коадоптации) с консументами, и поддерживающее стабильность взаимоотношений фитофагов и их растений-хозяев в естественных экосистемах (Шапиро, 1985).

Потребность в научных исследованиях такого рода дали основание для развития такой науки как *иммунология растений*. Говоря о становлении учения об иммунитете растений к насекомым и клещам как самостоятельного направления науки и людях, сделавших огромный вклад, необходимо назвать имена таких крупных ученых, как Н.И. Вавилов, В.Н. Щеголев, Л.Н. Сахаров, Н.В. Курдюмов, П.Г. Чесноков, Р. Пайнтер (США) и др. В этот ряд необходимо вписать одного из выдающихся ученых современности – И.Д. Шапиро. Его определение данной ветви энтомологии звучит следующим образом:

иммунология растений – специфическая область знаний, в основе которой – выяснение закономерностей взаимоотношений между фитофагами и их кормовыми растениями, сложившихся в процессе их эволюции. По своей сути иммунология растений – пограничная наука, основывающаяся на анализе и синтезе знаний и методик многих наук зоологического и ботанического циклов (энтомологии, акарологии, экологии и, в особенности, биоценологии, паразитологии, физиологии и биохимии животных и растений и, в частности, физиологии и биохимии питания и пищеварения, этологии и токсикологии насекомых, а также ботаники, селекции растений, генетики и т.д.) (Шапиро, 1985).

Отдельным термином выделяют иммунитет растений к растениеядным организмам (фитофагам, фитоксенам, консументам) – ***антифитоксенный фитоиммунитет***.

Различные степени иммунного ответа могут варьировать от *абсолютного* иммунитета растения к вредоносному агенту (абсолютная неподверженность, непоражаемость данному воздействию) до *относительного (неабсолютного)* иммунитета. Это позволяет феноменологически выделять:

во-первых, ***иммунные растения***, абсолютно устойчивые к воздействиям тех или иных фитофагов, либо инфекций;

во-вторых, ***растения с высокой степенью проявления относительного иммунитета***, слабо повреждаемые фитофагом (не уменьшающим биологическую продуктивность, а, возможно, даже вызывающие эффект стимуляции роста у растения-реципиента) или вызывающие у фитофага депрессию размножения;

в-третьих, ***иммунные растения со средней степенью иммунитета***, повреждаемые вредоносными организмами более или менее существенно (на посевах таких растений развитие и размножение вредоносных организмов осуществляется еще с заметными трудностями, в связи с чем использование значительных количеств пестицидов не требуется);

в-четвертых, ***слабоиммунные растения*** – более сильно повреждаемые (на их посевах размножение вредоносных организмов подвергается лишь слабой депрессии, и урожай их существенно снижается, что приводит к необходимости применения пестицидов);

в-пятых, ***неиммунные растения*** – сильно повреждаемые вредоносными организмами (такие растения способствуют массовому размножению фитофагов и возбудителей инфекционных заболеваний, что требует значительного применения пестицидов и других защитных мероприятий).

Биологическая система «возбудитель инфекционного заболевания – растение-реципиент» характеризуется случайностью возникновения при наличии тесных и постоянных связей и компонентов. Биологическая система «фитофаг –

растение-хозяин», как результат коадоптации животных-фитофагов и кормовых растений, также чрезвычайно сложна. Одна из характеристик развития этой системы – приобретение фитофагами способности к активному и целенаправленному поиску условий для питания и откладывания яиц (органов и тканей растений, находящихся на определенных этапах онтогенеза) (Шапиро, 1985).

Автономное существование, способность насекомых и других вредоносных животных к локомоции и наличие у них сенсорных систем обуславливает возможность вступления в контакт с кормовыми растениями лишь на особых этапах онтогенеза. В связи с этим у растений выработались характерные барьеры для патогенного воздействия.

У систем «насекомое-фитофаг – растение» хорошо развиты барьеры, ограничивающие выбор насекомыми растений для их заселения, питания и откладывания яиц. Поиск растений, поглощение и переваривание при питании их тканей и всасывание гидролизованной пищи – энергоемкие процессы, требующие от консументов больших энергетических затрат.

Вырабатываемые у растений в процессе филогенеза механизмы защиты от фитофагов и преодоление последними этой защиты привела к возникновению среди консументов специализированных групп, приуроченных к растениям с определенным систематическим положением (выделению среди них видоспецифичных семейств, родов и видов).

