

ЛЕКЦІЯ 3

Тема: Імунітет рослин до інфекційних хвороб

План:

1. Основні поняття і категорії імунітету
2. Пасивний вроджений імунітет
 - 2.1. Анатомо-морфологічні фактори пасивного імунітету
 - 2.2. Фізіолого-біохімічні фактори пасивного імунітету
3. Активний вроджений імунітет.
4. Генетичні основи імунітету рослин
5. Витривалість рослин.
6. Набутий імунітет і шляхи підвищення стійкості рослин до хвороб
 - 6.1. Хімічна імунізація рослин.
 - 6.2. Біологічна імунізація (вакцинація) рослин

1. Основні поняття і категорії імунітету

Абсолютний імунітет – несприйнятливість (стійкість) організму до інфекційної хвороби при контакті з її збудником і наявності умов, що сприяють зараженню (хвойні породи ніколи не уражуються борошнистою росою, а листяні – хворобами типу шюте, ялина абсолютно несприйнятлива до іржі пагонів, а сосна – до іржі шишок). Такий абсолютний імунітет обумовлений біологічним невідповідністю цих рослин властивостям і вимогам збудників даних хвороб.

Відносна стійкість (або, відповідно, відносна сприйнятливість) до інших захворювань залежить від індивідуальних властивостей рослини, його анатомо-морфологічних або фізіолого-біохімічних особливостей, що зменшують можливість зараження або обмежують поширення патогена у тканинах рослини-господаря. Може бути різною: від вельми високої (близькою до повної несприйнятливості) до дуже низької.

У рослин розрізняють неспецифічний і специфічний імунітет. *Неспецифічний (або видовий) імунітет* – стійкість певного виду рослин до тих збудників, які взагалі не здатні вражати цей вид.

Специфічний (або сортовий) імунітет – стійкість окремих сортів або форм якої-небудь рослини до збудників, здатних вражати цей вид.

Імунітет вроджений (природний) спадкова несприйнятливість до хвороби, яка сформувалася у результаті тривалої спільної еволюції (філогенезу) рослини-господаря і патогена або спрямованої селекції.

Набутий (штучний) імунітет – стійкість до хвороби, придбана рослиною у процесі його індивідуального розвитку (онтогенезу) під впливом певних зовнішніх факторів або у результаті перенесення даної хвороби (не передається у спадок).

Стійкість рослин (зазвичай якого-небудь сорту) лише до певних фізіологічних рас патогенів називають *вертикальною*, а той чи інший ступінь стійкості до всіх рас даного патогена – *горизонтальною*. Стійкість будь-якого виду або сорту рослин одночасно до кількох хвороб називають *груповою*, або *комплексною*, стійкістю.

Вроджений імунітет рослин буває пасивним і активним.

Пасивний імунітет, або аксенія, – це стійкість до хвороби, яка забезпечується властивостями, які проявляються у рослин незалежно від загрози зараження.

Активний імунітет – це стійкість до хвороби, яка забезпечується властивостями рослин, що проявляються у них тільки у випадку нападу патогена (захисні реакції).

2. Пасивний вроджений імунітет

Пасивний імунітет може бути пов'язаний:

- з особливостями морфологічної форми (габітусу) рослин,
- з особливостями анатомічної будови рослин,
- з їх функціонально-фізіологічними та біохімічними особливостями.

Властивості рослин, що зумовлюють пасивний імунітет, – це, як правило, прояви горизонтальної стійкості. Вони дуже численні, різноманітні і можуть бути об'єднані у дві основні групи: *анатомо-морфологічні* та *фізіолого-біохімічні*.

2.1. Анатомо-морфологічні фактори пасивного імунітету

Ці особливості в основному *перешкоджають зараженню*, не даючи можливості збуднику хвороби прорости і проникнути всередину рослини. Іноді вони підвищують стійкість рослин, *перешкоджаючи поширенню паразита* в тканинах господаря, якщо зараження вже відбулося. Такий імунітет називають також *структурним*.

