

ФОРМИРОВАНИЕ И РЕАЛИЗАЦИЯ АДАПТАЦИОННЫХ МЕХАНИЗМОВ РАСТЕНИЙ ПРИ ВИРУСНОМ ПАТОГЕНЕЗЕ

Лега С.Н., Тихонова И.Н.

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Северо-Кавказский федеральный университет», Институт сервиса, туризма и дизайна – филиал СКФУ в г. Пятигорске, Пятигорск, e-mail: stasjairustix@mail.ru

В статье поднимается вопрос, касающийся механизма формирования устойчивости растений к биологическому фактору. Авторы делают обзор различных форм ответных реакций растительного организма на разных уровнях его организации. Рассматриваются некоторые механизмы взаимоотношений между вирусами и растениями на клеточном уровне при системном и локальном вирусном поражении. Приводятся результаты собственных ультраструктурных исследований при вирусном патогенезе. Обсуждается проблема о возможности формирования специфического иммунитета при некоторых системах вирус-растение, кроме того, исследуются особенности специфического и неспецифического иммунитета. Затрагиваются проблемы изменения метаболизма зараженных вирусом растений: активации белок синтетического аппарата и одновременной активации лизосомальной системы. Обсуждаются некоторые аспекты биохимических механизмов устойчивости растений в связи с открытием PR-белков, которые также активно изучаются.

Ключевые слова: патогенез, вирусы, ультраструктура, ответные реакции, иммунитет, невротизация, системная устойчивость, локальная устойчивость, фитопатогены.

THE FORMATION AND IMPLEMENTATION OF ADAPTIVE MECHANISMS OF PLANT VIRAL PATHOGENESIS

Lega S.N., Tikhonova I.N.

The Federal State autonomous educational institution of higher professional education "North – Caucasian Federal University" (branch) in the city of Pyatigorsk, Pyatigorsk, e-mail: stasjairustix@mail.ru

In article the question of the resistance of plants to a biological factor concerning the mechanism of formation is brought up. Authors do the review of various forms of responses of a vegetable organism at the different levels of his organization. Some mechanisms of relationship between viruses and plants at the cellular level at system and local virus defeat are considered. Results of own ultrastructural researches at virus pathogenesis are given. The problem about a possibility of formation of specific immunity at some systems is discussed a virus plant, besides features of specific and nonspecific immunity are investigated. Issues of change of a metabolism of the plants infected with a virus are touched: activation of squirrels of the synthetic device and simultaneous activation of lizosomalny system. Some aspects of biochemical mechanisms of stability of plants in connection with discovery of PR proteins which are also actively studied are discussed.

Keywords: pathogenesis, viruses, ultrastructure, reaction, immunity, neuroticism, system stability, local stability, pathogens.

В настоящее время, в связи с изменением климата на планете, а также антропогенным загрязнением окружающей природной среды, происходит нарушение связей между элементами биосферы. Это обуславливает изменение адаптационных механизмов живых организмов к быстро меняющимся факторам окружающей среды, как биотическим, так и абиотическим. Результатом такого приспособления является изменение биоразнообразия природных экосистем, а, следовательно, и их структуры. Понимание процессов адаптации позволит выработать стратегию защиты окружающей природной среды к негативным антропогенным и природным факторам, что поможет повысить урожайность сельскохозяйственных культур путем стимуляции их естественной устойчивости, а также

регулировать процесс патогенеза.

Для решения этих проблем необходимо понимание механизмов реализации ответных иммунных реакций растений, направленных на уничтожение патогена и ограничение его передвижения по организму, что является актуальным и требует скорого решения.

Научная проблема и ее обоснование. Известно, что иммунитет растений контролируется небольшим количеством генов и является продуктом взаимодействия генов растения-хозяина и паразита.

Как утверждал еще Вавилов Н.И., основоположник учения об иммунитете растений, устойчивость к паразитам формировалась у этих живых организмов в процессе их совместной эволюции с вредителями. В результате появлялись как новые устойчивые сорта, так и новые расы патогенов. Более того, сформировались и разные механизмы устойчивости.

