ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ

«Из всех занятий, которые обеспечивают выгодное приложение, ни одно не лучше, чем сельское хозяйство, так как оно самое прибыльное, оно самое восхитительное, оно больше других способствует становлению свободного человека»

Цицерон: трактат «Об обязанностях»

Возбудители болезней растений

Вирусы и вироиды

Бактерии

Грибы и грибоподобные

Фитоплазмы

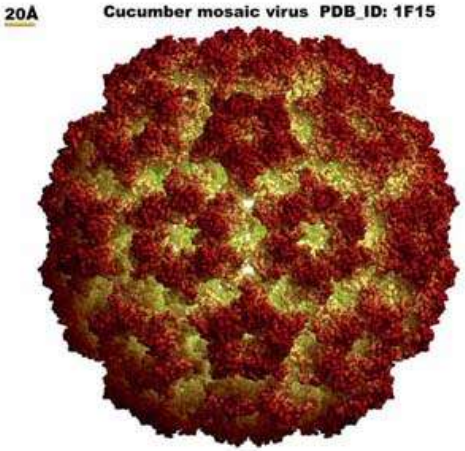
Нематоды

Вредители и сорняки – создают условия для заражения растений возбудителями болезней

Недостаток, избыток микроэлементов, отравления пестицидами – симптомы, похожие на болезни

Вирусные болезни

Тли – переносчики вирусов



Вирус скручивания листьев (PLRV)

Изменение формы листьев

Вирус Y (PVY)

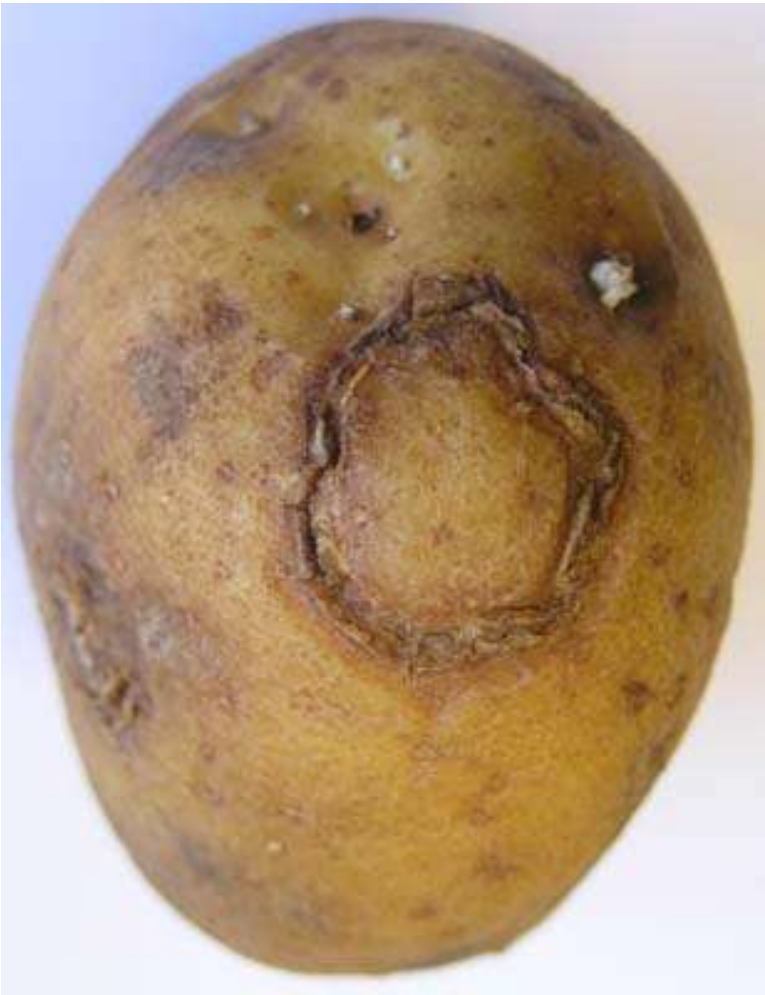
Морщинистая мозаика, пятна

Вирус мозаичности люцерны (AMV)

