

STATE OF THE PROBLEM PLANT RESISTANCE TO FUNGAL PATHOGENS

N.E. Bekmakhanova, O.N. Shemshura

bekmakhanova@mail.ru, olgashemshura@mail.ru

The Institute of Microbiology and Virology, Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan

Key words: immune system, the mechanism of action of elicitors, fungi, *Mortierella*, priming, fatty acid, arachidonic acid.

Abstract. In a review article presents the modern understanding the basics of plant immunity, based on two components: a base of stability, based on the reactions of plants common to many microorganisms substance - elicitors, and the stability generated by the impact of pathogens. Several examples are described sequence immune responses signaling synthesis of hormones, enzymes, and phytoalexins plant inoculation relevant pathogens.

УДК 632.937.15

СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ГРИБКОВЫМ ПАТОГЕНАМ

Н.Е. Бекмаханова, О.Н. Шемшюра

bekmakhanova@mail.ru, olgashemshura@mail.ru

РГП «Институт микробиологии и вирусологии» КН МОН РК

Ключевые слова: иммунная система, механизм, действия элиситоров, грибы, *Mortierella*, прайминг, жирные кислоты, арахионовая кислота.

Аннотация. В обзорной статье приведено современное представление основ иммунитета растений, основанных на двух составляющих: базовой устойчивости, основанной на реакциях растений на общие для многих микроорганизмов вещества – элиситоры, и устойчивости, выработанной на воздействие патогенов. На ряде примеров описана последовательность иммунных реакций передачи сигналов, синтеза гормонов, ферментов и фитоалексинов растений на инокуляцию соответствующих патогенов.

На современном этапе развития науки и практики индуцированный иммунитет растений приобретает все большее практическое значение в интегрированной системе защиты растений. Повышение устойчивости растений к болезням и вредителям под влиянием факторов биотической и абиотической природы представляет большой интерес для разработки альтернативных методов защиты растений. Индукторы, как правило, не обладают биоцидным действием, а воздействуют на вредный организм через растение, активируя его эндогенные защитные механизмы. Применение индукторов не сказывается отрицательно на экологию, не вызывает выработки у патогенов резистентности и часто, кроме защиты от болезней и вредителей, сопровождается повышением урожая культуры и его качества. Согласно современным представлениям, иммунная система растений представлена двумя формами, либо состоит из двух ветвей, или представляет собой единую сеть «секторов», которые взаимодействуют в зависимости от необходимости защиты от непатогенных или патогенных микроорганизмов [1].

По мере преодоления микроорганизмами внешних барьеров растения (кутикулярного, суберинового слоя, клеточной стенки) клетка должна «почувствовать опасность и включить систему реагирования». Растение распознает определенные молекулы (элиситоры), присущие микроорганизмам как сигнал, запускающий иммунную защиту.

К настоящему времени уже выявлен ряд элиситорных соединений: флагелин, фактор элонгации

бактерий, хитин, глюкан, ксиланаза, некоторые липофильные соединения и эргостерол [2-5]. Ряд ученых описали следующую последовательность событий при действии элиситоров: в ответ на узнавание рецепторами элиситоров в течение нескольких минут изменяются потоки ионов через клеточную мембрану; повышается концентрация Ca^{2+} в цитоплазме, который является вторичным мессенджером и активизирует кальцийзависимые протеин киназы (MAPKs), передающие сигналы в процессе фосфорилирования / дефосфорилирования; повышается уровень реактивных форм кислорода и происходит так называемый выброс. Активные формы кислорода действуют как антибиотические агенты и могут служить вторичными стресс-сигналами, индуцируя защитные реакции растения. В течение первых 10 минут активизируется синтез стрессовых гормонов. Примечательно, что обработка флагелином, бактериальным фактором элонгации через полчаса вызывала практически идентичную индукцию почти 1000 генов и подавление примерно 200 генов. Проявлением позднего ответа (часы-дни) может быть активация синтеза и накопление каллозы. Итог: переключение программы роста на систему иммунной защиты [5-7].

