

ИНДУКЦИЯ ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ МИКРОБИАЛЬНЫМИ ЭЛИСИТОРАМИ

Решетникова С.Н., кандидат сельскохозяйственных наук,

тел. 8(8422) 55-95-47, reset-69@mail.ru

ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ

Яковлева О.Н., кандидат биологических наук,

тел. 89033367710, personal765076@mail.ru

Козяр А.А., студентка, anastasiakozar12@gmail.com

Софина У.А., студентка, ul.sofina@yandex.ru

**Институт агробиотехнологии ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА
имени К.А. Тимирязева**

Ключевые слова: биогенные элиситоры, флагеллин, *flg22*, *elf18*, липопептиды, харпины, *MF3*, *PAMP/MAMP*, *PTI*, индуцированная системная устойчивость (*ISR*), рецепторы растений, иммунитет растений, защитные ответы растений.

В статье приведен обзор современных данных об элиситорах микробного происхождения — сигнальных молекулах, распознаваемых растениями и запускающих каскады защитных реакций. Рассмотрены основные классы микробных элиситоров: белковые и пептидные, липопептиды бактерий рода *Bacillus*, а также олигосахаридные элиситоры хитин, хитозан и целлюлозоолигосахариды. Для каждого класса элиситоров описаны механизмы узнавания растительными рецепторами *FLS2*, *FLS3*, *EFR*, *LORE*, *LysM*-содержащие рецепторы, *IGP1*, особенности сигнальных путей и индуцируемые защитные реакции. Отдельное внимание уделено видовой специфичности распознавания и стратегиям патогенов, направленным на уклонение от иммунного ответа. Проанализирован спектр защитного действия элиситоров на различных сельскохозяйственных культурах против широкого круга патогенов — бактерий, грибов, вирусов, оомицетов и насекомых-вредителей. Обобщены данные о возможности совместного применения элиситоров с разными механизмами действия для усиления защитного эффекта, а также о создании химерных

конструкций (MF2/MF3). Сделан вывод о перспективности использования микробных элиситоров как основы для экологически безопасных средств защиты растений, соответствующих принципам «зелёных» технологий и способствующих снижению пестицидной нагрузки на агроценозы.

Введение. Ежегодно аграрный сектор экономики несёт колоссальные убытки из-за поражения растений грибными и бактериальными инфекциями. Пестициды как традиционные методы борьбы исчерпывают свой ресурс: патогены мутируют, а почва накапливает токсины. В условиях внешнеполитического давления сохраняется высокая степень зависимости объёмов урожая от импорта средств защиты растений, что создаёт риски для продовольственной безопасности страны и подчёркивает актуальность поиска отечественных альтернатив.

В связи с этим, особую значимость приобретают исследования, направленные на повышение врождённой устойчивости растений без вреда природе. Современные подходы основываются на активации природных ресурсов иммунитета растений, что полностью соответствует приоритетам Стратегии развития агропромышленного комплекса Российской Федерации до 2030 года [1], которая в качестве перспективной задачи определяет развитие и внедрение новых агrobiотехнологий.

За последние десятилетия учёные расшифровали ключевые механизмы сигнализации, которые запускаются при контакте фитопатогена с растительной клеткой. Специфические молекулы-сигналы, образующиеся в очаге инфекции, получили название элиситоров.

Особый интерес среди них представляют элиситоры микробного происхождения. В отличие от синтетических аналогов, они являются естественными сигнальными молекулами, узнаваемыми растением в ходе эволюции, что обеспечивает более мягкий и физиологичный запуск защитных реакций. Кроме того, микроорганизмы-продуценты открывают широкие возможности для биотехнологического синтеза — они экономичны в культивировании, позволяют получать

стандартизированные препараты и полностью соответствуют концепции «зелёных» технологий в растениеводстве.

Именно здесь исследование индукции иммунитета растений с помощью микробных элиситоров приобретает ключевое значение. Разработка методов их применения позволит решить задачу предупредительной защиты: вместо того чтобы травить вредителя, мы «тренируем» иммунитет растения, делая его невосприимчивым к широкому спектру болезней на начальном этапе заражения. Такой подход напрямую отвечает на вызовы фитосанитарных рисков, связанных с распространением болезней растений, которые обозначены в государственной стратегии как одна из ключевых угроз развитию отрасли [1].