Анатомо-морфологічними факторами пасивного імунітету можуть служити:

- ✓ розлога форма крони (краще провітрюється),
- ✓ мала кількість і особлива будова продихів, сочевичок,
- ✓ закритий тип квітки,
- ✓ наявність на поверхні органів густого опушення або воскового нальоту (це робить їх такими, які погано змочуються водою), наприклад, сизі («блакитні») форми деяких хвойних порід, хвоя яких покрита восковим нальотом, як правило, більш стійкі до шлесті та іржі у порівнянні зі звичайними формами),
- ✓ товста кутикула (це не тільки механічний, а й хімічний бар'єр, за рахунок воску і кутикули, які володіють фунгіцидними властивостями) або корковий шар (наприклад, молоді листки дуба сильно уражуються борошнистою росою, а листки, які закінчили ріст, практично несприйнятливі до хвороби),
- ✓ потужний розвиток склеренхімної тканини та інші (стійкі до кореневої гнилі екземпляри сосни в осередках хвороби зазвичай характеризуються більшою товщиною річних шарів і стінок трахеїд, більш високим відсотком пізньої деревини...).

2.2. Фізіолого-біохімічні фактори пасивного імунітету

До цієї групи факторів відносяться специфічні особливості обміну речовин рослин, високий вміст або певний якісний склад вуглеводів, білків і продуктів їх розпаду, наявність в клітинах рослин речовин, що виконують захисну роль, фізико-хімічні особливості тканин, деякі функціональні особливості рослин.

Стійкість рослини до хвороби може бути пов'язана:

- ✓ з відсутністю в її тканинах необхідних для збудника елементів живлення, або фізіологічно активних речовин,
- ✓ невідповідністю обміну речовин рослини-господаря обміну речовин патогена,
- ✓ пригніченням патогена токсичними продуктами метаболізму рослини та ін.

Одним з найважливіших факторів стійкості до інфекційних хвороб є несприятливий для патогенів *характер вуглеводного і білкового обміну рослин*. Стійкість, пов'язана з цим фактором, значною мірою залежить від типу живлення патогена, ступеня його паразитичної активності й спеціалізації. Так, рослини, стійкі до некротрофів (факультативних паразитів і факультативних сапротрофів), зазвичай характеризуються більш високим загальним вмістом вуглеводів у порівнянні зі сприйнятливими (це встановлено, наприклад, для в'язів, стійких до голландської хвороби). Якісний склад вуглеводів в цьому випадку не має великого значення, оскільки некротрофи володіють багатим асортиментом гідролітичних ферментів, у тому числі карбогідраз. На стійкість же рослин до вузькоспеціалізованих біотрофів, які мають обмежений набір ферментів, більшою мірою впливає якісний склад вуглеводів у тканинах рослини-господаря. У той же час до облігатних паразитів особливо сприйнятливі найбільш життєздатні і добре розвинені рослини, які характеризуються активним протіканням процесів фотосинтезу і, отже, високим загальним вмістом вуглеводів у їх тканинах.

Наявність в тканинах рослин *певних амінокислот*, токсичних для паразита (або, навпаки, відсутність амінокислот, необхідних для його життєдіяльності), високий вміст токсичних продуктів розпаду білків – аміаку і сечовини – також можуть забезпечувати стійкість рослин до інфекційних хвороб.

Серед хімічних сполук, що обумовлюють стійкість рослин, велике значення мають *феноли, алкалоїди, ефірні масла, пігменти, смоли, терпени, дубильні та інші речовини*. Деякі з них самі по собі токсичні для паразитів, і наявність їх в рослині служить ніби то «хімічним бар'єром», що перешкоджає зараженню.

Захисна роль інших речовин складніша і пов'язана з їх активною участю в біохімічних реакціях клітини, що ведуть до утворення токсичних сполук. У тих випадках, коли подібні реакції відбуваються під впливом збудника, їх треба розглядати вже як захисні реакції активного імунітету.

Одним з факторів стійкості сосни до кореневої губки є вміст у деревині речовин фенольної природи (зокрема, резорцину), які мають інгібуючу та токсичну дію.

Антибіотичні речовини, які властиві певним видам вищих рослин і завжди містяться в їх тканинах, називають **фітонцидами**. Фітонциди зумовлюють неспецифічний імунітет рослин до сапротрофних мікроорганізмів, стримуючи процес їх пристосування до обміну речовин рослин-господарів. В деяких випадках фітонциди можуть служити одним з факторів стійкості рослин до факультативних паразитів, проте їх роль в комплексі захисних засобів рослин є невеликою. В імунітеті рослин до облігатних паразитів і факультативних сапротрофів фітонциди не мають значення, хоча і можуть в деякій мірі перешкоджати проростанню спор патогена, його впровадженню у рослину.