Распознавание сигнала опасности осуществляется клеткой растения в местах контакта с микроорганизмами. Определенные носители сигнала из инфицированных клеток могут запускать системный, приобретенный защитный ответ (SAR) в здоровых неинфицированных тканях растения, что позволяет всему растению подготовиться к отражению атаки. SAR проявляется через изменение потока ионов, в том числе кальция через мембрану, оксидативный выброс, фосфорилирование белков, гиперчувствительный ответ (HR), сопровождающийся некрозом в месте инфекции, предотвращающим распространение патогена, изменение гормонального статуса, накопление белков, имеющих отношение к патогенезу, и накопление антимикробных соединений - фитоалексинов. Согласно Dodds, Rathyen, (2010), узнавание рецепторами микробных элиситоров – это запуск базовой защиты против микроорганизмов. В растениях могут появляться гены устойчивости (PRs), белки которых распознаются эффекторами патогена, индуцируя новый тип защиты [8].

Показано, что белки-продукты PRs генов могут обладать гидролитической активностью, представляя семейство хитиназ, глюканаз, рибонуклеаз и др., а также ингибиторов протеиназ.

Взаимоотношения с непатогенной микрофлорой, например, микро-организмами ризосферы, приводят к индуцируемому системному ответу (ISR) и не сопровождаются гибелью клеток хозяина. Сигнальные молекулы этих микроорганизмов распознаются рецепторами, что в итоге может приводить к развитию устойчивости против многих патогенов [9].

Предобработка (прайминг) растений элиситорами, эффекторами патогенов, аверулентными штаммами, инокуляция микробами – симбионтами, убихиноном 50 приводит к тому, что пораженные ткани индуцируют быструю иммунную реакцию растения на последующую атаку патогенов.

Прайминг проявляется в накоплении активных форм кислорода, в синтезе *de novo* защитных гормонов, салицилата и жасмоната, в повышении экспрессии передающих сигналы белков (MARKs-кальций – зависимой протеин-киназы) и факторов транскрипции, при этом происходит образование каллозы.

Для винограда показано, что обработка листьев сульфатом- β -1,3-глюкана, а также эргостеролом и арахидоновой кислотой, выделенных из микроскопического гриба *Mortierella hydrophila* запускают активацию сигнальных путей Ca^{2+} , накопление активных форм кислорода, жасмоната и салицилата, MARKs-активность, индукцию класса 3-хитиназ, класса 2-глюканаз, белков, переносящих липиды и синтез фитоалексинов [10].

Липидный элиситор эргостерол индуцирует в винограде синтез ферментов, имеющих отношение к накоплению стилбенов. Стилбены, основные фитоалексины винограда, накапливающиеся при действии патогенов, могут служить биохимическими маркерами устойчивости растения [11-13].

В суспензионной культуре и на растеньицах винограда *in vitro* было испытано действие других элиситоров – рамнолипидов, полученных из бактерий *Pseudomonas aeruginosa*, используемых в сельском хозяйстве в качестве биосурфактантов и эмульгаторов. В суспензионной культуре рамнолипиды индуцировали изменение концентрации кальция в цитозоле, оксидативный выброс, активацию кальцийзависимой протеинкиназы и гибель клеток.

В растеньицах *in vitro* достоверно повышалась экспрессия глюканазы, ингибитора протеиназы, 9 – липоксигеназы, фенилаланинаммонийлиазы и стилбенсинтазы. Рамнолипиды (элиситоры) ингибировали прорастание спор и рост мицелия *Botrytis cinerea*. Был показан синергетический эффект их с элиситором хитозаном и фильтратом из культуры *Botrytis cinerea*, самый значительный эффект обнаружен при предобработке саженцев винограда рамнолипидами.

Предобработка штаммами бактерий *Pseudomonas fluorescens* ЧАО, *Ps. aetuginosa* 7NSK 2 и экстрактами из листьев винограда *in vitro* обуславливала индуцируемый системный ответ (ISR) в виде накопления фитоалексинов ресвератрола и виниферина в ответ на инфицирование винограда грибом *Botrytis cinerea* [14].

