**ТИПЫ И МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ**

**К ГРИБНЫМ БОЛЕЗНЯМ У ТАБАКА**

Виноградов В.А., канд. с.-х. наук, Ларькина Н.И., канд. биол. наук

ГНУ Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий Россельхозакадемии, г. Краснодар

Главной целью селекции на устойчивость является создание сортов, меньше подверженных болезни и сохраняющих длительную устойчивость к комплексу патогенов (4-8 возбудителям болезней). Устойчивость к грибным болезням может включать несколько форм устойчивости: уход от болезни или последствий болезни, устойчивость к возбудителю (препятствие обоснованию и внедрению) на растении-хозяине, замедление скорости роста или распространения патогена), выносливость (толерантность), врожденные и реактивные механизмы устойчивости (физические или физиологические) [1].

Агрессивные грибные болезни табака вынуждали исследователей проводить эксперименты по выяснению механизмов устойчивости. Одной из таких болезней является пероноспороз табака - Peronospora tabacina Adam. Устойчивость N. tabacum к пероноспорозу передана от N. debneyi. Шеферд и Мандрик (Shepherd and Mandryk) сообщили, что не обнаружено на листьях N. debneyi ингибиторов, тормозящих прорастание спор патогена, хотя у N. tabacum и несколько других видов Nicotiana отмечено их присутствие. Но выявлено, что ткань листа N. debneyi реагировала реакцией сверхчувствительности при попадании на них конидий гриба. Байлов и сотрудники (Bailov et al.) обнаружили, что активность пероксидазы и полифенолоксидазы у сортов с устойчивостью от N.debneyi выше, чем у восприимчивых сортов. Вольф (Wolf, 1939), Клейтон и Гейнос (Cleyton, Gaines, 1953) сообщили, что наблюдался эффект индуцированной устойчивости к пероноспорозу у растений, переболевших ложной мучнистой росой [2]. Этот эффект индуцированной устойчивости отмечали и в Австралии, где растения, из-за поражения пероноспорозом в фазе рассады и имевшие системное стеблевое поражение, показывали устойчивость листьев против болезни в условиях поля. Этот эффект был отмечен в 1975 г. на опытном участке ВНИИТТИ на посадках суперэлиты Иммунного 580. Из-за системного поражения, возникшего от заболевшей рассады, 80 % растений полегло, но на листьях пероноспороз не появился (Виноградов, 1976). Мандрик и сотрудники предположили, что приобретенная устойчивость листьев связана, возможно, с образованием антитоксина в растении, как противодействие токсину, вырабатываемому мицелием гриба, находящемся в стебле.

Шеферд и Мандрик выявили, что на листьях N. debneyi происходит больший процент прорастания конидий P. tabacina, чем на листьях N. tabacum. Они предположили, что пониженный процент прорастания конидий на листьях N. tabacum связан с наличием определенного количества рибофлавина и присутствием водорастворимых ингибиторов. Концентрация ингибиторов на верхних листьях больше, чем на нижних. Данные авторы считают, что устойчивость от N. debneyi не полностью связана с ингибиторами, тормозящими прорастание конидий на поверхности листа.

Также как и против вирусной инфекции, в частности ВТМ, у устойчивых сортов табака проявляется реакция сверхчувствительности при определенных внешних условиях (Shepherd, Baas-Becking, 1971). Реакция сверхчувствительности при эксперименте на листовых дисках наступала быстро при 18 часовом освещении. Шеферд и сотрудники в 1971 г. предположили, что гриб выделяет токсины, на которые реагирует ткань хозяина. Интенсивность реакции сверхчувствительности, возможно, зависит от активности образования в растении тирозиноксидазы [2].

Круикшанк и др. (Cruickshank et al., 1961) продемонстрировали, что P. tabacina как и другие грибы стимулирует образование фитоалексина (пизатин) в гороховом стручке через 40 часов при помещении в него суспензии конидий при 200 С. Пизатин является изофлавином (С17Н13О6) - это хромонокумариновое соединение, которое обладает антигрибным действием против многих грибов из всех классов. Фитоалексины возникают в самом начале заражения растения грибной инфекцией и являются одним из факторов в цепи взаимодействия патоген - хозяин (Кuс, 1972). Опыты на растениях, находящихся в фазе семядолей, показали, что растворы MgNO3 повышают устойчивость рассады против пероноспороза.

