

РОЛЬ МИКРОСИМБИОНТОВ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ И НАСЕКОМЫМИ- ФИТОФАГАМИ

Кулдошева Малохат Абдумалик кизи

Мамадолиев Икром Илхомидинович

Самаркандский филиал Ташкентского
международного университета Кимё

магистрант группы MBIO-S-251U

г. Самарканд

Абстракт. Исследованиями последних лет собрано множество доказательств участия микросимбионтов в адаптации хозяев к неблагоприятным воздействиям окружающей среды как абиотического, так и биотического характера. Так, микроорганизмы, населяющие растения, вовлекаются в развитие индуцированной системной устойчивости против патогенов и вредителей, что позволяет рассматривать их как резерв для создания экологически безопасных средств защиты растений. Однако, наличие эндосимбионтов у фитофагов также предполагает их участие в адаптации макросимбионта к окружающей среде и воздействию на иммунную систему растения-хозяина в целях снижения эффективности защитных реакций. В свете этих данных ясно, что знание о механизмах взаимодействия растений с патогенами или вредителями будет неполным без определения роли присутствующих с обеих сторон «скрытых игроков» - микросимбионтов.

Ключевые слова: симбиоз, насекомые-фитофаги, эндофиты.

THE ROLE OF MICROSymbionTS IN ECOLOGICAL INTERACTIONS BETWEEN PLANTS AND PHYTOPHAGOUS INSECTS

Kuldosheva Malokhat Abdumalik kizi

Mamadoliyev Ikrom Ilhomidinovich

Samarkand Branch of Tashkent International Kimyo University

M.Sc. Student, MBIO-S-251U Group

Samarkand.

Abstract. Recent studies have provided substantial evidence that microsymbionts play an important role in the adaptation of their hosts to unfavorable environmental conditions of both abiotic and biotic origin. Microorganisms inhabiting plants are involved in the development of induced systemic resistance against pathogens and insect pests, making them a promising resource for the development of environmentally friendly plant protection strategies. At the same time, the presence of endosymbionts in phytophagous insects suggests their involvement in the adaptation of the host insect to environmental conditions and in the modulation of the host plant's immune system, thereby reducing the effectiveness of plant defense responses. In light of these findings, it

is evident that a comprehensive understanding of plant interactions with pathogens or herbivorous insects is impossible without considering the role of the “hidden players” present on both sides of these interactions-microsymbionts.

Keywords: symbiosis, phytophagous insects, endophytes.

O‘SIMLIKLAR VA FITOFAG HASHAROTLAR O‘RTASIDAGI EKOLOGIK O‘ZARO MUNOSABATLARDA MIKROSIMBIONTLARNING ROLI

Qo‘ldosheva Malohat Abdumalik qizi

Mamadoliyev Ikrom Ilxomidinovich

Toshkent Kimyo xalqaro universiteti Samarqand filiali

MBIO-S-251U guruhi magistranti

Samarkand shahar

Annotatsiya. So‘nggi yillarda olib borilgan tadqiqotlar mikrosimbiontlarning o‘z xo‘jayinlarini abiotik va biotik omillarning noqulay ta'sirlariga moslashishida muhim rol o‘ynashini isbotlovchi ko‘plab dalillarni taqdim etdi. O‘simliklarda yashovchi mikroorganizmlar patogenlar va zararkunandalarga qarshi induksiyalangan tizimli chidamlilikni shakllantirishda ishtirok etadi, bu esa ularni ekologik xavfsiz o‘simliklarni himoya qilish vositalarini yaratishda istiqbolli biologik resurs sifatida baholash imkonini beradi. Shu bilan birga, fitofag hasharotlarda endosimbiontlarning mavjudligi ularning tashqi muhit sharoitlariga moslashishida hamda o‘simlik xo‘jayinining immun tizimiga ta'sir ko‘rsatib, himoya reaksiyalarining samaradorligini pasaytirishda ishtirok etishini ko‘rsatadi. Ushbu ma'lumotlar shuni anglatadiki, o‘simliklarning patogenlar yoki fitofag hasharotlar bilan o‘zaro munosabatlari mexanizmlarini to‘liq anglash har ikki tomonda mavjud bo‘lgan «yashirin ishtirokchilar» - mikrosimbiontlarning rolini hisobga olmasdan mumkin emas.

