



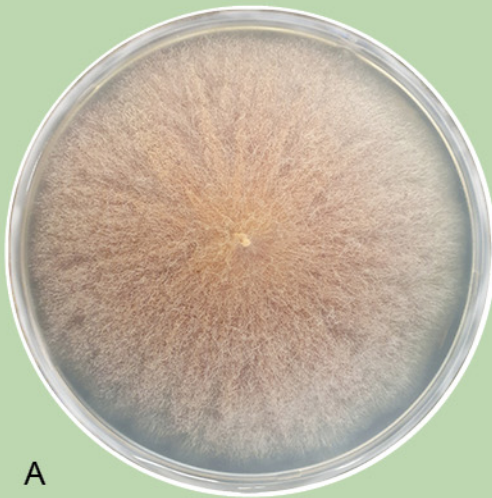
ISSN 1727-1320 (Print),  
ISSN 2308-6459 (Online)

# ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

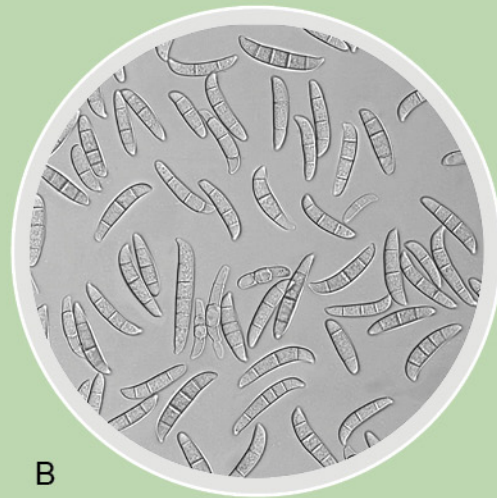
---

## PLANT PROTECTION NEWS

2023 TOM VOLUME 106 ВЫПУСК ISSUE 3



A



B



C



D

Санкт-Петербург  
St. Petersburg, Russia

**Для оформления обложки использованы изображения гриба *Fusarium sambucinum* и пораженные им клубни картофеля (к статье Гагкаевой Т.Ю. и др., стр. 137–145) [ориг]:**

Культура гриба *Fusarium sambucinum* (MFG 70133) (A), макроконидии гриба на SNA (B), Фузариозная сухая гниль картофеля: с. Арроу (C) и с. Гала (D).

**For the cover design, the images of *Fusarium sambucinum* and Fusarium dry rot of potatoes were used (to the publication Gagkaeva T.Yu. et al., p. 137–145) [orig]:**

*Fusarium sambucinum* (MFG 70133) on PSA (A), macroconidia on SNA (B), Fusarium dry rot of potatoes: cv. Arrow (C) and cv. Gala (D).

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
“Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений”  
(ФГБНУ ВИЗР)

All-Russian Institute of Plant Protection

ISSN 1727-1320 (Print),  
ISSN 2308-6459 (Online)

# В Е С Т Н И К ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

---

PLANT PROTECTION NEWS

2023    TOM    106    ВЫПУСК    3  
          VOLUME            ISSUE

Санкт-Петербург  
St. Petersburg, Russia  
2023

# ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Научно-теоретический рецензируемый журнал

Основан в 1939 г.

Издание возобновлено в 1999 г.

Учредитель: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (ВИЗР)

Зарегистрирован в ГК РФ по печати № 017839 от 03 июля 1998 г.

Главный редактор: В.А. Павлюшин

Зам. гл. редактора: В.И. Долженко, Ю.С. Токарев

Ответственный секретарь: В.К. Моисеева

Технический секретарь: С.Г. Удалов

Корректоры англоязычных текстов: Ч. Краснов, Ю.С. Токарев

Технический помощник: А.Г. Конончук

**Журнал «Вестник защиты растений» (ISSN: 1727-1320) включен  
в «Перечень изданий ВАК РФ» по следующим научным специальностям и отраслям науки:**

**1.5.14** – Энтомология (биологические науки),

**1.5.18** – Микология (биологические и сельскохозяйственные науки),

**4.1.1** – Общее земледелие. Растениеводство (биологические и сельскохозяйственные науки),

**4.1.2** – Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические и сельскохозяйственные науки),

**4.1.3** – Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин растений (биологические и сельскохозяйственные науки)

**Индексируется в РИНЦ, CrossRef & DOAJ**

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*Афанасенко О.С.*, дбн, академик РАН, ВИЗР

*Белоусов И.А.*, кбн, ВИЗР

*Белякова Н.А.*, кбн, ВИЗР

*Власов Д.Ю.*, дбн, СПбГУ

*Ганнибал Ф.Б.*, кбн, ВИЗР

*Гончаров Н.Р.*, ксхн, ВИЗР

*Гричанов И.Я.*, дбн, ВИЗР

*Дзянь Синьфу*, профессор, КНР

*Долженко В.И.*, дсхн, академик РАН, ВИЗР

*Егоров Е.А.*, дэн, академик РАН, СКФНЦСиВ

*Захаренко В.А.*, дсхн, академик РАН, МНИИСХ

*Игнатов А.Н.*, дбн, РУДН

*Косман Е.*, профессор, Израиль

*Каракотов С.Д.*, дхн, академик РАН,

ЗАО «Щелково Агрохим»

*Краснов Ч.*, PhD, Израиль

*Кюссон М.*, PhD, Канада

*Лаврищев А.В.*, дсхн, СПбГАУ

*Лаптиева А.Б.*, дбн, ООО «ИЦЗР»

*Лунева Н.Н.*, дбн, ВИЗР

*Лысов А.К.*, ктн, ВИЗР

*Мавроди Д.*, профессор, США

*Намятова А.А.*, кбн, ЗИН

*Новикова И.И.*, дбн, ВИЗР

*Павлюшин В.А.*, дбн, академик РАН, ВИЗР

*Радченко Е.Е.*, дбн, ВИР

*Савченко И.В.*, дбн, академик РАН, ВИЛАР

*Санин С.С.*, дбн, академик РАН, ВНИИФ

*Сидельников Н.И.*, дсхн, академик РАН, ВИЛАР

*Синев С.Ю.*, дбн, ЗИН

*Соколова Ю.Я.*, дбн, США

*Сорока С.В.*, дсхн, профессор, Белоруссия

*Сухорученко Г.И.*, дсхн, ВИЗР

*Ули-Маттила Т.*, профессор, Финляндия

*Токарев Ю.С.*, дбн, ВИЗР

*Упадышев М.Т.*, дбн, член-корреспондент РАН, ВСТИСП

*Фролов А.Н.*, дбн, ВИЗР

*Хлесткина Е.К.*, дбн, ВИР

*Шамшев И.В.*, кбн, ЗИН

*Шпанев А.М.*, дбн, АФИ

## Ответственные редакторы выпуска:

О.С. Афанасенко, Ф.Б. Ганнибал, Г.И. Сухорученко, Ю.С. Токарев

Россия, 196608, Санкт-Петербург – Пушкин, шоссе Подбельского, 3, ВИЗР

Email: [vestnik@vizr.spb.ru](mailto:vestnik@vizr.spb.ru)

<https://plantprotect.ru>



Содержимое данного выпуска распространяется на условиях Creative Commons Attribution License 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

## СОДЕРЖАНИЕ / CONTENT

Полнотекстовые обзоры / Full-text reviews**Потенциал антимикробных пептидов растений для защиты сельскохозяйственных культур от возбудителей болезней****А.С. Барашкова, Е.А. Рогожин**

The potential of plant antimicrobial peptides for crop protection against diseases

A.S. Barashkova, E.A. Rogozhin . . . . . 120

Полнотекстовые статьи / Full-text articles***Fusarium sambucinum* – возбудитель сухой гнили клубней картофеля****Т.Ю. Гагкаева, А.С. Орина, И.И. Трубин, О.П. Гаврилова, А.В. Хютти***Fusarium sambucinum*: causing dry tuber rot of potatoes

T.Yu. Gagkaeva, A.S. Orina, I.I. Trubin, O.P. Gavrilova, A.V. Khiutti . . . . . 137

**Биотический потенциал *Transeius montdorensis* (Acari: Phytoseiidae)****в условиях техноценоза****Д.А. Попов, А.В. Гринцевич**Biotic potential of *Transeius montdorensis* (Acari: Phytoseiidae)  
under technocenosis conditions

D.A. Popov, A.V. Grintsevich . . . . . 146

**Кишечное действие современных инсектицидов на мультирезистентные культуры комнатной мухи *Musca domestica*****Т.А. Давлианидзе, О.Ю. Еремина, В.В. Олифер**Intestinal effects of modern insecticides on multiresistant strains  
of the housefly *Musca domestica*

T.A. Davlianidze, O.Yu. Eremina, V.V. Olifer . . . . . 156

Хроника / Chronicle**К юбилею академика РАН В.И. Долженко**

To the jubilee of academician V.I. Dolzhenko . . . . . 165

**Доброй памяти Станислава Леонидовича Тютерева**

In memoriam Stanislav Leonidovich Tyuterev . . . . . 166

**VII Съезд Паразитологического общества РАН**

VII Congress of the Society of Parasitology, Russian Academy of Sciences . . . . . 168

**Научный форум «Open Science 2023»**

Scientific Forum “Open Science 2023” . . . . . 168

## ПОТЕНЦИАЛ АНТИМИКРОБНЫХ ПЕПТИДОВ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ЗАЩИТЫ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ОТ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ

А.С. Барашкова, Е.А. Рогожин\*

*Институт биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, Москва*

*\* ответственный за переписку, e-mail: rea21@list.ru*

Антимикробные пептиды (АМП) представляют собой важнейшие компоненты врожденного иммунитета растений к стрессовым факторам окружающей среды и один из наиболее древних инструментов защитной системы. Большинство из них синтезируются как факторы конститутивного растительного иммунитета, но есть и индуцибельные формы, принадлежащие к “белкам, связанным с патогенезом” (PR-белки). В данном обзоре приведена характеристика первичной и третичной структур основных семейств АМП растений, установлена взаимосвязь между типами пространственной укладки полипептидной цепи. Функциональный анализ АМП растений представлен данными по спектру и количественному уровню активности данных молекул против ряда экономически значимых грибных и бактериальных фитопатогенов, также указаны сопутствующие биологические эффекты. Дополнительно приведена актуальная информация о молекулярных механизмах антимикробного действия АМП растений на примере дефензинов, как наиболее изученной структурной группы. В заключении рассмотрены способы действия растительных АМП на микроорганизмы, на основании которых предложен вариант функциональной классификации этих молекул. С учётом этих данных, проведена оценка перспектив их применения в качестве основы биопестицидов для использования в защите растений от возбудителей болезней.

**Ключевые слова:** антимикробные пептиды растений, классификация, структурный анализ, биологическая активность, антимикробные свойства

*Поступила в редакцию: 19.06.2023*

*Принята к печати: 20.10.2023*

### 1. Введение

Хорошо известно, что одним из наиболее эффективных способов ограничения развития и распространения возбудителей болезней и вредителей при интенсивном растениеводстве служит применение средств защиты растений, преобладающая доля которых приходится на химические пестициды, действующие главным образом на насекомых, бактериальных и грибных патогенов. Вместе с тем, на фоне возрастания численности населения на планете, также растут площади сельскохозяйственного назначения, занимаемые под жизненно необходимые культуры, которые обеспечивают продовольственную безопасность тех или иных стран. Это требует значительной корректировки имеющихся традиционных схем интенсивного растениеводства в аспекте интегрированной системы защиты культурных растений с целью достижения планируемых показателей по урожайности. Это, как правило, обеспечивается за счет увеличения числа и кратности обработок пестицидами, а также их чередования, как отдельно, так и в виде баковых смесей. Даже в странах с развитой экономикой такой подход неизбежно приводит к повышенной «химической» нагрузке на биоценоз в целом, а также значительному повышению остаточных количеств пестицидов в конечной продукции сельскохозяйственного производства, что, в дельнейшем, влечет за собой крайне негативные последствия для ее конечных потребителей (человека и животных). Помимо возможных острых интоксикаций это часто выражается в виде развития целого ряда хронических заболеваний, в том числе возрастает

предрасположенность к онкологическим заболеваниям. Стоит отметить, что на фоне использования химических средств защиты растений, биологические методы занимают крайне небольшую долю и их использование имеет целый ряд ограничений, в связи с чем многие производители сельскохозяйственной продукции вынуждены либо полностью отказываться от них, либо объединять их с «химией» в рамках одной системы защитных мероприятий. Антимикробные вещества (в том числе и пептиды) представляют интерес как для медицины, так и для сельского хозяйства (Marcos et al., 2008; Das et al., 2019; Zou et al., 2023).

Сельскохозяйственные животные также страдают от инфекционных заболеваний, преимущественно бактериальной природы. Инфекции птиц, свиней и крупного рогатого скота достаточно широко распространены. В настоящее время показано, что перспективными соединениями для создания новых антибиотических средств выступают антимикробные пептиды и низкомолекулярные вещества врожденного иммунитета высших эукариот. Они служат универсальными и наиболее древними компонентами защитной системы и участвуют в «первой линии обороны» против патогенных микроорганизмов. Особенность антимикробных пептидов заключается в способности ингибировать развитие широкого спектра микроорганизмов посредством механизмов, отличных от молекулярных мишеней большинства действующих веществ пестицидов и традиционных антибиотиков (Кулаева и др. 2017; Li et al., 2021). У многих дикорастущих и культурных растений

обнаружен довольно большой спектр антимикробных пептидов (Rogozhin et al., 2018). Эти молекулы, синтезируемые в ряде случаев не только с целью обеспечения защитной функции, часто обладают более высоким уровнем антимикробной активности, чем многие вторичные метаболиты. Интерес научного сообщества к этим веществам подтверждается большим числом публикуемых статей и патентов, посвященных антимикробным пептидам (Tam et al., 2015; Campos et al., 2018; Sharma et al., 2021; Bakare et al., 2022). О защитной роли ряда антибактериальных и

антигрибных веществ в растениях свидетельствуют биологические тесты *in vitro*, локализация преимущественно в периферических слоях клеток, а также индукция синтеза в ответ на действие патогенов. Изучение природных антимикробных пептидов позволяет расшифровать природные механизмы борьбы с патогенными организмами, имеющими значение в растениеводстве и ветеринарии, что открывает новые возможности создания устойчивых сортов растений, а также эффективных антибактериальных и фунгицидных препаратов.

## 2. Общая характеристика антимикробных пептидов растений

Антимикробные пептиды растений (АМП) – это группа разнообразных по строению и свойствам пептидных молекул растительного происхождения. Основная группа функций, выполняемых АМП, связана с защитой от действия патогенных организмов. Она может реализоваться напрямую через уничтожение патогенного организма или инактивацию факторов вирулентности, или «опосредованно» через активацию сигнальных каскадов в организме как патогена (вызывающих, например, апоптоз), так и растения (“pathogen-associated molecular pattern”, PAMP) (Asano et al., 2013; Silva et al., 2018).

Несмотря на то, что способность подавлять рост и развитие патогенных микроорганизмов изначально выступала как основополагающий признак для объединения АМП растений в одну группу, их функции внутри растительного организма не ограничиваются только защитой от прямого воздействия патогенных микроорганизмов. АМП также участвуют в регуляции процессов внутри растительного организма, играют важную роль в системе “патоген-хозяин” (Marcos et al., 2008).

Вторая группа функций АМП напрямую не связана с защитой от патогенов. В неё входит участие в метаболических процессах (обмен липидов), формировании оболочек, процессах репродукции и созревании плодов. В эту

группу также можно включить участие в защите от абиотических стрессовых факторов (холод, засуха, засоление, воздействие тяжелых металлов и др.). Три семейства АМП растений отнесены к белкам, связанным с патогенезом (PR-белкам): дефензины (класс PR-12) тионины (класс PR-13) и липид-переносящие белки (ЛПБ) (класс PR-14) (Финкина и др., 2019а). Помимо указанных свойств, было также обнаружено, что некоторые АМП обладают цитотоксичностью по отношению к нормальным и опухолевым линиям клеток (Moretta et al., 2021; Lima et al., 2022), некоторые полипептиды являются аллергенами (Barthelot et al., 2016; Aroga et al., 2020; Amador et al., 2021).

Как было отмечено ранее, АМП представляют собой древний компонент защитной системы растений от стрессов. Они присутствуют у всех высших растений и могут быть выделены из любых тканей и органов, а также на различных стадиях онтогенеза, но разнообразие и количество пептидов будут различаться. Это связано с тем, что экспрессия АМП в растительном организме может носить как конститутивный, так и индуцированный характер и, как правило, тканеспецифична. Наибольшее разнообразие АМП выделено из семян и плодов растений (Tam et al., 2015).

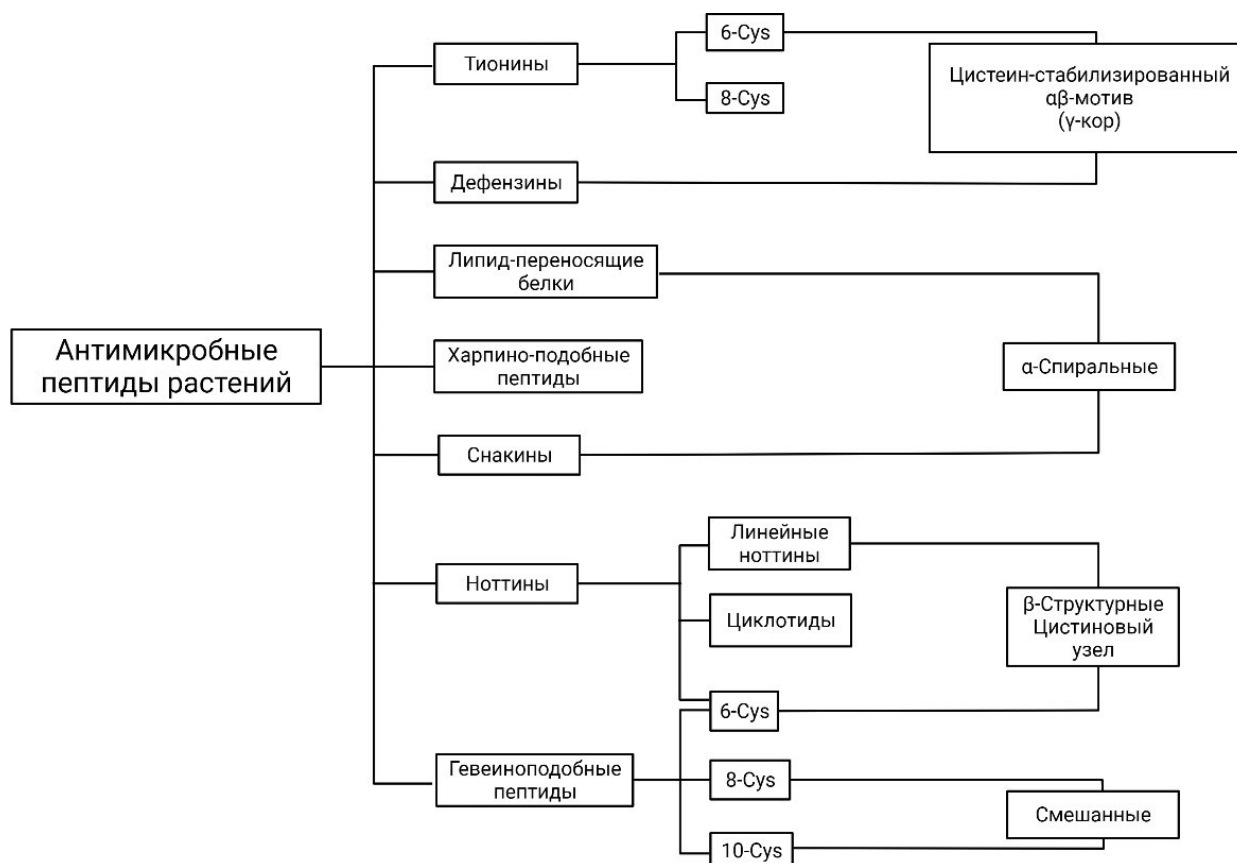
## 3. Классификация антимикробных пептидов растений

АМП растений являются продуктами рибосомального синтеза. Несмотря на значительную разницу в строении, АМП растений обладают рядом общих черт: 1) небольшая молекулярная масса (до 10 кДа); 2) положительный поверхностный заряд молекулы; 3) как правило, значительное число остатков аминокислоты цистеина (4–8, реже 10–12), образующих дисульфидные связи. При этом, остатки цистеина образуют цистеиновые мотивы (Cys-мотивы). Последнее, однако, не является обязательной структурной характеристикой для всех АМП растительного происхождения.

Наличие характерного Cys-мотива и пространственная структура молекул служат основой для классификации АМП растений. В настоящий момент АМП объединяют в 8 основных семейств: тионины, дефензины, липид-переносящие белки (ЛПБ), гевеино-подобные пептиды,  $\alpha$ -харпинины (харпино-подобные пептиды), снакины, циклотиды и ноттино-подобные пептиды (Tang et al., 2018; Финкина и др., 2019а). Кроме того, выделен ряд пептидов, обладающих уникальным Cys-мотивами, не позволяющими отнести их ни к одному перечисленных семейств. Примером могут послужить импатеины (Ib-AMPs) из недотроги *Impatiens balsamina*, циклические

цистеин-стабилизированные ингибиторы сериновых протеиназ из циннии *Zinnia haageni* и подсолнечника *Helianthus annuus*, а также пептиды цветков одуванчика *Taraxacum officinale* (Tailor et al., 1997; Luckett et al., 1999; Astafieva et al., 2013; Franke et al., 2016). Также известен ряд молекул, не имеющих в структуре остатков цистеина. При этом они могут быть обогащены другими аминокислотными остатками. Примером служат шефферины – АМП плодов пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*), обогащенные остатками глицина и гистидина, вицилино-подобные пептиды (Park et al., 2000; Финкина и др., 2019b), а также короткие циклические пептиды – орбитиды, представляющие собой структурные гомологи запасных белков (Daly and Wilson, 2021).

С точки зрения пространственной структуры АМП, принадлежащие к восьми основным семействам, можно отнести к нескольким группам (рис. 1): 1) пептиды, в структуре которых присутствуют элементы  $\alpha$ -спиралей и  $\beta$ -слоев (цистеин-стабилизированный  $\alpha\beta$ -мотив, Cys- $\alpha\beta$ ) (тионины и дефензины); 2)  $\alpha$ -спиральные пептиды ( $\alpha$ -харпинины, ЛПБ, снакины); 3) пептиды с  $\beta$ -структурной организацией (ноттины, как линейные, так и циклические) и 4) смешанные (гевеино-подобные пептиды) (Финкина и



**Рисунок 1.** Сводная классификация АМП растений

**Figure 1.** A consolidated classification of plant AMPs

др., 2019а). Дисульфидные связи стабилизируют структуру белковых молекул, обеспечивают ей прочность и компактность, благодаря чему для цистеин-богатых пептидов,

характерна термостабильность, устойчивость к химическому и ферментативному разрушению (Juárez-Chairez et al., 2022; León Madrazo et al., 2022).

### 3.1. Тионины

Тионины – первые выделенные и описанные АМП растительного происхождения. Впервые они были обнаружены в пшеничной муке в виде серосодержащего белка (Balls and Hale, 1942). Позднее выделенное вещество было охарактеризовано, как «токсичная субстанция, губительная для пивных дрожжей», и названо пуротионином (puthionin) (Okada et al., 1970). В дальнейшем значительное разнообразие подобных пептидов было выделено из паразитических растений семейства омельовые *Viscaceae* и других растений: крамбе абиссинской *Crambe abyssinica* (Vanetten et al., 1965), бычьего ореха *Pyricularia pubera* (Vernon et al., 1985), морозника пурпурного *Helleborus purpureus* (Milbradt et al., 2003), тюльпана Гесснера *Tulipa gesneriana* (Fujimura et al., 2004). В настоящий момент более 800 молекул выделено из однодольных и двудольных растений, после анализа транскриптомов 1000 растений к уже существующим было добавлено ещё 133 аминокислотные последовательности (Leebens-Mack et al., 2019; Höng et al., 2021). Также в ходе транскриптомного анализа было установлено, что тионины обнаруживаются почти во всех растениях, за исключением мхов и водорослей. При этом самые древние в эволюционном плане структуры были обнаружены у рода *Selaginella* (плауны) и у хвойных растений (Höng et al., 2021).

Тионины относятся к группе АМП, несущих Cys-αβ.

В структуре тионинов присутствуют 6 или 8 аминокислотных остатков цистеина, занимающих консервативное положение и образующих 3 или 4 дисульфидные связи, соответственно. Именно совокупность данных о заряде молекул и числе дисульфидных связей легла в основу их первой классификации. Пептиды семейства тионинов были разделены на два подсемейства – 6- и 8-цистеиновых молекул. Внутри подсемейств тионины разделяли на классы с I по V согласно уменьшению поверхностного заряда.

Подсемейство 8-цистеиновых тионинов подразделяли на класс I с зарядом +10 (типичные представители – пуротионины пшеницы) и класс II с зарядом +7 (типичные представители – тионины бычьего ореха). Подсемейство 6-цистеиновых тионинов подразделяли на класс 3 с зарядом +7 (вискотоксины омельовых), класс 4 нейтрально заряженных (тионин крамбин из *C. abyssinica*) и класс V, представляющие собой «укороченные» тионины класса I. Актуальная классификация, предложенная после анализа транскриптов, соответствующих тионином, предполагает деление тионинов на четыре класса, при этом классу I соответствуют все 8-цистеиновые пептиды; классу II – все 6-цистеиновые тионины; классу III – «укороченные» 8-цистеиновые тионины; и классу IV – 8-цистеиновые тионины с изменённым расположением остатков цистеина (Höng et al., 2021).



### 3.2. Дефензины

Дефензины – значимая группа защитных пептидов, представленная во всех таксонах эукариотических организмов. Впервые термин «дефензин» был введён в 1985 году применительно к коротким катионным цистеин-богатым пептидам, выделенным из нейтрофилов человека (Ganz et al., 1985).

Первые представители растительных дефензинов были обнаружены в семенах пшеницы *Triticum aestivum* и ячменя *Hordeum vulgare* (Lay and Anderson, 2005a). Первоначально, на основании близости молекулярных масс и числа дисульфидных связей, они были отнесены к семейству тионинов и получили название  $\gamma$ -тионинов (Mendez et al., 1990). Высокое сходство структур дефензинов говорит об их эволюционной древности (Parisi et al., 2018). Пространственная структура дефензинов, как и в случае тионинов, представляет собой  $Cys\alpha$ - $\beta$  (рис. 1). Однако, они обладают иным цистеиновым мотивом и отличной пространственной структурой, представленной тремя антипараллельными  $\beta$ -слоями и одной  $\alpha$ -спиралью (Broekaert et al., 1995; van der Weerden and Anderson, 2013; Shafee et al., 2016). В первичной структуре присутствует 8 консервативных остатков цистеина, которые образуют 4 дисульфидные связи. В структуре дефензинов петунии (*Petunia hybrida*) присутствует еще один остаток полуцистина, формирующий дополнительную связь (Janssen et al., 2003). Структура дефензинов может быть разделена на «петли», ограниченные остатками цистеина. Аминокислотные замены в петлях обуславливают различия в биологической активности пептидов. Кроме остатков цистеина, стабилизирующих структуру молекулы, есть ряд аминокислотных остатков,

критичных для её пространственной конформации (фолдинга). Это остатки глицина в первой и четвертой петлях, остаток ароматической аминокислоты в положении в первом петлевом участке и остаток глутаминовой кислоты в третьей петле (Broekaert et al., 1995; van der Weerden et al., 2013).

Известно, что дефензины в растворе могут образовывать димеры, при этом антимикробная активность пептидов увеличивается (Lay et al., 2012). За время изучения было реализовано несколько подходов к классификации дефензинов растений. В основании первой классификации лежали особенности влияния дефензинов на характер роста грибов. Дефензины разделяли на морфогенные и неморфогенные. Морфогенные дефензины вызывают нарушение апикального роста грибов и приводят к аномальному ветвлению, не морфогенные – не оказывают такого эффекта. За основу второй классификации было взято сравнение первичной структуры дефензинов, и они были разделены на две группы: А и В (Harrison et al., 1997). Более поздняя классификация опиралась на различия в строении белков-предшественников, а точнее на наличие/отсутствие С-концевого продомена (Lay and Anderson, 2005b). При разработке самой поздней классификации был применён филогенетический подход, и известные и предсказанные пептиды были классифицированы на 18 групп (van der Weerden and Anderson, 2013). На данный момент ни одна из классификаций не является исчерпывающей, однако каждая из них выполняет свои функции при обсуждении строения и свойств пептидов данного семейства.

#### 3.2.1. Механизм фунгицидного действия дефензинов

Антимикробное действие многих АМП связывают со способностью разрушать клеточные мембраны. Дефензины обладают амфипатическими  $\beta$ -структурными мотивами, которые позволяют образовывать псевдоионные каналы в клеточных мембранах. Однако, в отличие от дефензинов человека и насекомых, для растительных дефензинов образование пор, проницаемых для ионов в искусственных мембранах, не показано.

Антигрибная активность дефензинов реализуется разными путями, что связано с широким разнообразием молекулярных мишеней внутри грибных клеток (Cools et al., 2017). Мишенями для взаимодействия с клеточной мембраной для некоторых дефензинов служат липидные компоненты. Сфинголипиды – маннозилдиинозитолфосфоцерамиды (M(IP)2C) для DmAMP1 из георгины Мерка *Dahlia merckii* и AtPDF2.3 из резуховидки Таля *Arabidopsis thaliana*; гликофосфолипиды – гликозилцерамиды (GlcCer) для RsAFP1-2 из редиса посевного *Raphanus sativus*, MsDef1 из люцерны посевной *Medicago sativa* и Psd1 из гороха посевного *Pisum sativum*; фосфолипиды – фосфатидовая кислота (PA) для MtDef4 из люцерны усеченной *M. trunculata* и NaD2 и фосфатидилинозитол-4,5-дифосфат для NaD1 (оба из табака крылатого *Nicotiana glauca*), а также эргостерол для Psd2 (Thevissen et al., 2000, 2003; Sagaram et al., 2011; Gonçalves et al., 2012; Lay et al., 2012; Poon et al., 2014). При взаимодействии с мембраной или проникновении внутрь клетки растительные дефензины посредством повышения внутриклеточных активных

форм кислорода (АФК) запускают каскады митоген-активируемых протеин киназ (МАПК), приводящие к гибели грибных клеток. Так, пептиды MsDef1 и RsAFP2 запускают МАПК-каскад, связанный с поддержанием биосинтеза компонентов клеточной стенки (Cell Wall Integrity, CWI) (Ramamoorthy et al., 2007; Thevissen et al., 2012); NaD1 активирует МАПК-каскад HOG1 (High Osmolarity Glycerol) (Hayes et al., 2013; Bleackley et al., 2014), пептид HsAFP1 из гейхеры кроваво-красной *Heuchera sanguinea* активирует оба упомянутых пути (Aerts et al., 2011). Также описан ряд эффектов, сопровождающих фунгицидную активность растительных дефензинов. Примером может служить нарушение кальциевого сигналинга и градиента  $Ca^{2+}$  в кончиках гиф, что не всегда связано со свойством морфогенности, так как эти эффекты наблюдались и у морфогенного MsDef1, и у неморфогенного MtDef4. Ещё один пример – высвобождение внутриклеточного  $K^{+}$  и поглощение  $Ca^{2+}$ , что приводит к изменению мембранного потенциала под действием DmAMP1 и RsAFP2. Для RsAFP2 также показано накопление длинноцепочечных церамидов, что приводит к нарушению локализации септина и блокирует диморфный переход у *C. albicans* а также запуск метакспаз-независимого апоптоза (Aerts et al., 2007, 2009) Пептид Psd1 останавливает клеточный цикл за счёт связывания с циклином F и может служить блокатором калиевых каналов (Almeida et al., 2002; Lobo et al., 2007). Кроме того, для большинства дефензинов, исследованных

детально, описана способность пермеабиллизировать грибную мембрану (Cools et al., 2017).

Стоит отметить, что механизмы антигрибного действия дефензинов вариабельны. Они специфичны для разных молекул, по-разному реализуются в зависимости от вида гриба и в разных концентрациях. Так, считается, что механизм действия дефензина MtDef4 связан с разрушением плазматической мембраны, что было показано на грибе *Fusarium graminearum* (Sagaram et al., 2011). Однако,

### 3.3. Липид-переносящие белки

Липид-переносящие белки (ЛПБ) обнаружены у более чем 80 видов позвоночных животных и растений. Все эти белки способны переносить молекулы липидов и жирных кислот между мембранами или между мембранами и липосомами за счёт наличия гидрофобной впадины или туннеля (Chiapparino et al., 2016).

Неспецифические ЛПБ (нсЛПБ, non-specific lipid-transfer proteins, nsLTP) обнаружены только в растениях. С точки зрения пространственной структуры, ЛПБ растений относятся к  $\alpha$ -спиральным АМП (рис. 1). Согласно одной из классификаций, ЛПБ делят на два подсемейства ЛПБ1 со средней молекулярной массой 9 кДа и ЛПБ2 со средней массой 7 кДа. Помимо массы данное разделение учитывает различие в пространственной организации молекул. Белки подсемейства ЛПБ1 сложены четырьмя  $\alpha$ -спиралями, между которыми образуется так называемый, гидрофобный тоннель, который отвечает за реализацию транспорта липидов. ЛПБ1 не способны связывать стеринны и локализируются в надземных органах. Белки подсемейства ЛПБ2 образованы тремя  $\alpha$ -спиралями, образующими трёхгранный бокс, они способны связывать стеринны, локализируются в подземных органах. Белки подсемейства ЛПБ1 обладают более выраженной антимикробной активностью.