Практическая востребованность таких исследований обусловлена запросами со стороны агрохолдингов и фермерских хозяйств, заинтересованных в получении экологически чистой продукции; селекционеров, работающих над созданием устойчивых сортов, а также производителей средств защиты растений, ищущих новые активные ингредиенты.

Несмотря на значительный объем накопленных знаний о природе элиситоров и механизмах узнавания их растительными клетками, многие аспекты практического использования микробных продуцентов остаются разрозненными. Отсутствует целостная картина, описывающая, какие именно микроорганизмы и продукты их метаболизма наиболее эффективны для индукции неспецифического иммунитета у растений.

Наше исследование посвящено систематизации накопленных знаний. Для этого обратимся к характеристике основных типов микробных элиситоров, известных на сегодняшний день.

Элиситорные белки и пептиды микроорганизмов. Флагеллин - это белок, из которого построены жгутики бактерий [2]. Один из самых сильных и изученных элиситоров. Большинство растений имеют рецептор FLS2 (чувствительная к флагеллину киназа), распознающий консервативную часть белка. В основе распознавания бактериальной инфекции большинством растений лежит взаимодействие рецепторной киназы FLS2 с высококонсервативным эпитопом флагеллина — пептидом flg22. Эволюция наделила различные таксоны растений

собственными системами детекции бактериального флагеллина. Так, растения риса (*Oryza sativa*) распознает С-концевой фрагмент этого белка длиной около 35 аминокислот (CD2-1), тогда как представители семейства Пасленовые (*Solanaceae*), в том числе томат (*Solanum lycopersicum*) и картофель (*Solanum tuberosum*), используют иной механизм. Они детектируют N-концевой эпитоп flgII-28, отличный от классического flg22, с помощью специализированного рецептора FLS3.

Связывание флагеллина с рецептором инициирует сложный внутриклеточный сигнальный каскад. Данный ответ носит неспецифический характер и эффективен против широкого круга жгутиковых бактерий.

В процессе коэволюции некоторые фитопатогенные бактерии выработали механизмы уклонения от растительного иммунитета. Так, *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*, *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* и *Ralstonia solanacearum* приобрели модифицированные варианты последовательности flg22. Такие мутации позволяют патогенам избегать полноценного распознавания рецептором FLS2 у арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) и паслёновых культур, что снижает эффективность защитного ответа.

Изучение молекулярных основ устойчивости паслёновых к бактериям с модифицированным flg22 привело к открытию альтернативного рецептора FLS3, распознающего консервативный эпитоп flgII-28 [2].

Липосахариды (LPS). В соответствии с классификацией, предложенной в обзоре Сунь Г. и др. (2025), все олигосахаридные элиситоры могут быть разделены по происхождению и структуре на несколько ключевых групп, каждая из которых обладает уникальными механизмами восприятия и индукции защитных реакций [3].

Хитинолигосахариды (ХТОС) являются наиболее изученными микроб-ассоциированными молекулярными паттернами (МAMP). Они представляют собой фрагменты хитина — основного компонента клеточной стенки грибов. Восприятие ХТОС у растений осуществляется рецепторами, содержащими лейциновые повторы и LysM-домены.

Хитозанолигосахариды (ХТКОС) образуются в результате деацетилирования хитина, которое часто используется патогенными

грибами как стратегия маскировки для уклонения от иммунного ответа растения. Из-за этой модификации ХТСОС слабее связываются с каноническими рецепторами хитина, однако они сами по себе являются мощными индукторами иммунитета и находят широкое применение в сельскохозяйственной практике благодаря своей растворимости и низкой токсичности. Специфические рецепторы для ХТСОС у растений на сегодняшний день точно не идентифицированы.

Целлюлозные олигосахариды (ЦЕЛ) — это олигомеры β -1,4-глюкана, которые могут происходить как из клеточной стенки растения (действуя как DAMP), так и из клеточных стенок микроорганизмов (выступая как MAMP) [3].