Ограничению развития P. tabacina на растениях в поле способствуют следующие компоненты полигенной устойчивости: возрастная устойчивость, проявление высокой устойчивости по ярусам определенных листьев и на разных местах самого листа; толерантность; индуцированная устойчивость; устойчивость, вызываемая генами-модификаторами; физиологические особенности сортов; стеблевая устойчивость [3].

Другой болезнью, которой передана устойчивость от N.debneyi, является черная корневая гниль (ЧКГ). Первым промышленным сортом табака, обладающим устойчивостью к ЧКГ от N. debneyi, был Берлей 49, созданный в 1965 г. (Hoffbeck et al.), Клейтон и Терновский развили это направление.

Устойчивость контролируется парой генов в совокупности с полигенами. В фазе проростков устойчивые сорта могли быть восприимчивы. Устойчивость увеличивалась по мере взросления растений. Бавольски и др. (Bawolski et al., 1960) сообщали об увеличении устойчивости к ЧКГ у гибридов F1 при скрещивании с устойчивыми сортами.

Конант (Сonant) обнаружил, что у восприимчивых сортов корни имеют слабое деление клеток перицикла, не успевающих быстро закрыть повреждённые покровные ткани корня в месте ответвления корней. Опробковение ткани у устойчивых сортов происходит при температуре 20-300 C, тогда как у восприимчивых сортов этот процесс происходит при более высоких температурах.

Однако другие исследователи пришли к выводу, что основными факторами устойчивости к ЧКГ являются вещества, образующиеся в результате биохимических процессов. Фитоалексины играют важную роль в биохимическом механизме устойчивости (Steinberg, 1952; Kuc, 1972). Гарпаз и др. (Harpaz et al., 1969) обнаружили, что N. glutinosa, пораженная T. basicola, образует термостойкий ингибитор против ВТМ, который схож с ингибитором, содержащимся в мицелии этого гриба.

Пиерре (Pierre) сообщал, что устойчивость у бобовых к ЧКГ формируется на основе образования 2-х фитоалексинов, которые блокируют рост мицелия T.basicola. Одно соединение было схоже с фазеолином, а другое, вероятно, было фенольное. Было выявлено, что фитотоксины T. basicola представлены следующими соединениями: бензойные, фенилацетатные, 3-phenol propionic (hydro-cinnamic) и 4-phenylbutyric acids. Видимо, эти соединения изменяют 2 типа механизмов устойчивости: а) устраняют механизмы биохимических процессов, препятствующих выделению веществ, стимулирующих прорастание хламидоспор; б) препятствуют образованию реакции сверхчувствительности. Несомненно, что дополнительные факторы (свет, температура и т.д.) изменяют метаболизм растения, способствуют образованию токсинов, благоприятствуют поражению корней ЧКГ. Быстрый темп роста рассады является типом устойчивости к ЧКГ.

Гриб Rhizoctonia solani Kiihn поражает корни и основания стеблей табака, картофеля, томатов и многих других культур. Согласно Додману и Флентье (Dodman, Flentie) имеется два типа устойчивости (Pormeter, 1970).

По-первому - это отсутствие на проростках растений веществ, препятствующих образованию апрессориев на ростковых трубках гриба, а также проникновению первичных гиф в ткани растения-хозяина.

Второй тип устойчивости заключается в ответной реакции растения при заражении, которая инактивирует токсины гриба и тем самым ограничивает развитие мицелия. Такая устойчивость связана с сильным увеличением окислительно-восстановительных процессов в растительном организме.

Батеман (Bateman, 1970) показал, что устойчивость гипокотилей бобовых прямо связана с наличием кальция в них, содержание которого увеличивается с возрастом проростка и обратно пропорционально содержанию метоксала в пектиновых соединениях. Таким образом, роль кальция и возможно других микроэлементов заключается в образовании нерастворимых соединений в стенках клеток, не поддающихся гидролизу ферментов Rh.solani.