Более поздние классификации в качестве принципа использовали гомологию первичной структуры и строение генов ЛПБ. Наиболее применимой оказалась уже

### 3.4. $\alpha$ -Харпинины (харпино-подобные пептиды)

$\alpha$ -Харпинины – сравнительно молодое семейство растительных АМП: первый представитель был выделен в 1992 году из семян кукурузы (Duvick et al., 1992). Название « $\alpha$ -харпинины» было предложено Опариным с авторами в 2012 году (Oparin et al., 2012). Семейство включило известные на тот момент пептиды, в структуре которых присутствует характерный цистеиновый мотив  $XnC^1X^3C^2XnC^3X^3C^4Xn$  и чья пространственная структура представляет собой антипараллельные  $\alpha$ -спирали, соединённые через  $\beta$ -поворот. Семейство  $\alpha$ -харпининов включает в себя пептиды с активностью различного типа и первичными структурами, для которых характерен низкий уровень гомологии (Slavokhotova and Rogozhin, 2020).

Для  $\alpha$ -харпининов показано два типа структуры белков-предшественников. Белки-предшественники первого типа состоят из сигнального пептида, Cys-богатого домена, содержащего обычно 2–4 предполагаемых  $\alpha$ -харпинина и гидрофобного домена с высоким уровнем гомологии с запасным белком вицилином. Впервые такое строение описано для пептидов из ядер ореха макадамия *Macadamia integrifolia* и семян тыквы *Cucurbita maxima* (Marcus et

при взаимодействии с *Neurospora crassa* пермеабиллизация мембраны достигалась лишь при многократном превышении минимальной ингибирующей концентрации пептида, вызывавшей полное подавление роста. Также различалась локализация пептида в клетке: в проростках и гифах *N. crassa* пептид аккумулировался в везикулах, в то время как у *F. graminearum* распределялся диффузно (El-Mounadi et al., 2016).

последняя, которая учитывает посттрансляционные модификации молекул.

ЛПБ кодируются большим семейством генов. Данные гены обнаружены у всех растений. При этом, наибольшее разнообразие ЛПБ обнаружено у сосудистых растений, что позволяет предположить, что наиболее активное развитие новых ЛПБ происходило в ходе эволюции наземных растений. Характерной особенностью ЛПБ является способность к неспецифическому транспорту липидов, жирных кислот и ацил-КоА между мембранами или между мембранами и липосомами. Они представляют собой молекулы массой 7–10 кДа. Цистеиновый мотив внутри этого семейства очень схож, а пространственная структура представляет собой 4 или 5  $\alpha$ -спиралей, стабилизированных дисульфидными связями. ЛПБ – белки секреторного пути, и в большинстве своём обнаруживаются в апопласте. Однако в некоторых случаях их находят в вакуолях или глиоксисомах. Антимикробная активность ЛПБ не связана напрямую со способностью переносить липиды и жирные кислоты, однако показано, что данные белки могут разрушать модельные и природные мембраны, чем обусловлено их прямое антибактериальное и противогрибное действие. При инфицировании растения происходит связывание ЛПБ с элиситором (стеринны, жасмоновая кислота) и запуск киназного каскада, приводящий к формированию систематической приобретённой устойчивости (Gao et al., 2022; Santos-Silva et al., 2023).

al., 1999; Yamada et al., 1999). Белки-предшественники второго типа состоят из сигнального пептида, длинного многомодульного участка, содержащего 5–12 предполагаемых доменов  $\alpha$ -харпинина, и короткого продомена, не имеющего гомологии с вицилином. Подобное строение имеют пробелки звездчатки *Stellaria media*, ежовника *Echinochloa crusgalli* и пшеницы *T. kiharae* (Utkina et al., 2013; Ryazantsev et al., 2014; Slavokhotova et al., 2014). Показано, что пептид MBP-1 обнаруживается в цельном зерне, эндосперме и зародыше, однако в зародыше его содержание в 5 раз больше (Duvick et al., 1992).

$\alpha$ -Харпинины обладают антимикробной активностью по отношению к грибам, оомицетам, грамположительным и грамотрицательным бактериям (Slavokhotova and Rogozhin, 2020). К типичным антимикробным  $\alpha$ -харпининам можно отнести MBP-1 из семян кукурузы *Zea mays*, который способен подавлять прорастание спор и рост гиф фитопатогенных грибов. Он также обладает антибактериальной активностью по отношению к грамотрицательной *Escherichia coli* и грамположительной фитопатогенной бактерии *Clavibacter michiganensis*. Другим примером

служат  $\alpha$ -харпинины из ядер орехов макадамия и семян ежевника, способные подавлять рост грибов и оомицетов.

Другой тип активности – ингибирование трипсина и трипсино-подобных протеаз. Трипсин-ингибирующей активностью обладают пептиды VhTi и BWI-2a-c из вероники *Veronica hederifolia* и гречихи *Fagopyrum esculentum*,

соответственно. У  $\alpha$ -харпинина FtAMP гречихи татарской *F. tataricum* показано наличие фунгицидной и трипсин-ингибирующей активности. Третий тип активности, показанный в данном семействе – ингибирование биосинтеза белка. Этой активностью обладает пептид люффин из *Luffa aegyptiaca* (Slavokhotova and Rogozhin, 2020).

### 3.5. Гевеино-подобные пептиды

Гевеиноподобные АМП имеют структурную гомологию с гевеином, первым хитин-связывающим пептидом, выделенным из гевеи бразильской *Hevea brasiliensis* (Van Parijs et al., 1991). Это семейство пептидов объединено по принципу наличия в их первичной структуре домена, способного связываться с хитином клеточных стенок грибов и экзоскелетом насекомых. Многие известные хитин-связывающие полипептиды, содержащие эту последовательность, способны к проявлению антимикробной активности. Помимо гевеина, к хитин-связывающим белкам относятся лектины, хитиназы I/IV класса PR-3 защитных белков растений, а также хитиназы I класса PR-4 защитных белков растений и гевеино-подобные АМП (Raikhel, Lee, 1993). Гевеино-подобные АМП образуют семейство хитин-связывающих полипептидов, представители которого различаются числом остатков полуцистина, образующих внутримолекулярные дисульфидные связи. Согласно актуальной классификации, гевеино-подобные АМП включают три подсемейства, представителями первого из которых (8 остатков цистеина) являются пептиды Pn-AMP1 и Pn-AMP2 из ипомеи нил *Pharbitis nil* (Koo et al., 1998). Ко второму подсемейству относятся укороченные формы, содержащие 6 остатков полуцистина: АМП Ac-AMP1 и Ac-AMP2 из амаранта хвостатого *Amaranthus caudatus* (Rivillas-Acevedo and Soriano-Garcia, 2007), Ar-AMP из ширицы запрокинутой *A. retroflexus* (Lipkin et al., 2005), а также SmAMP3 из семян звездчатки средней (Rogozhin et al., 2015). Третье подсемейство гевеино-подобных АМП растений включает несколько пептидов, содержащих по 10 остатков полуцистина различающихся между собой структурой цистеинового мотива (Huang et al., 2002; van den Bergh et al., 2002; Odintsova et al., 2009; Уткина и др. 2010). Таким образом, гевеино-подобные АМП синтезируются в виде препропротеинов с N-концевым сигнальным пептидом и C-концевым пропептидом длиной около 30–35 аминокислотных остатков (van der Bergh et al., 2004; Andreev et al., 2012).

По пространственной структуре гевеино-подобные АМП растений представляют собой преобладание конфигурации  $\beta$ -листов и  $\beta$ -поворотов с элементами антипараллельных коротких  $\alpha$ -спиральных участков (Martins et al., 1996; Huang et al., 1996; Xiang et al., 2004). Отдельного

внимания заслуживает характеристика трехмерных структур подсемейства 10-цистеиновых пептидов: так, конфигурация пептида EAFP-2 из коры *Eucommia ulmoides* представлена антипараллельными двумя короткими  $\alpha$ -спиральными участками, тремя  $\beta$ -листами и  $\beta$ -витками (Martins et al., 1996). Детальное изучение структуры этого пептида позволило выявить амфифильную природу молекулы, в составе которой присутствует одновременно кластер положительно заряженных аминокислотных остатков и гидрофобный кластер, в состав которого входит участок связывания хитина (Huang et al., 2004; Xiang et al., 2004). 3D-структура пептида зерна пшеницы *T. kiharae* WAMP-1a состоит из двух коротких витков  $\alpha$ -спирали и четырех антипараллельных  $\beta$ -листов (Dubovskii et al., 2011). В результате разрешения пространственной структуры хитин-связывающего белка гевеина удалось идентифицировать аминокислотные остатки хитин-связывающего домена, которые ответственны за специфическое взаимодействие с олигосахаридами (триптофан-21, триптофан-23 и тирозин-30) (Andersen et al., 1993).

Спектр антимикробной активности гевеино-подобных АМП включает в себя действие как на хитин-содержащие фитопатогенные грибы-микромикеты, так и на грибоподобные организмы (оомицеты), не содержащие в структуре своей клеточной стенки хитин (Славохотова и др., 2017; Rogozhin et al., 2015), что может быть следствием реализации альтернативного молекулярного механизма действия. Кроме того, для 10-цистеиновых АМП группы WAMP был доказан уникальный механизм, заключающийся в деактивации секретируемых металлопротеиназ (фунгализинов) фитопатогенных грибов рода *Fusarium*. Данные ферменты индуцированно экспрессируются при инициации патогенеза и осуществляют ограниченный протеолиз растительных хитиназ IV класса (Naumann et al., 2011; Naumann and Price, 2012). Было установлено, что различные структурные гомологи АМП WAMP-1a из зерна пшеницы *T. kiharae* способны выступать в качестве селективных ингибиторов грибных фунгализинов, тем самым обеспечивая растению дополнительный молекулярный защитный барьер на пути распространения инфекции (Slavokhotova et al., 2014).

### 3.6. Снакины/GASA

Пептиды, относящиеся к семейству снакинов/GASA (Gibberellin Acid-Stimulated from *Arabidopsis*), широко распространены среди растений. Первые представители семейства снакинов – снакин-1 и снакин-2 (StSN1 и StSN2) были выделены из клубней картофеля *Solanum tuberosum* в 1999 году (Segura et al., 1999; Berrocal-Lobo et al., 2002). В дальнейшем, представители данного семейства были выделены из растений, относящихся к семействам Астровых *Asteraceae*, Капустных *Brassicaceae*,

Розовых *Rosaceae*, Буковых *Fagaceae*, Бобовых *Fabaceae* и Злаковых *Poaceae*. В сравнении с другими цистеин-обогащенными пептидами, снакины обладают наибольшим количеством остатков цистеина – 12 (около 19% по аминокислотной последовательности).

Гены снакинов кодируют небольшие белки, состоящие из трёх доменов: сигнального пептида (18–23 аминокислотных остатка), варибельного домена, который значительно варьирует внутри структурного семейства,

как по длине аминокислотной последовательности, так и по первичной структуре, и GASA-домена. Его длина составляет примерно 60 аминокислотных остатков, из которых 12 – остатки цистеина, занимающие консервативные положения.

Пространственная структура была определена для первого из выделенных снакинов – снакина-1 из клубней картофеля. Структура снакина-1 представлена двумя короткими  $\alpha$ -спиралями ( $\alpha 1$  и  $\alpha 2$ ), соединёнными через поворот и образующими мотив типа « $\alpha 1$ -поворот- $\alpha 2$ », двумя большими петлями, стабилизированными тремя дисульфидными связями, а также коротким спиральным регионом, расположенным между петлями. Этот регион включает в себя спираль  $3_{10}$  из трёх аминокислотных остатков и  $\alpha$ -спираль из 5 аминокислотных остатков ( $\alpha 3$ ). Спираль  $\alpha 3$  включает в себя остаток цистеина, который соединяет данный участок молекулы с концом домена, включающего спирали  $\alpha 1$  и  $\alpha 2$ . Второй большой петлевой участок и прилегающее к нему начало домена « $\alpha 1$ -поворот- $\alpha 2$ » формируют поверхность, обладающую высоким положительным зарядом (Yeung et al., 2016).

С-концевой GASA-домен описан Херцогом в 1997 г. у резуховидки Таля (Herzog et al., 1995). Описаны четыре группы генов семейства *gasa* (*gasa1–4*), которые экспрессируются по-разному в зависимости от органа и возраста растения. Так, гены семейства *gasa1* наиболее интенсивно экспрессировались в цветках и незрелых стручках, *gasa2* и *gasa3* – в сухих семенах, *gasa4* – в растущих корнях и бутонах. Таким образом, сделан вывод, что пептиды, служащие продуктами генов *gasa*, играют значительную роль в процессах регуляции развития растения.

Позднее на основе фенотипических характеристик трансгенных и мутантных растений, а также на основе данных о профилях транскрипции пептидов семейства снакинов/GASA, была определена их роль в таких процессах, как пролиферация и элонгация клеток, рост корней и созревание плодов (Oliveira-Lima et al., 2017). Так, было показано, что сверхэкспрессия гена *sn1*, кодирующего пептид снакин-1, не приводила к морфологическим изменениям в растениях. В то же время, растения, у которых был произведён сайленсинг этого гена, были значительно меньших размеров в сравнении с интактными, размер листьев также уменьшался, а форма претерпевала изменения в сравнении с интактными растениями. Как сверхэкспрессия, так и сайленсинг приводили к снижению количества аминокислот и других соединений, содержащих азот. Сайленсинг вызывал накопление глюкозы и фруктозы и снижению накопления раффинозы, галактинола и предшественников компонентов клеточной стенки (Nahiriňak et al., 2012). У земляники ананасной *Fragaria ananassa* уровень экспрессии гена, кодирующего пептид FaGAST – представитель семейства снакинов/GASA, усиливалась в процессе созревания плодов, и была значительной в корнях. Кроме того, усиливалась в ответ на обработку гиббереллиновой кислотой. В растениях лесной земляники *F. vesca* с искусственно сниженной экспрессией гена FaGAST наблюдалась задержка цветения и созревания плодов (De La Fuente et al., 2006). Известно также, что уровень экспрессии гена, кодирующего StSN2, растёт в ответ на механические повреждения, а также после обработки абсцизовой кислотой. При этом экспрессия соответствующего гена

была обнаружена во всех органах растения, за исключением корней (Bergocal-Lobo et al., 2002). Важным фактом представляется усиление экспрессии генов снакинов в ответ на бактериальную и грибную инфекцию (Bergocal-Lobo et al., 2002; Herbel et al., 2017). Таким образом, можно сделать вывод, что пептиды семейства снакинов, помимо непосредственно защитной роли, также выполняют и регуляторные функции внутри растительного организма (Su et al., 2020).

Достаточно хорошо охарактеризована антимикробная активность снакинов в отношении фитопатогенных грибов и бактерий (Oliveira-Lima et al., 2017; Su et al., 2020). Было показано, что снакины картофеля StSN1 и StSN2 проявили активность против широкого спектра фитопатогенных грибов (*Botrytis cinerea*, *Fusarium solani*, *F. culmorum*, *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans*, *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, *Plectosphaerella cucumerina*, *Colletotrichum graminicola*, *C. lagenarium*, *Bipolaris maydis* и *Aspergillus flavus*) в диапазоне эффективных концентраций  $EC_{50}$  1–20 мкМ. Также данные пептиды были активны против грамположительной бактерии *C. michiganensis* ( $EC_{50}$  1–4 мкМ) и грамотрицательной *Rhizobium meliloti* ( $EC_{50}$  8 мкМ), но не активны по отношению к другим грамотрицательным видам (*Ralstonia solanacearum*, *Erwinia chrysanthemi*). Снакины вызывают агрегацию бактериальных клеток, что не коррелирует напрямую с активностью, но может иметь значение для защиты растения *in vivo* (Segura et al., 1999; Bergocal-Lobo et al., 2002). Снакин SN2 (рекомбинантный аналог снакина из томата *S. lycopersicum*) был активен в отношении грамотрицательных бактерий *E. coli*, *Agrobacterium tumefaciens* (MIC 4.25 и 1.06 мкМ,  $IC_{50}$  0.9 и 0.41 мкМ), грамположительных *Micrococcus luteus* и *Staphylococcus cohnii* (MIC 0.26 и 0.6 мкМ, 0.11 и 0.44 ИК<sub>50</sub> мкМ), дрожжевых грибов *Pichia pastoris* (MIC 8.49 мкМ, ИК<sub>50</sub> 0.91 мкМ) и *Sacharomyces cerevisiae* (MIC 4.25 мкМ), а также мицелиального гриба *Fusarium oxysporum* (MIC 4.25 мкМ,  $IC_{50}$  1.58 мкМ). Было показано, что пептиды вызывают агрегацию клеток бактерий независимо от строения клеточной стенки, а также *P. pastoris*, а также нарушает целостность клеток и митохондрий *F. oxysporum* (Herbel et al., 2015; Wink et al., 2016). Для пептида SN2 была также показана геммагглютинирующая активность при концентрации 1 мкМ и гемолитическая активность при 17 мкМ, а также неспецифическая порообразующая активность в отношении растительных мембран (при внесении 17 мкМ пептида SN2) (Wink et al., 2016).

В отношении механизма антимикробного действия снакинов на данный момент единого мнения нет. Существуют три основные гипотезы: первая основывается на том, что благодаря наличию обширной положительно заряженной области на поверхности молекулы, снакины могут взаимодействовать напрямую с мембранами микроорганизмов и их ДНК, несущими отрицательный заряд; вторая предполагает, что снакины участвуют в сигнальном каскаде внутри растительного организма; третья – что защитное действие снакинов реализуется через белок-белковые взаимодействия (Su et al., 2020). В пользу первой выступают кристаллографические данные о наличии положительно заряженной области, формируемой вторым большим петлевым участком молекулы и прилегающим к нему началом домена « $\alpha 1$ -поворот- $\alpha 2$ » (Yeung et al., 2016). В её пользу

также говорят многочисленные экспериментальные данные, свидетельствующие о наличии мембрано-активных свойств (Wink et al., 2016; Rodríguez-Decuadro et al., 2018). Косвенным доказательством возможного взаимодействия снакинов с ДНК может послужить ядерная локализация

### 3.7. Ноттины

Ноттины представляют собой обширное семейство пептидов, состоящих из 30 аминокислотных остатков, несущих в своей структуре «цистиновый узел», образованный дисульфидными связями. Пептиды с подобной укладкой широко распространены в природе и были обнаружены у организмов с разной систематической принадлежностью. В настоящий момент, согласно базе данных «KNOTTIN» (<https://www.dsimb.inserm.fr/KNOTTIN>), известно более 3320 таких соединений из 654 видов бактерий, растений и животных. К ноттинам относятся несущие цистиновый узел ингибиторы  $\alpha$ -амилаз, карбоксипептидаз, токсины из ядов пауков и скорпионов. Цистиновый узел несет в себе 6-цистеиновые геветиноподобные пептиды и дефензиноподобные пептиды цветков петунии (*Petunia hybrida*) (Janssen et al., 2003), а также ростовые факторы человека

### 3.8. Циклотиды

Частным случаем ноттинов являются циклотиды. Эти пептиды также имеют в своей структуре «цистиновый узел», но при этом замкнуты по принципу голова-хвост, т.е. являются настоящими макроциклическими пептидами. Циклотиды подразделяются на три подсемейства по структурно-функциональному принципу. Первое подсемейство носит название «лента Мёбиуса». Из-за наличия в структуре *цис*-пролина полипептидная цепь оказывается повернутой на 180°. В составе циклотидов второго подсемейства – «браслет» – все аминокислотные остатки имеют *транс*-положение. В третье подсемейство входят циклические ингибиторы трипсина. В пространственной структуре представителей первых двух семейств присутствуют только элементы  $\beta$ -слоёв. У представителей подсемейства ингибиторов трипсина присутствуют  $\alpha$ -спиральные элементы (Weidmann and Craik, 2016; Huang et al., 2019).

Мембраноактивные свойства циклотидов напрямую связаны с их строением. В структуре представителей семейств «лента Мёбиуса» и «браслет» присутствует так называемый «биоактивный участок», образованный гидрофобными, катионными аминокислотными остатками,

#### Перспективы применения антимикробных пептидов растений в растениеводстве

Принимая во внимание физико-химические свойства антимикробных полипептидов растительного происхождения, разнообразие их структур, а также наличие нескольких стратегий воздействия на патогенные микроорганизмы, данные молекулы могут быть потенциально востребованы в защите растений в качестве нового класса пестицидов биологического происхождения. Указанные стратегии можно объединить в две основные группы функций – непосредственно защитные и регуляторные, которые частично ассоциированы друг с другом (рис. 2). Реализация защитной функции растений с участием АМП определяется преимущественным образом их прямым (контактным) действием на фитопатогены, которое заключается в воздействии на цитоплазматическую мембрану с последующим ее разрушением и гибелью клетки (тионины, дефензины, липид-переносящие белки,

пептида rSN1 (рекомбинантный аналог StSN1), полученного в бакуловирусной экспрессионной системе в клетках кукурузной лиственной совки *Spodoptera frugiperda* (Sf9) (Almasia et al., 2017).

(Molesini et al., 2017; Postic et al., 2018; Финкина и др., 2019а).

Растительные ноттины разделяют согласно их преимущественному типу воздействия на ингибиторы  $\alpha$ -амилаз, антимикробные пептиды, ингибиторы металло/карбоксипептидаз, две группы ингибиторов сериновых протеиназ, токсины. Отдельную группу составляют циклотиды – ноттины, пептидная цепь которых замкнута по принципу голова-хвост (Molesini et al., 2017; Postic et al., 2018). Прототипный представитель семейства – ингибитор карбоксипептидаз (PCI, potato carboxypeptidase inhibitor) был выделен из листьев картофеля. В структуре ноттинов присутствует 6 остатков цистеина, замкнутых дисульфидными связями: CysI-CysIV, CysII-CysV, и CysIII-CysVI.

при этом, в центре этого участка расположен остаток глутамина. Разрушение мембраны циклотидами происходит по схеме, близкой к описанной ранее у тионинов, с некоторыми особенностями. Известно, что большинство циклотидов обладает высокой аффинностью к фосфатидилэтаноламину (PE), широко распространённому компоненту клеточных мембран. На первом этапе происходит адсорбция циклотида за счёт гидрофобной области и катионных остатков. Уменьшение количества PE в мембране за счёт образования мицелл приводит к истончению мембран и возникновению напряжения изгиба. Когда достигается более высокий порог локальной концентрации циклотида, мембрана перфорируется и происходит утечка клеточного содержимого. У ингибиторов трипсина подобный участок отсутствует, поэтому прямой антимикробной активности они не проявляют (de Veer et al., 2019; Daly and Wilson, 2021).

В таблице 1 приведены консолидированные биологические свойства растительных АМП, относящихся к различным структурным семействам.

циклотиды) (Thevissen et al., 1999; Taveira et al., 2018; Zou et al., 2023). В ряде случаев АМП связываются с углеводными компонентами клеточной стенки грибов-микромитетов (хитином, альфа-1,4/бета-1,4-глюканами), что в дальнейшем приводит к аномальному развитию мицелия, нарушению его дифференциации и проявлению так называемой морфогенной активности (дефензины, геветиноподобные пептиды, альфа-харпинины) (Broekaert et al., 1995; Rogozhin et al., 2015, 2018). Вторая ветвь реализации прямого действия растительных АМП заключается в инактивации молекул – факторов вирулентности фитопатогенов, главным образом гидролитических ферментов (дефензины, геветиноподобные пептиды, альфа-харпинины). Стоит отметить, что свойство ингибиторов ферментов у АМП в большей степени актуально с точки зрения иммунитета к насекомым-вредителям (Connors et al., 2007; Pelegrini et

al., 2008; Dos Santos et al., 2010; Oparin et al., 2012), однако и по грибам появляется все больше данных о наличии подобных эффектов (Slavokhotova et al., 2014; Khaliq et al., 2022; da Silva et al., 2023). Соответственно, данные пептиды могут быть рассмотрены в качестве биопестицидов контактного действия (в том числе протравителей).

Что касается регуляторного действия, то применительно к АМП растительного происхождения оно может достигаться посредством опосредованного влияния на организм-мишень, а также через физиолого-биохимические перестройки у растения-реципиента (например, регуляция обменных процессов).

Таблица 1. Функциональная характеристика антимикробных пептидов растений

Table 1. Functional characterization of plant antimicrobial peptides

Семейство	Пептид, источник	Спектр антигрибной активности	Интервал активных концентраций	Прочие эффекты	Ссылки
<i>Дефензины (PR-12)</i>					
	RSAFP1-2 ( <i>Raphanus sativus</i> , семена)	Экономически значимые фитопатогенные грибы*	0.3–30 мкг/мл	Активность на бактерии, регуляция и т.д.	(Terras et al., 1992b)
	Ah-AMP1 ( <i>Aesculus hippocastanum</i> ), CtAMP1 ( <i>Clitoria ternatea</i> ), DmAMP1-2 ( <i>Dahlia merckii</i> ), HsAFP ( <i>Heuchera sanguinea</i> )	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Cladosporium sphaerospermum</i> , <i>Fusarium culmorum</i> , <i>Leptosphaeria maculans</i> , <i>Penicillium digitatum</i> , <i>T. viride</i> , <i>Septoria tritici</i> , <i>Verticillium albo-atrum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 0.5–25 2–20 1–12 0.5–12	Неактивны по отношению к <i>T. viride</i>	(Osborn et al., 1995)
	NsD1, NsD2 ( <i>Nigella sativa</i> , семена)	<i>Aspergillus niger</i> , <i>Bipolaris sorokiniana</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>B. cinerea</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 3.0–27.4 1.8–13.7	–	(Rogozhin et al., 2011)
<i>Тионины (PR-13)</i>					
6-Cys	Viscotoxin A3, Viscotoxin B ( <i>Viscum album</i> , целое растение)	<i>F. solani</i> , <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 1.5 ( <i>F. solani</i> ) – 3.75 ( <i>S. sclerotiorum</i> )	Цитотоксические свойства	(Giudici et al., 2004)
8-Cys	Tu-AMP1, Tu-AMP2 ( <i>Tulipa gesneriana</i> , луковицы)	<i>F. oxysporum</i> , <i>Geotrichum candidum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 2	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Fujimura et al., 2003)
	Тионины семян пшеницы ( <i>Triticum aestivum</i> )	<i>Rosellinia necatrix</i> , <i>F. solani</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Colletotrichum lagenarium</i> , <i>Monilinia fruticola</i> , <i>Pythium ultimum</i> , <i>P. infestans</i> , <i>Stagonospora nodorum</i> , <i>Erysiphe graminis</i> , <i>T. viride</i> , <i>Aspergillus nidulans</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 1.5 ( <i>R. necatrix</i> ) – 250 ( <i>S. nodorum</i> )	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Molina et al., 1993)
<i>Липид-переносящие белки (PR-14)</i>					
	Ps-LTP1 ( <i>Pisum sativum</i> , семена)	<i>Aspergillus niger</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>F. solani</i> , <i>Neurospora crassa</i>	IC <sub>50</sub> 10–40 мкМ	Активен против бактерий <i>Agrobacterium tumefaciens</i> , <i>Clavibacter michiganensis</i> , <i>Pseudomonas syringae</i> (ИК <sub>50</sub> >40 мкМ), аллерген	(Bogdanov et al., 2016)
	Rs-nsLTP ( <i>Raphanus sativus</i> , семена)	<i>Alternaria brassicola</i> , <i>Ascochyta pisi</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum f. sp. lycopersici</i> , <i>F. oxysporum f. sp. pisi</i> , <i>Nectria haematococca</i> , <i>Phoma betae</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>Trichoderma hamatum</i> , <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 7 ( <i>V. dahliae</i> ) – 10 ( <i>N. haematococca</i> )	–	(Terras et al., 1992a)
	Ace-AMP1 ( <i>Allium cepa</i> , семена)	<i>A. brassicola</i> , <i>Ascochyta pisi</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>C. lindemuthianum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum f. sp. lycopersici</i> , <i>F. oxysporum f. sp. pisi</i> , <i>Nectria haematococca</i> , <i>Phoma betae</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>T. hamatum</i> , <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 0.25 ( <i>V. dahliae</i> ) – 3.5 ( <i>F. oxysporum f. sp. pisi</i> , <i>N. haematococca</i> )	–	(Cammue et al., 1995)
	LTP семян урда ( <i>Phaseolus mungo</i> )	<i>F. oxysporum</i> , <i>F. solani</i> , <i>P. aphanidermatum</i> , <i>Sclerotium rolfsii</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 300.0	Антибактериальная активность против <i>Staphylococcus aureus</i>	(Wang et al., 2005)
	Ha-AP10 ( <i>Helianthus annuus</i> )	<i>F. solani</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 0.65 При 40 мкг/мл – лизис клеток	–	(Regente and De la Canal, 2000)

Продолжение таблицы 1 // Table 1 continued

Семейство	Пептид, источник	Спектр антигрибной активности	Интервал активных концентраций	Прочие эффекты	Ссылки
<i>Хартино-подобные пептиды (альфа-харпинины)</i>					
MiAMP2c ( <i>Macadamia integrifolia</i> )		<i>Alternaria helianthi</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–10	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Marcus et al., 1999)
		<i>Phytophthora cryptogea</i> , <i>P. parasitica</i> , <i>P. nicotianae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–20		
EcAMP1 ( <i>Echinochloa crusgalli</i> , семена)		<i>Alternaria alternata</i> , <i>B. sorokiniana</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 16–18	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Nolde et al., 2011)
		<i>F. graminearum</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>F. solani</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 4.0–8.5		
		<i>P. infestans</i> , <i>Pythium debaryanum</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 12.0–16.3		
		<i>Trichoderma album</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ >32		
VhTI ( <i>Veronica hederifolia</i> L.), C2 ( <i>Cucurbita maxima</i> )		–	–	Ингибитор трипсина	(Yamada et al., 1999; Conners et al., 2007)
<i>Снакины/GASA</i>					
Снакин-1 ( <i>Solanum tuberosum</i> , клубни)		<i>B. cinerea</i> <i>F. solani</i> , <i>Bipolaris maydis</i> , <i>C. lagenarium</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 3.0	Активен по отношению к <i>Clavibacter michiganensis</i> , вызывает агрегацию бактериальных клеток	(Segura et al., 1999)
			IC <sub>50</sub> , мкМ 1–10		
Снакин-2 ( <i>S. tuberosum</i> , клубни)		<i>B. cinerea</i> , <i>F. solani</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>conglutinans</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> , <i>Plectosphaerella cucumerina</i> , <i>C. graminicola</i> , <i>C. lagenarium</i> , <i>B. maydis</i> , <i>Aspergillus flavus</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 2–3 10–20	Активен по отношению к <i>Clavibacter michiganensis</i> (1 мкМ) и <i>Rhizobium meliloti</i> (8 мкМ) вызывает агрегацию бактериальных клеток	(Berrocal-Lobo et al., 2002)
Снакин-3 ( <i>S. tuberosum</i> , клубни)		<i>Phoma medicaginis</i> , <i>Colletotrichum trifolii</i> *	–	–	(García et al., 2014)
Snakin-Z ( <i>Zizyphus jujuba</i> , плоды)		<i>Phomopsis azadirachtae</i>	МИС 7.65 мкг/мл	Активен против <i>Staphylococcus aureus</i> (МИК 28.8 мкг/мл), негемотоксичен	(Daneshmand et al., 2013)
<i>Циклотиды</i>					
«Петля-Мёбиуса»	Cycloviolicin O2, O3, O13, O19 ( <i>Viola odorata</i> )	<i>F. oxysporum</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>Mycosphaerella fragariae</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>C. utrechtense</i> , <i>A. alternata</i>	МИС 0.8–25 мкМ	Антибактериальная активность по отношению к <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>syringae</i> , <i>Dickeya adadantii</i> , <i>Pectobacterium atrosepticum</i> (МИК 25–100 мкМ)	(Slazak et al., 2018)
<i>Линейные ноттины</i>					
MjAMP1 MjAMP2 Ночная красавица ( <i>Mirabilis jalapa</i> , семена)		<i>A. brassicola</i> , <i>Ascohyta pisi</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>Cerospora beticola</i> , <i>C. lindemuthianum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>pisi</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> , <i>Nectria haematococca</i> , <i>Phoma betae</i> , <i>Pyrenophora tritic-repensis</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>R. solani</i> , <i>V. dahliae</i> , <i>Venturia inaequalis</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–300 0.5–6	Антибактериальная активность по отношению к <i>Bacillus megaterium</i> и <i>Sarcina lutea</i>	(Cammue et al., 1992)

Продолжение таблицы 1 // Table 1 continued

Семейство	Пептид, источник	Спектр антигрибной активности	Интервал активных концентраций	Прочие эффекты	Ссылки
<i>Гевеино-подобные пептиды</i>					
8-Cys	Pn-AMP1 Pn-AMP2 <i>Pharbitis nil</i> L.	<i>B. cinerea</i> <i>F. oxysporum</i> , <i>P. capsici</i> , <i>P. parasitica</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 3–16 0.6–3	–	(Koo et al., 1998)
	Fa-AMP1, Fa-AMP2 <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	<i>F. oxysporum</i> , <i>G. candidum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 19–36	Активны по отношению к грамположительным и грамотрицательным фитопатогенным бактериям	(Fujimura et al., 2003)
6-Cys	Ac-AMP1 Ac-AMP2 <i>Amaranthus caudatus</i>	<i>Alternaria brassicola</i> <i>B. cinerea</i> <i>F. culmorum</i> <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 2–10 2–8	–	(Broekaert et al., 1992)
	SmAMP3 SmAMP1.1a <i>Stellaria media</i>	<i>B. cinerea</i> <i>F. solani</i> <i>A. alternata</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 1.6–5 1.4–3.5	Ингибирование прорастания и удлинения гиф	(Rogozhin et al., 2015)
10-Cys	EAFP1 EAFP2 <i>Eucommia ulmoides</i>	<i>F. moniliforme</i> <i>F. oxysporum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 16–56 18–94	–	(Huang et al., 2002)
	WAMP-1a	<i>B. sorokiniana</i> <i>B. cinerea</i> <i>F. oxysporum</i> <i>F. solani</i> <i>F. verticillioides</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–30	–	(Odintsova et al., 2009)

\* Высоковирулентные штаммы, полученные от пораженных растений.