Подобный эффект наблюдался при обработке винограда дефицитными штаммами ризобактерий. На основании полученных результатов был сделан вывод, что прайминг (предобработка) защитного ответа при использовании различных штаммов бактерий очевидно обуславливался салициловой кислотой или стилбенами и пиохелином, и/или сидерофором пиовердином.

Это указывает на то, что индукция определяется взаимодействием специфических бактериальных штаммов с растением винограда и сосуществованием различных путей, индуцирующих устойчивость винограда против *B. cinerea*. В. Verhagen, Trotel Aziz и др. исследователи (2011) обнаружили также способность бактерий *Pantoea agglomerans* (Pa-AF2), *Bacillus subtilis* (Bs-271), *Acinetobacter lwoffii* (Al-113) и *Pseudomonas fluorescens* (Pf-CT2) индуцировать защитный эффект на инфицирование патогеном. Все испытанные бактерии и/или их экстракты индуцировали оксидативный выброс и накопление фитоалексинов ресвератрола и транс-Е-виниферина как в клеточной культуре, так и в листьях винограда. Два штамма Pf-CT2 и Al-113 были наиболее эффективны в индуцировании локального и системного ответа [15].

Индукция устойчивости растений заставляет сложнейшая экологическая обстановка в растениеводстве. В условиях экологического стресса постоянно находятся сельскохозяйственные растения, поскольку страдают от болезней и вредителей, бесконтрольного применения пестицидов, переизбытка удобрений. В таком состоянии растения просто не могут быть не иммунодефицитными. Пока единственным способом защиты восприимчивых к болезням форм растений является их обработка пестицидами. Но почти все пестициды относятся к соединениям, среди которых встречаются мутагены и канцерогены. Необходимы альтернативные методы защиты растений. Одним из наиболее перспективных принципов защиты растений является метод индуцирования их устойчивости. Метод основан не на подавлении фитопатогенов, как в случае использовании пестицидов, а на индуцировании естественного потенциала растений по иному образцу, как это происходит в природе. Индуцированная устойчивость – это искусственное активирование защитных реакций растений в течение периода их онтогенеза.

В лаборатории иммунитета растений Института биохимии им. А.И. Баха РАН (Москва) были развернуты исследования, имеющие целью изучить возможность индуцирования устойчивости растений с помощью метаболитов паразитарных грибов. Предполагалось, что элиситоры распознаются растениями, в результате чего в последних образуются фитоалексины (ФА). Из мицелия *Phytophthora infestans* изолировали 2 типа элиситоров: высокомолекулярный β -1,3- β -глюкан клеточных стенок фитопатогена, другой липогликопротеидный комплекс (ЛГП – комплекс) в составе которого содержится 57% – 59 % липидов. Способность ЛГП – комплекса индуцировать у клубней картофеля сорта Темп (R1) синтез фитоалексина ришитина оказалась в 3-5 раз выше соответствующей активности глюканов клеточных стенок. Способностью индуцировать ришитин обладали как нейтральные, так и полярные липиды комплекса. Индуцирующая активность присуща обоим классам липидов. Омыление общего липидного экстракта показало, что фракция жирных кислот является активным индуктором образования ришитина. Оказалось, что способностью индуцировать ришитин обладает только фракция полиеновых кислот. В их составе обнаружены липолевая, линоленовая, эйкозатриеновая, арахидоновая (АК) и эйкозопентаеновая (ЭПК) кислоты. Из их числа самыми активными оказались только АК и ЭПК. АК и ЭПК являются активным началом ЛГП-комплекса, выделенного из мицелия патогенного гриба *P. infestans*.