Пожелтение листьев, мозаика

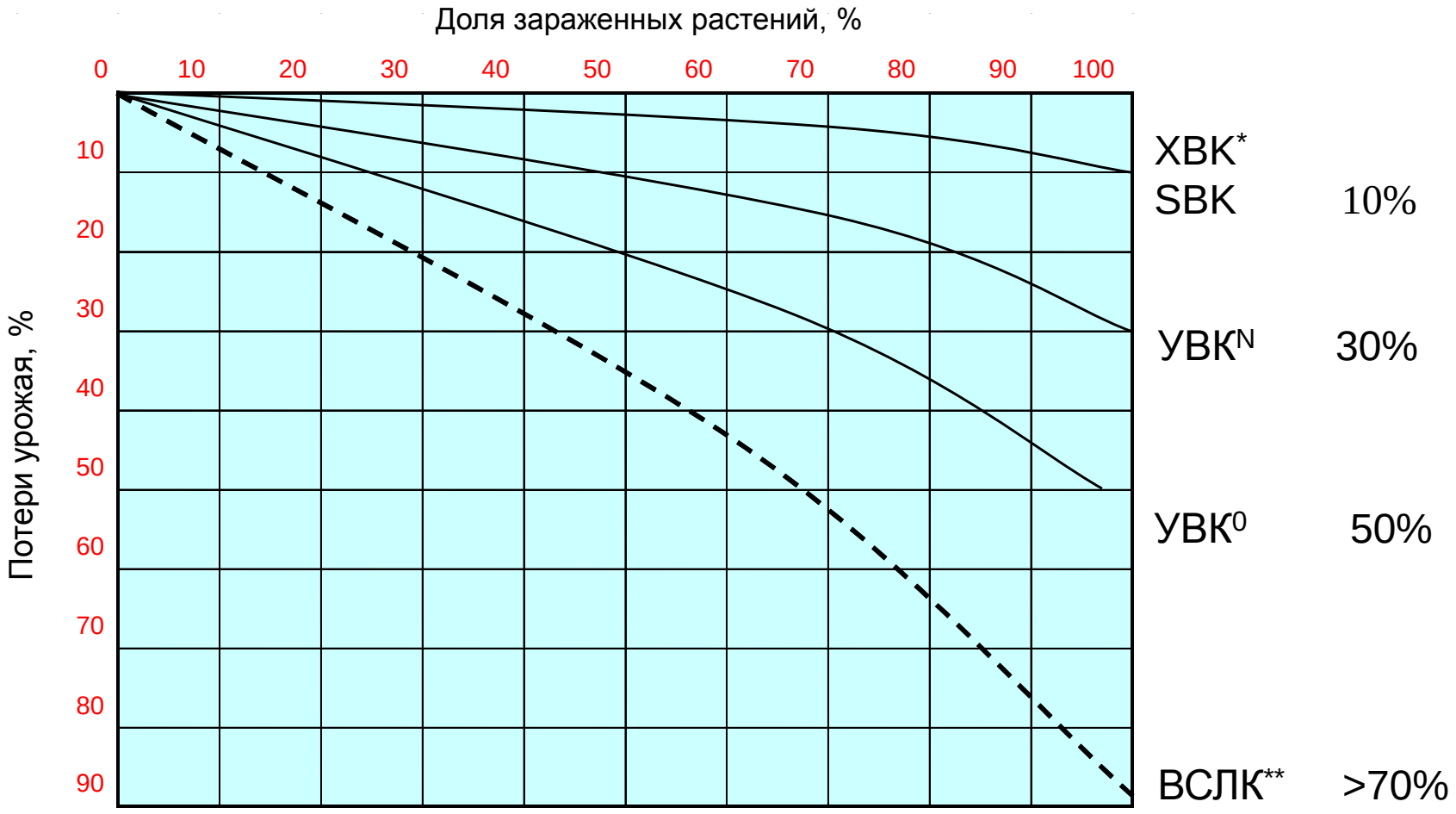
Поражения вирусами клубней и плодов

Поражения вирусами клубней и плодов



Сетчатый некроз клубня

Снижение урожая картофеля в результате нарастания вирусного заражения



Грибные болезни

Пятнистости

Фитофтороз

Альтернариоз

Пятнистости

Листовая ржавчина злаков

Антракноз лука

Пятнистости

Поражения стеблей

Фитофтороз

Фомопсис

Черная пятнистость

Поражения стеблей

Ризоктониоз – черная ножка

Фузариоз – снежная плесень

Серебристая парша

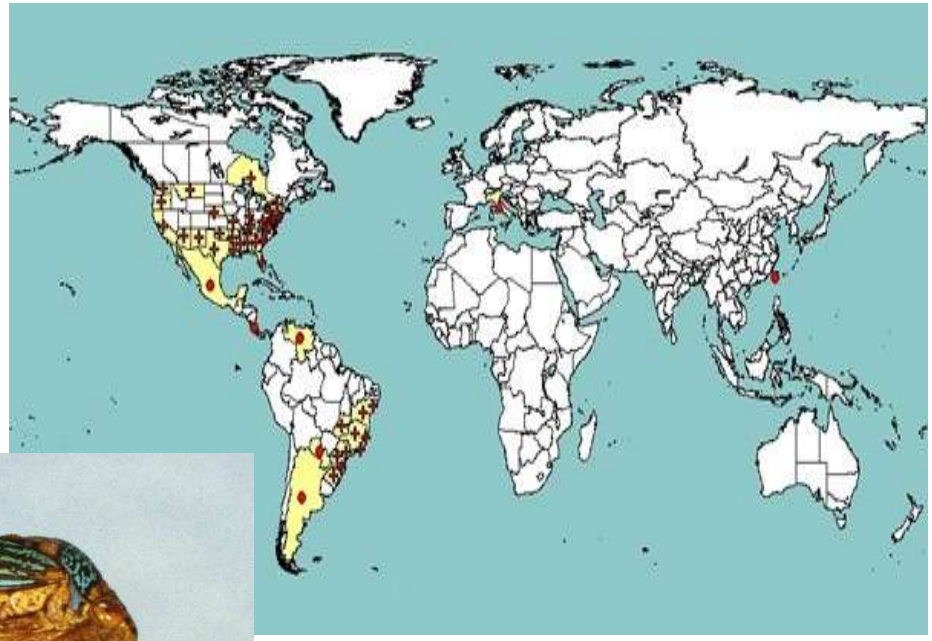
Иссушение клубня

Поражения леса, вызванные опенком осенним

Голландская болезнь вязов

Бактериальные болезни

Бактерия *Xylella fastidiosa*



Бактериальная угловатая пятнистость огурца

Мучнистая роса на огурце

Ранняя стадия - пятнистость

Поздняя стадия – покрытие всего листа

Сосудистые заболевания

Бурая бактериальная гниль (Ralstonia solanacearum)

Ведьмины метлы на березе

Возбудители – фитоплазмы (бактерии) или грибы

Парша – наросты на кожуре клубня

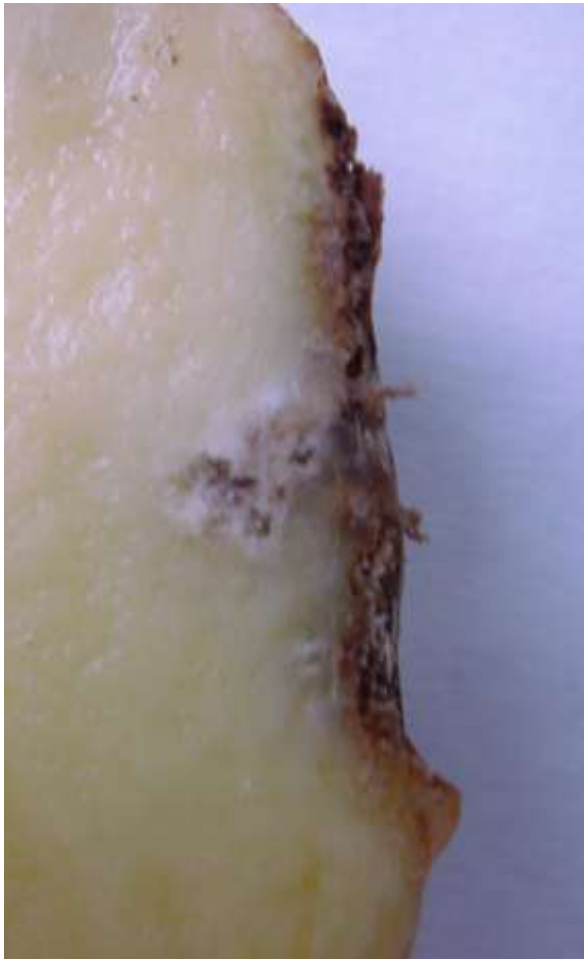
Парша обыкновенная

Мокрая бактериальная гниль

Бактериальная гниль дыни

Нематоды

Стеблевая нематода
(дитиленхоз)



Неинфекционные болезни

Недостаток калия

Недостаток магния

Поражение озоном

Повреждения растений гербицидами

Повреждение Зенкором

Повреждение Лонтрелом

Паразиты ограничивают рост, накопление биомассы, размножение растений

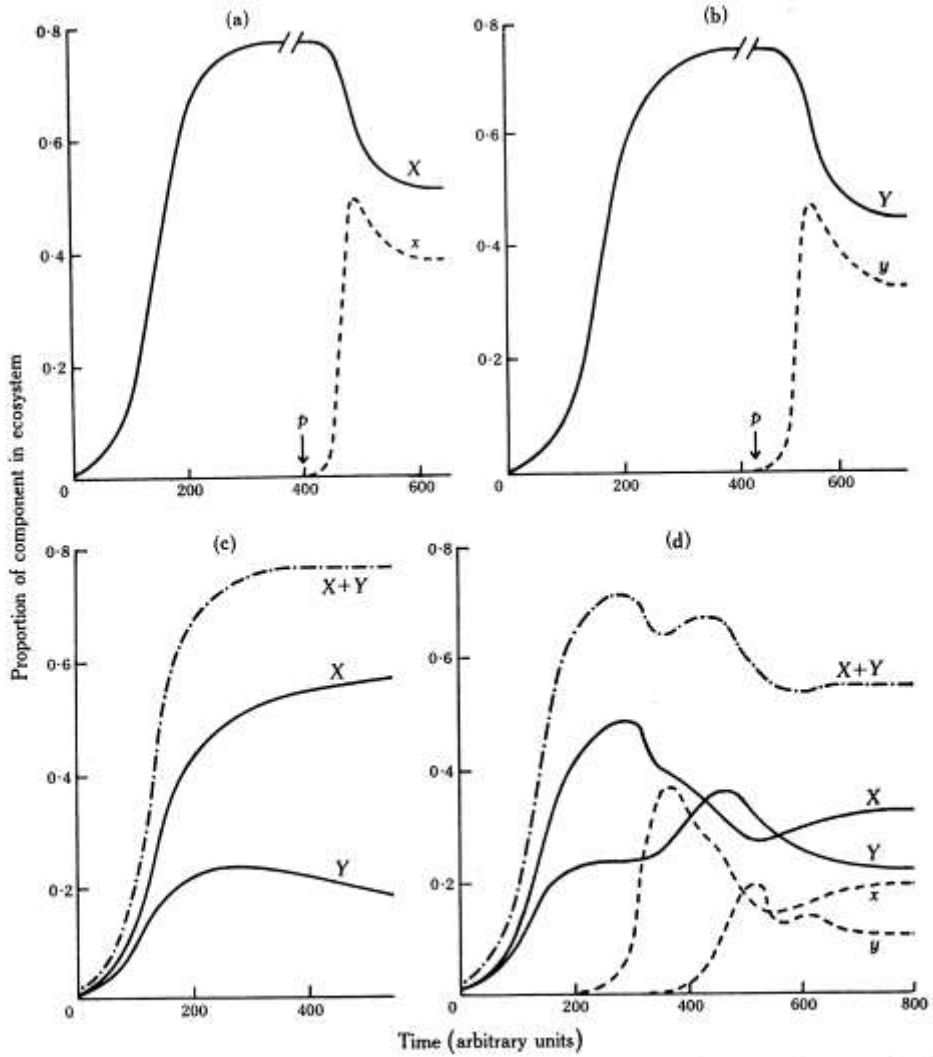


Fig. 1.—Operation of the model. X and Y are the proportions of two host species; x and y the proportions of their respective host-specific parasites. In all systems where they appear, each component has been assigned the same rate constants and initial values. (*a*) Host X alone, parasite x added at p; (*b*) host Y alone, parasite y added at p; (*c*) host X and Y together in the absence of parasites; (*d*) hosts X and Y with parasites x and y.

