

УДК 632.938.2:633/635

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИММУНОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ МЯТЛИКОВЫХ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ВЗАИМОСВЯЗИ С ВРЕДНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ В АГРОЭКОСИСТЕМАХ

Н.А. Вилкова, Л.И. Нефедова

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Насыщенность посевных площадей в РФ устойчивыми сортами (7–11%), имеющими Государственную регистрацию в реестре селекционных достижений явно недостаточно для достижения стабилизирующего эффекта в функционировании агроэкосистем. Пополнение знаний о структурной организации иммунологической системы растений, её функционировании в агроэкосистеме, и характере ответных реакций растения-хозяина на воздействие гетеротрофов предполагает изучение сложных биологических систем, придает исследованиям особую актуальность. Цель исследований – разработка методологических и методических подходов к обоснованию конструирования экологически устойчивых биологических сообществ, имеющих в основе формы растений с иммуногенетическими механизмами к воздействию вредных организмов. В результате многолетних исследований выявлены иммунологически значимые механизмы структурной организации иммунной системы злаков и созданы информационные базы данных. Компонентами системы служили экономически значимые виды вредителей злаков: щитники-черепашки (Scutelleridae), щитники (Pentatomidae), слепняки (Miridae), трипсы (Thripidae), злаковые тли (Homoptera, Aphidoidea), злаковые мухи (Chloropidae), пилильщики (Cephalidae), пяденица красногрудая (*Lema melanopus* L.), серая зерновая совка (*Aramea anceps* Schiff) и др. Ведущее значение во взаимодействии злаков с вредными организмами имеют механизмы морфологического, атрептического и ингибиторного барьеров, определяющих уровень и характер давления на популяции гетеротрофов. Это приводит к развитию у вредителей синдрома «неполного голодания», повышению энергозатрат на добычу пищи, сопровождается гетерохрониями и снижением плодовитости. Научно обоснованы и разработаны 3 типа концептуальных моделей: модель пшеницы с групповой устойчивостью к хлебным клопам; модель системы взаимосвязей злаков с основными вредителями; структурно-функциональная модель биологической системы «мятликовые – насекомые-фитофаги – ассоциированные фитопагоены». Использование этих моделей при совершенствовании селекционных программ будет способствовать повышению урожайности, стабилизации фитосанитарного состояния агробиоценозов.

Ключевые слова: иммунитет, механизмы иммунитета, злаки, насекомые-фитофаги, биологическая система, концептуальные сущности, атрибуты, связи.

Важнейшим элементом совершенствования земледелия является возделывание высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных культур, характеризующихся ценными пищевыми, технологическими и товарными качествами, а также устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессам, обладающих высокой средообразующей способностью, и определяющих деятельность вредных и полезных организмов в агробиоценозах [Шапиро, 1985; Жученко, 2004, 2010; Павлюшин и др., 2005, 2008, 2013].

Получение стабильных урожаев определяется способностью растений обеспечивать физиологический гомеостаз основных продукционных процессов с учетом энергетической «цены» защитно-компенсаторных реакций на воздействие биотических и абиотических факторов. Это обусловлено тем, что каждый сорт обладает специфической генетически закрепленной нормой реакции на действие различных биотических и абиотических стрессов [Жученко, 2004]. Автор отмечает, что экологическая устойчивость сортов на воздействие различного рода стрессов, в том числе на поврежденность вредными организмами, обеспечивается благодаря интегрированности морфологических, ростовых, физиолого-биохимических и других свойств растений и их сбалансированной реализации в генотипе. При этом А.А.Жученко [2004] указывает на то, что «...ни один признак нельзя изменить отдельно от остальной генетической системы, поскольку незначительный отбор действует на организм в целом».

Создание устойчивых к вредителям и болезням сортов растений в настоящее время стало не только важнейшей проблемой народнохозяйственного значения, но и крупной экологической и социальной задачей. Мировая и отечественная практика располагает широким арсеналом сортов

сельскохозяйственных культур устойчивых к тем или иным видам вредных организмов. В настоящее время среди сортов важнейших полевых культур, имеющих Государственную регистрацию в реестре селекционных достижений, насыщенность посевных площадей устойчивыми формами растений недостаточна и составляет около 7–11%. Из мирового опыта известно, что стабилизирующий эффект в функционировании агроэкосистем достигается при насыщении устойчивыми формами около 70–80% посевной площади сельскохозяйственной культуры. Таким образом, этот важнейший резерв повышения урожайности и экологической устойчивости агробиоценозов полностью не реализуется и не соответствует решению задач оптимизации их фитосанитарного состояния.

Решение проблемы создания генотипов растений, устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды, связано с недостаточностью знаний о структурной организации иммунологической системы растений, ее функционировании в агроэкосистемах, о механизмах иммунитета и их генетической детерминации, специфике взаимоотношений гетеротрофов между собой, об их влиянии на повреждаемое и поражаемое растение, характере ответных реакций растения-хозяина на воздействие комплексов гетеротрофов, что вызывает необходимость глубокого изучения сложных биологических систем и придает проводимым в этом направлении исследованиям особую актуальность и своевременность.

Основная цель исследований состояла в разработке научных, методологических и методических подходов к обоснованию «конструирования» экологически устойчивых биологических сообществ, основу которых должны составлять формы растений с иммуногенетическими механизмами

ми защиты к воздействию вредных биотрофов, отвечающие требованиям адаптивного растениеводства, экологической и санитарно-гигиенической безопасности.

Одним из методических подходов к созданию стресс-устойчивых сортов сельскохозяйственных культур служит построение концептуальных моделей «идиотипов» с признаками, отвечающими за оптимизацию взаимоотношений растений с вредными организмами. Разработка концептуальных моделей различного типа биологических систем проводилась на основе информационных банков данных механизмов, составляющих структуру иммуногенетической системы злаков, и ее функционировании в агроэкосистемах, созданных в результате многолетних исследований, проводимых в лаборатории энтомологии и иммунитета растений к вредителям (ВИЗР).

