

## **РЕЦЕНЗІЇ**

---

---

**В. Н. Буров, М. О. Петрова, О. Г. Селицкая,  
Е. А. Степаньчева, Т. Д. Черменская, И. В. Шамшев**  
**ИНДУЦИРОВАННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ФИТОФАГАМ**  
**Москва: Товарищество научных знаний КМК, 2012. – 181 с.**

В книге, написанной сотрудниками Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений РАСН, рассматриваются вопросы, связанные с изучением феномена индуцированной фитофагами прямой и косвенной устойчивости растений, биохимических основ индуцированных реакций химической защиты растений, взаимодействия конститутивной и индуцированной устойчивости, а также молекулярно-генетические механизмы индуцированной устойчивости.

Книга состоит из введения, пяти глав, заключения, списка литературы и указателя таксонов.

Во введении авторы дают краткие исторические сведения об истории изучения защитных реакций живых организмов, возникающих в ответ на действие неблагоприятных биотических факторов. Отмечается, что практически до последних десятилетий XX века индуцированный иммунитет растений связывался исключительно с их реакциями на воздействие фитопатогенов. Аналогичная способность растений продуцировать защитные вещества в ответ на повреждение растительноядными животными, в частности, членистоногими, была установлена значительно позже. Так, было показано, что как искусственно наносимые, так и вызываемые фитофагами повреждения растений картофеля индуцируют образование в их листьях ингибиторов протеаз, воздействующих на пищеварительные ферменты насекомых (Green, Ryan, 1972; Naukiöja, Nakala, 1975). Основная же масса публикаций по этому вопросу относится к периоду последнего десятилетия XX века.

В монографии отражены результаты выполненных в последние годы исследований (в т.ч. собственных) по проблеме индуцированной устойчивости растений к членистоногим-фитофагам, включая феноменологическое описание явления, физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы, экологическую роль индуцированной устойчивости и практические аспекты этого вопроса.

В главе 1 «Феномен индуцируемой фитофагами устойчивости растений» рассмотрено развитие прямой индуцированной устойчивости, характеризующейся возникновением новых или резким усилением ранее существовавших конститутивных защитных реакций, направленных непосредственно на фитофага, наносящего повреждение. Авторами дана характеристика реакций прямой индуцированной химической защиты у ряда культурных растений. Обращается внимание на эффекты перекрестной устойчивости. Так, повреждения томатов гусеницами совки *Helicoverpa zea* резко повышают устойчивость этих растений к гусеницам гетероспецифического вида совки *Spodoptera exigua*.

Рассмотрены вопросы видоспецифичности реакций прямой индуцированной устойчивости, зависимости характера защитной реакции растений от пищевой специализации фитофага. В отдельный подраздел выделены вопросы косвенной индуцированной устойчивости, характеризующейся привлечением к растению, повреждаемому фитофагами, их специализированных энтомофагов. Авторы приводят список видов растений, фитофагов и энтомофагов, для которых выявлены индуцируемые фитофагами соединения, привлекающие или отпугивающие энтомофагов. Отмечается, что накопленные экспериментальные данные позволяют говорить о том, что вызываемые фитофагами повреждения оказывают влияние на характер как прямой, так и косвенной реакции индуцируемой устойчивости и на последующее развитие и поведение фитофагов и энтомофагов. Однако они не позволяют пока с необходимой степенью точности предсказать конечные результаты этого влияния, зависящие от многих составляющих.

## РЕЦЕНЗІЇ

Во второй главе изложены биохимические основы индуцированных реакций химической защиты растений в ответ на повреждение фитофагами. Авторы отмечают, что расшифровка биохимических и молекулярно-биологических механизмов индуцированного иммунитета растений представляет собой частный случай решения одной из важнейших проблем современной биологии – познания общих механизмов адаптации живых организмов к изменениям условий окружающей среды.

Наиболее характерными общими реакциями, возникающими у растений в ответ на повреждение фитофагами, являются синтез стрессовых фитогормонов, усиление катаболизма и снижение интенсивности синтеза липидов и биополимеров, интенсификация синтеза лигнина, кутина и других компонентов, укрепляющих клеточные стенки. В то же время продолжающиеся углубленные исследования позволяют в рамках общих закономерностей выявлять ряд специфических ответных реакций растений на повреждения фитофагами, связанных с таксономической или сортовой принадлежностью растений, пищевой специализацией агента, наносящего им повреждение, характером повреждений и пр.

