

ИММУНИТЕТ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ И ВОЗМОЖНОСТИ ЕГО КОРРЕКТИРОВКИ



**Людмила
Кабашникова,**
завлабораторией
прикладной биофизики
и биохимии Института
биофизики и клеточной
инженерии НАН
Беларуси, член-
корреспондент

Повышение иммунитета растений – важнейшая научная задача, тесно связанная с практическими вопросами аграрного сектора экономики. Проблемы защиты насаждений в условиях научно-технического прогресса усложняются, поскольку интенсификация и специализация сельскохозяйственного производства ограничивают возможности многих профилактических мер, подавляющих вредоносность патогенов и их распространение.

В этих условиях один из наиболее надежных и эффективных путей – использование устойчивых к вредным организмам сортов. Внимание к ним особенно возросло в последнее время из-за усиливающегося загрязнения окружающей среды пестицидами. Подсчитано, что полное обеспечение устойчивыми сортами в мас-

штабах страны или региона может дать прибавку урожая в 20–25%. Вместе с тем их создание – длительный процесс (8–10 лет для зерновых, 5–7 лет для овощных культур).

Стимуляция и управление иммунной системой – современное наукоемкое направление повышения невосприимчивости растений к болезням. Теоретической основой новых биотехнологий защиты является всестороннее изучение иммунитета агрокультур: его природы, взаимоотношений патогена и растения-хозяина, влияния на них окружающей среды, генетики и селекции устойчивых сортов.

Общие представления об иммунитете растений

Микроорганизмы, которые распространены повсеместно, используют для своего существования питательные вещества, которые находятся в окружающей среде, включая другие живые организмы. Растения, в отличие от позвоночных животных, лишены антител и способности к фагоцитозу, не имеют кровеносной и нервной систем, а также гуморальных факторов иммуни-

тета. В процессе эволюции между ними и вредными микроорганизмами сложились определенные взаимоотношения, в результате которых первые или погибают, или приобретают способность противостоять патогену, формируя иммунитет [1]. У растений различают врожденный (естественный) и приобретенный (искусственный) иммунитеты.

Врожденный, или естественный, подразумевает передаваемое из поколения в поколение свойство растений не поражаться (не повреждаться) той или иной болезнью (вредителем). По характеру защитных реакций в пределах данного иммунитета различают пассивный и активный. Однако результаты многочисленных исследований указывают на то, что это деление весьма условно [2].

Пассивным врожденным иммунитетом называется совокупность свойств растения препятствовать внедрению паразита и развитию его в тканях растения-хозяина [3]. В некоторых случаях эти свойства активизируются, но не образуются вновь. Среди факторов пассивного иммунитета выделяют анатомо-морфологические, физические и химические. К первым

относятся особенности строения покровных тканей (размер кутикулы, восковой налет, опушенность, количество устьиц и чечевичек), которые имеют значение на первых этапах патологического процесса, габитус растения, особенности цветения (открытое или закрытое, продолжительность и т. д.), строение цветка. К химическим факторам относят питательные вещества (белки и углеводы); фитонциды – конституциональные антибиотические вещества высших растений различной химической природы (алкалоиды, гликозиды, фенолы, эфирные масла и др.); кислотность (рН) клеточного сока. В качестве физического фактора рассматривают осмотическое давление клеточного сока, которое у гриба-патогена, как правило, выше, чем у растения-хозяина [3].

Активным врожденным иммунитетом называют свойство растений бурно реагировать на внедрение в него возбудителя [2]. До недавнего времени существование у растений приобретенного иммунитета ставилось под сомнение из-за отсутствия у них нервной системы и кровообращения. В настоящее время доказано, что он формируется через цитоплазматические связи между клетками при помощи плазмодесм, проходящих через поры клеточных стенок и обеспечивающих распространение сигнала по всем растительным тканям. В зависимости от причин, вызвавших индукцию приобретенного иммунитета, его разделяют на инфекционный и неинфекционный.

Инфекционный приобретенный иммунитет возникает в результате перенесенного растением заболевания, неинфекционный (индуцированный) появляется под влиянием внешних факторов, не приводящих к измене-

нию генома растения. Факторы, повышающие устойчивость семян или растений, называются индукторами. Неинфекционный приобретенный иммунитет играет важную роль в практике сельского хозяйства и рассматривается как один из способов защиты от болезней. Он может иметь локальный (проявляется вблизи места воздействия индуктора) или системный (в участках, удаленных от этого места, например в других или новых листьях) характер.