С эволюционных позиций иммунитет рассматривается в связи с историей возникновения и развития механизмов защиты структурной и функциональной целостности организмов, их органов и тканей, а также как результат сопряженной эволюции организмов в системе ценозов, выполняя при этом функции механизма регуляции межвидовых отношений в сообществах и обеспечивая тем самым оптимальное функционирование всей системы [Опарин, 1973; Хайлов, 1970; Камшилов, 1970, 1974; Тимофеев-Ресовский, Воронцов и др., 1977]. Арсенал защитных механизмов того или иного биологического вида, в том числе и растений, определяется его структурно-функциональной организацией и местом в эволюционной иерархии видов [Галактионов, 1975; Петров, 1976; Вилкова, 1980; Румянцев, 1984; Шапиро, 1985; Вилкова, Ивашенко, 2001; Вилкова и др., 2009; Павлюшин и др., 2013]. Согласно положениям общей иммунологии, иммунитет того или другого вида проявляется только в процессе взаимодействия между членами специфических экологических систем, выступая в форме взаимодействия фенотипов [Бернет, 1964; Бойд, 1969; Метлицкий, Озерецковская, 1973; Рубин, Арциховская и др., 1975].

Интенсивное развитие в последние годы теоретических разработок как в области общей иммунологии о становлении, эволюции и функциях иммунитета у разных групп организмов к стрессам различной природы, так и в области биоэкологии способствовало формированию представлений о структурной организации иммуногенетической системы растений и ее функционировании в ценозах.

Классификация, проведенная на основе системного анализа известных в настоящее время факторов иммунитета растений по происхождению, структурной организации и особенностям функционирования, позволила обосновать общую систему иммуногенетических барьеров растений, которая включает две взаимосвязанные системы – конституционный иммунитет и индуцированный иммунитет [Вилкова, 1980]. Было установлено, что основу иммуногенетической системы семенных растений составляет неспецифический конституционный иммунитет, сформировавшийся как универсальная система механизмов, защищающая любой организм от экстремальных экологических воздействий, в том числе и от повреждающего воздействия вредных организмов [Румянцев, 1984].

Имуногенетическую систему растений также отличает полифункциональность в связи с многообразием целевых функций иммуногенетических барьеров. Исходя из этого, с учетом специфики организации членистоногих и многообразия их связей с кормовыми растениями, исследования иммунологических свойств растений строились преимущественно

на анализе генотипически детерминированных признаков и свойств вегетативных и репродуктивных органов.

Проблема устойчивости растений к насекомым в значительной мере является экологической – биоценотической, поскольку основу взаимоотношений растений и насекомых составляют трофические связи. Установлено, что барьерные функции, ограничивающие использование биотрофами растений как источника питания и среды обитания, выполняют разнообразные ростовые, органообразовательные, морфо-анатомические, морфофизиологические и физиолого-биохимические свойства растений [Вилкова, 1980; Шапиро, 1985, 1988]. Изучение сложных взаимосвязей кормовых растений с фитофагами, в свою очередь, позволило обосновать методологию выявления генотипов, характеризующихся устойчивостью к группам и комплексам вредных организмов в целях совершенствования селекционных программ. Основой этой методологии является скрининг генетически жестко детерминированных морфологических, морфофизиологических и физиолого-биохимических механизмов иммуногенетической системы растений, обуславливающих устойчивость к вредным организмам на уровне фенотипа. На наш взгляд, такой подход будет наиболее полно отражать взаимосвязи полигенного контроля иммунологических механизмов с генетической детерминацией продуктивности растений.

Биологическая система «растение-производитель – насекомое-фитофаг» – сложная открытая система, взаимодействие партнеров в которой осуществляется по принципу прямых (вещественных и энергетических) и обратных (информационных) связей. Необходимо учитывать особый характер взаимодействий насекомых и растений, который определяется двояким значением растений: являясь компонентом агробиоценоза, они играют роль экзогенного фактора по отношению к фитофагам, использование растений насекомыми как источника пищи придает им значение эндогенного фактора [Вилкова, 1975, 1980; Шапиро, 1988; Шапиро, Вилкова, 1989]. Организмы, составляющие эту систему, расположены на разных ступенях эволюционной лестницы, то есть различаются по уровню организации и, следовательно, наделены разными возможностями (программами) для реализации взаимодействий. При этом система является результатом противоречивых, но взаимосвязанных процессов – приспособительной эволюции фитофага, приспособительной эволюции растения, становления и развития их иммуногенетических систем.

Экологическое своеобразие системы «растение-производитель – насекомое-фитофаг» в агробиоценозах определяется необходимостью периодического возобновления взаимосвязей между составляющими ее элементами. При взаимодействиях фитофагов с сельскохозяйственными культурами в результате их ротации происходит частая смена стадий. Изменения в сортовом составе различных сельскохозяйственных культур, периодически осуществляемые в целях повышения продуктивности посевов, оказывают существенное воздействие на абиотические условия в агробиоценозах и биотические связи растений с населяющими эти территории вредными и полезными видами [Вилкова, 1979; Шапиро, 1988].

Изучение функционирования иммуногенетической системы культурных растений при взаимодействии с биотрофами в агробиоценозах позволило сделать вывод о том, что направление селекционных преобразований сельскохозяй-

ственных культур сформировало специфику структурной организации иммунитета у внутривидовых форм (сортов, гибридов, линий), и тем самым определило характер воздействия ее механизмов на консументов в агробиоценозах.

