

Восприимчивые ответы растений как фундаментальная основа развития растительно-микробных патосистем

Горшков В.Ю.***, Губаев Р.Ф.*, Даминова А.Г.*, Петрова О.Е.*, Гоголева Н.Е.***, Гоголев Ю.В.***

*Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН, ул. Лобачевского 2/31, Казань, Россия;

**Казанский федеральный университет, ул. Кремлевская 18, Казань, Россия

gvv84@mail.ru

Вопросы становления растительно-микробных патосистем традиционно рассматривают с двух основных позиций: продукции факторов вирулентности микроорганизмами и мобилизации иммунных ответов растениями. Защитные ответы растений, согласно теории Флора «ген на ген», могут быть следствием распознавания продукта *avr*-гена микроорганизма продуктом растительного R-гена, что приводит к индукции реакции сверхчувствительности и элиминации патогена; при таком взаимодействии макро- и микроорганизмы рассматриваются как генетически несовместимые. Когда такого распознавания не происходит, развивается инфекция; в таком случае патоген и хозяин считаются генетически совместимыми. Теория Флора прекрасно иллюстрирует качественные аспекты устойчивости, но при этом не объясняет причин неоднородности проявления заболевания. В случаях, когда продукты *avr*- и R-генов не взаимодействуют, уровень устойчивости растений к патогену может варьировать от полного ее отсутствия до 100%. При этом дифференциальный характер инфекционного процесса является следствием двух основных причин. Первая причина – это количественная устойчивость, которая элиминируется консервативными метаболитами патогена и может в той или иной степени сдерживать развитие микроорганизма *in planta*. Многие физиологические параметры количественной устойчивости охарактеризованы и концептуализированы. Вторая причина разнородного течения инфекционного процесса связана с реакциями растений, которые называют восприимчивыми ответами. Несмотря на то, что примеров восприимчивых ответов описано достаточно много, фундаментальных обобщений по этому вопросу сделано не было. Формулировка таких обобщений, в том числе, с привлечением экспериментальных данных авторов, составляет цель предлагаемого доклада.

Восприимчивые ответы представляют собой реакции растения, индукция которых при растительно-микробных взаимодействиях благоприятствует развитию патогенного организма *in planta*, а репрессия – к повышению устойчивости растений к паразитам. Неоднократно было отмечено, что формирование патосистемы зависит не только от фитонимных ответов, но и от физиологических процессов хозяина составляющих основной метаболизм (рост и дифференцировка клеток, транспорт воды и фотоассимилятов, поглощение неорганических веществ и т.д.), но не имеющих прямого отношения к защитным системам. Поэтому восприимчивость растений к патогенам нельзя рассматривать как просто неэффективность защитных систем; помимо этого, она подразумевает активацию патогеном таких реакций, которые обеспечивают кондиционирование внутренней среды хозяина, делая ее более пригодной для патогена. Эти реакции, как правило, являются следствием обманной тактики патогена, нацеленной на модификацию физиологии хозяина и формирование подходящей экологической ниши из растительного организма. Фактически, восприимчивые ответы приводят к тому, что растение начинает функционировать не как автономный организм, а как компонент интегрированной системы паразит/хозяин.

Восприимчивые ответы растений сопряжены с патоген-регулируемой активацией экспрессии *susceptibility* (S)-генов, «нокаут» или «нокадаун» которых выражается формированием рецессивной устойчивости. Многие S-гены необходимы растениям для осуществления базовых физиологических процессов (рост, развитие и т.д.), поэтому они, в отличие от большинства R-генов, экспрессируются и в отсутствие патогена и не могут быть элиминированы в процессе эволюции, несмотря на их негативное влияние на устойчивость к паразитам. Уровень экспрессии S-генов контролируется разными регуляторными системами в зависимости от стадий онтогенеза, физиологического статуса, типа ткани, внешних условий и многих других факторов. Причем, вследствие иерархического принципа регуляции, модуляция экспрессии этих генов при патогенезе в рамках тактики патогена может оказаться невозможной или недостаточно эффективной. По всей вероятности, это является одной из причин разной степени восприимчивости растения к определенному патогену на разных стадиях онтогенеза, в неоднородных условиях окружающей среды и т.д. Поэтому разные сочетания восприимчивых ответов и их количественный уровень в каждом конкретном случае может формировать основу для тонкой настройки растительно-микробных взаимоотношений, приводя к разнообразию форм взаимодействия макро- и микроорганизмов.

Разработка подходов для манипулирования восприимчивыми ответами формирует перспективную основу для растениеводства, которая имеет целый ряд преимуществ по сравнению с использованием в качестве мишеней генов устойчивости. В докладе, помимо фундаментальных вопросов, будут рассмотрены как потенциально возможные способы контроля бактерий растений на основе модуляции восприимчивых ответов, так и подходы, уже апробированные в сельскохозяйственной практике.

Работа поддержана грантом РФФИ №15-14-10022.