Регуляция численности растений в фитоценозе

В Австралию и в Калифорнию из Южной Европы завезли сорняк Chondrilla juncea. На родине его плотность – 10 побегов/кв.м. В Австралии и Калифорнии – до 200 побегов/кв.м. Интродуцированный штамм Puccinia chondrillina за три года массового размножения снизил густоту стояния сорняка в разных местах на 56-87% - до европейских 10 растений на кв.м.

Селективное давление на хозяев в сторону накопления факторов устойчивости равноценно селективному давлению на паразитов в направлении преодоления факторов устойчивости.

Коэволюция сопровождается генетическим разнообразием факторов устойчивости и толерантности хозяев, а также инфекционности и вирулентности их паразитов.

Гонка вооружений (новые факторы защиты растений и адаптация к ним патогенов) являются фактором взаимного видообразования, увеличения биоразнообразия.

Голосеменные:

Гингко не имеют смоляных каналов – 1 вид;

Хвойные имеют – 559 видов.

Цветковые:

Calyceraceae – нет млечных каналов – 60 видов;

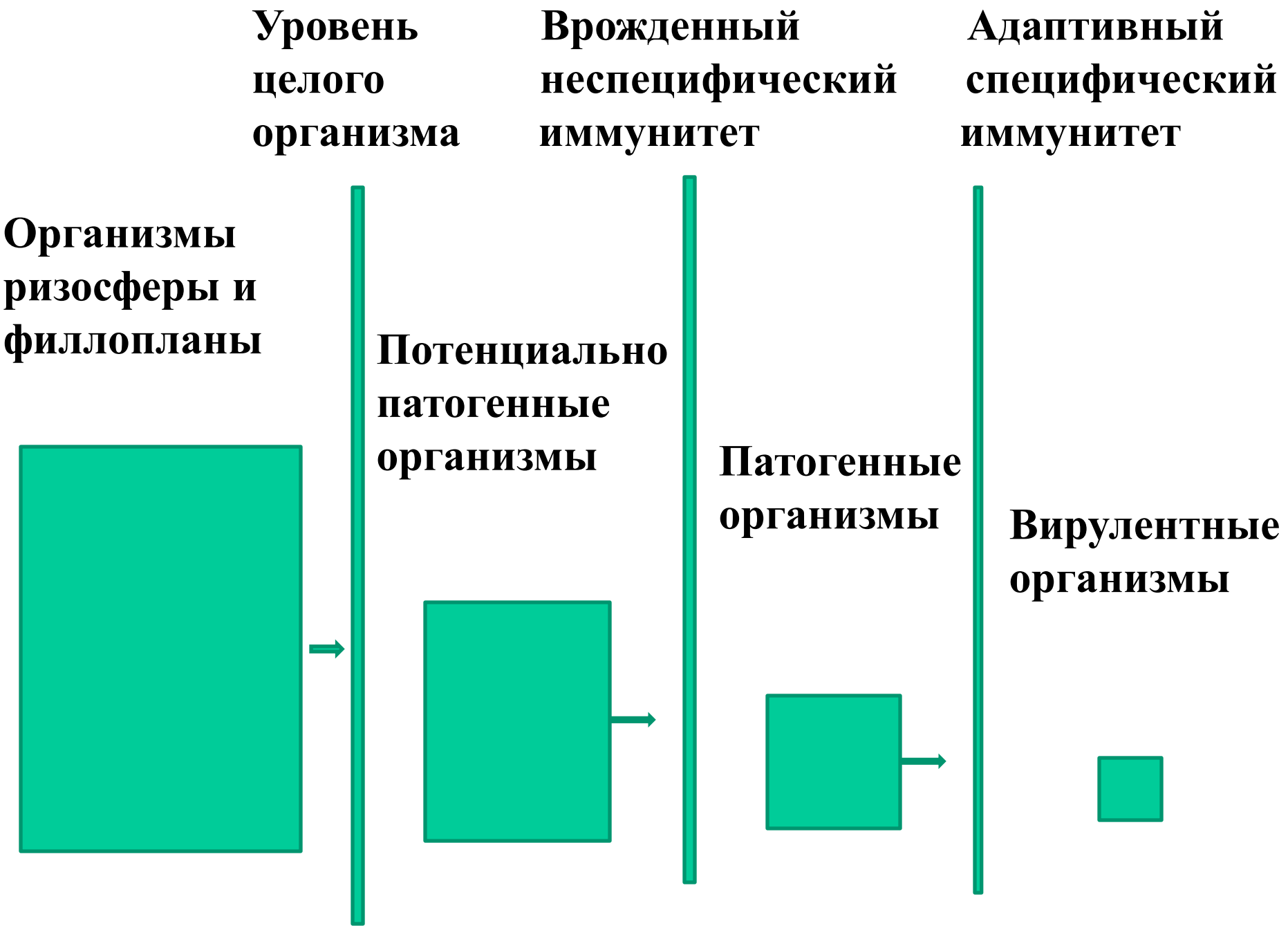
Asteraceae –есть каналы – 22000 видов

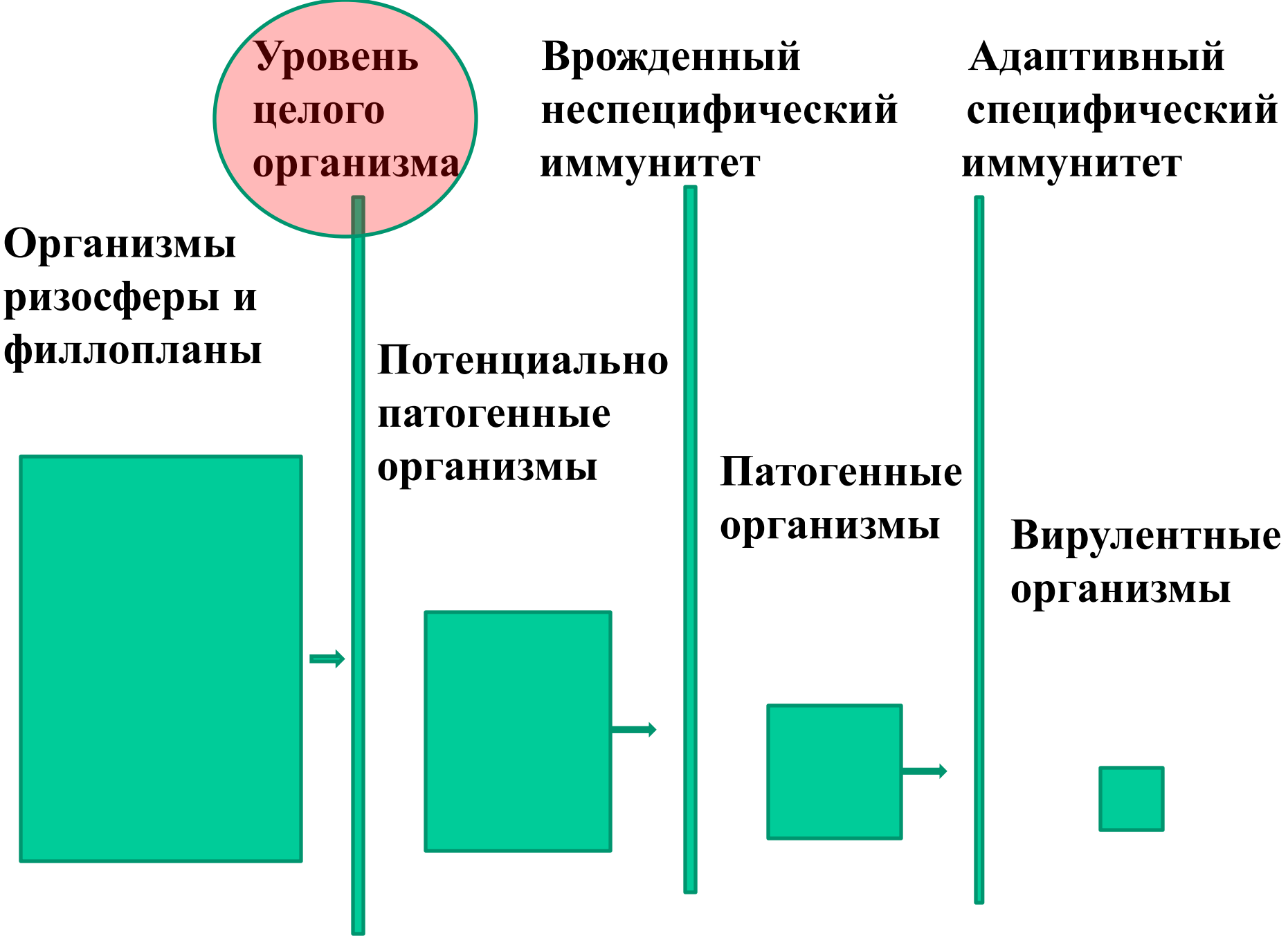
Фитоиммунитет

Уровень целого организма

Врожденный неспецифический иммунитет

Адаптивный (специфический) приобретенный иммунитет


Уровень целого организма
Врожденный неспецифический иммунитет
Адаптивный специфический иммунитет
Организмы ризосферы и филлопланы
Потенциально патогенные организмы
Патогенные организмы
Вирулентные организмы


Уровень целого организма
Врожденный неспецифический иммунитет
Адаптивный специфический иммунитет
Организмы ризосферы и филлопланы
Потенциально патогенные организмы
Патогенные организмы
Вирулентные организмы

Уровень целого организма

Физические барьеры

Кутикулярный покров, полисахаридные стенки

Химические барьеры

Летучие антимикробные вещества (фитонциды), фенолы, терпены, депонированные в листовых волосках и мертвых клетках покровных тканей