Мятликовые (Poaceae) являются основой питания для большинства населения Земного шара, исключительна их роль в животноводстве, а также в разных отраслях промышленности. В ходе длительной стихийной, а затем целенаправленной селекции у мятликовых (злаков) сформировалась специфическая структурная и функциональная организация иммуногенетической системы. В этой системе в качестве главных механизмов устойчивости, ограничивающих жизнедеятельность биотрофов, наибольшее значение имеют свойства растений, которые определяются особенностями прохождения жизненного цикла, их архитектоники, морфофизиологических и физиолого-биохимических свойств [Вилкова и др., 2009; Вилкова, Нефедова, 2010; Павлюшин и др., 2013]. Механизмы физиологического и оксидативного барьеров иммуногенетической системы злаков, основанные на проявлении действия физиологически активных веществ, не имеют особого значения, поскольку многолетняя селекция на высокое качество зерна проводилась с учетом снижения уровня этих веществ в растениях.

В настоящее время концептуальное моделирование становится важным теоретическим и методологическим направлением при конструировании новых генотипов, в котором синтезируются разрозненные данные об устойчивости растений, накопленные на основе синтеза сведений, полученных разными исследователями, что и позволяет создавать соответствующие банки данных. Разработка концептуальных моделей, основанных на использовании иммуногенетических механизмов растений, является одним из действенных путей повышения эффективности селекционных работ по созданию сортов злаков с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам.

В рамках рассмотренной выше научной концепции о структурной и функциональной организации семенных растений и концепции групповой и комплексной устойчивости растений к вредным организмам нами была обоснована структура иммуногенетической системы злаков и описано ее функционирование в агроэкосистемах. Концептуальное моделирование этих процессов происходило последовательно: 1 этап – создание модели пшеницы с групповой устойчивостью к хлебным клопам и сопутствующим им фитопатогенам; 2 этап – создание модели системы взаимос-

вязей злаков с основными вредителями; 3 этап – создание структурно-функциональной модели биологической системы «мятликовые – насекомые-фитофаги – ассоциированные фитопатогены».

Процесс моделирования осуществлялся на основе проектирования разнообразия информационных баз данных, анализа совокупности механизмов иммуногенетической системы злаков и динамических связей ее элементов с биотрофами в онтогенетическом (эпигенетическом) направлении, предполагающем целенаправленное управление иммуногенезом в процессе роста и развития растений [Шапиро, 1985; Вилкова и др., 2004; Вилкова, Нефедова, 2010]. Основными принципами моделирования служили: блочный принцип управления [Гельфанд, Цетлин, 1961] и иерархичность структуры управления [Беклемишев, 1951; Ляпунов, 1970; Тимофеев-Ресовский, 1970]. Установлено, что с переходом к вышележащим уровням механизмы взаимодействия, свойственные нижележащим уровням, могут сохранять свое функциональное назначение, но ведущую роль приобретают новые типы взаимодействий, по отношению к которым первые находятся в подчиненном положении, что представляется важным моментом при конструировании предложенных нами концептуальных моделей. Соотношение между разными типами взаимодействий в биологических системах, существующих на разных уровнях организации, также следует принципам иерархичности систем.

На основе изучения особенностей структуры (механизмов) иммуногенетической системы злаков во взаимодействиях с хлебными клопами обоснована и разработана концептуальная модель пшеницы с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам [Вилкова и др., 2009; Вилкова, Нефедова, 2010]. За основу разработки были взяты принципы построения концептуальной модели, описанной В.Д. Федоровым и Т.Г. Гильмановым (1980).

Основу представленной концептуальной модели составляет локальная база данных, включающая генетически детерминированные качественные механизмы устойчивости пшеницы к вредной черепашке, другим видам хлебных клопов и ассоциированным фитопатогенам, определяющие оптимальное функционирование агроэкосистем.

Разработанная общая блок-схема концептуальной модели представлена 3 блоками: 1 – особенности специфики роста и развития растений; 2 – особенности архитектоники растения, его органов, тканей и клеточных структур; 3 – физиолого-биохимические особенности растений (табл. 1).

Таблица 1. Концептуальная модель сорта пшеницы устойчивого к вредной черепашке, другим видам хлебных клопов и сопутствующим фитопатогенам

Барьеры иммуногенетической системы	Механизмы и параметры иммунологических барьеров
	Особенности специфики роста и развития растений
Органогенетический	Ускоренное прохождение сопряженных с видами вредителей этапов органогенеза растений
	Особенности архитектоники растения, структуры его органов, тканей, клеток
Морфологический	Колос плотный, ости или остевидные образования грубые; Колосковые чешуи овальные или яйцевидные, опушенность чешуй бархатисто-шерстистого типа; Плотное прилегание колосковых и цветковых чешуй к зерновке; Плотная структура оболочек зерновки (37-42 мкм); Эндосперм с высоким (более 50%) содержанием крахмальных зерен с диаметром более 15 мкм
	Физиолого-биохимические особенности растений
Атрептический	Стереохимическое несоответствие гидролаз потребителя молекулярным структурам пищи Низкий уровень атакуемости биополимеров пищи гидролазами потребителя
Ингибиторный	Особенности компонентного состава и структуры ингибиторов гидролаз вредных организмов