В книге дана характеристика элиситоров, как сигнальных веществ, активирующих ответную реакцию растений на повреждение фитофагами. К числу экзогенных элиситоров биогенной природы относятся вещества, попадающие в растение или в процессе питания фитофагом вместе с их оральными секретами, или в составе железистых секретов. Эндогенные природные элиситоры защитных реакций к фитофагам имеют растительное происхождение и образуются в результате более позднего взаимодействия первичных продуктов нарушенного повреждением метаболизма с клеточными структурами растения. Примерами таких элиситоров являются олигосахариды, образующиеся при энзиматическом разрушении клеточных стенок, а также растительные стрессовые гормоны: жасмонаты, салицилаты, этилен, системин и др.

Рассмотрены ответные реакции растений на действие элиситоров, проявляющиеся в усилении образования производных монотерпенов, индола, сесквитерпенов. Отмечено, что индуцированную устойчивость растений к фитофагам может вызывать и действие абиотических стрессов, в частности, водного и солевого. Охарактеризована также реакция сверхчувствительности, более известная как механизм защиты от фитопатогенов и проявляющаяся в форме окислительного взрыва, влекущего за собой локальную гибель клеток растения и, как следствие, отрезающую вредителя от источника пищи.

Дана характеристика фитохемика – низкомолекулярных органических соединений, которые в обычных условиях не являются необходимыми для нормальных физиологических процессов роста и развития. К ним отнесены алкалоиды, некоторые непротеиногенные аминокислоты, ряд терпеноидов, фенольные вещества, лектины. Заметим, что не все вещества из этого списка подпадают под категорию не являющихся необходимыми для растений в отсутствие поражения фитофагами.

Третья глава посвящена взаимосвязи конститутивной и индуцированной устойчивости растений. Авторы отмечают, что наиболее выраженным биохимическим ответом растений на повреждающее воздействие фитофагов является изменение вторичного метаболизма, приводящее к образованию ряда веществ, препятствующих нормальному развитию фитофага на этих растениях. Однако многие вторичные метаболиты, постоянно присутствующие в растениях, являются существенной составной конститутивного иммунитета. В связи с этим обращается внимание на сложности при изучении как самого феномена индуцированных защитных реакций, так и его биохимических механизмов, включая участие отдельных классов химических соединений. Авторы приводят интересные примеры участия конститутивных и индуцибельных механизмов растений при повреждении одними и теми же вредителями, но в разное время суток. Так, растения кукурузы, повреждаемые гусеницами совок в вечерние и ночные часы, продуцируют только гексенали и гексенолы, отвечающие у них за конститутивную защиту, тогда как проявление индуцированных повреждением соединений (продуктов деградации линолевой кислоты – летучих терпеноидов и индола) обнаруживается только через несколько часов после наступления фотопазы.

Анализируя особенности метаболических ответов растений на повреждения фитофагами, авторы отмечают, что принципиальное отличие биохимических механизмов индуцированной устойчивости от реакций на абиотические стрессоры состоит в значительно большем разнообразии индуцируемых фитофагами защитных реакций, которое связано с направленностью на защиту от

широкого круга специфических объектов. Такие защитные реакции направлены непосредственно на объект, наносящий повреждение.

Четвертая глава имеет название «Молекулярно-генетические механизмы индуцированной устойчивости растений к фитофагам». В начале раздела приведена общая схема этих механизмов, включающих в себя появление элиситора, его взаимодействие с мембранным рецептором, передачу сигнального импульса к стартовому ферменту сигнальных систем, фосфорилирование/дефосфорилирование белков, в т.ч. факторов регуляции транскрипции, репрограммирование экспрессии генов. Здесь же приводится перечень наиболее изученных сигнальных систем.

