



Модуль 4 Иммуный ответ растения и генетический анализ устойчивости к болезням

Лекция 6. Тема: “Генетические основы иммунитета растений”

Вопросы:

1. Понятие иммунитета растений. Категории и факторы иммунитета растений.
2. Теория Флора”ген на ген”. Механизмы проявления горизонтальной и вертикальной устойчивости растений к болезням.
3. Взаимоотношения растения-хозяина и патогена. Типы специализации фитопатогенов. Внутривидовая специализация патогенов.

Категории и факторы иммунитета растений

Иммунитет растений – это невосприимчивость организмов к действию фитопатогенов или их токсинов. Иммунитет - от латин. *immunitas* – *освобождение от чего-либо*. У растений выделяют два основных типа иммунитета: **врожденный** (естественный) и **приобретенный** (искусственный).

Врожденный иммунитет: свойство растений не повреждаться фитопатогенами (или вредителями), наследуется потомством, передается следующему поколению. Различают две формы врожденного иммунитета: **активный** и **пассивный**.

Активный иммунитет – это способность растений реагировать на инфицирование и влияние фитопатогена; проявлять защитные реакции: активация синтеза антиоксидантных ферментов и различных соединений в ответ на заражение и др.

Пассивный иммунитет – это способность растений препятствовать внедрению фитопатогенов и их развитию. Пассивный иммунитет определяют: генотип растения, анатомо-морфологические, биохимические, физиологические особенности.

Приобретенный иммунитет – это свойство растений *не поражаться фитопатогенами*, после перенесенного заболевания или под влиянием внешних воздействий, например условий выращивания культуры.

Устойчивость растения-хозяина под влиянием внешних факторов, которое происходит без изменения генома называют индуцированной или приобретенной устойчивостью.

Иммунитет растений

❖ В классификации иммунитета растений встречаются синонимы: **конститутивный** и **индуцибельный** (по Н.И. Вавилову, соответственно морфологический (**пассивный**) и физиологический (**активный**)).

❖ Индуцибельный иммунитет определяется реакциями растения-хозяина в ответ на внедрение патогена.

Например, проявлением активной устойчивости является реакция сверхчувствительности (СВЧ) - быстрое отмирание зараженных клеток, которое ограничивает распространение патогена и его гибель.

❖ Выделяют **устойчивость качественную и количественную**. При **качественной** устойчивости распределение частот устойчивых и восприимчивых растений в популяции дискретно, их несложно идентифицировать.

При **количественной устойчивости** наблюдают непрерывную шкалу переходов от устойчивости к восприимчивости, нет четких переходов между ними.

❖ К насекомым у растений различают **три основных типа устойчивости**: **отсутствие предпочтения** - насекомые не охотно заселяют одни генотипы, чем другие; **выносливость** - противостояние нашествию насекомых; **антибиоз** - замедление роста отдельных вредных насекомых и снижение скорости их размножения.

Теория Г. Флора "ген на ген"

Классическая теория Г.Флора "ген на ген" (1956) объясняет механизм взаимодействия паразита и растения-хозяина и возникновение естественного иммунитета на их общей родине. Данные получены при изучении однохозяйной ржавчины льна (*Melampsora lini*). Г. 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 иметь 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

Теория Г. Флора "ген на ген"

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

Согласно таблице 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. Доминантное состояние гена вирулентности приводит к неспособности патогена поражать растение, т.е. авирулентности. Доминантный аллель принято называть геном авирулентности - **Avr**, а рецессивный – ген вирулентности – обозначают **avr**. **Расы патогена различаются генами вирулентности.** Для преодоления иммунитета растения, имеющего несколько генов устойчивости, раса должна нести набор комплементарных генов вирулентности.

Таблица 2. Взаимоотношение двух пар комплементарных генов

Паразит	Растение-хозяин			
	$r_1r_1R_2R_2$	$R_1-r_2r_2$	$r_1r_1R_2-$	$R_1- R_2-$
A_1-A_2-	+	-	-	-
$a_1a_1A_2-$	+	+	-	-
$A_1- a_2a_2$	+	-	+	-
A_1-A_2-	+	+	+	+

Согласно таблице 2, взаимодействие доминантных аллелей по любой паре генов приводит к проявлению устойчивости независимо от результатов взаимодействия по другим парам генов.

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.

Вертикальная и горизонтальная устойчивость (ГУ)

Ван-дер-Планк (1966) ввёл понятие вертикальной и горизонтальной устойчивости растений.

Вертикальная или моногенная, или расоспецифическая устойчивость действует 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. Они идентифицированы, детально изучены. Можно определить, какой тип устойчивости придаёт данный ген: доминантный или рецессивный.

Расоспецифическая устойчивость защищает растение от патогена эффективно, создает почти абсолютный иммунитет. Недостатком устойчивости является то, что она утрачивается в результате образования новых вирулентных рас патогена за 5-6 лет, 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.