Kalit so‘zlar: simbioz, fitofag hasharotlar, endofitlar.

Введение

Формирование симбиозов между микро- и макроорганизмами, по-видимому началось задолго до формирования трофических связи между макроорганизмами, в том числе, растениями и насекомыми (Field et al., 2015), Существование системы «растение-хозяин – фитофаг» насчитывает более 400 млн. лет, то есть она сформировалась практически сразу после выхода растений на сушу (Bruce, 2015). Согласно палеонтологическим данным, в ранних наземных экосистемах среднего девонского периода печеночники *Metzgeriothallus sharonae* уже подвергались атаке насекомых, причем следы повреждений на ископаемых мхах были разных типов, что свидетельствует о разнообразии видового состава фитофагов, ассоциированных с этим растением (Labandeira et al., 2013). Несмотря на малую доступность ископаемого материала, предполагается, что симбиоз насекомых с микроорганизмами, например, вольбахиями, так же берет начало в палеозое (Poinar, 2014), а филогенетические исследования относят начало симбиотических отношений между древними сосущими насекомыми и бактериями из групп

Gammaproteobacteria, Betaproteobacteria, Alphaproteobacteria и Bacteroidetes к пермскому периоду (~ 270 млн лет назад) (Hansen, Moran, 2014; Misof et al., 2014). Сосуществование бактериальных и/или грибных микросимбионтов с хозяином представляется важным фактором эволюционного успеха макросимбионта, так как сообщество микроорганизмов является более пластичной системой, нежели их хозяин. Это сообщество может очень быстро реагировать на резкие изменения среды, обеспечивая выживание особи макросимбионта, другими словами, всей симбиотической системы (Захаров, 2014). Чем выше эволюционная пластичность группы, т. е. чем в большем числе направлений она может эволюционировать, тем менее вероятно ее вымирание (Северцов, 1990). Таким образом, микросимбионты служат неким эволюционным резервом для приобретения хозяином новых свойств в изменяющихся условиях среды. (Sugio et al., 2016), а глубокая интеграция макро- и микросимбионта затрагивает все уровни метаболизма партнеров и отражается в изменении как систем регуляции (De Clerck et al., 2015), так и структуре их геномов (Schardl et al., 2013), то есть, формируется метагеном в качестве единой эволюционирующей системы (Проворов, Тихонович, 2015).

Система симбионт-фитофаг

Характеристика эндосимбионтов насекомых-фитофагов

Присутствие микросимбионтов в организме животных, в том числе насекомых, и их участие в жизнедеятельности хозяев изучается на протяжении многих лет.

Установлено сосуществование насекомых с экто- и эндосимбионтными микроорганизмами, показано, что роль эктосимбионтов очень значительна – они активно защищают своих хозяев, а также участвуют в формировании трофических связей в биоценозах (Kenyon, Hanter, 2007; Andersen et al., 2013). Экто- и эндомикробиомы существенно различаются по составу (Durand et al., 2015; Sugio et al., 2016) и, как правило, представление об эндомикробиоме насекомых ассоциируется с пищеварительной системой, либо с внутриклеточными микроорганизмами. Стабильность симбиоза очень важна для жизнедеятельности составляющих его симбионтов: как физиологический дисбаланс макросимбионта может служить причиной трансформации микробного сообщества, так и наоборот – трансформация микробного сообщества, вызванная внешними факторами, ведет к возникновению патологических процессов в организме хозяина (Wu et al., 2016), Симбиоз насекомых и микроорганизмов, по-видимому, один из важнейших факторов, обусловивших эволюционный успех этого класса животных (Pora et al., 2012; Hansen, Moran, 2014; Luan et al., 2015; Gutzwiller et al., 2015).

