

М.П. ЛІСОВИЙ, академік НААН
Г.М. ЛІСОВА, кандидат біологічних наук
Інститут захисту рослин НААН

ОСНОВНІ ЕТАПИ ПІВВІКОВОЇ НАУКОВОЇ РОБОТИ ЛАБОРАТОРІЇ ІМУНІТЕТУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН ДО ХВОРОБ: ЗДОБУТКИ ТА ПЕРСПЕКТИВИ НА МАЙБУТНЄ

Наведено стислий аналіз наукової діяльності лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб, що виконувались протягом 1959—2016 років. Відображено основні напрями досліджень, результати та здобутки, що складають основу теорії імунітету рослин до хвороб. Вказано основні методи та технології пошуку генотипів рослин з груповою стійкістю проти хвороб. Подано бачення розвитку наукових досліджень в галузі імунітету рослин на найближчий час з врахуванням особливостей сучасного стану науки та аграрного виробництва.

імунітет, стійкість, генетика стійкості, сорти, збудники хвороб, популяції патогенів, інфекційні фони

У 2016 році виповнюється 50 років створення лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб Інституту захисту рослин НААН. Ініціатором заснування і фундатором напрямів досліджень та беззмінним керівником її до 2012 року був доктор біологічних наук, професор, академік НААН Михайло Павлович Лісовий. За цей час через колектив лабораторії пройшло декілька поколінь співробітників, які стали основою кадрового потенціалу вітчизняної імунології. Формуванню лабораторії і напрямів її діяльності передували ряд подій. Основні роботи в той час виконували у відділі фітопатології (до якого входила лабораторія), яким з 1957 р. по 1961 р. керував фундатор школи фітопатологів України академік В.Ф. Пересипкін, а з 1961 р. до 1965 р. відділом завідував В.М. Лопатін. Саме в цей час (з 1958 р.) починаються перші дослідження динаміки складу рас в популяціях патогенів, впливу агротехнічних заходів на їх розвиток, а також дослідження фізіології, біохімії, гістології та гістохімії імунітету сільськогосподарських рослин. У 1961 р. при відділі створено наукову групу (керівник В.А. Мархасьова) для роботи над подоланням епіфі-

тотії перенофорозу тютюну. Науковці досліджували засоби захисту від цього збудника як в польових умовах, так і в умовах закритого ґрунту, вивчали біологію збудника. За результатами було опубліковано низку наукових робіт, в яких наведено не тільки ефективні хімічні засоби захисту, але й представлено метод обробки тютюну у відкритому ґрунті за допомогою авіації [2, 8, 35–37]. Розроблену методику захисту представлено на Республіканській виставі ВДНГ в м. Києві, за що розробники були відзначені срібною медаллю ВДНГ. За результатами досліджень захисту рослин тютюну в закритому ґрунті зроблено і захищено кандидатську дисертацію [21].

На початку 60-х років минулого століття у світі набирають обертів дослідження механізмів стійкості, їх особливостей розвитку та вивчення генетичної складової, що сприяє переходу селекційного процесу створення стійких сортів на більш науково обґрунтований шабель. До цього часу основні роботи лабораторії були спрямовані, в основному, на дослідження та розробку методів підвищення стійкості рослин проти хвороб [32]. Зокрема, В.П. Муравйов приділяв увагу визначенню ролі добрив, мікроелементів і попередників у підвищенні стійкості рослин. Слід зазначити, що збалансоване живлення рослин мінеральними добривами і мікроелементами та добір відповідних попередників є факторами, здатними певною мірою знижувати ступінь ураження рослин і підвищувати їх опір патогенам. Проте, набуті ознаки не закріплені в наступних генераціях. Адже зазначені фактори викликають у рослин модифікаційні зміни ознаки стійкості [19].

Відсутність суттєвих розробок в напрямі генетики імунітету в СРСР за часів гоніння (30-ті — 50-ті роки минулого століття) та тяжкий стан науки у повоєнний період 40-х не сприяли розвитку подібних досліджень. Імунітет рослин також був досить новою ланкою в дослідженнях і, в основному, на перших етапах розробки йшли за аналогією імунітету тварин і людини. Проте, спираючись на праці закордонних вчених і окремі роботи вітчизняної науки, в лабораторії починається активний розвиток досліджень стійкості пшениці проти збудника бурої та стеблової іржі, кукурудзи проти пухирчастої сажки. Поступово дослідження переходять від фізіолого-біохімічного напрямку до генетичних особливостей стійкості. За результатами робіт Н.І. Салунської встановлено, що в популяції збудника пухирчастої сажки відсутні фізіологічні раси [39]. Дві різко протилежні за патогенністю популяції збудника різняться лише протягом перших двох генерацій, а з третьої їх відмінності згладжуються [41]. Також доведено, що морфологічні особливості будови рослин кукурудзи є механічним бар'єром для ураження рослини збудником пухирчастої сажки і перешкоджають просуванню інфекції до молодих органів, проте тільки до третього етапу органогенезу. Надалі дослідження спрямовуються на

вивчення фізіологічних механізмів стійкості в патосистемі рослина кукурудзи — збудник пухирчастої сажки. За результатами розроблено метод штучної інокуляції рослин кукурудзи збудником пухирчастої сажки з врахуванням величини спорового навантаження. Також за цим напрямом досліджено особливості зміни міцелію гриба в тканинах рослини. Визначено біохімічні показники стійкості — активацію пероксидази і різке зменшення вмісту вільних амінокислот [40].