Горизонтальная устойчивость ()

Горизонтальную устойчивость называют также **расоспецифической** полевой, контролируется многими генами и поэтому называется полигенной. Горизонтальная 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 F1 и F2-м поколениях расщепляется по восприимчивости растений, то устойчивость контролируется полигенами. Как правило, число полигенов велико, и их сложно идентифицировать. Известен только комбинированный эффект всех генов в целом. Установлено, что горизонтальная устойчивость почти никогда не бывает **абсолютной**, но сдерживает развитие заболевания. Одно из главных особенностей ГУ - **долговечность**, она не зависит от расообразовательного процесса у патогена. Для патогенов *P. graminis*, *P. infestans* и облигатных паразитов, близких к ним факультативных сапрофитов моногенная устойчивость растения-хозяина задерживает начало эпифитотии, тогда как полигенная устойчивость замедляет развитие болезни после её начала.

Механизм горизонтальной устойчивости недостаточно изучен. Если вертикальная устойчивость обеспечивает полную устойчивость, но лишь к отдельным расам паразита, то горизонтальная обуславливает хотя и относительно низкий уровень устойчивости, но зато по отношению ко всем без исключения расам. Постоянство и эффективность против всех рас паразита — ценное свойство горизонтальной устойчивости.

ПРИЗНАКИ ВЕРТИКАЛЬНОЙ И ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

Признаки	ВУ	ГУ
<p>Генетический контроль</p> <p>Фенотипическое проявление</p> <p>Модификация внешними условиями</p> <p>Взаимоотношения с паразитом</p> <p>Влияние на эпифитотии</p> <p>Механизмы устойчивости</p>	<p>Олигогенный</p> <p>Качественное (альтернативное)</p> <p>Слабая</p> <p>Расоспецифические</p> <p>Подавляет X_0</p> <p>Активные защитные реакции</p>	<p>Полигенный</p> <p>Количественное (не альтернативное)</p> <p>Сильная</p> <p>Неспецифические</p> <p>Снижает r</p> <p>Разные механизмы</p>

Механизмы проявления горизонтальной и вертикальной устойчивости растений к болезням

Горизонтальная устойчивость (ГУ) отличается от вертикальной тем, что она расонеспецифична и отношения паразита и хозяина типа «ген-на-ген» при ней отсутствуют или не отчетливы. Различия между этими формами проявляются также в генетическом контроле. При скрещивании сортов, обладающих ВУ, с восприимчивым потомством F1 дает единообразную реакцию на заражение (чаще оно устойчиво, так как гены ВУ доминантны), в F2 наблюдается обычно расщепление на два класса, четко различающихся по фенотипу, — устойчивых и восприимчивых. Соотношение численности этих классов дает возможность определить число генов устойчивости у устойчивого родителя.

Фенотипическое проявление вертикальной устойчивости. наиболее частое внешнее проявление вертикальной устойчивости (ВУ) - быстрая гибель зараженных тканей, органов или клеток, называемая реакцией сверхчувствительности (СВЧ).

Специализация фитопатогенов. Типы специализации

Специализация фитопатогенов — это приуроченность их к определенному питающему субстрату, способность паразитировать на одном или нескольких растениях-хозяевах. Согласно теории иммуногенеза (М.С. Дунина), различают следующие типы специализации:

филогенетическая - проявляется в приспособленности паразитировать на определенной, близкородственной группе растений-хозяев;

онтогенетическая (возрастную) - связана с приуроченностью патогенов к определенному этапу развития растения или отдельных его органов;

гистотропная - способность поражать только определенные ткани растений;

органотропная - 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.**

Специализация патогенов

К филогенетической специализации относят приспособления к определенному роду, виду или сорту растения. Различают патогены узкоспециализированные (монофаги) и широкоспециализированные (полифаги). Монофаги могут делиться на патогенов, паразитирующих на одном роде, или только на одном виде растений.

Полифаги 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.

Внутривидовая специализация патогенов: специализированные формы, физиологические расы, биотипы

В соответствии с филогенетической специализацией структура вида патогена состоит из специализированных форм, физиологических рас и биотипов (патотипов).

Например, возбудитель стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis* паразитирует на растениях семейства мятликовых, на различных родах. Этот патоген не может переходить с одного рода злаков на другой и приспособлен к поражению растений одного или близких родов. У этого патогена вид состоит из нескольких специализированных форм (*forma specialis*), морфологически схожих, но различаются они по способности поражать растения из того или другого вида злаков.

В Казахстане 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, овсюге), *P. graminis f.sp. poae* (на мятлике).

Специализированные формы распадаются на **физиологические расы**, а затем на биотипы, способные паразитировать только на определённых сортах.

Химические продукты, которые паразит выделяет в зараженное растение для установления взаимоотношений с ним, называют **иммуномодуляторами**. Они могут быть двух типов.

Супрессоры или импедины, которые подавляют защитный эффект хозяина

Элиситоры или индукторы, которые, наоборот, вызывают протекание защитных реакций.

Неспецифические супрессоры не участвуют в системе взаимоотношений типа «ген-на-ген». Они являются общими факторами патогенности, без которых паразит не смог бы преодолеть факторы полевой и истинной устойчивости живых растений.