Микробиологические барьеры

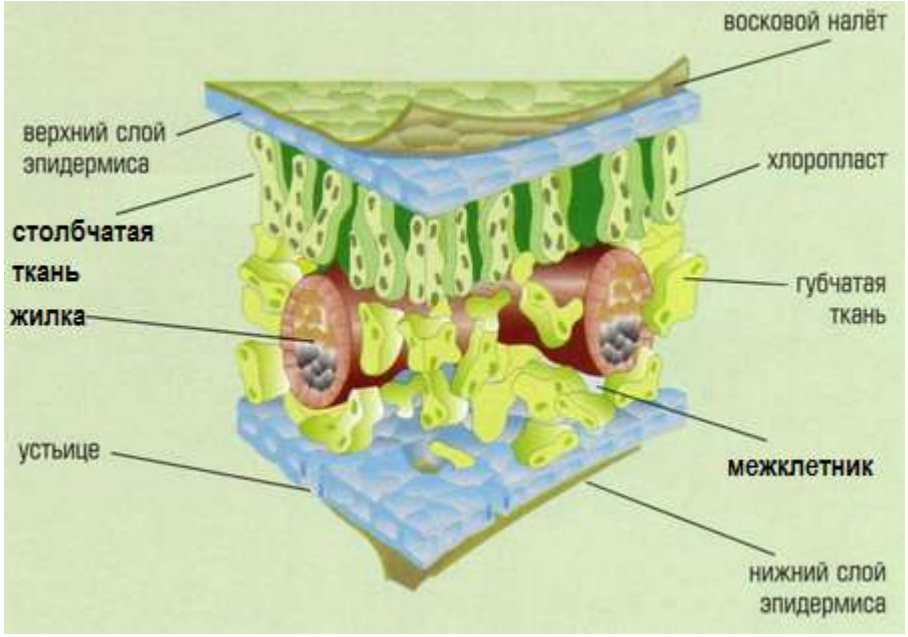
Микроорганизмы филло- и ризопланы, их антибиотики, хитинолитические ферменты и др.

Физические барьеры

<u>Цель</u> – не допустить патогенные организмы к чувствительным органам, тканям и клеткам

КУТИКУЛА

<u>Кутин</u> – нерастворимый полимер C_{16} –C_{18} жирных кислот, соединенных эфирными связями со спиртами, который погружен в воск, состоящий из неполярных C_{20} – C_{32} алифатических углеводородов, жирных кислот, спиртов и их эфиров.



Кутикула

— создает на поверхности растения прочную пленку, непреодолимую не только для большинства потенциально патогенных микроорганизмов, но также для их метаболитов и вредных для растения ксенобиотиков .

— ослабляет воздухо- и водообмен между растительной тканью и окружающей средой и, следовательно, уменьшает интенсивность испарения. Поэтому поверхность ксерофитов (засухоустойчивых растений) покрыта мощным восковым налетом.

— обладает гидрофобными свойствами, поэтому капли воды не расплываются по ее поверхности, а скатываются в виде шариков. Споры грибов также скатываются вместе с каплями.

В зависимости от угла наклона листа к несущему его стеблю, скатывание может приводить к освобождению растения от инфекции или к накоплению ее в основании листа – листовом влагалище.

Способы преодоления кутикулярного покрова паразитами

1) Проникновение через бреши в кутикулярном слое – ранки.

Вследствие погрызов насекомыми, повреждения частицами грунта, имеющими острые края, рабочими органами сельскохозяйственных машин в процессе ухода за растениями и других причин на листьях и, особенно, корнях постоянно возникают разрывы кутикулярного слоя, служащие воротами для инфекции многими грибами и бактериями, которые называют *раневыми паразитами*.

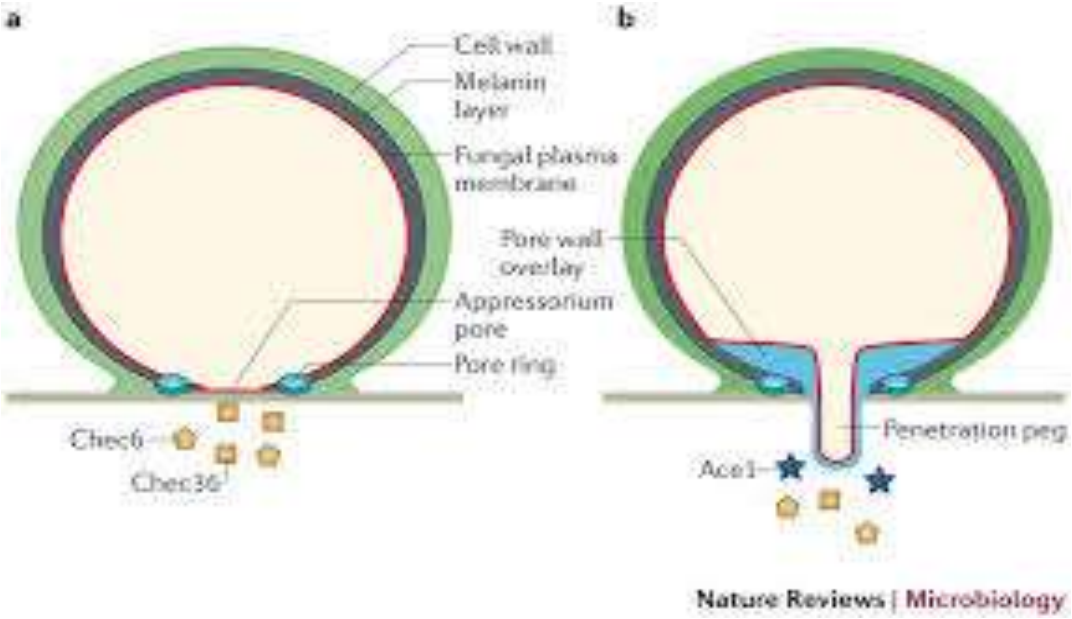
Важный фактор устойчивости к ним – скорость зарубцовывания ран.

