

М.П. ЛІСОВИЙ, академік НААН
Г.М. ЛІСОВА, кандидат біологічних наук
О.Г. АФАНАСЬЄВА, кандидат сільськогосподарських наук
І.А. БОЙКО, науковий співробітник
Л.М. ГОЛОСНА, кандидат сільськогосподарських наук
З.М. ДОВГАЛЬ, старший науковий співробітник
Інститут захисту рослин НААН

ІМУНІТЕТ РОСЛИН — ТЕОРІЯ ВТІЛЕНА У ПРАКТИКУ

Описано основні етапи формування фітоімунології як науки. Розглянуто сучасні основи імунітету рослин. Наведено результати досліджень виявлення джерел стійкості проти окремих збудників хвороб та групи патогенів, які вивчаються в лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин Інституту захисту рослин НААН. Виділено ряд зразків пшениці, які можна використовувати як джерела стійкості «дорослих рослин» і як зразки з ознакою ювенільної стійкості. Це надасть можливість провести якісну селекційну роботу із створення стійких сортів пшениці.

імунітет, патогени, групова стійкість, ювенільна стійкість, джерела стійкості

Імунітет до шкідливих організмів є однією з найважливіших біологічних властивостей рослин, що забезпечує збереження їх цілісності. В практичному сенсі імунітет є чинником запобігання зниженню втрат врожаю, збільшення якості і гарантій його стабільності навіть в таких випадках, коли створюються сприятливі умови середовища для розвитку шкідників і збудників хвороб.

Імунітет рослин є важливою фундаментально-прикладною науковою проблемою, тісно пов'язаною з практичними питаннями вітчизняного сільського господарства. Успішне рішення проблеми імунітету дає можливість створювати сорти сільськогосподарських рослин, стійкі проти збудників хвороб. У зв'язку з цим актуальним є всебічне вивчення основних аспектів імунітету рослин: його природи, взаємодії паразит — рослина — живитель, впливу на цю взаємодію навколишнього середовища та генетики і селекції стійких сортів.

Слово «імунітет» — від латинського — *immunitas* — означає звільнення від будь-чого. Під імунітетом розуміють несприятливість організму до дії збудників хвороб і продуктів їх життєдіяльності. Тобто

у загальному значенні це біологічна властивість рослинного організму проявляти стійкість проти захворювання. У буквальному значенні — найвища форма стійкості рослин проти шкідливих організмів (цілковита їх несприятливість) за наявності всіх необхідних умов для зараження.

Уявлення про імунітет рослин складались поступово і перші наброски в цьому напрямі мали вигляд опису, спостережень і зафіксовані в роботах Аристотеля (IV ст. до н.е.), його учня Теофраста (III ст. до н.е.) та Плінія — молодшого (I ст. н.е.) [10]. В них висувається ряд припущень можливості виникнення захворювання, переходу його з рослини на рослину, відмінностей стійкості у культурних та диких рослин. В цих роботах є багато помилок уявлень щодо причин появи захворювань, проте підкреслено різний ступінь ураження філогенетично далеких рослин, а також роль зовнішніх факторів середовища у виникненні та поширенні хвороби.

В період середньовіччя нових аспектів у розвитку уявлень про імунітет не зафіксовано. За думкою багатьох авторів [4, 10, 16] тиск інквізицій не давав можливості проводити і відтворювати наукові спостереження та їх результати. Поштовхом у значному прориві дослідження імунітету рослин в XVII—XVIII ст. стали роботи ботаніків-систематиків, які разом з квітковими рослинами вивчали і будову грибів, а з удосконаленням мікроскопу в 1665 р. Р. Гук дав опис «насінин» грибів — телейтоспор [9]. Надалі проводились описи спор і міцелію грибів, але помилково вважалась можливість їх самозародкування. Проте, на початку XVIII ст. експериментально було доведено можливість проростання грибів за допомогою спор. В середині XVIII ст. доведено можливість передачі хвороби з хворої рослини на здорову (досліди 1755 р. М. Тилле і в 1783 р. М. Тессье із сажкою пшениці) [10]. Надалі дослідниками проводився опис різних стадій грибів. Революцією в розумінні патогенної ролі грибів стали дослідження А. Де Барі «Про дослідження сажкових грибів» (1853 р.), дослідження хвороб картоплі (1861 р.) і фундаментальна праця «Морфологія і фізіологія грибів» (1866 р.), де він вперше дослідив динаміку розвитку грибів і довів інфікування рослини паразитарним грибом [10].