В результате исследований установлено, что морфологическими, морфофизиологическими и физиолого-биохимическими механизмами устойчивости пшеницы к хлебным клопам служат: ускоренное прохождение сопряженных с вредителями этапов органогенеза растений, обеспечивающих согласованность в пространстве и времени морфофункциональных изменений насекомых и растений, такие как плотный колос, широкие яйцевидной формы колосковые и цветковые чешуи, бархатисто-шерстистый тип их опушенности; особенности стереохимического строения эргастических структур зерновки, в частности, крахмала; особенности структуры ингибиторов гидролаз вредных организмов [Вилкова, 1968, 1980; Михайлова, 1973; Бартошко, 1974; Шапиро, 1985; Вилкова и др., 2009; Вилкова, Нефедова, 2010; Капусткина, 2011; Конарев и др., 2011, 2013]. Описанные морфологические механизмы строения колоса и его структур затрудняют хлебным клопам, особенно хлебному клопику и клопам-слепнякам, нахождение места для прокола и питания и в то же время препятствуют проникновению и распространению в зерновке аэрогенной инфекции. Как показали исследования, одна из причин разной перевариваемости эргастических веществ зерновки, в частности, крахмала гидролазами клопов связана с особенностями структуры эндосперма зерновки злаков – «мозаики эндосперма», являющейся систематическим признаком, проявляющимся в разнице морфологии крахмальных зерен и особенностей строения крахмала: соотношения в нем амилозы и амилопектина [Экман, 1972; Шапиро, Нефедова, 1985]. Наиболее существенны различия между генотипами по содержанию в эндосперме зерновок крупных крахмальных зерен, поскольку при внекишечном пищеварении ферменты клопов и других биотрофов преимущественно переваривают мелкозернистый крахмал, и в меньшей степени крупнозернистый.

Особое значение придавалось изучению механизмов атрептического и тесно связанного с ним ингибиторного барьеров. Механизмы проявления действия этих барьеров обусловлены специфическими особенностями атакуемости пищеварительными ферментами биотрофов основных биополимеров растений – белков, углеводов, липидов. Ингибиторы экзогенных гидролаз при этом обладают элементами защитных систем растений и вовлечены, наряду с пищеварительными ферментами насекомых, в сопряженную эволюцию растений и вредных организмов [Ипатов, 1972; Экман, 1972; Вилкова, 1976, 1980; Вилкова, Иващенко, 2001; Конарев, 2000; Конарев и др., 2011, 2013]. Молекулярной структуре основных биополимеров растений принадлежит важная роль в удовлетворении пищевых потребностей не только для вредителей, обладающих внекишечным пищеварением, но и для других видов биотрофов, использующих для питания ткани как репродуктивных, так и вегетативных органов растений. При этом энергетические затраты гетеротрофов на переваривание пищи при недостаточном стереохимическом ее соответствии гидролазам и низкой атакуемости биополимеров резко возрастают. Возможность приспособления вредных организмов к использованию неоптимальных в стереохимическом отношении биополимеров растений крайне низка, поскольку конформация ферментных систем потребителей биохимическим структурам пищи, эволюционно закреплена как элемент охраны структурной и функциональной целостности организмов [Покровский, 1974].

Для построения концептуальной модели взаимосвязей

мятликовых с основными вредителями, наиболее полно отражающих особенности взаимодействий составляющих ее компонентов, использовали направленный сбор экспериментальной информации, полученной в результате анализа императивных (наиболее существенных) свойств растений, определяющих их трофические связи с вредителями в соответствующих агроэкосистемах. Основа модели представлена 4 блоками. Эти блоки включают: фазы развития растений, их морфофизиологическое (онтогенетическое) состояние, формирование и развитие органов и тканей растений, повреждаемых вредителями, и группы насекомых-фитофагов. Из числа насекомых компонентами системы служили наиболее экономически значимые виды вредителей злаков: щитники-черепашки (Scutelleridae), щитники (Pentatomidae), слепняки (Miridae), трипсы (Thripidae), злаковые тли (Homoptera, Aphidoidea), из видов внутривербельных вредителей – злаковые мухи (Chloropidae), пилильщики (Cephalidae), из видов листогрызущих – пьявица красногрудая (*Lema melanopus* L.), из грызунов – серая зерновая совка (*Apamea anceps* Schiff.) и др. виды (табл. 2).

Возрастные периоды растений были охарактеризованы по их способности к размножению [Уранов, 1965] с учетом прохождения этапов органогенеза [Куперман, 1977]. Выбор этих предикторов был обоснован четкой выраженностью онтогенетической периодичности и строгой приуроченности к использованию при питании лишь определенных органов и тканей растений, находящихся на тех или иных этапах их формирования. Как видно из таблицы, на первых этапах органогенеза четко прослеживаются взаимосвязи мятликовых, главным образом, с внутривербельными вредителями (злаковые мухи), использующими для питания меристему конуса нарастания побега. Листоед пьювица приурочена к питанию тканями базальной и средней части листовой пластинки в средней части яруса растений в период от кущения до колошения злаков. Наличие в соцветиях разных по степени формирования плодоземелетов способствует возможности использования их в пищу такими видами вредителей, как щитники-черепашки, черепашки, трипсы, злаковые тли, зерновая совка. С момента колошения злаков, их цветения и формирования зерновок возрастает численность поливольтинных видов черепашек, трипсов, клопов-слепняков. К моменту наступления полной спелости зерновок, эти виды мигрируют на другие кормовые растения. Вредная черепашка, имея одногодичную генерацию, связана с кормовыми растениями на протяжении всего их онтогенеза. Питание клопов сосредоточено главным образом в зоне локализации конуса нарастания, впоследствии эмбрионального, а затем сформировавшегося колоса и его структур до наступления полной спелости зерновок.

