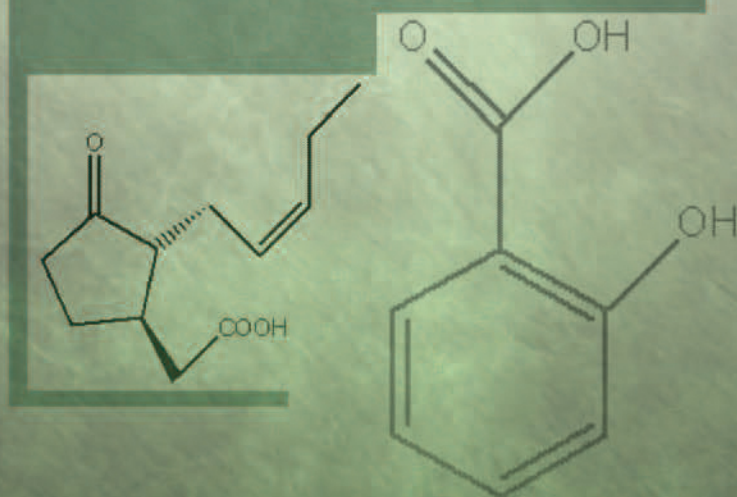




Ю. А. Соколов

Элиситоры

и их применение
в растениеводстве



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт биоорганической химии

Ю. А. Соколов

Элиситоры

и их применение
в растениеводстве

Минск
«Беларуская навука»
2016

УДК 577.112.6:632.95

Соколов, Ю. А. Элиситоры и их применение в растениеводстве / Ю. А. Соколов. – Минск : Беларуская навука, 2016. – 201 с. – ISBN 978-985-08-1972-7.

Настоящая монография посвящена элиситорам и их применению в практике сельского хозяйства и для индукции синтеза в клеточных культурах различных растений, полезных для человека фармакологических соединений. За последние 10–15 лет были достигнуты значительные успехи в понимании защитных механизмов растений, ассоциируемых с элиситорами. Многие из элиситоров были идентифицированы. И хотя их практическое использование только начинается, первые примеры средств защиты растений на основе элиситоров уже представлены на мировом рынке. Приводятся конкретные примеры элиситоров различной химической природы и их структуры. Большое внимание уделено недавно идентифицированным эндогенным пептидным элиситорам, интерес к которым постоянно растет.

Рассчитана на широкий круг специалистов в области органической и биоорганической химии, биохимии и защиты растений, а также преподавателей, аспирантов и студентов соответствующих специальностей.

Ил. 39. Библиогр.: 626 назв.

Р е ц е н з е н т ы:

академик НАН Беларуси В. А. Хрипач,
доктор химических наук О. В. Свиридов

ISBN 978-985-08-1972-7

© Соколов Ю. А., 2016

© Оформление. РУП «Издательский
дом «Беларуская навука», 2016

ВВЕДЕНИЕ

В условиях интенсификации и расширения сфер использования пестицидов, когда становится обязательным учет возможных экологических последствий их применения, поиск новых эффективных и безопасных для окружающей среды средств защиты растений является весьма актуальной задачей. Даже селекция устойчивых сортов, являющаяся экологически наиболее чистым методом борьбы с потерями урожая, не всегда достаточно эффективна. Фитопатогены часто преодолевают защитные барьеры устойчивых сортов быстрее, чем создаются новые сорта. Таким образом, контроль над заболеваниями растений и борьба против вредителей уже сейчас сталкиваются с проблемами, связанными, во-первых, с быстрой адаптацией патогенов к новым методам защиты культурных растений, а во-вторых, с резким повышением требований к экологической безопасности. Именно в силу этих причин возросло понимание необходимости создания экологически безопасных средств защиты растений, которые не только были бы направлены непосредственно на патогены и вредителей, а повышали бы устойчивость растений и тем самым способствовали более полной реализации защитного генетического потенциала растений. Действительно, сейчас становится очевидным, что в стрессовых условиях генетический потенциал устойчивости культурных растений реализуется далеко не полностью. Поэтому идут поиски новых, более совершенных по сравнению с традиционными подходами методов защиты от болезней, вредителей и абиотических стрессов, основанных на повышении

устойчивости растений путем индукции их защитных откликов с помощью элиситоров.