Основні дослідження лабораторії наприкінці 60-х початку 70-х років минулого століття спрямовуються на вивчення природи стійкості пшениці проти збудника бурої листової іржі. Вивчається склад і динаміка рас, їх спеціалізація, закономірності і характер успадкування властивостей стійкості, з'ясовуються причини втрати резистентності та досліджуються її біохімічні і гістохімічні властивості. Результати досліджень та аналіз світових тенденцій дають змогу представити чіткі концепції досліджень імунітету пшениці до збудника бурої та стеблової іржі [33, 34]. Дослідженнями расового складу збудника бурої листової іржі пшениці в 1960—1969 рр. виявлено 15 рас характерних для місцевої популяції патогена, визначено домінування раси 77 і сприйнятливість більшості сучасних на той час сортів пшениці саме до цієї раси. Показано расовий склад популяції збудника стеблової іржі середини 60-х років, визначено домінантною расу 21, а найбільшою вірулентністю відзначилась раса 15. Дослідження фізіолого-біохімічних механізмів стійкості показало, що інтенсивність окисних процесів листків пшениці, заражених збудником бурої іржі, залежить від стійкості сорту. Встановлено порушення білкового обміну при зараженні рослин пшениці збудником бурої іржі. З використанням гістологічних і цитологічних методів встановлено високу концентрацію РНК в зонах хлорозів стійких сортів. Також в місцях проникнення патогена виявлено підвищену концентрацію білків, амінокислот і зростання активності пероксидази [38].

Встановлено причини втрати сортами стійкості проти збудника бурої іржі пшениці — поява нових рас і зміни імунологічних властивостей сорту, що виникають за тривалого його відтворення в насінництві та в промисловому вирощуванні.

Дослідження спеціалізації гриба *Puccinia triticina* Erikss в Україні показали, що деякі дикорослі трави уражуються ним — стоколос м'який і покривельний, житняк черепичастий, пирій повзучий, костриця лучна, тонконіг звичайний. Відзначено роль цих дикорослих злакових трав як резервуарів інфекції, особливо у весняний період [31].

Значна частина досліджень лабораторії в цей час була спрямована на вивчення механізму генетичного контролю реакції надчутливості пшениці сорту Аврора проти ряду основних рас збудника бурої іржі. Встановлено, що реакція надчутливості гібридів F_1 , одержаних

від схрещування чистих ліній сорту Аврора зі сприйнятливим сортом Миронівська 808 і Еритроспермум 15, до рас 15 і 77 бурої іржі успадковується як домінантна ознака і контролюється ядерним апаратом. Немає впливу цитоплазми материнської рослини на ступінь прояву цієї ознаки. У фазу проростків надчутливий тип реакції сорту Аврора до рас 52 і 77 зумовлюється одним домінантним геном [18, 26].

Дослідженнями закономірностей мінливостей і спеціалізації збудника бурої іржі пшениці встановлено, що формування набору рас на сорті залежить від екологічних умов. Одні раси краще розвиваються в умовах вологи і помірних температур Лісостепу України, інші — в посушливих умовах степу. Тому домінування тих чи інших рас в популяції пояснюється стійкістю спор проти спеки, холоду, посухи, здатності перезимовувати [22].

Вивчення гіспато- та гістоімуногенезу до 77 раси збудника бурої листової іржі встановило, що збудник проникає в листки лише через продихи, а реакція стійкості визначається реакцією надчутливості, що проявляється в утворенні некротів [4].

Механізм надчутливості рослин пшениці у відповідь на зараження рослини збудником бурої іржі тісно пов'язаний з біохімічними процесами. Тому вивчали зміни фенольного обміну в сортах пшениці, що різнились між собою наявністю одного гена, який контролював прояв реакції надчутливості. Не виявлено якісної різниці в складі фенольних сполук в тканинах сортів. При зараженні стійкого сорту більш різко активізується синтез фенольних сполук особливо в перші два періоди розвитку інфекції, що свідчить про захисну реакцію рослинного організму на проникнення патогена [14]. Реакція надчутливості пов'язана з окисно-відновлювальними реакціями. Тому вивчали активність пероксидази при успадкуванні реакції надчутливості пшениці до збудника бурої іржі. Встановили пряму залежність активності пероксидази в гібридному матеріалі від наявності гена стійкості [5].

Грунтуючись на тому, що еволюція паразитизму прямує від сапрофітизму, через напівпаразитні форми до облігатного паразитизму, і результатом є тонка спеціалізація та високий ступінь пристосування до сумісного співіснування паразита та живих елементів рослини-живителя, провадили вивчення можливості росту збудника бурої іржі пшениці на штучному середовищі. Вперше в світовій практиці було вирощено збудник бурої листової іржі пшениці на штучному середовищі. Це змінило явлення про природу облігатного паразитизму [23].