К сложным и еще мало исследованным аспектам фитобиоиммунологии следует отнести проблему биоценологических функций иммунологической системы растений в агробиоценозах и в связи с этим как стратегию конструирования генотипов растений с определенными свойствами, так и стратегию их использования в агроэкосистемах. Необходимость исследований биоценологических функций иммунитета растений диктуется, прежде всего, задачами рационального и эффективного использования иммунологических разработок в конкретных условиях агробиоценозов. Эти задачи приобрели особую актуальность в последнее время в связи с резким усилением антропогенных воздействий на экосистемы хозяйственной деятельности человека, приводящих к нарушениям структурно-функциональной организации

Таблица 2. Концептуальная модель взаимосвязей в биологической системе «мятликовые – насекомые-фитофаги»

Фазы развития растений	Онтогенетическое состояние растений		Органы и ткани растений	Насекомые-фитофаги
	способность к размножению	этапы органогенеза		
Всходы – кущение – начало выхода в трубку	Прегенеративное, не способное к размножению молодое	I – IV	Конус нарастания (меристема)	Вредная черепашка, шведские мухи, пшеничная муха, ростковая муха
			Стебель (меристема)	Злаковые мухи
			Лист (мезофилл)	Пьявица, злаковые тли
			Корни	Проволочники, ложнопроволочники
Выход в трубку – колошение	Генеративное, способное к размножению Раннее: формирование соцветия и цветка; спорогенез, гаметогенез	V – VIII	Соцветие, цветки (спорогенные ткани)	Настоящие щитники, щитники-черепашки, трипсы, зерновая совка
			Стебель(паренхима)	Пилильщики
			Лист(мезофилл)	Пьявица
Формирование зерновки – молочная спелость	Генеративное Зрелое: оплодотворение; образование зиготы; формирование зерновки	IX – X	Колосковые и цветковые чешуи (элементы проводящей системы). Формирующиеся зерновки (эндоспермальные ткани)	Настоящие щитники, щитники-черепашки, трипсы, клопы-слепняки, злаковые тли, зерновая совка
Восковая спелость. Полная спелость	Генеративное Позднее: субсенильное и сенильное состояние растений	XI – XII	Стебель (прикорневая стеблевая паренхима)	Пилильщики
			Зерновки(эндоспермальные и зародышевые ткани)	Вредная черепашка, остроплечий щитник, ягодный клоп, хлебный клопик, зерновая совка, хлебные жуки

биологических сообществ, в том числе и в агроэкосистемах [Павлюшин и др., 2013].

В основе предложенной концептуальной модели «мятликовые – насекомые-фитофаги – сопутствующие фитопатогены» заложены два блока, определяющие биоценообразующую роль растений в агроэкосистемах: первый блок представлен механизмами иммуногенетической системы мятликовых; второй блок характеризует проявление действия этих механизмов на биотический потенциал вредных организмов (рис. 1). Стержневыми элементами модели служат механизмы иммуногенетической системы злаков: скорость ростовых и органообразовательных процессов, особенности архитектоники органов и тканей, особенности морфофизиологических и физиолого-биохимических процессов, определяемые сложными кинетическими изменениями, происходящими в жизненном цикле растений в совокупности их взаимодействий с вредными организмами. Структурное и функциональное разнообразие в системе

«мятликовые – насекомые-фитофаги – ассоциированные фитопатогены» основывается на особенностях состояния элементов этой сложной системы, динамическом разнообразии трансбиотических связей между ними в определенный период времени. При этом специфика ответной реактивности фитофагов определяется представленностью в растениях тех или иных механизмов устойчивости и проявляется в развитии компенсаторно-приспособительных реакций и в формировании патологии, приводящей к стрессу или к их гибели. Эффект действия описанных выше механизмов иммуногенетической системы злаков на насекомых проявляется в понижении уровня обмена веществ, в том числе в пропорциональном снижении активности ферментов аэробного и анаэробного обменов, изменениях пищевого поведения, компенсаторно-приспособительных реакций, строения и функционирования пищеварительной системы, что приводит у потребителей к формированию синдрома «неполного голодания», вызывает повышение энергозатрат

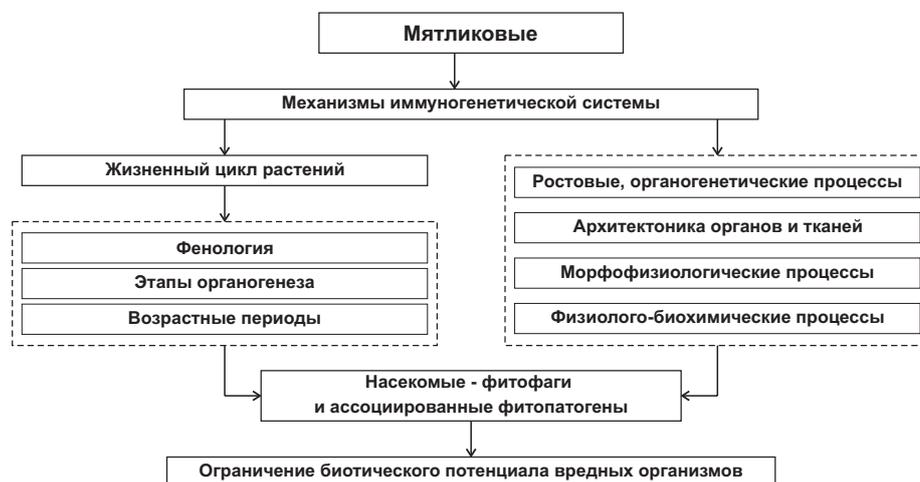


Рисунок 1. Концептуальная модель функционирования иммуногенетической системы злаков в агроэкосистемах

на пищедобывающую деятельность, сказывается на снижении КПД усвоения пищи и сопровождается гетерохрониями и снижением их плодовитости [Вилкова, 1980, 1998, 2000; Вилкова, Иващенко, 2001; Павлюшин, Вилкова и др. 2008,

2010, 2013]. Суммарный эффект биоценологического значения устойчивых форм растений характеризуется как один из важнейших факторов сдерживания численности вредных организмов, независимо от плотности их популяций.

Заключение

Таким образом, иммуногенетическая система мятликовых, ее структура и функции служат интегральным выражением различных свойств растений и многообразия их взаимодействий с биотрофами в агроэкосистемах. Совокупное воздействие на популяции вредных организмов указывает на ведущее значение в этих процессах представленности у растений рассмотренных выше механизмов морфологического, органогенетического, атрептического и ингибиторного барьеров иммуногенетической системы злаков, определяющих уровень и характер давления на популяции гетеротрофов. Установлено, что эти факторы, наряду с ограничением биотического потенциала вредных организмов, повышают эффективность защитных

мероприятий, но, как правило, в отличие от токсинов, не индуцируют адаптивное формообразование и появление микроэволюционных процессов в популяциях вредных организмов, сохраняя тем самым структуру ценоза (Павлюшин, Вилкова и др., 2008, 2010, 2013).