Ученые еще в конце XIX века заметили, что, несмотря на свою относительную неподвижность, растения не так уж беззащитны перед неблагоприятными биотическими и абиотическими факторами окружающей их среды. Впоследствии было обнаружено, что они способны реагировать определенными защитными реакциями на атаки фитопатогенов, нападения травоядных насекомых, механические повреждения и другие неблагоприятные факторы и, более того, различать эти угрозы. Растения очень сильно уступают микроорганизмам по скорости размножения и изменчивости, но все же выживают. Это говорит о том, что их совместная с различными микроорганизмами и членистоногими вредителями эволюция позволила растениям выработать широкий набор эффективных защитных механизмов.

За последние годы произошел заметный рост наших знаний о химической природе элиситоров, их распознавании, понимании механизмов различных этапов защитных реакций растений против фитопатогенов и вредителей. Исследования механизмов индукции защитных реакций в растениях, молекулярно-генетических основ их устойчивости быстро развиваются и стали научным направлением, открывающим возможности повышения устойчивости растений за счет стимулирования их иммунной системы. Одним из ключевых элементов таких исследований являются элиситоры – факторы биотической и абиотической природы (эндогенные или экзогенные по отношению к растениям), которые распознаются ими как сигналы опасности и в ответ на которые растения запускают свои защитные механизмы, способные снизить последствия биотических и абиотических стрессов.

Чем элиситоры отличаются от традиционных пестицидов? Главное отличие, пожалуй, состоит в том, что действие традиционных пестицидов направлено непосредственно на насекомых и патогенов и, тем самым, так или иначе экологически нагружает окружающую среду. Элиситоры же действуют как сигнальные вещества в очень низких концентрациях непосредственно на

растения, заставляя их полнее реализовывать свой защитный генетический потенциал путем индукции иммунных откликов, и экологически практически безопасны. Таким образом элиситоры, чаще всего не обладая прямым биоцидным эффектом, воздействуют на вредителя через растение, активируя его защитные механизмы. В результате такого воздействия элиситоров растение справляется с инфекцией и вредителями с помощью собственных метаболитов, включая летучие вещества для привлечения их естественных врагов.

Сложность и масштаб проблемы исследования и использования элиситоров характеризуется, в частности, тем, что в настоящее время известно примерно 230 тысяч видов растений, а среди возбудителей болезней и вредителей описано более 7,5 тысяч видов насекомых, около 20 тысяч грибных, 600 вирусных и 250 бактериальных видов фитопатогенов, а также несколько тысяч видов нематод. Заметим, что до сих пор проведенные научные исследования в этой области касались лишь ничтожно малой доли от огромного разнообразия фитопатогенов, травоядных и растений. Таким образом, обнаружение новых и исследование уже найденных элиситоров, изучение механизмов их воздействия имеют большое научное значение и открывают дорогу разработке новых подходов к повышению устойчивости конкретных растений и методов борьбы с потерями урожая. Кроме того, из-за своей способности индуцировать в растении биосинтез разнообразных вторичных метаболитов, часто являющихся ценными терапевтическими средствами или обладающими другими полезными свойствами, элиситоры могут найти и другие важные практические применения. Наконец, в настоящее время элиситоры широко используются в научных целях как инструмент исследования механизмов различных биохимических реакций растений.

За последние 10–15 лет накоплен большой научный и практический материал, по использованию элиситоров, идентифицировано значительное число новых элиситоров, уточнены механизмы действия ряда из них. Появилось много публикаций, касающихся исследований элиситоров, отдельные результаты ко-

торых начинают внедряться в практику сельского хозяйства. Применение элиситоров для защиты растений не сказывается отрицательно на экологии, безопасно для человека и может стать одним из эффективных приемов растениеводства. Относительно небольшая стоимость и очень низкие нормы расхода элиситоров могут сделать их применение экологически и экономически выгодным. Действительно, сейчас на мировых рынках появились препараты на основе элиситоров для практического использования в предпосевной обработке семян или клубней, опрыскивания растений в вегетативный период. Поэтому все сказанное выше, на взгляд автора, говорит о том, что необходимость появления данной монографии очевидна. Замысел автора заключался в том, чтобы, во-первых, показать современное состояние данной области исследований, которая постепенно приобретает большое практическое значение, а во-вторых, проиллюстрировать конкретные результаты внедрения разработанных на основе элиситоров средств защиты растений в практику.