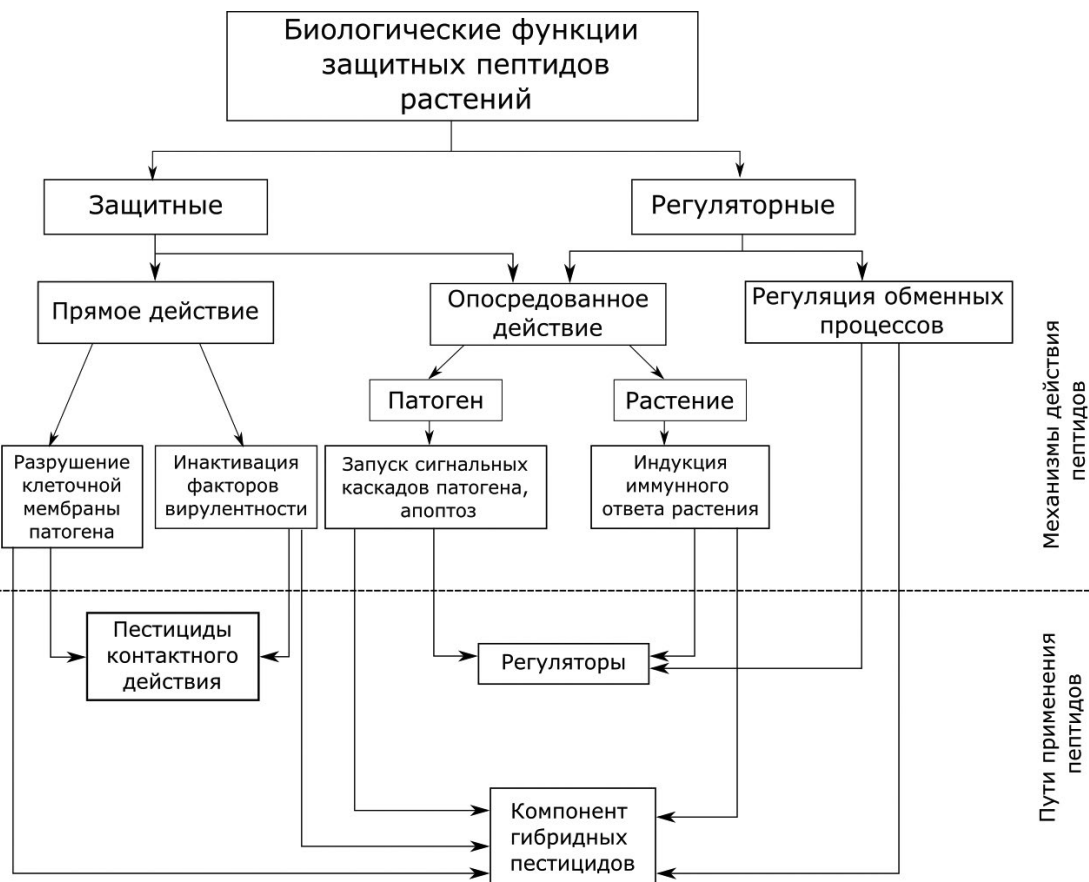


Рисунок 2. Направления реализации биологических функций АМП растений в аспекте их потенциального применения в качестве средств защиты растений

Figure 2. Directions for the biological functions implementation of plant AMPs in case of their potential application as plant protection products



На уровне воздействия на патоген речь идет о тех АМП, которые способны к интернализации внутрь клетки-мишени с последующей активацией киназных сигнальных каскадов, активации активных форм кислорода и инициации апоптоза (дефензины) или ингибированием биосинтеза белка (альфа-харпинины) (Citores et al., 2016; Zhang et al., 2019). В случае опосредованного воздействия через само растение для некоторых АМП показана индукция запуска иммунной системы (“systemic acquired resistance”) индивидуально или путем совместного применения с некоторыми сигнальными молекулами (салициловая кислота, метилжасмонат), что в большинстве случаев приводит

к активации реакции сверхчувствительности и апоптозу (дефензины, тионины, геветино-подобные пептиды, липид-переносящие белки, циклотиды) (Goyal et al., 2014; Slavokhotova et al., 2017; Sher Khan et al., 2019; Odintsova et al., 2019; Parisi et al., 2019). Таким образом, данная группа пептидов может позиционироваться в качестве препаратов регуляторного действия. Однако, как в случае защитных, так и регуляторных АМП наиболее оптимально с экономической точки зрения их рассматривать в качестве компонентов гибридных пестицидов – новой стратегии в защите растений от болезней.

### Заключение

В данной обзорной статье представлено разнообразие антимикробных пептидов растений – ключевых молекул врожденного иммунитета растений к стрессовым факторам окружающей среды, приведен их структурный анализ и актуальная классификация. Большинство растительных АМП сгруппированы в 8 основных семейств на основании их цистеиновых мотивов, типов пространственной укладки полипептидной цепи, а также по наличию элементов вторичной структуры. С точки зрения функциональных

свойств для АМП растений свойственно наличие ингибирующей активности по отношению к фитопатогенным грибам-микросцистам, также для ряда молекул показаны антибактериальные свойства. Совокупность физико-химических свойств и спектра биологической активности позволяет расценивать АМП растений как основу биопестицидов для использования в защите растений от грибов – возбудителей болезней.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 18-74-10073-П).

### Библиографический список (References)

- Кулаева ОА, Клюкова МС, Повыдыш МН, Тихонович ИА, Жуков ВА (2017) Дефензины растений: биологическая роль, механизмы действия и методы анализа. *Сельскохозяйственная биология* 52:3–12. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.3rus>
- Славохотова АА, Шеленков АА, Андреев ЯА, Одинцова ТИ (2017) Геветиноподобные антимикробные пептиды растений. *Успехи биологической химии* 57:209–244. <https://doi.org/10.1134/S0006297917130065>
- Уткина ЛЛ, Жабон ЕО, Славохотова АА, Рогожин ЕА, Шиян АА, Гришин ЕВ, Егоров ЦА, Одинцова ТИ, Пухальский ВА (2010) Гетерологическая экспрессия синтетического гена нового геветиноподобного пептида *Leymus arenarius* в клетках *Escherichia coli*. *Генетика* 46(12):1–7. <https://doi.org/10.1134/S1022795410120070>
- Финкина ЕИ, Мельникова ДН, Богданов ИВ, Овчинникова ТВ (2019а) Пептиды Системы Врожденного Иммунитета Растений. Часть I. Структура, Биологическая Активность и Механизмы Действия. *Биоорганическая Химия* 45:3–16. <https://doi.org/10.1134/S013234231901007X>
- Финкина ЕИ, Мельникова ДН, Богданов ИВ, Овчинникова ТВ (2019б) Пептиды Системы Врожденного Иммунитета Растений. Часть II. Биосинтез, Биологические Функции и Возможное Практическое Применение. *Биоорганическая Химия* 45:115–126. <https://doi.org/10.1134/S0132342319020040>
- Aerts AM, François IE, Meert EM, Li QT, Cammue BP, Thevissen K (2007) The antifungal activity of RsAFP2, a plant defensin from *Raphanus sativus*, involves the induction of reactive oxygen species in *Candida albicans*. *J Mol Microbiol Biotechnol* 13(4):243–247. <https://doi.org/10.1159/000104753>
- Aerts AM, Carmona-Gutierrez D, Lefevre S, Govaert G, François IEJA, Madeo F, et al. (2009) The antifungal plant defensin RsAFP2 from radish induces apoptosis in a metacaspase independent way in *Candida albicans*. *FEBS Lett* 583:2513–2516. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2009.07.004>
- Almasia NI, Molinari MP, Maroniche GA, Nahirñak V, Barrios Barón MP, Taboga OA, et al (2017) Successful production of the potato antimicrobial peptide Snakin-1 in baculovirus-infected insect cells and development of specific antibodies. *BMC Biotechnol* 17:1–11. <https://doi.org/10.1186/s12896-017-0401-2>
- Amador VC, Santos-Silva CAD, Vilela LMB, Oliveira-Lima M, de Santana Rêgo M, Roldan-Filho RS, Oliveira-Silva RL, Lemos AB, de Oliveira WD, Ferreira-Neto JRC, Crovella S, Benko-Iseppon AM (2021) Lipid Transfer Proteins (LTPs)-Structure, Diversity and Roles beyond Antimicrobial Activity. *Antibiotics (Basel)* 10(11):1281. <https://doi.org/10.3390/antibiotics10111281>
- Andersen NH, Cao B, Rodríguez-Romero A, Arreguin B (1993) Hevein: NMR assignment and assessment of solution-state folding for the agglutinin-toxin motif. *Biochemistry* 32(6):1407–22. <https://doi.org/10.1021/bi00057a004>
- Andreev YA, Korostyleva TV, Slavokhotova AA, Rogozhin EA, Utkina LL, Vassilevski AA, Grishin EV, Egorov TA, Odintsova TI (2012) Genes encoding hevein-like defense peptides in wheat: Distribution, evolution, and role in stress response. *Biochimie* 94:1009–1016. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2011.12.023>
- Arora R, Kumar A, Singh IK, Singh A (2020) Pathogenesis related proteins: A defensin for plants but an allergen for humans. *Int J Biol Macromol* 157:659–672. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.11.223>
- Asano T, Miwa A, Maeda K, Kimura M, Nishiuchi T. (2013) The Secreted Antifungal Protein Thionin 2.4 in *Arabidopsis thaliana* Suppresses the Toxicity of a Fungal Fruit Body Lectin from *Fusarium graminearum*. *PLoS Pathog* 13:9. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003581>

- Astafieva AA, Rogozhin EA, Andreev YA, Odintsova TI, Kozlov SA, Grishin E V., et al. (2013) A novel cysteine-rich antifungal peptide ToAMP4 from *Taraxacum officinale* Wigg. flowers. *Plant Physiol Biochem* 70:93–99. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.022>
- Bakare OO, Gokul A, Fadaka AO, Wu R, Niekerk LA, Barker AM, Keyster M, Klein A (2022) Plant Antimicrobial Peptides (PAMPs): Features, Applications, Production, Expression, and Challenges. *Molecules* 27(12):3703. <https://doi.org/10.3390/molecules27123703>
- Balls AK (1942) A crystalline sulphur-protein from wheat. *Cereal Chemistry* 32(5):132–137.
- Berrocal-Lobo M, Segura A, Moreno M, López G, García-Olmedo F, Molina A (2002) Snakin-2, an antimicrobial peptide from potato whose gene is locally induced by wounding and responds to pathogen infection. *Plant Physiol* 128:951–961. <https://doi.org/10.1104/pp.010685>
- Berthelot K, Peruch F, Lecomte S (2016) Highlights on *Hevea brasiliensis* (pro)hevein proteins. *Biochimie* 127:258–270. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2016.06.006>
- Bogdanov IV, Shenkarev ZO, Finkina EI, Melnikova DN, Rumynskiy EI, Arseniev AS, Ovchinnikova TV (2016) A novel lipid transfer protein from the pea *Pisum sativum*: isolation, recombinant expression, solution structure, antifungal activity, lipid binding, and allergenic properties. *BMC Plant Biol* 16:107. doi: 10.1186/s12870-016-0792-6
- Broekaert WF, Terras FR, Cammue BP, Osborn RW (1995) Plant defensins: novel antimicrobial peptides as components of the host defense system. *Plant Physiol* 108(4):1353–1358. <https://doi.org/10.1104/pp.108.4.1353>
- Cammue BPA, Thevissen K, Hendriks M, Eggermont K, Goderis IJ, Proost P, Van Damme J, Osborn RW, Guerbet F, Kader J-C (1995) A potent antimicrobial protein from onion seeds showing sequence homology to plant lipid transfer proteins. *Plant Physiol* 109(2):445–455. <https://doi.org/10.1104/pp.109.2.445>
- Campos ML, de Souza CM, de Oliveira KBS, Dias SC, Franco OL (2018) The role of antimicrobial peptides in plant immunity. *J Exp Bot* 69(21):4997–5011. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery294>
- Citores L, Iglesias R, Gay C, Ferreras JM (2016) Antifungal activity of the ribosome-inactivating protein BE27 from sugar beet (*Beta vulgaris* L.) against the green mould *Penicillium digitatum*. *Mol Plant Pathol* 17(2):261–271. <https://doi.org/10.1111/mpp.12278>
- Chiapparino A, Maeda K, Turei D, Saez-Rodriguez J, Gavin AC (2016) The orchestra of lipid-transfer proteins at the crossroads between metabolism and signaling. *Prog Lipid Res* 61:30–39. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2015.10.004>
- Connors R, Konarev AV, Forsyth J, Lovegrove A, Marsh J, Joseph-Horne T, Shewry P, Brady RL (2007). An unusual helix-turn-helix protease inhibitory motif in a novel trypsin inhibitor from seeds of Veronica (*Veronica hederifolia* L.). *J Biol Chem* 282(38):27760–27768. <https://doi.org/10.1074/jbc.M703871200>
- Daly NL, Wilson DT (2021) Plant derived cyclic peptides. *Biochem Soc Trans* 49(3):1279–1285. <https://doi.org/10.1042/BST20200881>
- Das K, Datta K, Karmakar S, Datta SK. Antimicrobial Peptides – Small but Mighty Weapons for Plants to Fight Phytopathogens (2019) *Protein Pept Lett* 26(10):720–742. <https://doi.org/10.2174/0929866526666190619112438>
- De La Fuente JI, Amaya I, Castillejo C, Sánchez-Sevilla JF, Quesada MA, Botella MA, et al (2006) The strawberry gene FaGAST affects plant growth through inhibition of cell elongation. *J Exp Bot* 57:2401–2411. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj213>
- Dos Santos IS, Carvalho Ade O, de Souza-Filho GA, do Nascimento VV, Machado OL, Gomes VM (2010) Purification of a defensin isolated from *Vigna unguiculata* seeds, its functional expression in *Escherichia coli*, and assessment of its insect alpha-amylase inhibitory activity. *Protein Expr Purif* 71(1):8–15. <https://doi.org/10.1016/j.pep.2009.11.008>
- Dubovskii PV, Vassilevski AA, Slavokhotova AA, Odintsova TI, Grishin EV, Egorov TA, Arseniev AS (2011) Solution structure of a defense peptide from wheat with a 10-cysteine motif. *Biochem Biophys Res Commun* 411(1):14–18. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.06.058>
- Duvick JP, Rood T, Rao AG, Marshak DR (1992) Purification and characterization of a novel antimicrobial peptide from maize (*Zea mays* L.) kernels. *J Biol Chem* 267:18814–18820
- Franke B, Jayasena AS, Fisher MF, Swedberg JE, Taylor NL, Mylne JS, et al (2016) Diverse cyclic seed peptides in the Mexican zinnia (*Zinnia haageana*). *Biopolymers* 106:806–817. <https://doi.org/10.1002/bip.22901>
- Fujimura M, Ideguchi M, Minami Y, Watanabe K, Tadera K (2004) Purification, characterization, and sequencing of novel antimicrobial peptides, Tu-AMP 1 and Tu-AMP 2, from bulbs of tulip (*Tulipa gesneriana* L.). *Biosci Biotechnol Biochem* 68:571–577. <https://doi.org/10.1271/bbb.68.571>
- Gao H, Ma K, Ji G, Pan L, Zhou Q (2022) Lipid transfer proteins involved in plant-pathogen interactions and their molecular mechanisms. *Mol Plant Pathol* 23(12):1815–1829. <https://doi.org/10.1111/mpp.13264>
- Ganz T, Selsted ME, Szklarek D, Harwig SS, Daher K, Bainton DF, et al (1985) Defensins. Natural peptide antibiotics of human neutrophils. *J Clin Invest* 76:1427.
- Giudici AM, Regente MC, Villalaín J, Pfüller K, Pfüller U, De La Canal L (2004) Mistletoe viscotoxins induce membrane permeabilization and spore death in phytopathogenic fungi. *Physiol Plant* 121(1):2–7. <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.00259.x>
- Goyal RK, Mattoo AK (2014) Multitasking antimicrobial peptides in plant development and host defense against biotic/abiotic stress. *Plant Sci* 228:135–49. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.05.012>
- Harrison SJ, Marcus JP, Goulter KC, Green JL, Maclean DJ, Manners JM (1997) An antimicrobial peptide from the Australian native *Hardenbergia violacea* provides the first functionally characterised member of a subfamily of plant defensins. *Aust J Plant Physiol* 24:571–578. <https://doi.org/10.1071/PP97075>
- Herbel V, Schäfer H, Wink M. Recombinant Production of Snakin-2 (an Antimicrobial Peptide from Tomato) in E. coli and Analysis of Its Bioactivity (2015) *Molecules* 20: 14889–14901. <https://doi.org/10.3390/molecules200814889>
- Herbel V, Wink M (2016) Mode of action and membrane specificity of the antimicrobial peptide snakin-2. *Peer J* 4:e1987. <https://doi.org/10.7717/peerj.1987>

- Herbel V, Sieber-Frank J, Wink M (2017) The antimicrobial peptide snak-in-2 is upregulated in the defense response of tomatoes (*Solanum lycopersicum*) as part of the jasmonate-dependent signaling pathway *J Plant Physiol* 208:1–6. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.10.006>
- Herzog M, Dorne AM, Grellet F (1995) GASA, a gibberellin-regulated gene family from *Arabidopsis thaliana* related to the tomato GAST1 gene. *Plant Mol Biol* 27:743–752. <https://doi.org/10.1007/BF00020227>
- Höng K, Austerlitz T, Bohlmann T, Bohlmann H (2021) The thionin family of antimicrobial peptides. *PLoS One* 16(7):e0254549. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254549>
- Huang YH, Du Q, Craik DJ (2019) Cyclotides: Disulfide-rich peptide toxins in plants. *Toxicon* 172:33–44. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2019.10.244>
- Huang R-H, Xiang Y, Liu X-Z, Zhang Y, Hu Z, Wang D-C (2002) Two novel antifungal peptides distinct with a five-disulfide motif from the bark of *Eucommia ulmoides* Oliv. *FEBS Lett* 521:87–90. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2004.04.002>
- Huang R-H, Xiang Y, Tu G-Z, Zhang Y, Wang D-C (2004) Solution structure of *Eucommia* antifungal peptide: a novel structural model distinct with a five-disulfide motif. *Biochemistry* 43:6005–6012. <https://doi.org/10.1021/bi036263y>
- Janssen BJC, Schirra HJ, Lay FT, Anderson MA, Craik DJ (2003) Structure of *Petunia hybrida* Defensin 1, a Novel Plant Defensin with Five Disulfide Bonds. *Biochemistry* 42(27):8214–8222. <https://doi.org/10.1021/bi034379o>
- Juárez-Chairez MF, Cid-Gallegos MS, Meza-Márquez OG, Jiménez-Martínez C. Biological functions of peptides from legumes in gastrointestinal health (2022) A review legume peptides with gastrointestinal protection. *J Food Biochem* 46(10):e14308. <https://doi.org/10.1111/jfbc.14308>
- Khaliq B, Abdalla M, Mehmood S, Saeed A, Munawar A, Saeed MQ, Saeed Q, Ibrahim M, Ali Z, Hussain S, Eltayb WA, Betzel C, Akrem A. Comprehensive Structural and Functional Characterization of a Seed  $\gamma$ -thionin as a Potent Bioactive Molecule Against Fungal Pathogens and Insect Pests (2022). *Curr Med Chem* 29(42):6446–6462. <https://doi.org/10.2174/0929867329666220608163645>
- Koo JC, Lee SY, Chun HJ, Cheong YH, Choi JS, Kawabata S-I, Miyagi M, Tsunasawa S, Ha KS, Bae DW, Han C-D, Lee BL, Cho MJ (1998) Two hevein homologs isolated from the seed of *Pharbitis nil* L. exhibit potent antifungal activity. *Biochim Biophys Acta* 1382:80–90. [https://doi.org/10.1016/s0167-4838\(97\)00148-9](https://doi.org/10.1016/s0167-4838(97)00148-9)
- Lay F, Anderson M (2005) Defensins – Components of the Innate Immune System in Plants. *Curr Protein Pept Sci* 6:85–101. <https://doi.org/10.2174/138920305302757>
- Lay FT, Mills GD, Poon IK, Cowieson NP, Kirby N, Baxter AA, van der Weerden NL, Dogovski C, Perugini MA, Anderson MA, Kvansakul M, Hulett MD (2012) Dimerization of plant defensin NaD1 enhances its antifungal activity. *J Biol Chem* 287 (24):19961–19972. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.331009>
- Leebens-Mack JH, Barker MS, Carpenter EJ, Deyholos MK, Gitzendanner MA, Graham SW, et al (2019) One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature* 574:679–685. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2>
- León Madrazo A, Fuentes Ortiz AB, Morales Mendoza LF, Segura Campos MR. Antibacterial peptide fractions from chia seeds (*Salvia hispanica* L.) and their stability to food processing conditions (2022) *J Food Sci Technol* 59(11):4332–4340. <https://doi.org/10.1007/s13197-022-05506-0>
- Li J, Hu S, Jian W, Xie C, Yang X (2021) Plant antimicrobial peptides: structures, functions, and applications. *Bot Stud* 62(1):5. <https://doi.org/10.1186/s40529-021-00312-x>
- Lipkin A, Anisimova V, Nikonorova A, Babakov A, Krause E, Bienert M, Grishin E, Egorov T (2005) An antimicrobial peptide Ar-AMP from amaranth (*Amaranthus retroflexus* L.) seeds. *Phytochemistry* 66:2426–2431. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2005.07.015>
- Lima AM, Azevedo MIG, Sousa LM, Oliveira NS, Andrade CR, Freitas CDT, Souza PFN (2022) Plant antimicrobial peptides: An overview about classification, toxicity and clinical applications. *Int J Biol Macromol* 214:10–21. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2022.06.043>
- Luckett S, Garcia RS, Barker JJ, Konarev A V., Shewry PR, Clarke AR, et al. High-resolution structure of a potent, cyclic proteinase inhibitor from sunflower seeds (1999) *J Mol Biol* 290: 525–33. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1999.2891>
- Marcos JF, Muñoz A, Pérez-Payá E, Misra S, López-García B. Identification and rational design of novel antimicrobial peptides for plant protection (2008) *Annu Rev Phytopathol* 46:273–301. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.121307.094843>
- Marcus JP, Green JL, Goulter KC, Manners JM (1999) A family of antimicrobial peptides is produced by processing of a 7S globulin protein in *Macadamia integrifolia* kernels. *Plant J* 19:699–710. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00569.x>
- Martins JC, Maes D, Loris R, Pepermans HA, Wyns L, Willem R, Verheyden P (1996) <sup>1</sup>H NMR study of the solution structure of Ac-AMP2, a sugar binding antimicrobial protein isolated from *Amaranthus caudatus*. *J Mol Biol* 258 (2):322–333. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1996.0253>
- Mendez E, Moreno A, Colilla F, Pelaez F, Limas GG, Mendez R, et al (1990) Primary structure and inhibition of protein synthesis in eukaryotic cell-free system of a novel thionin,  $\gamma$ -hordothionin, from barley endosperm. *Eur J Biochem* 194:533–539. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1990.tb15649.x>
- Milbradt AG, Kerek F, Moroder L, Renner C (2003) Structural characterization of hellethionins from *Helleborus purpurascens*. *Biochemistry* 42:2404–2411. <https://doi.org/10.1021/bi020628h>
- Molesini B, Treggiari D, Dalbeni A, Minuz P, Pandolfini T (2017) Plant cystine-knot peptides: pharmacological perspectives. *Br J Clin Pharmacol* 83:63. <https://doi.org/10.1111/bcp.12932>
- Moretta A, Scieuzo C, Petrone AM, Salvia R, Manniello MD, Franco A, Lucchetti D, Vassallo A, Vogel H, Sgambato A, Falabella P (2021) Antimicrobial Peptides: A New Hope in Biomedical and Pharmaceutical Fields. *Front Cell Infect Microbiol* 11:668632. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.668632>
- Nahirñak V, Almasia NI, Fernandez PV, Hopp HE, Estevez JM, Carrari F, et al (2012) Potato Snakin-I gene silencing affects cell division, primary metabolism, and cell wall

- composition. *Plant Physiol* 158:252–263. <https://doi.org/10.1104/pp.111.186544>
- Naumann TA, Wicklow DT & Price NP (2011) Identification of a chitinase-modifying protein from *Fusarium verticillioides*: truncation of a host resistance protein by a fungalysin m metalloprotease. *J Biol Chem* 286:35358–35366. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.279646>
- Naumann TA & Price NP (2012) Truncation of class IV chitinases from *Arabidopsis* by secreted fungal proteases. *Mol Plant Pathol* 13:1135–1139. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00805.x>
- Nolde SB, Vassilevski AA, Rogozhin EA, Barinov NA, Balashova TA, Samsonova OV, Baranov YV, Feofanov AV, Egorov TA, Arseniev AS, Grishin EV (2011) Disulfide-stabilized helical hairpin structure and activity of a novel antifungal peptide EcAMP1 from seeds of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli*). *J Biol Chem* 286(28):25145–2553. <https://doi.org/10.1074/jbc.M110.200378>
- Odintsova TI, Vassilevski AA, Slavokhotova AA, Musolyamov AK, Finkina EI, Khadeeva NV, Rogozhin EA, Korostyleva TV, Pukhalsky VA, Grishin EV, Egorov TA (2009) A novel antifungal hevein-type peptide from *Triticum kiharae* seeds with a unique 10-cysteine motif. *FEBS J* 276(15):4266–4275. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2009.07135.x>
- Odintsova TI, Slezina MP, Istomina EA, Korostyleva TV, Kovtun AS, Kasianov AS, Shcherbakova LA, Kudryavtsev AM (2019) Non-Specific Lipid Transfer Proteins in *Triticum kiharae* Dorof. et Migush.: Identification, Characterization and Expression Profiling in Response to Pathogens and Resistance Inducers. *Pathogens* 8(4):221. <https://doi.org/10.3390/pathogens8040221>
- Okada T, Yoshizumi H, Terashima Y (1970) A Lethal Toxic Substance for Brewing Yeast in Wheat and Barley: Part I. Assay of Toxicity on Various Grains, and Sensitivity of Various Yeast Strains. *Agric Biol Chem* 34: 1084–1088
- Oliveira-Lima M, Benko-Iseppon A, Neto J, Rodriguez-Decuadro S, Kido E, Crovella S, et al (2017) Snakin: Structure, Roles and Applications of a Plant Antimicrobial Peptide. *Curr Protein Pept Sci* 18:368–374. <https://doi.org/10.2174/1389203717666160619183140>
- Oparin PB, Mineev KS, Dunaevsky YE, Arseniev AS, Belozersky MA, Grishin EV, Egorov TA, Vassilevski AA (2012) Buckwheat trypsin inhibitor with helical hairpin structure belongs to a new family of plant defence peptides. *Biochem J* 446 (1):69–77. <https://doi.org/10.1042/BJ20120548>
- Osborn R.W., De Samblanx G.W., Thevissen K., Goderis I., Torrekens S., Van Leuven F (1995) Isolation and characterization of plant defensins from seeds of *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Hippocastanaceae* and *Saxifragaceae*. *FEBS Lett* 368:257–262. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(95\)00666-w](https://doi.org/10.1016/0014-5793(95)00666-w)
- Parisi K, Shafee TMA, Quimbar P, van der Weerden NL, Bleackley MR, Anderson MA (2019) The evolution, function and mechanisms of action for plant defensins. *Semin Cell Dev Biol* 88:107–118. <https://doi.org/10.1016/j.semdb.2018.02.004>
- Park CJC, Hong S-SS, Lee H-SS, Lee SY, Kim SC (2000) Characterization and cDNA cloning of two glycine- and histidine-rich antimicrobial peptides from the roots of shepherd's purse, *Capsella bursa-pastoris*. *Plant Mol Biol* 44:187–197. <https://doi.org/10.1023/a:1006431320677>
- Pelegrini PB, Lay FT, Murad AM, Anderson MA, Franco OL (2008) Novel insights on the mechanism of action of alpha-amylase inhibitors from the plant defensin family. *Proteins* 73(3):719–729. <https://doi.org/10.1002/prot.22086>
- Postic G, Gracy J, Périn C, Chiche L, Gelly JC (2018) KNOTTIN: the database of inhibitor cystine knot scaffold after 10 years, toward a systematic structure modeling. *Nucleic Acids Res* 46:D454–458. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx1084>
- Raikhel NV, Lee H-I (1993) Structure and function of chitin-binding proteins. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 44:591–615.
- Regente M, de la Canal L (2003) A cDNA encoding a putative lipid transfer protein expressed in sunflower seeds. *J Plant Physiol* 160(2):201–203. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00799>
- Rivillas-Acevedo LA and Soriana-Garcia M (2007) Isolation and biochemical characterization of an antifungal peptide from *Amaranthus hypochondriacus* seeds. *J Agric Food Chem* 55:10156–10161. <https://doi.org/10.1021/jf072069x>
- Rodríguez-Decuadro S, Barraco-Vega M, Dans PD, Pandolfi V, Benko-Iseppon AM, Cecchetto G (2018) Antimicrobial and structural insights of a new snakin-like peptide isolated from *Peltophorum dubium* (Fabaceae). *Amino Acids* 50:1245–1259. <https://doi.org/10.1007/s00726-018-2598-3>
- Rogozhin EA, Oshchepkova YI, Odintsova TI, Khadeeva NV, Veshkurova ON, Egorov TA, Grishin EV, Salikhov SI (2011) Novel antifungal defensins from *Nigella sativa* L. seeds. *Plant Physiol Biochem* 49(2):131–137. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.10.008>
- Rogozhin EA, Slezina MP, Slavokhotova AA, Istomina EA, Korostyleva TV, Smirnov AN, Grishin EV, Egorov TA, Odintsova TI (2015) A novel antifungal peptide from leaves of the weed *Stellaria media* L. *Biochimie* 116:125–32. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2015.07.014>
- Rogozhin E, Ryazantsev D, Smirnov A, Zavriev S (2018) Primary Structure Analysis of Antifungal Peptides from Cultivated and Wild Cereals. *Plants (Basel)* 7(3):74. <https://doi.org/10.3390/plants7030074>
- Rogozhin E, Zalevsky A, Mikov A, Smirnov A, Egorov T (2018) Characterization of Hydroxyproline-Containing Hairpin-Like Antimicrobial Peptide EcAMP1-Hyp from Barnyard Grass (*Echinochloa crusgalli* L.) Seeds: Structural Identification and Comparative Analysis of Antifungal Activity. *Int J Mol Sci* 19(11):3449. <https://doi.org/10.3390/ijms19113449>
- Ryazantsev DY, Rogozhin EA, Dimitrieva T V., Drobyazina PE, Khadeeva N V., Egorov TA, et al (2014) A novel hairpin-like antimicrobial peptide from barnyard grass (*Echinochloa crusgalli* L.) seeds: Structure-functional and molecular-genetics characterization. *Biochimie* 99:63–70. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2013.11.005>
- Santos-Silva CAD, Ferreira-Neto JRC, Amador VC, Bezerra-Neto JP, Vilela LMB, Binneck E, Rêgo MS, da Silva MD, Manguiera de Melo ALT, da Silva RH, Benko-Iseppon AM (2023) From Gene to Transcript and Peptide: A Deep Overview on Non-Specific Lipid Transfer Proteins (nsLTPs). *Antibiotics (Basel)* 12(5):939. <https://doi.org/10.3390/antibiotics12050939>