Разнообразие микросимбионтов насекомых весьма ограничено и представлено, в большинстве своем, всего несколькими специализированными таксонами в отличие от млекопитающих, где только в кишечнике обнаруживается не менее чем 1000 различных таксонов (Colman et al., 2012; Jones et al., 2013). Так, в насекомых из рода *Drosophila* обнаруживается не более 30 видов микроорганизмов, различимых на основании нуклеотидной последовательности при секвенировании (Chandler et al., 2011), у сверчка *Hemideina thoracica*, вредителя агатиса южного (*Agathis australis*) имеются симбионты 20 родов из 15 семейств (Waite et al., 2015). Анализ состава микробиома различных видов подтвердил невысокое разнообразие микроорганизмов и выявил закономерную связь формирования микробиома и жизненной стратегии насекомого. Что интересно, схожесть микробиома отмечена

для видов насекомых ведущих сходный образ жизни, хотя они и могут быть из таксонов, достаточно отдаленных по происхождению (Colman et al., 2012; Jones et al., 2013; Hansen, Moran, 2014). Наибольшее разнообразие микробиоты свойственно ксилофагам (около 130 оперативных таксономических единиц (ОТЕ) на особь), большинство поедающих листья фитофагов содержат в среднем около 30-40 ОТЕ/особь, сосущие, такие как тли, листоблошки и белокрылки – не более 6 ОТЕ/особь (Colman et al., 2012).

Эндосимбионты насекомых манипулируют защитными реакциями растений-хозяев

Симбионты насекомых способны активно влиять на физиологические реакции растений-хозяев, изменяя транскрипционную активность их генов, что дает дополнительные преимущества фитофагу. Следует отметить, что, по современным воззрениям, индуцирование защитного ответа растений против насекомых-фитофагов регулируется посредством баланса сигнальных путей, опосредованных жасмоновой (ЖК) и салициловой (СК) кислотами (Caarls et al., 2015).

Ясно, что защитные механизмы растений, эффективные против грызущих насекомых, вызывающих крупные раневые повреждения, могут быть непригодными для борьбы с насекомыми, питающимися флоэмным соком (Schweiger et al., 2014), поэтому взаимное ингибирование двух защитных путей в растении имеет адаптивное значение для насекомых (Pieterse et al., 2014), чем естественно, в ходе эволюционного освоения пищевой ниши они успешно пользуются. Так, многие фитофаги эффективно манипулируют гормональным балансом растения, используя антагонистические воздействия для подавления защитного ответа растений (Su et al., 2015, Barr et al., 2010), что вероятно, в некоторых случаях происходит с привлечением для этих целей микросимбионтов. Например, известно множество фактов, подтверждающих естественной интерференции салициловой кислотой и ее аналогами процессов формирования жасмонат-зависимого сигнального пути (Caarls et al., 2015). В том числе – при развитии защитных реакций против фитофагов с различной стратегией питания (Schweiger et al., 2014). Понятно, что некоторые фитофаги в процессе своего эволюционного развития должны были воспользоваться такой «ахиллесовой пятой» растений.

Некротрофные микроорганизмы и насекомые-фитофаги считаются более чувствительными к жасмонат-индуцируемым защитным механизмам (Wang, Wu, 2013). В то же время салициловая кислота задействована в защитных реакциях против полужесткокрылых фитофагов с колюще-сосущим ротовым аппаратом (Zarate et al., 2007), но не против листоблошек и цикадок, против которых эффективны, как оказалось, жасмонат-индуцируемые реакции (Sugio et al., 2015). Еще менее понятен механизм регуляции защиты растений от тлей, ведущую роль в котором, по-видимому, играет неизвестный пока сигнальный путь, так как повреждение тлями, вероятно, снижает процесс накопления предшественников ЖК (Kanobe et al., 2015).