Наиболее детально изучено их действие на модельном растении *Arabidopsis thaliana*, где LPS от патогенов *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas aeruginosa* и *Xanthomonas campestris* распознаются специализированным рецептором LORE, запуская продукцию активных форм кислорода и активацию защитных генов. У растений томата показана высокая эффективность LPS от возбудителя бактериального увядания *Ralstonia solanacearum*, вызывающая изменения метаболизма с накоплением оксипинов и гидроксикоричных амидов. Кроме того, LPS-индуцированная устойчивость зафиксирована у риса, перца и табака при взаимодействии с различными видами *Xanthomonas* и *Pseudomonas*.

Другим консервативным бактериальным белком, идентифицированным как MAMP-элиситор, стал фактор элонгации Tu (EF-Tu). К его открытию привело наблюдение, что экстракты бактерий с модифицированным или отсутствующим флагеллином по-прежнему вызывали характерный защитный ответ у растений. Из экстракта *Escherichia coli* был выделен EF-Tu, элиситорная активность которого обусловлена N-концевым пептидом из 18 аминокислотных остатков, получившим название elf18. Более короткий фрагмент (elf12) оказался не просто неактивен, а выступал в роли антагониста, блокируя действие elf18.

Распознавание elf18 осуществляется рецептором EFR, принадлежащим, как и рецепторы флагеллина FLS, к XII подгруппе семейства LRR-содержащих рецепторных киназ. Гомологи EFR обнаружены у многих растений, включая виды *Brassicaceae* и *Oryza*

sativa L. Белок EF-Tu есть у всех бактерий, но в роли сильного элиситора, как *elf18*, он выступает у ограниченного круга, например, у *E. coli*, *Agrobacterium* и *Sinorhizobium*. У таких опасных патогенов как *Pseudomonas syringae* этот элиситор ослаблен, что помогает им уклоняться от иммунитета [2].

Рецептор EFR, узнающий *elf18*, в природе найден только у крестоцветных (включая арабидопсис, капусту, редис). Другие культуры, такие как рис или томат, этим рецептором не обладают, но их можно "научить" распознавать EF-Tu методами генной инженерии.

Липопептиды. В работе С.Д. Румянцева с соавторами (2024) на примере пшеницы и зеленоглазой тли *Schizaphis graminum* было детально исследовано элиситорное действие липопептидов бактерий рода *Bacillus* [4]. Авторы показали, что обработка растений как живыми бактериальными штаммами, так и выделенными из них липопептид-обогащёнными фракциями (LRF) запускает индуцированную системную устойчивость (ISR). Особого внимания заслуживает тот факт, что в ходе исследования впервые была продемонстрирована элиситорная роль фенгидина в запуске системной устойчивости пшеницы к сосущему вредителю. Липопептидные элиситоры, продуцируемые бактериями рода *Bacillus*, демонстрируют широкий спектр защитного действия на различных сельскохозяйственных культурах, эффективно индуцируя системную устойчивость как против фитопатогенных грибов, так и против насекомых-вредителей.

На модели арабидопсиса показано, что липопептиды эффективно защищают растение от возбудителя серой гнили — гриба *Botrytis cinerea*. На плодах мандарина установлена эффективность липопептидов против гриба *Penicillium digitatum* — возбудителя зелёной плесени. На сахарной свёкле липопептиды из *Bacillus atyloliquefaciens* защищают от протиста *Polymyxa betae* — переносчика вируса ризомании. Элиситорное действие липопептидов снижает заражение корней в 10–16 раз за счёт индукции ISR без прямого воздействия на патогена.

Подтверждена эффективность липопептидных элиситоров на других культурах: они индуцируют системную устойчивость у риса против пирикулярноза (*Magnaporthe oryzae*), у томата против серой

гнили (*Botrytis cinerea*), а у винограда — против различных грибных патогенов [4].