Книга состоит из трех глав. В первой главе излагаются вопросы, касающиеся классификации и локализации элиситоров, их химической природы, описываются наиболее известные элиситоры углеводной природы – хитозан и хитин, а также совсем недавно идентифицированные элиситоры пептидной природы, интерес к которым в последнее время заметно вырос. Вторая глава посвящена роли элиситоров в индуцировании устойчивости растений, изложению современных представлений, касающихся распознавания элиситоров, индуцируемых ими защитных откликов в ответ на атаку фитопатогенов, механические повреждения и травоядных насекомых. В третьей главе приводятся примеры конкретных препаратов на основе элиситоров, которые начали появляться на мировом рынке и используются в практике сельского хозяйства.

Автор считает своим приятным долгом выразить глубокую признательность рецензентам академику НАН Беларуси В. А. Хрипачу и доктору химических наук О. В. Свиридову за критический просмотр рукописи и ценные замечания, ведущему науч-

ному сотруднику В. П. Мартинович и научному сотруднику Е. М. Ермоле за консультации по вопросам номенклатуры химических соединений, а также всем коллегам по Институту биоорганической химии НАН Беларуси за сотрудничество и возможность использовать здесь материалы совместных работ.

Автору представляется важным отметить, что данная монография ориентирована на широкий круг специалистов в области органической и биоорганической химии, работающих или собирающихся работать по программам, связанным с защитой растений, а также преподавателей, аспирантов и студентов вузов соответствующих специальностей.

КЛАССИФИКАЦИЯ И ХИМИЧЕСКАЯ ПРИРОДА ЭЛИСИТОРОВ

1.1. Источники происхождения и классификация элиситоров

Термин «элиситоры» был предложен еще в 1970-х годах [1], а до этого вместо него использовался термин «индукторы» [2], который до сих пор достаточно часто применяется в научной литературе. По мере изучения элиситоров, обнаружения все новых защитных откликов растений в ответ на их распознавание, определение понятия «элиситоры» менялось. Так, сначала термин «элиситоры» обозначал вещества, способные индуцировать в клетках растений только одну известную тогда защитную реакцию – синтез фитоалексинов (ФА). Но по мере обнаружения других индуцируемых элиситорами защитных откликов растений, а также новых источников их происхождения соответственно менялись и дефиниции элиситоров. Сейчас термин «элиситоры» чаще всего определяет сигнальные вещества (биотической или абиотической природы, экзогенные или эндогенные), распознающиеся растениями как сигналы опасности и в ответ на которые растения индуцируют защитные реакции любого типа [3–7]. Растения распознают элиситоры и осуществляют запуск сигнальных систем, приводящих к экспрессии различных связанных с защитой генов, и соответственно повышают устойчивость растений к биотическим и абиотическим стрессам.

Следует сказать, что элиситоры действуют как сигнальные соединения при очень низких концентрациях и играют роль первичных сигналов, приводящих в действие процессы индукции устойчивости. В настоящее время распознавание элиситоров и, соответственно, грозящей растению опасности со стороны патогенов и травоядных рассматривается в качестве ключевого про-

цесса в иммунной системе растений. Обработка растений элиситорами может индуцировать устойчивость (резистентность) к соответствующей атаке патогена или травоядного как локально, так и системно.