Растения высокого таксономического ранга (начиная с семейств) наиболее характерен абсолютный иммунитет к специализированным фитофагам, адаптировавшимся к питанию растениями иных таксономических групп. На родовом, видовом и внутривидовом (сортовом) уровнях проявления иммунитета растений к патогенным воздействиям растениеядных организмов носят относительный характер.

На основе работ В.Н. Щеголева (1938), П.Г. Чеснокова (1953) и Р. Пайнтера (R. Painter) (1951) была разработана классификация различных проявлений иммунитета растениями.

Вариации реагирования растения-риципиента на патогенное воздействие со стороны фитофага разделяют на три категории (см. схему – табл. 1 (Шапиро, 1985)):

1. ***антиксеноз*** – проявления, выражающиеся в отвергании или избегании фитофагами растений при попытке их использования для питания и (или) откладывания яиц;
2. ***антибиоз*** – проявления, выражающиеся в неблагоприятном воздействии кормового растения на фитофагов при использовании тканей этого растения в пищу (обусловленные повреждающим эффектом физиологически активных соединений растений, или несоответствием молекулярного строения основных биополимеров: белков, жиров и углеводов растений пищеварительным ферментам фитофагов, что нарушает нормальное функционирование различных физиологических систем организма последних, вызывая их угнетение и даже отмирание);
3. ***толерантность*** растений к патогенному воздействию животного агента выражается в проявлении этим растением способности к сохранению биологической продуктивности (урожая) без значительного его уменьшения, при отсутствии неблагоприятного воздействия на патоген.

Работами наших ученых (Шапиро и Вилкова, 1979; Вилкова, 1980) было установлено существование у растений ***конституциональных*** и ***индуцированных* иммуногенетических барьеров**.

Конституциональные барьеры – защитные барьеры, обусловленные своеобразием морфологической конституции, обеспечивающие иммунитет растений (внешнее и внутреннее строение растений, а также отличия их метаболизма и жизнедеятельности, оказывающее влияние на их онто- и морфогенез).

К данной категории барьеров принадлежат:

1. ***атрептический*** или ***деполимеризационный*** барьер, обусловленный структурными различиями белков, жиров и углеводов растений и способствующий уменьшению их атакуемости и разрушению ферментами фитофагов (недостаточная глубина и скорость деполимеризации белков, жиров и углеводов – мощный фактор иммунитета, в основе его эффекта – недостаточное молекулярное соответствие ферментов фитофагов и подвергающихся их воздействию биополимеров растений, его проявление – свойство растений иммунных сортов, при питании такими растениями потребность фитофагов в энергетических и пластических ресурсах удовлетворяется не полностью, что приводит к дистрофии – неполному голоданию и даже гибели, так как энергетические затраты на поиск, поедание, переваривание и всасывание пищи возмещается не полностью – (Вилкова и Шапиро, 1976; Вилкова, 1980));
2. ***морфологический*** барьер, обусловленный генетическими отличиями в процессах дифференциации и в строении органов, тканей и клеток растений, затрудняющими и даже предотвращающими их использование фитофагами как среды обитания и источника пищи;
3. ***ростовой*** барьер, обусловленный различной скоростью процессов роста вегетативных и репродуктивных органов растений и всего растения в целом (существенный в связи с тем, что при высоких темпах роста частей тела организма растения-риципиента возникают препятствия для нормального развития яиц, отложенных насекомыми-фитофагами на быстро растущие органы, ослабляется их контакт и контакт личинок с растительной тканью – субстратом и происходит своего рода самоочищение последней (Шапиро, 1958а);
4. ***физиолого-метаболический*** барьер, обусловленный различиями иммунных и неиммунных растений по физиологическим параметрам и характеристикам обмена веществ;
5. ***онтогенетический*** барьер, обусловленный отличиями жизненного цикла иммунных и неиммунных растений, несовпадением во времени диахронических параметров их индивидуального развития (периодов, стадий, фаз).

Предназначение конституционных барьеров фитоиммунитета – всесторонняя и постоянная защита от вредоносных организмов, осуществляющаяся на всех уровнях организации растений от молекулярного до организменного (Вилкова, 1980).