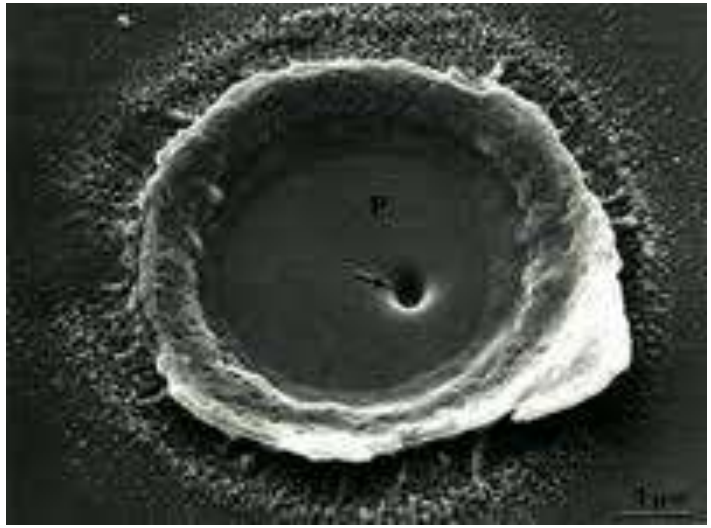
Например, процент успешных заражений листьев кукурузы возбудителем антракноза *Colletotrichum graminicola*
в момент нанесения ранки составил 70%,
через 1 час – 22%,
через 6 часов – менее 5%

2) Активное прободение кутикулы

Многие грибы развивают в апрессории огромное внутриклеточное тургорное давление, с помощью которого растворенные в воде органические вещества всасываются в клетки.

Паразит риса *Pyricularia oryzae* генерирует внутри апрессория давление 80 атм.





Защита от таких паразитов – увеличение толщины кутикулярного слоя, как это показано для видов барбариса, имеющих различную степень устойчивости к возбудителю стеблевой ржавчины *Puccinia*.

Виды барбарисов	Средняя толщина кутикулы (мкм)
Высоковосприимчивые (3 вида)	0,93
Слабовосприимчивые (4 вида)	1,28
Невосприимчивые (2 вида)	1,66

Толщина кутикулы – важный фактор устойчивости крыжовника к мучнистой росе: в устойчивых сортах она составляет 1,05-1,26 мкм, а в восприимчивых 0,51-0,64 мкм.

***3) Образование фермента кутиназы*, деградирующего кутин.**

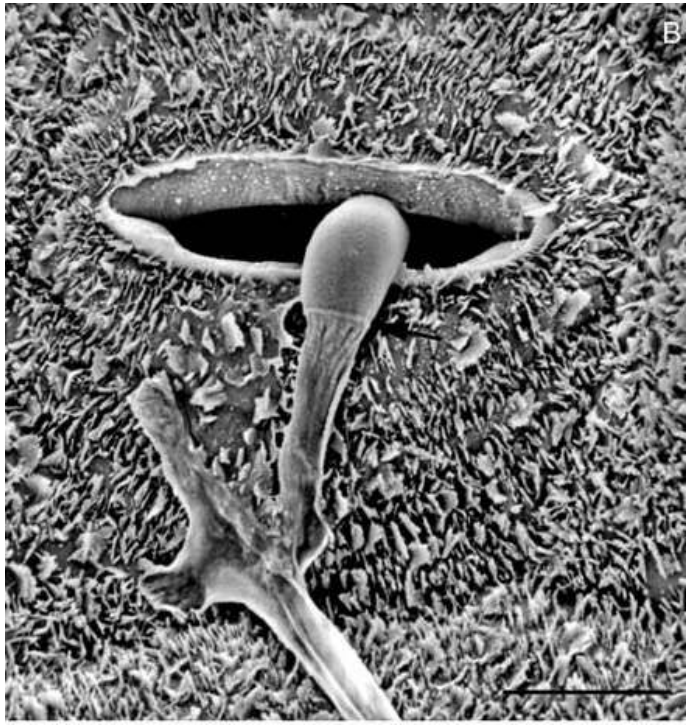
Кутиназа присуща некротрофам и гемибиотрофам: *Cochliobolus heterostrophus, Botrytis cinerea, Venturia ineaqualis, Nectria haematococca, Rhizoctonia solani, Colletotrichum lindemutianum.*

Синтез кутиназы индуцируется фракцией кутина (ώ-окси жирными кислотами) длиной 16 углеродных единиц

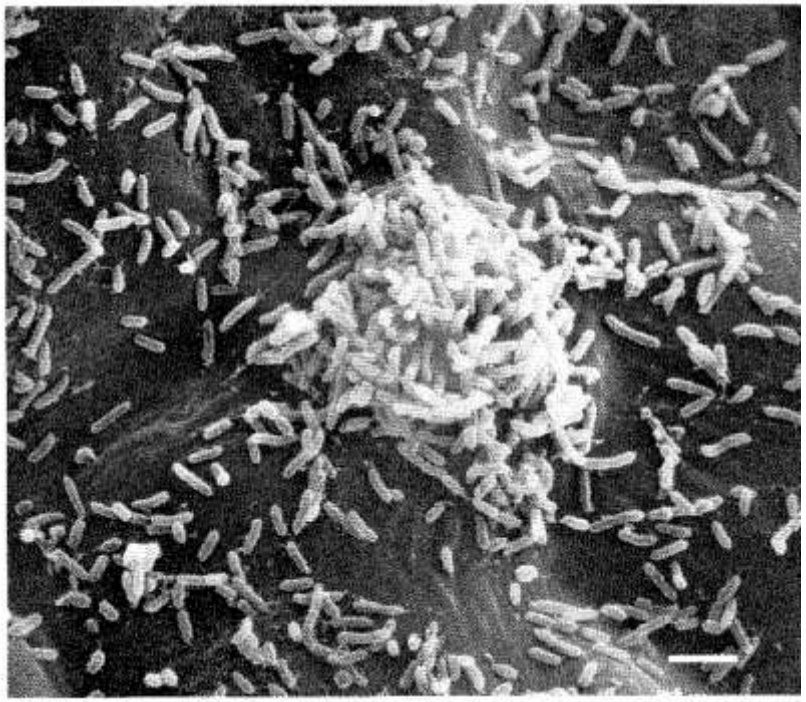
Роль кутиназы в патогенезе *Fusarium solani*

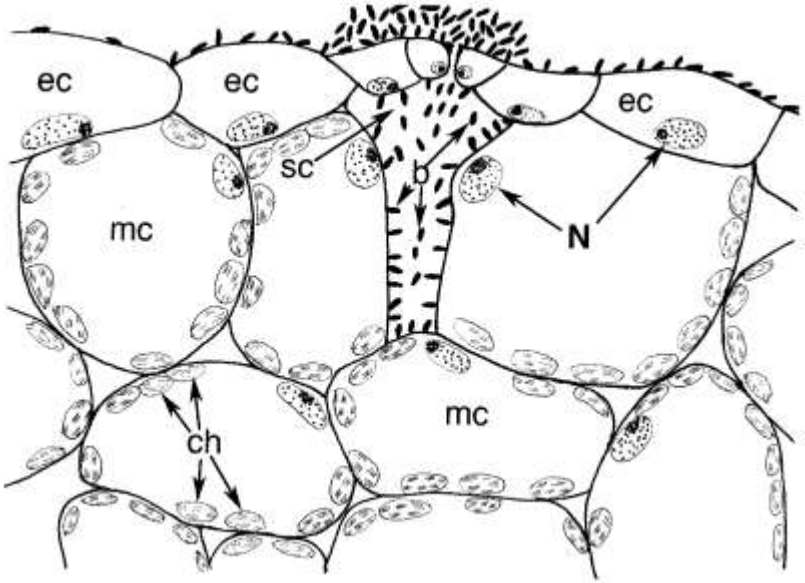
Изоляты	Активность кутиназы	Процент заразившихся гипокотилей	
		неповрежденных	поврежденных
Т-8	2610000	90	90
Т -3	12500	7	83

4) Внедрение через естественные отверстия в кутикуле – устьица, гидратоды и др. **Поиск устьиц осуществляется ростом по градиенту концентрации химических веществ, выделяемых через устьица, или ориентацией в соответствие со структурой кристаллов воска на поверхности листа.**



ВНЕДРЕНИЕ ЧЕРЕЗ УСТЬИЦА:
бактерии (*Pseudomonas* на листе *Arabidopsis*)





5) Внедрение с помощью переносчиков

Многие грибы, бактерии и большинство фитопатогенных вирусов распространяются насекомыми и нематодами и вносятся в растительные клетки с помощью ротовых органов, которые у колюще-сосущих насекомых и фитонематод прокалывают как кутикулу, так и клеточную стенку и вносят в клетки патогенные микроорганизмы.