В результате распознавания элиситоров в неповрежденных или неинфицированных растениях может запускаться системная приобретенная устойчивость (SAR, systemic acquired resistance), что дает возможность всему растению заранее подготовиться к отражению будущей атаки [8, 9]. Таким образом, предварительная обработка растений элиситорами (защитный прайминг) может индуцировать быструю иммунную реакцию растения на последующую атаку патогенов или вредителей [10]. Действительно, еще в начале прошлого века ученым было известно, что растение, пережившее инфекцию, становится устойчивым к последующему заражению. Системная устойчивость, как правило, появляется через 1–2 дня после заражения растения или обработки его элиситорами и может поддерживаться в течение нескольких дней и даже месяцев. При взаимодействии с патогенами системная устойчивость предполагает, локальный некроз клеток растения. Взаимоотношения с непатогенами, например микроорганизмами ризосферы, может привести к индуцируемой системной устойчивости (ISR, induced systemic resistance) и гибели растительных клеток при этом, как правило, не происходит [11]. Элиситоры непатогенов распознаются рецепторами растения, что может привести к индуцированию устойчивости против многих патогенов [12].

Большинство элиситоров обнаружено благодаря тому, что они индуцируют выработку в растениях фитоалексинов, резкое увеличение экспрессии защитных генов, всплеск уровней таких фитогормонов, как салициловая кислота (SA), жасмоновая кислота (JA), этилен (ET), а также некоторые другие отклики [13–15]. Несомненно, в ответ на атаку патогенов и травоядных насекомых растения способны индуцировать различные защитные реакции [16–19]:

а) создавать дополнительные механические барьеры против проникновения вредителей путем укрепления и утолщения клеточных стенок растения, в частности за счет лигнификации [20, 21];

б) индуцировать дополнительные химические барьеры против проникновения патогенов, а также повреждений насекомыми. В частности, может индуцироваться синтез фитоалексинов [22], аккумуляция фенолов [23, 24], выработка сапонинов и других веществ, способных подавлять рост паразита, инактивировать его токсины и экзоферменты [25], а также привлекать естественных врагов травоядных насекомых – хищников и паразитоидов;

в) активировать различные гены устойчивости (R-гены, *resistance genes*) [26, 27] и индуцировать, в частности, реакцию сверхчувствительности (СЧ, HR – *hypersensitive response*) – быструю локализованную смерть растительных клеток в ограниченной области патогенного инфицирования [28]. В настоящее время общепринято рассматривать реакцию СЧ как форму апоптоза (программируемая клеточная смерть) [29].

Понятно, что при взаимодействии различных растений с патогенами и насекомыми каждой взаимодействующей паре соответствует свой спектр защитных реакций. Заметим, что ФА обладают широким спектром антибиотического действия, они токсичны для многих грибов, бактерий, некоторых нематод и насекомых, а также для клеток некоторых растений и животных [22]. Долгое время ФА рассматривались как главный химический барьер растений против патогенов. Однако сейчас они считаются лишь частью многокомпонентного ответа растительной клетки, так как помимо ФА в растениях обнаруживаются и другие защитные вещества: активные формы кислорода (АФК), PR-белки (*pathogenesis-related proteins*), в частности ингибиторы протеиназ (PIs, *proteinase inhibitors*), и другие. Так, хорошо известно, что клетки растений могут отвечать на действия различных паразитов окислительным взрывом, во время которого происходит резкое увеличение АФК [30, 31], способных реагировать с различными типами биомолекул и разрушать их. В ответ на механическое повреждение или поранение насекомыми в растении могут также индуцироваться фенилпропаноидные и другие фенольные соединения, которые, во-первых, могут действовать как токсичные для паразитов соединения, а во-вторых, могут служить предше-

ственниками лигнина, участвующего в укреплении механического барьера против вредителей [23, 24]. Наконец в защитные реакции вовлекается активация различных связанных с патогенезом генов (PR-гены; pathogenesis-related genes) [26, 27, 32–34]. PR-белки, являющиеся продуктами PR-генов, представлены несколькими семействами, включая β -1,3-глюканазы, хитиназы, пероксидазы, рибонуклеазы и другие. Все они играют свои роли, способствующие образованию как химических, так и механических барьеров.