Индуцированные барьеры фитоиммунитета возникают у растений при их повреждении. Предназначение индуцированных барьеров – локализация вредоносных агентов, изоляция последних от нормально функционирующих, неповрежденных, тканей и последующие избавление от последующие избавление от патогенных объектов при отмирании тканей поврежденных. К индуцированным барьерам принадлежат:

1. ***некрогенетический*** барьер (в особенности эффективный по отношению к некоторым минирующим и сосущим фитофагам) – отмирание клеток, клеточных комплексов, участков тканей и отдельных органов, индуцируемое при их повреждении фитофагами, приводящее к пространственной изоляции фитофагов от непосредственно не поврежденных частей растений и затрудняющее их питание;
2. ***репарационный*** барьер – образование гомологичных органов, морфологически и функционально замещающих поврежденные или же уничтоженные (например, один из побегов другими, один из листьев другими, вновь образующимися листьями и т.д.);
3. ***галлогенетический*** и ***тератогенетический*** барьеры – возникновение патологических новообразований – галлов и паразитарных тератоморф – среды обитания и источника пищи консументов (Слепян, 1973);
4. ***оксидативный*** барьер – окисление веществ вторичного обмена растений в процессе повреждения их тканей фитофагами (приводящее к усилению токсичности веществ вторичного обмена и (или) образованию соединений, вызывающих у патагенов нарушение функционирования и гибель);
5. ***ингибиторный*** барьер – возникновение у растений-риципиентов, поврежденных фитофагами, соединений, обладающих ингибиторными функциями (подавляющими деятельность гидролитических и иных ферментов – амилаз, протеаз и т.д.).

Рассмотренные выше иммунологические барьеры возникли у растений-риципиентов в ходе эволюционных изменений как бы в противовес адаптациогенезу различных фитофагов в естественном противостоянии – «хищник-жертва» или «паразит-жертва». Акт питания насекомых и клещей \_ процесс, связанный с большими энергетическими затратами, последовательная смена действий в процессе их пищедобывающей деятельности. После нахождения фитофагом растения-риципиента, им осуществляется выбор на нем места, подходящего для питания, начинаются механические воздействия на растительные ткани, их отторжение и заглатывание. При питании на растениях устойчивых сортов затрачивается в 2-3 раза больше времени, а, следовательно, и энергии на биохимические реакции внутри организма-патогена на каждый акт питания. Это было установлено, например, при исследовании вредной черепашки (Eurygaster integriceps Put.) (Вилкова и Степанова, 1971).

Обоснован вывод, что энергетический принцип должен широко использоваться при оценке феноменов иммунитета растений к вредителям. Энергетический принцип, безусловно, будет иметь в будущем большое значение в общей теории иммунитета и в теории иммунитета растений к возбудителям заболеваний (Шапиро, 1985).

Использование представлений об информационных связях в экосистемах – теоретическая основа для управления процессами (в первую очередь управление их биологической продуктивностью), происходящими в последних.

Одна из важных подсистем агробиоценозов (см. Шапиро и др., 1979) – система ***тритрофа*** (кормовое растение – фитофаг – энтомофаг). Анализ такой трехзвенной системы дает возможность вычленить из многозвенной цепи взаимодействующих организмов главные звенья, по которым и осуществляется основной поток энергии, вещества и информации (Шапиро, 1985).

***Иммуногенез*** – процесс возникновения и формирования системы иммунитета в онтогенезе и на протяжении филогенеза. Установление закономерностей иммуногенеза – одна из основных проблем иммунологии растений и животных, включая человека. Иммунологическиебарьеры – морфофункциональная система организма, способствующая сохранению его стабильности при повреждающих воздействиях (Шапиро, 1985).

# Глава 2. Типы повреждений растений насекомыми и клещами

Взаимодействия насекомых и клещей с растениями весьма многообразны, о чем свидетельствуют различия типов повреждения последних.

Классификация типов повреждения растений вредителями различных видов отражает особенности строения их ротовых аппаратов.

Типы повреждения листьев вредителями с грызущим ротовым аппаратом (Чесноков, 1953; Осмоловский, 1976):

* скелетирование (выедание эпидермы и паренхимы мезофилла с сохранением жилок, наблюдающееся, например, при питании личинок вишневого слизистого пильщика и гусениц лугового мотылька – Pyrausta sticticalis L.);
* «изъязвление» (выедание в форме небольших углублений – язвы – наблюдающиеся, например, при питании земляных и иных блошек);
* окошечное выедание (наблюдающиеся при использовании для питания эпидермы и паренхимы мезофилла с сохранением с одной стороны листа участков кутикулы – характерный признак питания гусениц капустной моли, а также гусениц I-II возрастов некоторых других чешуекрылых);
* фигурное объедание краев листьев (наблюдающиеся, например, при питании долгоносиков рода Sitona и пчел-листорезов);
* минирование (выедание паренхим мезофилла, наблюдающееся, например, при питании личинок свекловичной мухи);
* свертывание или скручивание листьев с помощью паутины или же без нее (наблюдающееся, например, при питании трубковертов Attelabidae и некоторых листоверток Tortricidae).