В основе индуцированной устойчивости, по-видимому, лежит способность растительной ткани быстрее и интенсивнее реагировать на внедрение паразита. Так, скорость и интенсивность

некротизации клеток картофеля и образование фитоалексинов в ответ на последующее инфицирование *P. infestans* оказалось значительно выше в индуцированных клубнях по сравнению с контрольными. Установлено также, что при ответе на стресс в индуцированных элиситором клубнях картофеля значительно сильнее, чем в контрольных, возрастает экспрессия генов, кодирующих оксипролинбогатые гликопротеины, а также метаболизм фенолов и липидов [16-17].

Л.И. Ильинская с сотр. (1998) установили, что в клубнях картофеля, системно индуцированных арахидоновой кислотой, повышается уровень активированного кислорода, в частности, супероксидного радикала. Последний образуется в концентрациях, способных затормозить развитие паразита. Очевидно, генерация активных форм кислорода является одним из слагаемых индуцированной устойчивости [17].

Арахидоновая кислота нашла применение в сельском хозяйстве против возбудителей болезней растений сахарной свеклы, картофеля, хлопка и винограда. Испытание арахидоновой кислоты из *Mortierella hydrophila*, проведенное сотрудниками Северо-кавказского института садоводства и виноградарства на площади 1 га, показало снижение поражаемости винограда мучнистой росой с 91% до 54%, при этом урожай винограда повысился в 1,5 раза, по сравнению с контролем. Не только сама арахидоновая кислота, но и продукты ее окисления способствовали увеличению элиситорной активности у растений. На картофеле арахидоновая кислота снижала заболевание ростков картофеля корневыми гнилями и ризоктониозом на 70% и 54% и повышала основной показатель качества картофеля-крахмала в 1,2 раза и в 2,9 раза содержание аскорбиновой кислоты. Двукратная обработка растений картофеля арахидоновой кислотой в концентрациях 5×10^{-5} М оказалось более эффективной против этих болезней, чем три обработки фунгицидом – поликарбацином [18-20].

Применение арахидоновой кислоты совместно с антиоксидантом гидрокситолуолом и твин-20 снижала заболеваемость сахарной свеклы церкоспорозом с 38% до 20%. Арахидоновая кислота не только снижает заболеваемость растений, но и повышает качество и урожайность широкого круга культурных растений, независимо от способа их применения, т.е. предпосевной обработки или опрыскивания в стадии вегетации. Повышает урожайность овощных и зерновых культур арахидоновая кислота на 25%, снижает накопление токсических веществ в растениях и в почве. Скорость разложения токсических веществ в растениях увеличивается в 2,2 раза, на почве в 1,9 раз [21].

Обнаружено, что арахидоновую кислоту продуцируют ряд бактерий: *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. aeruginosa*, *Acinetobacter twoffii*, ризобактерии, дрожжи: *Yarrowia lipolytica*, *Pichia pastoris*, грибы *Pythium insidiosum* и *Phytophthora infestans*.

Но самыми лучшими продуцентами АК являются грибы класса *Phycomycetes* виды, *Mortierella hydrophila*, *M. elongata*, *M. polycephala* и *M. alpina*. Представители последнего вида не патогенны, не образуют микотоксинов и потенциально аллергенных спор в условиях глубоинной ферментаций и могут найти применение на практике [19].

Можно утверждать, что в ближайшее будущее микробиологические процессы станут основным источником получения грибной арахидоновой кислоты, необходимой для медицины, фармакологии, косметики и сельского хозяйства.

Исследователи полагают, что применение элиситоров типа арахидоновой кислоты может стимулировать защитные механизмы растений и уменьшать экологическое давление использованием пестицидов.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Рябушкина Н.А. Состояние проблемы устойчивости растений к грибковым патогенам на примере представителей рода *Vitis* // Биотехнология. Теория и практика. – 2013. – №1. – с. 4-11.
- [2] Pieterse C.M.J., Van Pelt J.A., Jon.J., Parchmann S., Mueller. M.J., et.al. *Rhizobacteria* mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* requires sensitivity to jasmonate and ethylene but is not accompanied by an increase in their production // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* - 2000. - №57. - P.123-134.
- [3] Boller Th., Felix G.A. Renaissance of Elicitors: Perception of elicitors: perception microbe – associated molecular patterns and danger signals by pattern – recognition receptors // *Annu. Rev. Plant Biomet.* - 2009. - Vol. 60. – P. 379-406.
- [4] Shores M., Harman G.E., Mastouri F. Induced Systemic Resistance and Plant Responses to Fungal Biocontrol Agents // *Annu. rev. of phytopathology* / Ed. N. K. Van Alphen, ed. - Palo Alto (Calif.). – 2010. - Vol. 48. - P. 21-43.