Певну роль в пасивному імунітеті рослин до фітопатогенних організмів грають такі *фізико-хімічні показники рослинних клітин, як проникність цитоплазми, осмотичний тиск і кислотність клітинного соку*.

Стійкість до впровадження патогенів може бути обумовлена деякими функціональними особливостями рослин, наприклад, добовим ритмом рухів продихів, характером проростання насіння, здатністю до інтенсивного утворення калюсу, швидкого загоєння ран й ін.

3. Активний вроджений імунітет.

Прояви активного імунітету мають характер специфічних захисних реакцій рослини, що *виникають у відповідь на зараження*. Вони можуть бути спрямовані на:

- ✓ придушення самого збудника хвороби,
- ✓ руйнування і знешкодження його виділень;
- ✓ відновлення порушених хворобою фізіологічних функцій і обміну речовин ураженої рослини.

Розрізняють *антиінфекційні* та *антитоксичні* захисні реакції рослин (проте між ними не завжди можна провести чітку грань). Антиінфекційні захисні реакції спрямовані безпосередньо проти патогена (перешкоджають поширенню паразита в тканинах рослини, пригнічують його розвиток, призводять до його локалізації та загибелі). Прикладами таких реакцій можуть служити *реакція надчутливості, явище фагоцитозу, синтез фітоалексинів*.

Реакція надчутливості – швидке відмирання клітин стійкої рослини у місцях проникнення збудника. Найбільш яскраво проявляється при зараженні рослин облигатними паразитами, які характеризуються біотрофним типом харчування, наприклад іржастими та борошнисторосяними грибами, вірусами, мікоплазмами. Опинившись в зоні мертвої тканини, паразит-біотроф локалізується в ній, позбавляється живлення і гине. Зовні реакція надчутливості виражається в появі на листках невеликих хлоротичних, а потім некротичних плям (так званих захисних некрозів). У високостійких рослин утворюються дрібні, точкові некрози, які практично не впливають на роботу асиміляційного апарату. Реакція надчутливості – найбільш характерний прояв вертикальної стійкості.

Фагоцитозом називають внутріклітинне перетравлювання патогенних мікроорганізмів. У найбільш характерній формі він проявляється при розвитку ендотрофної мікоризи в коренях рослин.

Фітоалексини – особливі ліпідоподібні захисні речовини, які, як і фітонциди, мають антибіотичну дію. Вони затримують розвиток збудників хвороби або пригнічують синтез патогенами ферментів і токсинів. Однак на відміну від фітонцидів, фітоалексини в здорових тканинах відсутні і утворюються тільки в разі зараження рослин мікроорганізмами. У дуже малих кількостях (сліди) вони виявляються також при механічному пошкодженні тканин. Рослинам певного роду або виду властиві певні фітоалексини. Стійкі рослини можуть утворювати в 2-3 рази більше фітоалексинів, ніж сприятливі.

4. Генетичні основи імунітету рослин

Успадковані захисні властивості рослин контролюються генами стійкості, а властивості патогенів, що зумовлюють їх здатність викликати хвороби, – генами патогенності (вірулентності). Успадкування стійкості рослин контролюється генами і підкоряється законам Менделя. Однією з теорій, що пояснюють генетичні механізми імунітету, є теорія «ген на ген», розроблена американським фітопатологом Х. Флором. Відповідно до цієї теорії кожному гену рослини-господаря, який визначає його стійкість, відповідає ген паразита, що визначає його вірулентність. Такі взаємозалежні гени господаря і паразита називають комплементарними. Цілком очевидно, що гени стійкості мають велику селекційну цінність.

Механізм еволюції і саморегуляції взаємовідносин у системі паразит-господар полягає в постійній появі (при мутаціях і природному відборі) нових генів стійкості у популяціях рослини-господаря і нових генів вірулентності в популяціях паразита. Теорія сполученої еволюції паразита і господаря на їх батьківщині була висунута і блискуче аргументована основоположником вчення про імунітет рослин до інфекційних хвороб М. І. Вавіловим.

Сутність цієї теорії полягає в тому, що географічні центри формування видів рослин у більшості випадків є одночасно і центрами формування рас їх паразитів. М. І. Вавілов обґрунтував положення про те, що стійкі види і форми рослин, які можуть служити вихідним матеріалом для селекції на стійкість, слід шукати на первинній батьківщині господаря і паразита.