Предложенные концептуальные модели, разработанные на основе многолетних исследований, создания информационно-аналитических баз данных по структурной организации и функционированию иммуногенетической системы мятликовых в агроэкосистемах, направлены на совершенствование селекционных программ по созданию сортов с заданными иммунологическими свойствами.

Plant Protection News, 2015, 2(84), p. 13 – 20

STRUCTURAL-FUNCTIONAL ORGANIZATION OF POACEAE IMMUNOGENETIC SYSTEM AND ITS INFLUENCE ON INTERRELATIONS BETWEEN GRASSES AND PEST ORGANISMS IN AGROECOSYSTEMS

N.A. Vilkova, L.I. Nefedova

All-Russian Institute of Plant Protection, St Petersburg

The scientific concept of the structural and functional organization of immunogenetic system of seeded plants and the concept of group and complex resistance of plants to pest organisms were used to substantiate the structure of cereal immunogenetic system, and its functioning in agroecosystems was described. The conceptual models directed on improvement of selection programs for creation of grades with the set of immunological properties were developed on the basis of information analysis of mechanisms of cereal immunogenetic system and dynamic relations of its elements with biotrophs. As the system components, the most economically significant pests of cereals were selected from the families Scutelleridae, Pentatomidae, Miridae, Thripidae, Chloropidae, Cephidae, superfamily Aphidoidea, a beetle *Lema melanopus* L., a moth *Apamea anceps* Schiff.) etc. Mechanisms of morphological, atreptic and inhibitory barriers have the leading role in interaction of cereals and pest organisms, determining the pressure level and character upon heterotroph populations. As a result, pests form a syndrome of “incomplete starvation”, increase consumption energy for food search, develop heterochrony and decrease fertility. Three types of conceptual models are developed: model of wheat group resistance to grain bugs; model of interrelation system of cereals with main pests; structurally functional model of biological system “Poaceae – insect phytophages – associated phytopathogens”. The use of these models at improvement of selection programs will promote yield increase, stabilization of phytosanitary condition of agrobiocenoses.

Key words: immunity; immunity mechanism; cereals; insect phytophage; biological system; conceptual essence; attribute; communication.

Библиографический список (References)

- Бартошко Р.И. Особенности взаимоотношений вредной черепашки с растениями озимой пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1974. 23 с.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (синфизиологических) связей // Бюлл. Моск. общ-ва исп. природы. Отдел Биология, 1951. 56(2). С. 3–30.
- Бернет Ф.М. Целостность организма и иммунитет. М.: Мир, 1964. 182 с.
- Бойд У. Основы иммунологии. М.: Мир, 1969. 648 с.
- Вилкова Н.А. К физиологии питания вредной черепашки *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera, Scutellaridae). // Энтомологическое обозрение. 1968. 47(4). С. 701–710.
- Вилкова Н.А. Физиолого-биохимические основы иммунитета растений к вредителям. Л: Колос, 1975. С. 21–31.
- Вилкова Н.А. Физиологические основы теории устойчивости растений к вредителям: автореф. дисс. ... докт. с.-х. наук. Л.: 1980. 48 с.
- Вилкова Н.А. Иммунитет растений к вредным организмам и его биоценологическое значение в стабилизации агроэкосистем и повышении устойчивости растениеводства // Вестник защиты растений. 2000, 2. С. 3–15.
- Вилкова Н.А., Иващенко Л.С. Иммунитет растений к вредителям и его роль в биорегуляции агроэкосистем // Труды РЭО. 2001, 72. С. 129–144.
- Вилкова Н.А., Нефедова Л.И. Параметры механизмов иммунитета зерновых культур // Научно обоснованные параметры конструирования устойчивости к вредителям сортов сельскохозяйственных культур. СПб.: 2010. С. 14–32.
- Вилкова Н.А., Нефедова Л.И., Асякин Б.П., Конарев Ал.В., Верещагина А.Б., Иванова О.В., Раздубурдин В.А., Фасулати С.Р., Юсупов Т.М. Принципы и методы выявления источников групповой и комплексной устойчивости основных сельскохозяйственных культур к вредным организмам. СПб.: 2009. 88 с.
- Галактионов В.Г. Естественная история иммунитета // Природа. 1975, 12. С. 20–29.
- Гельфанд И.М., Цетлин М.Л. О континуальных моделях управляющих систем // Докл. АН СССР, 196. 137(2). С. 295–298.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агрофермы (теория и практика). М.: Агрорус, 2004. Т. 1. – 690 с; Т.2. – 466 с.
- Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Теория и практика. Краснодар: Просвещение Юг, 2010. 485 с.