Харпины. Короткий пептид N21, соответствующий N-концевому участку харпина Hra1 из *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, сохраняет ключевые функции полноразмерного белка и даже превосходит его по некоторым параметрам. Пептид N21 эффективно защищает растения от широкого круга патогенов: табак — от вируса табачной мозаики (TMV) и бактерии *Pectobacterium carotovorum*; персик — от возбудителя бурой гнили *Monilinia fructicola*; клубнику и томат — от серой гнили *Botrytis cinerea*. Помимо защиты от болезней, N21 стимулирует рост томатов, перца, огурцов, дыни и пшеницы, а также повышает засухоустойчивость табака (даже лучше, чем полноразмерный Hra1) [2].

Белок MF3, выделенный из *Pseudomonas fluorescens*, проявляет защитную активность против широкого круга патогенов, включая вирус табачной мозаики (BTM), различные фитопатогенные грибы и оомицеты [5]. Наиболее детально его эффективность изучена на табаке (*Nicotiana tabacum*) в отношении BTM. Кроме того, в статье Д.В. Ерохина и др. (2024) указано, что MF3 защищает картофель и томат от вирусных инфекций, а также индуцирует системную устойчивость у ряда других однодольных и двудольных растений.

Важной особенностью MF3 является то, что его механизм действия отличается от механизма другого элиситора — MF2 из *Bacillus thuringiensis*. В отличие от MF2, MF3 не вызывает ранних защитных реакций (таких как окислительный взрыв или изменение ионного обмена), а действует, предположительно, через прайминг защитных генов. Благодаря различию в механизмах, совместное применение MF3 и MF2 (в виде смеси или химерного белка) обеспечивает более сильный защитный эффект против BTM на табаке, чем каждый белок по отдельности.

Дополнительными преимуществами MF3 являются его термостабильность, он сохраняет активность после кипячения, и длительное действие — индуцированная устойчивость сохраняется у растений не менее месяца.

Заключение. Микробные элиситоры представляют собой перспективную основу для экологически безопасных средств защиты

растений. Их ключевое преимущество — способность запускать неспецифический иммунитет (РТИ) через взаимодействие с растительными рецепторами, что обеспечивает защиту широкого спектра действия против бактерий, грибов, вирусов и насекомых-вредителей.

Видоспецифичность распознавания, например, флагеллина рецепторами FLS2, FLS3 или EF-Tu рецептором EFR, отражает коэволюцию растений и патогенов, а способность последних модифицировать элиситорные последовательности стимулирует «эволюционную гонку вооружений» и появление у растений новых рецепторов.

Особый интерес представляют липопептиды *Bacillus*, эффективные не только против грибов, но и против насекомых (впервые показано для фенгигина на пшенице против тли). Комбинирование элиситоров с разными механизмами действия (например, MF2 и MF3) усиливает защитный эффект, что открывает перспективы создания мультикомпонентных препаратов [6].

Практическая значимость подтверждена для широкого круга культур (пшеница, рис, томат, картофель, табак, персик, клубника, виноград, цитрусовые, сахарная свёкла). Дальнейшие исследования должны быть направлены на поиск новых рецепторов, изучение механизмов прайминга, разработку химерных конструкций и проведение полевых испытаний. Микробные элиситоры — реальная основа для снижения пестицидной нагрузки и повышения устойчивости сельскохозяйственного производства в соответствии с приоритетами Стратегии развития АПК до 2030 года.

Библиографический список:

1. Об утверждении Стратегии развития агропромышленного и рыбохозяйственного комплексов Российской Федерации на период до 2030 года: Распоряжение Правительства РФ от 12.04.2020 N 993-р (с изм. и доп.). Доступ из сайта Россельхознадзора. URL: <https://69.fsvps.gov.ru/files/rasporjazhenie-993-r-ot-12-04-2020/> (дата обращения 11.03.2026)
2. Щербакова Л.А., Джавахия В.Г., Duan Y., Zhang J. Микробные белки - элиситоры устойчивости растений к фитопатогенам и их