- Segura A, Moreno M, Madueño F, Molina A, García-Olmedo F (1999) Snakin-1, a peptide from potato that is active against plant pathogens. *Mol Plant Microbe Interact* 12:16–23. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.1.16>
- Sharma P, Kaur J, Sharma G, Kashyap P. (2022) Plant derived antimicrobial peptides: Mechanism of target, isolation techniques, sources and pharmaceutical applications. *J Food Biochem* 46(10):e14348. <https://doi.org/10.1111/jfbc.14348>
- Shafee TMA, Lay FT, Hulett MD, Anderson MA (2016) The Defensins Consist of Two Independent, Convergent Protein Superfamilies. *Mol Biol Evol* 33:2345–56. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw106>
- Sher Khan R, Iqbal A, Malak R, Shehryar K, Attia S, Ahmed T, Ali Khan M, Arif M, Mii M (2019) Plant defensins: types, mechanism of action and prospects of genetic engineering for enhanced disease resistance in plants. *3 Biotech* 9(5):192. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1725-5>
- Silva MS, Arraes FBM, Campos MA, Grossi-de-Sa M, Fernandez D, Cândido ES, Cardoso MH, Franco OL, Grossi-de-Sa MF (2018) Review: Potential biotechnological assets related to plant immunity modulation applicable in engineering disease-resistant crops. *Plant Sci* 270:72–84. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.02.013>
- da Silva MS, de Azevedo Dos Santos L, Taveira GB, Nagano CS, Chaves RP, de Oliveira Carvalho A, Rodrigues R, Gomes VM (2023) Trypsin/ $\alpha$ -Amylase Inhibitors from *Capsicum chinense* Seeds: Characterization and Antifungal Activity against Fungi of Agronomic Importance. *Protein Pept Lett* 30(3):260–274. <https://doi.org/10.2174/0929866530666230221141804>
- Slavokhotova AA, Rogozhin EA, Musolyamov AK, Andreev YA, Oparin PB, Berkut AA, et al (2014) Novel antifungal  $\alpha$ -hairpinin peptide from *Stellaria media* seeds: Structure, biosynthesis, gene structure and evolution. *Plant Mol Biol* 84:189–202. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0127-z>
- Slavokhotova AA, Naumann TA, Price NP, Rogozhin EA, Andreev YA, Vassilevski AA, Odintsova TI (2014) Novel mode of action of plant defense peptides – hevein-like antimicrobial peptides from wheat inhibit fungal m et alloproteases. *FEBS J* 281(20):4754–4764. <https://doi.org/10.1111/febs.13015>
- Slavokhotova AA, Shelenkov AA, Korostyleva TV, Rogozhin EA, Melnikova NV, Kudryavtseva AV, Odintsova TI (2017) Defense peptide repertoire of *Stellaria media* predicted by high throughput next generation sequencing. *Biochimie* 135:15–27. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2016.12.017>
- Slavokhotova AA, Rogozhin EA (2020) Defense Peptides From the  $\alpha$ -Hairpinin Family Are Components of Plant Innate Immunity. *Frontiers in Plant Scie* 11:465 <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00465>
- Su T, Han M, Cao D, Xu M (2020) Molecular and Biological Properties of Snakins: The Foremost Cysteine-Rich Plant Host Defense Peptides. *J Fungi* 6:220. <https://doi.org/10.3390/jof6040220>
- Tam JP, Wang S, Wong KH, Tan WL (2015) Antimicrobial Peptides from Plants. *Pharmaceuticals (Basel)* 8(4):711–757. <https://doi.org/10.3390/ph8040711>
- Taylor RH, Acland DP, Attenborough S, Cammue BPA, Evans IJ, Osborn RW, et al (1997) A Novel Family of Small Cysteine-rich Antimicrobial Peptides from Seed of *Impatiens balsamina* Is Derived from a Single Precursor Protein. *J Biol Chem* 272:24480–24487. <https://doi.org/10.1074/jbc.272.39.24480>
- Tang SS, Prodhan ZH, Biswas SK, Le CF, Sekaran SD (2018) Antimicrobial peptides from different plant sources: Isolation, characterisation, and purification. *Phytochemistry* 154:94–105. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2018.07.002>
- Taveira GB, Mello ÉO, Souza SB, Monteiro RM, Ramos AC, Carvalho AO, Rodrigues R, Okorokov LA, Gomes VM (2018) Programmed cell death in yeast by thionin-like peptide from *Capsicum annuum* fruits involving activation of caspases and extracellular H<sup>+</sup> flux. *Biosci Rep* 38(2):BSR20180119. <https://doi.org/10.1042/BSR20180119>
- Terras FRG, Schofs HME, de Bolle MFC, Van Leuven F, Rees SB (1992) *In vitro* antifungal activity of a radish (*Raphanus sativus* L.) seed protein homologous to nonspecific lipid transfer proteins. *Plant Physiol* 100:1055–1058. <https://doi.org/10.1104/pp.100.2.1055>
- Thevissen K, Terras FR, Broekaert WF (1999) Permeabilization of fungal membranes by plant defensins inhibits fungal growth. *Appl Environ Microbiol* 65(12):5451–5458. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.12.5451-5458.1999>
- Thevissen K, Ferket KKA, François IEJA, Cammue BPA (2003) Interactions of antifungal plant defensins with fungal membrane components. *Peptides* 24:1705–1712. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2003.09.014>
- Utkina LL, Andreev YA, Rogozhin EA, Korostyleva T V., Slavokhotova AA, Oparin PB, et al (2013) Genes encoding 4-Cys antimicrobial peptides in wheat *Triticum kiharae* Dorof. et Migush.: Multimodular structural organization, intraspecific variability, distribution and role in defence. *FEBS J* 280:3594–3608. <https://doi.org/10.1111/febs.12349>
- Vanetten CH, Nielsen HC, Peters JE (1965) A crystalline polypeptide from the seed of *Crambe abyssinica*. *Phytochemistry* 4:467–473.
- de Veer SJ, Kan MW, Craik DJ (2019) Cyclotides: From Structure to Function. *Chem Rev* 119(24):12375–12421. <https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.9b00402>
- van den Bergh KPB, Rougé P, Proost P, Coosemans J, Krouglova T, Engelborghs Y, Peumans WJ, Van Damme EJM (2004) Synergistic antifungal activity of two chitin-binding proteins from spindle tree (*Euonymus europaeus* L.). *Planta* 219:221–232. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1238-1>
- van Parijs J, Broekaert WF, Goldstein IJ, Peumans WJ (1991) Hevein: an antifungal protein from rubber-tree (*Hevea brasiliensis*) latex. *Planta* 183:258–264. <https://doi.org/10.1007/BF00197797>
- Vernon LP, Evett GE, Zeikus RD, Gray WR (1985) A toxic thionin from *Pyricularia pubera*: Purification, properties, and amino acid sequence. *Arch Biochem Biophys* 238:18–29
- Wang Z, Xie W, Chi F, Li C (2005) Identification of nonspecific lipid transfer protein-1 as a calmodulin-binding protein in *Arabidopsis*. *FEBS Lett* 579:1683–1687. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2005.02.024>
- van der Weerden NL, Bleackley MR, Anderson MA (2013) Properties and mechanisms of action of naturally occurring antifungal peptides. *Cell Mol Life Sci* 70:3545–3570. <https://doi.org/10.1007/s00018-013-1260-1>
- Weidmann J, Craik DJ (2016) Discovery, structure, function, and applications of cyclotides: circular proteins from plants. *J Exp Bot* 67(16):4801–4812. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw210>

- Xiang Y, Huang R.-H, Liu X.-Z, Zhang Y, Wang D.-C (2004) Crystal structure of a novel antifungal protein distinct with five disulfide bridges from *Eucommia ulmoides* Oliver at an atomic resolution. *J Structural Biol* 148:86–97. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2004.04.002>.
- Yamada K, Shimada T, Kondo M, Nishimura M, Hara-Nishimura I (1999) Multiple functional proteins are produced by cleaving Asn-Gln bonds of a single precursor by vacuolar processing enzyme. *J Biol Chem* 274:2563–2570. <https://doi.org/10.1074/jbc.274.4.2563>
- Yeung H, Squire CJ, Yosaatmadja Y, Panjekar S, López G, Molina A, et al (2016) Radiation Damage and Racemic Protein Crystallography Reveal the Unique Structure of the GASA/Snakin Protein Superfamily. *Angew Chemie – Int Ed.* 55:7930–7933. <https://doi.org/10.1002/anie.201602719>
- Zhang J, Payne CD, Pouvreau B, Schaefer H, Fisher MF, Taylor NL, Berkowitz O, Whelan J, Rosengren KJ, Mylne JS (2019) An Ancient Peptide Family Buried within Vicilin Precursors. *ACS Chem Biol* 14(5):979–993. <https://doi.org/10.1021/acschembio.9b00167>
- Zou F, Tan C, Shinali TS, Zhang B, Zhang L, Han Z, Shang N (2023) Plant antimicrobial peptides: a comprehensive review of their classification, production, mode of action, functions, applications, and challenges. *Food Funct* 14:5492–5515 <https://doi.org/10.1039/d3fo01119d>

#### Translation of Russian References

- Kulaeva OA, Kliukova MS, Povydysh MN, Tikhonovich IA, Zhukov VA (2017) Plant defensins: Biological function, mechanisms of action and methods of analysis (review). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]* 52(1): 3–12. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.3rus>
- Slavokhotova AA, Shelonkov AA, Andreev YA, Odintsova TI (2017) Hevein-Like Antimicrobial Peptides of Plants. *Biochemistry (Mosc)* 82(13):1659–1674. <https://doi.org/10.1134/S0006297917130065>
- Utkina LL, Zhabon EO, Slavokhotova AA et al. (2010) Heterologous expression of a synthetic gene encoding a novel hevein-type antimicrobial peptide of *Leymus arenarius* in *Escherichia coli* cells. *Russ J Genet* 46, 1449–1454. <https://doi.org/10.1134/S1022795410120070>
- Finkina EI, Melnikova DN, Bogdanov IV et al. (2019) Peptides of the Innate Immune System of Plants. Part I. Structure, Biological Activity, and Mechanisms of Action. *Russ J Bioorg Chem* 44:573–585. <https://doi.org/10.1134/S1068162019010060>
- Finkina EI, Melnikova DN, Bogdanov IV et al. (2019) Peptides of the Innate Immune System of Plants. Part II. Biosynthesis, Biological Functions, and Possible Practical Applications. *Russ J Bioorg Chem* 45:, 55–65. <https://doi.org/10.1134/S1068162019020043>

Plant Protection News, 2023, 106(3), p. 120–136

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-3-15980>

*Full-text review*

## THE POTENTIAL OF PLANT ANTIMICROBIAL PEPTIDES FOR CROP PROTECTION AGAINST DISEASES

A.S. Barashkova, E.A. Rogozhin\*

*Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*\*corresponding author, e-mail: rea21@list.ru*

Antimicrobial peptides (AMPs) are the most important components of plant innate immunity to environmental stress factors and one of the most ancient tools of the defense system. Most of them are synthesized as factors of constitutive plant immunity, but there are also inducible forms belonging to “pathogenesis-related proteins” (PR-proteins from classes 12, 13 and 14). This review provides characteristics of the primary and three-dimensional structures of the main families of plant AMPs. The relationship between the types of spatial arrangement of the polypeptide chain is drawn. The functional analysis of plant AMPs is presented by data on the spectrum and quantitative level of activities against a number of economically significant fungal and bacterial phytopathogens, and related biological effects are indicated. Additionally, current information is provided on the molecular mechanisms of the antimicrobial action of plant AMPs based on defensins as the most studied structural group. In conclusion, aspects of the modes of action for plant AMPs on microorganisms are considered, on the basis of which a variant of the functional classification of these molecules is proposed. Based on these data, the prospects for their use as the basis of biopesticides for plant protection against pathogens were assessed.

**Keywords:** plant antimicrobial peptides, classification, structural analysis, biological activity, antimicrobial properties

Submitted: 19.06.2023

Accepted: 20.10.2023

**FUSARIUM SAMBUCINUM – ВОЗБУДИТЕЛЬ СУХОЙ ГНИЛИ КЛУБНЕЙ КАРТОФЕЛЯ**

Т.Ю. Гагкаева\*, А.С. Орина, И.И. Трубин, О.П. Гаврилова, А.В. Хютти

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

\* ответственный за переписку, e-mail: [t.gagkaeva@mail.ru](mailto:t.gagkaeva@mail.ru)

Среди 140 изолятов грибов *Fusarium*, выделенных из клубней картофеля с симптомами сухой гнили из четырёх федеральных округов РФ в 2021–2022 гг., доля *F. sambucinum* составила 37.8%. Принадлежность 19 изолятов разного происхождения виду *F. sambucinum* подтвердили секвенированием участка гена фактора элонгации трансляции EF-1 $\alpha$ . Оценивали диапазон морфологических признаков генетически охарактеризованных штаммов *F. sambucinum* при культивировании на питательных средах, скорость роста на картофельно-сахарозной среде в диапазоне температур 5–35 °C и патогенность к клубням картофеля сорта Гала при температурах 5 и 23 °C. Оптимальной для всех штаммов была температура 25 °C, при которой средняя скорость роста штаммов составила 13.68  $\pm$  0.67 мм/сутки. Верхней критической температурой, останавливающей рост штаммов, было 35 °C, а при 5 °C штаммы были способны расти со средней скоростью 0.85  $\pm$  0.27 мм/сутки. Большинство штаммов вызывало более обширные симптомы гнили клубней при температуре 23 °C, чем при 5 °C, однако выявлены штаммы, на агрессивность которых температура не оказывала влияние. Связи между происхождением штаммов *F. sambucinum* и их агрессивностью не обнаружено.

**Ключевые слова:** *Solanum tuberosum*, фузариозная сухая гниль, *Fusarium sambucinum*, температурный оптимум, скорость роста, патогенность

Поступила в редакцию: 04.08.2023

Принята к печати: 12.10.2023

**Введение**

Серьезную проблему картофелеводства представляют потери урожая, обусловленные грибными заболеваниями. Фузариозная сухая гниль картофеля (ФСГК), вызываемая грибами рода *Fusarium*, имеет широкое распространение и снижает продовольственное и семенное качество клубней (Анисимов и др., 2009; Хадиева и др., 2018; Du et al., 2012; Stefańczyk et al., 2016; Azil et al., 2021).

Фузариевые грибы инфицируют клубни картофеля в поле и в процессе хранения (Wharton et al., 2007). Вегетативный способ размножения картофеля способствует распространению патогенов, сохраняющихся на клубнях. Симптомы сухой гнили проявляются в виде небольших коричневых пятен на клубнях, часто вдавленных, иногда с темным окаймлением. Высыхание внутренних тканей под воздействием грибов часто приводит к образованию концентрических колец и морщинистости перидермы (Secor, Salas, 2001).

Изучением таксономического статуса и вредоносности видов грибов *Fusarium*, заселяющих клубни картофеля, занимаются исследователи во всех регионах мира, массово производящих картофель. Согласно опубликованной информации, около 11–13 видов *Fusarium* связаны с сухой гнилью картофеля, но в зависимости от условий выращивания видовой состав грибов варьирует (Белосохов и др., 2022; Cullen et al., 2005; Tiwari et al., 2020; Azil et al., 2021). По этой причине представляется ценным получение знания о точном видовом составе возбудителей ФСГК, их патогенности и чувствительности к фунгицидам.

Цель исследования заключалась в характеристике физиолого-биохимических свойств штаммов *F. sambucinum*, выделенных из клубней картофеля с симптомами ФСГК, выращенного на территории РФ.

**Материалы и методы****2.1. Выделение грибов *Fusarium* из клубней картофеля**

В 2021–2022 гг. из 46 партий семенного картофеля, поступивших на анализ в лабораторию иммунитета растений к болезням ФГБНУ ВИЗР, отбирали клубни с признаками сухой гнили. Выделение чистых культур грибов из пораженных растительных тканей производили на питательной среде общепринятыми микологическими методами (Гагкаева и др., 2011). Моноспорные изоляты хранятся в коллекции микологии и фитопатологии ФГБНУ ВИЗР.

**2.2. Идентификация грибов *Fusarium***

Первоначальную идентификацию грибов проводили по сумме морфолого-культуральных признаков (Gerlach,

Nirenberg, 1982; Nirenberg, 1995).

Для уточнения видового статуса выбрали 19 штаммов *F. sambucinum* различного происхождения, в том числе в исследование включили штаммы из коллекции лаборатории, ранее выделенные из клубней картофеля. У всех штаммов секвенировали фрагмент гена фактора элонгации трансляции EF-1 $\alpha$  (*TEF*). Амплификацию проводили с использованием специфических праймеров EF1/EF2 согласно протоколу и инструкциям авторов (O'Donnell et al., 1998). Секвенирование фрагментов выполняли на секвенаторе ABI Prism 3500 (Applied Biosystems, Hitachi, Япония) с использованием набора реактивов BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, США). Ручное редактирование

хроматограмм нуклеотидных последовательностей каждого штамма и выравнивание проводили в программе Vector NTI Advance 10 (Thermo Fisher Scientific, США). С помощью инструмента Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) в базе данных NCBI GenBank производили поиск гомологичных последовательностей с наибольшим сходством.

### 2.3. Фенотипическая характеристика штаммов *F. sambucinum*

Все штаммы выращивали при 25 °С на питательной среде на основе картофельного отвара (картофельно-сахарозный агар, КСА) и агаре Чапека (ЧА) для диагностики фенотипа культуры и скорости роста. Культуры инкубировали 7 суток в темноте. Для этого чашки Петри со средами были засеяны агаровыми дисками диаметром 4 мм, полученными из ранее выращенных культур.

Сравнение морфологических структур, в том числе формы, числа перегородок, размеров конидий, проводили на синтетическом агаре Ниренберг (SNA) через 14 суток роста (Gerlach, Nirenberg, 1982). По возможности выполняли 30–50 измерений каждой структуры. Исследование микроструктур и фотосъемку осуществляли с помощью микроскопов BX53 и SZX16 (Olympus Corporation, Япония), оснащённых камерой Jenoptik Gryphax PROKYON (Jenoptik AG, Германия). Записанные изображения редактировались в Adobe Photoshop CC 2018 (Adobe System Incorporated, США).

Для выявления скорости роста, из колоний 17 штаммов *F. sambucinum*, предварительно выращенных на КСА в темноте при 25 °С, стерильным пробочным сверлом вырезали диски диаметром 4 мм и помещали их мицелием вниз на поверхность свежей КСА в центр пластиковой чашки Петри диаметром 85 мм. Культивировали штаммы в темноте в термостатируемых шкафах Innova 44R (Eppendorf,

Германия) в диапазоне температур 5–35 °С с шагом в 5 °С. На 5 сутки измеряли диаметр колонии гриба в двух взаимно перпендикулярных направлениях.

### 2.4. Анализ патогенности штаммов *F. sambucinum* к клубням картофеля

Клубни картофеля сорта Гала (урожай 2022 г., Тульская обл.) массой ~40 г поверхностно стерилизовали 5%-ным гипохлоритом натрия в течение 2–3 мин, промывали дистиллированной водой и высушивали при комнатной температуре. Затем микробиологическим сверлом в области столона вырезали отверстие глубиной 20 мм и шириной 5 мм, сохраняя цилиндр вырезанной ткани.

Из культур грибов, предварительно выращенных на КСА в течение 7 суток, микробиологическим сверлом вырезали диски диаметром 4 мм и помещали их внутрь отверстия в клубне, которое закрывали сохранённым цилиндром. Одним штаммом инокулировали не менее 5 клубней, затем помещали их в пластиковые кюветы, плотно закрывали крышкой и инкубировали при температурах 5 °С или 23 °С в течение 4 недель. В контрольном варианте в отверстие помещали диск чистой среды КСА. Через две недели инкубации у клубней удаляли появившиеся проростки. Через 4 недели клубни разрезали пополам вдоль оси инокуляции и измеряли перпендикулярные диаметры симптома поражения (мм), рассчитывая его средние размеры для клубня. Средние размеры некрозов для каждого варианта оценивали, исключая средние размеры инокуляционного канала в контроле.

### 2.6. Статистическая обработка результатов

Для статистического анализа полученных данных (расчёт среднего, доверительных интервалов, дисперсионного анализа) использовали программы Microsoft Excel 2010 и Statistica 10.0.

## 3. Результаты

### 3.1. Частота выявления гриба *F. sambucinum*

Из проанализированных клубней картофеля с симптомами сухой гнили из четырёх федеральных округов (ФО) европейской части РФ за два года исследований выделены и сохранены 140 изолятов грибов рода *Fusarium* (табл. 1). Выделенные изоляты были идентифицированы

как представители не менее 15 видов, из которых чаще остальных возбудителей заболевания встречался вид *F. sambucinum* Fuckel sensu stricto – доля его изолятов составила в среднем 21.4% от всех выделенных изолятов *Fusarium* в 2021 г. и 54.6% – в 2022 г.

**Таблица 1.** Представленность изолятов *Fusarium sambucinum*, выделенных из клубней картофеля с симптомами ФСГК из регионов РФ

Федеральный округ РФ, n = число образцов, шт.	Субъект РФ	2021		2022	
		Всего изолятов <i>Fusarium</i> , шт.	Доля <i>F. sambucinum</i> , %	Всего изолятов <i>Fusarium</i> , шт.	Доля <i>F. sambucinum</i> , %
Северо-Западный, n=18	Архангельская обл., Вологодская обл., Ленинградская обл., Новгородская обл., Псковская обл.	28	14.3	10	45.4
Центральный, n=19	Калужская обл., Московская обл., Рязанская обл., Тульская обл., Ярославская обл.	27	37.0	14	53.8
Приволжский, n=7	Республика Башкортостан, Удмуртская Республика, Чувашская Республика, Самарская обл.	23	13.0	21	61.8
Северо-Кавказский, n=2	Ставропольский край	15	20.0	2	50.0
Итого, n=46		93	21.4	47	54.6



**Table 1.** Representation of *Fusarium sambucinum* isolated from potato tubers with Fusarium dry rot symptoms, harvested in different regions of the Russian Federation

Federal District of the Russian Federation, n*	Subject of the Russian Federation	2021		2022	
		Total number of <i>Fusarium</i> strains	Proportion of <i>F. sambucinum</i> , %	Total number of <i>Fusarium</i> strains	Proportion of <i>F. sambucinum</i> , %
Northwestern, n=18	Arkhangelsk Oblast, Vologda Oblast, Leningrad Oblast, Novgorod Oblast, Pskov Oblast	28	14.3	10	45.4
Central, n=19	Kaluga Oblast, Moscow Oblast, Ryazan Oblast, Tula Oblast, Yaroslavl Oblast	27	37.0	14	53.8
Volga, n=7	Bashkortostan, Udmurtia, Chuvashia, Samara Oblast	23	13.0	21	61.8
North Caucasian, n=2	Stavropol Krai	15	20.0	2	50.0
Total, n=46		93	21.4	47	54.6

\*n = number of samples

### 3.2. Молекулярно-генетическая идентификация штаммов

Анализ нуклеотидных последовательностей фрагмента гена фактора элонгации *TEF* 19 штаммов выявил их высокое сходство с гомологичной последовательностью штамма *F. sambucinum* CBS 146.95 = NRRL 22187 (MW834277), которое составляло 99.8–100%. В то же время, сходство с гомологичной последовательностью *F. robustum* Gerlach CBS 637.76 = NRRL 13392 (MW928842), вида наиболее близкородственного *F. sambucinum*, оказалось значительно ниже – 94.8–95.3%. Таким образом, принадлежность анализируемых штаммов виду *F. sambucinum* считали установленной. В дальнейшем проводили исследования свойств генетически охарактеризованных штаммов гриба. Полученные нуклеотидные последовательности штаммов *F. sambucinum* были депонированы в NCBI GenBank (табл. 2).

### 3.3 Морфолого-культуральные особенности штаммов

По макроморфологическим признакам штаммы *F. sambucinum* обладали высоким сходством. При культивировании на КСА воздушный мицелий у большинства штаммов поверхностный, от хлопьевидного до войлочного, клочковатый, часто редкий, у некоторых штаммов более обильный, иногда растет концентрическими кругами. Типичная окраска мицелия кремовая, бледно-персиковая. Окраска реверса на КСА сходная и варьирует от кремового до бледно-персикового (рис. 1). Пигментация штаммов MFG 70208, 70133, 70134 на данной среде через неделю культивирования при 23–25 °С приобретала бледно-розовые оттенки. На ЧА воздушный мицелий также поверхностный, от хлопьевидного до войлочного, часто редкий, как правило, менее окрашен, чем культуры на КСА. Колонии часто имеют неровные, лопастные края. Реверс на ЧА – бледно-кремового цвета, редко с розоватыми оттенками.

**Таблица 2.** Использованные в исследовании штаммы гриба *Fusarium sambucinum*, выделенные из клубней картофеля с симптомами ФСГК

№ п/п	Номер штамма в коллекции	Происхождение, сорт	Год	Номер <i>TEF</i> в GenBank
1	MFG 60833	Вологодская обл., Бриз	2020	OR020701
2	MFG 70102	Новгородская обл., Аврора	2020	OR020704
3	MFG 70133	Ярославская обл., Арроу	2020	OR020710
4	MFG 70134	Ярославская обл., Арроу	2020	OR020711
5	MFG 70135	Ставропольский край, Коломба	2020	OR020712
6	MFG 70149	Самарская обл., Королева Анна	2020	OR020717
7	MFG 70160	Московская обл., Ньютон	2021	OR020724
8	MFG 70175	Калужская обл., Ньютон	2021	OR020730
9	MFG 70166	Чувашская Республика, Ривьера	2021	OR020728
10	MFG 70201	Вологодская обл., Крепыш	2021	OR020734
11	MFG 70202	Удмуртская Республика, Галя	2021	OR020735
12	MFG 70208	Рязанская обл., Коломба	2022	OR020736
13	MFG 70210	Рязанская обл., Коломба	2022	OR020737
14	MFG 80005	Новгородская обл., Бриз	2020	OR020738
15	MFG 80204	Московская обл., Коломба	2021	OR020739
16	MFG 80337	Тульская обл., Винета	2022	OR020741
17	MFG 80361	Омская обл., Ривьера	2022	OR020742
18	MFG 80362	Омская обл., Ривьера	2022	OR020743
19	MFG 80365	Омская обл., Ривьера	2022	OR020744

**Table 2.** *Fusarium sambucinum* strains isolated from potato tubers with dry rot symptoms and included in the study

№	Collection number of strain	Origin, cultivar	Year	GenBank accession numbers of <i>TEF</i> sequences
1	MFG 60833	Vologda Oblast, Breeze	2020	OR020701
2	MFG 70102	Novgorod Oblast, Aurora	2020	OR020704
3	MFG 70133	Yaroslavl Oblast, Arrow	2020	OR020710
4	MFG 70134	Yaroslavl Oblast, Arrow	2020	OR020711
5	MFG 70135	Stavropol Krai, Colomba	2020	OR020712
6	MFG 70149	Samara Oblast, Queen Anna	2020	OR020717
7	MFG 70160	Moscow Oblast, Newton	2021	OR020724
8	MFG 70175	Kaluga Oblast, Newton	2021	OR020730
9	MFG 70166	Chuvashia, Riviera	2021	OR020728
10	MFG 70201	Vologda Oblast, Krepysch	2021	OR020734
11	MFG 70202	Udmurtia, Gala	2021	OR020735
12	MFG 70208	Ryazan Oblast, Colomba	2022	OR020736
13	MFG 70210	Ryazan Oblast, Colomba	2022	OR020737
14	MFG 80005	Novgorod Oblast, Breeze	2020	OR020738
15	MFG 80204	Moscow Oblast, Colomba	2021	OR020739
16	MFG 80337	Tula Oblast, Vineta	2022	OR020741
17	MFG 80361	Omsk Oblast, Riviera	2022	OR020742
18	MFG 80362	Omsk Oblast, Riviera	2022	OR020743
19	MFG 80365	Omsk Oblast, Riviera	2022	OR020744

Спороношение обильное, макроконидии образуются на густо ветвящихся конидиеносцах в воздушном мицелии или редуцированных до палисадного слоя фиалидах. Спородохии образуются быстро, обильные, лососевые, оранжевые, часто покрывают всю поверхность культуры.

Конидиогенные клетки – монофиалиды, вначале цилиндрические, затем в густоветвящихся конидиеносцах, бочонковидные, с воротничком – размеры от  $7.8 \times 2.6$  и до  $19.1 \times 8.1$  (в среднем  $13.8 \times 3.4$ ) мкм.

Макроконидии изогнуты дорсивентрально – изгиб сильнее в верхней трети конидии, таким образом, что наибольшая ширина конидии сдвинута ближе к апикальной клетке. Вентральная сторона конидий прямая или слегка изогнута. Апикальная клетка короткая, прямая или слегка загнутая, клювовидная, часто с сосочком на конце. Базальная клетка имеет выраженную ножку или сосочек.

Макроконидии типично с 3–4 перегородками. Размеры конидий с 3 перегородками в среднем  $24.02 \times 4.53$  мкм (диапазон  $16.06–30.87 \times 3.32–5.80$  мкм). Размеры конидий с 4 перегородками в среднем  $27.22 \times 4.65$  мкм (диапазон  $23.36–33.69 \times 3.65–5.63$  мкм). Достоверных различий между штаммами по средним размерам макроконидий не выявлено.

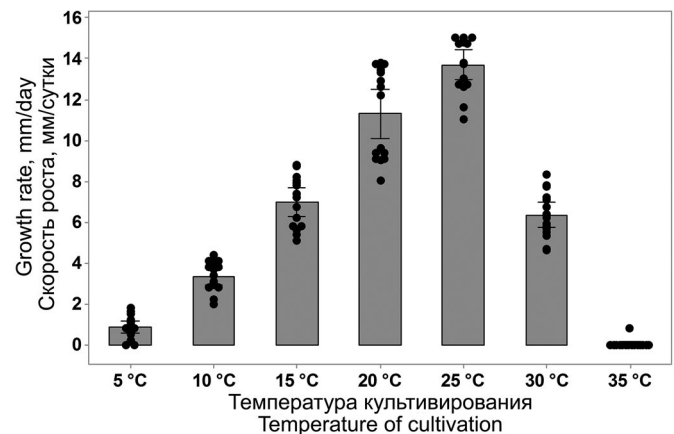
Микроконидии в культурах отсутствуют, но в воздушном мицелии встречаются одноклеточные или с 1 перегородкой конидии, часто необильные, в среднем  $11.90 \times 2.88$  (диапазон  $8.89–15.88 \times 2.01–3.84$  мкм).

Для штаммов *F. sambucinum*, выделенных из клубней картофеля, образование хламидоспор не характерно, даже при длительном культивировании они обычно очень редкие, невыраженные.

Установлено, что оптимальной температурой для культивирования всех штаммов *F. sambucinum* является  $25^\circ\text{C}$ , при которой скорость роста штаммов варьировала от 11 до 15 мм/сутки (в среднем, 13.68 мм/сутки).

При температуре  $5^\circ\text{C}$  росли 88% штаммов *F. sambucinum* (кроме MFG 60833 и MFG 70202). Максимальная скорость роста 1.5–1.8 мм/сутки отмечена у

штаммов MFG 70135 и MFG 70166 и MFG 80362 (рис. 2). При температурах  $15^\circ\text{C}$  и  $30^\circ\text{C}$  достоверных различий между показателями роста штаммов не выявлено 6.97–6.33 мм/сутки. При максимальной температуре  $35^\circ\text{C}$  рост штаммов не наблюдался, за исключением штамма MFG 70135 из Ставропольского края, скорость роста колонии которого составила 0.8 мм/сутки.



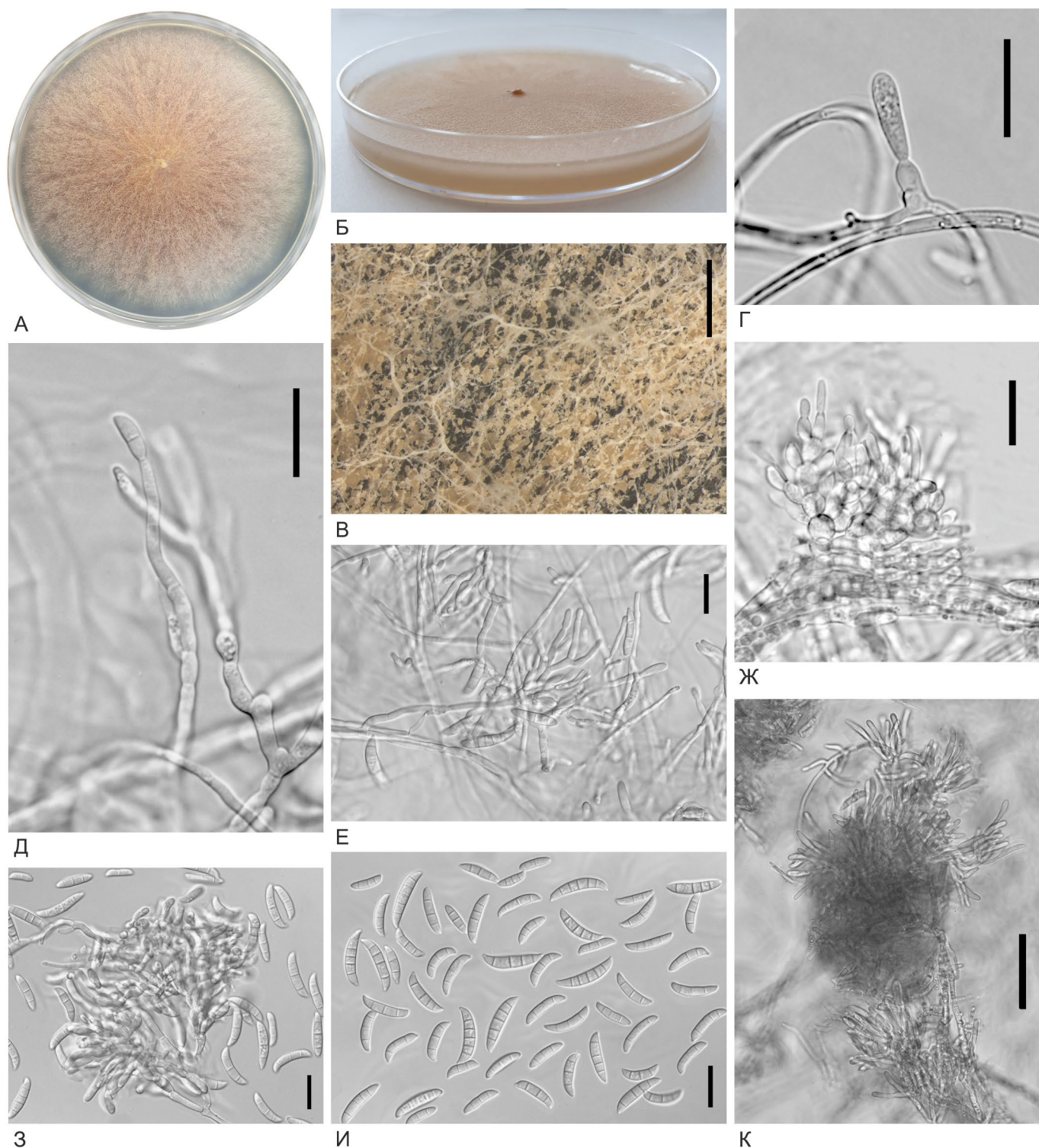
**Рисунок 2.** Влияние температуры культивирования на рост штаммов *F. sambucinum* (КСА, 5 суток, в темноте).

Точками указаны значения для индивидуальных штаммов, столбики обозначают средние для выборки штаммов, отрезками указаны доверительные интервалы при уровне значимости  $p < 0.05$

**Figure 2.** Effect of cultivation temperature on the growth of *F. sambucinum* strains (PSA, 5 days, in darkness). The dots indicate values for individuals, the bars indicate the average values for the strains, and the intervals indicate confidence intervals at the significance level of  $p < 0.05$

### 3.4 Патогенность штаммов

В контроле (не инокулированных грибами вариантах) размер повреждения клубней сорта Гала составил в среднем 13.5–14.1 мм вне зависимости от температуры инкубации.