- [5] Walters D., Walsh D., Newton A. and Lyon G. Induced resistance for plant disease control: maximizing the efficacy of resistance elicitors // *Phytopathology*. - 2005. - №95. - P. 1368-1373.
- [6] Pressing C.L., Kuc J.A. Arachidonic acid – related elicitors of the hypersensitive response in potato and enhancement of their activities by glucans from *Phytophthora in fastens* (Mont.) de Bary // *Archives Biochemistry and Biophysics* - 1985. – Vol. 236. - №1. - P. 379-389.
- [7] Spoel S.H. and Dong X. How do plants achieve immunity defense without specialized immune cells // *Nature Reviews Immunology*. - 2012. - Vol.12. - P. 89-100.
- [8] Dodds P.N. and Rathien J.P. Plant immunity: to wards an integrated view of plant – pathogen interactions // *Nature Reviews Genetics*. - 2010. - Vol. 11. - P. 539-548.
- [9] Pieterse C.M.J., Dicke M. Plant interaction with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology // *Trend Plant Sci*. - 2007. - Vol. 12. - P. 564-569.
- [10] B. Roatti, M. Perazzolli, C. Gessler and I. Pertof. Abiotic Stresses Affect *Trichoderma harzianum* T-39-induced resistance to downy mildew in Grapevine // *Phytopathology*. The American Phytopathological Society. - 2013. -Vol. 103. - №12. - P. 1227-1234.
- [11] Conrad V. Molecular aspects of defense priming // *Trends in Plant Science*. - 2011. - Vol. 16 - P. 524-531.
- [12] Pastora V., Lunab E., Mauch – Manic B., Jonb J., Florsa V. Primed plants do not forget // *Environmental and Experimental Botany*. Available online. - 5 March 2012.
- [13] Malacarne G., Vrhovsek V., Zulini L., Cestaro A. and et.al. Resistance to *Plasmopara viticola* in a grapevine segregating population is associated with stilbenoid accumulation and with specific host transcriptional responses // *BMC Plant Biol*. - №11. - P. 114.
- [14] Varnier A.L., Sanchez L., Vatsa P., Boudesocgue L., Garcia – Brugger A., Rabinoclina F., et.al. Bacterial rhamnolipids are novel MAMPS conferring resistance to *Botrytis cinerea* in grapevine // *Plant Cell Environ*. - 2009. - Vol. 323. - P. 178-198.
- [15] Verhagen B.W., Trostel Aziz P. *Pseudomonas spp.* – induced systemic resistance to *Botrytis cinerea* is associated with induction and priming of defence responses in grapevine // *J. Exp. Bot*. - 2010. - Vol. 61. – P. 249-260.
- [16] Озерецковская О.Л. Индуцированная устойчивость растений биогенными элиситорами фитопатогенов // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 1994. – Т. 30. – Вып. 3. – С. 325-339.
- [17] Ильинская Л.И., Чаленко Г.И., Переход Е.А. Индукция супероксидного радикала в клубнях картофеля под действием арахидоновой кислоты // *Доклады Академии наук*. – 1998. – Т. 359. - №6. – С. 828-831.
- [18] Васюкова Н.И., Герасимова Н.Г., Озерецковская О.Л. Роль салициловой кислоты в болезнеустойчивости растений // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 1999. – Т. 35. - №5. – С. 557-563.
- [19] Дедюхина Э.Г., Чистякова Т.И., Вайнштейн М.Б. Биосинтез арахидоновой кислоты микроорганизмами (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 2011. – Т. 47. - №2. – С. 125-134.
- [20] Eroshin V.K. and Dedyukhina E.G. Effect of lipids from *Mortierella hydrophila* on plant resistance to phytopathogens // *World journal of microbiology and biotechnology*. – 2002. - №18. – P. 165-167.
- [21] Ivanyuk V.G., Chalova L.I., Yurganova L.A., Ozeretskovskaya O.I., Karavaeva K.A. Immunization of tomatoes by biogenic inductors of defence reactions // *Vestnik selskohozyaistvennoi nauki*. – 1990. – Vol. 5 (404). – P. 144-146.