В настоящее время единой теории иммунитета растений не существует. Кроме того, система иммунитета, в том виде, в котором она имеется у животных, у растений не выявлена. Тем ни менее, как и у животных, у растений имеются схожие формы ответных реакций на неблагоприятные факторы внешней среды. Так у растений, так же как и у животных, иммунитет может быть врожденным и приобретенным, активным и пассивным и реализоваться при этом на разных уровнях организма: ультраструктурном, тканевом, организменном.

Врожденный иммунитет (конституциональный или конститутивный) обусловлен генотипом растения. Он передается от поколения к поколению. Механизмами его реализации являются тканевый, осмотический, ростовой, атрептический, физиологический уровни.

Приобретенный иммунитет (индуцированный) возникает в результате перенесенных растением инфекционных заболеваний. Он подразделяется на локальную и системную устойчивость. Они в свою очередь реализуются путем формирования индуцированных барьеров: некротического, гало- и тератогенетического, репарационного, ингибиторного и оксидативного.

Некротический барьер обусловлен формированием локальных некрозов на сверхчувствительных растениях, которые являются механическим препятствием на пути распространения вируса. Образование некрозов обусловлено разрушением ультраструктуры клеток.

Галогенетический и тератогенетический барьеры представляют собой новообразования, обусловленные разрастанием тканей в результате их поражения патогеном с формированием галлов или терат.

Репарационный барьер – это образование гомологичных органов у растений, которые морфологически и функционально могут замещать поврежденные или уничтоженные.

И врожденный и приобретенный иммунитет может быть как активным, так и пассивным.

Пассивный врожденный иммунитет обусловлен конструктивными особенностями растений, включающими в себя факторы:

- анатомо-морфологические, препятствующие контакту растения с патогеном (наличие кутикулы, опущенность листьев и стеблей, строение устьиц);
- химические – отсутствие в тканях растения питательных веществ, необходимых для жизнедеятельности паразита или наличие ингибиторов;
- физиолого-биохимические, представляющие собой специфические особенности обмена веществ растений.

Активный иммунитет проявляется при непосредственном контакте растения с патогеном. В результате чего синтезируются вещества, подавляющие репродукцию и распространение паразита. Активный иммунитет может проявляться в нескольких формах:

- реакцией сверхчувствительности (образование некрозов в месте проникновения патогена);
- синтезе фитоалексинов (антибиотических факторов);
- повышения активности окислительных ферментов (пероксидазы, полифенолоксидазы) и др.

Результатом реализации активного иммунитета может быть локализация патогена в тканях растения, замедление его распространения по организму хозяина, или его гибель.

Кроме того, различают иммунитет специфический и неспецифический, которые могут быть индуцированы в результате заражения растений патогеном или группой патогенов.

Специфический иммунитет отличается тем, что направлен только на определенного патогена, а неспецифический – на группу патогенов.

В настоящее время в основном говорят о неспецифическом иммунитете растений, так как формирование специфической устойчивости находится под вопросом.

Индуцированный (приобретенный) иммунитет может носить как системный, так и локальный характер.

Индуцированная (приобретенная как системная, так и локальная) устойчивость растений к фитопатогенам проявляется в снижении вероятности их повторного заражения этим же патогеном, что обусловлено формированием защитных ответных реакций, и в настоящее время активно изучающихся.

Механизм формирования системной приобретенной устойчивости выражается как в изменении морфологии целостного растения, так и в изменении ультраструктуры клеток его листьев.

Изменение морфологических характеристик растений, пораженных вирусами, может быть самым разнообразным, что зависит как от вида растения, так и от патогена. Это различные мозаики, крапчатости, вздутия, хлоротичность листьев, утолщение зараженных листьев, карликовость, скручивание или курчавость листьев, выросты, утолщение жилок, их побеление или посветление, мелколистность; появление «папортниковидных», «нитевидных» листьев, нарушение окраски цветков, их карликовость, уродливость и уменьшение размеров плодов, изменение текстуры плодов (пробковидная или деревянистая) и др.