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА

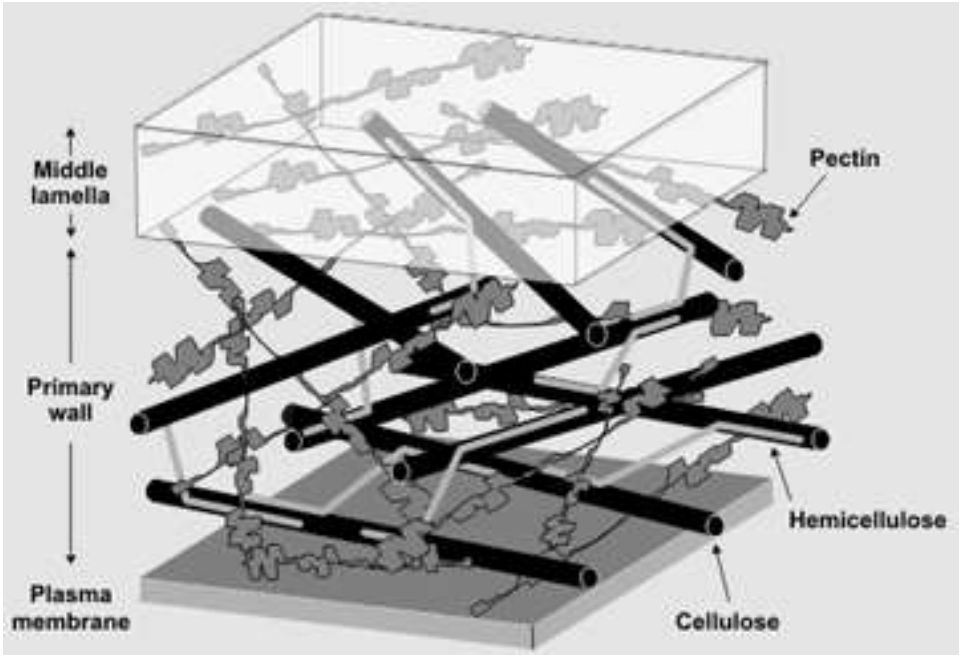
Основной компонент клеточной стенки растений – полисахариды, которые разделяют на три группы:

- целлюлоза, представляющая собой микрофибриллы из β-1,3 глюканов (линейных полимеров глюкозы), соединенные друг с другом по всей длине водородными связями;

- пектин - линейный полимер метилированной полигалакту-роновой кислоты (α-1,4 – полигалактуронан), нерегулярно связанный с молекулами рамнозы (метилрамногалактуронан);

- гемицеллюлоза: под этим названием объединяют разнообразные полимеры галактана (разветвленного α-1,4, β-1,6 полимера галактозы), арабинана (разветвленного α-1,5 1,3 полимера арабинозы), ксилоглюкана (α-1,4 полимер глюкана с разветвлениями из ксилозы, галактозы и фукозы), ксилан (α-1,4 полимер глюкана с разветвлениями из арабинозы и глюкуроновой кислоты).

Эти полимеры соединены друг с другом ковалентными и водородными связями, образуя сложную цепь, из которой построена *первичная клеточная стенка*. Целлюлозные фибриллы – арматура - обеспечивают стенке необходимую прочность, а соединение их с гибкими молекулами гемицеллюлозы и пектина позволяет стенке растягиваться, вследствие чего молодая клетка увеличивается в размерах.



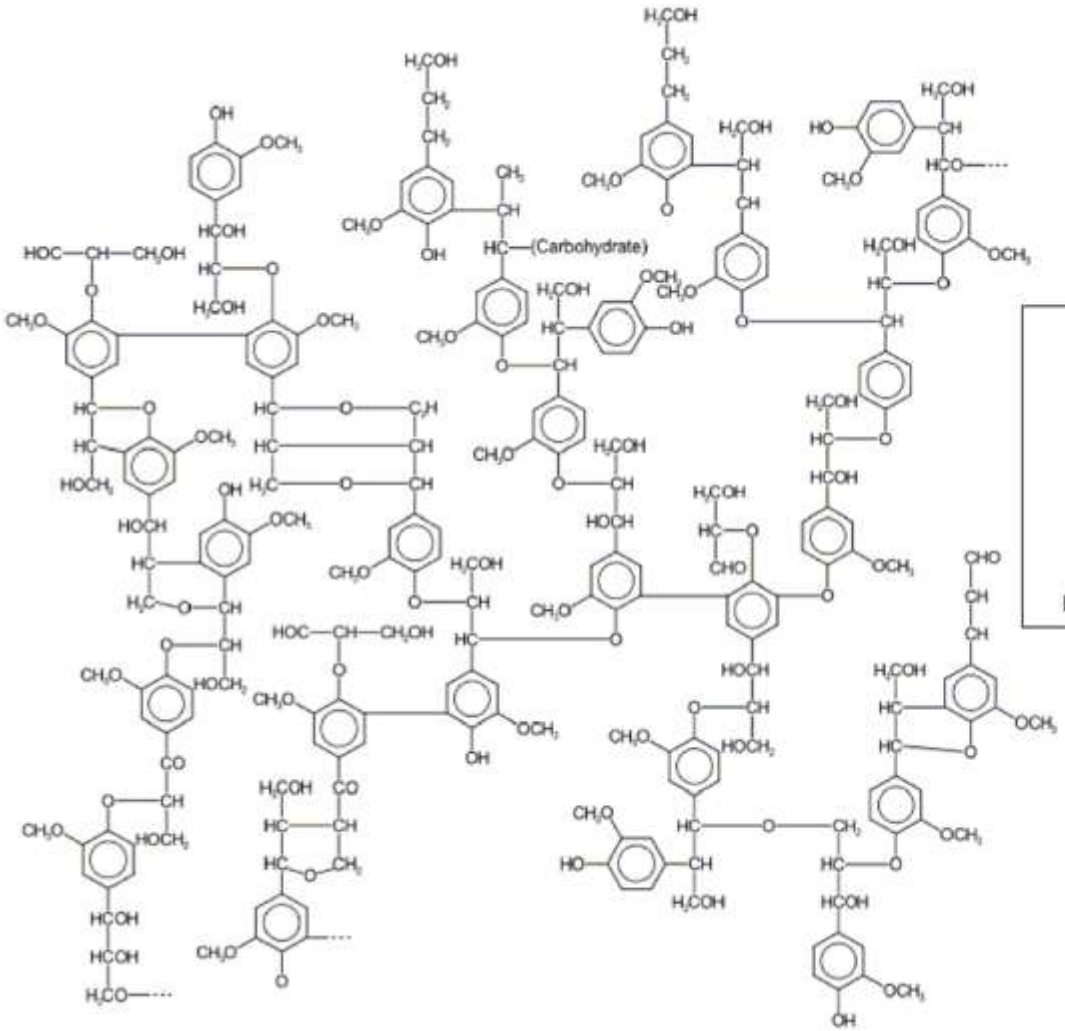
Молекулы гемицеллюлоз, пектина и гликопротеинов соединяют целлюлозные микрофибриллы