Ще одним з важливих етапів формування імунології рослин стала друга половина XIX ст. — роботи І.І. Мечникова. В своїх «Лекціях по сравнительной патологии» (1892 р.) він підкреслював, що у кожної живої істоти, рослини чи тварини, існують механізми захисту від хвороботворних організмів. Використовуючи метод порівняльної патології, він довів, що явище імунітету характерне для організмів, розташованих на різних шаблях розвитку, починаючи з простіших і закінчуючи організмами, які знаходяться на вищих етапах еволюції [17]. Саме І.І. Мечников вперше використав термін «імунітет» сто-

совно рослин. На початку ХХ ст. цей термін увійшов у фітопатологію для визначення несприйнятливості до хвороб, яку проявляє рослина, тоді як в дослідженнях кінця ХІХ ст. використовували терміни «стійкість» та «несприйнятливість» [10]. Саме вчення І.І. Мечникова про несприйнятливості організму до інфекційних хвороб піднесене на рівень загальнобіологічної теорії, за що автора називають засновником вчення про імунітет [8].

Величезна роль в розвитку нового етапу фітоімунології належить М.І. Вавилову, який заснував вивчення генетичної основи імунітету рослин. Свої перші роботи з імунітету рослин він проводив в Бюро мікробіології і фітопатології під керівництвом професора А.А. Ячевського. Вони торкалися вивчення грибів і хвороб рослин, зокрема — сажки злаків [5]. А.А. Ячевський був радянським біологом, засновником мікології та фітопатології та справи захисту рослин. Основні принципи імунітету рослин були викладені М.І. Вавиловим в праці «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» [1]. Він вважав, що стійкість проти паразитів утворилась в процесі еволюції рослин в центрах їх походження на фоні тривалого, протягом тисячоліть, природного зараження патогенами. Внаслідок чого рослини набувають генів стійкості проти збудників хвороб, а останні, внаслідок появи нових фізіологічних рас, набували властивостей уражувати стійкі форми рослин.

М.І. Вавилов систематизував усі відомі типи стійкості рослин на дві категорії, які назвав пасивним, або механічним і активним, або фізіологічним імунітетом. До пасивного імунітету він відніс: анатомо-морфологічні особливості рослин, що перешкоджають розвитку патогена; наявність хімічних речовин, що заважають ектофітному розвитку паразитичних організмів і вторгненню паразита в тканини рослин тощо; всі морфо-фізіологічні особливості рослин, які не є захисними реакціями на вторгнення паразита, тобто не виникають у відповідь на вторгнення паразитичного організму. Активний імунітет — це тип стійкості рослин, пов'язаний з активними фізіолого-біохімічними реакціями клітин і тканин що виникають у рослинному організмі у відповідь на вторгнення паразита. Такий поділ імунітету на типи існує і дотепер [8].

Праці М.І. Вавилова дали імпульс для розгортання робіт з селекції рослин на імунітет до збудників хвороб за допомогою добору та гібридизації. В різних країнах були створені сорти бавовнику, стійкі проти фузаріозного в'янення, цукрової тростини — проти мозаїки, капусти — проти пожовтіння і т.п. Багато досліджень того часу торкались закономірностей успадкування імунітету [25].

Водночас із дослідженнями М.І. Вавилова в Америці проходили вивчення стеблової іржі (*Puccinia graminis*), що дало змогу здійснити істотний прорив у розвитку фітоімунології. Е. Стекман і Ф. Пімайзел

встановили існування фізіологічних рас збудника стеблової іржі [29—31]. Це дало можливість зрозуміти основну причину втрати сортами стійкості проти хвороби, що зводила нанівець усі зусилля селекціонерів. Розвиток досліджень в цьому напрямі дозволив встановити наявність фізіологічних рас, штамів і патотипів у багатьох видів грибів, бактерій, квіткових паразитів. На сьогодні це є основною ланкою в обґрунтуванні селекції рослин на імунітет [8].

Розвитку вчення М.І. Вавилова сприяли роботи П.М. Жуковського з вивчення спеціалізації патогенів [25]. За їх результатами було створено теорію спорідненої еволюції живителя та паразита на їх спільній батьківщині. Згідно з нею в центрах походження культурних рослин відбувається їх споріднена еволюція, в процесі якої рослина-живитель утворює нові різновиди та форми, а паразит — нові раси та біотики. Підсумком такої еволюції є виживання і збереження в природі стійких проти хвороб форм рослин, незважаючи на появу нових, часто більш вірулентних та агресивних рас паразитів. Ця теорія набула всесвітнього визнання і є теоретичною базою для пошуків джерел стійкості хвороб серед рослинних ресурсів світу [8].

Розвитку теорії М.І. Вавилова також сприяли роботи Т.І. Федотової щодо спорідненості білків у рослини-живителя і його патогена [23]. Тобто білковий обмін відіграє велику роль в захисних реакціях рослинного організму.