В тех случаях, когда листогрызущие насекомые поселяются среди листьев всходов или же в листовой трубке злаков у растущих листьев появляются симметрично расположенные отверстия.

Многие грызущие вредители перекусывают наземную и подземную части стеблей, черешки листьев и корни, прогрызают тоннелеобразные ходы в стеблях и листовых черешках или в корнях, поедают вегетативные почки, бутоны, цветоножки, тычинки и пестики. Такие повреждения приводят к потере тургора и к увяданию отдельных частей растения или же всего растения в целом. У злаков после выколашивания в результате нарушения целостности проводящей системы стебля они приводят к белоколосости.

Повреждения растений вредителями с колюще-сосущим ротовым аппаратом резко отличаются от повреждений, вызываемых вредителями с грызущим ротовым аппаратом. Ферменты слюнных желез и иные физиологически активные вещества, выделяемые насекомыми с колюще-сосущим ротовым аппаратом в ткани растений, нарушают в них баланс фитогормонов, гидролизуют их биополимеры, деформируют их проводящую систему и т.д.

Типы повреждений, вызываемые насекомыми с колюще-сосущим ротовым аппаратом:

* изменение биологической программы развития и (или) функционирования листа (обесцвечивание или же покраснение с последующим пожелтением при высыхании);
* нарушение скоординированности развития паренхимных, проводящих и эпидермальных тканей листа – деформация листовых пластинок (курчавость, гофрированность или же скручивание);
* нарушение скоординированости развития тканей стебля и иных органов (искревление стеблей, цветоножек и т.д.);
* нарушение структур хлорофилла и фотосинтетического аппарата растения (частичная или полная белоколосость, возникающая у злаков);
* нарушение функционирования биологических программ репродукции и семясозревания (недоразвитие, щуплость и морщинистость семян с понижением их всхожести);
* нарушение генетических программ клеток органов растения (возникновение галлов и паразитарных тератоморф).

Диагностика повреждения растений, вызываемого отдельными видами фитофагов, достаточно трудна. В то же время при изучении иммунитета растений к вредителям важно точное установление видов последних. В связи с этим наряду с традиционными методиками морфологического и физиологического исследования растений с целью более точного определения особенностей их повреждения целесообразно использование методик люминесцентного анализа, инфракрасной микроскопии, иммунохимии (серодиагностики), рентгенографии и т.д.

# Глава 3. Связь между устойчивостью к вредителям и поражением растений возбудителями заболеваний

В основе взаимоотношения фитофагов с кормовыми растениями лежат пищевые потребности, отражение которых – своеобразие пищевой специализации и адаптации физиологии питания, способствуют более эффективному использованию пищи. Пищевая специализация фитофагов обусловлена биохимией растения-риципиента. Устойчивость же растений к патогену во многом обусловлена факторами иммунитета растений, имеющими значение своего рода барьеров, ограничивающих разнообразие растений и их органов и тканей, используемых насекомыми и клещами для питания (Слепян, 1973; Вилкова и Шапиро, 1978).

Необходимо учитывать, что фитофаги, достаточно автономная и активная категория патогенных организмов, в ряде случаев способствует распространению и проникновению в растения возбудителей инфекционных заболеваний. Такие последствия контактов с растением прослеживаются по преимуществу, если в роли фитофага выступает насекомое или членистоногое другого таксона. Нарушение вредителями целостности покровных тканей способствует проникновению в них грибов и бактерий.

Связь фитофаг-возбудитель может быть не только случайной, но и постоянной, как это имеет место при распространении вирусов. Многие виды насекомых, в особенности сосущих, - переносчики вирусных инфекций, что имеет превалирующие значение в динамике эпифитотий. Установлено, что чем устойчивее тот или иной сорт к вредителям, тем меньше роль последних в распространении грибных, бактериальных и вирусных заболеваний. Рис, устойчивый к цикадкам и тлям, задерживает, например, распространение некоторых вирусных заболеваний. Аналогична и функция иммунного картофеля. Распространение вирусов – возбудителей болезней пшеницы связывается с распространением тлей, цикадок и пьявицы.