Штучний відбір стійких форм рослин є одним з основних методів селекційної роботи. Найкращі результати дає *відбір на інфекційному фоні*, тобто при наявності контакту популяції рослин із збудниками хвороб. Так, окремі стійкі екземпляри хвойних порід нерідко зустрічаються в осередках кореневої губки, а стійкі екземпляри осики – в осередках осикового трутовика. Насіння, зібране з таких дерев, може служити вихідним матеріалом для подальшого відбору на стійкість до гнилевих хвороб. Другий не менш важливий метод селекції на стійкість – *гібридизація*. Цей метод дає можливість отримувати нові форми рослин, що поєднують високі господарські якості зі стійкістю до хвороб. Таким шляхом, наприклад, були отримані гібридні форми ільмових порід, стійкі до голландської хвороби, і форми тополь, стійкі до стовбурової гнилі та некрозам стовбурів і гілок.

5. Витривалість рослин.

Під витривалістю (толерантністю) розуміють властивість рослин, які не володіють стійкістю до хвороби і не здатні протистояти зараженню, чинити опір подальшому розвитку інфекційного процесу, зберігаючи при цьому життєздатність і задовільну продуктивність. Симптоми хвороби бувають погано виражені. Найвищий ступінь витривалості – відсутність зовнішніх ознак хвороби у зараженої рослини.

Поняття витривалість вживають і в тих випадках, коли рослини характеризуються сильною ураженістю, однак задовільно ростуть і розвиваються. Це іноді спостерігається при ураженні плямистостями (ураження листя відбувається у другій половині літа, коли рослини в основному вже закінчили ріст, сформували плоди та насіння), деякими видами іржі, гнилевими (рослини, витривалі до хвороб коренів, зазвичай володіють здатністю до утворення додаткового коріння) та іншими хворобами.

Витривалість може пояснюватися несинхронністю розвитку рослини-господаря і патогена, здатністю рослини розвивати нові пагони, листки або коріння взамін уражених (компенсаторний ріст), вегетативної міццю рослини і т. ін.

В природних популяціях рослин витривалість є одним з факторів природного відбору: рослини, які сильно потерпають від хвороби, не витримують конкуренції з більш витривалими екземплярами, внаслідок чого підвищується витривалість популяцій в цілому.

Однак витривалі рослини можуть стати накопичувачами патогенів та джерелами інфекції для інших рослин, особливо в тому випадку, якщо патоген володіє широкою спеціалізацією. Крім того, у великих популяціях патогенів зростає ймовірність появи нових рас збудників хвороб.

6. Набутий імунітет і шляхи підвищення стійкості рослин до хвороб

У рослин розрізняють інфекційний та неінфекційний набутий імунітет. Інфекційний набутий імунітет може з'явитися у результаті перенесеної хвороби, якщо вона закінчилася видужанням рослини. Прояви такого імунітету у рослин зустрічаються вкрай рідко, і його практичне значення невелике. Набагато більше значення має неінфекційний набутий імунітет, що виникає під впливом будь-яких зовнішніх факторів, під дією певних хімічних речовин. Рослини можуть також придбати стійкість до інфекційних хвороб у результаті обробки їх спеціальними біологічними препаратами (вакцинами). Придбання рослинами штучного імунітету, підвищення їх стійкості до хвороб за допомогою різних прийомів називають **імунізацією**.

6.1. Хімічна імунізація рослин.

Методи хімічної імунізації отримали найбільш широке поширення і визнання. В якості хімічних імунізаторів використовують основні добрива (азотні, калійні, фосфорні), мікроелементи, антиметаболіти.

Застосування добрив. Використання азоту, калію і фосфору засноване на тому, що вони істотно впливають на анатомічну будову, обмін речовин і фізіологічні функції рослин, змінюючи їх в напрямку, несприятливому для фітопатогенних організмів.

Особливо важливе значення для підвищення стійкості рослин мають калійно-фосфорні добрива. Калій і фосфор активізують діяльність ферментів, знижують швидкість гідролітичних процесів, збільшують в'язкість цитоплазми, тургор клітин, механічну міцність тканин, що підвищує загальну опірність рослин. Наприклад, внесення у розплідниках підвищених доз калію і фосфору зменшує ураження сіянців виляганням, випріванням, борошнистою росою, іржею. Азотні добрива, в поєднанні з калійно-фосфорними, підсилюють ріст, підвищують продуктивність, стійкість і витривалість рослин. Однак відносний надлишок азоту або внесення його в пізні терміни можуть понизити стійкість рослин до хвороб. Надлишок азоту в ґрунті знижує також стійкість сосни до кореневої губки.