Высокомолекулярные неспецифические супрессоры. Это ферменты, разрушающие клеточные покровы растений. За исключением вирусов, большинство которых «въезжает» в растительную клетку с помощью стилета насекомых, паразиты (грибы и

Низкомолекулярные неспецифические супрессоры. К ним относят вивотоксины низкомолекулярные метаболиты грибов и бактерий, выделяемые в зараженное растение (*in vivo*), а не только в искусственную питательную среду, в которой выращивают данный микроорганизм, и вызывающие типичные симптомы болезни (некрозы, увядание).

Ингибиторы ферментов растений

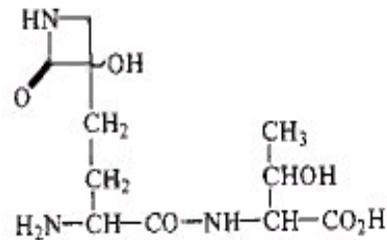


Рис. 21. Табтоксин

Например, табтоксин фитопатогенной бактерии *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*, фазеолотоксин *P. syringae* pv. *phaseolicola*, тентоксин гриба *Alternaria alternata*. Например, табтоксин - дипептид, соединенный с (β -лактамовым кольцом).

В зараженном растении растительные протеазы отщепляют активную часть токсина табтоксинин- β -лактам - ингибитор фермента глутаматсин-тетазы. Вследствие снижения активности этого фермента накапливается его предшественник аммоний, вызывающий разобщение фосфорилирования, ингибирование фотосинтеза и дыхания. Эти нарушения обмена проявляются как системный хлороз и задержка роста.

Мембраноактивные вещества



Многие вивотоксины фитопатогенных грибов из родов *Fusarium* (фузариевая кислота), *Rhinchosporium*, *Phoma*, *Cephalosporium*, *Fusicoccus* и бактерий из родов *Clavibacter*, *Pseudomonas* (коронатин, сирингомицины) обладают сильным мембранотропным действием.



Рис. 22. Фузариевая кислота

Они индуцируют потерю метаболитов и некрозы клеток, влияют на трансмембранный перенос ионов и ритм работы устьиц, вызывая увядание растений.

Генераторы активных форм кислорода

Некоторые фитопатогенные грибы из родов *Cercospora*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Elsinoe*, *Hypocrella* образуют циклические соединения - пренилированные хиноны, для проявления токсичности которых в отношении растений-хозяев требуется свет, то есть они относятся к группе фотосенсибилизаторов.

В результате абсорбции энергии света фотосенсибилизаторы конвертируются в энергетически активное состояние и приобретают способность при взаимодействии с молекулярным кислородом генерировать его активные формы — супер-оксид-радикал (O_2^-), пероксид водорода (H_2O_2), гидроксил-радикал ($OH\cdot$) и синглетный кислород (O_2^1). Все они обладают высокой токсичностью и вызывают повреждения в клетках растений.

Ингибиторы синтеза белка

Трихотеценовые токсины фузариевых грибов ингибируют синтез белка у эукариот. Эти токсины представляют интерес, потому что, во-первых, их продуценты вызывают экономически очень важные болезни пшеницы, ячменя, кукурузы и, во-вторых, содержащие токсины растительные продукты токсичны для людей и сельскохозяйственных животных (вызывают потерю аппетита, дерматиты, анемию, геморрагический сепсис, иммуносупрессию).

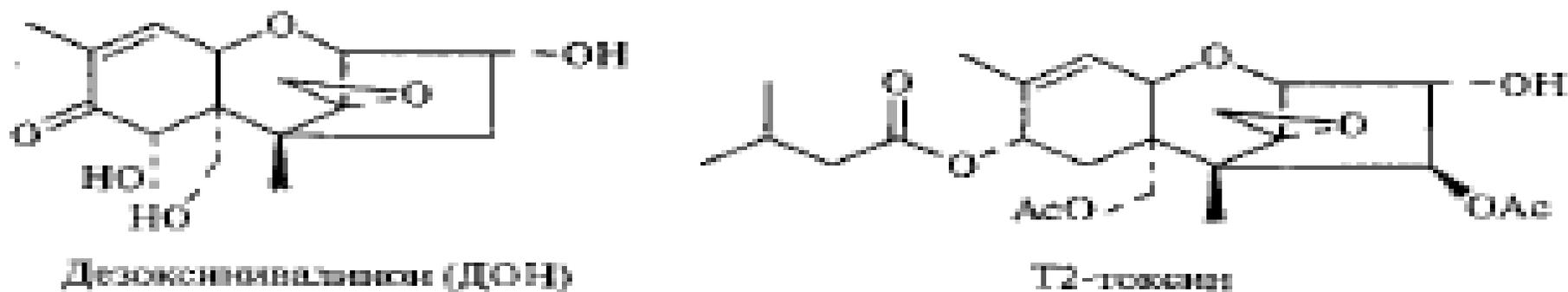


Рис. 24. Трихотеценовые токсины *Fusarium graminearum*