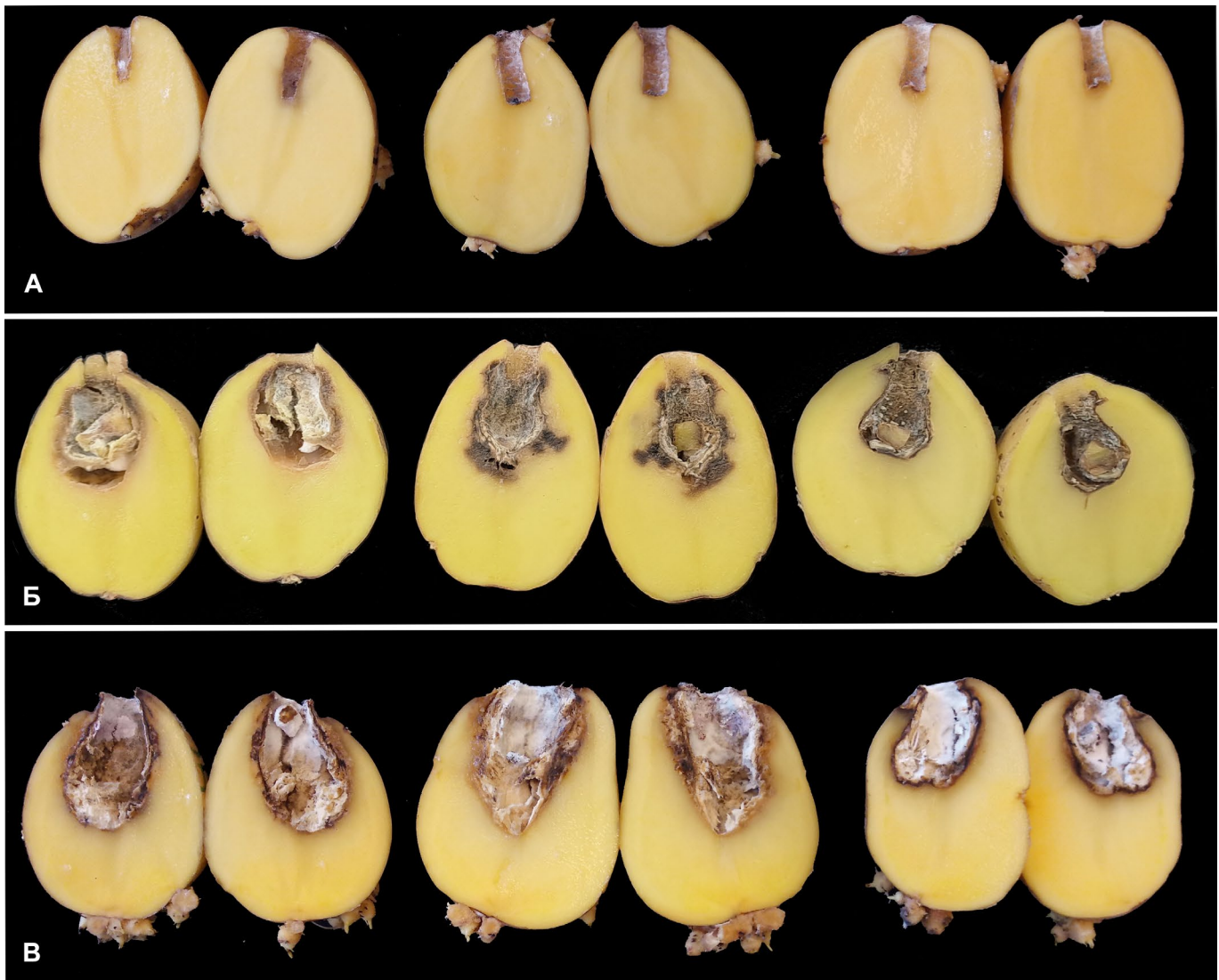


**Рисунок 1.** Культура гриба *F. sambucinum* (MFG 70133), выращенная на КСА при 25 °С в течение 6 суток в темноте (А, Б), спородохии гриба в воздушном мицелии (В). Конидиогенные структуры гриба на SNA: простая фиалидная клетка на гифе (Г), простой конидиеносец (Д), разветвленные конидиеносцы (Е–З, К), макроконидии (И). Шкалы: В (1 мм), Г–И (20 мкм), К (50 мкм)

**Figure 1.** *Fusarium sambucinum* (MFG 70133) culture after 6 days growth at 25 °С on PSA in darkness (А, Б), sporodochia formed in aerial mycelium (В). Conidiogenous cells formed on SNA: simple phialide on the hypha (Г), simple conidiophore (Д), branched conidiophores (Е–З, К), macroconidia (И). Scale bars: В (1 mm), Г–И (20 μm), К (50 μm)

Во всех вариантах, инокулированных штаммами *F. sambucinum*, при визуальном осмотре клубней отмечены темные углубления разного размера вокруг инокуляционного канала, образование воздушного мицелия на поверхности клубня, а по мере высыхания пораженной ткани поверхность клубня сморщивалась концентрическими

кольцами. Ткань клубня под воздействием гриба усыхала, и в зависимости от агрессивности штамма происходило образование внутренних полостей разного размера, отделенных от внешне здоровой ткани границей от светло- до темно-коричневого цвета (рис. 3). Поверхность образовавшейся полости была выстлана мицелием и спороношением



**Рисунок 3.** Симптомы поражения клубней сорта Гала (4 недели, в темноте).

Контрольный вариант, 23 °C (А), инокуляция грибом *F. sambucinum* MFG 80005 при 5 °C (Б) и при 23 °C (В)

**Figure 3.** Symptoms of *Fusarium* dry rot on the tubers of potato cv. Gala (4 weeks after inoculation, in darkness). The control variant, 23 °C (A), inoculation with *F. sambucinum* strain MFG 80005 at 5 °C (Б) and at 23 °C (В)

гриба, окраска воздушного мицелия варьировала от белой до серо-лососевой.

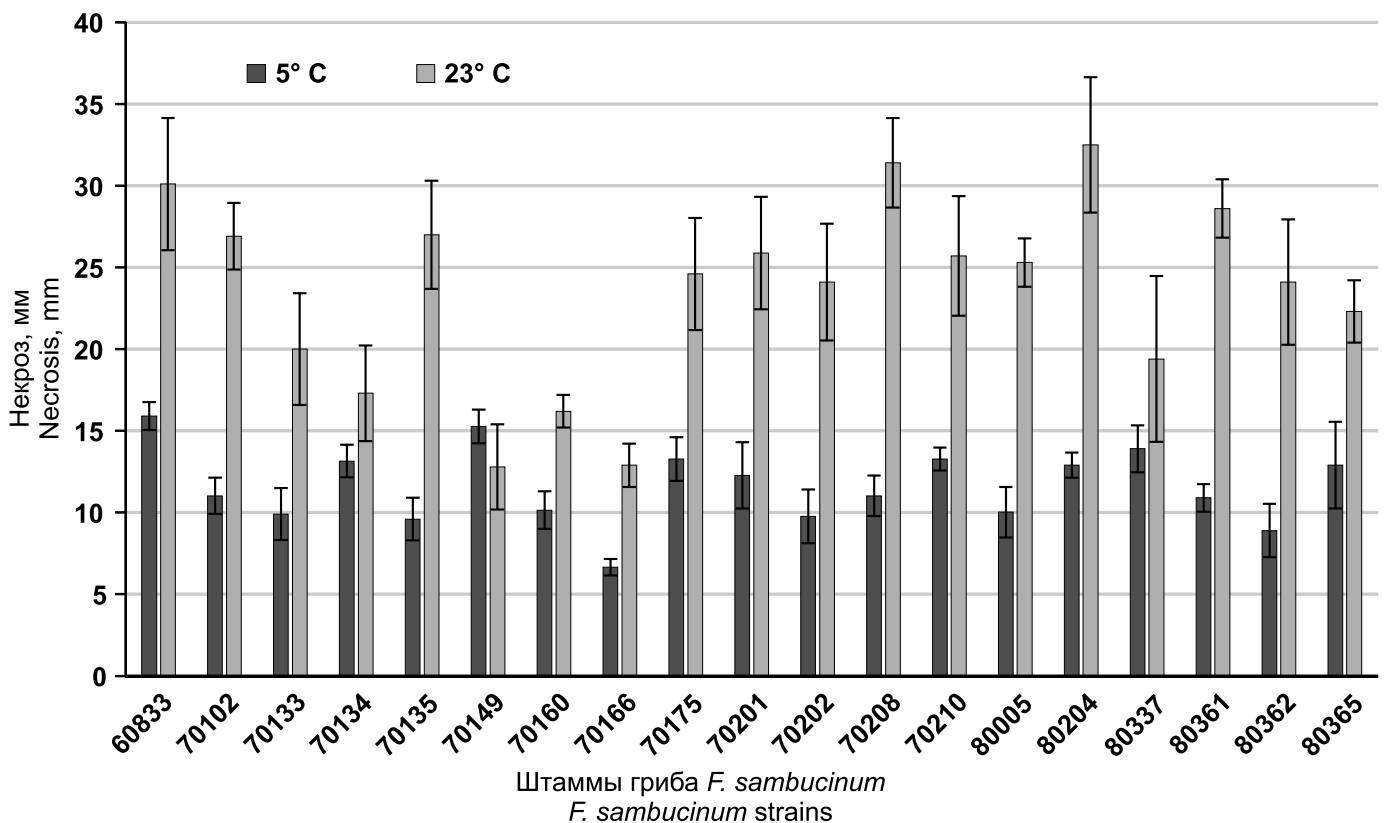
При температуре инкубирования 5 °C анализируемые штаммы *F. sambucinum* вызывали симптомы повреждения клубней в диапазоне 6.7–15.9 (в среднем  $11.6 \pm 2.3$ ) мм. При 23 °C штаммы вызывали в два раза более обширные симптомы 12.8–32.5 (в среднем  $23.3 \pm 6.1$ ) мм. Отмечена достоверная положительная корреляция между размерами

симптомов, вызываемых штаммами при двух температурах (0.54,  $p < 0.05$ ). Однако два штамма MFG 70149 и MFG 80337 вызвали идентичные по размеру повреждения клубней при контрастных температурах (рис. 4). В тоже время штаммы MFG 70135, 70202, 70208, 80005, 80204, 80361, 80362 вызывали в 2.5 раза более обширные поражения клубней при температуре 23 °C, чем при 5 °C.

### Обсуждение

Исследования видового состава грибов рода *Fusarium*, вызывающих сухую гниль картофеля на европейской территории РФ, показали, что повсеместно с наибольшей частотой встречается *F. sambucinum*. Данный вид является доминирующим среди грибов – возбудителей сухой гнили картофеля во многих регионах мира, где возделывают данную культуру: на севере Китая (Du et al., 2012), в США (Estrada et al., 2010; Gachango et al., 2012), Иране (Esfahani, 2005), Тунисе (Daami-Remadi et al., 2006), в Алжире (Azil et al., 2021), Шотландии (Choiseul et al., 2001), Польше (Stefańczyk et al., 2016). Недавно опубликовано

первое сообщение о выявлении *F. sambucinum* как возбудителя ФСГК в Кыргызстане (Erper et al., 2022). Многие исследователи характеризуют *F. sambucinum* как наиболее агрессивный по отношению к клубням картофеля патоген, чем другие встречающиеся виды. Кроме клубней, *F. sambucinum* может встречаться и на других органах картофеля. Так, в Алжире доля изолятов данного вида, выделенных из клубней, составила 56.3%, а с корней и стеблей – 16 и 11%, соответственно (Azil et al., 2021). Этот гриб проникает в картофель через корни, а затем колонизирует сосуды ксилемы стеблей, вызывая некроз нижних листьев



**Рисунок 4.** Относительные размеры поражения клубней картофеля при инокуляции штаммами *F. sambucinum* (сорт Гала, 4 недели, в темноте)

**Figure 4.** Relative lesion size in potato tubers inoculated with the *F. sambucinum* strains (cv. Gala, 4 weeks, in darkness)

и одностороннее пожелтение куста, хлороз, обесцвечивание сосудов, остановку роста, увядание и, в конечном итоге, гибель растения (Hwang, Evans, 1985). Фузариоз картофеля приводит, согласно разным оценкам, к потерям урожая от 30 до 50%, а также к снижению качества клубней (Kerkeni et al., 2013; Tiwari et al., 2020).

По нашим наблюдениям, в регионах Европейской части РФ в 2022 году *F. sambucinum* значительно превалировал над другими видами, вызывающими ФСГК, частота его выявления была в три раза выше, чем в 2021 г. По всей видимости, в 2022 году складывались условия, способствующие распространению и адаптации данного гриба. В зависимости от условий возделывания, структура сообществ грибов может изменяться, поэтому встречаемость видов, выделенных из клубней картофеля разного происхождения, значительно различается (Хадиева и др., 2018; Белосохов и др., 2022).

Секвенирование последовательностей фрагмента гена фактора элонгации *TEF* выявило высокую степень гомологии штаммов *F. sambucinum* между собой и штаммом *F. sambucinum* CBS 146.95 = NRRL 22187, выделенного из клубней картофеля в Англии. Морфометрическая характеристика также показала значительное сходство штаммов, выделенных из клубней картофеля. Как правило, все они имеют необильный воздушный мицелий и типичную кремовую – нежно-персиковую окраску при выращивании на КСА. Однако известно, что в пределах одного и того же вида *F. sambucinum* sensu stricto встречаются культуры красной, розовой или желтой окраски (Nirenberg, 1995; Logrieco et al., 1995; Baturo-Ciesniewska et al., 2015). На основании исследований в 1995 году фенотипически

гетерогенный вид *F. sambucinum* sensu lato был разделен на три таксона: *F. sambucinum* sensu str., *F. venenatum* Nirenb. и *F. torulosum* (Berk. & Curt.) Nirenb. Наши исследования коллекции изолятов, выделенных из картофеля, подтвердили наличие всех трёх видов (Гагкаева, неопубликованные данные), однако штаммы *F. sambucinum* sensu str., идентификация которых подтверждена секвенированием *TEF*, характеризовались высоким фенотипическим сходством. Только три штамма из Ярославской и Рязанской областей при культивировании при 23–25 °C на КСА приобретали слабый розовый оттенок. Быстрое и обильное образование типичного спороношения в виде дельфиновидной формы макроконидий у кремовых культур с необильным мицелием позволяет довольно легко идентифицировать штаммы *F. sambucinum* sensu str.

Все анализированные штаммы *F. sambucinum* активнее росли на питательной среде при температуре 25 °C. При максимальной в эксперименте температуре 35 °C рост 94% штаммов прекращался, а при минимальной температуре 5 °C 88% штаммов продолжали расти, но скорость роста значительно замедлялась.

В процессе хранения клубни могут охлаждаться до экстремально низких температур, что, безусловно, оказывает влияние на производственное качество картофеля. Полученные в нашем исследовании результаты анализа патогенности *F. sambucinum* к клубням картофеля сорта Гала при температуре 5 °C, приближенной к условиям хранения картофеля, и при 23 °C, оптимальной для роста гриба показали, что в контрастных температурных условиях все штаммы оказались патогенными, но с разной степенью агрессивности. Большинство штаммов вызывало

значительно более обширные симптомы при температуре 23 °С, по сравнению с 5 °С. В то же время, агрессивность штаммов MFG 70149 из Самарской обл. и MFG 80337 из Тульской обл. не различалась при этих температурах. Более высокая агрессивность штаммов *F. sambucinum* к клубням картофеля, по сравнению с другими видами фузариевых грибов, была отмечена неоднократно (Peters et al., 2008; Gachango et al., 2012; Stefańczyk et al., 2016; Azil et al., 2021; Tiwari et al., 2023). Также показано отсутствие влияния температуры хранения клубней на частоту выделения этого гриба (Peters et al., 2008).

Показатели агрессивности штаммов соответствовали стандартному нормальному распределению: 52.5% и 57.9% анализированных штаммов *F. sambucinum* вызывали симптомы большей величины, чем средний показатель при температурах 5 °С и 23 °С, соответственно. Не выявлено чётко выраженной зависимости между происхождением штаммов и их агрессивностью. Также нет связи

Исследование выполнено при поддержке РНФ (№ проекта 23-26-00105).

### Библиографический список (References)

- Анисимов БВ, Белов ГЛ, Варицев ЮА, Еланский СН и др (2009) Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. М.: Картофелевод, 272 с.
- Белосохов АФ, Ярмеева ММ, Долгов АМ, Миславский СМ и др (2022) Грибы рода *Fusarium* на клубнях картофеля. *Современная микология в России* 9:250–252.
- Хадиева ГФ, Лутфуллин МТ, Акосах ЙА, Малова АВ и др (2018) Анализ микромицетов рода *Fusarium*, изолированных из инфицированных клубней картофеля, выращенных в Республике Татарстан. *Достижения науки и техники АПК* 32(3):34–39. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2018-10307>
- Azil N, Stefańczyk E, Sobkowiak S, Chihat S et al (2021) Identification and pathogenicity of *Fusarium* spp. associated with tuber dry rot and wilt of potato in Algeria. *Eur J Plant Pathol* 159:495–509. <https://doi.org/10.1007/s10658-020-02177-5>
- Baturo-Ciesniewska A, Lenc L, Grabowski A, Lukanowski A et al (2015) Characteristics of Polish isolates of *Fusarium sambucinum*: molecular identification, pathogenicity, diversity and reaction to control agents. *Am J Potato Res* 92:49–61. <https://doi.org/10.1007/s12230-014-9410-z>
- Choiseul J, Allen L, Carnegie SF (2007) Fungi causing dry tuber rots of seed potatoes in storage in Scotland. *Potato Res* 49:241–253. <https://doi.org/10.1007/s11540-007-9020-y>
- Cullen DW, Toth IK, Pitkin Y, Boonham N et al (2005). Use of quantitative molecular diagnostic assays to investigate *Fusarium* dry rot in potato stocks and soil. *Phytopathol* 95:1462–1471. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-95-1462>
- Daami-Remadi M, Jabnoum-Khiareddine H, Ayed F, El Mahdjoub M (2006). Effect of temperature on aggressivity of Tunisian *Fusarium* species causing potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber dry rot. *J Agron* 5:350–355. <https://doi.org/10.3923/ja.2006.350.355>
- Du M, Ren X, Sun Q, Wang Y, Zhang R (2012). Characterization of *Fusarium* spp. causing potato dry rot in China and susceptibility evaluation of Chinese potato germplasm to the pathogen. *Potato Res* 55(2):175–184. <https://doi.org/10.1007/s11540-012-9217-6>
- Erper I, Alkan M, Zholdosbekova S, Turkkan M, et al (2022) First report of dry rot of potato caused by *Fusarium sambucinum* in Kyrgyzstan. *J Plant Dis Prot* 129:189–191. <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00505-3>
- Gachango E, Hanson LE, Rojas A, Hao JJ, Kirk WW (2012) *Fusarium* spp. causing dry rot of seed potato tubers in Michigan and their sensitivity to fungicides. *Plant Dis* 96:1767–1774. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-11-0932-RE>
- Gerlach W, Nirenberg H (1982) The genus *Fusarium* - a pictorial atlas. *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt Für Land- und Forstwirtschaft, Berlin – Dahlem*. 209:1–405.
- Hwang, SF, Evans IR (1985). Eumartii wilt of potato in Alberta. *Can Plant Dis Surv* 65:57–59.
- Kerkeni A, Daami-Remadi M, Khedher MB (2013) In vivo evaluation of compost extracts for the control of the potato *Fusarium* wilt caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *tuberosi*. *Afr J Plant Sci* 7:36–41
- Logrieco A, Peterson SW, Bottalico A (1995) Phylogenetic relationship within *Fusarium sambucinum* Fückel sensu lato, determined from ribosomal RNA sequences. *Mycopathol* 129:153–158. <https://doi.org/10.1007/BF01103340>
- Nirenberg HI (1995) Morphological differentiation of *Fusarium sambucinum* Fückel sensu stricto, *F. torulosum* (Berk. & Curt.) Nirenberg comb. nov. and *F. venenatum* Nirenberg sp. nov. *Mycopathol* 129(3):131–141. <https://doi.org/10.1007/BF01103337>
- O'Donnell K, Cigelnik E, Nirenberg HI (1998) Molecular systematics and phylogeography of the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Mycologia* 90:465–493. <https://doi.org/10.1080/00275514.1998.12026933>
- Peters JC, Lees AK, Cullen DW, Sullivan L, et al (2008) Characterization of *Fusarium* spp. responsible for causing dry rot of potato in Great Britain. *Plant Pathol* 57:262–271. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01777.x>
- Secor GA, Salas B (2001) *Fusarium* dry rot and *Fusarium* wilt. In: Stevenson WR, Loria R, Franc G., Weingartner DP (eds) *Compendium of potato diseases* (pp. 23–25). St. Paul: APS Press.
- Stefańczyk E, Sobkowiak S, Brylińska M, Śliwka J (2016). Diversity of *Fusarium* spp. associated with dry rot of potato

- tubers in Poland. *Eur J Plant Pathol* 145:871–884. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-0875-0>
- Tiwari RK, Kumar R, Sharma S, Sagar V et al (2020) Potato dry rot disease: current status, pathogenomics and management. *3 Biotech* 10(11):503. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-02496-8>.
- Tiwari RK, Lal MK, Kumar R, Sharma S et al (2023) Impact of *Fusarium* infection on potato quality, starch digestibility, *in vitro* glycemc response, and resistant starch content. *J Fungi* 9:466. <https://doi.org/10.3390/jof9040466>
- Wharton P, Hammerschmidt R, Kirk W (2007) *Fusarium* dry rot. Michigan State University. [https://archive.lib.msu.edu/DMC/extension\\_publications/e2992/e2992.pdf](https://archive.lib.msu.edu/DMC/extension_publications/e2992/e2992.pdf)

#### Translation of Russian References

- Anisimov BV, Belov GL, Varitsev YuA, Elansky SN, Zhuromsky GK et al (2009) [Protection of potatoes from diseases, pests and weeds]. Moscow: Potato grower, 272 p. (In Russian)
- Belosokhov AF, Yarmeeva MM, Dolgov AM, Mislavsky SM, Albantov GP et al. (2022) [Fungi of the genus *Fusarium* on potato tubers]. *Sovremennaya mikologiya v Rossii* 9:250–252. (In Russian)
- Khadijeva GF, Lutfullin MT, Akosakh YA, Malova AV, Mochalova NK et al. (2018) [Analysis of micromycetes of the genus *Fusarium* isolated from infected potato tubers grown in the Republic of Tatarstan]. *Dostizheniya nauki i tehniki APK* 32(3):34–39. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2018-10307> (In Russian)

Plant Protection News, 2023, 106(3), p. 137–135

OECD+WoS: 1.06+RQ (Mycology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-3-16041>

**Full-text article**

### *FUSARIUM SAMBUCINUM*: CAUSING DRY TUBER ROT OF POTATOES

T.Yu. Gagkaeva\*, A.S. Orina, I.I. Trubin, O.P. Gavrilova, A.V. Khiutti

*All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia*

\*corresponding author, e-mail: [t.gagkaeva@mail.ru](mailto:t.gagkaeva@mail.ru)

Among the 140 isolates collected from symptomatic potato tubers in four different European regions of Russia in 2021–2022, as many as 37.8% isolates were identified as *Fusarium sambucinum*. Randomly selected isolates ( $n=19$ ) of *F. sambucinum* were identified with DNA sequence data of the *TEF* locus and morphological characteristics on nutrient media. The growth rate of strains on potato-sucrose agar was assessed in the temperature range of 5–35 °C. The temperature optimum for growth of all strains was set at 25 °C, the average growth rate of strains was  $13.68 \pm 0.67$  mm/day. The upper critical temperature completely arresting growth of strains was 35 °C, while at the temperature of 5 °C the strains were still able to grow at an average rate of  $0.85 \pm 0.27$  mm/day. *Fusarium sambucinum* strains were characterized by their ability to produce symptoms of rot in potato tubers after inoculation and further incubation at 5 and 23 °C. Most strains caused extensive necrosis at the higher temperature, but there were strains whose aggressiveness was not affected by temperature. There is no clearly defined relationship between the origin of *F. sambucinum* strains and their aggressiveness.

**Keywords:** *Solanum tuberosum*, *Fusarium sambucinum*, *Fusarium* dry rot, growth rate, temperature optimum, pathogenicity

Submitted: 04.08.2023

Accepted: 12.10.2023

## БИОТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ *TRANSEIUS MONTDORENSIS* (ACARI: PHYTOSEIIDAE) В УСЛОВИЯХ ТЕХНОЦЕНОЗА

Д.А. Попов\*, А.В. Гринцевич

Институт прикладной энтомологии (ИНАППЕН), Санкт-Петербург

\* ответственный за переписку, e-mail: [denis.popov@inappen.com](mailto:denis.popov@inappen.com)

Субтропический клещ *Transeius montdorensis* широко используется для контроля трипсов и других сосущих вредителей в европейских странах. Для создания отечественной технологии массового разведения *T. montdorensis* проведена оценка его биотического потенциала в производственных условиях. Коэффициент роста лабораторной популяции *T. montdorensis* составляет  $0.19 \pm 0.017$ , среднее время удвоения популяции –  $4.7 \pm 0.29$  дней при температуре  $26\text{--}27^\circ\text{C}$ . В тестированном диапазоне плотностей ( $5\text{--}80$  экз./мл) отмечена тенденция к понижению скорости роста популяции по мере повышения ее плотности. Выявленный тренд описывается логарифмической кривой. При повышении плотности *T. montdorensis* до  $60\text{--}80$  экз./мл отмечено не только существенное снижение скорости роста популяции, но и сокращение диапазона колебаний этого показателя. Значительный разброс скорости роста популяции в диапазоне низких плотностей ( $5\text{--}15$  экз./мл), возможно, объясняется тем, что в некоторых контейнерах хищник не сдерживает рост популяции лабораторной жертвы (узкого клеща *Tyrophagus entomophagous*). В результате жертва перенаселяет субстрат. Это вызывает загрязнение отрубей продуктами жизнедеятельности узкого клеща, стимулирует развитие нежелательной микрофлоры. Время удвоения популяции является показателем, по которому возможно отбирать лучшую маточную культуру для гарантированного накопления клеща до заданного титра –  $60$  экз./мл в сроки не более  $6\text{--}8$  дней до того, как на субстрате начнет развиваться нежелательная микрофлора. Диапазон  $20\text{--}30$  экз./мл является оптимальным стартовым титром при массовом разведении *T. montdorensis*, а по достижении хищником плотности более  $60$  экз./мл его следует расселять или отправлять на реализацию.

**Ключевые слова:** *Transeius montdorensis*, Phytoseiidae, массовое разведение, скорость роста популяции, влажность

Поступила в редакцию: 30.08.2023

Принята к печати: 10.10.2023

### Введение

Хищный клещ *Transeius montdorensis* (Schicha) (Mesostigmata: Phytoseiidae) (рис. 1) распространен в тропических и субтропических регионах Австралии, на островах Фиджи, Таити, Вануату и Новая Каледония (Schicha, 1979, 1987; Gutierrez, Schicha, 1984; Beard, 2001). *T. montdorensis* имеет широкую пищевую специализацию: питается трипсами, белокрылками и паутиными клещами (Steiner et al., 2003). В течение последних 20 лет этот вид широко используется в защите растений от трипсов на овощных и цветочных культурах (Ильницкая, 2013; Мешков, Салобукина, 2013; Steiner et al., 2003; Hatherly et al. 2004; Manners et al. 2013; Messelink, Kogel, 2013; van Lenteren et al., 2018). По результатам вегетационных опытов, *T. montdorensis* потенциально пригоден для борьбы с томатным ржавым клещом (Castañé et al., 2022) и табачной белокрылкой (Sun et al., 2022).

При питании трипсами *T. montdorensis* отличается более высокой прожорливостью и скоростью роста популяции, чем *Amblyseius swirskii*, *A. limonicus* и *Neoseiulus cucumeris* (Steiner et al. 2003; Vangansbeke et al. 2023).

*T. montdorensis* сохраняет высокую плодовитость при низких температурах и низкой освещенности. Это обеспечивает его высокую эффективность в зоне умеренного климата (Steiner et al., 2003; Hatherly et al., 2004). Например, в ходе тестирования *T. montdorensis* в теплицах, расположенных в северных широтах, получены доказательства

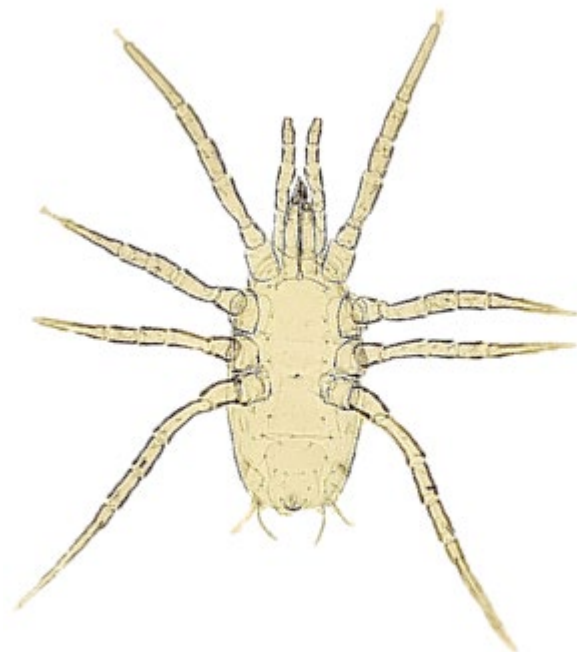


Рисунок 1. Самка *T. montdorensis*

Figure 1. Female *T. montdorensis*



его высокой эффективности в подавлении трипсов на культуре огурца (Labbé et al., 2019).

В Испании (провинция Альмерия) в производственных теплицах была проведена сравнительная оценка эффективности *T. montdorensis* и *A. swirskii* против оранжевой белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* и западного цветочного трипса *Frankliniella occidentalis*. При прочих равных условиях численность *T. montdorensis* на растениях была в 1.5–2 раза выше, чем численность *A. swirskii* (Téllez et al., 2020).

Несмотря на широкое использование в защите растений биология *T. montdorensis* изучена фрагментарно. Оценивали продолжительность развития, плодовитость и соотношение полов при питании пылью *Typha* sp. и личинками трипса *Frankliniella schultzei*. Отмечено отсутствие диапаузы при коротком фотопериоде (Hatherly et al., 2004; Steiner et al., 2003).

Исходя из приведенных выше сведений, можно предположить, что *T. montdorensis* весьма перспективен для применения в центральных и северных регионах России. Масштабы применения *T. montdorensis* в России растут с каждым годом. Вид включен в коллекцию энтомофагов ВИЗР, проведено тестирование различных субстратов для его разведения в лабораторных условиях (Красавина, Трапезникова, 2022 а, б).

Традиционно оценку биотического потенциала фитосейид проводят на основе таблиц выживания (life tables), которые составляют на основе следующих показателей:

#### Материалы и методы

Для проведения исследований использовали 4 климатических бокса площадью 20–30 м<sup>2</sup>, оборудование (стеллажи с освещением и без, емкости для содержания клещей), материалы (отруби и пр.). В боксах работали автоматизированные системы: искусственное освещение, регуляция температуры и влажности; воздухообмен.

Объект исследования: лабораторная популяция хищного клеща *Transeius montdorensis* (Schicha) из коллекции энтомофагов ФГБНУ ВИЗР. Видовая диагностика проведена д.б.н. А.А. Хаустовым (ТюмГУ).

Для контроля качества лабораторной популяции *T. montdorensis* изготавливали микропрепараты. Самок клещей предварительно осветляли в 100% молочной кислоте в течение 2 суток при температуре 60 °С в суховоздушном термостате. Для изготовления препаратов использовали жидкость Хойера. Для удаления пузырьков воздуха и ускорения просветления клещей микропрепараты подогревали на пламени спиртовки. Окончательное просветление и высушивание препаратов производили на термостолке при температуре 60 °С (Walter, Krantz, 2009). Фотографии препаратов делали с использованием микроскопа Микромед 3 U3, оснащенного цифровой камерой TopCam 9.0 с сенсором MT9J003.

#### 1. Содержание лабораторной популяции *T. montdorensis*

Для поддержания популяции *T. montdorensis* использовали адаптированную к имеющимся условиям методику разведения на двух видах корма – сухофруктовым клеще *Carpoglyphus lactis* и узком клеще *Thyreophagus entomophagus* (Красавина, Трапезникова, 2022а). В качестве субстрата для разведения кормовых и хищных клещей

суточная плодовитость, продолжительность развития и выживаемость, соотношение полов. Оценка показателей проводят в режиме индивидуального разведения или на малых выборках (20–30 особей). Такого рода исследования выполнены на *T. montdorensis* в широком диапазоне температур и при разведении на различных кормах (Hatherly et al., 2004, Steiner et al., 2003). Однако следует подчеркнуть, что при индивидуальном содержании невозможно оценить влияние плотности популяции на скорость ее роста, что является ключевой характеристикой, определяющей биотехнологический потенциал энтомофага при массовом разведении. Поэтому для того, чтобы учесть все перечисленные выше факторы популяционной динамики при различных плотностях хищника оценка биотического потенциала *T. montdorensis* в данном исследовании проведена на основе формулы Слободкина (Slobodkin, 1962). Этот метод позволяет работать с биоматериалом, недифференцированным по стадиям развития.

Разведение *T. montdorensis* в производственных условиях проходило на базе НПП ИНАППЕН (Санкт-Петербург). Дальнейшим этапом работы является масштабирование его производства, что требует детального изучения особенностей размножения *T. montdorensis* в широком диапазоне плотностей и гигротермических условий.

Цель исследования – оценить биотический потенциал, динамику соотношения полов и доли ювенильных особей в лабораторной популяции *T. montdorensis* для оптимизации ее производства.

использовали стерильные пшеничные отруби крупного помола, в которых соотношение между крупной фракцией (размером 1–2 мм) и мелкой фракцией (мука) составляет 10:1 по объему. Для получения крупной фракции отруби просеивали через сито с размером ячейки 1 мм. Просеянные отруби высыпали в пластиковый контейнер (5 л) и с помощью пневматического опрыскивания вносили дистиллированную воду в три приема. На 10 литров субстрата добавляли 750 мл воды.

Лабораторную популяцию кормового клеща перемешивали с субстратом, подготовленным по описанной выше методике. При заселении свежих отрубей исходная плотность клещей составляла 50 особей в 1 мл субстрата. Ежедневно аэрировали отруби, при необходимости их увлажняли и добавляли новый субстрат. В помещении подерживали влажность 70–80%, температуру 23–26 °С.