Источником происхождения элиситоров могут быть патогены, непатогены, травоядные членистоногие, продукты их метаболизма и фрагменты распада клеточных стенок, не встречающиеся в живой природе разного рода загрязнители окружающей среды и синтетические соединения [16, 35, 36]. Кроме того, источником элиситоров могут стать сами растения. Действительно, в процессе атаки патогена или насекомого разрушаются клеточные стенки растения и некоторые их структурные составляющие (например, пектиновые фрагменты клеточных стенок [5, 6]) становятся элиситорами. Внутриклеточные вещества разрушенных клеток и фрагменты клеточных стенок могут мигрировать в здоровые клетки и индуцировать защитные отклики. В свою очередь, растительные энзимы, разрушая полисахариды клеточных стенок грибов и бактерий, также превращают их в элиситоры (глюканы, хитин, хитозан и другие). Таким образом, некоторые элиситоры являются структурными компонентами клеточных стенок патогенов, насекомых и растений (глюкановые и хитиновые фрагменты, бактериальный флагеллин [37, 38], липополисахариды [39], олигосахариды (OGAs) [5]), а другие представляют собой структурные компоненты клеточных стенок и внутриклеточных веществ растения (системины, инцептины и некоторые другие пептидные элиситоры). Наконец отдельные элиситоры являются эффекторами патогенов, продуцируемыми авирулентными генами [40]. В качестве элиситоров могут выступать также многие метаболиты микробного происхождения (полисахариды [41], богатые галактозой и маннозой гликопротеины [3], жирные кислоты [42] и гидролитические ферменты [43]). В целом источ-

никами происхождения элиситоров могут быть внеклеточные микробные продукты, в том числе разного рода эффекторных молекулы патогенов [44, 45], продукты распада клеточных стенок как патогенов (экзогенные элиситоры PAMPs – pathogen-associated molecular patterns, или MAMPs – microbe-associated molecular patterns) и травоядных насекомых (экзогенные элиситоры HAMPs – herbivore-associated molecular patterns), так и растений (эндогенные элиситоры DAMPs – damage-associated molecular patterns) [5, 46], а также различные абиотические факторы (синтетические и загрязняющие окружающую среду вещества) [47]. Часто один и тот же патоген или травоядное насекомое является источником не одного, а нескольких элиситоров разной химической природы [16–19].

Подавляющее большинство описанных до сих пор элиситоров вырабатываются грибами, бактериями, вирусами и насекомыми [12, 17, 48–50]. Кроме того, механические повреждения вместе с FAS-элиситорами (смотри раздел 2.3) могут привести к повышению выработки летучих веществ, запускающих активацию защитных генов, а также действующих как непрямая защита, привлекая хищников и паразитоидов для уничтожения гусениц [51]. Наконец, некоторые элиситороподобные вещества, например липосахариды ризобактерий PGPR (plant growth-promoting rhizobacteria), могут вовлекаться в симбиозные взаимоотношения между растениями и ризобактериями [52]. Бактериальный партнер растения вырабатывает химические сигналы – факторы нодуляции, которые ответственны за соответствующее распознавание бактерии растением [6, 52].

Число идентифицированных элиситоров растет (смотри, например, [5, 16, 18, 19, 53]). Поэтому для лучшей ориентации используются различные классификации, согласно которым элиситоры чаще всего разделяют на биотические и абиотические, эндогенные и экзогенные, общие и специфические [5, 6]. *Биотические элиситоры* – это элиситоры патогенного или непатогенного (PAMPs или MAMPs), растительного (DAMPs) происхождения, или источником которых являются травоядные насекомые (HAMPs). К числу *абиотических элиситоров* относятся соеди-