На ультраструктурном уровне формирование приобретенной устойчивости выражается в морфологическом изменении клеточных органелл и в их количестве. Например, как показано у Полякова А.М. [2], в клетках системно зараженных ВТМ критических листьев табака во время появления на них первичных симптомов повышается метаболическая активность и одновременно стимулируются литические процессы. Первичные симптомы выражаются в виде посветления жилок. На повышение метаболической активности указывали крупные ядра с большими ядрышками, многочисленные рибосомы, развитая система мембран хлоропластов и др. На активацию литических процессов указывали: активация аппарата Гольджи, образование многочисленных мелких вакуолей, электроннопрозрачных участков в цитоплазме. Кроме того, в этот период развития инфекции в цитоплазме клеток инфицированных листьев появляются единичные вирусные частицы или небольшие их скопления. Кроме того, наблюдались слабоконтрастные вирусные частицы одновременно с частицами, имеющими высокую электронную плотность, что, по мнению автора, свидетельствует об их деструкции в результате повышения активности лизосомального компартмента.

Предполагается, что системная устойчивость формируется в результате синтеза в клетках растений белков, названных антивирусным фактором (АВФ), который представляет собой интероноподобный белок. АВФ, не имеющий видовой специфичности, и распространяется по растению снизу вверх.

Биохимические механизмы устойчивости растений в настоящее время связывают с открытием PR-белков, которые также активно изучаются. Известно, что они широко распространены среди покрытосеменных растений и обладают антимикробной активностью. Кроме того, было зафиксировано у Полякова А.М. [2], в системно инфицированных ВТМ листьях табака повышение активности ферментов: протеазы, РНКазы, кислой фосфатазы.

При формировании локальной устойчивости на листьях, зараженных вирусом растений, образуются локальные некрозы. Вокруг них на расстоянии 1–2 мм от края формируется локальная приобретенная устойчивость, которая впервые была описана в

работах Росса. В этой зоне при повторном ее инфицировании этим же вирусом некрозы не формируются, а за ее пределами они хоть и образуются, но имеют меньшие размеры. Отсюда был сделан вывод, что вокруг локальных некрозов на расстоянии до двух мм от их края формируется устойчивость, названная локальной приобретенной. Устойчивость в остальной части листа, которая выражается в формировании более мелких по размеру некрозов при повторном инокулировании тем же вирусом, названа системной – Лебешштейн.

За пределами локального некроза вирус не обнаруживается. Однако при ультрамикроскопических исследованиях у Лега С.Н. [2] зараженных ВТМ листьев дурмана (*D. Stramonium* L) на границе локальных ВТМ-индуцированных некрозов и принекрозных зон (на расстоянии 1–2-х клеток) фиксировались единичные вирусные частицы. Тем не менее дальнейшего распространения вируса по тканям листа не происходило. Таким образом, по всей вероятности, некротизированная ткань не является абсолютным препятствием к распространению вируса. Это, судя по всему, свидетельствует о формировании вокруг ВТМ-индуцированных локальных некрозов на листьях дурмана иммунной зоны, обусловленной формированием локальной приобретенной устойчивости. До сегодняшнего дня остается невыясненным механизм формирования такой устойчивости.

Возможно, причина этого обстоятельства связана с синтезом в клетках удаленных от края некроза на расстоянии от 1-го до 2-х см. каких-то еще не изученных соединений (сигнальных молекул), обуславливающих формирование защитных механизмов против инфекции. Наличие таких молекул, способных индуцировать устойчивость, было предположено еще Россом. Природа этих веществ в настоящее время активно изучается. Предполагается, что сигнальными молекулами для патогенной инфекции (бактериальной, грибковой, вирусной) служит салициловая кислота и, возможно, другие соединения: олигосахарины, абсцизовая кислота и др.

При формировании локальной приобретенной устойчивости происходящие физико-химические изменения в тканях растения проявляются наиболее ярко и выражаются в ультраструктурных изменениях, которые обусловлены, с одной стороны, в повышении метаболизма клеток, с другой, в существовании признаков развития литических процессов, обуславливающих как деструктивные изменения органоидов, так и вирионов патогенна. Как показали исследования у Лега С.Н. [2], наиболее значительные морфологические аномалии обнаружены в клетках, граничащих с некрозами, что выражалось в деструктивных изменениях тонопластов некротизации ядер, наличием аморфных гран хлоропластов, подвергшихся деструкции митохондриях, образовании повышенного количества мелких вакуолей и др.