Застосування мікроелементів. Мідь, цинк, залізо, марганець і інші мікроелементи відіграють дуже важливу роль в біохімічних реакціях клітин, синтезі структурних елементів рослинних тканин та інших процесах.

Мікроелементи:

- сприяють потовщенню кутикули і клітинних стінок, тобто формуванню механічних захисних бар'єрів, що перешкоджають зараженню рослин і поширенню в них збудників хвороб,
- входять до складу окислювальних й інших ферментів, які безпосередньо беруть участь в захисних реакціях рослин,
- можуть інактивувати ферменти і токсини патогенів, викликати у них регресивні зміни: пригнічення росту, лізис і дегенерацію клітин (наприклад, цинк, кобальт, мідь, бор, молібден пригнічують ріст міцелію кореневої губки, інших фітопатогенних грибів),

Існують різні способи застосування основних добрив і мікроелементів:

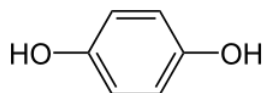
- ✓ внесення у ґрунт,
- ✓ передпосівна обробка насіння і садивного матеріалу,
- ✓ позакореневе підживлення вегетуючих рослин.

Необхідне збалансоване поєднання мікроелементів, мінеральних і органічних добрив.

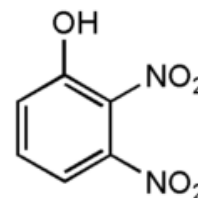
Застосування антиметаболітів.

Антиметаболітами називають органічні речовини, дуже близькі за хімічним складом, структурою і властивостями до сполук, які беруть участі у нормальному обміні речовин рослин. Антиметаболіти можуть заміщати основні метаболіти в обмінних процесах. Вони викликають в тканинах рослини-господаря біохімічні зміни, несприятливі для патогена: збільшення кількості білків, дубильних та інших захисних речовин, посилення активності ферментів і т.д.

Наприклад, гідрохінон і паранітрофенол підвищують стійкість ільмових до голандської хвороби. До антиметаболітів відносять також аргінін, аденозин, пірітіамін. Припускають, що властивостями антиметаболітів володіють і деякі фунгіциди, наприклад колоїдна сірка та ін. Антиметаболіти застосовують різними способами: замочуванням насіння в їх розчинах, внесенням у ґрунт, шляхом ін'єкцій та ін. Імунізуюча дія антиметаболітів може проявлятися не тільки в рік обробки рослин, але і у наступні 1-3 роки.



Гідрохінон – ароматична органічна сполука, яка належить до фенолів та має хімічну формулу $C_6H_4(OH)_2$.



Нітрофеноли (гідроксинітробензоли) – органічні сполуки, нітропохідні фенолу, з загальною формулою $HO-C_6H_{5-n}(NO_2)_n$.

6.2. Біологічна імунізація (вакцинація) рослин

В якості біологічних імунізаторів (вакцин) використовують:

- ✓ ослаблені або вбиті культури фітопатогенних мікроорганізмів,
- ✓ витяжки з них,
- ✓ продукти їх життєдіяльності (токсини),
- ✓ антиінфекційні сироватки.

Механізм імунізуючої дії вакцин вивчений ще недостатньо.

Під впливом вакцини у тканинах рослин змінюється обмін речовин, утворюються сполуки, що пригнічують розвиток патогена або нейтралізують його токсини, виникають захисні реакції типу фагоцитозу.

Дія вакцин є специфічною: рослини, оброблені вакциною, приготовленої з певного патогена, набувають стійкості тільки до цього патогена. Однак відомі випадки й перехресного захисту, коли введення в тканини рослини одного патогена підвищує його стійкість і до інших збудників.

Основні способи застосування вакцин:

- ✓ обробка насіння,
- ✓ обприскування рослин, які вегетують,
- ✓ введення всередину рослин шляхом ін'єкцій.

Стійкість і витривалість насаджень можна підвищити спрямованою зміною умов їх росту, застосуванням комплексу ефективних лісогосподарських заходів.

Важливе значення мають використання високоякісного насіння і здорового посадкового матеріалу, правильний догляд за насадженнями на всіх фазах розвитку, профілактика ушкоджень, регуляція рекреаційних навантажень, суворе дотримання санітарних правил і т. ін.