Бобовые растения на заражение Rh.solani образуют фитоалексины (Bateman et al., 1970). Хлопковые и бобовые проростки, обработанные гиббереллином были более восприимчивы к ризоктониозу.

Настоящая мучнистая роса (Erysiphe cichoracearum D.C. var. nicotianae jocs) широко распространена в местах орошаемого земледелия и в местах с резким перепадом дневных и ночных температур. Табачные типы различаются по своей полевой устойчивости к этому заболеванию. Среди сортов табака аналитической селекции имеются сорта с высокой полевой устойчивостью: японский сорт Изуми, китайский Куо-фан. Ван (Wan H., 1962) определил, что устойчивость контролируется двумя рецессивными генами. Позже было установлено, что эти гены сцеплены с двойными генами, контролирующими ЦМС (Van H., 1967).

Устойчивость к настоящей мучнистой росе передана N. tabacum от N. glutinosa (Терновский, 1935, 1941). Наибольшее значение п ри исследованиях Терновского имели гибриды табака с N.glutinosa. От скрещивания с N.glutinosa были получены амфидиплоиды (N.digluta и др.), которые после многократных возвратных насыщений табаком дали сорта, иммунные к мучнистой росе. Иммунитет к мучнистой росе доминирует (моногенный), начиная с фазы проростков. Были получены комплексно иммунные сорта табака: Дюбек 566, Дюбек 2898, Американ 287, Таласский 3036, Трапезонд 3072, Иммунный 580, Талгарский 25 и др. Kоле (Cole, 1964), также использовал N.digluta как источник устойчивости и после 7-ми кратного скрещивания Йеллоу Маммот (Yellow Mammoth) получил линии с высокой устойчивостью. При заражении грибом они показывали реакцию сверхчувствительности. Его данные выявили, что устойчивость доминировала и вероятно контролировалась одним локусом.

Терновским, Шинкаревым и Кузнецовой изучалось развитие мучнистой росы в тканях различных по устойчивости сортов табака и было установлено, что через 5 суток после заражения на устойчивом сорте Дюбек 566 наблюдалась гибель мицелия гриба [4]. На устойчивом сорте отмечено, что растение - хозяин выделяет вещества, подавляющие прорастание конидий на листьях. Также установлено, что внедрение гриба в эпидермальные клетки листа табака может происходить в любом месте с образованием последовательно апрессориев и гаусториев гриба. С помощью инфекционного выроста осуществляется проникновение гриба в эпидермальные слои клеток. На устойчивом сорте табака подавляющее большинство инфекционных выростов оказалось недоразвитым, внедрение их в ткань листа не происходило. Возможно, что в данном случае основным препятствием служила плотность и толщина кутикулы и эпидермиса. Отмечено, что на устойчивом сорте гриб образовывал меньшее количество гаусторий, чем на восприимчивом.

Таким образом, у табака к грибным болезням имеются все основные типы устойчивости: сверхчувствительность, уход от болезни, выносливость (толерантность), образование ингибиторных веществ, тормозящих прорастание спор, индуцированная устойчивость и образование фитоалексинов.

**Литература**

1. Виноградов, В.А. Грибные болезни табака различных зон мирового табаководства /В.А. Виноградов, С.А. Науменко, Н.И. Ларькина// Сб. науч. трудов института.- Краснодар, 2012.- Вып. 180.- С. 275-287.

2. Lucas G.B. Diseases of Tobacco//Third Edition, Releigh. - Carolina,1975.

3. Виноградов, В.А. Типы и генетические источники устойчивости к пероноспорозу у табака /В.А. Виноградов, М.Ф. Терновский, Ю.Ф. Сарычев //Генетика. - 1976.-Т.XII.- №1.- С. 24-32.

4. Терновский, М.Ф. Развитие мучнистой росы в тканях различных по устойчивости сортов табака / М.Ф. Терновский, В.П. Шинкарёв, Д.В. Кузнецова// Микология и фитопаталогия. - 1973. - Т.7.- С. 333-336.