# Глава 4. Основные факторы групповой и комплексной устойчивости растений к патогенным агентам

К ***групповой*** ***устойчивости*** относится устойчивость растений к вредителям или же к возбудителям заболеваний нескольких видов, а к ***комплексной устойчивости*** – устойчивость как к вредителям, так и к возбудителям заболеваний одновременно. Известно, что многие дикие родичи культурных растений и культурные растения примитивных видов характеризуются как групповой, так и комплексной устойчивостью. Однако в процессе доместификации растений и искусственного отбора многие ценные сорта утратили один из данных видов устойчивости или оба.

Строго говоря, в иммунитете растения большая роль принадлежит неспецифическим барьерам, которые способны обеспечить самозащиту растений от патогенных организмов большого числа видов. К числу этих барьеров в первую очередь принадлежат морфологические (в том числе анатомические), физиологические и биохимические.

1. ***Морфологические факторы.*** Покровные ткани – общая внешняя «броня» растений, защищающая их от патогенных агентов (в особенности от микроорганизмов). Большое значение в комплексной и групповой устойчивости растений имеют различные эпидермальные образования и, в первую очередь, железистые и нежелезистые трихомы, а также кутикулярные и эпикутикулярные покровы. Трихомы, покрывающие листья и другие органы растений, факторы устойчивости пшеницы, хлопчатника, картофеля и других культур к тлям, цикадам, клопам-слепнякам и к возбудителям заболеваний многих видов.

Трихомный покров листьев пшеницы – фактор ее устойчивости к красногрудой пьявице и шведским мухам. Трихомы колосковых чешуй пшеницы неблагоприятны для питания гусениц I-го возраста серой зерновой совки и других насекомых (Шапиро, 1985).

В листьях и стеблях злаков содержится кремний, увеличивающий их прочность, уменьшающий потерю ими влаги через транспирацию и повышающий устойчивость к воздействию патогенных организмов.

Исследование микроструктуры воскового покрова листьев показало, что этот покров, очевидно, может обеспечить устойчивость злаков к тлям, блошкам, мучнистой росе и др. вредным организмам (Шапиро, 1985).

1. ***Физиологические и биохимические факторы.*** Наличие большого количества нектарников на листьях, листовых черешках, прицветниках и стеблях хлопчатника привлекает к нему для откладывания яиц большое количество хлопковой и табачной совок, совки ни (Stenoplusia ni Hbn.), розового червя (Plectinofora gossypiella Sand) и металловидок (Autogapha) и др. Безнектарниковые растения заселяются бабочками много слабее (Шапиро, 1985).

Затруднения в атакуемости основных биополимеров зерновок пшеницы фактор иммунитета не только к вредной черепашке и к клопам других видов, но и фактор иммунитета к зерновой моли, а также к насекомым, повреждающим пшеницу при хранении. Несомненно, что этот фактор имеет более широкое иммуногенетическое значение, в том числе и для грибов и бактерий (Шапиро и Вилкова, 1981), в частности, при так называемом ферментативно-микозном истощении зерна и т.д. (Дунин и Темирбекова, 1978).

Вещества вторичного обмена, как правило, обладают широким спектром действия (в том числе токсического) на насекомых, клещей, грибы и бактерии. Это их свойство во многих случаях выступает как фактор комплексного иммунитета растений. Например, флавоноиды бензоксизолиноны (МБОА) злаков – важное звено иммунитета кукурузы к саранчевым, кукурузной тле (Rhopalosiphum maidis Fitch.) кукурузному мотыльку, кукурузной совке (Sesamia (monangriodes Lef.) cretica L.) (Шапиро, 1985), и другим возбудителям заболеваний различных таксономических групп. МБОА защищает кукурузу и от поражения некоторыми гербицидами, обеспечивая возможность безвредного использования последних.

# Глава 5. Перспективы и некоторые принципы создания комплексно устойчивых сортов

Переход к планомерной селекции на групповую и комплексную устойчивость растений к патогенным организмам требует дальнейшего углубления знаний об их генетических закономерностях (как сложной многофакторной системы), нуждается в разработке методик оценки растений на групповой и комплексный иммунитет. Чрезвычайно важны сведения о своеобразии взаимодействия консументов и растений-риципиентов в каждом регионе. Необходимо подробное изучение взаимоотношений консументов, совместно использующих растения одних и тех же видов, и внутривидовых форм у сортов и гибридов как среды обитания и источника пищи (Шапиро, 1985).