На основі багаторічних досліджень в лабораторії теоретично обґрунтовано та розроблено модель створення банку генплазми стійкості пшениці проти рас і біотипів збудника бурої іржі при отриманні ізогенних ліній. Доведено, що кількість беккросів, необхідних для ізоляції гена, залежить від ступеня генетичної спорідненості донора та

реципієнта [27, 24]. Застосування таких банків дало змогу перевести створення стійких сортів на планову основу. Це забезпечує існування сортів з тривалим збереженням стійкості, а також скорочує строки їх створення. Ці розробки лягли в основу моделі створення стійких сортів проти збудника бурої іржі пшениці. Розроблена модель стала базою для розробки теоретичних основ селекції стійких проти хвороб сортів сільськогосподарських культур [19]. Розроблено методику ізоляції генів стійкості пшениці для створення банку генів, за якою отримано 5 майже ізогенних ліній на базі сорту пшениці озимої Миронівська 808, виділено 20 донорів стійкості проти бурої іржі та 8 донорів — проти борошнистої роси пшениці озимої, створено базу вихідного матеріалу для накопичення інокулюму.

Далі лабораторія займалась розвитком теоретичних та методологічних основ імунітету, вивченням його генетичних, фізіологічних, біологічних, екологічних і агрономічних факторів для обґрунтування принципів та методів створення сортів сільськогосподарських культур другого покоління, стійких проти комплексу хвороб [16]. В цей час основні дослідження були сконцентровані на вивченні стійкості пшениці, соняшнику, огірка та картоплі. Вивчали хвороби пшениці (бура іржа, борошниста роса, септоріоз, кореневі гнилі, очкова плямистість), соняшнику (фомопсис та біла гниль), огірка (несправжня борошниста роса).

У 90-х роках минулого століття в лабораторії вперше у світовій практиці розроблено технології селекційного процесу створення сортів сільськогосподарських культур з комплексною стійкістю проти шкідливих організмів з використанням оригінальних експериментальних систем на базі математичної логіки. Показано принципову можливість і достовірність імітації на обчислювальній техніці за допомогою експертної системи складних селекційних процесів. Запропонований підхід та його пробна реалізація на конкретних даних переконують в перспективності комп'ютерної селекції для різних сільськогосподарських культур. При цьому виникає можливість перевіряти ступінь стійкості чи нейтральності існуючих гіпотез, що розробляються, стосовно структурних властивостей селекційних процесів та досліджувати еволюційні проблеми. Логічна імітація таких процесів на відміну від жорстких фізичних моделей дозволяє виявляти складний взаємозв'язок між їх незворотністю та стійкістю. Тому ентропійний аналіз та інтерпретація умов формування дерева логічного вводу можуть призвести до розробки адекватної моделі сорту [29].

Наприкінці 80-х і початку 90-х років минулого століття лабораторія проводила плідні й тісні дослідження для підвищення ефективності селекційних робіт зі створення комплексно стійких сортів з Миронівським інститутом пшениці ім. В.М. Ремесла УААН (МІП),

Інститутом олійних культур УААН, Інститутом кібернетики НАНУ за єдиною програмою, розпочинаючи з первинних ланок селекційного процесу. Використання в практиці комп'ютерних програм дало змогу створити серію сортів пшениці озимої другого покоління з комплексною стійкістю, що станом на 1996 р. перебували у конкурсуному випробуванні [19].

Прикладом такої співпраці може слугувати результат спільної роботи з МІП наприкінці 80-х років минулого століття [30]. У 1987 р. на базі відділу селекції озимої пшениці МІП та відділу імунітету й стійкості сільськогосподарських культур до хвороб та шкідників Інституту захисту рослин УААН було створено творчий науковий колектив «Імунітет», який поставив собі за мету розробити та створити інтенсивні сорти пшениці, що поєднували б в собі господарсько-цінні ознаки з груповою та комплексною стійкістю проти основних в зоні Лісостепу та Полісся УРСР хвороб та шкідників. Першочерговим етапом цієї роботи було створення вихідного матеріалу, стійкого проти окремих патогенів, зокрема, і проти збудника бурої іржі. Використовували штучний інфекційний фон збудника бурої іржі пшениці, основою якого були найбільш поширені і високовірулентні та потенційно небезпечні раси та біотици. Фон створювали в селекційному розсаднику і в F_1 інокулювали сорт, в F_2 та F_3 заражали рослини на окремих частинах ділянок. В результаті виділили 5 перспективних ліній, які характеризувались стійкістю не тільки проти збудника бурої іржі, але і проти борошністої роси та септоріозу. Також вони перевищували стандартний сорт Миронівська 61 за продуктивністю і якістю зерна на 55—120%, за зимостійкістю, стійкістю проти полягання та скоростиглістю дорівнювались до стандарту. Отже, створення штучних інфекційних фонів в розсадниках початкових ланок селекційного процесу (F_1 — F_3) дозволило всі імунологічні оцінки та індивідуальні добори стійких форм пшениці озимої вести на єдиному вихідному та селекційному матеріалі.