- Ипатова Т.Н. Некоторые особенности липидного обмена в онтогенезе вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) при питании на разных сортах пшеницы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: 1972. 22 с.
- Камшилов М.М. Биотический круговорот. М.: Наука, 1970. 160 с.
- Камшилов М.М. Преобразование информации в ходе эволюции. М.: Знание, 1974. 64 с.
- Капусткина А.В. Проявление вредности вредной черепашки при повреждении семенного зерна пшеницы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб–Пушкин. 2011. 20 с.
- Конарев А.В. Ингибиторы протеина и устойчивость картофеля к колорадскому жуку // Генетика, инженерия и экология. М.: РАН, 2000. 1. С. 35–40.
- Конарев А.В., Конарев А.В., Нефедова Л.И., Губарева Н.К., Д.Сиври Озай. Анализ полиморфизма гидролизующих клейковину протеиназ в зерновках пшеницы, поврежденной вредной черепашкой *Eurygaster integriceps* Put. и родственными ей клопами // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2013. 5. С. 7–11.
- Куперман Ф.М. Морфобиология растений. М.: Высшая школа, 1977. 287 с.
- Ляпунов А.А. О рассмотрении биологии с позиции изучения живой природы как большой системы // Проблемы методологии системного исследования. М.: 1970. С. 184–226.
- Метлицкий Л.В., Озерецковская О.Л. Фитоиммунитет. М.: Наука, 1973. 169 с.
- Михайлова Н.А. Эколого-физиологическое обоснование вредности слепянок (*Trigonotylus ruficornis* Geoffr. и *Lygus rugulipennis* Poppius) на пшенице: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: 1973. 26 с.
- Опарин А.И. Этапы предбиологической эволюции / Проблемы возникновения и сущности жизни. М.: Наука, 1973. С. 156–176.
- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Фасулати С.Р., Нефедова Л.И. Фитосанитарные последствия антропогенной трансформации агроэкосистем // Вестник защиты растений. 2008. 3, С. 3–26.
- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефедова Л.И. Вредная черепашка: распространение, экологическая пластичность, вредность, методы контроля // Защита и карантин растений. 2010, 1. С. 53–84.
- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефедова Л.И., С.Р. Фасулати. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем. СПб.: НППЛ «Родные просторы», 2013. 184 с.
- Петров Р.В. Иммунология и иммуногенетика. М.: 1976. 336 с.
- Покровский А.А. Роль биохимии в развитии науки о питании. М.: Наука, 1974. 125 с.
- Румянцев С.Н. Микробы, эволюция, иммунитет. Л.: Наука, 1984. 170 с.
- Рубин Б.А., Арциховская Е.В., Аксенова В.А. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.: Высшая школа, 1975. 319 с.
- Тимофеев–Ресовский Н.В. Структурные уровни биологических систем. / Системные исследования. АН СССР, М.: Наука, 1970, с. 80–91.
- Тимофеев–Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 407 с.
- Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники, 1965. С. 251–254.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.
- Хайлов К.М. Системы и систематизация в биологии // Проблемы методологии системного исследования. М.: Наука, 1970. С. 127–145.
- Шапиро И.Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам. Л.: ЗИН АН СССР, 1985. 321 с.
- Шапиро И.Д. Экологические основы защиты растений от вредителей при возделывании сельскохозяйственных культур по интенсивной технологии на примере зерновых и зернобобовых культур. Л.: ЛСХИ, 1988. 73 с.
- Шапиро И.Д., Вилкова Н.А. Устойчивые к вредителям сорта сельскохозяйственных культур – важнейший фактор оздоровления фитосанитарной обстановки в агробиоценозах // Сельскохозяйственная биология, серия «Биология растений», 1989. N 3. С. 98–103.
- Шапиро И.Д., Нефедова Л.И. Строение эндосперма как критерий устойчивости пшеницы к вредной черепашке (*Eurygaster integriceps* Put.). // Устойчивость сельскохозяйственных растений к вредителям и проблемы защиты растений. Л.: 1985. С. 28–33.
- Экман Н.В. Некоторые особенности воздействия пищеварительных ферментов вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) на зерновку пшеницы: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: 1972. 24 с.
- Konarev A.V., Beaudoin F., Marsh J., Vilkova N.A., Nefedova L.I., Sivri D., Koxsel N., Shewry P.R., Lovegrove, Characterization of a Glutenin-Specific Serine Proteinase of Sunn bug *Eurygaster integriceps* Put. // Agricultural and food chemistry, F. (2011), 5(6). P. 2462–2470.