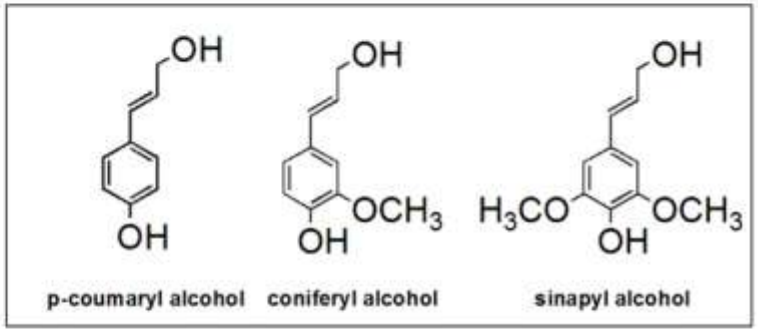
После достижения необходимой величины в клеточной стенке откладывается полимер ароматических альдегидов и кислот лигнин Лигнин придает стенке жесткость, не позволяющую дальнейшему ее растягиванию (*вторичная клеточная стенка*).

Между стенками соседних клеток откладывается *срединная пластинка*, состоящая из полисахаридов с преобладанием пектина, – межклеточный цемент, склеивающий клетки и объединяющий их в ткань.

Происходит лигнификация, или одревеснение.

Лигнин


(Carbohydrate)


p-coumaryl alcohol
coniferyl alcohol
sinapyl alcohol

Клеточная стенка – полифункциональная структура. Она поддерживает протопласт, защищая его от разрушения вследствие внутренних осмотических явлений, она защищает клетку от проникновения в нее потенциально-патогенных микроорганизмов и их метаболитов.

Находящиеся в клеточной стенке и пронизывающие ее ферментные и рецепторные белки осуществляют разнообразные функции, связанные с взаимоотношением клетки с окружающей средой.

Преодоление барьера клеточной стенки фитопатогенными микроорганизмами

Некротрофные грибы и бактерии воздействуют на клетки комплексом ферментов деполимераз, разрушающих стенку:

«C_x-целлюлазы» - целлобиазы, глюканазы и другие ферменты, осуществляющие деградацию целлюлозы;

«гемицеллюлазы» - арабиназы, галактаназы, ксиланазы, разрушающие молекулы гемицеллюлозы,

«пектиназы» - полигалактуроназы, пектатлиазы, пектинметилэстеразы

Результат разрушения клеточной стенки

1) продукты деградации стенки – моно- и олигомеры сахаров являются источниками питания для паразита;

2) снятие стенки приводит к гибели протопласта, а мертвая клетка не способна к синтетической деятельности и, следовательно, теряет иммунные функции;

3) разрушение срединной пластинки приводит к распаду ткани на отдельные клетки и их группы (возникают гнили), и, тем самым облегчает продвижение паразита в растении, что приводит к более быстрой его оккупации.

Биотрофные паразиты не должные убивать протопласт, ибо в основе стратегии их паразитизма лежит питание содержимым живых клеток.

Активность внеклеточных ферментов, разрушающих углеводы клеточной оболочки растений (в ммол/мин х см^2) у двух фитопатогеннных грибов – некротрофа и биотрофа

Ферменты	Некротроф *Verticillium albo-atrum*	Биотроф *Uromyces fabae*
эндополигалактуроназа	200	0
экзополигалактуроназа	0	5
эндопектатлиаза	150	0
целлюлаза Cx	775	0
арабиназа	61	10
галактаназа	4	14
ксиланаза	62	9

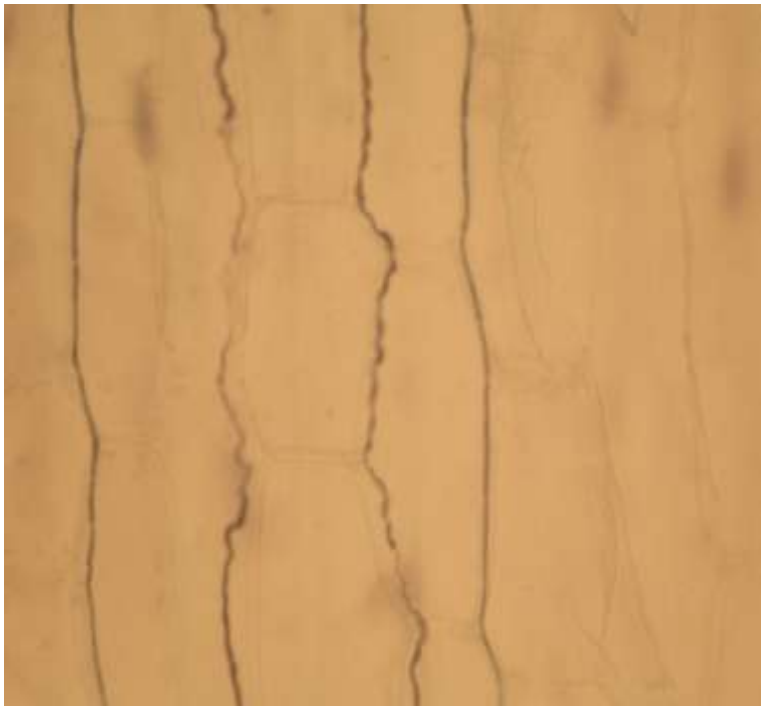
Способы взаимоотношения биотрофа и хозяина

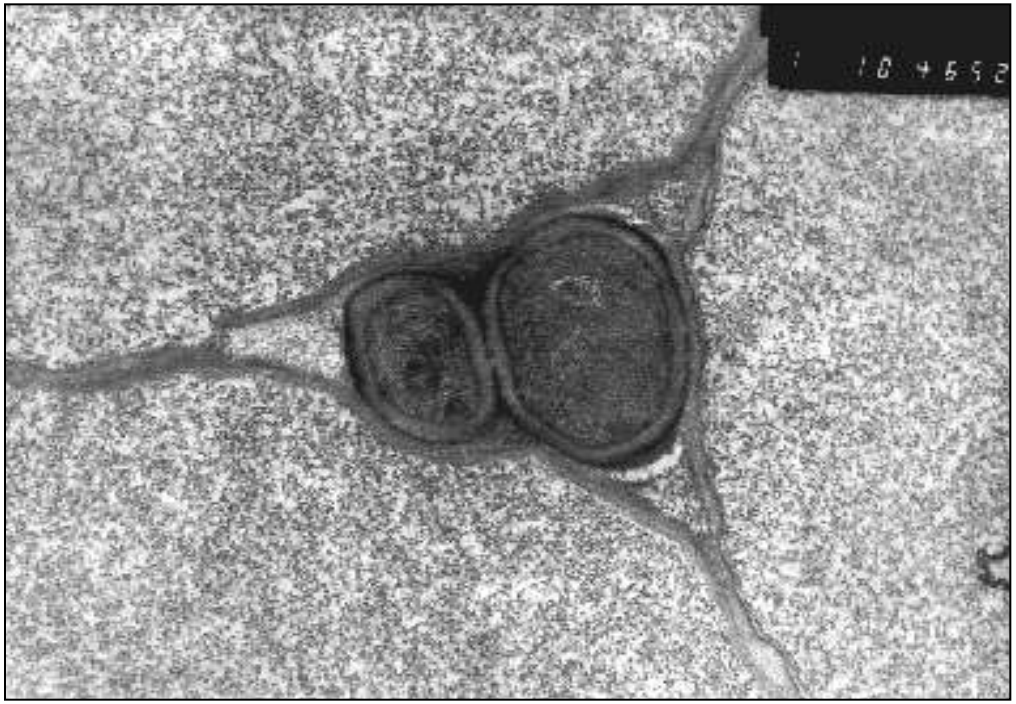
1/. Апопластное пребывание. Клетки бактерий и мицелий грибов находятся в межклеточном пространстве, непосредственно не контактируя с клеточными стенками. Выделяемые паразитами в среду роста ферменты размягчают стенки окружающих клеток, а сигнальные молекулы усиливают приток в оккупированную зону продуктов питания.