Отмечается, что, несмотря на достаточно детальную изученность последовательности сигнальных событий, контролирующих локальную продукцию защитных веществ в местах повреждений и системную реакцию на уровне целого организма, многие моменты, касающиеся интимных механизмов внутриклеточной и межклеточной коммуникации при передаче сигналов, остаются малоизученными. Авторы обращают внимание на высокую информативность экспериментов с использованием растений мутантов по генам, контролирующим синтез соответствующих сигнальных соединений-фитогормонов, например системина или жасмоновой кислоты.

Системинный и просистеминный сигнальные пути биосинтеза защитных соединений, в частности, ингибиторов протеаз, рассмотрены в специальном разделе главы. Также охарактеризована роль жасмонатов в защитных реакциях, связанных с образованием летучих соединений, ингибирующих пищевую активность фитофагов, а также ингибиторов протеаз и соединений, ответственных за устойчивость к патогенам.

Отдельно рассмотрено взаимодействие жасмонатного и салицилатного сигнальных путей. Приведены данные, свидетельствующие как о возможности взаимного усиления сигналов, так и о «конфликтном» взаимодействии между этими сигнальными путями. В то же время авторы подчеркивают, что до настоящего времени не зарегистрировано фактов снижения устойчивости растений к патогенам, которое было бы вызвано повреждениями, наносимыми фитофагами.

В пятой главе оцениваются перспективы использования индуцированной защиты растений в борьбе с сельскохозяйственными вредителями. По мнению авторов, основными направлениями практического использования феномена индуцируемой защиты могут быть: 1) создание и применение синтетических препаратов – аналогов элиситоров прямой индуцированной устойчивости, повышающих сопротивляемость растения воздействию фитофагов; 2) создание и применение элиситоров косвенной индуцируемой устойчивости, способствующих увеличению эмиссии аттрактивных для энтомофагов летучих веществ, активирующих деятельность природных энтомофагов и повышающих эффективность биологической защиты; 3) создание и использование препаратов на основе семиохемиков (веществ, участвующих в информационном обмене), продуцируемых растениями и направленных на осуществление прямой или косвенной защиты соединениями, обладающими не биоцидной, а регуляторной активностью (гормональной, аттрактантной, репеллентной и пр.); 4) создание трансгенных сортов, обладающих повышенной способностью отвечать на наносимые фитофагами повреждения резким усилением продукции защитных метаболитов разного типа действия.

Отдельно рассмотрены примеры полевых экспериментов по использованию элиситоров жасмонатного типа для повышения прямой и косвенной индуцированной устойчивости.

Следует отметить, что материал в монографии представлен с междисциплинарных позиций и охватывает вопросы физиологии и биохимии растений, молекулярной биологии, энтомологии, фитопатологии и собственно защиты растений как практического направления. Преимуществом книги является доступная форма изложения, что делает ее полезной для широкого круга читателей. Значительно облегчает восприятие материала расшифровка используемой терминологии, приведенная в самом начале книги.

С другой стороны, чрезмерное упрощение некоторых вопросов можно считать и недостатком книги. В частности, приведенные в главе 4 сведения о сигналинге при восприятии сигналов, вызываемых фитофагами, по сути являются очень краткой репрезентацией патогениндуцируемых сигнальных систем, изложенных в начале столетия в известной монографии («Сигнальные системы клеток растений». – М.: Наука, 2002) и многочисленных обзорах И.А. Тарчевского. При этом

## **РЕЦЕНЗІЇ**

фактически отсутствуют современные данные об участии сигнальных посредников в индуцировании конкретных реакций растений повреждениями, наносимыми фитофагами. Слишком коротко изложены вопросы, связанные с зависимостью ответных реакций растений на повреждения фитофагами от абиотических факторов. В книге встречаются неудачные выражения и отличающиеся от традиционного написание терминов: «производные липоксигеназы» вместо «продукты липоксигназного каскада», «плазмолемма» вместо «плазмалемма» «полифенол оксидаза» вместо «полифенолоксидаза».

Естественно, отмеченные недостатки не умаляют значения книги, которая может быть использована и как монографическая сводка по вопросам устойчивости растений к фитофагам, и как современное учебное пособие для студентов и преподавателей, специализирующихся в области защиты растений.

© 2014 г. Ю. Е. Колупаев

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева  
(Харьков, Украина)*