У цей же час не припиняється вивчення структури популяцій збудників бурої листової іржі, борошністої роси, церкоспорельозу, септоріозу, фузаріозу, несправжньої борошністої роси огірка на території України. Визначено склад популяції збудників, встановлено потенційно небезпечні раси, визначено рівень їх вірулентності, встановлено ефективні гени стійкості та джерела стійкості. Ідентифіковано штамми, раси, біотици, гени вірулентності збудників і створено їх робочі колекції. Саме чисельні і різноманітні колекції рас (штамів) і їх біотипів збудників хвороб являють собою потужні синтетичні популяції патогенів і використовуються для напрацювання в лабораторних умовах інфекційного матеріалу, що надає можливість створювати штучні інфекційні фони. Про необхідність проведення такої роботи

значалось ще в працях співробітників 70-х років минулого століття [34], остаточно сформульовано і розроблено всі нюанси для облигатних патогенів — на початку 80-х років [25], та для некротрофних фітопатогенів — на початку 90-х років минулого століття [28]. Зокрема, розроблено методи створення штучних інфекційних фонів і експрес-методи оцінки та відбору стійких форм рослин пшениці озимої проти збудників бурої іржі, септоріозу, церкоспорельозу, звичайної і офіобольозної кореневих гнилей, у соняшника — проти збудників білої і сірої гнилей. За результатами цієї роботи виділено стійкі форми, які інтенсивно використовувались в селекційному процесі. Це дало можливість створити стійкий проти несправжньої борошністої роси огірок Сквирський 1/27 F₁ (в співавторстві зі Сквирською дослідною станцією) та сорт соняшнику Кий, стійкий проти збудника фомопсису та гнилей (разом з Інститутом рослинництва ім. В.Я. Юр'єва). Всі ці роботи стали поштовхом до формування нових бачень розвитку дослідження імунітету сільськогосподарських рослин [20].

Наукові розробки лабораторії захищені авторськими свідоцтвами і відзначені Державною премією України в галузі науки і техніки.

У 90-х роках минулого століття в лабораторії проводили пошукові роботи для створення сортів сільськогосподарських культур з комплексною стійкістю проти хвороб методами клітинної біології та генетичної інженерії. Нажаль через брак фінансування ця робота не була остаточно завершена.

На початку нового тисячоліття удосконалюються методи створення штучних інфекційних фонів, вони мають вже відмінності використання не тільки на початкових, а і на вихідних ланках селекційного процесу, що описано в Методичних рекомендаціях у співавторстві з Миронівським інститутом пшениці НААН (МІП) [42]. Узагальнення виконаних досліджень [9—11] дозволили визначити перспективні напрями подальшої роботи [12, 15]. В цей час в лабораторії проводять дослідження з моніторингу расового складу збудників бурої іржі пшениці, борошністої роси, септоріозу листків і зерна, прикореневої гнилі — церкоспорельозу, жовтої плямистості пшениці — піренофорозу, вивчають хвороби зерна пшениці, тверду сажку та очкову плямистість пшениці, плямистості листя ячменю і збудника борошністої роси ячменя, фітофтороз томатів, антракноз кавуна.

Разом зі співробітниками НВП «Хартрон-Плант», Інституту фізіології рослин та генетики НАНУ, Інститутом ґрунтознавства та агрохімії ім. О.Н. Соколовського НААН опубліковано низку статей щодо агротехнології точного рослинництва та точного землеробства, визначено відмінності їх формування та застосування [1, 13, 17]. Налагоджені контакти з провідними науковими установами країн Європи та США дали можливість публікувати результати досліджень в іноземних журналах.

2011—2015 роки стали для лабораторії роками зміни в усіх напрямках. На початку 2012 р. відбулась зміна керівництва лабораторії (завідуюча лабораторією Г.М. Лісова, к.б.н., с.н.с.), через скорочення та недостатнє фінансування звільнилися кілька науковців. Лабораторія намагається працювати в доволі складній для вітчизняної науки ситуації. Підтримується в робочому стані обладнання, середній строк експлуатації якого становить 30 років. Для повноцінної роботи в сучасних умовах є потреба і в новому обладнанні, і в розширенні кадрового потенціалу. Проте, з врахуванням вище названих особливостей, переформатовано деякі напрями досліджень. Скориговані дослідження щодо расового складу деяких збудників, проте моніторинг расового (штамового) складу збудників хвороб є і буде пріоритетним в дослідженнях лабораторії. Введено новий напрям досліджень в співпраці з Прикарпатською дослідною станцією Інституту сільського господарства Карпатського регіону НААН щодо стійкості хрестоцвітних культур (ріпаку озимого і ярого та різних видів гірчиці) проти комплексу збудників грибних хвороб та бактеріозів. В перспективі є можливість розробити методи створення штучних інфекційних фонів на посівах хрестоцвітних олійних культур з метою відбору стійких форм на різних етапах селекційного процесу. За результатами попередньої роботи визначено фітопатогенний комплекс на насінні ріпаку озимого в Київській, Івано-Франківській та Львівській областях та на рослинах з Київської та Львівської областей. Встановлено деякі відміни в фітопатогенному складі в цих регіонах. Результати спільної роботи будуть викладені у наукових публікаціях.