Генетичним вираженням теорій М.І. Вавилова і П.М. Жуковського стала гіпотеза американського фітопатолога Х. Флора, за якою генетичні системи рослини-живителя і патогена взаємодіють між собою за принципом компліментарності, тобто кожному гену стійкості рослини відповідає специфічний ген, що контролює вірулентність патогена [8, 25, 27]. Взаємодія між парами таких комплементарних генів і визначає сприйнятливість або стійкість рослини проти певної раси. Такий характер взаємодії був підтверджений для багатьох систем «рослина — живитель — патоген», де останні є біотрофними паразитами [8].

Теорію фізіологічного імунітету рослин до інфекційних хвороб сформулював Т.Д. Страхов, в основу якої було покладено гіпотезу регресивних змін інфекційних структур (гіпоплазія, дегенерація і лізис міцелію) в тканинах рослин. Він підтвердив цю теорію для багатьох видів сажкових грибів зернових культур, бурої іржі та борошнистої роси пшениці з використанням добрив, мікроелементів, фітонцидів та різних фізичних і хімічних факторів, які здатні порушити фізіологічний обмін в рослинах і, тим самим, змінити у несприятливий бік умови існування паразита [8]. Ним було доведено, що в тканинах рослин, стійких проти хвороб, відбуваються регресивні зміни патогенних мікроорганізмів, пов'язані з дією ферментів рослин [25].

Б.П. Токін в своїх працях розкрив роль фітонцидів в імунітеті

рослин. Фітонциди — це, в основному, летючі, фізіологічно активні речовини, що виділяються рослинами і чинять токсичну дію на шкідливі організми [21, 22].

Заслугує на увагу і теорія імуногенезу М.С. Дуніна, яка відкрила основи вікової стійкості рослин. Згідно з нею, внаслідок еволюції взаємодії рослини-живителя і патогена склалась певна «приуроченість» багатьох хвороб рослин до їх віку [8, 25].

Особливим напрямом у фітоімунології є праці К. Мюллера [28] та згодом радянських вчених Л.В. Метлицького і О.Л. Озерецьковської [15], в яких вивчалась роль фізіологічно активних речовин, що синтезуються в рослині у відповідь на проникнення патогенів і мають на них згубний вплив. К. Мюллер сформував гіпотезу і назвав ці речовини фітоалексинами.

В межах цієї статті неможливо навести весь перелік праць, які мали значний вплив на становлення вчення про імунітет рослин, але на останок зазначимо ще кілька з них. Це теорія вертикальної і горизонтальної стійкості Я. Ван дер Планка [2, 3], яка допомагає селекціонерам зрозуміти причини нестабільної вертикальної стійкості, роль типів стійкості у розвитку епіфітотій та прояв доборів в популяціях патогенів. В працях Е.Е. Гешеле розроблено основи фітопатологічної оцінки в селекції рослин [25]. Радянські вчені Ю.Т. Дьяков [6], М.М. Левитин [11], М.П. Лісовий [12], І.Г. Одинцова [18] та інші зробили значний внесок в становлення фітоімунології із залученням генетичних методів досліджень.

Цей невеликий огляд робіт фітоімунологів показує, що сучасний напрям досліджень імунітету рослин ведеться з використанням основних досягнень біохімії, фізіології, молекулярної біології та генетики, що і забезпечує їх успіх.

Тож на сьогоднішній день сформувався цілий науковий напрям імунітету рослин, який базується на наступних положеннях:

1. Більшість рослин стійкі проти багатьох хвороб, і тільки деякі патогени можуть використовувати ресурси індивідуальних видів рослин, тобто вони спеціалізовані до своїх живителів. Захисна система може функціонувати незалежно від наявності патогенного агента, але їх еволюція йшла під тиском патогенів та фітофагів;
2. Стійкі проти конкретних патогенів генотипи рослин формуються в центрах їх походження;
3. Якщо центри походження паразита і живителя не збігаються, то стійкі генотипи формуються на їх спільній батьківщині;
4. Стійкість, що виникла в ході коеволюції, може втрачатися після потрапляння рослини в райони, де паразит відсутній;
5. У нових районах зазвичай уражуються види, таксономічно близькі первинним господарям паразита;

6. Для вивчення потенційного кола рослин-господарів важливо знати не тільки ступінь їх таксономічної спорідненості, але й ступінь спорідненості і відмінностей первинних факторів захисту;
7. Паразит має вузьку спеціалізацію щодо виду рослини, з якою мав спільну еволюцію, та широку спеціалізацію щодо видів, які еволюціонували незалежно від нього.

Систематизацію усіх відомих типів стійкості наведено в таблиці 1.

Нині у світовій практиці прийнято концепцію інтегрованого захисту рослин, що передбачає обмеження застосування пестицидів за рахунок використання агротехнічних, імунологічних і біологічних методів захисту.