Основные направления коррекции иммунитета растений

Приобретенный иммунитет, как правило, неспецифичен. Его индукторы делятся на биотические и абиотические. К первым относятся грибы, бактерии, вирусы или продуцируемые ими метаболиты, ко вторым – химические вещества (биорегуляторы) или их смеси и физические воздействия (например, облучение, температура, магнитные поля, ультразвуковые колебания и т. д.). Стимуляция приобретенного иммунитета биотическими факторами называется иммунизацией (сходно с вакцинацией в медицине и ветеринарии). Это явление имеет длительную историю, однако не нашло пока широкого практического применения.

Индукцированная устойчивость выступает физиологическим отражением адаптивного потенциала растений и вызывается специфическими внешними стимулами, посредством чего врожденный иммунитет растений противостоит многочисленным биотическим факторам [4]. Это состояние повышенной устойчивости весьма эффек-

тивно против широкого спектра патогенов и вредителей, включая биотические (грибы, бактерии, вирусы, нематоды, паразитические растения и даже травоядных насекомых). Такое состояние имеет системный характер, проявляется при контакте с возбудителями на протяжении всего или большей части онтогенеза и по своей природе близко к естественным иммунным реакциям. Известны две наиболее четко различимые формы индуцированной устойчивости [5] – системная приобретенная устойчивость (SAR) и индуцированная системная устойчивость (ISR), которые различаются по природе задействованных элиситоров и регуляторных путей, продемонстрированных в модельных растительных системах, но приводят к аналогичным фенотипическим ответам (рис. 1).

SAR, вызванная воздействием абиотических или биотических элиситоров на ткани корней и листьев, зависит от фитогормона салицилата (SA) и накопления связанных с патогенезом (PR) белков (рис. 1). На ISR, обусловленную воздействием на корни специфических штаммов ризобактерий, влияют фитогормоны этилена и жасмоната (жасмоновой кислоты), но не салицилат, и данная устойчивость не имеет отношения к накоплению PR-белков (или транскриптов). Однако оба ответа взаимосвязаны на молекулярно-генетическом уровне, о чем свидетельствует их зависимость от функциональной активности гена NON EXPRESSER OF PATHOGENESIS RELATED 1 (NPR1) у *Arabidopsis thaliana*.

В последние 20 лет исследования SAR и ISR с использованием модельных систем [5] продвинули наши представления

о молекулярных механизмах индуцированной устойчивости культур и послужили основой для создания синтетических элиситоров и новых штаммов ризобактерий, содействующих росту растений (PGPR), для применения в сельском хозяйстве. Классическая форма SAR может возникнуть при воздействии на растение вирулентных, авирулентных и непатогенных микроорганизмов, или искусственно – с помощью химических агентов, таких как салициловая кислота, 2,6-дихлоро-изоникотиновая кислота (INA) или S-метилловый эфир бензо(1,2,3) тиadiaзол-7-карботионовой кислоты (BNH).

Ежегодно во всем мире используется почти 3 млн т сельскохозяйственных пестицидов с бюджетом около 40 млрд долл. [6]. Несмотря на важность для растениеводства, широкое их применение вызывает серьезные последствия из-за биомагнизации и неприродного происхождения. Пестициды прямо или косвенно загрязняют воздух, воду, почву и общую экосистему, что создает серьезную угрозу для здоровья и жизни людей, и неспособны защитить растения от абиотических стрессов. Между тем потери от стрес-

совых факторов на таких культурах, как пшеница, ячмень, кукуруза, соя, сорго, овес, картофель, сахарная свекла, оцениваются в 51–82%, что значительно превосходит урон, вызванный болезнями и вредителями [7].

Решение проблемы защиты сельскохозяйственных растений от комплексного действия стрессовых факторов разной природы особенно актуально для Республики Беларусь с ее неустойчивым климатом. Это вызывает насущную необходимость изменения общей стратегии фитосанитарных технологий в сельскохозяйственном производстве, а именно усиления их экологической направленности при постоянном повышении адаптивных возможностей самих растений. Одно из наиболее перспективных направлений защиты сельскохозяйственных культур – формирование устойчивости к фитопатогенам и неблагоприятным факторам внешней среды с использованием так называемых индукторов [8], которые помимо низкой токсичности характеризуются полифункциональным эффектом, широким спектром действия в отношении различных растений и патогенов и низкой стоимостью.