Поновлена співпраця з науковцями Інституту клітинної генетики та генетичної інженерії НАНУ дає можливість, використовуючи штучні інфекційні фони збудників бурої іржі та септоріозу листя, розробити технологію застосування еліситорів (шавлевої кислоти та нітропрусиду натрію і їх комбінації в різних концентраціях) як можливої альтернативи стимулювання імунологічних реакцій в рослинах пшениці озимої і ярої і дослідити механізми індукованого імунітету. В цьому напрямі вже є напрацювання, за якими видано в співавторстві близько 10-ти наукових праць [3, 43].

Співробітниками лабораторії розроблено методику створення штучного комплексного інфекційного фону на посівах пшениці озимої збудників піренофорозу та твердої сажки, що дає змогу оперативно провести оцінку стійкості зразків пшениці на стійкість проти вище зазначених збудників хвороб. Підготовлено до публікації перші методичні нариси.

Поновлено творчу співпрацю з МІП, за результатами співпраці співробітникам дано авторство в сорті пшениці озимої МІП Дніпрянка (2016 р.), та сорт передано на Державне сортовипробування. Ще

одна лінія з високими показниками стійкості проти групи збудників хвороб «на виході». Методика створення штучних комплексних інфекційних фонів зазнала змін і буде оформлена як нові методичні рекомендації в співавторстві зі співробітниками МІП.

Продовжується тісна співпраця з Національним центром генетичних ресурсів рослин України (НЦГРРУ) при Інституті рослинництва НААН. Оцінка стійкості сортового матеріалу на природних інфекційних фонах зони Правобережного Лісостепу та з використанням штучних комплексних інфекційних фонів збудників бурої іржі, септоріозу листя, піренофорозу, церкоспорельозної кореневої гнилі і до провокаційних фонів борошністої роси, корневих гнилей гельмінтоспоріозу та офіобольозу дає можливість сформувати бази даних і передати їх до НЦГРРУ для формування ознакових колекцій та використовувати їх в роботі селекційних центрів, наукових установ відповідного профілю та у вищих навчальних закладах.

У 2011—2015 рр. інтенсивно вводяться в генофонд пшениці чужорідні транслокації від жита 1AL/1RS та 1BL/1RS. Селекціонери МІП та Інституту фізіології рослин та генетики НАНУ широко використовують носіїв цих транслокацій в селекційному процесі. Вивчали стійкість носіїв транслокацій 1AL/1RS та 1BL/1RS проти дії місцевих популяцій збудників бурої іржі, борошністої роси та септоріозу з 2006 р. Встановлено, що низка сортів з транслокацією 1AL/1RS, які були стійкими проти дії місцевої популяції збудника бурої іржі у 2006—2010 рр., втратили показники високої стійкості в останню п'ятирічку, а також за умов епіфітотійного розвитку захворювання не здатні забезпечити резистентність сорту. Наявність на фоні цієї транслокації інших ефективних генів стійкості значно підвищує резистентність селекційного матеріалу. Отже, поширення в агроценозах сортів пшениці озимої з транслокацією 1AL/1RS сприяло зниженню їх стійкості [6, 7].

Зазначені напрями досліджень сучасного етапу роботи лабораторії будуть коригуватися залежно від викликів часу. Зокрема, лабораторія потребує розширення роботи з генетичними аспектами контролю резистентності сільськогосподарських рослин. Для цього, як зазначалось вище, є потреба в новому обладнанні, розширенні колективу співробітників та використанні в дослідженнях аналізу ДНК.

Останні 4 роки співробітники лабораторії розширили свою роботу за рахунок виконання фітопатологічних аналізів рослин і зерна (насіння) сільськогосподарських, ягідних та декоративних культур, визначення енергії проростання та життєздатності насіння. 2014 року лабораторію було сертифіковано на виконання цих послуг. Час диктує потребу в виконанні більшої кількості договорів за позабюджетними тематиками, проте виконання об'ємних бюджетних тематик, договорів співпраці — це досить відчутне навантаження на п'ятьох співробітників.

Перспективи досліджень на найближчі 5 років визначають потребу лабораторії в кооперації зусиль як з іншими науковими закладами Національної академії аграрних наук, так й з інститутами Національної академії наук України. Спрямованість сучасного аграрного виробництва на вирощування практично монокультур без необхідної сівозміни, а в деяких випадках перехід до монокультури, визначає необхідність проведення фітопатологічних аналізів з ідентифікації патогенного складу і визначення його особливостей. Розширення фірм, які займаються декоративним садівництвом і квітникарством, також потребує фітопатологічного контролю, а в гострих випадках і швидкої ідентифікації збудників хвороб. Перспективним є напрям ідентифікації і вивчення особливостей паразитування збудників бактеріальних і вірусних хвороб. Відсутність протягом тривалого часу ефективних протруйників проти бактеріальних хвороб спричинило на деяких культурах майже передепідеміологічний стан за кількістю бактеріозів в агроценозах. Потребує детальнішого вивчення і ситуація зі збудниками хвороб, які раніше (ще 10—15 років тому) визначались як сапрофіти чи так звана «вторинна інфекція», а нині займають місце паразитарних домінуючих збудників. Прикладом може слугувати ситуація зі збудниками роду *Alternaria*, які останнім часом уражують ті культури, на яких ще 5—7 років тому альтернаріози не виявляли.