Серед багатьох прийомів захисту рослин, створення стійких щодо хвороб і шкідників сортів є найрадикальнішим, економічно обґрунтованим та екологічно безпечним заходом.

Вирощування стійких проти шкідливих організмів сортів має низку переваг:

1. Категорії (типи) рослинного імунітету

Природний (природжений)		Набутий (штучний, індукований) викликаний в результаті вакцинації		Толерантність (tolerance — витривалість)
активний (фізіологічний)	пасивний (механічний)	інфекційний	неінфекційний	
<p><i>Розвивається в рослині після контакту з патогеном.</i></p> <p>Пов'язаний з активною реакцією клітин живителя, супроводжується фізіологічними і хімічними реакціями, новоутвореннями</p>	<p><i>Структурні та біохімічні бар'єри для проникнення патогена — анатомо-морфологічні ознаки (габітус, структура поверхні рослин, анатомічні особливості); — хімічний склад рослин (обмін речовин рослини, фітонциди, лектини, інгібітори ферментів)</i></p>	<p><i>Як результат одужання рослин після хвороби, наявність якого тривалий час була під сумнівом</i></p>	<p><i>Виникає під впливом імунізуючих засобів (застосування мінеральних добрив, мікроелементів, антибіотиків тощо)</i></p>	<p>Здатність певного сорту знижувати продуктивність і якість врожаю, незважаючи на досить високий рівень ураженості хворобою</p>

- поліпшується фітосанітарний стан агробіоценозів (зменшується запас зимуючих стадій шкідників та інфекції в рослинних рештках і ґрунті);
- підвищується ефективність всіх елементів інтегрованого захисту — організаційно-господарських, агротехнічних, біологічних, генетичних та ін. заходів з обмеження чисельності та поширення шкідливих організмів;
- пестициди не використовуються або застосовують в обмежених обсягах;
- знижується собівартість продукції і підвищується її рентабельність.

В Україні ставиться завдання довести валовий збір зерна до 80 млн т. Для цього потрібно значно підвищити урожайність основної зернової культури — пшениці озимої, на яку припадає майже 50% валового збору зерна. Одним з найперспективніших шляхів вирішення цього завдання є створення нових високоврожайних, стійких проти хвороб сортів і впровадження їх у виробництво.

Перед селекціонерами стоїть складне завдання — створити сорти, стійкі водночас проти кількох небезпечних хвороб цієї культури (борошнистої роси, септоріозу, бурої іржі, церкоспорельозу тощо). Для цього потрібні джерела та донори стійкості і комплексна оцінка селекційного матеріалу на інфекційних фонах.

Джерела — це виділені зі світової колекції дикорослі і культурні зразки, що мають високий рівень стійкості або інші корисні ознаки з невідомою генетичною природою.

Генотипи, визначені як джерела, можуть швидко втрачати цей статус. Це відбувається внаслідок зміни вірулентності патогенів (появи нових, більш вірулентних і агресивних рас, біотипів і штамів) і подолання ними генетичних систем захисту рослин.

Донорами стійкості вважаються генотипи, що характеризуються високими господарсько-біологічними властивостями у поєднанні зі стійкістю, яка:

- визначається високоефективними генами стійкості щодо домінуючих і потенційно небезпечних рас, біотипів, штамів патогена;
- не зчеплена з небажаними ознаками, що негативно впливають на господарсько-біологічні показники сорту чи гібриду;
- добре успадковується і контролюється у насадках.

Селекціонерам постійно потрібні нові джерела стійкості проти збудників хвороб, пошуки яких завжди є актуальним напрямом досліджень і потребують постійного скринінгу генофонду.

Нині в усьому світі інформація про джерела та донори стійкості проти тих чи інших збудників хвороб накопичується і систематизу-

ється у Центрах генетичних ресурсів рослин, де зберігаються колекції насіння зразків з відомими генами стійкості та визначеними донорськими властивостями. Банки генів стійкості проти фітопатогенів різних культур є цінним надбанням для селекціонерів, які працюють в галузі імунітету [12].

Одним із завдань лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин проти хвороб (Інститут захисту рослин НААН) є вивчення та пошук джерел стійкості проти збудників хвороб. В межах цього завдання проводиться співпраця з Національним центром генетичних ресурсів рослин України при Інституті ім. В.Я. Юр'єва НААН (НЦГРРУ) та Миронівським інститутом пшениці ім. В.М. Ремесла НААН (МІП).

Для більш ефективного і гарантованого виділення джерел стійкості в лабораторії імунітету розроблено і апробовано в МІП методику створення штучних інфекційних фонів [19].