В основу селекции на групповой и комплексный иммунитет должны быть положены:

1. анализ условий и путей формирования групп и комплексов патогенных организмов в каждой из основных сельскохозяйственных зон;
2. оценка сущности экологических и онтогенетических взаимосвязей каждого из патогенов с растением-риципиентом;
3. влияние общих специфических особенностей воздействия патогенов на растения и определение роли отдельных звеньев иммунологической системы растения-риципиента и его иммунологической системы в целом при воздействии патогенных организмов отдельных видов и их групп и комплексов;
4. выяснение возможности совмещения генов, ответственных за групповую и комплексную устойчивость, с генами, обеспечивающими высокую продуктивность, необходимое качество урожая и др. ценные признаки, в генотипе растения;
5. разработка методик оценки растений (исходного и селекционного материала) на групповой и комплексный иммунитет.

Наиболее проста селекция на иммунитет, если взаимоотношения между патогенами растения-риципиента нейтральны. В том случае, если патогенные организмы находятся друг с другом в конкурентных и (или) мутуалистических взаимоотношениях, работа по селекции требует больших усилий – необходима информация о тех сроках онтогенеза растений, когда конкуренция и мутуализм между патогенами проявляются в наибольшей мере. При мутуалистических взаимоотношениях между патогенами также необходимы сведения о степени взаимозависимости и собственно сущности этой зависимости. Все выше перечисленное необходимо для обоснования селекционной программы, для разработки селекционной тактики и для выбора методик оценки степени повреждения растений на каждом из этапов селекционного процесса.

При создании комплексно-устойчивых сортов к фитофагам-симбионтам оценка устойчивости может быть осуществлена при их одновременном поражении упомянутыми фитофагами.

Проведены, например, исследования по комбинированию устойчивости люцерны к люцерновой и гороховой тлям. Эти исследования важны, так как люцерна, устойчивая к одной из упомянутых тлей, не обязательно устойчива к другой, поскольку устойчивость к ним определяется разными генами. Люцерновая тля повреждает люцерну во все сроки ее онтогенеза, тогда как гороховая тля – только в фазе всходов. В связи с этим гороховая тля «выбраковывает» неустойчивые растения, которые гибнут в начале развития, а затем люцерновая тля, повреждая люцерну, устойчивую к гороховой тле, «выбраковывает» растения неустойчивые к ней. К обеим тлям оказываются, таким образом, устойчивы лишь немногие сохранившиеся экземпляры люцерны (Painter, 1968).

# Глава 6. Пути селекции устойчивых сортов

## § 6.1 Селекция

Методы селекции растений на иммунитет к патогенным организмам не специфичны. Они представляют собой модификации обычных селекционных методов. Основная трудность в создании иммунных сортов – необходимость одновременного учета особенностей растений и поражающих их вредных организмов.

Одна из основных трудностей в селекции растений на иммунитет к вредителям – генетическая сцепленность признаков растений, отражающих их филогенетическую историю в условиях естественных экосистем (Вавилов). В процессе стихийного одомашнивания и создания и создания высокопродуктивных и высококачественных форм растений система их иммунитета была ослаблена (Вилкова, 1980). В тех случаях, когда селекция осуществляется без внимания к иммунитету, ослабление последнего имеет место и в настоящие время. Необходимо учитывать, что важное свойство иммунных сортов – их способность к сдерживанию и даже подавлению размножения патогенных организмов –

обеспечивает многолетнее оздоровление фитосанитарной обстановки.

В состав программ по селекции растений нередко включается задача выведения сортов абсолютно иммунных к вредителям. Однако, в большинстве случаев возможен лишь относительный иммунитет, причем вновь создаваемый сорт должен быть существенно «иммуннее», т.е. проявлять признаки существенно большей устойчивости к патогену, предшествующего. Даже при частичном повышении иммуноустойчивости новые сорта способны обеспечить уменьшение потерь урожая в данном вегетационном сезоне и многолетние снижение численности вредителей.

Успех в селекции на иммунитет к патогенам во многом зависит от четкого анализа иммуногенетических признаков, которые должны явиться основой для обора иммунных форм (Шапиро, 1985).

Наиболее просто вопрос решается, когда из популяции существующего сорта, возможно, выделить растения, отличающиеся высокой иммуноустойчивостью к одному конкретному патогену. Для такого выделения могут быть использованы различные методы отбора и аналитические методы, учитывающие гетерозиготность популяции сорта.