нения, не являющиеся продуктами метаболизма фитопатогенов, травоядных насекомых или растений, например, загрязняющие окружающую среду химические агенты (соли тяжелых металлов, многие пестициды и другие), различные синтетические ХС. *Экзогенные элиситоры* вырабатываются вне растения фитопатогенами или травоядными членистоногими, к ним также относят и различные абиотические факторы, в частности синтетические и загрязняющие окружающую среду вещества. *Эндогенные элиситоры*, которые теперь чаще называются DAMPs [54], выделяются самим растением в ходе процессов разрушения его клеток, вызванных механическими повреждениями, энзимами фитопатогенов или насекомых [55]. Эндогенные элиситоры чаще всего появляются в пространстве между стенками клеток растения (апопласт), затем мигрируют в здоровые клетки, где, как в случае PAMPs, могут выступать в качестве сигналов опасности для индуцирования защитных реакций [55]. Классическим примером эндогенных элиситоров являются олигогалактурониды (OGAs) [5, 6], образующиеся в результате разрушения пектиновых полисахаридов клеточных стенок растения галактуроназами патогенов. Кроме того, некоторые патогенные грибы могут продуцировать кутиназы, с помощью которых в растении выделяются кутиновые мономеры, действующие как DAMPs, т. е. мигрируют в здоровые клетки, где индуцируют защитные реакции [56]. Сюда же следует отнести такие пептидные элиситоры, как инцептины, возникающие в процессе атаки насекомых и переваривания ими растительных белков, а также связанные с механическими повреждениями системины (см. раздел 1.4 данной главы). *Общие (неспецифические) элиситоры* способны запускать защитные реакции в растениях разных видов, восприимчивых и невосприимчивых к соответствующему фитопатогену, они присущи многим видам и расам патогенов и вызывают защитные реакции у многих видов растений. Общие элиситоры распознаются растениями как некие общие молекулы, ассоциируемые с широким набором патогенов, и в настоящее время, в зависимости от источника происхождения, чаще всего называются PAMPs или реже – MAMPs (microbe-associated molecular patterns). Более

общий термин MAMPs возник из-за того, что непатогенные микробы также могут обладать способностью индуцировать защитные отклики растений, т. е. PAMPs могут присутствовать и у непатогенных микробов [57]. PAMPs или MAMPs – структурно консервативные, часто незаменимые для микробов и не присутствующие у растений соединения. Заметим, что DAMPs тоже, как правило, рассматриваются как общие элиситоры [6]. Однако неспецифическая природа общих элиситоров относительна и некоторые из них могут быть специфическими для ограниченного набора растений [58]. *Специфические элиситоры* запускают защитные реакции, ведущие к устойчивости только в отдельных культурах, и функционируют только в определенных взаимодействиях растение–патоген. Они вырабатываются авирулентными генами, представлены в специфической расе патогена и индуцируют устойчивость только в несущих соответствующий R-ген культурах, а следовательно отсутствие у растения хотя бы одного из необходимых для распознавания элиситора R-генов может привести к заболеванию [16, 19, 59].

1.2. Химическая природа элиситоров

Как уже говорилось выше, элиситоры часто появляются в процессе разрушения клеточных стенок патогенов и вредителей (PAMPs и HAMPs) растительными энзимами растений. Кроме того, к их появлению приводят разрушения клеточных стенок растения (DAMPs) патогенами или вредителями. В результате различных биохимических процессов фрагменты клеточных стенок патогенов и растений превращаются в низкомолекулярные элиситоры углеводной, белковой, липидной и иной химической природы, обычно включающие пектины и их олигогалактуронидные фрагменты, липиды, олигосахариды, белки и пептиды, различные комбинации этих молекул, а также соединения иной химической природы. В целом нет общей химической структуры соединений, по которой можно было бы определить, является ли это ХС элиситором или нет. Элиситоры могут принадлежать к самым разным классам химических соединений. Большинство описанных до сих пор биотических элиситоров относятся к угле-

водам, белкам и пептидам, гликопротеинам, липидам и гликолипидам. Кроме того, в качестве биотических элиситоров часто используются комплексные неочищенные биологические препараты и композиции: экстракты дрожжей, вытяжки растений, оральные секреты насекомых, препараты грибных или бактериальных культур или их клеточных стенок. К наиболее распространенным элиситорам относятся следующие.

Углеводы. Пожалуй, самыми известными классическими примерами углеводных элиситоров являются поли- и олигосахаридные фрагменты клеточных стенок грибов, включая олигомеры хитина, хитозана и β -1,3-глюканы, а также пектиновые фрагменты клеточных стенок растений (олигогалактурониды) [19, 38, 60–62].

Хитин – это линейный β -1,4-связанный полисахарид, основу которого составляют N-ацетилглюкозаминовые звенья. Он является основной компонентой экзоскелета членистоногих и других беспозвоночных [62].