Її застосування має кілька особливостей:

- ▶ дослідження та оцінку вихідного та селекційного матеріалу провадять за безпосереднього контакту з фітопатогенами на жорстких природних чи штучно створених інфекційних (провокаційних) фонах розвитку хвороб.
- ▶ для об'єктивної оцінки сортозразків достатнім є такий рівень фону, за якого ураженість сортів-еталонів сприйнятливості становить не менше 50%.
- ▶ умови, які є оптимальними для розвитку та поширення патогенів (сприятливі погодні умови і оптимальне інфекційне навантаження, а саме — наявність достатньої кількості початкового інфекційного матеріалу з різноманітним вірулентним складом).

Так, при співпраці з НЦГРРУ з колекції зразків пшениці постійно виділяється ряд джерел стійкості як проти окремих патогенів, так і проти групи збудників. Дані щорічно передаються в НЦГРРУ для створення ознакових баз даних і містять результати досліджень як на природному інфекційному фоні [14], так і на штучних інфекційних фонах (ШІФ) [24].

Для створення сортів з груповою стійкістю також виправдано застосування штучного комплексного інфекційного фону патогенів (ШКІФ). Його застосування потребує глибоких знань закономірностей взаємодії в системі рослина-живитель — патоген і взаємного впливу збудників. Тому актуальним є вивчення особливостей взаємодії збудників хвороб, виявлення змін імунологічних властивостей пшениці озимою за сумісної інфекції патогенами, визначення строків та способів зараження рослин.

Використання інфекційного матеріалу збудників різних хвороб на одному рослинному матеріалі дає змогу виявити зразки з ознаками групової стійкості [7].

На основі власних досліджень і попередніх робіт лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб ЇЗР створено технологію штучного комплексного інфекційного фону (ШКІФ) збудників бурої іржі, септоріозу листя, церкоспорельозної прикореневої гнилі на провокаційному фоні збудника борошністої роси на рослинах пшениці озимої.

Для створення ШКІФ співробітники лабораторії ЇЗР НААН щорічно формують штучну популяцію збудників бурої іржі, септоріозу та церкоспорельозної гнилі. Для цього проводиться цілий комплекс робіт:

- ✓ збір інфекційного матеріалу на посівах пшениці в різних регіонах України в зонах майбутнього районування сорту;
- ✓ вивчення та ідентифікація расового та штамового складу збудників хвороб;
- ✓ відбір найбільш агресивних та вірулентних рас та штамів патогенів;
- ✓ розмноження та напрацювання інфекційного матеріалу збудників у кількості, необхідній для створення ШКІФ.

Прикладом застосування технології ШКІФ є дослідження, які ведуться в лабораторії в останні роки. Протягом 2009—2015 рр. НЦГРРУ було надано 443 колекційних зразки пшениці озимої різного еколого-географічного походження для вивчення групової стійкості проти основних збудників хвороб. Надана колекція включала сортозразки з різних країн світу: Україна, Росія, США, Китай, Канада, Німеччина, Франція, Болгарія, Польща, Чехія, Румунія, Сербія, Данія, Казахстан, Молдова, Узбекистан, Іран, Грузія, Австрія, Туркменістан, Угорщина, Великобританія.

Протягом 2009—2011 рр. на дослідних ділянках лабораторії імунітету з використанням ШКІФ основних патогенів нами було проаналізовано 303 сортозразки. В результаті було виділено джерела стійкості проти збудників листових хвороб та церкоспорельозної прикореневої гнилі (табл. 2).

В колекції 2008/2009/2011 рр. (117 зразків) 49 зразків виявили стійкість проти борошністої роси, 24 — проти бурої іржі, 11 — церкоспорельозу та 6 — проти септоріозу листя.

Серед 80-ти зразків пшениці озимої колекції 2010/2011/2012 рр. — 80 зразків виявилися стійкими проти церкоспорельозу, 20 — проти бурої іржі, 12 — септоріозу листя та 14 — проти борошністої роси.

У колекції з 116-ти зразків пшениці озимої, досліджуваних в період 2009/2011 рр., виявлено 74 зразки стійких проти борошністої роси, 71 — проти бурої іржі, 45 — церкоспорельозу та 32 — проти септоріозу листя [26].

Більшу цінність для селекціонерів представляють зразки, які характеризуються груповою стійкістю проти двох-трьох збудників хвороб.

2. Характеристика колекційного матеріалу пшениці озимої за стійкістю проти хвороб із застосуванням ШКІФ

Роки досліджень колекцій	Всього зразків	Кількість і відсоток сортів стійких проти збудників хвороб							
		борошніста роса		септоріоз		бура іржа		церкоспорельоз	
		шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
2008/2009/2011	107	49	45,8	6	5,6	24	22,4	11	10,3
2010/2011/2012	80	14	17,5	12	15,0	20	25	30	37,5
2009/2011	116	74	63,8	32	27,6	71	61,2	45	38,8

За результатами досліджень колекцій пшениці озимої у 2008—2012 рр. виділено 11 джерел різного еколого-географічного походження, які характеризуються груповою стійкістю проти збудників бурої іржі, септоріозу, борошністої роси та церкоспорельозу. Серед них сорти Хмельничанка (Україна), Фіделіус (Росія), Webster (Канада), Bill (Данія), зразки Akratos, Dromos, Perfekt/WW 3449, Samurai представлені з Німеччини, зразок OR 9801757 (США), Isidora (Сербія) та зразок MV Kolo MV417-03 з Угорщини [26].