Translation of Russian References

- Bartoshko R.I. Features of relationship of Sunn pest with plants of winter wheat. PhD Abstract. Leningrad. 1974. 23 p.
- Beklemishev V.N. About classification the biocenological (sinphysiological) relations. Byull. Mosk. obshch-va isp. prirody. Otdel Biologiya, 1951. 56(2). P. 3–30.
- Bernet F.M. Organism integrity and immunity. Moscow: Mir, 1964. 182 p.
- Boid U. Fundamentals of immunology. Moscow: Mir, 1969. 648 p.
- Ekman N.V. Some features of influence of digestive enzymes of *Eurygaster integriceps* Put. on wheat grain. PhD Abstract. Leningrad. 1972. 24 p.
- Fedorov V.D., Gil'manov T.G. Ecology. Moscow: MGU, 1980. 464 p.
- Galaktionov V.G. Natural history of immunity. Priroda. 1975, 12. P. 20–29.
- Gelfand I.M., Tsetlin M.L. About continual models of the operating systems. Dokl. AN SSSR, 196. 137(2). P. 295–298.
- Ipatova T.N. Some features of lipidic exchange in ontogenesis of *Eurygaster integriceps* Put. at feeding on different grades of wheat. PhD Abstract. Leningrad 1972. 22 p.
- Kamshilov M.M. Biotic circulation. Moscow: Nauka, 1970. 160 p.
- Kamshilov M.M. Transformation of information during evolution. Moscow: Znanie, 1974. 64 p.
- Kapustkina A.V. Manifestation of harmfulness of Sunn pest at damaging wheat grains. PhD Abstract. St Petersburg–Pushkin. 2011. 20 p.
- Khailov K.M. Systems and systematization in biology. In: Problemy metodologii sistemnogo issledovaniya. Moscow: Nauka, 1970. P. 127–145.
- Konarev A.V. Inhibitors of protein and resistance of potatoes to the Colorado beetle. In: Genetika, inzheneriya i ekologiya. Moscow: RAN, 2000. 1. P. 35–40.
- Konarev A.V., Konarev A.V., Nefedova L.I., Gubareva N.K., D.Sivri Ozai. Analysis of polymorphism of proteinases hydrolyzing gluten in grains of wheat damaged by *Eurygaster integriceps* Put. and related bugs. Doklady Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk. 2013. 5. P. 7–11.
- Kuperman F.M. Morphophysiology of plants. Moscow: Vysshaya shkola, 1977. 287 p.
- Lyapunov A.A. About consideration of biology from a position of studying wildlife as big system. In: Problemy metodologii sistemnogo issledovaniya. Moscow: 1970. P. 184–226.
- Metlitskii L.V., Ozeretskovskaya O.L. Phytoimmunity. Moscow: Nauka, 1973. 169 p.
- Mikhailova N.A. Ecological and physiological grounds of harmfulness of *Trigonotylus ruficornis* Geoffr. and *Lygus rugulipennis* Poppius) on wheat. PhD Abstract. Leningrad 1973. 26 p.
- Oparin A.I. Stages of prebiological evolution. In: Problemy vozniknoveniya i sushchnosti zhizni. Moscow: Nauka, 1973. P. 156–176.
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R., Nefedova L.I. Phytosanitary consequences of anthropogenous transformation of agroecosystems. Vestnik zashchity rastenii. 2008. 3, P. 3–26.
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I. Sunn Pest: distribution, ecological plasticity, injuriousness, control methods. Zashchita i karantin rastenii. 2010, 1. P. 53–84.
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I., S.R.Fasulati. Phytosanitary destabilization of agroecosystems. St Petersburg: NPPL «Rodnye prostory», 2013. 184 p.
- Petrov R.V. Immunology and immunogenetics. Moscow: 1976. 336 p.
- Pokrovskii A.A. Role of biochemistry in development of science about food. Moscow: Nauka, 1974. 125 p.
- Rubin B.A., Artsikhovskaya E.V., Aksenova V.A. Biochemistry and physiology of plant immunity. Moscow: Vysshaya shkola, 1975. 319 p.
- Rumyantsev S.N. Microbes, evolution, immunity. Leningrad: Nauka, 1984. 170 p.
- Shapiro I.D. Ecological bases of plant protection against pests at intensive technology cultivation of crops on the example of grain and leguminous crops. Leningrad LSKhI, 1988. 73 p.
- Shapiro I.D. Immunity of field cultures to insects and mites. Leningrad ZIN AN SSSR, 1985. 321 p.
- Shapiro I.D., Nefedova L.I. Endosperm morphology as criterion of wheat resistance to *Eurygaster integriceps* Put. In: Ustoichivost' sel'skokhozyaistvennykh rastenii k vreditelyam i problemy zashchity rastenii. Leningrad. 1985. P. 28–33.
- Shapiro I.D., Vilkova N.A. Grades of crops resistant to pests – the most important factor of improvement of phytosanitary situation in

- agrobiocenoses. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya, seriya «Biologiya rastenii», 1989. N 3. P. 98–103.
- Timofeev–Resovskii N.V. Structural levels of biological systems. In: Sistemye issledovaniya. Moscow: AN SSSR, Nauka, 1970, p. 80–91.
- Timofeev–Resovskii N.V., Vorontsov N.N., Yablokov A.V. Short sketch of the theory of evolution. Moscow: Nauka, 1977. 407 p.
- Uranov A.A. Phytogenous field. In: Problemy sovremennoi botaniki, 1965. P. 251–254.
- Vilkova N.A. Physiological and biochemical bases of immunity of plants to pests. Leningrad: Kolos, 1975. P. 21–31.
- Vilkova N.A. Physiological bases of the theory of plant resistance to pests: DSc Abstract. Leningrad 1980. 48 p.
- Vilkova N.A. Plant immunity to pest organisms and its biocenological value in stabilization of agroecosystems and increase of plant growing stability. Vestnik zashchity rastenii. 2000, 2. P. 3–15.
- Vilkova N.A. To physiology of *Eurygaster integriceps* Put. feeding (Heteroptera, Scutellaridae). Entomologicheskoe obozrenie. 1968. 47(4). P. 701–710.
- Vilkova N.A., Ivashchenko L.S. Plant immunity to pests and his role in bioregulation of agroecosystems. Trudy REO. 2001, 72. P. 129–144.
- Vilkova N.A., Nefedova L.I. Parameters of immunity mechanisms of grain crops. In: Nauchno obosnovannye parametry konstruirovaniya ustoichivosti k vreditelyam sortov sel'skokhozyaistvennykh kul'tur. St Petersburg: 2010. P. 14–32.
- Vilkova N.A., Nefedova L.I., Asyakin B.P., Konarev A.I.V., Vereshchagina A.B., Ivanova O.V., Razdoburdin V.A., Fasulati S.R., Yusupov T.M. Principles and methods of identification of sources of group and complex resistance of the main crops to pest organisms. St Petersburg: 2009. 88 p.
- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultural plants and problem of the agrosphere (theory and practice). Moscow: Agrorus, 2004. V. 1. – 690 p.; V. 2. – 466 p.
- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultural plants as independent scientific discipline. Theory and practice. Krasnodar: Prosveshchenie Yug, 2010. 485 p.

Сведения об авторах

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург-Пушкин, Российская Федерация
 Вилкова Нина Александровна. Главный научный сотрудник, доктор сельскохозяйственных наук, e-mail: na-vilkova@yandex.ru
 *Нефедова Людмила Ивановна. Ведущий научный сотрудник, кандидат сельскохозяйственных наук, e-mail: Li-nefedova@yandex.ru

* Ответственный за переписку

Information about the authors

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608, St Petersburg-Pushkin, Russian Federation
 Vilkova Nina Aleksandrovna. Principal Researcher, DSc in Biology, e-mail: na-vilkova@yandex.ru
 *Nefedova Ludmila Ivanovna. Leading Researcher, PhD in Agriculture, e-mail: Li-nefedova@yandex.ru

* Responsible for correspondence