Оценку плотности кормовых клещей проводили по следующей методике: перемешивали субстрат; мерной ложкой объемом 1 мл отбирали пробу; равномерно распределяли пробу по чашке Петри (Ø=6.5 см), площадь которой была разделена на 52 квадрата; под бинокулярным стереомикроскопом Olympus SZX7 подсчитывали среднее значение особей в 5-ти разных квадратах, умножали полученное среднее на общее количество полей (52), что соответствует плотности популяции в 1 мл.

Накопление кормовых клещей вели 10–15 дней, пока их численность в субстрате не достигала 2–5 тыс. особей на 1 мл отрубей. Затем клещей отделяли от субстрата, используя сито (объем ячейки 0.14 мм). Получившийся концентрат из кормовых клещей использовали для кормления хищных клещей.

Для разведения *T. montdorensis* использовали пластиковые контейнеры объемом 4 л, которые помещали в контейнер (6 л) с водой для изоляции. Контейнеры размещали в климатических камерах Panasonic MRL-352. Влажность 70%, температура 25 и 27 °С. Минимальная исходная плотность популяции хищного клеща в субстрате составляла 5–10 особей в мл, максимальная – 100–150 особей в мл. Объем субстрата в контейнере составлял 200 мл при толщине слоя 3–4 см.

Кормление *T. montdorensis* проводили следующим образом: просеянный концентрат с кормовым клещом (1–2 мл) добавляли в контейнер с *T. montdorensis* 2–3 раза в неделю. Следует отметить, что кормление *T. montdorensis* проводили только при снижении плотности корма (узкого клеща) до единичных особей в мл. Данный режим кормления обусловлен тем, что рост численности узкого клеща имеет взрывной характер. Это может привести к перенаселению субстрата и подавлению размножения хищника, который чувствителен к высокой концентрации кормового клеща и продуктов его жизнедеятельности (Vangansbeke et al., 2023).

## 2. Тестирование основных показателей биотического потенциала *T. montdorensis*

Оценку биотического потенциала популяции *T. montdorensis* проводили в двух последовательных опытах:

1) 10 вариантов исходных плотностей (15 экз./мл, 20 экз./мл, 25 экз./мл, 30 экз./мл, 35 экз./мл, 40 экз./мл, 50 экз./мл, 60 экз./мл, 70 экз./мл, 80 экз./мл) по 3–4 одновременных повторности в каждом варианте. Динамику численности и скорость роста популяции в отдельных контейнерах оценивали в течение 20 дней.

## Результаты и обсуждение

### 1. Опыты по изучению структуры популяции

В лабораторной популяции *T. montdorensis* оценивали динамику численности, соотношение полов и долю особей на ювенильных стадиях развития (рис. 2). Опыт проводили в 15 контейнерах, каждый из которых содержал по 400 мл субстрата (отруби с кормовыми и хищными клещами). Продолжительность опыта составляла 20 дней и соответствовала средней продолжительности яйцекладки у *T. montdorensis*.

За время проведения опыта при заданной температуре 26–27 °С должно было пройти около 3 поколений хищника. Однако скорость накопления *T. montdorensis* была невысока (рис. 2).

Следует отметить, что субстрат по ходу опыта увлажняли умеренно (1 раз в 2–3 дня по 0.8 мл на 400 мл отрубей), опасаясь развития нежелательной микрофлоры в долгосрочном опыте. Видимо, это стало причиной низкой скорости размножения *T. montdorensis*.

Полученные результаты показали, что структура тестируемой популяции отличается значительной стабильностью. Соотношение полов близко к 1:1 (доля самок колеблется на уровне 50–56%), доля особей на ювенильных стадиях развития несколько растет по мере увеличения плотности популяции, но не превышает 40–45% (рис. 2).

2) 6 вариантов исходных плотностей (5 экз./мл, 10 экз./мл, 15 экз./мл, 20 экз./мл, 25 экз./мл, 30 экз./мл) по 5–7 одновременных повторностей в каждом варианте. Динамику численности и скорость роста оценивали в течение 7–10 дней.

Оценку плотности клещей *T. montdorensis* производили по следующей методике: перемешивали субстрат; мерной ложкой объемом 1 мл отбирали пробу; равномерно распределяли пробу по чашке Петри (Ø=6.5 см), площадь которой была разделена на 52 квадрата для удобства подсчета клещей; под бинокулярным стереомикроскопом Olympus SZX7 подсчитывали количество особей во всех квадратах шаблона последовательно. В каждом контейнере брали по 3 пробы. Подсчитывали среднее значение. Учеты плотности хищных клещей в субстрате проводили каждые 2 дня.

Условия массового разведения фитосейдных клещей на сыпучем субстрате отличаются обилием пищи (кормового клеща) и низкой исходной плотностью хищника в отрубях. Поэтому для оценки биотического потенциала популяции *T. montdorensis* использовали формулу коэффициента мгновенного роста для не лимитирующей среды:

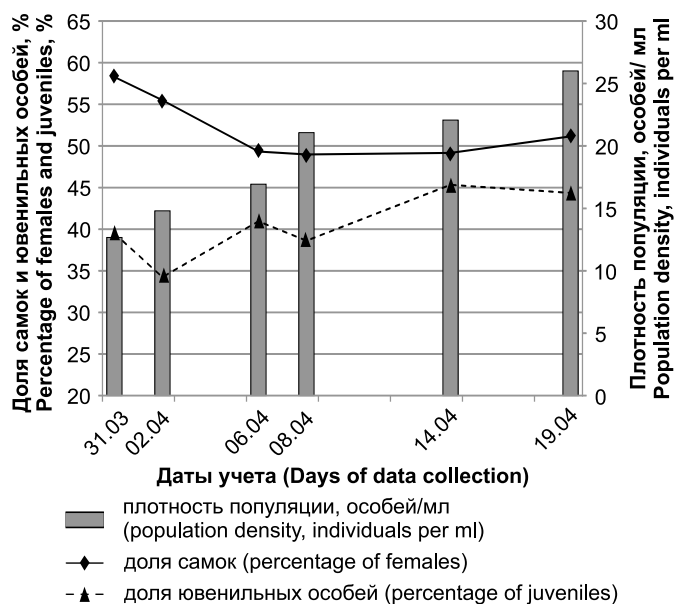
$$r = (\ln N_2 - \ln N_1) / (t_2 - t_1),$$

где  $N_1$  – плотность хищника в момент времени  $t_1$ ;  $N_2$  – плотность хищника в момент времени  $t_2$  (Slobodkin, 1962). Время удвоения популяции определяли по формуле:

$$t = \ln 2 / r,$$

где  $t$  – время в сутках,  $r$  – коэффициент роста популяции (Одум, 1986).

Для статистической обработки результатов использован дисперсионный и корреляционный анализ в программах Statistica 9.0 и SPSS 20.



**Рисунок 2.** Динамика численности и структура лабораторной популяции *T. montdorensis* (температура 26–27 °С, влажность воздуха 80–90%, умеренное увлажнение субстрата, n=15)

**Figure 2.** Density dynamics and structure of the laboratory population of *T. montdorensis* (temperature 26–27 °C, RH 80–90%, moderate moistening of the substrate, n=15)

## 2. Биотический потенциал популяции

Средний коэффициент роста популяции *T. montdorensis* составил  $0.19 \pm 0.017$  ( $n=120$ ), среднее время удвоения популяции –  $4.7 \pm 0.29$  дней при температуре  $26\text{--}27^\circ\text{C}$ . Для сравнения: Плотность популяции *Amblyseius barkery* удваивается за 3.2 дней при температуре  $25^\circ\text{C}$  (Bonde, 1989).

Для выявления характера зависимости коэффициента роста популяции ( $r$ ) от ее плотности был проведен регрессионный анализ (рис. 3). Полученная нами зависимость лучше всего описывается вогнутой логарифмической кривой, которая наряду с линейной функцией является одним из широко распространенных вариантов зависимости скорости роста от плотности популяции у животных. Например, сходный характер зависимости отмечен у ряда насекомых: *Drosophila melanogaster*, *Operophtera brumata*, *Callosobruchus maculatus* (Sibly, Hone, 2002).

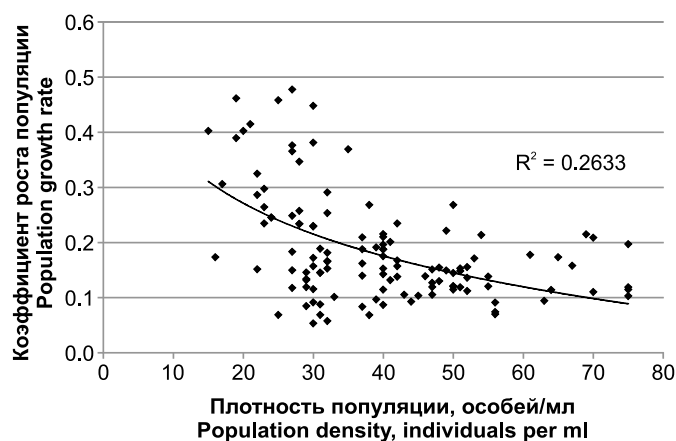
Максимальные значения  $r$  отмечены при невысокой плотности –  $20\text{--}30$  ос/мл. При повышении плотности до  $50\text{--}75$  ос/мл коэффициент  $r$  снижается и в 4 раза сокращается диапазон его колебаний (рис. 3). При высокой плотности клещей в субстрате массовое разведение замедляется. Причинами этого могут быть снижение плодовитости. Частые встречи с особями своего вида вызывают беспокойство у самок, вследствие чего они откладывают меньше яиц; кроме того может понижаться выживаемость на ювенильных стадиях из-за каннибализма. Поэтому при плотности выше 50 ос/мл материал следует расселять или отправлять на реализацию.

Отдельного внимания заслуживает существенный разброс значений  $r$  при низких плотностях ( $20\text{--}30$  ос/мл). Наряду с высокими значениями  $r$  ( $0.3\text{--}0.5$ ) мы отмечаем величины гораздо ниже среднего. Причиной данных колебаний может быть невыровненность кормовой базы хищника в разных контейнерах. Например, перенаселение субстрата кормовыми клещами могло вызвать беспокойство у *T. montdorensis* и тем самым затруднить процесс спаривания или ингибировать откладку яиц в отдельных контейнерах с низкой концентрацией хищника.

При производстве фитосейид чрезвычайно важным элементом технологии является отбор исходного материала для следующего цикла. Потенциально критерием отбора может быть скорость роста популяции. Было проведено сравнение этого показателя в двух последовательных поколениях. Оценку проводили по времени удвоения популяции, которое является более наглядным показателем для производственных целей, поскольку измеряется днями.

В родительском поколении ( $P_0$ ) заложили опыт в 4 контейнерах с исходным титром  $15\text{--}20$  особей в мл. Через 7 дней оценивали плотность клещей, просеивали биоматериал и пересаживали на свежий субстрат. Чем выше был титр в родительском поколении, тем большее количество контейнеров закладывали в F1, формируя исходную плотность на уровне  $15\text{--}20$  мл. Итоговый титр в  $P_0$  составлял  $30\text{--}50$  особей в мл. Накопленный материал был разделен на 2 или 3 части соответственно. Через 7 дней оценивали плотность клещей в F1. Результаты представлены на рисунке 4.

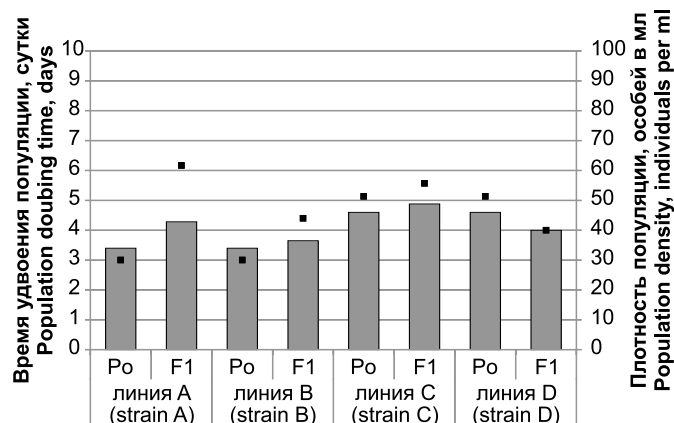
Корреляции между временем удвоения популяции в двух последовательных поколениях выявить не удалось



**Рисунок 3.** Коэффициент мгновенного роста популяции *T. montdorensis* в зависимости от ее исходной плотности.

Температура  $26\text{--}27^\circ\text{C}$ , влажность воздуха  $80\text{--}90\%$ , обильное увлажнение субстрата. Временной промежуток для оценки мгновенного роста популяции составляет 7–10 дней

**Figure 3.** Instantaneous population growth rate of *T. montdorensis* depending on its initial density. Temperature  $26\text{--}27^\circ\text{C}$ , RH  $80\text{--}90\%$ , abundant moistening of the substrate,  $n=15$ . The time interval for population growth estimation is 7–10 days



■ время удвоения популяции, дни (population doubling time, days)  
■ итоговая плотность популяции, особей в мл (final population density, individuals per ml)

**Рисунок 4.** Время удвоения лабораторной популяции *T. montdorensis* в 2-х последовательных поколениях. Родительское поколение –  $P_0$ , следующее поколение – F1. Температура  $26\text{--}27^\circ\text{C}$ , влажность воздуха  $80\text{--}90\%$ , интенсивное увлажнение субстрата

**Figure 4.** The doubling time of the laboratory population of *T. montdorensis* in 2 successive generations. The parent generation –  $P_0$ , the next generation – F1. Temperature  $26\text{--}27^\circ\text{C}$ , RH  $80\text{--}90\%$ , intensive moistening of substrate

(рис. 4). Тестируемый показатель существенно варьирует, что не позволит использовать его в качестве критерия отбора материала для дальнейшего размножения.

Корреляции между временем удвоения популяции в двух последовательных поколениях выявить не удалось (рис. 4), что не позволяет использовать этот показатель в качестве критерия отбора материала для дальнейшего размножения.

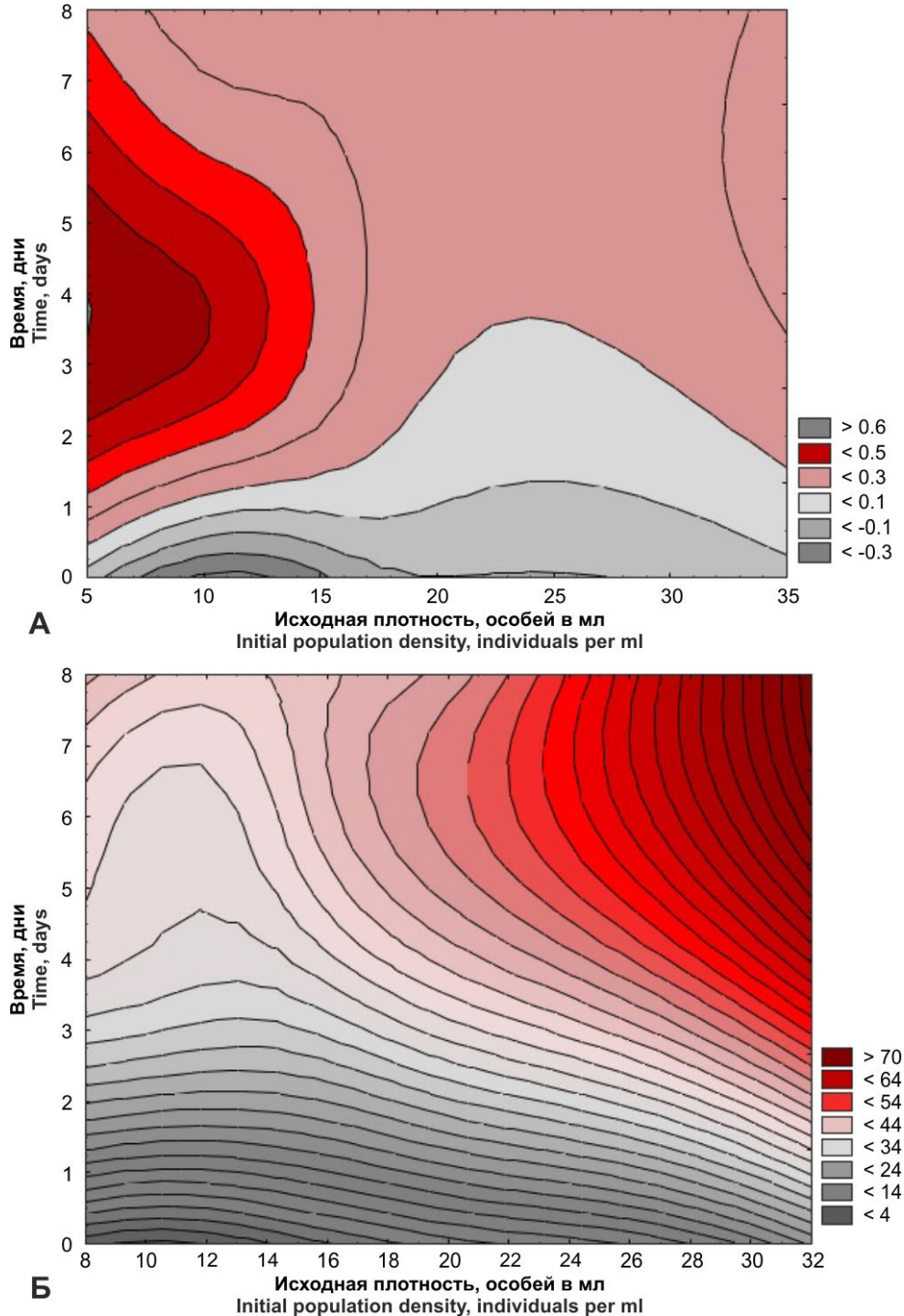
### 3. Оптимизация массового разведения *T. montdorensis*

#### 3.1. Выбор исходной плотности и сроков накопления для массового разведения

Описанные в предыдущих разделах данные по динамике плотности популяции *T. montdorensis* позволяют оптимизировать основные технологические параметры производства данного хищника. В условиях массового разведения при низких плотностях популяция *T. montdorensis* активно растет в течение 3–5 дней после начала опыта, а затем наблюдается спад скорости роста. При высоких

плотностях скорость роста достигает максимума через 2–4 дня и затем остается стабильной (рис. 5, А). При увеличении исходного титра отмечено некоторое снижение скорости роста популяции.

Время является ключевым фактором плотности популяции *T. montdorensis*, что является ожидаемым результатом – чем продолжительнее срок накопления, тем выше титр. Исходная плотность тоже достоверно влияет на тестируемый показатель (табл. 1).



**Рисунок 5.** Исходная плотность и сроки накопления *T. montdorensis*

(метод взвешенных по расстоянию наименьших квадратов):

А – скорость изменения плотности популяции, Б – плотность популяции

**Figure 5.** Initial density and accumulation time of *T. montdorensis* (distance-weighted least squares method):

А – the rate of change in population density, Б – population density

**Таблица 1.** Влияние исходной плотности и сроков накопления на плотность популяции *T. montdorensis* (результаты дисперсионного анализа)

Показатель	Факторы	F	Значимость (p)	Сила влияния фактора, %
Плотность популяции	Исходный титр	33.082	0.000	25.3
	Время	168.198	0.000	72.1
	Взаимодействие факторов	26.155	0.000	28.7
Скорость роста популяции	Исходный титр	1.808	0.169	3.6
	Время	92.525	0.000	65.8
	Взаимодействие факторов	0.049	0.825	1.0

**Table 1.** The effect of the initial density and accumulation periods on the population density of *T. montdorensis* (results of the analysis of variance)

Indicator	Factors	F	p	Factors influence, %
Population density	Initial density	33.082	0.000	25.3
	Time	168.198	0.000	72.1
	Factors interaction	26.155	0.000	28.7
Rate of population growth	Initial density	1.808	0.169	3.6
	Time	92.525	0.000	65.8
	Factors interaction	0.049	0.825	1.0

При исходной плотности выше 20 экз./мл мы получаем биоматериал с титром, пригодным для реализации (более 50 экз./мл), на 6–8 день (рис. 5, Б). При более низких исходных плотностях, несмотря на более высокую скорость роста популяции, накопление клеща до товарной плотности требует более 10 дней и сопровождается развитием нежелательной микрофлоры в отрубях. Следовательно, данный уровень (20 экз./мл) является нижней границей диапазона оптимальных исходных плотностей для получения готового продукта при массовом разведении *T. montdorensis*.

### 3.2. Режим увлажнения воздуха

Влажность воздуха – ключевой показатель, который наряду с температурой определяет скорость роста популяций фитосейдных клещей, в том числе *T. montdorensis*, особенно чувствительного к низкой влажности, т.к. при 70% RH гибнет около 50% яиц клеща (Steiner et al., 2003).

Кроме того, поддержание высокой влажности воздуха предохраняет субстрат (отруби) от быстрого высыхания особенно при температурах 27–29 °С, которые оптимальны для *T. montdorensis* и обеспечивают высокую скорость развития данного вида.

Однако поддержание высокой влажности в производственных помещениях весьма ресурсозатратно, кроме того это затрудняет работу персонала. Поэтому для оптимизации массового разведения *T. montdorensis* целесообразно поддерживать высокую (>80%) влажность непосредственно в зоне размножения клещей, при этом фоновая влажность в помещении может оставаться на уровне 60–70%. Для реализации этого подхода необходимо разработать способ локального повышения влажности непосредственно в зоне размножения клещей.

Для дополнительного увлажнения воздуха использовали стеклянные сосуды (объемом 500 мл) с водой, закрытые мельничным газом (рис. 6). Сосуды с водой помещали в контейнеры с субстратом, заселенным клещами. Исходная плотность *T. montdorensis* в субстрате составляла 12–14 особей в мл, объем субстрата – 200 мл.

Измерения локальной влажности в зоне размножения клещей проводили с помощью логгера, который



**Рисунок 6.** Дополнительное увлажнение воздуха в контейнерах при содержании лабораторной популяции *T. montdorensis*

**Figure 6.** Additional air moistening in containers with the laboratory population of *T. montdorensis*

размещали на поверхности субстрата. При этом фоновую влажность воздуха в производственном помещении снижали до уровня 60–70% при температуре 27–29 °С. Таким образом, опыт проводили при неоптимальной фоновой влажности в двух вариантах: дополнительное увлажнение и без увлажнения (контроль) (рис. 7).

В варианте опыта с локальным увлажнением воздуха плотность клеща за 5 дней выросла в 2 раза (рис. 7). В варианте без увлажнения (контроль) отмечено достоверное снижение плотности, что, по-видимому, связано с гибелью части особей, которые находились на ранних стадиях развития (яйцо, личинка).

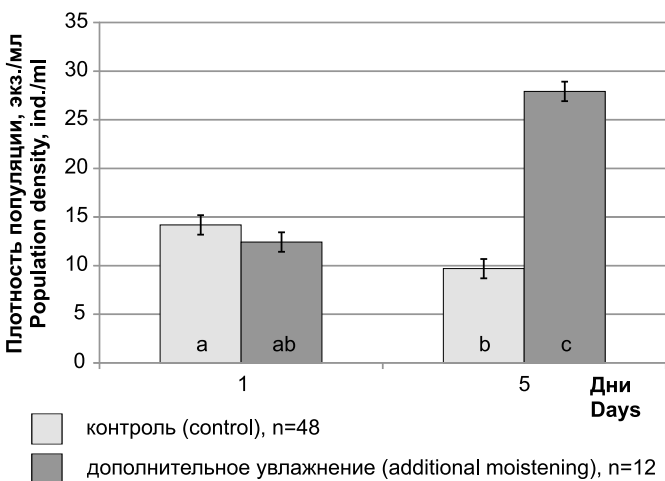
### 3.3. Режим увлажнения субстрата

Помимо высокой влажности воздуха при разведении *T. montdorensis* необходимо поддерживать влажность субстрата – отрубей, в которых проходит размножение кормового клеща и хищника.

На первом этапе исследований при разведении *T. montdorensis* использовали следующий режим увлажнения: расход воды (общий) на увлажнение отрубей перед их использованием: 1) 50 мл воды на 1 л отрубей; 2) расход воды на увлажнение отрубей при формировании субстрата: 20 мл воды на 400 мл отрубей; 3) расход воды на увлажнение отрубей в контейнерах по ходу разведения, при котором увлажнение субстрата проводили 1 раз в 2–3 дня по мере его высыхания; 4) расход воды – 0.8 мл на 400 мл отрубей. При данных параметрах не происходило слеживания субстрата и размножения нежелательных микроорганизмов.

Однако, при данном режиме увлажнения, рост плотности хищника был замедленным, особенно при исходном титре 12 экз./мл (рис. 8А). Активное накопление хищника отмечено только в течение первых 5 дней. Затем скорость роста популяции снижалась катастрофически (рис. 8Б).

Для повышения скорости размножения хищника расход воды на увлажнение субстрата повысили в 3 раза: с 0.8



**Рисунок 7.** Плотность популяции *T. montdorensis* в зависимости от режима увлажнения воздуха в контейнерах.

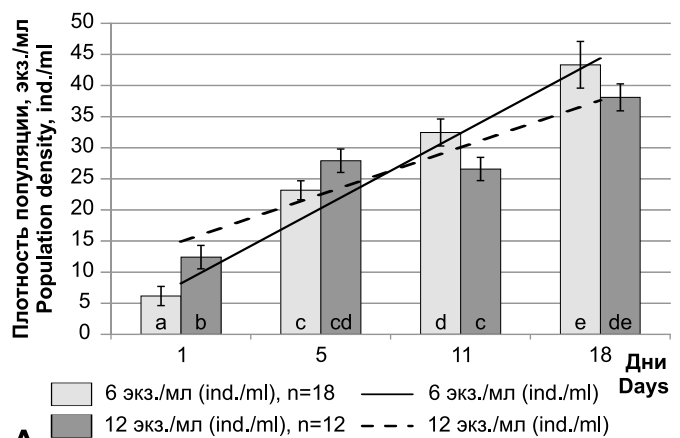
Опыт проводили в 2 одновременных повторностях. Одинаковыми буквами в основании столбцов диаграммы обозначены статистически не различающиеся значения ( $p > 0.05$ ) по t-критерию Стьюдента

**Figure 7.** Population density of *T. montdorensis* depending on mode of substrate moistening in containers. The experiment was carried out in 2 repetitions at different times. The same letters at the base of the columns of the diagram indicate statistically not different values ( $p > 0.05$ ) according to Student's t-test

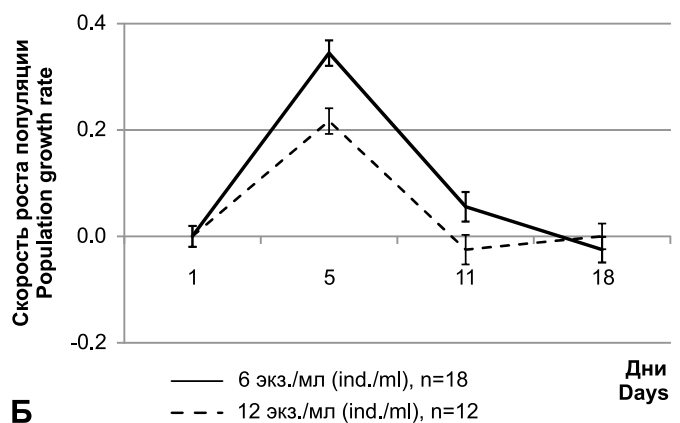
до 2.5 мл на 400 мл отрубей. Увлажнение субстрата проводили, как и раньше, 1 раз в 2–3 дня по мере его высыхания (рис. 9).

При новом режиме увлажнения плотность в 50 особей в мл была отмечена на 10-ый день после начала опыта при исходном титре 15 особей в мл. При повышении исходного титра до 20 особей на мл искомая плотность достигалась на 7-ой день, но в дальнейшем снижалась на 20–25%. Снижение могло быть обусловлено гибелью части клещей из-за развития нежелательной микрофлоры в отрубях, о чем свидетельствовал характерный запах плесени (рис. 9).

Для борьбы с микроорганизмами в отрубях предполагается тестировать антибиотики ампициллин, неомицин и стрептомицин, которые с успехом использовались в практике массового разведения клещей (Korecky et al., 2014).



**А**

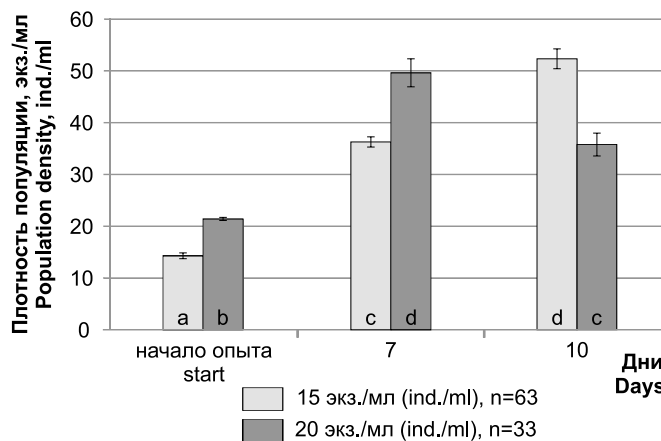


**Б**

**Рисунок 8.** Плотность (А) и скорость роста (Б) популяции *T. montdorensis* при стандартном режиме увлажнения субстрата (расход воды – 0.8 мл на 400 мл отрубей).

Опыт проводили в 3 одновременных повторностях. Одинаковыми буквами в основании столбцов диаграммы обозначены статистически не различающиеся значения ( $p > 0.05$ ) по t-критерию Стьюдента

**Figure 8.** Density (А) and growth rate (Б) of *T. montdorensis* population under the standard substrate moistening mode (water consumption – 0.8 ml per 400 ml of bran). The experiment was carried out in 3 repetitions at different times. The same letters at the base of the columns of the diagram indicate statistically not different values ( $p > 0.05$ ) according to Student's t-test



**Рисунок 9.** Плотность популяции *T. montdorensis* при интенсивном увлажнении субстрата (расход воды – 2.5 мл на 350–400 мл отрубей). Опыт проводили в 3 разновременных повторностях. Одинаковыми буквами в основании столбцов диаграммы обозначены статистически не различающиеся значения ( $p > 0.05$ ) по t-критерию Стьюдента

**Figure 9.** Population density of *T. montdorensis* with intensive moistening of the substrate (water consumption – 2.5 ml per 350–400 ml of bran). The experiment was carried out in 3 repetitions at different times. The same letters at the base of the columns of the diagram indicate statistically not different values ( $p > 0.05$ ) according to Student's t-test

### Заключение

При массовом разведении хищных клещей сем. Phytoseiidae на сыпучем субстрате каждый контейнер содержит десятки миллионов особей хищника. Особи на всех стадиях развития (от яиц до половозрелых клещей) обитают совместно, конкурируя за пищевой ресурс и пространство.

Скученность является одной из основных проблем массового разведения энтомофагов, в том числе хищных клещей. Скученности невозможно избежать из-за высокой себестоимости полезных площадей на биотехнологических производствах, а также особенностей логистики при доставке (максимальное количество биоматериала должно уместиться в минимальном объеме). Поэтому при адаптации вида к условиям массового разведения особый интерес представляет влияние высоких плотностей на скорость роста популяции.

При сверхвысоких плотностях в популяции обычно включаются механизмы, ингибирующие репродукцию и активирующие расселение (Begon, Townsend, 2021). При скученности происходит быстрое накопление фекалий хищника и кормового клеща в субстрате и как следствие развитие нежелательной микрофлоры в субстрате (Vejrnson, 2008). Еще одним последствием скученности потенциально может быть повышение интенсивности каннибализма особенно в отношении яиц. Этот негативный эффект может быть снижен путём включения альтернативной пищи для хищных клещей, в т.ч. пыльцы (Maccossi et al., 2020).

Анализируя результаты, полученные на *T. montdorensis* можно отметить, что вид устойчив к высокой плотности.

Ожидаемого негативного эффекта скученности на рост популяции не отмечено. Скорее, наоборот, при низких исходных плотностях (5–15 особей в мл) накопление хищника идет медленнее, чем ожидается (рис. 5), исходя из выявленного тренда (рис. 3). Предположительной причиной этого является взаимодействие хищника с жертвой – узким клещом, которому свойственны вспышки массового размножения. По-видимому, при высоких плотностях хищник эффективно сдерживает взрывной рост жертвы, а если исходная плотность не велика, то узкий клещ перенаселяет субстрат, что ингибирует рост хищника и является источником стресса. Возможно, продукты жизнедеятельности (в т.ч. метаболические газы и тепло) узкого клеща подавляют репродукцию самок *T. montdorensis* или вызывают повышенную смертность среди ювенильных особей (Vangansbeke et al., 2023).

Анализируя скорость роста популяции *T. montdorensis* следует отметить, что наблюдается тенденция к снижению скорости роста по мере повышения плотности, но в диапазоне плотностей 5–30 особей в мл эти различия статистически не достоверны. Следовательно, при использовании для массового разведения высокой исходной плотности (20–30 особей в мл), потери в скорости роста будут пренебрежимо малы.

Таким образом, разведение в течение 6–8 дней при исходных плотностях в диапазоне 20–30 особей в мл являются оптимальными параметрами для получения готового продукта при массовом разведении *T. montdorensis*.

### Библиографический список (References)

Ильницкая ВИ (2013) *Amblyseius montdorensis* для надежного контроля белокрылки и трипса. *Гавриш* (6): 26–27  
 Красавина ЛП, Трапезникова ОВ (2022а) Совершенствование способов разведения хищных клещей *Neoseiulus cucumeris* и *Transeius montdorensis* для биологической защиты растений. *Вестник защиты растений* 105(2), 87–93.

Красавина ЛП, Трапезникова ОВ (2022b) Оценка биологической эффективности *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot и *Transeius montdorensis* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae) против обыкновенного паутинового клеща *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) на розах в лаборатории. *Proceedings of the Russian Entomological Society* 93: 112–119.