Отже, не дивлячись на піввіковий ювілей лабораторія імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб займає достойне місце в кагорті лабораторій фітопатологічного й імунологічного напрямку досліджень. Весь виконаний обсяг досліджень свідчить, що лабораторія має достойні наукові здобутки в минулому, шанс витримати скрутні для науки часи в сучасному і добрі перспективи для плідної праці в майбутньому.

ВИСНОВКИ

Аналіз наукової роботи колективу лабораторії імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб за піввіковий період показав вклад її в розвиток теорії імунітету рослин до хвороб. В лабораторії і керівництво і колектив намагались йти в ногу з викликами і новими завданнями, які диктує час. Простежено розвиток лабораторії в чотири етапи — 1960—1980-ті роки, 1990-ті, 2000-ні та новітній час — 2012—2016 рр. Нажаль реальність фінансування вітчизняної науки не давала змоги сформувати і зберегти відповідний кадровий і матеріально-технічний потенціал на належному рівні. Проте лабораторія проводить і може проводити актуальні і потрібні для вітчизняної сільськогосподарської біології та аграрного виробництва роботи. Визначені пріоритети чітко вимальовують перспективу розвитку досліджень на майбутнє.

БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. *Айзенберг Я.Є.* Методологія, інформатика та інженерне забезпечення точного землеробства в Україні / Я.Є. Айзенберг, В.І. Макаров, Т.М. Коновалова, М.П. Лісовий, В.В. Медведєв, М.В. Лісовий // Вісник аграрної науки. — 2002. — № 1. — С. 22—28.
2. *Бондин В.П.* Методика широких производственных испытаний вертолета для опрыскивания посевов табака против пероноспороза / В.П. Бондин, М.П. Лесовой. — М., 1963. — 24 с.
3. *Жук І.В.* Роль пероксидази у формуванні індукованої стійкості рослин пшениці за допомогою імуномодуляторів / І.В. Жук, О.П. Дмитрієв, Г.М. Лісова // Фактори експериментальної еволюції організмів: збірник наукових праць — 2016 — Т. 18. — С. 81—84.
4. *Зражевська Т.Г.* Гістологічна картина розвитку збудника бурої листової іржі в тканинах сприйнятливих сортів озимої пшениці / Т.Г. Зражевська, М.П. Лісовий // Захист рослин. — К., 1974. — Вип. 19. — С. 90—95.
5. *Кравець О.Ф.* Активність пероксидази при успадкуванні реакції надчутливості пшениці до бурої листової іржі / О.Ф. Кравець, М.П. Лісовий, Л.М. Шеліхова, О.К. Кондратюк, В.К. Пантелеєв // Захист рослин. — К., 1977. — Вип. 24. — С. 47—54.
6. *Лісова Г.М.* Особливості прояву стійкості носіїв транслокації 1AL/1RS до дії збудника бурої іржі пшениці в умовах Північного Лісостепу України / Г.М. Лісова, Т.О. Собко // Міжнародна науково-практична інтернет-конференція, присвячена 20-річчю членства України в Міжнародному союзі з охорони нових сортів (UPON) на тему “Світові рослинні ресурси: стан та перспективи розвитку”, м. Київ, 3 листопада 2015 р. — С. 12—14.
7. *Лісова Г.М.* Стійкість носіїв житньо-пшеничних транслокацій до дії збудників листових хвороб пшениці в умовах правобережного Лісостепу України / Г.М. Лісова, Т.О. Собко // Сучасні напрями селекційного удосконалення пшениці: матеріали міжнар. наук.-практ. конф., присвяч. 100-річчю селекції пшениці в СГІ, 1—3 черв. 2016 р.: матеріали доп. — Вінниця: ТОВ «Нілан-ЛТД», 2016. — С. 49—50.
8. *Лісовий М.П.* Токсикологічна оцінка фунгіцидів, які застосовують для захисту тютюну від переноспорозу / М.П. Лісовий // Захист рослин. — К., 1964. — Вип. 1. — С. 124—128.
9. *Лісовий М.П.* Основи концепції розвитку науки про захист рослин в Україні / М.П. Лісовий // Захист рослин. — 2000. — № 1. — С. 3—5.
10. *Лісовий М.П.* Проблеми генетики стійкості рослин до збудників хвороб та шляхи їх вирішення / М.П. Лісовий // Наукові основи стабілізації виробництва продукції рослинництва: матер. міжнар. конф., присвяченої 90-річчю від заснування Інституту рослинництва ім. В.Я. Юр'єва. — Х., 2001. — С. 280—285.

11. *Лісовий М.П.* Методологія та основи концепції захисту рослин в Україні / М.П. Лісовий // Вісник аграрної науки. — 2002. — № 9. — С. 25—28.