REFERENCES

- [1] Rjabushkina N.A. Sostojanie problemy ustojchivosti rastenij k gribkovym patogenam na primere predstavitelej roda *Vitis* // *Biotehnologija. Teorija i praktika*. – 2013. - №1. - c. 4-11.
- [2] Pieterse C.M.J., Van Pelt J.A., Jon.J., Parchmann S., Mueller. M.J., et.al. Rhizobacteria mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* requires sensitivity to jasmonate and ethylene but is not accompanied by an increase in their production // *Physiol. Mol. Plant Pathol*. - 2000. - №57. - P.123-134.
- [3] Boller Th., Felix G.A. Renaissance of Elicitors: Perception of elicitors: perception microbe – associated molecular patterns and danger signals by pattern – recognition receptors // *Annu. Rev. Plant Biomet*. - 2009. - Vol. 60. – P. 379-406.
- [4] Shores M., Harman G.E., Mastouri F. Induced Systemic Resistance and Plant Responses to Fungal Biocontrol Agents // *Annu. rev. of phytopathology* / Ed. N. K. Van Alpen, ed. - Palo Alto (Calif.). – 2010. - Vol. 48. - P. 21-43.
- [5] Walters D., Walsh D., Newton A. and Lyon G. Induced resistance for plant disease control: maximizing the efficacy of resistance elicitors // *Phytopathology*. - 2005. - №95. - P. 1368-1373.
- [6] Pressing C.L., Kuc J.A. Arachidonic acid – related elicitors of the hypersensitive response in potato and enhancement of their activities by glucans from *Phytophthora in fastens* (Mont.) de Bary // *Archives Biochemistry and Biophysics* - 1985. – Vol. 236. - №1. - P. 379-389.
- [7] Spoel S.H. and Dong X. How do plants achieve immunity defense without specialized immune cells // *Nature Reviews Immunology*. - 2012. - Vol.12. - P. 89-100.
- [8] Dodds P.N. and Rathien J.P. Plant immunity: to wards an integrated view of plant – pathogen interactions // *Nature Reviews Genetics*. - 2010. - Vol. 11. - P. 539-548.
- [9] Pieterse C.M.J., Dicke M. Plant interaction with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology // *Trend Plant Sci*. - 2007. - Vol. 12. - P. 564-569.
- [10] B. Roatti, M. Perazzolli, C. Gessler and I. Pertof. Abiotic Stresses Affect *Trichoderma harzianum* T-39-induced resistance to downy mildew in Grapevine // *Phytopathology*. The American Phytopathological Society. - 2013. -Vol. 103. - №12. - R. 1227-1234.
- [11] Conrad V. Molecular aspects of defense priming // *Trends in Plant Science*. - 2011. - Vol. 16 - P. 524-531.
- [12] Pastora V., Lunab E., Mauch – Manic B., Jonb J., Florsa V. Primed plants do not forget // *Environmental and*

Experimental Botany. Available online. - 5 March 2012.

[13] Malacarne G., Vrhovsek V., Zulini L., Cestaro A. and et.al. Resistance to *Plasmopara viticola* in a grapevine segregating population is associated with stilbenoid accumulation and with specific host transcriptional responses // *BMC Plant Biol.* - №11. - R. 114.