- Мешков ЮИ, Салобукина НН (2013) Использование хищного клеща для защиты тепличных культур от калифорнийского трипса. *Гавриш* (2): 20–23.
- Одум Ю (1986) Экология: В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ., М.: Мир 376 с.
- Beard JJ (2001) A review of Australian *Neoseiulus* Hughes and *Typhlodromips* De Leon (Acari: Phytoseiidae: Amblyseiinae). *Invertebrate Systematics* 15(1): 73–158.
- Begon M, Townsend CR (2021). Ecology: from individuals to ecosystems. John Wiley & Sons. 750 pp.
- Bjørnson S (2008) Natural enemies of mass-reared predatory mites (family Phytoseiidae) used for biological pest control. *Exp Appl Acarol* 46: 299–306.
- Bonde J (1989) Biological studies including population growth parameters of the predatory mite *Amblyseius barkeri* (Acarina.: Phytoseiidae) at 25 °C in the laboratory. *Entomophaga* 34: 275–287.
- Castañé C, Alomar O, Rocha A, Vila E, Riudavets J (2022) Control of *Aculops lycopersici* with the Predatory Mite *Transeius montdorensis*. *Insects* 13(12): 1116.
- Kopecky J et al. (2014) The effect of antibiotics on associated bacterial community of stored product mites. *PLoS One* 9 (11), e112919: 1–12.
- Gutierrez J, Schicha E (1984) Phytoseiidae and Tetranychoida in Fiji and other South Pacific Islands (Acari). *International Journal of Entomology* 26(4): 386–388.
- Hatherly IS, Bale JS, Walters KFA, Worland MR (2004) Thermal biology of *Typhlodromips montdorensis*: implications for its introduction as a glasshouse biological control agent in the UK. *Entomol Exp Appl* 111(2): 97–109.
- Labbé RM, Gagnier D, Shipp L (2019) Comparison of *Transeius montdorensis* (Acari: Phytoseiidae) to other phytoseiid mites for the short-season suppression of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). *Environmental Entomology* 48(2): 335–342.
- Manners AG, Dembowski BR, Healey MA (2013). Biological control of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae), in gerberas, chrysanthemums and roses. *Aust J Entomol* 52: 246–258.
- Marcossi Í et al. (2020) High-quality alternative food reduces cannibalism in the predatory mite *Amblyseius herbicolus* (Acari: Phytoseiidae). *Entomol Exp Appl* 81: 189–200.
- Messelink GJ, Kogel WJD (2013). Een systeembenadering voor onderzoek an trips bestrijding in de sierteelt onder glas: Een visiedocument vanuit onderzoek en praktijk. Bleiswijk: Wageningen UR Glastuinbouw, Rapporten WUR GTB 1258
- Sibly RM, Hone J (2002) Population growth rate and its determinants: an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357 (1425): 1153–1170.
- Schicha E (1979) Three new species of *Amblyseius* Berlese from New Caledonia and Australia. *Australian Entomological Magazine* 6 (3): 41–48.
- Schicha E (1987) Phytoseiidae of Australia and neighboring areas. Indira Publishing House. 187 p.
- Slobodkin LB (1962) Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart and Winston, New York. 184 p.
- Steiner MY, Goodwin S, Wellham TM, Barchia IM, Spohr LJ (2003) Biological studies of the Australian predatory mite *Typhlodromips montdorensis* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae), a potential biocontrol agent for western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). *Aust J Entomol* 42: 124–130.
- Sun L, Liao ZX, Zheng YQ, Chen DS, Gao GG, Chen X (2022) Effects of temperature on immature development of *Transeius montdorensis* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae) fed on *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera, Aleyrodidae) biotype Q. *Systematic and Applied Acarology* 27(10): 2004–2011.
- Téllez MM, Cabello T, Gámez M, Burguillo FJ, Rodríguez E (2020) Comparative study of two predatory mites *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot and *Transeius montdorensis* (Schicha) by predator-prey models for improving biological control of greenhouse cucumber. *Ecological Modelling* 431: 109–197.
- van Lenteren JC, Bolckmans K, Kohl J, Ravensberg WJ, Urbaneja A (2018) Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl* 63: 39–59.
- Vangansbeke D, Duartem MV, Pekas A, Wäckers F, Bolckmans K (2023) Mass production of predatory mites: state of the art and future challenges. In: Mass production of beneficial organisms: invertebrates and entomopathogens. Academic Press, 195–232.
- Walter DE, Krantz GW (2009) Collecting, rearing, and preparing specimens. In: Krantz GW & Walter DE (Eds.) A manual of Acarology, 3rd edition. Texas Tech University Press, 83–96.

#### Translation of Russian References

- Ilnitskaya VI (2013). *Amblyseius montdorensis* for reliable control of whiteflies and thrips. *Gavrish* (6): 26–27.
- Krasavina LP, Trapeznikova OV (2022). Improvement of methods for breeding predatory mites *Neoseiulus cucumeris* and *Transeius montdorensis* for biological plant protection. *Plant Protection news* 105(2): 87–93.
- Krasavina LP, Trapeznikova OV (2022). Evaluation of the biological efficacy of *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot and *Transeius montdorensis* (Schicha) (Acari: Phytoseiidae) against the common spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) on roses in the laboratory. *Proceedings of the Russian Entomological Society*, 93: 112–119.
- Meshkov YI, Salobukina NN (2013). Using a predatory mite to protect greenhouse crops from California thrips. *Gavrish* (2): 20–23.
- Odum, Y (1986). Ecology. Ripol Classic, p. 376.



## BIOTIC POTENTIAL OF *TRANSEIUS MONTDORENSIS* (ACARI: PHYTOSEIIDAE) UNDER TECHNOCENOSIS CONDITIONS

D.A. Popov\*, A.V. Grintsevich

*Institute of Applied Entomology, St. Petersburg, Russia*

*\*corresponding author, e-mail: [denis.popov@inappen.com](mailto:denis.popov@inappen.com)*

The subtropical mite species *Transeius montdorensis* is widely used to control thrips and other sucking pests in European countries. To develop a domestic technology for the mass rearing of *T. montdorensis*, its biotic potential has been evaluated under large scale production. The growth rate of *T. montdorensis* is  $0.19 \pm 0.017$ , the doubling time is  $4.7 \pm 0.29$  days at 26–27°C. In the tested range of mite densities (5–80 ind./ml), the growth rate tends to decrease as the density increases. This trend can be approximated by a logarithmic curve. The density 60–80 ind./ml causes not only a significant drop in the population growth rate but also the decrease in range of its fluctuations. Higher fluctuations of growth rate at lower predator densities (5–15 ind./ml) are probably due to the fact that, in some containers, the predator is unable to hold back outbreaks of its prey (the flour mite *Tyrophagus entomophagus*). As a result, the prey overpopulates the substrate, which causes its contamination by waste products stimulating microflora development. The growth rate in the density range of 5–15 ind./ml is lower than expected and does not differ significantly from that in the range of 20–30 ind./ml. This indicates that the prey uncontrolled growth inhibit the reproduction of *T. montdorensis*. The population doubling time is a reliable indicator for screening the best stock culture of *T. montdorensis* for its successful rearing up to density 60 ind./ml within 6–8 days, i.e., before mass growth of fungi in the substrate. The range of 20–30 ind./ml is the optimal starting density for mass rearing, and when the predator reaches a density of more than 60 ind./ml, it should be resettled or offered for sale.

**Keywords:** *Transeius montdorensis*, Phytoseiidae, mass rearing, population growth rate, humidity

*Submitted: 30.08.2023*

*Accepted: 10.10.2023*

## КИШЕЧНОЕ ДЕЙСТВИЕ СОВРЕМЕННЫХ ИНСЕКТИЦИДОВ НА МУЛЬТИРЕЗИСТЕНТНЫЕ КУЛЬТУРЫ КОМНАТНОЙ МУХИ *MUSCA DOMESTICA*

Т.А. Давлианидзе, О.Ю. Еремина\*, В.В. Олифер

Институт дезинфектологии Федерального Научного Центра Гигиены им. Ф.Ф.Эрисмана Роспотребнадзора,  
Московская обл., г. Мытищи

\* ответственный за переписку, e-mail: [eremina\\_insect@mail.ru](mailto:eremina_insect@mail.ru)

В лабораторных условиях проведена оценка устойчивости к инсектицидам при кишечном поступлении в организм нескольких культур комнатной мухи *Musca domestica*, полученных из популяций, собранных на объектах в Московской и Калужской областях (КСК-1 – в коровнике и КСК-2 – в конюшне конно-спортивного клуба, Красногорск – на пищевом объекте, Калуга – в компосте садового некоммерческого товарищества). Установлено, что к фипронилу культуры Красногорск и Калуга были высоко устойчивы (ПР=23.3–76.7х), а культуры КСК-1 и КСК-2 – толерантны (ПР=6.3–7.7х). Культуры Красногорск КСК-1, КСК-2 и Калуга высоко устойчивы к неоникотиноидам (тиаметоксаму ПР=80.4–104.8х и клотианидину ПР=79.5–97.9х), слаботолерантны к хлорфенапиру (ПР=1.8–2.8х) и высоко чувствительны к индосакарбу (ПР=0.22–0.54х). Проведено сравнение контактного и кишечного действия инсектицидов на комнатных мух по показателям резистентности. Показатель резистентности мух к фипронилу, тиаметоксаму и клотианидину при контакте в 1.5–4.4 раза больше, чем при скармливании аналогичной дозы инсектицида. Обсуждаются возможные механизмы мультирезистентности насекомых к инсектицидам. Сравнительная оценка на трех культурах комнатной мухи показала, что ряд промышленно производимых приманок достаточно эффективны для борьбы с популяциями *M. domestica*. Показана физиологическая резистентность культур Красногорск и Калуга к приманкам на основе карбамата метомила.

**Ключевые слова:** резистентность, неоникотиноиды, фосфорорганические соединения, фенилпиразолы, оксадиазины, пирролы, карбаматы

Поступила в редакцию: 03.10.2022

Принята к печати: 13.09.2023

### Введение

Комнатная муха *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) – космополитический синантропный вид, участвующий в механической передаче многочисленных патогенов – бактерий, грибов, вирусов, простейших и гельминтов, некоторые из которых вызывают серьезные заболевания у людей и домашних животных (El-Bassiony et al., 2016; Nayduch, Burgus, 2017; Khamesipour et al., 2018). Борьба с комнатной мухой обычно основывается на использовании инсектицидов, в ряде случаев перспективно использование приманок на основе неоникотиноидов, фенилпиразолов, фосфорорганических соединений (ФОС) и др. (Wang et al., 2012; Hubbard, Gerry, 2020; You et al., 2020). Устойчивость популяций комнатной мухи к инсектицидам становится все более серьезной проблемой, как в городских, так и в сельских районах из-за чрезмерного их применения и отсутствия чередования. Эволюция устойчивости к

инсектицидам давно документирована у комнатной мухи ко всем основным классам инсектицидов (Wang et al., 2012; Freeman et al., 2019; Hubbard, Gerry, 2020). Использование приманочного метода борьбы с *M. domestica* нередко осложняется поведенческими факторами, которые, по-видимому, играют важную роль в выживании имаго (Darbro, Mullens, 2004; Gerry, Zhang, 2009). Для совершенствования комплексной борьбы с *M. domestica* необходимы новые приманки на основе действующих веществ из разных химических классов. В связи с этим, цель исследования заключалась в оценке резистентности лабораторных культур комнатной мухи к инсектицидам при кишечном поступлении в организм для сравнения уровней резистентности при контактном и кишечном действии и оценка эффективности промышленно производимых приманок в отношении мультирезистентных *M. domestica*.

### Материалы и методы

При выполнении исследования использованы комнатная муха *Musca domestica* лабораторной чувствительной культуры S-НИИД и выборки, собранные на объектах в Московской и Калужской областях. Выборки из популяций комнатной мухи КСК-1 собраны в коровнике и КСК-2 в конюшне конно-спортивного клуба (Московская область, Можайский городской округ, 55.387459 с.ш. 35.986661 в.д., сбор 14–17.07.2020). Выборка Красногорск собрана на пищевом объекте (Московская область,

городской округ Красногорск, 55.896277 с.ш. 37.297835 в.д., сбор 09.06.2020). Выборка Калуга собрана в компосте садового некоммерческого товарищества (Калужская обл. 54.586849942399496 с.ш. 36.23018088787358 в.д., сбор 05–06.09.2020). Документального подтверждения о примененных инсектицидах и истории обработок не имеем.

Отловленные родительские выборки из указанных популяций комнатной мухи введены в лабораторную культуру в 2020 г. В дальнейшем эти искусственные

лабораторные культуры содержали в инсектарии института без пресса инсектицидов. В экспериментах использовали 3–5 суточных имаго мух поколения F3–F5, средней массой 16–19 мг/особь, без разделения по полу.

Инсектициды: технические продукты, содержащие 95–97% действующего вещества (ДВ): класс фенилпиразолы – фипронил; класс неоникотиноидов – тиаметоксам, клотианидин; класс пирролов – хлорфенапир; класс оксадиазины – индоксакарб (рацемическая смесь изомеров S:R 3:1) (синтез Китая). Готовые к применению приманки «Агита» тиаметоксам 10% действующего вещества (ДВ), Австрия, «Квик Байт ВГ10» имидаклоприд 10% ДВ, Австрия, (класс неоникотиноиды), Россия, «Гель тараканофф» фипронил 0.05% ДВ, Россия, «Флай Байт» метомил 1% ДВ (класс карбаматы), Нидерланды. Все приманки приобретены в торговой сети и использованы до истечения срока годности.

Кишечное действие инсектицидов изучали, предлагая насекомым сахар импрегнированный инсектицидом. Сахар обрабатывали в дозе 0.5 мл/г ацетоновыми растворами инсектицидов в логарифмически снижающихся концентрациях (5.0–0.00001 мкг ДВ/мг сахара) и высушивали в течение 2-х часов. Имаго комнатной мухи содержали по 50 особей в пластиковых емкостях вместимостью 2 л, снабженных поилкой и кормушкой с отравленным сахаром. Учет поражения и гибели насекомых проводили через 72 ч после начала эксперимента и определяли показатели  $СК_{50}$  и  $СК_{95}$ , (мкг ДВ/мг сахара) – концентрации, при которых поражено 50% и 95% насекомых, соответственно. Для изучения нарастания симптомов отравления применяли

метод ограниченного во времени кормления насекомых в течение 24 ч, проводили учет пораженных насекомых через 24 ч, после чего отравленную приманку заменяли на чистый сахар и продолжали учет поражения насекомых еще 48 ч (72 ч от начала эксперимента). Показатели резистентности ПР рассчитывали как отношение  $СК_{50}$  для резистентной культуры к  $СК_{50}$  для чувствительной культуры. Уровни резистентности характеризовали, используя следующую шкалу: ПР:  $\leq 1$  – насекомые высокочувствительны к инсектициду; 1–2х – чувствительны; 3–10х – толерантны; 11–30х – средне резистентны; 31–100х – высоко резистентны;  $> 100$ х – экстремально высоко резистентны (Методы лабораторных исследований и испытаний..., 2020). Сравнение уровня резистентности при кишечном и контактном действии инсектицидов проводили, определяя коэффициент  $K = \text{ПР контактно.} / \text{ПР кишечн.}$  при ограниченном кормлении в течение 24 ч и учете через 72 ч. Готовые приманки оценивали в течение 1–6 ч, 24 и 48 ч в двух вариантах – при наличии альтернативного корма (сахар) и его отсутствии. Комнатную муху по 100 особей без разделения по полу помещали в садки размером 30x30x30 см. Определяли показатели  $ЛТ_{50}$  и  $ЛТ_{95}$ , (ч) – время, в течение которого погибает 50% и 95% насекомых, соответственно. Повторность опытов трехкратная. Эксперименты проводили при температуре 22–25 °С. Результаты экспериментов обрабатывали статистически с использованием компьютерного приложения Microsoft Office Excel 2007. Математическая обработка данных и вычисление эффективных концентраций при доверительном интервале 95% проведена методом пробит-анализа по методу Финни (Finney, 1971).

### Результаты

Скармливание импрегнированного инсектицидами сахара в течение 72 ч. Скармливание комнатным мухам импрегнированных инсектицидами сахарных приманок показало значительную устойчивость культур Красногорск и Калуга к фипронилу (ПР=23–76х) и толерантность культур КСК-1 и КСК-2 (ПР=6.3–7.7х) к нему (табл. 1). К неоникотиноидам тиаметоксаму и клотианидину выявлена высокая устойчивость всех исследованных культур комнатных мух (ПР=80.4–104.8х и 79.5–97.9х, соответственно). К индоксакарбу показана чувствительность большая, чем у лабораторной культуры комнатных мух S-НИИД (ПР=0.22–0.54х). К хлорфенапиру установлена слабая толерантность (ПР=1.8–2.8х).

Скармливание импрегнированного инсектицидами сахара в течение 24 ч. Определено нарастание симптомов отравления в течение 72 ч, которое при поедании сахарных приманок на основе фипронила было более выражено для чувствительной лабораторной культуры S-НИИД и культуры Калуга (4.0 и 3.3 раза, соответственно). К неоникотиноидам устойчивость была значительной, поэтому точных показателей нарастания симптомов отравления не установлено. Для культуры S-НИИД этот показатель возрастал в 1.3–1.4 раза (табл. 2). Инсектицидность хлорфенапира возрастала одинаково как для мух S-НИИД, так и для мух Красногорск и Калуга в 2.8–4.3 раза. Наибольшие значения возрастания инсектицидности получены для индоксакарба, которые составили 22–29 раз и слабо

отличались между чувствительной лабораторной и резистентными культурами.

ПР к фипронилу составил для культуры Красногорск 35х, а для культуры Калуга 15х (табл. 2). Эти показатели в 1.5–2.0 раза меньше, чем при трехсуточном кормлении. ПР к тиаметоксаму (71–80х) были близки к полученным при трехсуточном кормлении, а к клотианидину (36–79х) были меньше в 1.2–2.2 раза. К индоксакарбу и хлорфенапиру все культуры чувствительны или слаботолерантны и ПР статистически не отличаются.

Для сравнения инсектицидности при кишечном и контактном поступлении в организм использовали ПР при контактном действии (Давлианидзе с соавт., 2022) и ПР при кишечном действии при кормлении в течение 24 ч (в обоих случаях проводили учет через 72 часа после начала эксперимента). Далее сравнивали показатели резистентности, полученные двумя методами. Данные приведены в последнем столбце табл. 2. При кишечном поступлении в организм фипронила ПР оказались в 1.5–3.1 раза ниже, чем при контактном. Аналогично ПР к тиаметоксаму в 1.4–3.8 раз ниже, клотианидину – в 1.4–4.4 раз ниже. Индоксакарб при кишечном действии для культур S-НИИД и Красногорск был в 1.5–1.7 раз более токсичен, однако для культуры Калуга его инсектицидность была выше при топикальном нанесении. Хлорфенапир в 1.9 раз более токсичен для мух S-НИИД при кишечном поступлении, а для культур Красногорск и Калуга – при топикальном нанесении (табл. 2).

**Таблица 1.** Инсектицидность сахарных приманок для комнатной мухи при трехсуточном питании (N=750, учет через 72 ч)

Культура	Показатели инсектицидности, мкг ДВ/мг сахара		$\chi^2$ (df)	ПР по СК <sub>50</sub>
	СК <sub>50</sub>	СК <sub>95</sub>		
<b>Фипронил</b>				
S-НИИД	0.0003 (0.00023–0.00039)	0.0015 (0.0011–0.0020)	3.5 (5)	–
Красногорск	0.0230 (0.0177–0.0299)	0.281 (0.215–0.365)	8.9 (5)	76.7
КСК-1	0.0023 (0.0017–0.0031)	0.050 (0.037–0.068)	3.3 (5)	7.7
КСК-2	0.0019 (0.0013–0.0028)	0.047 (0.032–0.069)	2.5 (5)	6.3
Калуга	0.0070 (0.0053–0.0092)	0.035 (0.027–0.046)	6.6 (5)	23.3
<b>Тиаметоксам</b>				
S-НИИД	0.041 (0.033–0.051)	0.38 (0.30–0.48)	13.4 (5)	–
Красногорск	4.30 (3.34–5.55)	5.60 (4.31–7.29)	18.1 (5)	104.8
КСК-1	4.10 (3.14–5.33)	5.80 (4.46–7.54)	17.8 (5)	100
КСК-2	3.90 (3.15–4.84)	4.60 (3.95–5.10)	15.9 (5)	95.1
Калуга	3.30 (2.53–4.29)	4.90 (3.76–6.37)	12.6 (5)	80.4
<b>Клотианидин</b>				
S-НИИД	0.049 (0.027–0.067)	0.54 (0.41–0.66)	18.1 (5)	–
Красногорск	4.80 (3.87–6.01)	5.90 (4.53–7.69)	14.7 (5)	97.9
КСК-1	4.50 (3.67–5.01)	6.10 (4.69–7.18)	16.9 (5)	91.8
КСК-2	4.40 (3.69–5.08)	5.2 (4.0–6.2)	20.1 (5)	89.7
Калуга	3.90 (2.98–4.56)	5.2 (4.2–6.8)	12.8 (5)	79.5
<b>Индоксакарб</b>				
S-НИИД	0.0050 (0.0038–0.0065)	0.012 (0.010–0.014)	5.5 (6)	–
Красногорск	0.0027 (0.0021–0.0035)	0.011 (0.008–0.143)	3.4 (6)	0.54
КСК-1	0.0013 (0.0010–0.0017)	0.023 (0.018–0.028)	2.8 (6)	0.26
КСК-2	0.0011 (0.0008–0.0015)	0.011 (0.008–0.015)	4.5 (6)	0.22
Калуга	0.0014 (0.0011–0.0018)	0.060 (0.046–0.078)	5.6 (6)	0.28
<b>Хлорфенапир</b>				
S-НИИД	0.006 (0.004–0.009)	0.026 (0.017–0.039)	4.6 (6)	–
Красногорск	0.012 (0.009–0.016)	0.070 (0.053–0.093)	5.1 (6)	2.0
КСК-1	0.014 (0.010–0.020)	0.042 (0.030–0.059)	5.8 (6)	2.3
КСК-2	0.011 (0.009–0.013)	0.035 (0.030–0.041)	4.9 (6)	1.8
Калуга	0.017 (0.013–0.022)	0.120 (0.092–0.156)	1.6 (6)	2.8

Примечание к табл. 1–2: доверительные интервалы при вероятности 95 %, в предварительном виде данные касающиеся показателей ПР по СК<sub>50</sub> для культур комнатных мух Красногорск и Калуга были даны в работе Еремина с соавт., 2022

**Чувствительность комнатной мухи к промышленно производимым приманкам.** Эксперименты ставили на двух культурах мух (Красногорск и Калуга) и одной чувствительной лабораторной культуре S-НИИД.

Поражение культуры S-НИИД при питании приманкой на основе имидаклоприда (10 % ДВ) наступало быстро и около 60 % имаго были отравлены уже через 1.5 ч. Показатель 95 % поражения установлен через 6 ч и 100 % гибель мух наступила через 24 ч. Мухи культуры Красногорск отмирали приблизительно в 2 раза медленнее, однако через 24 ч достигнута гибель 90.0%, а через 48 ч – 97.4%. У культуры Калуга процесс отравления протекал несколько быстрее, однако 94.2% гибель достигнута только через 48 ч. От 2.6 до 5.8% мух осталось в живых (табл. 3).

К приманке на основе тиаметоксама (10 % ДВ) культура S-НИИД высоко чувствительна – 99.0% погибло через 1.5 ч и 100% – через 3 ч. Культура Красногорск несмотря на замедленное действие (гибель 95.0% – через 6 ч), полностью погибла через 48 ч. Мухи культуры Калуга отмирали еще медленнее (95.0% – через 9 ч), и 99.0% – через 48 ч. К приманке на основе 0.05% фипронила наибольшую чувствительность проявили мухи культуры S-НИИД. Действие было замедленным и через 6 ч эксперимента только 18.1% мух было поражено, однако через 24 ч

погибло 86.3% мух, а через 48 ч – 99.0%. Резистентные культуры погибали значительно медленнее – через 24 ч поражено 14.2 и 23.0% особей, а через 48 ч 94.3 и 86.8% особей культур Красногорск и Калуга, соответственно. Таким образом, от 5 до 15% мух резистентных выживало.

К приманке на основе карбамата метомила (1% ДВ) все три культуры комнатной мухи оказались чувствительными. Поражение 50% имаго культуры S-НИИД наступало в пределах 1.5 ч и в течение 3 ч достигнута смертность 98.0%, а 100% – в течение 4.5 ч. Культура Красногорск демонстрировали замедленную гибель – 44.5% было поражено в течение 4.5 ч, через 24 ч погибло 92.0%, а через 48 ч – 99.0% мух. У культуры Калуга отравление наступало еще медленнее – через 6 ч было отравлено 23.0% имаго, через 24 ч – 88.0%, через 48 ч – 98.0%. ЛТ<sub>50</sub> у резистентных культур было в 3 и 6 раз больше для культур Красногорск и Калуга, соответственно. Выжило всего 0.7–2.0% особей.

Наличие альтернативного корма наряду с приманкой на основе метомила привело лишь к небольшому замедлению отравления чувствительной культуры S-НИИД. Мухи культуры Калуга при наличии альтернативного корма практически все выжили – через 48 ч гибель 1.3%, а у культуры Красногорск смертность не превышала 18.1%.

**Table 1.** Insecticidal activity of sugar baits for houseflies with a three-day diet (N=750, counting after 72 h)

Strain	Insecticide indicators $\mu\text{g a.i./mg sugar}$		$\chi^2(\text{df})$	RR <sub>50</sub>
	LC <sub>50</sub> , (95% CL)	LC <sub>95</sub> , (95% CL)		
<b>Fipronyl</b>				
S-NIID	0.0003 (0.00023–0.00039)	0.0015 (0.0011–0.0020)	3.5 (5)	–
Krasnogorsk	0.0230 (0.0177–0.0299)	0.281 (0.215–0.365)	8.9 (5)	76.7
KSK-1	0.0023 (0.0017–0.0031)	0.050 (0.037–0.068)	3.3 (5)	7.7
KSK-2	0.0019 (0.0013–0.0028)	0.047 (0.032–0.069)	2.5 (5)	6.3
Kaluga	0.0070 (0.0053–0.0092)	0.035 (0.027–0.046)	6.6 (5)	23.3
<b>Thiamethoxam</b>				
S-NIID	0.041 (0.033–0.051)	0.38 (0.30–0.48)	13.4 (5)	–
Krasnogorsk	4.30 (3.34–5.55)	5.60 (4.31–7.29)	18.1 (5)	104.8
KSK-1	4.10 (3.14–5.33)	5.80 (4.46–7.54)	17.8 (5)	100
KSK-2	3.90 (3.15–4.84)	4.60 (3.95–5.10)	15.9 (5)	95.1
Kaluga	3.30 (2.53–4.29)	4.90 (3.76–6.37)	12.6 (5)	80.4
<b>Clothianidin</b>				
S-NIID	0.049 (0.027–0.067)	0.54 (0.41–0.66)	18.1 (5)	–
Krasnogorsk	4.80 (3.87–6.01)	5.90 (4.53–7.69)	14.7 (5)	97.9
KSK-1	4.50 (3.67–5.01)	6.10 (4.69–7.18)	16.9 (5)	91.8
KSK-2	4.40 (3.69–5.08)	5.2 (4.0–6.2)	20.1 (5)	89.7
Kaluga	3.90 (2.98–4.56)	5.2 (4.2–6.8)	12.8 (5)	79.5
<b>Indoxacarb</b>				
S-NIID	0.0050 (0.0038–0.0065)	0.012 (0.010–0.014)	5.5 (6)	–
Krasnogorsk	0.0027 (0.0021–0.0035)	0.011 (0.008–0.143)	3.4 (6)	0.54
KSK-1	0.0013 (0.0010–0.0017)	0.023 (0.018–0.028)	2.8 (6)	0.26
KSK-2	0.0011 (0.0008–0.0015)	0.011 (0.008–0.015)	4.5 (6)	0.22
Kaluga	0.0014 (0.0011–0.0018)	0.060 (0.046–0.078)	5.6 (6)	0.28
<b>Chlorfenapyr</b>				
S-NIID	0.006 (0.004–0.009)	0.026 (0.017–0.039)	4.6 (6)	–
Krasnogorsk	0.012 (0.009–0.016)	0.070 (0.053–0.093)	5.1 (6)	2.0
KSK-1	0.014 (0.010–0.020)	0.042 (0.030–0.059)	5.8 (6)	2.3
KSK-2	0.011 (0.009–0.013)	0.035 (0.030–0.041)	4.9 (6)	1.8
Kaluga	0.017 (0.013–0.022)	0.120 (0.092–0.156)	1.6 (6)	2.8

Note to Tables 1–2: 95% confidence limits of the mean value; preliminary data on RR<sub>50</sub> for Krasnogorsk and Kaluga housefly strains were given by Eremina et al., 2022

Показатели инсектицидности варианта приманок на основе имидаклоприда при наличии альтернативного корма не имеют статистически значимых отличий ни для одной из изученных культур. Выжило 9.0% особей культуры Калуга и 4.2% культуры Красногорск. При возможности

выбора альтернативного корма или приманки на основе тиаметоксама инсектицидное действие на культуру S-НИИД выразилось в двукратном замедлении показателя ЛТ<sub>95</sub>, а для культур Красногорск и Калуга – в 8-кратном (табл. 3).

### Обсуждение

Согласно нашим данным по сравнительной инсектицидности для комнатной мухи чувствительной лабораторной культуры S-НИИД ДВ расположились в порядке убывающей токсичности (СК<sub>50</sub>, мкг/мг приманки): фипронил (0.0003) > хлорфенапир (0.006) > тиаметоксам (0.041) > клотианидин (0.049) > индоксакарб (0.012). Тиаметоксам и клотианидин в 137 раз менее инсектицидны, чем фипронил. Близкие значения получены М.А. Левченко с соавт. – сахарная приманка на основе фипронила наиболее инсектицидна для комнатной мухи (СК<sub>50</sub> 0.000119% или 0.0012 мг/г приманки), ацетамиприд в 133 раза менее токсичен (СК<sub>50</sub> 0.0159% или 0.16 мг/г приманки) (Levchenko et al., 2018).

К сахарным приманкам на основе фипронила культуры Красногорск и Калуга проявили высокую устойчивость (ПР=76.7х и 23.3х, соответственно), тогда как культуры КСК-1 и КСК-2 были только толерантны (ПР=7.7х и 6.3х, соответственно). Еще более высокую резистентность все

исследованные культуры комнатной мухи проявили к неоникотиноидам тиаметоксаму и клотианидину. ПР колебались от 80х до 105х. Согласно данным М. Кристенсена с соавт. у популяций комнатной мухи ПР к тиаметоксаму составляли 6–76х (Kristensen, Jespersen, 2008).

К индоксакарбу все культуры комнатной мухи были чувствительны. Следует отметить, что мультирезистентные культуры Калуга Красногорск, КСК-1 и КСК-2 оказались в 2–5 раз более чувствительными, чем чувствительная лабораторная культура S-НИИД. В литературе встречается факт большей чувствительности к хлорфенапиру мух *Haematobia irritans* (L.) (Diptera: Muscidae), резистентных к пиретроидам, что авторы связывают с большей активностью монооксигеназ и, соответственно, более быстрым превращением проинсектицида в активную форму (Sheppard, Joyce, 1998). Исследователи показали отсутствие перекрестной резистентности к индоксакарбу у культуры комнатной мухи, высоко резистентной к

**Таблица 2.** Нарастание симптомов отравления при действии инсектицидов (поедание отравленных приманок в течение 24 ч) и сравнение контактного и кишечного действия

Культура	СК <sub>50</sub> , мкг ДВ/мг сахара, учет через ... ч		Изменение инсектицидности в течение 72 ч	ПР 72 ч		К контакт./кишечное
	24	72		Кишечное	Контактное *	
<b>Фипронил</b>						
S-НИИД	0.0040 (0.0031–0.0052)	0.0010 (0/0008–0/0013)	4.0	–	–	–
Красногорск	0.0500 (0.0385–0.0650)	0.0350 (0.0269–0.0455)	1.4	35	75	2.1
КСК-1	0.0090 (0/0069–0.0117)	0.0034 (0.0026–0.0044)	2.6	3.4	5.0	1.5
КСК-2	0.0065 (0.0050–0.0085)	0.0030 (0.0023–0.0039)	2.2	3.0	8.3	2.8
Калуга	0.0500 (0.0355–0.0705)	0.0150 (0.0115–0.0195)	3.3	15	46	3.1
<b>Тиаметоксам</b>						
S-НИИД	0.078 (0.060–0.101)	0.062 (0.048–0.081)	1.3	–	–	–
Красногорск	>5.0	5.4 (4.5–6.5)	>0.9	87	333	3.8
КСК-1	>5.0	5.5 (4.2–7.2)	>0.9	88	>333	3.8
КСК-2	>5.0	5.3 (4.1–6.9)	>0.9	85	200	2.4
Калуга	>5.0	4.4 (3.4–5.7)	>1.1	71	100	1.4
<b>Клотианидин</b>						
S-НИИД	0.100 (0.077–0.130)	0.070 (0.054–0.091)	1.4	–	–	–
Красногорск	>5.0	4.2 (3.2–5.5)	>1.2	60	263	4.4
КСК-1	>5.0	5.5 (4.2–7.2)	>0.9	79	>250	3.2
КСК-2	>5.0	4.9 (3.8–6.4)	>1.0	70	95	1.4
Калуга	5.0 (3.8–6.5)	2.5 (1.9–3.3)	2.0	36	105	2.9
<b>Индоксакарб</b>						
S-НИИД	0.500 (0.385–0.650)	0.017 (0.013–0.022)	29.4	–	–	–
Красногорск	0.540 (0.415–0.702)	0.024 (0.018–0.031)	22.5	1.4	1.46	1.04
Калуга	>0.500	0.018 (0.014–0.023)	>27.8	1.0	0.24	0.24
<b>Хлорфенапир</b>						
S-НИИД	0.060 (0.046–0.078)	0.014 (0.011–0.018)	4.3	–	–	–
Красногорск	>0.050	0.018 (0.014–0.024)	>2.8	1.3	0.25	0.19
Калуга	0.050 (0.038–0.066)	0.018 (0.014–0.024)	2.8	1.3	0.33	0.25

Примечание: \* – данные по ПР при контактном действии приведены по Давлианидзе с соавт., 2022.