Хитозан – это продукт деацетилирования хитина, основу которого составляют глюкозаминовые звенья. Он является общим полимером в панцирях многих ракообразных, присутствует в экзоскелетах насекомых и в клеточных стенках многих грибов [62]. Подробнее о хитине и хитозане можно узнать в разделе 1.3 данной главы.

β -1,3-глюканы – продукты деградации наружного слоя клеточной стенки многих фитопатогенов, они первыми контактируют с клеточной стенкой растения [60, 61]. Их источниками, в частности, являются целлюлозы и гемицеллюлозы грибов. Существует огромное разнообразие глюканов, которые различаются типом и местом гликозидных связей (α -1,3-, β -1,3-, β -1,4, β -1,6- и другие), молекулярной массой, местом и длиной боковых ответвлений, наличием в структуре молекул не только глюкозы, но и других сахаров. Однако далеко не все глюканы являются элиситорами [60, 61]. Глюканы со способностью индуцировать накопление ФА в тканях сои были впервые выделены из культурных фильтратов фитопатогенного оомицета *Phytophthora sojae* [63].

Олигогалактурониды (OGAs) – пектиновые фрагменты растений, выделяющиеся в результате разрушения пектиновых по-

лисахаридов их клеточной стенки пектолитическими ферментами патогенов. Они могут перемещаться в неинфицированные клетки и индуцировать там защитные реакции. OGAs считаются общими элиситорами, системно индуцирующими экспрессию защитных генов и синтез PIs в арабидопсисе и томатах [18, 19].

Белки и пептиды. Немало элиситоров встречается среди белков и пептидов. В целом источником происхождения ассоциированных с фитопатогенами и вредителями элиситоров пептидной природы являются жизненно важные редко мутирующие (консервативные) белки [18, 19, 35]. Эти белки распространены у всех микроорганизмов и система распознавания растения направлена на особо консервативные домены этих белков. Более подробно об элиситорах пептидной природы можно узнать в разделе 1.4 данной главы.

Гликопротеины. Элиситоры гликопротеиновой природы (белки, ковалентно связанные с углеводами) чаще всего, вызывают выработку фитоалексинов, а также иногда стимулируют рост полезных грибов *mycorrhizal* в почве [18, 19, 64, 65]. Так, гликопротеин, выделенный из клеточных суспензий гриба *Ceratocystis fimbriata*, индуцирует резкое увеличение концентрации кумарина в клеточных культурах *Plantanus acerifolia* [66, 67]. Гликопротеиновые препараты, взятые из хлебных дрожжей, вызывают продуцирование бензофенантридиновых алкалоидов в клетках *Eschscholzia californica* [66, 67]. Наконец, гликопептидные фрагменты инвертазы, являющиеся ферментами дрожжевого метаболизма, индуцируют R-гены и этилен в томатах [19, 66, 67]. Заметим, что препараты экстрактов дрожжей часто используются в качестве универсальных элиситоров. Главными элиситорными составляющими этих экстрактов являются гликопептиды [6, 66, 67]. Элиситорными свойствами обладает и углеводная часть маннансодержащих гликопротеинов. Так, взятые из дрожжевых гликопротеинов гликопептидные элиситоры с высоким содержанием маннозы индуцируют биосинтез этилена и фенилаланинаммонийлиазу (phenylalanine ammonia-lyase, PAL), которая является первым ферментом в фенилпропаноидном пути [68, 69].

Липиды и гликолипиды. Вероятно, самым известным элиситором среди липидов является арахидоновая кислота – полиеновая жирная кислота ряда C-20, широко распространенная в животном мире. Она отсутствует в тканях высших растений, но обнаруживается в составе липидов мхов и водорослей, а также некоторых грибов и оомицетов. Так, оомицеты, к которым относятся фитопатогены родов *Phytophthora* и *Pythium*, содержат более 15% арахидоновой и эйкозапентаеновой кислот от суммы всех липидов мицелия [70, 71]. В работе [72] показано, что до 90% экзогенно добавленной к клубням картофеля C¹⁴-меченной арахидоновой кислоты уже в течение 2 ч обнаруживается в составе фосфолипидов картофеля, вытесняя свойственные растениям кислоты ряда C-18: линоленовую и линолевою, также обладающих элиситорной активностью. Арахидоновая кислота индуцирует в растениях различные защитные реакции, в том числе накопление фитоалексинов, и в миллимолярных концентрациях повышает устойчивость растений картофеля к фитофторозу [6]. К данной группе элиситоров можно также отнести:

FAС-элиситоры (fatty acid-amino acid conjugates, конъюгаты жирных кислот и аминокислот), взятые у различных насекомых вида *Lepidoptera* и индуцирующие в табаке летучие монотерпены как элемент непрямой защиты [19];

каэлиферины (caeliferins) – это HAMPs, состоящие из насыщенных и мононенасыщенных сульфатированных жирных кислот с 15–20 углеродами [73]. Эти элиситоры были выделены из отпрыски саранчи *Schistocerca Americana* и способны индуцировать эмиссию летучих веществ в кукурузе;

сиринголиды (syringolids) – специфические по расе гликолипидные элиситоры, сигнализирующие о присутствии бактерий *Pseudomonas syringae pv* и индуцирующие реакцию СЧ в сое [19];

липосахаридные метаболиты ростостимулирующих ризобактерий (PGPR, plant-growth-promoting rhizobacteria), запускающие индуцированную системную устойчивость (ISR) к последующей атаке патогенов [6, 52, 74]. Липосахариды некоторых граммотрицательных бактерий индуцируют системные защитные отклики в арабидопсисе и некоторых других растениях [39, 75, 76].

ОГЛАВЛЕНИЕ

Условные обозначения.....	3
Введение	5
Глава 1. Классификация и химическая природа элиситоров	10
1.1. Источники происхождения и классификация элиситоров.....	10
1.2. Химическая природа элиситоров	16
1.3. Хитин и хитозан как экзогенные элиситоры	21
1.3.1. Химическая структура.....	22
1.3.2. Элиситорная активность	25
1.4. Пептидные элиситоры.....	32
1.4.1. Пептидные гормоны растений.....	32
1.4.2. Экзогенные пептидные элиситоры	33
1.4.3. Эндогенные пептидные элиситоры	39
Глава 2. Элиситоры и устойчивость растений	51
2.1. Устойчивость растений.....	51
2.1.1. Виды иммунитета растений.....	52
2.1.2. Неспецифический иммунитет РТИ.....	56
2.1.3. Специфический иммунитет ЕТИ.....	58
2.1.4. Модель болезнеустойчивости растений	60
2.1.5. Системная устойчивость SAR и ISR.....	61
2.2. Распознавание элиситоров	64
2.2.1. Распознавание элиситоров в случае РТИ	66
2.2.2. Распознавание элиситоров в случае ЕТИ.....	71
2.2.3. Регуляция защитных откликов и их взаимное влияние ...	79
2.3. Защитные отклики растений	87
2.3.1. Основные виды защитных откликов	87
2.3.2. Защитные отклики на механическое повреждение.....	99
2.3.3. Защитные отклики на атаку травоядных насекомых.....	105

<i>Глава 3. Применение элиситоров</i>	128
3.1. Применение элиситоров в сельском хозяйстве	128
3.1.1. Препараты на основе поли- и олигосахаридов.....	131
3.1.2. Препараты на основе органических кислот	135
3.1.3. Препараты на основе элиситоров иной химической при- роды.....	139
3.1.4. Препараты на основе микроорганизмов	151
3.2. Интенсификация биосинтеза полезных вторичных метаболитов	154
Заключение	158
Литература	160
Summary	199

Научное издание

Соколов Юрий Александрович

**ЭЛИСИТОРЫ И ИХ ПРИМЕНЕНИЕ
В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ**

Редактор *Т. С. Климович*

Художественный редактор *Д. А. Комлев*

Технический редактор *О. А. Толстая*

Компьютерная верстка *Ю. А. Агейчик*

Подписано в печать 01.03.2016. Формат 60×84 $\frac{1}{16}$. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Усл. печ. л. 11,74. Уч.-изд. л. 9,8. Тираж 100 экз. Заказ 48.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом
«Беларуская навука». Свидетельство о государственной регистрации издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/18 от 02.08.2013.

Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.