Взаимодействие микробиот фитофагов и растения-хозяина

Вовлечение микросимбионтов насекомых и эндофитов растений в защитные системы хозяев, способствующих их выживаемости, предполагает, что и между микроорганизмами происходят определенные и тесные взаимодействия которые можно описать как «бактериальные войны». В связи с этим хотелось бы особо отметить работу Q. Niu с коллегами (2016), посвященную механизму гибели

свободноживущей нематоды *Caenorhabditis elegans* при изменении численности и состава кишечной микробиоты под действием выделяющейся из лесных почв бактерии *Bacillus nematocida* B16. Поедание клеток этого штамма вызывало значительное увеличение доли Firmicutes и снижение содержания бактерий из классов Proteobacteria, Actinobacteria, Cyanobacteria и Acidobacteria. В данной работе показан принципиальный механизм воздействия патогена на макроорганизм через изменение его микробиома.

В нашей работе показано, что *B. subtilis* 26Д, обладая явно эндофитными свойствами на растениях картофеля, кроме того проявил себя как эффективный антагонист по отношению к эндосимбионтам колорадского жука из родов *Enterobacter* spp и *Acinetobacter* spp in vitro (Максимов и др., 2015; Sorokan et al., 2016), что, вероятно, может быть обусловлено выделением липопептидных антибиотиков, характерных для бактерий рода *Bacillus* – сурфактина, итурина, фенгицина и бацилломицина (Lee, Kim, 2015). В работе М. Moryl с коллегами (2015) показано, что описанные антибиотики обладают выраженным эффектом против бактерий родов *Enterobacter* и *Serratia* – распространенных эндосимбионтов насекомых. Культуральный фильтрат изолята *Bacillus* RLID 12.1 так же обладал антибиотическими свойствами против микроорганизмов из родов *Enterobacter* и *Acinetobacter* (Ramachandran et al., 2014), среди которых так же обнаруживаются эндосимбионты насекомых-фитофагов (Muratoglu et al., 2011). Данных, полученных in vitro по антагонизму бактерий и грибов, обладающих качествами эндофитов, с микробиотой насекомых, уже накоплено немало, однако на этом фоне особенно заметен недостаток сведений о взаимодействии растения-хозяина и фитофага (Durand et al., 2015).

Заключение

Обобщая массу сведений о значении микросимбионтов растений и фитофагов, мы должны обратить внимание на то, что для эндофитной микрофлоры растений, как и для эндосимбионтов насекомых, следует выделить несколько уровней взаимодействий, определяющих их экологическую роль. Предлагаем следующую систему:

Взаимодействия в микробиоме хозяина. Очевидно, что установление внутреннего баланса между представителями отдельных родов и видов микроорганизмов приводит к компартментализации во внутренней среде макроорганизма, т.е. к определению отдельных экологических ниш эндосимбионтов, в чем активно участвует и сам хозяин. Взаимодействия микробиома хозяина с инвазивной микрофлорой, которые могут привести к различным результатам: 1) к стимуляции роста, развития и жизнеспособности хозяина, 2) к переходу инвазивной микрофлоры в паразитические отношения с хозяином и подавлению деятельности эндосимбионтов, и 3) к гибели и хозяина, и его микросимбионтов.

Литература:

1. Глянько А. К. Возможное участие перекиси водорода и салициловой кислоты в бобово-ризобийном симбиозе // Известия РАН. Серия биологическая. 2005. N 3. С. 300-305.
2. Гришечкина С.Д., Ермолова В.П. Эффективность бацикола на основе нового штамма *Bacillus thuringiensis* var. *darmstadiensis* 25 против вредителей-фитофагов и фитопатогенов // С-х. биология. 2015. Т. 50. №3. С. 361-368.

3. Захаров И.А. Внутриклеточные симбионты как фактор эволюции насекомых // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 5. С. 435–446.
4. Максимов И.В., Сорокань А.В., Нафикова А.Р., Беньковская Г.В. Совместное применение на растениях картофеля бактерии *Bacillus subtilis* 26Д и гифомицета *Beauveria bassiana* Уфа–2 снижает пораженность фитофторозом и выживаемость колорадского жука // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. Вып. 5. С. 317-324.
5. Проворов Н.А., Тихонович И.А., Воробьев Н.И. Симбиогенез и синтетическая теория эволюции: третий синтез. Генетика. 2015. Т. 51. с. 658-667.
6. Северцов А.С. Направленность эволюции. 1990. Москва: Московский университет. 272 с.
7. Сорокань А.В., Благова Д.К., Веселова С.В. и др. Фунгицидная и инсектицидная активность эндофитных бактерий рода *Bacillus* // Материалы IX Международной научной конференции «Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты». Минск. 2015. С. 210.
8. Тихонович И. А., Проворов Н. А. Молекулярные основы конструирования высокопродуктивных экологически устойчивых агроценозов // Экологическая генетика. 2011. Т. 9. №3. С. 23-26.
9. Штерншис М.В. Тенденции развития биотехнологии микробных средств защиты растений в России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 2 (18). С. 92–100.
10. Ярославцева О.Н., Дубовский И.М., Крюков В.Ю., Глухов В.В. Активность ферментов детоксицирующей системы и реакций клеточного иммунитета личинок колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say) при смешанной инфекции, вызванной грибами *Metarhizium anisopliae* и бактериями *Bacillus thuringiensis* ssp. *morrisoni* var. *Tenebrionis* // Труды Русского энтомологического общества. 2012. Т. 83(1). С. 5–14.
11. Ali M.M., Vora D. *Bacillus thuringiensis* as endophyte of medicinal plants: auxin producing biopesticide // Int. Res. J. Environmental Sci. 2014. V. 3(9). P. 27-31.
12. Ambrose K.V., Koppenhöfer A. M., Belanger F.C. Horizontal gene transfer of a bacterial insect toxin gene into the *Epichloë* fungal symbionts of grasses // Sci. Rep. 2014. V. 4. doi:10.1038/srep05562.
13. Andersen S. B, Hansen L. H, Sapountzis P., et al. Specificity and stability of the *Acromyrmex*-*Pseudonocardia* symbiosis // Mol. Ecol. 2013. V. 22. N. 16. P. 4307-4321
14. Araújo É. O. Rhizobacteria in the control of pest insects in agriculture // African J. of Plant Sci. 2015. V. 9. N. 9. P. 368-373.
15. Ballhorn D. J., Kautz S., Schadler M. Induced plant defense via volatile production is dependent on rhizobial symbiosis // Ecologia. 2013. V. 172. P. 833–846.
16. Barber N.A., Kiers E.T., Hazzard R.V., Adler L.S. Context-dependency of arbuscular mycorrhizal fungi on plant–insect interactions in an agroecosystem // Front. Plant Sci. 2013. V. 4. doi: 10.3389/fpls.2013.00338.

17. Barr K.L., Hearne L.B., Briesacher S. et al. Microbial symbionts in insects influence down regulation of defense genes in maize // PLoS ONE. 2010. V. 5, e11339. doi:10.1371/journal.pone.0011339.
18. Bravo A., York T., Pumplin N. et al. Genes conserved for arbuscular mycorrhizal symbiosis identified through phylogenomics // Nature Plants. 2016. V. 2. Article number: 15208 (2016).
19. Bruce T. J. A. Interplay between insects and plants: dynamic and complex interactions that have coevolved over millions of years but act in milliseconds // J. Exp. Botany. 2015. V. 66. N. 2. P. 455-465.
20. Byeon J.H., Seo E.S., Lee J.B. et al. A specific cathepsin-L-like protease purified from an insect midgut shows antibacterial activity against gut symbiotic bacteria // Dev. Comp. Immunol. 2015. V. 53. N. 1. P. 79-84.