Ще 140 зразків пшениці озимої досліджують за ознакою стійкості проти основних збудників хвороб. Остаточні результати будуть у 2015 р.

Стійкість селекційного матеріалу пшениці озимої також оцінювали в колекційному розсаднику, попередньому та конкурсному сортовипробуваннях в МІП із застосуванням ШКІФ. У контрольному розсаднику здійснювали оцінку та добір стійких ліній, враховуючи морфологічну однорідність рослин. У попередньому та конкурсному, поряд з оцінкою на стійкість, продуктивність, вирівняність ділянки, враховували в повному обсязі якість зерна. За роки досліджень (2009—2012 рр.) проведено оцінку стійкості 676-ти ліній пшениці озимої. Відібрано зразки, що характеризуються стійкістю проти групи хвороб.

Крім того, стійкість проти збудників необхідно вивчати на різних стадіях онтогенезу рослин, тому що роль вікового фактора в стійкості достатньо велика. Такі дослідження проводяться в теплиці (рис. 1) та кліматичних камерах ІЗР НААН (рис. 2).

Під час аналізу селекційного матеріалу, одержаного з МІП (43 зразки) виявлено 3 джерела з ознакою ювенільної стійкості проти збудника бурої іржі, сім — проти збудника септоріозу. Щодо збудника борошністої роси стійких зразків не виявлено. Визначено ряд джерел з ознаками групової стійкості проти збудників бурої іржі та септоріозу різного ступеня ефективності. Ювенільну стійкість проти збудника церкоспорельозу проявили вісім зразків та 18 виявили по-

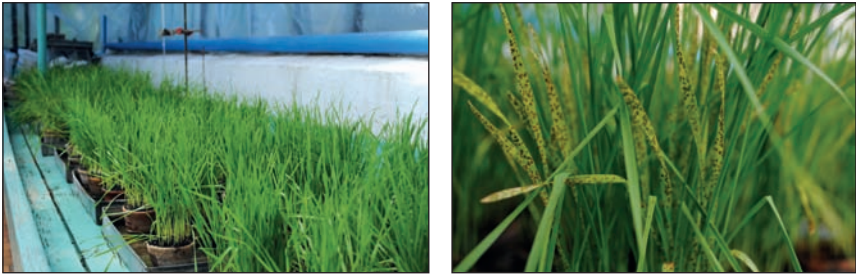


Рис. 1. Дослідження ювенільної стійкості зразків пшениці в теплиці ІЗР проти збудника бурої іржі

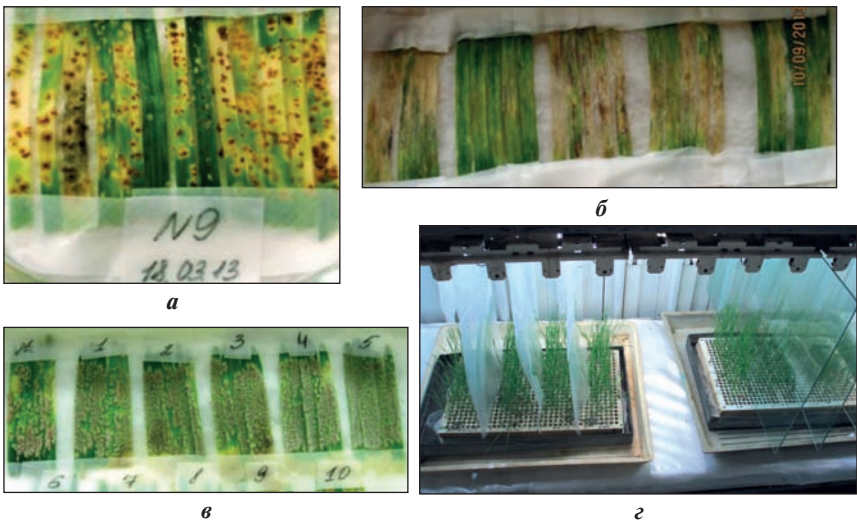


Рис. 2. Дослідження ювенільної стійкості зразків пшениці в кліматичних камерах ІЗР проти збудників бурої іржі (а), борошнистої роси (б), септоріозу (в) на розчині бензімідазолу та церкоспорельозу в касетах на субстраті (г)

мірну стійкість. Виявлені джерела будуть залучатись для подальшої селекційної роботи.