12. *Лісовий М.П.* Генетика стійкості рослин до збудників хвороб: аспекти історичного розвитку та перспективи досліджень / М.П. Лісовий // Генетика і селекція на межі тисячоліть. — К.: Логос, 2001. — Т. 2. — С. 263—279.

13. *Лісовий М.П.* Агротехнології точного рослинництва // М.П. Лісовий, В.В. Медведєв, М.В. Лісовий, Т.М. Болотова, В.І. Макаров, Т.М. Шадчина // Вісник аграрної науки. — 2003. — № 12. — С. 17—21.

14. *Лісовий М.П.* Зміни глікозидної фракції фенольних сполук в різних за стійкістю проти бурої листкової іржі сортах пшениці під впливом ураження їх збудником хвороби / М.П. Лісовий, О.Ф. Кравець // Захист рослин. — К., 1976. — Вип. 23. — С. 56—64.

15. *Лісовий М.П.* Екологічний аналіз складових інтегрованого методу захисту рослин в ХХІ сторіччі / М.П. Лісовий, Г.М. Лісова // Вісник аграрної науки — 2007. — № 2 — С. 25—28.

16. *Лісовий М.П.* Інституту захисту рослин — 50 років / М.П. Лісовий, О.В. Манько // Захист і карантин рослин. Ювілейний випуск. — К., 1996. — Вип. 44. — С. 3—15.

17. *Лісовий М.П.* Сучасні проблеми класифікації точних агротехнологій // М.П. Лісовий, В.В. Медведєв, М.В. Лісовий, Т.М. Болотова, В.І. Макаров, Т.М. Шадчина // Вісник аграрної науки. — 2004. — № 6. — С. 45—48.

18. *Лісовий М.П.* Успадкування реакції надчутливості пшениці сорту Аврора до збудника бурої листкової іржі / М.П. Лісовий, В.К. Пантелеєв // Захист рослин. — К., 1972. — Вип. 16. — С. 48—52.

19. *Лісовий М.П.* Розвиток наукових досліджень стійкості рослин до хвороб в Інституті захисту рослин / М.П. Лісовий, А.І. Парфенюк // Захист і карантин рослин. — К., 1996. — Вип. 44. — С. 24—35.

20. *Лісовий М.П.* Стратегія розробки нових підходів до імунітету сільськогосподарських рослин / М.П. Лісовий, В.А. Сидоров, В.Й. Лоханська // Вісник аграрної науки. — 1993. — № 5. — С. 58—63.

21. *Лесовой М.П.* Химические меры борьбы с пиренофорозом табака в закрытом грунте в условиях УССР : автореф. дис. на соискание науч. степ. канд. биол. наук : спец «защита растений» / М.П. Лесовой — К., 1964. — 17 с.

22. *Лісовий М.П.* Склад, спеціалізація і поширення рас збудника бурої листкової іржі пшениці на території УРСР / М.П. Лісовий, В.О. Федорова // Захист рослин. — К., 1973. — Вип. 18. — С. 78—86.

23. *Лесовой М.П.* Особенности паразитизма *Puccinia triticina Erikss.* и закономерности наследования иммунологических реакций пшеницы к патогену: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / М.П. Лесовой // ВАСХ-НИЛ, ВНИИ защиты растений. — Л., 1977. — 50 с.

24. Лесовой М.П. Банк генов устойчивости — основа плановой селекции на иммунитет / М.П. Лесовой // Вести с.-х. науки. — 1981. — № 9. — С. 27—32.

25. Лесовой М.П. Искусственные инфекционные фоны в селекции на иммунитет / М.П. Лесовой, А.Ф. Кравец, Н.Я. Львович // Селекция и семеноводство. — 1981. — № 10. — С. 15—17.

26. Лесовой М.П. О наследовании устойчивости к возбудителю бурой листовой ржавчины сортов Аврора и Кавказ / М.П. Лесовой, В.К. Пантелеев // Селекция и семеноводство. — 1973. — № 4. — С. 28—31.

27. Лесовой М.П. Метод изоляции генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине в изогенных линиях / М.П. Лесовой, В.К. Пантелеев, В.С. Штучная // Методы фитопатологических и энтомологических исследований в селекции растений. — М.: Колос, 1977. — С. 12—24.

28. Лесовой М.П. Пути развития селекции растений на иммунитет / М.П. Лесовой, А.И. Парфенюк // Защита растений. — 1991. — № 1. — С. 18—21.

29. Лесовой М.П. Возможности и перспективы компьютерного моделирования селекции комплексно-устойчивых сортов пшеницы / М.П. Лесовой, В.П. Смелянец, А.Г. Вагис, Л.А. Животков, В.В. Шелепов // Доклады ВАСХНИЛ. — 1990. — № 1. — С. 2—5.

30. Лесовой М.П. Селекция озимой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине / М.П. Лесовой, Г.С. Суворова, Н.И. Кольнобрицкий, Л.А. Животков, В.В. Шелепов, Л.В. Дубинина // Вестник с.-х. науки. — 1990. — № 9. — С. 83—87.