Обусловленная вирусным поражением локальная приобретенная устойчивость, как показывают исследования некоторых авторов, может, вероятно, носить как специфический, так и неспецифический характер. Например, возможную специфичность локальной приобретенной устойчивости носят ВТМ-индуцированные принекротные зоны листьев дурмана. Об этом свидетельствует как совместное одновременное инокулирование растений вирусами ВТМ и ХВК, так и инокулирование ХВК через сутки после ВТМ. Результаты исследования у Реунов А.В., Лега С.Н.[4] показали, что в этих зонах частицы вируса табачной мозаики не обнаруживаются, однако наблюдается обильное размножение ХВК. Более того, частицы ХВК обнаруживались в количествах, превышающих их содержание в контрольных листьях инфицированных только ХВК. Вероятно, как предполагают авторы у Реунов А.В., Реунова Г.Д., Лапшина Л.А., Рейфман В.Г. [5], вокруг ВТМ – индуцированных локальных некротоз развивается приобретенная локальная специфическая устойчивость в отношении ВТМ, но не ХВК. Видимо, метаболические изменения, индуцируемые в принекротной зоне в листьях *D. Stramonium*, оказывают стимулирующее действие на размножение ХВК. Кроме того, ХВК обнаруживался в исследованиях этих авторов, и в самих ВТМ-индуцированных локальных некротозах наряду с частицами ВТМ. Отсюда, как можно предположить, иммунные реакции, формируемые на листьях дурмана в отношении ВТМ, не активны в отношении ХВК. Это, вероятно, может служить одним из доказательств в пользу возможности формирования приобретенной специфической устойчивости в растительном организме. Однако в работах других исследователей было обнаружено, что принекротные ВТМ-индуцированные зоны не специфичны в отношении вируса некротоза табака и к некоторым другим вирусам, но не к вирусу мозаики турнепса. В связи с этим, на наш взгляд, является интересным изучение вопроса вероятной возможности формирования приобретенной локальной специфической устойчивости по отношению к одним вирусам и неспецифичности по отношению к другим.

Выводы и перспективы. Таким образом, как показывают многочисленные исследования в области иммунитета растений к патогенам, ответные реакции этих живых систем, обуславливающие адаптационные механизмы, весьма многообразны, реализуются на разных уровнях организма и в настоящее время еще не в полной мере систематизированы. Кроме того, они в большой степени зависят от специфики взаимодействия между конкретным хозяином и конкретным патогеном, при этом стимулируются как процессы синтеза белка и других соединений, так и литические процессы, ведущие к деградации клеточных структур и самого вируса. Как показали исследования (Реунов А.В., Лапшина Л.А., Полякова А.М., Лега С.Н. Нагорская В.П., [6]), вирусиндуцированные изменения клеток существенно зависят от степени поражаемости растений.

Поражение растений вирусами приводит в конечном итоге к значительным изменениям их метаболизма, что существенно отражается на продуктивности сельскохозяйственных растений, и в результате – снижению качества пищевого сырья и продуктов питания. Кроме того, страдают и природные экосистемы.

Список литературы

1. Лега С.Н. Реакции растительных клеток при вирусном поражении и их роль в защите растений и патогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2002. – 22 с.
2. Полякова А.М. Ультраструктурный анализ инфицированных вирусами (ВТМ, ХВК, ВМС) растительных клеток и его использование при оценке поражаемости растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2000. – 23 с.
3. Реунов А.В. Вирусной патогенез и защитные механизмы растений. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – 175 с.
4. Реунов А.В., Лега С.Н. Электронно-микроскопическое исследование клеток мезофилла, устойчивых к ВТМ зон, окружающих локальные некрозы на листьях *DATURA STRAMONIUM L.* // Цитология и генетика. – 1984. – № 4. – С.249-255.
5. Реунов А.В., Реунова Г.Д., Лапшина Л.А., Рейфман В.Г. Некоторые особенности ультраструктуры паранхимных клеток разновозрастных листьев *DATURA STRAMONIUM L.* // Физиология растений. – 1980. – Т.27. – С.99-104.
6. Реунов А.В., Лапшина Л.А., Полякова А.М., Лега С.Н., Нагорская В.П. О гетерогенности ответных реакций клеток листа на вирусную инфекцию (электронномикроскопическое исследование) // Ультраструктура растений, Киев, 1988: Тез. докл. VI Всесоюзн. симп. – Киев, 1988. – С.224.