Застосування ШКІФ у всіх ланках селекційного процесу дає можливість щороку здійснювати імунологічну оцінку і добори на групову стійкість на фоні потенційно небезпечних і широко розповсюджених рас та штамів патогенів у зоні майбутнього вирощування сорту. Це скорочує тривалість селекційної роботи і суттєво зменшує її об'єм.

ВИСНОВКИ

Фітоімунологія, як наука, мала досить тривалий і не простий шлях формування. Формування її основ проходило в одному ритмі з розвитком наукових поглядів ботаніки, медичної імунології, цитології, мікробіології, генетики і селекції. Всі методи досліджень цих наук широко застосовуються в сучасних дослідженнях імунітету рослин, зокрема в лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин проти хвороб ІЗР. Дослідження стійкості дорослих рослин в умовах природного інфекційного фону і застосування методу ШКІФ дає можливість дослідити і виділити джерела стійкості як проти окремих збудників хвороб так і проти комплексу патогенів. Виділено ряд зразків, які можна використовувати як джерела групової стійкості «дорослих рослин», так і з ознаками ювенільної стійкості, що дає можливість провести якісну селекційну роботу із створення стійких сортів пшениці.

БІБЛЮГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. *Вавилов Н.И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям / Н.И. Вавилов // Изд-во Петровской с.-х. академии. — М., 1919. — Вып. 1—4. — С. 1—238.
2. *Ван дер Планк Я.* Болезни растений (эпифитотии и борьба с ними) / Я. Ван дер Планк. — М.: Колос. — 1966. — 359 с.
3. *Ван дер Планк Я.* Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений / Я. Ван дер Планк. — М. Мир, 1981. — 236 с.
4. *Горленко М.В.* Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням / М.В. Горленко. — М.: Высш. школа, 1963. — 303 с.
5. *Горленко М.В.* Н.И. Вавилов и некоторые проблемы фитопатологии: [к 80-летию со дня рождения, 1887—1943 гг.] / М.В. Горленко // Микология и фитопатология. — 1968. — Т.2 — Вып. 3. — С. 263—265.
6. *Дьяков Ю.Т.* Популяционная биология фитопатогенных грибов / Ю.Т. Дьяков — М.: Издат. дом «Муравей», 1998. — 384 с.
7. *Источники групповой устойчивости пшеницы озимой к основным возбудителям болезней* / Г.М. Лесовая, О.Г. Афанасьева, И.А. Бойко, З.Н. Довгаль // Сборник научных трудов «Защита растений» Республиканское научное дочернее унитарное предприятие «Институт защиты растений», агрогородок Прилуки, Минский р-н, Республика Беларусь. — 2013. — Вып. 37. — С. 135—146.
8. *Иммунитет рослин* / М.Д. Євтушенко, М.П. Лісовий, В.К. Пантелєєв, О.М. Слюсаренко ; за ред. акад. НААН М.П. Лісового. — К.: Колобiг, 2004. — 304 с.
9. *Купер Э.* Сравнительная иммунология / Э. Купер. — М.: Мир, 1980. — 422 с.
10. *Курсанова Т.А.* Развитие представлений о природе иммунитета растений / Т.А. Курсанова — М.: Наука, 1988. — 100 с.
11. *Левитин М.М.* Генетические основы изменчивости грибов / М.М. Левитин. — Л.: Агропромиздат, 1986. — 208 с.

12. *Лесовой М.П.* Банк генов устойчивости — основа плановой селекции на иммунитет / М.П. Лесовой // Вестник сельскохозяйственной науки. — 1981. — №9. — С. 27—32.

13. *Лесовой М.П.* Теоретические вопросы надзора за расами фитопатогенных грибов / М.П. Лесовой // Микология и фитопатология. — 1976. — Т.10. — Вып. 3. — С. 231—236.

14. *Лісова Г.М.* Характеристика стійкості сортів озимої пшениці щодо місцевих популяцій збудників бурої іржі, борошнистої роси та септоріозу / Г.М. Лісова, З.М. Довгаль // Захист і карантин рослин. — Міжвідомчий тематичний науковий збірник. — К., 2010. — Вип. 56. — С. 108—113.

15. *Метлицкий Л.В.* Биохимия иммунитета растений к инфекционным болезням / Л.В. Метлицкий, О.Л. Озерецковская // Биохимия иммунитета, покоя, старения растений. М.: Наука, 1984. — С. 9—40.

16. *Мечников И.И.* Лекции по сравнительной патологии / И.И. Мечников // Собрание соч. — М.: Медгиз, 1954. — Т.5. — С. 101—126.