К числу биогенных индукторов базовой устойчивости относится группа молекул природного происхождения, которые растения «узнают» как сигналы, свидетельствующие о присутствии патогенов. Следует отметить, что в настоящее время такие соединения – предмет активных исследований в области борьбы с вредителями и болезнями растений из-за их универсальности, способности усиливать системную приобретенную устойчивость, общей низкой токсичности (таблица), что обеспечивает лучшую переносимость сельскохозяйственных культур и меньшее количество проблем со здоровьем человека, обычно связанных с традиционными стратегиями защиты [9].

Научные основы использования природных индукторов устойчивости растений

В Институте биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси изучены молекулярно-клеточные механизмы действия природных индукторов болезнеустойчивости растений – салициловой кислоты (СК), β -аминомасляной кислоты (β -АМК) и β -1,3-глюкана (ГК) на растения ряда злаковых, овощных и технических культур при патологических процессах, вызванных возбудителями корневых гнилей [8]. Показано, что инфицирование ярового ячменя грибом *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem., возбудителем темно-бурой пятнистости, вызывает защелачивание апопласта на 1,7 единиц pH и развитие окислительного стресса в клетках мезофилла листа, что приводит к активации перекисного окисления липидов в мембранах и нарушению фотосинтетических процессов. Природ-

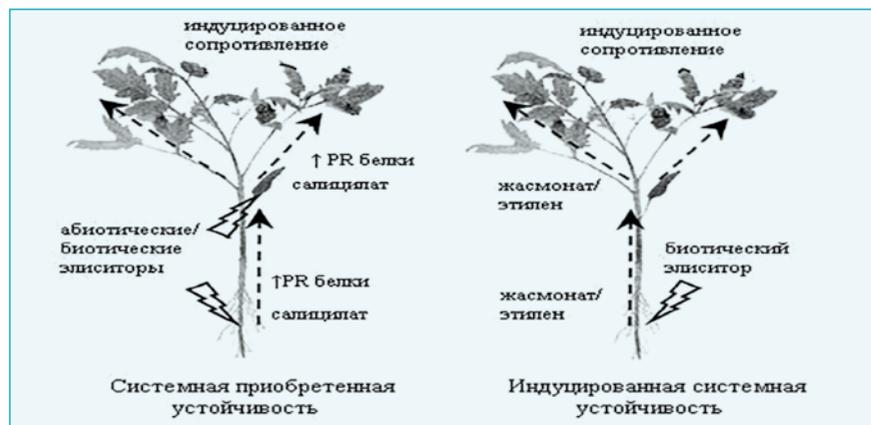


Рис. 1. Сравнительное изображение двух форм индуцированной устойчивости в растениях (SAR и ISR). Адаптировано по [5]

Индуктор	Растение	Вредитель	SA*	JA*	ET*	SAR	Защитные факторы	Укрепление клеточной стенки	Окислительный баланс
Гексановая кислота	Томат	<i>Botrytis cinerea</i>	+	+	+	H/O	+	+	+
	Арабидопсис	<i>Botrytis cinerea</i>	H/O	+	H/O	H/O	+	+	H/O
	Томат	<i>P. syringae</i>	H/O	+	H/O	H/O	+	+	H/O
Тиамин	Рис, арабидопсис	Грибные, бактериальные, вирусные инфекции	+	-	-	+	-	+	+
Рибофлавин	Арабидопсис	<i>P. syringae</i>	-	-	-	+	+	+	+
	Томат	<i>Botrytis cinerea</i>	H/O	+	-	+	H/O	H/O	-
РАВА (парааминобензойная кислота)	Перец	CMV, <i>Xanthomonas</i>	+	-	H/O	+	+	H/O	H/O
Менадион (натрия бисульфит, MSB, K3)	Арабидопсис	<i>P. syringae</i>	H/O	H/O	H/O	-	+	H/O	+
VOGs (летучие органические соединения)	Кукуруза, бобы, арабидопсис	Насекомые	H/O	+	+	H/O	+	+	+
OGs (олигосахариды)	Арабидопсис	<i>Botrytis cinerea</i>	-	-	-	-	+	H/O	+
Азелаиновая кислота	Арабидопсис	<i>P. syringae</i>	+	-	-	+	+	H/O	H/O
Пипеколиновая кислота	Арабидопсис	<i>P. syringae</i>	+	H/O	H/O	+	+	H/O	H/O
Хитозан	Соя, томат, кукуруза	Грибные, бактериальные вирусные инфекции	H/O	+	H/O	H/O	+	+	+
		<i>Colletotrichum</i> sp.	H/O	+	H/O	H/O	+	+	+
		<i>Xanthomonas</i>	H/O	+	H/O	H/O	+	+	+
	Брокколи	<i>P. fluorescens</i>	H/O	+	H/O	H/O	+	+	+