потенциал для экологически ориентированной защиты сельскохозяйственных культур. Текст: электронный// Сельскохозяйственная биология, 2023, том 58, № 5, с. 789-820. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/mikrobnnye-belki-elisitory-ustoychivosti-rasteniy-k-fitopatogenam-i-ih-potentsial-dlya-ekologicheskii-orientirovannoy-zaschity/viewer> (дата обращения 11.03.2026)

3. Сунь Г., Сяо Ю., Инь Х., Ю К., Ван И., Ван Ю. Oligosaccharide elicitors in plant immunity: Molecular mechanisms and disease resistance strategies. Текст: электронный// Plant Commun. 2025 Dec 8;6(12):101469. doi: 10.1016/j.xplc.2025.101469. Epub 2025 Aug 5. URL: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/40754821/> (дата обращения 11.03.2026)

4. Румянцев С.Д., Алексеев В.Ю., Сорокан А.В., Бурханова Г.Ф., Черепанова Е.А., Максимов И.В., Веселова С.В. Search for biocontrol agents among endophytic lipopeptide-synthesizing bacteria *Bacillus* spp. to protect wheat plants against Greenbug aphid (*Schizaphis graminum*). Текст электронный// Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektcii, 2024 Jun;28(3):276–287. doi: 10.18699/vjgb-24-32. URL: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11214898/> (дата обращения 12.03.2026)

5. Ерохин Д.В., Синельников И.Г., Шашков И.А., Девисенко Ю.А., Поплетаева С.Б., Щербакова Л.А., Джавахия В.Г. Получение химерного белка-элиситора MF2/MF3 и оценка его защитной активности против вируса табачной мозаики. Текст электронный// Сельскохозяйственная биология, 2024, том 59, № 3, с. 446-459. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/poluchenie-himernogo-belka-elisitora-mf2-mf3-i-otsenka-ego-zaschitnoy-aktivnosti-protiv-virusa-tabachnoy-mozaiki/viewer> (дата обращения 13.03.2026)

6. Новикова И.И., Попова Э.В., Краснобаева И.Л., Коваленко Н.М. Биологическое обоснование использования индукторов устойчивости на основе хитозана для повышения эффективности биофунгицидов. Текст электронный// Сельскохозяйственная биология, 2021, том 56, № 3, с. 511-522. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/biologicheskoe-obosnovanie-ispolzovaniya-induktorov-ustoychivosti-na-osnove-hitozana-dlya-povysheniya-effektivnosti-biofungitsidov/viewer> (дата обращения 13.03.2026)

INDUCTION OF PLANT IMMUNITY BY MICROBIAL ELICITORS

Reshetnikova S.N.

FSBEI HE Ulyanovsk SAU

Yakovleva O.N., Kozyar A.A., Sofina U.A.

**Institute of Agrobiotechnology FSBEI HE RGAU-MSHA
named after K.A. Timiryazev**

Keywords: *Biogenic elicitors, flagellin, flg22, elf18, lipopeptides, harpins, MF3, PAMP/MAMP, PTI, induced systemic resistance (ISR), plant receptors, plant immunity, plant defense responses.*

*This article provides an overview of current data on microbial elicitors—signaling molecules recognized by plants that trigger cascades of defense responses. The main classes of microbial elicitors are considered: protein and peptide elicitors, lipopeptides of bacteria of the genus *Bacillus*, as well as oligosaccharide elicitors chitin, chitosan, and cellulose oligosaccharides. For each class of elicitors, the mechanisms of recognition by plant receptors FLS2, FLS3, EFR, LORE, LysM-containing receptors, and IGP1, as well as the features of signaling pathways and the induced defense responses, are described. Particular attention is paid to the species-specificity of recognition and pathogen strategies aimed at evading the immune response. The spectrum of protective action of elicitors on various agricultural crops against a wide range of pathogens—bacteria, fungi, viruses, oomycetes, and insect pests—is analyzed. This review summarizes data on the potential for the combined use of elicitors with different mechanisms of action to enhance their protective effects, as well as the creation of chimeric constructs (MF2/MF3). It concludes that microbial elicitors offer potential as the basis for environmentally friendly plant protection products that adhere to green technology principles and help reduce the pesticide load on agroecosystems.*