Характерно для некоторых видов бактерий псевдомонад и для многих грибов – симбиотических эндофитов (например, эндофитов кормовых злаков из рода *Neotiphodium*, рис) и паразитов (например, возбудителя оливковой пятнистости томата *Cladosporium fulvum*).

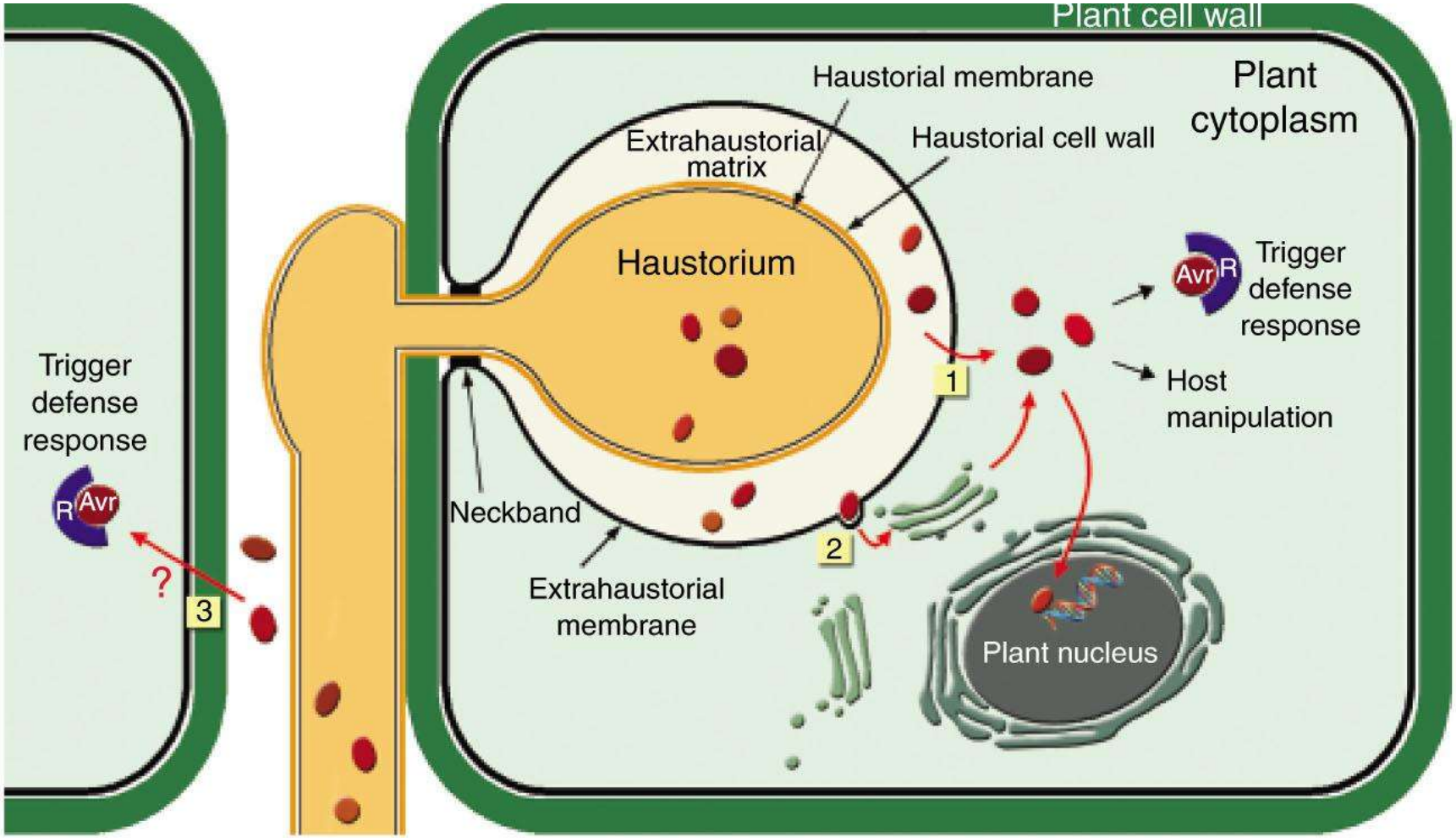
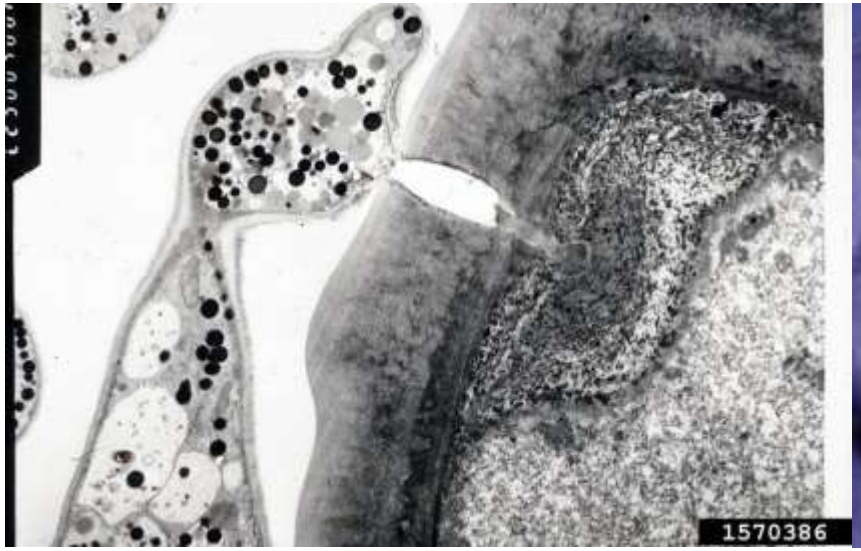
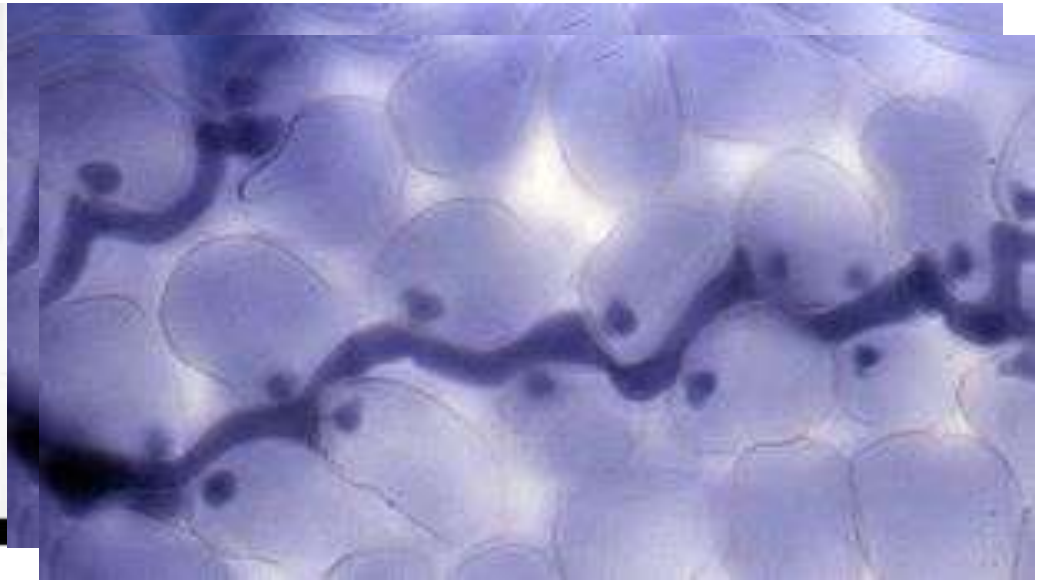
Паразит находится в межклетном пространстве

Гифы эндофитного гриба в межклетниках





2. Гаусториальное питание



Формирование гаусторий