Таблица. Некоторые природные индукторы и их эффекты на защитные механизмы растений. Адаптировано по [9]

Примечание: (+) – активизирует; (-) – не активизирует; H/O – не определено; SA*, JA*, ET* – образуются в зависимости от сигнального пути (+) или не образуются (-)

ные иммуномодуляторы индуцируют защитную систему растений ячменя путем активации антиоксидантных ферментов – пероксидазы и аскорбатпероксидазы, а также увеличения экспрессии генов PR-белков – β -1,3-глюканазы (glu) и хитиназы (cht2). Под действием СК наблюдали также повышение активности других компонентов защитного ответа растений ячменя при патогенезе – мембранной НАДФН-оксидазы и L-фенилаланинаммонийлиазы – ключевого фермента синтеза защитных фенольных соединений. Индукторы вызывают прайминг защитных реакций в листьях ячменя, участвуя в системе регуляции pH и генерации АФК, стабилизируют окислительные и фотосинтетические процессы в клетках мезофилла ячменя при инфицирова-

нии, что обеспечивает статистически надежное снижение количества пораженных растений.

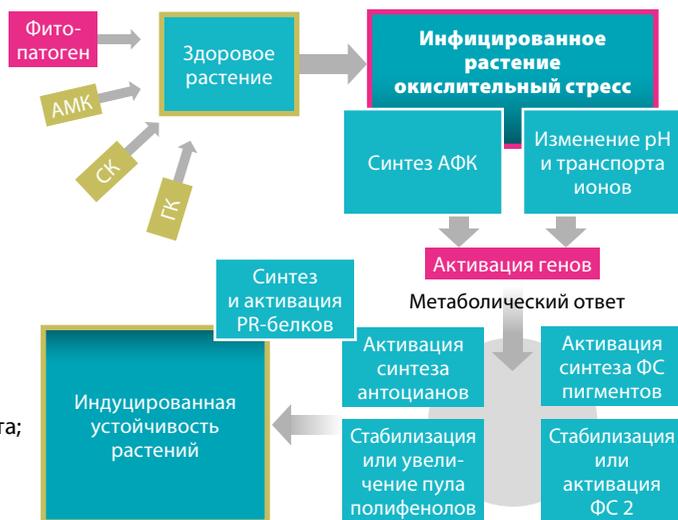
Впервые установлены механизмы иммунного ответа в листьях томата и огурца при фузариозном увядании, вызванном грибом *Fusarium oxysporum*, на уровне фотосинтетического аппарата и окислительного статуса растений и защитная роль СК, β -АМК и β -1,3-глюкана в стабилизации структурно-функционального состояния клеток при патогенезе [10].

Схема иммунного ответа при инфицировании возбудителями корневых гнилей и (или) на действие природных иммуномодуляторов, включающая выявленные механизмы формирования защитных реакций, представлена на рис. 2.

Полученные научные результаты положены в основу разработки рецептуры новых иммуномодулирующих препаратов серии «Иммунакт» (рис. 3), содержащих природные метаболиты стрессового ответа растений при патогенезе: салициловую кислоту (Иммунакт-СК), β -аминомасляную кислоту (Иммунакт-АМК) и β -1,3-глюкан (Иммунакт-ГК).