17. *Мечников И.И.* Невосприимчивость к инфекционным болезням / И.И. Мечников // Собр. соч. — М.: Медгиз, 1954. — Т.8. — С. 36—44.

18. *Одинцова И.Г.* Дифференциация популяции бурой ржавчины пшеницы в СССР с помощью серии изогенных линий на основе сорта Thatcher / И.Г. Одинцова, В.В. Шопина, О.Г. Григорьева // Иммунитет с.-х. растений к болезням и вредителям. ВАСХНИЛ. — М.: Колос, 1975. — С. 280—285.

19. *Основи створення штучного інфекційного фону (ШКІФ) за селекції пшениці озимої на групову стійкість проти основних грибних збудників хвороб* / М.П. Лісовий, О.Г. Афанасьєва, Г.М. Лісова та ін. // Карантин і захист рослин. — 2013. — №12. — С. 1—4.

20. *Створення стійких сортів озимої пшениці з використанням комплексних інфекційних фонів патогенів у ланках селекційного процесу (Методичні рекомендації)* / За ред. академіка НААН М.П. Лісового та проф. В.В. Шелепова. — К.: Колобiг, 2005. — 21 с.

21. *Токин Б.П.* Бактерициды растительного происхождения (фитонциды) / Б.П. Токин. — М.: Медгиз, 1942. — 130 с.

22. *Токин Б.П.* Явление фитонцидов — экологическая и эволюционная проблема / Б.П. Токин // Биологические науки. — 1980. — №5. — С. 5—17.

23. *Федотова Т.И.* Значение отдельных белков семян в проявлении устойчивости растений к заболеваниям / Т.И. Федотова // Сб. тр. ВИЗРа. — 1948. — Вып. 1. — С. 62—71.

24. *Характеристика колекційного матеріалу пшениці озимої за стійкістю проти хвороб* / М.П. Лісовий, Г.М. Лісова, О.Г. Афанасьєва та ін. // Захист і карантин рослин. — 2013. — Вип. 59. — С. 176—184.

25. *Шапиро И.Д.* Иммунитет растений к вредителям и болезням /

И.Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, Э.И. Слепян. — Л.: Агропромиздат. Ленинградское отделение, 1986. — 192 с.

26. *Штучний комплексний інфекційний фон: основи його створення за селекції пшениці озимої на групову стійкість проти основних збудників хвороб / М.П. Лісовий, О.Г. Афанасьєва, Г.М. Лісова та ін. // Карантин і захист рослин. — 2013. — №12. — С. 1—4.*

27. *Flor H. Current status of the Gene-for-Gene concept //H. Flor // Annu. Rev. Phytopathol. — 1971. — V. 9. — P. 275—296.*

28. *Muller K.O. The phytoalexin concept and its methodological significance / K.O. Muller // Recept. adv. Bot. — 1959. — V.1. — P. 396—400.*

29. *Stakman E.C. Identification of physiologic races of Puccinia graminis var. tritici / E.C. Stakman, D.M. Stewart, W.Q. Loegering // Dept.Agric. Res. Sew. E. — 617 p.*

30. *Stakman E.C. A study in cereal rust: physiological races / E.C. Stakman // Minn.Agr. Exp. Sta. — 1914. — Bull. 138.*

31. *Stakman E.C. Biologic forms of Puccinia graminis on cereal and grasses / E.C. Stakman, F. Piemeisee // G.Agricultural Research. — 1917. — 10. — P. 429—495.*

Лесовой М.П., Лесовая Г.М., Афанасьєва О.Г., Бойко И.А., Голосна Л.Н., Довгаль З.Н. Иммунитет растений — теория воплощенная в практику

Проводятся основные этапы формирования фитоиммунологии как науки. Рассматриваются современные основы иммунитета растений. Представлены результаты исследований выделения источников устойчивости к отдельным возбудителям болезней и к группе патогенов, которые изучаются в лаборатории иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням Института защиты растений НААН Украины. Выделен ряд образцов пшеницы, которые можно использовать как источники устойчивости «взрослых растений», так и образцы с показателем ювенильной устойчивости. Это даст возможность провести качественно селекционную работу по созданию устойчивых сортов пшеницы.

Lysovyi M.P., Lisova G.M., Afanasieva O.G., Boiko I.A., Golosna L.N., Dovgal Z.M., Immunity of plants — the theory embodied in practice

The basic of formation phytoimmunology as sciences are made. The modern bases of immunity of pants are considered. It is introduced results of examinations of abjection of sources of resistance to separate pathogens of diseases and to a complex of pathogens which are made to laboratories of immunity of agricultural plants to diseases of Institute of plant protection NAAS of Ukraine. It is secreted a number of samples of wheat which can be used as resistance sources of «adult plants», and samples with an index of juvenile resistance. It will give the chance to spend quality selection operation on building of resistant cultivars of wheat.