При составлении селекционных программ очень важно – какого рода опыление существует в популяции данного сорта (перекрестное, самоопыление или популяция относится к промежуточной группе). Селекционная работа на иммунитет к патогену должна вестись с учетом следующих фактов: в популяции растений первой группы единица анализа – отдельное растение, второй – популяция (сорт или линия).

Отбор наиболее эффективен при работе с самоопыляющимися культурами, а также растениями, размножающимися вегетативно (клоновый отбор). С помощью отбора в США успешно созданы, например, сорта люцерны, устойчивые к люцерновой и бородавчатой тле.

Более широко используются методики гибридизации (внутри- и межвидовой) – основа синтетической или комбинационной селекции. Это осуществляется с помощью метода Педигри, метода возвратных скрещиваний и т.д. Важное место здесь принадлежит подбору пар для гибридизации. Необходимо, чтобы хотя бы один из родителей (или оба) характеризовался полигенным иммунитетом. Для управления селекционным процессом необходима информация о закономерностях наследования признаков иммунитета. В процессе гибридизации (простой, сложной и ступенчатой) проводится многократный отбор наиболее ценных форм.

Для увеличения устойчивости сортов (линий) применяются методы насыщающих, или возвратных, скрещиваний (беккроссов) гибридной популяции с донором – носителем генов иммунитета. Пример сложной гибридизации с иммунологическими целями – гибридизация озимой пшеницы для выведения сортов, иммунных к гессенской мухе, в частности, гибридных сортов “Ponka”, “Omaha”, “Pawnee”, “Warrior” и др. с донором иммунности – сортом “Kawvalle” (Рабинович, 1972).

Повышение эффективности селекции растений на иммунитет к вредителям может быть достигнуто при использовании предварительно созданных так называемых синтетиков иммунитета (известных, например, для кукурузы). Упомянутые синтетики создаются на основе скрещивания 8-10 иммунных линий, характеризующихся различной экологической пластичностью и составом факторов иммунитета. Многие из синтетиков – хороший источник для иммунных линий при последующем выведении простых и двойных межлинейных гибридов.

Наиболее выраженным иммунитетом характеризуются растения дикорастущих и примитивных видов. Скрещивание культурных растений существующих сортов с дикорастущими видами обычно позволяет повышать иммуногенетические свойства. Источник генов иммунитета пшеницы к вредной черепашке, шведским мухам и тлям, например, - эндемичная для Закавказья Triticum dicoccoides Korn. Отдаленая гибридизация дает возможность передать от дикорастущих растений культурным экологическую пластичность, устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды, к болезням и др. ценнейшие свойства и качества. На основе отдаленной гибридизации созданы сорта и новые формы зерновых, овощных, технических и др. культур, не существующие в природе и обладающие высоким иммунитетом к различным патогенам.

## § 6.2. Получение трансгенных и мутантных растений (изолированные протопласты, генная инженерия)

Существенную роль в выведении иммунных к патогенам растений в последние годы стали играть методы генной и клеточной инженерии (Учебн. «Защита растений от вредителей», 2002). Применение этой области научных знаний позволяет снять ряд неразрешимых ранее проблем о межвидовой несовместимости, стерильности гибридов, проблем, возникающих из-за сцепленности генов растений и т.д.

Передовые технологии, позволившие культивировать in vitro ткани высших растений, клетки, протопласты и биотехнологии в этой области, открыли широкое поле для исследований и дальнейшего развития фитоиммунологии.

Особенный интерес представляют в этой связи культуры изолированных протопластов. Такая растительная клетка, лишенная клеточной стенки, может быть риципиентом для:

1. ядерного, митохондриального или хлоропластного геномов других, в том числе и таксономически удаленных растений (соматическая гибридизация и цибридизация);
2. отдельных генов или фрагментов чужеродной ДНК (плазмиды, синтетические генные векторы);
3. изолированных клеточных органелл.

Полученные таким образом трансгенные клетки будут обладать уже качественно другими свойствами, в зависимости от свойств введеного биоматериала.

Например, гибридизация соматических клеток методом слияния протопластов дала возможность изучать поведение гибридных ядерных геномов при разной степени таксономической удаленности партнеров.

Так, соматический гибрид картофеля между Solanum tuberosum (сорт «Приекульский» ранний) и S. chacoense, полученный в 1979г. Р. Бутенко и А. Кучко, имел ряд хозяйственно важных признаков. Однако длительный процесс беккроссирования не позволил получить формы, в которых бы полностью отсутствовали признаки «дикаря», хотя после восьми беккроссов был получен гибрид, имеющий полевую устойчивость к Y-вирусу и хорошую продуктивность (Бутенко, 1999).