[14] Varnier A.L., Sanchez L., Vatsa P., Boudesocgue L., Garcia – Brugger A., Rabinoclina F., et.al. Bacterial rhamnolipids are novel MAMPS conferring resistance to *Botrytis cinerea* in grapevine // *Plant Cell Environ.* - 2009. - Vol. 323. - P. 178-198.

[15] Verhagen B.W., Trostel Aziz P. *Pseudomonas* spp. – induced systemic resistance to *Botrytis cinerea* is associated with induction and priming of defence responses in grapevine // *J. Exp. Bot.* - 2010. - Vol. 61. – P. 249-260.

[16] Ozereckovskaja O.L. Inducirovannaja ustojchivost' rastenij biogennymi jelisitorami fitopatogenov // *Prikladnaja biohimija i mikrobiologija.* – 1994. – Т. 30. – Vyp. 3. – S. 325-339.

[17] Il'inskaja L.I., Chalenko G.I., Perehod E.A. Indukcija superoksidnogo radikala v klubnjah kartofelja pod dejstviem arahidonovoj kisloty // *Doklady Akademii nauk.* – 1998. – Т. 359. - №6. – S. 828-831.

[18] Vasjukova N.I., Gerasimova N.G., Ozereckovskaja O.L. Rol' salicilovoj kisloty v bolezneustojchivosti rastenij // *Prikladnaja biohimija i mikrobiologija.* – 1999. – Т. 35. - №5. – S. 557-563.

[19] Dedjuhina Je.G., Chistjakova T.I., Vajnshtejn M.B. Biosintez arahidonovoj kisloty mikroorganizmami (obzor) // *Prikladnaja biohimija i mikrobiologija.* – 2011. – Т. 47. - №2. – S. 125-134.

[20] Eroshin V.K. and Dedyukhina E.G. Effect of lipids from *Mortierella hydrophila* on plant resistance to phytopathogens // *World journal of microbiology and biotechnology.* – 2002. - №18. – R. 165-167.

[21] Ivanyuk V.G., Chalova L.I., Yurganova L.A., Ozeretskoykaya O.I., Karavaeva K.A. Immunization of tomatoes by biogenic inducers of defence reactions // *Vestnik selskohozyaistvennoi nauki.* – 1990. – Vol. 5 (404). – P. 144-146.

САҢЫРАУҚҰЛАҚ ПАТОГЕНДЕРІНЕ ӨСІМДІКТИҢ ТӨЗІМДІЛІГІНІҢ ҚАЗІРГІ МӘСЕЛЕСІ

Бекмаханова Н.Е., Шемшүра О.Н.

Шолу мақалада өсімдіктің иммунитеті негіздерінің екі құрамынан тұратын: элиситорлар – бұл заттар көптеген микроорганизмдер үшін жалпы өсімдіктердің реакциясына негізделген базальқ төзімділік, және патогендірінің әсеріне пайда болған төзімділік туралы қазіргі көрінісі ұсынылған. Көптеген мысалдарда тиісті патогендерді инокуляциялауына өсімдіктердің сигналдарды, гормондардың синтезін, ферменттерді және фитоалексиндерді беретін иммундық реакциялардың жүйелілігі сипатталды.

Тірек сөздер: иммундық жүйе, механизмі, элиситорлардың әрекеті, саңырауқұлақтар, *Mortierella*, прайминг, майлы қышқылдар, арахидон қышқылы.

Сведения об авторах:

1. Бекмаханова Н.Е. – главный научный сотрудник лаборатории защиты растений, д.б.н., ул. Богенбай батыра 103, РГП «Институт микробиологии и вирусологии» КН МОН РК, bekmakhanova@mail.ru

2. Шемшүра О.Н. – заведующая лаборатории защиты растений, к.б.н. ул. Богенбай батыра 103, РГП «Институт микробиологии и вирусологии» КН МОН РК, olgashemshura@mail.ru

Поступила 19.09.2014 г.