фипронила (ПР=430х) (Abbas et al., 2016). В то же время ряд исследователей сообщает как о толерантности к индоксакарбу комнатной мухи в Пакистане (ПР=3–9х) (Khan et al., 2013) и Японии (Shono et al., 2004), так и о высокой резистентности (ПР=22–24х) (Abbas et al., 2015). Следует отметить, что при целенаправленной селекции индоксакарбом в лабораторных условиях была быстро достигнута экстремально высокая резистентность (ПР более 118х) (Shono et al., 2004).

К хлорфенапиру все исследованные культуры комнатной мухи проявили слабую толерантность. Поскольку этот инсектицид мало распространен в нашей стране, можно предположить неспецифический механизм устойчивости, определяемый несколькими факторами: начиная с повышенной активности детоксицирующих ксенобиотик ферментов и кончая изменениями состава кутикулы.

Сравнение контактного и кишечного действия на комнатную муху нескольких мультирезистентных культур показало, что ПР фипронила, тиаметоксама и клотианидина

**Table 2.** Increase in symptoms of poisoning under the action of insecticides (feeding poisoned baits within 24 h) and comparison of contact and intestinal effects

Strain	LC <sub>50</sub> , (95% CL) µg a.i./mg sugar, counting after ... h)		Change in insecticide action within 72 h	RR 72 h		K contact/intestinal
	24	72		Intestinal action	Contact action*	
<b>Fipronil</b>						
S-NIID	0.0040 (0.0031–0.0052)	0.0010 (0/0008–0/0013)	4.0	–	–	–
Krasnogorsk	0.0500 (0.0385–0.0650)	0.0350 (0.0269–0.0455)	1.4	35	75	2.1
KSK-1	0.0090 (0/0069–0.0117)	0.0034 (0.0026–0.0044)	2.6	3.4	5.0	1.5
KSK-2	0.0065 (0.0050–0.0085)	0.0030 (0.0023–0.0039)	2.2	3.0	8.3	2.8
Kaluga	0.0500 (0.0355–0.0705)	0.0150 (0.0115–0.0195)	3.3	15	46	3.1
<b>Thiamethoxam</b>						
S-NIID	0.078 (0.060–0.101)	0.062 (0.048–0.081)	1.3	–	–	–
Krasnogorsk	>5.0	5.4 (4.5–6.5)	>0.9	87	333	3.8
KSK-1	>5.0	5.5 (4.2–7.2)	>0.9	88	>333	3.8
KSK-2	>5.0	5.3 (4.1–6.9)	>0.9	85	200	2.4
Kaluga	>5.0	4.4 (3.4–5.7)	>1.1	71	100	1.4
<b>Clothianidin</b>						
S-NIID	0.100 (0.077–0.130)	0.070 (0.054–0.091)	1.4	–	–	–
Krasnogorsk	>5.0	4.2 (3.2–5.5)	>1.2	60	263	4.4
KSK-1	>5.0	5.5 (4.2–7.2)	>0.9	79	>250	3.2
KSK-2	>5.0	4.9 (3.8–6.4)	>1.0	70	95	1.4
Kaluga	5.0 (3.8–6.5)	2.5 (1.9–3.3)	2.0	36	105	2.9
<b>Indoxacarb</b>						
S-NIID	0.500 (0.385–0.650)	0.017 (0.013–0.022)	29.4	–	–	–
Krasnogorsk	0.540 (0.415–0.702)	0.024 (0.018–0.031)	22.5	1.4	1.46	1.04
Kaluga	>0.500	0.018 (0.014–0.023)	>27.8	1.0	0.24	0.24
<b>Chlorfenapyr</b>						
S-NIID	0.060 (0.046–0.078)	0.014 (0.011–0.018)	4.3	–	–	–
Krasnogorsk	>0.050	0.018 (0.014–0.024)	>2.8	1.3	0.25	0.19
Kaluga	0.050 (0.038–0.066)	0.018 (0.014–0.024)	2.8	1.3	0.33	0.25

Note: \* – data on RR during contact action are given according to Davlianidze et al., 2022.

при контакте (нанесение 1 мкл на переднеспинку мух) в 1.5–4.4 раза больше, чем при скармливании аналогичной лозы инсектицида. Этот факт свидетельствует о значительной роли кутикулярного барьера насекомых в механизмах резистентности. Следует отметить довольно большие колебания инсектицидности неоникотиноидов при топикальном нанесении. Так при ранее проведенных исследованиях ПР тиаметоксама и клотианидина достигали более высоких значений (ПР к тиаметоксаму 345–500×; к

клотианидину 167–417×) (Еремина с соавт., 2022). Для индоксакарба и хлорфенапира подобного эффекта не обнаружено. Возможно, это связано с замедленным действием, когда проинсектицид проникает через кутикулу, а затем активизируется в организме насекомых при помощи ферментов. Различия в скорости действия этих ДВ подтверждаются и данными зарубежной литературы (Zahn et al., 2019; Bostanian et al., 2004).

**Таблица 3.** Скорость отмирания имаго комнатной мухи двух резистентных культур в сравнении с чувствительной культурой S-НИИД при поедании отравленных приманок, в том числе при наличии альтернативного корма

Инсектицид, мкг/мг приманки	Культура	Показатели инсектицидности, ч		ПР по ЛТ <sub>95</sub>
		ЛТ <sub>50</sub>	ЛТ <sub>95</sub>	
Фипронил, 0.5	S-НИИД	11	35	–
	Красногорск	31	48	1.4
	Калуга	30	> 48	> 1.4
Метомил, 10.0	S-НИИД	1.6	2.6	–
	Красногорск	4.6	30	11.5
	Калуга	10	33	12.7
Метомил, 10.0 + АК	S-НИИД	1.3	4.0	–
	Красногорск	нд	нд	–
	Калуга	нд	нд	–
Тиаметоксам, 100.0	S-НИИД	0.5	0.8	–
	Красногорск	3.5	6.0	7.5
	Калуга	2.0	9.0	11.3
Тиаметоксам, 100.0 + АК	S-НИИД	0.4	1.6	–
	Красногорск	3.3	>48	>30.0
	Калуга	3.2	>48	>30.0
Имидаклоприд, 100.0	S-НИИД	1.2	6.0	–
	Красногорск	5.0	45	7.5
	Калуга	3.1	48	8.0
Имидаклоприд, 100.0 + АК	S-НИИД	1.1	4.5	–
	Красногорск	3.5	48	10.7
	Калуга	3.3	>48	>10.7

Примечание: АК – альтернативный корм; нд – показатель не достигнут.

**Table 3.** The rate of dying off of adult housefly of two resistant strains in comparison with the susceptible strain S-NIID when feeding poisoned baits, including when alternative food is available

Insecticide, µg a.i./mg bait	Культура (Strain)	Indicators of insecticide action, h		RR <sub>95</sub>
		LT <sub>50</sub>	LT <sub>95</sub>	
Fipronil, 0.5	S-NIID	11	35	–
	Krasnogorsk	31	48	1.4
	Kaluga	30	> 48	> 1.4
Metomil, 10.0	S-NIID	1.6	2.6	–
	Krasnogorsk	4.6	30	11.5
	Kaluga	10	33	12.7
Metomil, 10.0+AF	S-NIID	1.3	4.0	–
	Krasnogorsk	na	na	–
	Kaluga	na	na	–
Thiamethoxam, 100.0	S-NIID	0.5	0.8	–
	Krasnogorsk	3.5	6.0	7.5
	Kaluga	2.0	9.0	11.3
Thiamethoxam, 100.0+AF	S-NIID	0.4	1.6	–
	Krasnogorsk	3.3	>48	>30.0
	Kaluga	3.2	>48	>30.0
Imidacloprid, 100.0	S-NIID	1.2	6.0	–
	Krasnogorsk	5.0	45	7.5
	Kaluga	3.1	48	8.0
Imidacloprid, 100.0+ AF	S-NIID	1.1	4.5	–
	Krasnogorsk	3.5	48	10.7
	Kaluga	3.3	>48	>10.7

Note: AF – alternative feed; na – indicator not achieved.

Сравнительная оценка эффективности инсектицидных приманок на трех культурах комнатной мухи показала, что ряд промышленно производимых приманок достаточно эффективен для борьбы с резистентными популяциями, однако выявлено замедление их действия на мультирезистентные культуры. Действие приманки на основе 0.05%

фипронила на культуры Красногорск и Калуга замедлено в 3 раза, а показателя ЛТ<sub>95</sub> у культуры Калуга не достигнуто, т.е. более 5% мух проявили полную нечувствительность к фипронилу. Выявлено замедление проявления симптомов отравления комнатной мухи резистентных культур при поедании приманки на основе 10% тиаметоксама:



при отсутствии выбора корма ЛТ<sub>50</sub> у культур Красногорск и Калуга в сравнении с культурой S-НИИД замедлено в 7.0 и 4.0 раза, соответственно, а ЛТ<sub>95</sub> в 7.5 и 11.3 раз, соответственно. При наличии альтернативного корма у культуры S-НИИД ЛТ<sub>50</sub> при действии тиаметоксама осталось таким же, а ЛТ<sub>95</sub> увеличилось в 2 раза. Приманки на основе 10% имидаклоприда действовали на мух аналогично: при отсутствии выбора корма ЛТ<sub>50</sub> у культур Красногорск и Калуга в сравнении с мухами S-НИИД замедлено в 4.2 и 2.6 раза, соответственно, а ЛТ<sub>95</sub> приблизительно в 2 раза у обеих культур мух. При наличии альтернативного корма у всех культур комнатной мухи показатели ЛТ<sub>50</sub> и ЛТ<sub>95</sub> были близки к таковым, полученным без выбора корма. Поедание приманки на основе 1% метомила при отсутствии выбора корма привело к значительному увеличению показателей инсектицидности – ЛТ<sub>50</sub> у культур Красногорск и Калуга в сравнении с культурой S-НИИД в 2.9 и 6.3 раза, соответственно, а ЛТ<sub>95</sub> – в 11.5 и 12.7 раз, соответственно. При наличии альтернативного корма у культуры S-НИИД в 1.5 раза увеличился только ЛТ<sub>95</sub>, тогда как у резистентных культур показатели ЛТ<sub>50</sub> и ЛТ<sub>95</sub> не были достигнуты (выжило 98.7% мух культуры Калуга и 82.1% мух культуры Красногорск). Аналогичные данные получены в США – смертность мух через 48 ч была менее 10%, что

свидетельствует о важной роли поведенческих факторов в устойчивости мух к приманкам (Darbro, Mullens, 2004). К.Ф. Ли с соавт. показали, что имелась незначительная поведенческая устойчивость к приманке на основе 10% имидаклоприда: совокупная смертность комнатных мух составила 79% и 67% в тестах без и в присутствии альтернативного корма, соответственно (Li et al., 2015). Многолетние исследования в США показали, что наблюдаемая резистентность комнатных мух в полевых условиях к приманкам на основе имидаклоприда и метомила в основном связана с поведенческой устойчивостью (Darbro, Mullens, 2004; Gerry, Zhang, 2009; Murillo et al., 2015; Hubbard, Gerry, 2020; Hubbard, Gerry, 2021). Согласно полученным нами ранее данным промышленные приманки на основе 0.6% индоксакарба действуют замедленно: ЛТ<sub>50</sub> 14–22 ч, ЛТ<sub>95</sub> 23–33 ч. Через 48 ч в живых остается 1.2% особей чувствительной культуры S-НИИД, 2.3% особей культуры Красногорск и 3.7% особей культуры Калуга. Приманка на основе 2% динотефурана действует быстрее (ЛТ<sub>50</sub> 0.5–1.1 ч, ЛТ<sub>95</sub> 4.4–48 ч.), однако отмечено выживание 5–10% мух резистентных культур Красногорск и Калуга при учете через 48 ч. По-видимому, сказывается выявленная нами высокая резистентность к неоникотиноидам (Еремина с соавт., 2022).

#### Заключение

В результате наших исследований показано, что в России существуют популяции комнатной мухи, высоко резистентные к неоникотиноидам и фипронилю при их кишечном поступлении в организм. Установлено, что при испытаниях промышленно производимых приманок на основе тиаметоксама или имидаклоприда в лабораторных условиях выживает 5–15% особей. Поведенческая

устойчивость показана только для приманок на основе метомила. Показатели резистентности для ряда инсектицидов при кишечном поступлении в организм насекомого в 1.5–4.4 раза меньше, чем при контактном нанесении, что свидетельствует о большой роли кутикулярного барьера в механизме устойчивости.

#### Библиографический список (References)

- Еремина ОЮ., Олифер ВВ, Давлианидзе ТА (2022) Перспективы применения приманок на основе современных действующих веществ для борьбы с комнатными мухами. Дезинфекционное дело 1(119):33–37. doi: 10.35411/2076-457X-2022-1-33-37
- Давлианидзе ТА, Еремина ОЮ, Олифер ВВ (2022) Резистентность к инсектицидам комнатной мухи *Musca domestica* в центре европейской части России. Вестник Защиты растений. 105(3):114–121. doi: org/10.31993/2308-6459-2022-105-3-15346.
- Методы лабораторных исследований и испытаний дезинфекционных средств для оценки их эффективности и безопасности (2020). Руководство Р 4.2.3676–20. п. 4.16.4. С. 303.
- Abbas N, Ijaz M, Shad SA, Binyameen M (2016) Assessment of resistance risk to fipronil and cross resistance to other insecticides in the *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) *Vet Parasitol* 223:71–76. doi: 10.1016/j.vetpar.2016.04.026.
- Abbas N, Shad SA, Ismail M (2015) Resistance to conventional and new insecticides in house flies (Diptera: Muscidae) from poultry facilities in Punjab, Pakistan. *J Econ Entomol* 108(2):826–833. doi: 10.1093/jee/tou057.
- Bostanian NJ, Vincent C, Hardman JM, Larocque N (2004) Toxicity of indoxacarb to two species of predacious mites and a predacious mirid. *Pest Manag Sci.* 60(5):483–486. doi: 10.1002/ps.817.
- Darbro JM, Mullens BA (2004) Assessing insecticide resistance and aversion to methomyl-treated toxic baits in *Musca domestica* L (Diptera: Muscidae) populations in southern California. *Pest Manag Sci* 60(9):901–908. doi: 10.1002/ps.885.
- El-Bassiony GM, Luizzi V, Nguyen D, Stoffolano JG Jr, Purdy AE (2016) *Vibrio cholerae* laboratory infection of the adult house fly *Musca domestica*. *Med Vet Entomol* 30(4):392–402. doi: 10.1111/mve.12183.
- Finney DJ (1971) Probit analysis, Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Freeman JC, Ross DH, Scott JG (2019) Insecticide resistance monitoring of house fly populations from the United States. *Pestic Biochem Physiol* 158:61–68. doi: 10.1016/j.pestbp.2019.04.006.
- Gerry AC, Zhang D (2009) Behavioral resistance of house flies, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) to imidacloprid. *US Army Med Dep J.* Jul-Sep: 54–59. PMID: 20088034.
- Hubbard CB, Gerry AC (2020) Selection, reversion, and characterization of house fly (Diptera: Muscidae) behavioral resistance to the insecticide imidacloprid. *J. Med. Entomol.* 57: 1843–1851. doi: 10.1093/jme/tjaa105.
- Hubbard CB, Gerry AC (2021) Genetic evaluation and characterization of behavioral resistance to imidacloprid in the house fly. *Pestic Biochem Physiol* 171:104741. doi: 10.1016/j.pestbp.2020.104741.
- Khamesipour F, Lankarani KB, Honarvar B, Kwenti TE (2018) A systematic review of human pathogens carried by the housefly (*Musca domestica* L.). *BMC Public Health* 18(1):1049. doi: 10.1186/s12889-018-5934-3.

- Khan HAA, Shad SA, Akram W (2013) Resistance to new chemical insecticides in the house fly, *Musca domestica* L., from dairies in Punjab, Pakistan. *Parasitol Res* 112(5):2049–2054. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3365-8>.
- Kristensen M, Jespersen JB (2008) Susceptibility to thiamethoxam of *Musca domestica* from Danish livestock farms. *Pest Manag Sci* 64(2):126–32. doi: 10.1002/ps.1481.
- Levchenko MA, Silivanova EA, Bikinyaeva RK, Balabanova GF (2018) Efficacy of acetamiprid and fipronil fly baits against the housefly (*Musca domestica* L.) under laboratory conditions. *Vet World* 11(7):953–958. doi: 10.14202/vetworld.2018.953-958.
- Li QF, Li X, Hunag JB, Zhang DM, Yuan JZ (2015) Efficacy of cyantraniliprole fly bait against housefly (*Musca domestica* L.) under laboratory conditions. *Parasitol Res* 114(9):3525–3528. doi: 10.1007/s00436-015-4584-y.
- Murillo AC, Gerry AC, Gallagher NT, Peterson NG, Mullens BA (2015) Laboratory and field assessment of cyantraniliprole relative to existing fly baits. *Pest Manag Sci* 71(5):752–758. doi: 10.1002/ps.3847.
- Nayduch D, Burrus RG (2017) Flourishing in filth: house fly–microbe interactions across life history. *Ann Entomol Soc Am* 110(1):6–18. doi.org/10.1093/aesa/saw083.
- Sheppard CD, Joyce JA (1998) Increased susceptibility of pyrethroid-resistant horn flies (Diptera: Muscidae) to chlorfenapyr. *J Econ Entomol.* 91(2):398–400. doi.org/10.1093/jee/91.2.398
- Shono T, Zhang L, Scott JG (2004) Indoxacarb resistance in the house fly, *Musca domestica*. *Pestic Biochem Physiol* 80(2):106–112. doi.org/10.1016/j.pestbp.2004.06.004
- Wang Q, Li M, Pan J, Di M, Liu Q, et al. (2012) Diversity and frequencies of genetic mutations involved in insecticide resistance in field populations of the house fly (*Musca domestica* L.) from China. *Pestic. Biochem. Physiol.* 102(2): 153–159. doi.org/10.1016/j.pestbp.2011.12.007.
- You C, Shan C, Xin J, Li J, Ma Z, et al. (2020) Propoxur resistance associated with insensitivity of acetylcholinesterase (AChE) in the housefly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). *Sci Rep.* 10(1):8400. doi: 10.1038/s41598-020-65242-3.
- Zahn LK, Cox DL, Gerry AC (2019) Mortality rate of house flies (Diptera: Muscidae) exposed to insecticidal granular fly baits containing indoxacarb, dinotefuran, or cyantraniliprole. *J Econ Entomol* 112(5):2474–2481. doi: 10.1093/jee/toz170.

#### Translation of Russian References

- Eremina OYu., Olifer VV, Davlianidze TA (2022) [Prospects for the use of baits based on modern active ingredients for the control of house flies]. *Disinfection affairs* 1(119):33–37. doi: 10.35411/2076-457X-2022-1-33-37
- Davlianidze TA, Eremina OYu, Olifer VV (2022) [Resistance to insecticides of houseflies *Musca domestica* in the center of the European part of Russia]. *Plant Protection News*, 2023, 106(3), p. 156–164
- OECD+WoS: 1.06+IY (Entomology) <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-3-15487>
- Protection News* 105(3):114–121: (In Russian) doi.org/10.31993/2308-6459-2022-105-3-15346
- Rukovodstvo R 4.2.3676-20 (2020) [Methods of laboratory research and testing of disinfectants to assess their effectiveness and safety. Guide R 4.2.3676-20]. paragraph 4.16.4. P.303 (In Russian)

Full-text article

## INTESTINAL EFFECTS OF MODERN INSECTICIDES ON MULTIRESISTANT STRAINS OF THE HOUSEFLY *MUSCA DOMESTICA*

T.A. Davlianidze, O.Yu. Eremina\*, V.V. Olifer

*Institute of Disinfectology of the Federal Scientific Center for Hygiene named after F.F.Erisman of Rospotrebnadzor, Mytishchi town, Moscow Province, Russia*

\*corresponding author; e-mail: [eremina\\_insect@mail.ru](mailto:eremina_insect@mail.ru)

Under laboratory conditions, resistance to insecticides in several strains of the housefly, *Musca domestica*, obtained from populations collected at various facilities in the Moscow and Kaluga regions, was assessed by intestinal ingestion of insecticidal baits. The insects of the strains Krasnogorsk and Kaluga had the highest resistance ratios to fipronil (23.3–76.7x), while those of the KSK-1 and KSK-2 strains were tolerant (6.3–7.7x). The strains Krasnogorsk, KSK-1, KSK-2 and Kaluga are highly resistant to neonicotinoids (thiamethoxam 80.4–104.8x and clothianidin 79.5–97.9x), weakly tolerant to chlorfenapyr (1.8–2.8x) and highly susceptible to indoxacarb (0.22–0.54x). A comparison was made of the contact and intestinal effects of insecticides against the housefly. The resistance factor of the housefly to fipronil, thiamethoxam, and clothianidin upon contact is 1.5–4.4 times higher than those after feeding with the similar insecticide dose. Possible mechanisms of insect multiresistance to insecticides are discussed. Comparative evaluation using three strains of the housefly showed that a number of industrially produced baits are effective for control of the field populations of the house fly. Physiological resistance of the housefly of Krasnogorsk and Kaluga strains to baits based on methomyl was shown.

**Keywords:** resistance, neonicotinoid, organophosphate, phenylpyrazole, oxadiazine, pyrrole, carbamate

Submitted: 03.10.2022

Accepted: 13.09.2023

## К ЮБИЛЕЮ АКАДЕМИКА РАН В.И.ДОЛЖЕНКО TO THE JUBILEE OF ACADEMICIAN V.I. DOLZHENKO



*29 августа 2023 года Виктору Ивановичу Долженко, академику РАН, доктору сельскохозяйственных наук, ведущему ученому в области защиты растений исполнилось 70 лет.*

После окончания Ленинградского сельскохозяйственного института (факультет защиты растений) Виктор Иванович в 1976 г. поступил на работу во Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений, где прошел путь от аспиранта до заместителя директора по научной работе, а с 2009 г. по 2014 г. одновременно был и академиком-секретарем Отделения защиты растений Россельхозакадемии. Ныне В.И.Долженко является главным научным сотрудником ВИЗР и возглавляет Центр биологической регламентации использования пестицидов.

Виктор Иванович – яркий представитель визровской научной школы экотоксикологии, в становлении которой участвовали ведущие ученые ВИЗР, а именно академик К.В.Новожилов, профессор П.В.Сазонов, профессор Г.И. Сухорученко, профессор С.Л.Тютерев и другие известные ученые. Надо сказать, что Виктор Иванович уже с юных лет перенял интерес к защите растений от своего отца Ивана Константиновича Долженко, который много лет успешно возглавлял Ленинградскую пограничную государственную карантинную инспекцию.

В.И.Долженко, будучи заместителем директора ВИЗР и руководителем Центра государственных регистрационных испытаний пестицидов, успешно организовал и реализовал такую важную задачу, как формирование

ассортимента средств защиты растений в России, что представляет собой основу функционирования производственной защиты сельскохозяйственных культур в стране. Это позволило разработать зональные системы защиты растений, стабилизировать фитосанитарную обстановку и создать технологические регламенты безопасного применения пестицидов и методов определения их остаточных количеств в окружающей среде и урожае. Обозначенное послужило основанием присвоения Виктору Ивановичу звания «Почетный работник науки и техники Российской Федерации» (2013 г.), а также почетных грамот РАСХН, РАН и МСХ. Современный технологический блок в производственной защите растений – обязательное условие в достижении продовольственной и экологической безопасности страны.

В.И.Долженко с коллегами много сделали в решении проблемы борьбы с особоопасными вредными объектами. Удалось создать систему безопасной борьбы с вредными саранчовыми, которая была утверждена и рекомендована к использованию НТС МСХ РФ.

Академик Долженко В.И. активно осуществляет научно-общественную деятельность, принимая участие в организации и проведении Всероссийских съездов по защите растений, конгрессов и конференций и в руководстве работой методических комиссий института. Существенна его роль в работе ВАК РФ, где он в течение ряда лет был председателем экспертного совета по агрономии и лесному хозяйству.

Богатый организаторский опыт Виктора Ивановича помог ему в руководстве деятельностью Отделения защиты растений РАСХН (2009–2014 гг.) и Восточно-палеарктической региональной секцией международной организации биологической борьбы (ВПРС МОББ). Возглавляя кафедру химической защиты растений и экотоксикологии Санкт-Петербургского государственного аграрного университета и руководя аспирантами, академик Долженко В.И. много делает для подготовки специалистов и научных кадров по защите растений. Под его руководством подготовлены и защищены 4 докторских и 15 кандидатских диссертаций.

Виктор Иванович участвует в выпуске научных журналов «Защита и карантин растений», «Вестник защиты растений». Им опубликовано более 530 научных работ, в числе которых монографии, статьи, методические работы и рекомендации.

В.И.Долженко отличает государственная позиция по ключевым вопросам фитосанитарии, высокая профессиональная этика, ответственное отношение ко всем взятым на себя обязательствам и благожелательное отношение к коллегам.

Пожелаем Виктору Ивановичу крепкого здоровья, дальнейших успехов в развитии научных исследований по созданию новых экономически эффективных и экологически безопасных систем защиты растений.

*Редколлегия*

**ДОБРОЙ ПАМЯТИ СТАНИСЛАВА ЛЕОНИДОВИЧА ТЮТЕРЕВА**

## IN MEMORIAM STANISLAV LEONIDOVICH TYUTEREV



19 октября 2023 года ушел из жизни Станислав Леонидович Тютерев – известный фитопатолог, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ.

Тютерев С.Л., 1937 года рождения окончил Башкирский Государственный Университет. С 1974 года по декабрь 2017 г. работал во Всероссийском институте защиты растений Россельхозакадемии, более 30 лет в должности руководителя лаборатории. Под его руководством выполнен обширный цикл исследований по фундаментальным, прикладным и технологическим аспектам защиты с.х.культур от возбудителей болезней, тем самым Станислав Леонидович внес значительный вклад в развитие теории фитосанитарной оптимизации агроэкосистем. Им дано обоснование использования химических средств защиты зерновых, картофеля и овощных культур от комплекса наиболее вредоносных заболеваний (ржавчинные и головневые грибы, возбудители корневых гнилей, бактериозы и др.).

Начиная с 70-х годов, будучи в коллективе ВИР, С.Л.Тютерев активно приступил к работам в области физиологии и биохимии культурных растений, что впоследствии позволило ему возглавить такое приоритетное направление как использование регуляторов обмена веществ в защите растений от болезней.

На целом ряде паразитарных систем, при поражении пшеницы, ячменя, картофеля и овощных культур микозами, бактериозами и вирусными заболеваниями глубоко изучено действие

хитозана, выступающего индуктором неспецифической устойчивости. Выявлены зависимость биологической активности хитозана от вида растения-хозяина и молекулярной массы гидролизованной части полимера хитина, подобраны другие сигнальные молекулы, расширяющие спектр индуцируемых защитных реакций. Получены новые знания о том, что хитозан-индукция болезнеустойчивости растений базируется на усилении активности хитиназы и других ферментов.

Под руководством С.Л.Тютерева разработано 20 препаратов на основе индукторов болезнеустойчивости. Так, совместно с ИНЭОС РАН созданы Фитохит и Фитохит-Т, высокоэффективные против головни на пшенице, в рамках финансовых контрактов с Японскими фирмами «Искра» и «Шова Денко» разработаны препараты Хитозар-М и Хитозар-Ф для защиты с.х.культур от мучнисторосяных и фитофторозных грибов.

Станислав Леонидович опубликовал более 320 научных работ, в том числе 21 патент, среди последних 2 международных, им подготовлено 18 кандидатов наук, в том числе и специалисты высшей квалификации для КНР и Египта. Все указанное подтверждает создание научной школы по изучению индуцированного иммунитета и химических активаторов болезнеустойчивости. Среди

опубликованных работ 6 монографий, более 10 брошюр и методических указаний, обзорные статьи по различным аспектам защиты растений. Например, монография «Совершенствование химического метода защиты с.х.культур от почвенной и семенной инфекции (2000 год, 254 стр.), далее три издания 2000-2003 гг. брошюры «Неинфекционные болезни растений» и другие весьма полезные материалы для научных сотрудников, аспирантов и студентов.

Профессор Тютерев С.Л. успешно представлял нашу страну за рубежом на съездах, симпозиумах и конференциях; плодотворно развивались научные связи с учеными Белоруссии, Украины, Польши, Китая и Японии.

Станислав Леонидович добросовестно выполнял научно-общественную работу будучи членом Ученого Совета ВИЗР, членом диссертационного совета по защите диссертаций при ВИЗР, входил в состав редколлегии журнала «Вестник защиты растений». Им много сделано для оказания социальной помощи работникам института, когда он возглавлял профком.

Таким образом, Станислав Леонидович Тютерев предстает перед нами талантливым и неутомимым исследователем, посвятившем всю жизнь глубокому изучению механизмов фитоиммунитета, лежащих в основе устойчивости растений по отношению к биотическим и абиотическим стрессам.

Он всегда казался нам, коллегам, окружавшим его, человеком уникальным. Нас поражала его высокая работоспособность, эмоциональный характер, постоянная жажда

познавать и создавать новое. Станислава Леонидовича привлекала в науке прежде всего интеллектуальная сторона дела всей его жизни, его воображение всегда поражало переплетение нитей, казалось бы, совершенно различных проблем. Именно это сформировало одну из его главных черт - умение предвидеть перспективу развития нового научного направления. Он отличался способностью заражать коллектив идеями, которые успешно развивались в дальнейшем. А его уникальные организационные способности устраняли все препятствия на этом пути.

Много внимания Станислав Леонидович уделял аспирантам. Он всегда поощрял инициативных сотрудников и поддерживал научную и дружескую атмосферу в коллективе. Он был руководителем, который вдохновлял, мотивировал и побуждал коллег преодолевать все трудности в получении результатов.

Станислав Леонидович был очень эрудированным человеком, любил и хорошо знал литературу. Всю свою жизнь Станислав Леонидович интересовался историей Российского государства и хорошо ее знал. Он очень любил поэзию, отличался широкой эрудицией в области изобразительного искусства.

Память о Станиславе Леонидовиче надолго останется в наших сердцах, а богатейший накопленный профессором Тютеревым С.Л. обширный научный материал в части фитопатологии послужит его ученикам и последователям на долгие годы основой для новых разработок и пополнения наших знаний в области фитосанитарии.

*Редколлегия*

**VII СЪЕЗД ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА РАН****VII CONGRESS OF THE SOCIETY OF PARASITOLOGY, RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**

16-20 октября 2023 года на базе Карельского научного центра РАН (г. Петрозаводск) состоялся VII Съезд Паразитологического общества. На секции, объединившей тематики «Паразиты наземных членистоногих» и «Иммунный ответ при паразитарных инфекциях», представлено 18 докладов, охвативших разные группы паразитов и симбионтов у модельных и хозяйственно-значимых видов хозяев. Модераторы секции: д.б.н. Ю.С. Токарев (ФГБНУ ВИЗР) и д.б.н. В.Ю. Крюков (ИСиЭЖ СО РАН). Значительная часть докладов (Игнатъева А.Н., Конончук А.Г., Румянцева А.С., Малыш С.М., Токарев С.Ю.) была посвящена внутриклеточным паразитам - микроспоридиям, включая разнообразие и распространенность, особенности их взаимоотношений с членистоногими и вопросы массового культивирования. Три доклада (Илинский Ю.Ю., Малыш Ю.М., Уткузова А.М.) касались эндосимбионта *Wolbachia*, а именно его молекулярной филогении и влияния на развитие насекомых. Три работы (Рощая У.Н., Крюков В.Ю., Поленогова О.П.) сфокусированы на патогенах и симбиотических бактериях колорадского жука, новых механизмах иммунного ответа фитофага к патогенам. В работах группы В.В. Мартемьянова представлены данные о новых вирусах сибирского шелкопряда, их биологических особенностях и способах детекции. В докладе А.А. Агеева представлены новые результаты исследований комплексов паразитов сибирского шелкопряда. В докладе С.А. Тимофеева показаны проблемы генетической трансформации энтомопатогенных микроорганизмов, направленной на повышение их вирулентности. В докладе Клементьевой Т.Н. представлены смены сообществ симбионтных микроорганизмов насекомых под действием антибиотиков в связи с устойчивостью к патогенам. Х.П. Толоконникова осветила физиологические изменения энтомопаразитического гриба при его селекции на растениях или насекомых. В работе А.И. Ганюковой отражены особенности филогении и жизненного цикла трипаносоматид сетчатокрылых насекомых.

В целом, секция объединила исследователей различных направлений: микробиологов, молекулярных биологов, вирусологов, сельскохозяйственных и лесных энтомологов, что позволило организовать активную дискуссию, предложить новые идеи и найти новые пути сотрудничества между научными группами.

**НАУЧНЫЙ ФОРУМ «OPEN SCIENCE 2023»****SCIENTIFIC FORUM “OPEN SCIENCE 2023”**

При поддержке НИЦ «Курчатовский институт» на базе ПИЯФ им. Б.П. Константинова 15-17 ноября 2023 г. состоялся X Всероссийский молодежный научный форум «Open Science 2023». Исследования ВИЗР представлены докладом Шухаловой А.Г., Сендерского И.В., Долгих В.В. «Внутриклеточное развитие микроспоридии *Nosem bombycis* в клеточной линии Sf9»

---

Научное издание

**Индекс ПМ790**

Подписано к печати 4 декабря 2023 г.

Формат 60x84/8. Объем 6.5 п.л. Тираж 200 экз.

Заказ



## Индекс ПМ790