31. Лесовой М.П. Специализация гриба *Puccinia triticina* Erikss. и его рас на дикорастущих травах / М.П. Лесовой, Б.А. Терещенко // Европейская и Средиземноморская конференция по ржавчине хлебных злаков: Сб. докладов. — Прага, 1972. — Т. 1. — С. 171—174.

32. Пересипкін В.Ф. Вплив строків сівби і попередників на ураженість озимої пшениці бурюю іржею / В.Ф. Пересипкін, М.П. Лісовий // Хвороби сільськогосподарських культур: Наук. праці / НДІ захисту рослин. — К., 1959. — Т. 9. — С. 37—40.

33. Пересипкін В.Ф. Результати вивчення імунітету рослин проти хвороб в Українському науково-дослідному інституті захисту рослин / В.Ф. Пересипкін, М.П. Лісовий // Захист рослин. — К., 1971. — Вип. 14. — С. 114—121.

34. Пересипкін В.Ф. Імунітет рослин і шляхи використання його в селекції / В.Ф. Пересипкін, М.П. Лісовий, Т.Г. Зражевська // Вісник с.-г. науки. — 1971. — № 10. — С. 60—65.

35. Пересыпкин В.Ф. Новые фунгициды в борьбе с пероноспорозом табака в полевых условиях / В.Ф. Пересыпкин, М.П. Лесовой // Пероноспороз табака: материалы совещ. — К., Укрсельхозиздат, 1962. — С. 51—65.

36. *Пересыпкин В.Ф.* Химические меры борьбы с переноспорозом табака в закрытом грунте / В.Ф. Пересыпкин, М.П. Лесовой // Табак. — 1963. — № 2. — С. 20—25.

37. *Пересыпкин В.Ф.* Химические меры борьбы с переноспорозом табака в закрытом и открытом грунте / В.Ф. Пересыпкин, М.П. Лесовой // Переноспороз табака: материалы 2-го совещания, декабрь 1962 г. — Кишинев: Катря Молдовеняскэ, 1964. — С. 74—90.

38. *Пересыпкин В.Ф.* Гистологические и гистохимические исследования различных по устойчивости к бурой ржавчине сортов пшеницы / В.Ф. Пересыпкин, М.П. Лесовой, Т.Г. Зражевская // Европейская и Средиземноморская конференция по ржавчине хлебных злаков: Сборник докладов. — Прага, 1972. — Т. 1. — С. 209—213.

39. *Салунська Н.І.* Мінливість популяції гриба *Ustilago zeae* (Beckm) Unger — збудника пухирчастої сажки кукурудзи / Н.І. Салунська // Захист рослин. — К.: Урожай, 1969. — Вип. 7. — С. 41—51.

40. *Салунська Н.І.* Гістологічні показники стійкості кукурудзи до пухирчастої сажки / Н.І. Салунська, Л.П. Руденко // Захист рослин. — К.: Урожай, 1969. — Вип. 8. — С. 48—52.

41. *Салунська Н.І.* Методи зараження кукурудзи пухирчастою сажкою *Ustilago zeae* (Beckm) Unger у зв'язку з питанням природи стійкості проти цієї хвороби / Р.І. Салунська, В.І. Шкоденко // Захист рослин. — К.: Урожай, 1969. — Вип. 8. — С. 138—146.

42. *Шелепов В.В.* Створення стійких сортів озимої пшениці з використанням комплексних інфекційних фонів патогенів у ланках селекційного процесу / В.В. Шелепов, В.І. Дубовий, В.В. Кириленко, В.Я. Сабадин, Л.В. Дубина, М.П. Лісовий, В.П. Федоренко, А.І. Парфенюк, З.М. Довгаль, М.П. Соколовська, Р.О. Вусатий, А.М. Яринчин / Методичні рекомендації за ред. академіка М.П. Лісового та проф. В.В. Шелепова. — К.: Колообіг, 2005. — 20 с.

43. *Zhuk I.V.* Induction of *Triticum aestivum* L. tolerance to *Septoria tritici* by oxalic acid / I.V. Zhuk, G.M. Lisova, Z.M. Dovgal, A.P. Dmitriev // Modern Phytomorphology. — V. 6. — 2014. — P. 105—108.

Лесовой М.П., Лесовая Г.М. Основные этапы полувековой научной работы лаборатории иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням: достижения и перспективы на будущее

Приводится сокращенный анализ научной деятельности лаборатории иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням, выполненных работ в 1959—2016 годах. Отображены основные направления исследований, результаты и достижения, которые составляют основу теории иммунитета растений к болезням. Подается видение развития научных достижений в области иммунитета растений в ближайшее

время с учетом особенностей современного состояния науки и аграрного производства.

Lisovyi M.P., Lisova G.M. The main stages of halfcentury of scientific work of laboratory of immunity of agricultural plants to diseases: achievements and future prospects

The reduced analysis of scientific activity of laboratory of immunity of agricultural plants to diseases is resulted, executed in 1959—2016. The basic directions of researches, results and achievements which compound a basis of the theory of immunity of plants to diseases, is displayed. Served the vision of the development of scientific achievements in the field of plant immunity in the near future, taking into account characteristics of the current state of science and agrarian production.