Новое слово в науке – «Генная инженерия» включает в себя ряд методов и технологий, направленных на изменение генома клетки. Центральный компонент –внедрение генов одной биологической системы в другую. Например, - в геном растения участков ДНК организмов иных таксономических рангов и групп (бактерий, низших растений и даже млекопитающих) с определенными свойствами.

Для встраивания в геном растительной клетки необходимой последовательности существуют различные методы: барбардамент, электропорация и электрофорез, а также методы бактериального и вирусного векторов.

Наиболее удобным является агробактериальный способ. Чаще всего работы ведутся с бактериями родов Risobium, Agrobacterium и др. В природе эти бактерии являются возбудителями заболеваний растений. Agrobacterium rhisogenes, например, - возбудитель синдрома косматых корней, а А. tumefaciens – заболевания, известного как корончатый галл.

Цель таких исследований в отношении высших растений – получение растений, обладающих более ценными в хозяйственном отношении признаками, такими как иммуноустойчивость к патогенным организмам, устойчивость к стрессам и высокая продуктивность.

Однако, оценка факта использования трансгенных растений в сельском хозяйстве неоднозначна, ввиду малой изученности влияния растений, подвергшихся вмешательству человека во внутриклеточные процессы, на организм человека и животных, а также моральных аспектов проблемы.

Еще один метод – воздействие на растения с помощью мутагенов – позволяет вызвать возникновение хозяйственно ценных микро- и макромутаций. Мутагенная активность свойственна как физическим агентам, в особенности ионизирующей радиации, так и химическим соединениям определенных классов.

# Глава 7. Перспективы и роль иммунологии

Членистоногим-фитофагам, как консументам 1-го порядка, принадлежит важная роль в становлении естественных и искусственных экосистем. Одомашненные растения в результате последующих этапов селекции, проводимой без учета значения фитофагов, утеряли многие из присущих их дикорастущим предкам иммуногенетические барьеры. Это, а также скученность и однотипность возделываемых растений агробиоценоза привело к возникновению новых и весьма благоприятных условий для питания, размножения и специализации в процессе филогенеза видов фитофагов. Данный факт явился одной из важнейших причин принципиального отличия агроэкосистем от естественных экосистем и, в том числе, значительно меньшей экологической устойчивости первых по сравнению со вторыми.

Настоящее требует более тонкого и бережного подхода к использованию природных ресурсов, в том числе и в земледелии. В данных условиях в соответствии с закономерностями развития агроэкосистем должны измениться стратегия и тактика не только защиты растений, но и всей растениеводческой практики.

Нельзя не сказать о существенной, главенствующей роли научных исследований в оптимизации и поиске способов более продуктивного использования природных ресурсов.

Важнейшая задача селекции, генетики, молекулярной биологии и энтомологии – поиск путей сочетания высокой продуктивности и др. хозяйственно ценных свойств растений с признаками их иммунитета. Весьма существенно, чтобы основа иммунитета была полигенной. В идеале устойчивый сорт должен быть менее привлекательным для вредителей, обладать способностью к проявлению антибиоза и быть выносливым при повреждении. В состав программ по селекции растений нередко включается задача выведения сортов абсолютно иммунных к вредителям. Однако, в большинстве случаев возможен лишь относительный иммунитет, причем вновь создаваемый сорт должен быть существенно «иммуннее», т.е. проявлять признаки существенно большей устойчивости к патогену, предшествующего. Даже при частичном повышении иммуноустойчивости новые сорта способны обеспечить уменьшение потерь урожая в данном вегетационном сезоне и многолетние снижение численности вредителей.

Важное условие обоснования и использования выше перечисленных признаков селекции на групповой и комплексный иммунитет – по возможности более полное выяснение истории возникновения связи консументов каждого вида с основным и потенциальными растениями-хозяевами. Установление основных черт адаптации к условиям среды и специфики временных и пространственных связей с растением, сопоставление органотропности и гистотропности и способ воздействия на кормовое растение, определение специфики пищевых требований и особенностей иммунологического ответа растения на повреждающее воздействие консументов – актуальные проблемы фитоиммунологии. (Шапиро, 1985).

Один из важнейших путей сдерживания негативного воздействия человека на агроэкосистемы в условиях усиливающейся специализации и индустриализации сельскохозяйственного производства – широкое возделывание сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к фитофагам (Шапиро, 1985).