В лабораторных, вегетационных и производственных условиях изучена эффективность применения препаратов «Иммунакт» на искусственном и естественном инфекционном фоне при выращивании ряда зерновых, овощных и технических культур. Доказана высокая эффективность новой технологии защиты растений в полевых

Рис. 2. Схема иммунного ответа в растениях при инфицировании грибным патогеном и в результате применения природных индукторов: АМК – β-аминомасляная кислота; СК – салициловая кислота; ГК – β-1,3-глюкан



условиях (на яровом ячмене и льне-долгунце), а также в условиях малообъемной гидропоники (на томате и огурце), превышающая уровень стандартной технологии защиты и обеспечивающая получение стабильных урожаев высокого качества.

Препарат «Иммунакт-ГК, ВКС» разрешен к применению в агропромышленном комплексе и в личных подсобных хозяйствах для огурца, томата и льна-долгунца. Включен в Государственный реестр средств защиты растений и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь (госрегистрация от 04.04.2019 №10–0108, ТУ ВУ 100217351.002–2018), имеет 4-й класс опасно-

сти. Применение «Иммунакт-ГК, ВКС» в посевах сельскохозяйственных культур в сравнении с эталоном (Экосил, ВЭ) обеспечивает высокую эффективность защиты растений (до 100%); прибавку урожая плодов томата и огурца до 10 кг/м²; зерна ярового ячменя – до 3–5 ц/га; льносемян – на 1,4 ц/га; общего льноволокна – на 1,3 ц/га; качество льноволокна повышается на 1 номер. В рамках лицензионного договора выпуск препарата осуществляет УП «ЧервеньАгро» (д. Островы, Червенский р-н, Минская обл.).

В современном сельском хозяйстве до сих пор использовались две основные стратегии борьбы с болезнетворными микроорганизмами: селекция сортов на устойчивость и применение химических пестицидов. Третий способ заключается в повышении собственного врожденного иммунитета с помощью индукторов устойчивости растений, что имеет целый ряд преимуществ. Поскольку подобные препараты действуют на патоген косвенно, через врожденный иммунитет растения, они не являются токсичными для живых организмов, как пестициды. Кроме того, мно-

гие из них обладают широким спектром действия, что уменьшает вероятность развития устойчивости патогенов. Разработанные нами препараты могут дополнять существующие методы обработки пестицидами, уменьшать дозы их внесения, необходимые для эффективного контроля над заболеваемостью культур. Таким образом, расширение сферы применения индукторов устойчивости может сформировать будущую важную часть устойчивого развития растениеводства и обеспечить снижение химической нагрузки на агроэкосистемы. ■

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Л. Ф. Кабашникова. Молекулярные механизмы взаимодействия растений и фитопатогенов: врожденный иммунитет // Экология. 2018. №2. С. 26–37.
2. Иммуниет растений / В. А. Шкалик и [др.], под ред. проф. В. А. Шкалика. – М., 2005.
3. Хорошева Т. М. Иммуниет растений: краткий курс лекций аспирантов / Т. М. Хорошева, Л. И. Чекмарева. – Саратов, 2013.
4. Л. Ф. Кабашникова. Праймнинг защитных реакций в растениях при патогенезе: приобретенный иммунитет / Л. Ф. Кабашникова // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2020. №4. С. 19–29.
5. E. Gary. Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture / E. Gary, Vallad and Robert M. Goodman // Crop Science. 2004. Vol. 44. P. 1920–1934.
6. Worldwide pesticide usage and its impacts on ecosystem / A. Sharma [et al.] // SN Applied Sciences. 2019. Vol.1. P. 1446.
7. О. А. Монастырский. Задачи и перспективы биологической защиты сельскохозяйственных растений / О. А. Монастырский // АГРО XXI. – 2010. №4–6. С. 3–5.
8. Природные индукторы устойчивости растений к фитопатогенам: научные и практические аспекты применения / Л. Ф. Кабашникова и [др.] // Национальная академия наук Беларуси, Институт биофизики и клеточной инженерии. – Минск, 2021.
9. Priming of plant resistance by natural compounds. Hexanoic acid as a model / P. Aranega-Bou [et al.] // Front. Plant Science. 2014. Vol. 5. P. 1–12.
10. β-1,3-glucan effect on the photosynthetic apparatus and oxidative stress parameters of tomato leaves under fusarium wilt / L. F. Kabashnikova [et al.] // Functional Plant Biology. 2020. Vol. 47. Issue 11. P. 988–997.



Рис. 3. Препараты серии «Иммунакт», разработанные в Институте биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси