

УДК 591,3

ИНДУКЦИЯ ЛИСТОВЫХ ГАЛЛОВ ЧЕТЫРЕХНОГИМИ КЛЕЩАМИ (ERIOPHYOIDEA) КАК ПРОБЛЕМА БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

© 2022 г. А. Г. Десницкий^а, *, Ф. Е. Четвериков^б, **^аСанкт-Петербургский государственный университет, кафедра эмбриологии, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия^бЗоологический институт РАН, Университетская набережная, 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: adesnitskiy@mail.ru

**e-mail: philipp-chetverikov@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.08.2021 г.

После доработки 19.09.2021 г.

Принята к публикации 25.09.2021 г.

В статье рассмотрены публикации последних лет по формированию галлов на листьях цветковых растений, зараженных четырехногими клещами (Acariformes, Eriophyoidea). Используются литературные данные по нескольким парам паразит–хозяин, поскольку нет универсальной модельной системы для экспериментального анализа этой проблемы. Галлогенез представляет собой сложную ростовую реакцию, которая происходит в тканях листа под воздействием слюны клеща. Рассмотрены данные о возможности передачи фитогормонов и симбиотических микроорганизмов от паразитов к галлообразующим растениям, однако важный вопрос о природе агентов, индуцирующих клещевые галлы, пока остается открытым. В последние годы достигнуты успехи в изучении экспрессии генов в ходе развития галлов на листьях земляники. Для клещевых галлов характерно присутствие питательной ткани, и представляют интерес сравнительно-цитологические и молекулярно-генетические исследования ее развития и дифференцировки. Необходимо также анализ роли и динамики изменений клеточной пролиферации в ходе галлогенеза, поскольку широко распространенные представления об активации клеточных делений на ранних этапах формирования галлов базируются лишь на качественной оценке, без количественного учета делящихся клеток.

Ключевые слова: галлогенез, дифференцировка клеток, индуцирующий стимул, питательная ткань, пролиферация клеток, паразитизм

DOI: 10.31857/S0475145022010037

ВВЕДЕНИЕ

Растительные галлы — это специализированные структуры, появляющиеся на растениях в ответ на воздействия различных паразитов, таких как растительноядные насекомые, клещи и нематоды, вирусы, бактерии, грибы (Sinnott, 1960; Raman, 2011; Chetverikov et al., 2015; de Lillo et al., 2018; Ferreira et al., 2019; Harris, Pitzschke, 2020 и др.). Анализом галлов занимаются многие исследователи, но чаще всего ботаники, зоологи, энтомологи, паразитологи и экологи. Несмотря на наличие обширной литературы по процессу галлогенеза, он редко привлекает внимание специалистов по биологии развития. Между тем индуцированные животными галлы (синоним: зооцецидии) “имеют постоянную и характерную форму, размер и строение и им присуща довольно значительная гистологическая дифференцировка... В большинстве случаев для них характерен какой-то определенный период развития, или жизненный цикл, связанный с циклом развития паразита” (Sinnott, 1960, p. 283).

В настоящем обзоре предпринята попытка рассмотреть индукцию клещевого галлогенеза как проблему биологии развития. Для этого мы, в частности, привлекаем некоторые классические публикации по исследованию межклеточных взаимодействий в онтогенезе животных (Toivonen et al., 1976; De Robertis, Kuroda, 2004), поскольку наибольшие успехи в изучении индукционных процессов были достигнуты именно в области экспериментальной эмбриологии животных. Это касается таких аспектов, как генетический контроль эмбриональной индукции, идентификация индуцирующих молекул и способы передачи индуцирующих стимулов. Разумеется, процессы клеточной дифференцировки и морфогенеза у высших растений имеют свою специфику. Тем не менее, при взаимодействии растений и паразитических членистоногих стимулы, модифицирующие программу развития растения–хозяина и индуцирующие галлогенез, исходят от организма животного.

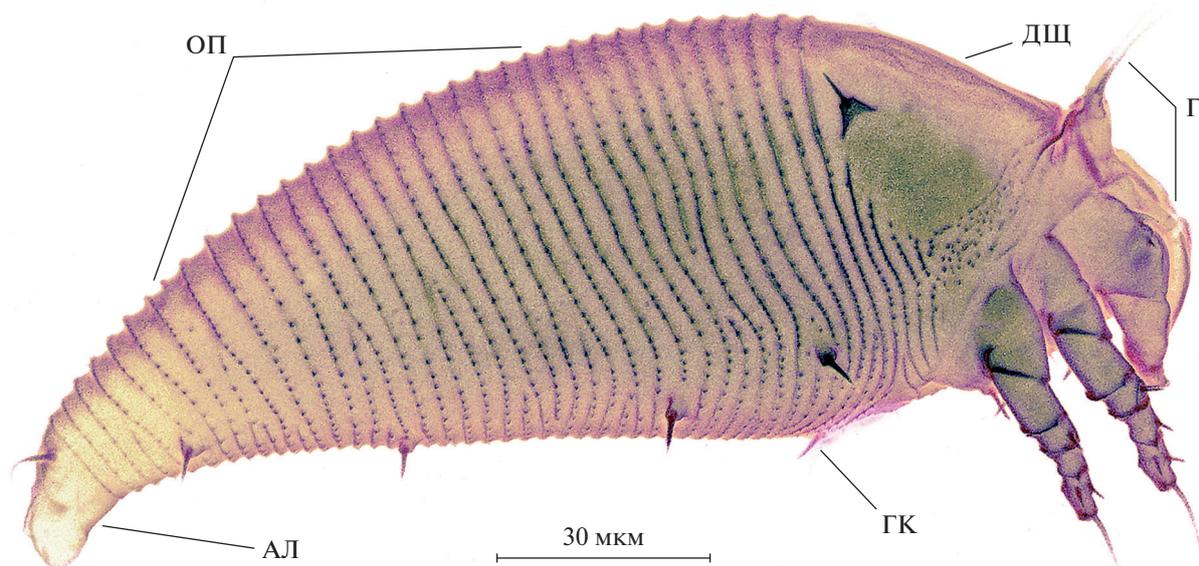


Рис. 1. Строение галловых клещей на примере самки *Phyllocoptes bilobospinosus* (конфокальная лазерная сканирующая микроскопия). Обозначения: АЛ – анальная лопасть, Г – гнатосома (игловидные хелицеры вывернуты вверх), ГК – генитальная крышка, ДШ – дорзальный щиток, ОП – опистосома, покрытая кольцевидными кутикулярными складками (по: Chetverikov et al., 2019).

Галлы могут образовываться на самых разных частях растения, однако мы ограничиваемся в этой статье рассмотрением публикаций по клещевым галлам, индуцированным только на листьях. Традиционно чаще изучали листовые галлы, развивающиеся на растениях, зараженных насекомыми. Однако нередко в обзорных статьях по этой теме (например, Raman, 2011, 2021; Fernandes et al., 2012; Gätjens-Boniche, 2019; Miller, Raman, 2019) авторы рассматривают в одном контексте данные по галлам, индуцированным не только насекомыми, но и четырехногими клещами (вредоносными видами с высокой экономической значимостью). Поэтому в отличие от упомянутых обзоров, в которых клещевым галлам уделялось минимальное внимание, мы обсуждаем преимущественно литературу по галлогенезу на листьях, зараженных четырехногими клещами, но при этом также используем некоторые важные данные последних лет по развитию галлов, индуцированных насекомыми. С другой стороны, в обзорах по взаимодействиям растений с четырехногими клещами (Petanović, Kielkiewicz, 2010a, 2010b; Chetverikov et al., 2015; de Lillo et al., 2018) авторы стремились охватить все аспекты клещевого галлогенеза и возможно по этой причине почти не использовали литературу по галлообразующим насекомым.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЧЕТЫРЕХНОГИХ КЛЕЩЕЙ

Галловые клещи, или эриофиоидеи (Acari-formes: Eriophyoidea) – aberrantная группа мик-

роскопических акариформных клещей (рис. 1). Они имеют вытянутое червеобразное тело, покрытое кольцевыми складками, колюще-сосущий ротовой аппарат и только две пары ходильных конечностей, поэтому их часто называют “четыреногими” (four-legged mites). Эти особенности строения эриофиоидей связывают с адаптацией к фитопаразитизму и миниатюризацией (Nuzzaci, Alberti, 1996). Размеры эриофиоидей в среднем находятся в пределах от 200 до 300 мкм, а мельчайшие представители не превышают 90 мкм в длину (Polilov, 2015). Несмотря на свои микроскопические размеры четырехногие клещи играют важную роль в экосистемах, внося существенный вклад в регуляцию количественного и качественного (структурного) состава фитоценозов благодаря способности эриофиоидей вызывать угнетение роста растений, а также индуцировать галлогенез (Сухарева, 1992; de Lillo et al., 2018). Последние работы по филогении Acari-formes (Bolton et al., 2017, 2018; Klimov et al., 2018), показали, что эриофиоидеи имеют общих предков с древней группой почвенных червеобразных клещей-нематалицид (Nematalycidae) и, вероятно, перешли к фитофагии через промежуточную связь с микоризой высших растений.

В настоящее время известно порядка 5000 видов галловых клещей, но предполагают, что большая часть мирового разнообразия эриофиоидей до сих пор не описана, а общее число видов оценивается примерно в 50000 (Amrine et al., 2003). Однако лишь примерно 500 видов (около 10% от общего числа) индуцируют формирование галлов, тогда как другие виды эриофиоидей такой способ-

ностью не обладают и часто живут на растениях открыто (Michalska et al., 2010; Chetverikov et al., 2015; de Lillo et al., 2018). Клещи способны образовывать галлы на всех наземных не покрытых корой частях растений, но наиболее часто поражают листья. Хотя попытки классифицировать различные типы листовых галлов предпринимались многократно (Nalepa, 1929; Keifer, 1975; Westphal, 1992; Westphal, Manson, 1996; Chetverikov et al., 2015), на данный момент нет единой принятой всеми специалистами классификации. В качестве основных классификационных критериев обычно рассматривают такие признаки галлов как их внешний вид и форма, цвет и локализация на растении. Поскольку для многих галлов эриофиоидных клещей характерно наличие разнообразных трихом, формирующихся под воздействием слюнных клещей в галле, то часто для различения типов галлов используют форму трихом (волосовидные, головчатые, булавовидные и др.). На листьях древесных растений клещи вызывают следующие основные типы галлов (рис. 2): мешковидные и рожковидные галлы, войлочники (незамкнутые галлы, характеризующиеся формированием области листа, плотно покрытой трихомами, своеобразный “трихомный коврик”), закручивания края листа, жилковые галлы, а также паренхиматозные галлы (в этом случае клещи внедряются под эпидерму и вызывают некротические изменения паренхимы).

Уместно отметить, что во включающем свыше миллиона видов классе насекомых (Insecta) насчитывается по данным разных авторов от 13 до 211 тысяч галлообразующих видов (Stone, Schönrogge, 2003; Hardy, Cook, 2010; Takeda et al., 2021). Такие насекомые встречаются в шести отрядах, причем чаще всего в отряде Diptera (в семействе Cecidomyiidae) и в отряде Hymenoptera (в семействе Сynipidae). Способность индуцировать галлогенез возникла в классе насекомых многократно и независимо (Hardy, Cook, 2010; Miller, Raman, 2019; de Araújo et al., 2019; Takeda et al., 2021), так же, как и в разных филогенетических линиях галловых клещей (Chetverikov et al., 2021).

КРАТОЕ ОПИСАНИЕ ГАЛЛОГЕНЕЗА, ИНДУЦИРОВАННОГО ЧЕТЫРЕХНОГИМИ КЛЕЩАМИ НА ЛИСТЯХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Нет универсальной модельной системы для анализа клещевого галлогенеза на листьях. Разные авторы изучали разные пары паразит—хозяин из разных климатических зон земного шара: умеренный климат (Kendall, 1930; Kane et al., 1997), субтропики (de Lillo et al., 2020), тропики (Moura et al., 2009).

Относительно подробно описан галлогенез, индуцированный клещом *Eriophyes laevis* Nalepa

на двух видах европейской ольхи *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Alnus incana* (L.) Moench. (Betulaceae) (Kane et al., 1997), а также клещом *Aceria lantanae* Cook на неотропическом вечнозеленом кустарнике *Lantana camara* L. (Verbenaceae) (Moura et al., 2009). В обоих случаях начальные этапы галлогенеза сопряжены с активными клеточными делениями в эпидерме и паренхиме листа. На абаксиальной стороне листовой пластинки происходит инвагинация и в результате формируется мешковидный галл (Kane et al., 1997). Галловая камера, в которой происходит размножение и развитие клещей, выстлана питательной тканью, служащей прямым источником пищи для паразитов (Moura et al., 2009). Однако необходимо отметить, что в упомянутых статьях (как, впрочем, и в работах по анализу галлогенеза, индуцированного насекомыми) не производили количественного учета делящихся клеток при формировании листовых галлов. Поэтому, к сожалению, в настоящее время еще ничего нельзя сказать о продолжительности клеточных циклов (а возможно также и о динамике их изменений) в ходе развития листовых галлов, индуцированных эриофиоидными клещами.

Около 50 лет тому назад на нескольких системах для изучения клещевого галлогенеза была показана полиплоидизация ядер клеток питательной ткани в листовых галлах растений-хозяев (растения родов *Alnus*, *Campanula*, *Prunus*, *Ulmus* и др.; клещи родов *Aceria*, *Eriophyes*, *Phytoptus*) (Hesse, 1968, 1971a; Westphal, 1974). Одновременно с этим полиплоидные ядра были обнаружены также в клетках питательной ткани листовых галлов, индуцированных насекомыми (Hesse, 1968, 1971b, 1972). Однако из 60 изученных в работах М. Гессе пар “цветковое растение—паразитическое членистоногое” полиплоидные ядра в клетках галлов были четко выявлены только в случае 26 пар. В 25 парах результат был однозначно отрицательным, а в 9 парах — предположительно отрицательным (Hesse, 1968). К сожалению, в последующие годы перспектива дальнейшего изучения полиплоидии у клеток галлов, индуцируемых клещами или насекомыми, не привлекала внимание исследователей.

Наиболее обстоятельным анализом клещевого галлогенеза до сих пор остается многолетняя серия исследований, проведенных во Франции Е. Вестфаль и ее коллегами (Westphal et al., 1981, 1990; Westphal, 1982, 1983, 1992; Bronner et al., 1989; Westphal, Manson, 1996 и др.). Эти авторы культивировали многолетний полукустарник паслен сладко-горький *Solanum dulcamara* L. (Solanaceae) в условиях лаборатории или оранжереи и заражали растения эриофиоидным клещом *Aceria cladophthirus* Nalepa. Экспериментальное исследование с использованием 240 молодых растений паслена, каждое из которых было в возрасте 3—4 недель заражено 20—50 галловыми клещами,

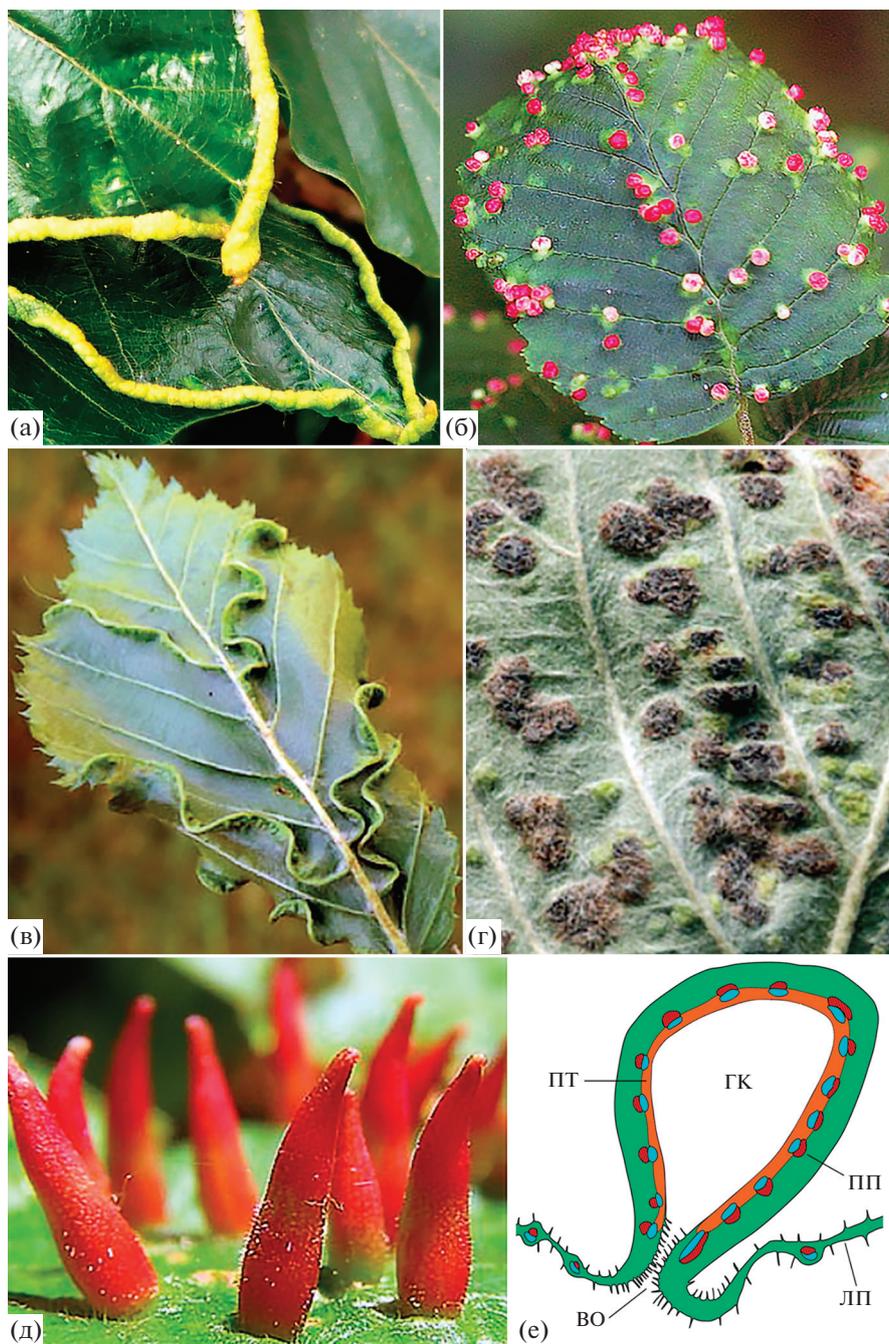


Рис. 2. Некоторые распространенные типы листовых галлов, вызываемые эриофиоидными клещами. (а) – закручивание края листа на буке *Fagus sylvatica*, вызываемое клещом *Acalitus stenaspis* Nalepa; (б) – мешковидные галлы на ольхе *Alnus incana*, вызываемые клещом *Eriophyes laevis* Nalepa; (в) – жилковые галлы на листе граба *Carpinus orientalis*, вызываемые клещом *Aculops macrotricus* Nalepa; (г) – parenхиматозные (бляшковидные) галлы на рябине *Sorbus torminalis*, вызываемые клещом *Eriophyes sorbi* Canestrini; (д) – рожковидные галлы на липе *Tilia cordata*, вызываемые клещом *Eriophyes tiliae* Pagenstecher; (е) – схематическое строение мешковидного галла. (а–д) – ориг. данные. (е) – по: Ferreira et al., 2019, с изменениями. Обозначения: ВО – входное отверстие, ГК – галловая камера, ЛП – листовая пластинка, ПТ – питательная ткань, ПП – проводящий пучок.

обнаружило два совершенно разных ответа организма хозяина на воздействие паразитов (Westphal et al., 1981). Восприимчивыми к галлогенному воздействию укусов клещей были только 36%

растений, у которых в результате образовывались листовые галлы. Уже в течение первого часа после того, как клещ прокалывал хелицерами стенку эпидермальной клетки листа паслена, возле места

прокола начиналась аккумуляция растительного полисахарида каллозы. Ядра и ядрышки клеток эпидермы вокруг места прокола увеличивались в размерах и происходила дисперсия хроматина. В последующие часы отмечали деления этих клеток и начиналось постепенное формирование галла. Поврежденная клещом клетка эпидермы погибала. Однако окружающие эпидермальные клетки, по-видимому, каким-то образом получали от нее сигнал к дифференцировке в питательную ткань галла, клетки которой характеризовались несколько увеличенными размерами и более крупными ядрами и ядрышками, хотя анализ пloidности в данном случае не производили (Westphal et al., 1981; Westphal, 1982; Westphal, Manson, 1996). Таким образом, в этой серии работ было показано, что клещ воздействует на единичную клетку растения (впрыскивая слюну), а галлообразующий эффект захватывает целый участок листа.

С другой стороны, почти 2/3 зараженных клещами растений паслена (64%) не образовывали галлы (Westphal et al., 1981; Westphal, 1982). Тем не менее, на этих растениях клещи в считанные часы индуцировали реакцию гиперчувствительности в эпидерме листьев. Вокруг мест проколов уже в течение первого часа начиналась гибель клеток, отложение каллозы не происходило, а через 4 часа в некротических областях, которые были четко отграничены от нормальной (неповрежденной) ткани, обнаруживали полифенольные соединения. Примерно через 3 недели пятна некротических поражений на слегка деформированных листьях устойчивых растений имели диаметр 300–400 мкм. Время выживания клещей на этих устойчивых растениях не превышало 2–3 недель от момента заражения паслена (Westphal et al., 1990). Согласно работам последних лет (Golan et al., 2017; Wallis, Galarneau, 2020; Singh et al., 2021), полифенолы, широко распространенные метаболиты цветковых растений, обеспечивают их химическую защиту от разнообразных вредителей, в том числе от паразитических членистоногих.

Особый интерес представляют данные Вестфаль (Westphal, 1992), полученные в исследовании другой системы паразит–хозяин: эриофиоидный клещ *Eriophyes eupadi* Newkirk и черемуха обыкновенная *Prunus padus* L. (Rosaceae). Был проведен анализ зависимости запуска галлогенеза от продолжительности питания клеща. Для этого клещей удаляли с листьев через различные промежутки времени после начала опыта, продолжавшегося 10 дней. На контрольных листьях к концу десятидневного срока сформировались полноценные молодые галлы с дифференцированной питательной тканью. Минимальное время контакта паразита с растением, необходимое для возникновения только небольших первичных выпячиваний участка листовой пластинки (“абортивные галлы”), составляло от 8 до 24 часов, причем

дальнейший галлогенез после удаления клещей не продолжался. Для того, чтобы сформировался маленький мешковидный галл, еще не имеющий питательной ткани (“неполноценный галл”), требовалось присутствие питающегося клеща на листе черемухи в течение 48 ч.

Таким образом, эксперименты, проведенные в лаборатории Вестфаль, показывают, что 1) степень развития галла зависит от продолжительности воздействия клеща; возможно, определяющим является минимальное критическое количество слюны, которое клещ должен ввести в растительную клетку, чтобы запустить галлогенез; 2) растения могут различаться по степени устойчивости к воздействию клещей и способны на один из двух типов реакций: либо формирование галлов, либо реакция сверхчувствительности, сопровождающаяся некрозом тканей.

КРАТКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ПОСЛЕДНИХ ЛЕТ ПО КЛЕЩЕВОМУ ГАЛЛОГЕНЕЗУ

Можно выделить несколько направлений исследований, касающихся индукции галлогенеза. Во-первых, в специальных экспериментах (de Lillo, Monfreda, 2004) было обнаружено, что слюна четырехногих клещей воздействует на колеоптили пшеницы сходно с тем, как действуют на колеоптили (усиливая их рост) ауксины и цитокинины. Эти фитогормоны играют важную роль в процессе нормального развития растений, участвуя в контроле клеточных делений, дифференцировки и морфогенеза (см., например: Fambrini, Pugliesi, 2013; van Berkel et al., 2013). Впоследствии данные о наличии ауксинов и цитокининов (преимущественно в слюнных железах) были получены в иммунохимическом анализе большого числа видов насекомых (Yamaguchi et al., 2012; Andreas et al., 2020; Ponce et al., 2021). Таким образом, возникла гипотеза о том, что эти фитогормоны (или их аналоги) синтезируются в слюнных железах галлообразующих членистоногих и, попадая в ткани растения–хозяина, модифицируют программу его нормального развития.

Во-вторых, хорошо известно, что многие виды членистоногих (как клещей, так и насекомых) часто находятся в симбиотических отношениях с различными бактериями (см., например: Zhang et al., 2016; Gätjens-Boniche, 2019; Hammer, Moran, 2019), причем такие бактериальные симбионты бывают как внутриклеточными, так и внутриполостными. На этом основании можно было бы предполагать, что вместе со слюной паразитического животного растение–хозяин получает также и бактерии, которые стимулируют формирование галлов. Тем не менее, недавнее исследование, проведенное на 12 видах насекомых (среди которых были как индуцирующие галлы виды, так и близко родственные виды,

не индуцирующие галлы), не поддержало данную гипотезу. Как указали авторы (Hammer et al., 2021, p. 1), “не было никаких специфических бактериальных таксонов, которые постоянно связаны с индукцией галлов”. Однако число видов, изученных в этой работе, было невелико. Кроме того, не был analyzed ряд характерных галлообразующих представителей насекомых из семейств Сynipidae и Cecidomyiidae. Исследовали в основном представителей семейств Aphididae (Hemiptera), Gelechiidae (Lepidoptera) и Tephritidae (Diptera). При этом клещи не были включены в анализ. Наконец, некоторые виды эриофиоидных клещей могут быть переносчиками фитопатогенных вирусов (de Lillo et al., 2018; Mansouri et al., 2021; Trzmiel et al., 2021 и др.), однако и в этом случае ничего не известно о том, могут ли вирусы–симбионты клещей быть причиной формирования галлов. Таким образом, говорить о возникновении четко сформулированной “симбиотической” (или “инфекционной”) гипотезы индукции галлогенеза представляется преждевременным.

В последние годы в число перспективных моделей для анализа листового галлогенеза вошла система, состоящая из эриофиоидного клеща *Fragariocoptes setiger* Nalepa и земляники зеленой (полунищи) *Fragaria viridis* Weston (Rosaceae) (Паутов и др., 2016; Raponova et al., 2018). Предполагается, что “морфологически галлообразование представляет собой изгибание клеточных пластов, слагающих пластинку листа, сопровождаемое изменением направления дифференциации их клеток” (Паутов и др., 2016, с. 1406). Обсуждая гипотетическую схему формирования листовых галлов, эти авторы пытаются привлечь идеи из экспериментальной эмбриологии многоклеточных животных (Белоусов, 2005), согласно которым важную роль в морфогенезе клеточных пластов играют механические напряжения. Однако представляется, что такая попытка не вполне корректна по причине хорошо известных различий морфогенетических механизмов у многоклеточных животных и высших растений (Иванов, 2011). В частности, из-за наличия в растительном организме клеточных стенок в процессе его развития нет ни миграций индивидуальных клеток, ни перемещений клеточных пластов. Как бы то ни было, детальный анализ возможной роли механических напряжений для морфогенеза клещевых галлов на листьях земляники (или каких-либо других растений) пока не опубликован.

Впоследствии та же группа авторов (Raponova et al., 2018) выполнила комплексный морфологический (гистологический) и молекулярно-генетический анализ галлов на землянике. Было выделено 4 стадии роста галлов: первая стадия примерно соответствует “абортному галлу” Вестфаль (Westphal, 1992), вторая стадия примерно соответствует “неполноценному галлу” Вестфаль, тогда как

третья и четвертая стадии соответствуют полноценным молодым и зрелым галлам Вестфаль. Онтогенез галла начинается активацией антиклинальных клеточных делений в мезофилле и эпидерме (на стадии 1). Позднее протекают как антиклинальные, так и периклинальные деления; пролиферация клеток галла продолжается на стадиях развития 2 и 3. Весьма интересной находкой авторов можно считать обнаружение инверсии адаксиально-абаксиальной полярности эпидермы в ходе роста галлов. Наконец, отметим, что в этой же публикации (Raponova et al., 2018) приведены подробные данные о том, как в процессе галлогенеза изменяется экспрессия генов клеточного цикла *CYCD3* и *CYCB1*, а также генов, кодирующих гомеодоменные транскрипционные факторы из семейств *KNOX* и *WOX*. Интенсивность экспрессии всех упомянутых генов усиливалась в течение стадии 2, оставалась на высоком уровне на стадии 3 и резко падала к стадии 4. Из литературы известно, что гомеобоксные гены *KNOX* и *WOX* являются универсальными регуляторами нормального развития и разнообразия растений (Hake et al., 2004; Hay, Tsiantis, 2010; Gao et al., 2015; Radoeva et al., 2019; Conklin et al., 2020).

Таким образом, в рассмотренном нами примере клещевого галлогенеза (Raponova et al., 2018) имеет место изменение (модификация) нормальной генетической программы развития молодого листа растения–хозяина. Сходные данные об изменении генетической программы развития растения–хозяина были совсем недавно получены при изучении листового галлогенеза, индуцируемого насекомыми (Hirano et al., 2020). Система паразит–хозяин включала тлей *Schlechtendalia chinensis* Bell (Aphididae, Hemiptera, Insecta) и суммах яванский *Rhus javanica* L. (Anacardiaceae). На ранних этапах развития галла было показано усиление экспрессии генов *KNOX* и подавление экспрессии генов, связанных с регуляцией фотосинтеза. Подавление фотосинтеза в ходе галлогенеза под влиянием насекомых и клещей было показано во многих работах (Patankar et al., 2011; Carneiro et al., 2014; Kmiec et al., 2018; Takeda et al., 2019; Pestov, Ogorodnikova, 2020; Shih et al., 2020).

В новейшей литературе появились данные об участии элементов программ репродуктивного развития в реализации галлогенеза: обнаружена активация генов, обеспечивающих формирование репродуктивных органов (Schultz et al., 2019; Takeda et al., 2019). Показателен пример виноградной филлоксеры *Daktulosphaira vitifoliae* Fitch (Phylloxeraeidae, Hemiptera, Insecta) и винограда прибрежного *Vitis riparia* Michx (Vitaceae) (Schultz et al., 2019). Некоторые листовые галлы винограда по внешнему виду напоминают цветки и плоды. По галлообразующим эриофиоидным клещам аналогичные данные пока отсутствуют.

Вестфаль (Westphal, 1983) утверждала, что выстилающая галловые камеры питательная ткань (с крупными клетками и полиплоидными ядрами) имеется только в клещевых галлах, а в галлах, индуцированных насекомыми ее нет. Такая точка зрения оказалась ошибочной и недавно было показано наличие типичной питательной ткани также и в галлах, индуцированных представителями насекомых из отрядов Diptera, Hymenoptera и Lepidoptera (Ferreira et al., 2017, 2019). Однако эти авторы предполагают, что питательная ткань отсутствует в галлах, индуцированных насекомыми из отряда Hemiptera (например, тлями). Последние питаются, по-видимому, непосредственно флоэмным соком, высасывая питательные вещества из проводящих пучков.

В публикациях лаборатории Вестфаль (Westphal et al., 1981; Westphal, 1982, 1992) подчеркивали, что клетки питательной ткани в индуцированных клещами листовых галлах дифференцируются из клеток эпидермы. Современные исследователи (Ferreira et al., 2017, 2019, 2020) утверждают, что питательная ткань в клещевых галлах может дифференцироваться не только из эпидермы листа, но также и из клеток паренхимы. Говоря об этих превращениях клеточных типов в ходе галлогенеза, авторы (Ferreira et al., 2019) используют термин “редифференцировка”. Однако в биологии развития и биологии клетки для обозначения изменений в дифференцировке на клеточном уровне обычно предпочитают использовать термин “трансдифференцировка” (например, Eguchi, Kodama, 1993). Ни сравнительное исследование питательной ткани клещевых галлов, ни молекулярно-генетический анализ ее развития пока не проводили.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование листового галла представляет собой сложную ростовую реакцию, которая происходит в тканях листа растения в ответ на инъекцию слюны четырехногих клещей. Анализируя галлогенез, исследователи сталкиваются с целым рядом явлений и процессов, традиционно находящимися в сфере интересов биологии развития: изменения экспрессии генов и активности клеточной пролиферации, поиск факторов, индуцирующих формообразование, трансдифференцировка клеток и тканей.

К настоящему времени наибольшие успехи достигнуты в отношении изучения изменений генной экспрессии в ходе галлогенеза, индуцируемого клещами на листьях (гены из семейств *KNOX* и *WOX*, а также гены клеточного цикла *CYCD3* и *CYCB1*). Однако анализ пролиферации в работах по галлогенезу базируется лишь на качественной оценке, без количественного учета делящихся клеток.

Природа агентов, индуцирующих клещевой галлогенез, и конкретные механизмы их передачи к растению до конца не выяснены несмотря на интенсивные исследования в этом направлении. Не исключено, что в разных взаимодействующих системах паразит–хозяин детали “клеточного и молекулярного диалога” этих двух участников отличаются. Такая идея перекликается с представлениями классической экспериментальной эмбриологии животных, согласно которым различные взаимодействующие системы имеют ряд общих особенностей, однако способ передачи индуцирующего стимула не является универсальным (Toivonen et al., 1976). Кроме того, молекулы, индуцирующие дифференцировку одной и той же структуры в раннем развитии животного, могут быть весьма разнообразны (см., например: De Robertis, Kuroda, 2004).

Особого внимания заслуживает сравнительно-цитологический и молекулярно-генетический анализ развития питательной ткани клещевых галлов, поскольку пока однозначно не ясно, из какого источника (клетки паренхимы или эпидермы листа) она происходит.

Таким образом, несмотря на значительное количество публикаций по индукции листового галлогенеза четырехногими клещами, прогресс в разработке этой проблемы с точки зрения биолога развития к настоящему времени сравнительно невелик. На наш взгляд в будущем необходимо использовать несколько (как минимум 2 или 3) модельных систем паразит–хозяин, причем желательно, чтобы на каждой из этих систем параллельно работали несколько групп исследователей. Главные открытия в области изучения биологии развития клещевых галлов еще не сделаны.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны С.И. Сухаревой за комментарии, сделанные при чтении рукописи этого обзора. Авторы признательны также двум рецензентам за критические замечания к первоначальному варианту статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 21-54-46003 СТ_а) и Зоологического института РАН (проект АААА-А19-119020790133-6).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

При подготовке данного обзора люди и животные не использовались в качестве объектов экспериментального исследования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белюсов Л.В. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 2005. 368 с.
- Иванов В.Б. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.
- Паутов А.А., Крылова Е.Г., Вишняков А.Э. и др. Влияние параметров роста листьев *Fragaria viridis* (Rosaceae) на галлогенез // Бот. журн. 2016. Т. 101. № 12. С. 1401–1410.
- Сухарева С.И. Четырехногие клещи на злаках. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1992. 232 с.
- Amrine J.W., Jr., Stasny T.A., Flechtmann C.H.W. Revised Keys to the World Genera of the Eriophyoidea (Acari: Prostigmata). West Bloomfield (Michigan), USA: Indira Publishing House, 2003. 244 p.
- Andreas P., Kisiala A., Emery R.J.N. et al. Cytokinins are abundant and widespread among insect species // Plants (Basel). 2020. V. 9(2):208. <https://doi.org/10.3390/plants9020208>
- Bolton S.J., Chetverikov P.E., Klompen H. Morphological support for a clade comprising two vermiform mite lineages: Eriophyoidea (Acariformes) and Nematolycidae (Acariformes) // Syst. Appl. Acarol. 2017. V. 22. № 8. P. 1096–1131.
- Bolton S.J., Bauchan G.R., Chetverikov P.E. et al. A rudimentary sheath for the smallest of “biting” chelicerae: the mouthparts of *Cunliffea* (Nematolycidae) and a new hypothesis on the origin of the stylet sheath of Eriophyoidea (Acariformes) // Int. J. Acarol. 2018. V. 44. № 8. P. 374–381.
- Bronner R., Westphal E., Dreger F. Chitosan, a component of the compatible interaction between *Solanum dulcamara* L. and the gall mite *Eriophyes cladophthirus* Nal. // Physiol. Mol. Plant Pathol. 1989. V. 34. № 2. P. 117–130.
- Carneiro R.G.S., Castro A.C., Isaias R.M.S. Unique histochemical gradients in a photosynthesis-deficient plant gall // South Afr. J. Bot. 2014. V. 92. P. 97–104.
- Chetverikov P.E., Vishnyakov A.E., Dodueva I.E. et al. Gallogenesis induced by eriophyoid mites (Acariformes: Eriophyoidea) // Entomol. Rev. 2015. V. 95. № 8. P. 1137–1143.
- Chetverikov P.E., Bolton S.J., Gubin A.I. et al. The anal secretory apparatus of Eriophyoidea and description of *Phyllocoptes bilobospinosus* n. sp. (Acariformes: Eriophyoidea) from *Tamarix* (Tamaricaceae) from Ukraine, Crimea and USA // Syst. Appl. Acarol. 2019. V. 24. № 1. P. 139–157.
- Chetverikov P.E., Craemer C., Cyrković T. et al. Molecular phylogeny of the phytoparasitic mite family Phytoptidae (Acariformes: Eriophyoidea) identified the female genital anatomy as a major macroevolutionary factor and revealed multiple origins of gall induction // Exp. Appl. Acarol. 2021. V. 83. № 1. P. 31–68.
- Conklin P.A., Johnston R., Conlon B.R. et al. Plant homeodomain proteins provide a mechanism for how leaves grow wide // Development. 2020. V. 147(20): dev193623. <https://doi.org/10.1242/dev.193623>
- de Araújo W.S., de Freitas É.V.D., Kollár J. et al. Host specialization in plant-galling interactions: contrasting mites and insects // Diversity. 2019. V. 11(10):180. <https://doi.org/10.3390/d11100180>
- de Lillo E., Monfreda R. ‘Salivary secretions’ of eriophyoidea (Acari: Eriophyoidea): first results of an experimental model // Exp. Appl. Acarol. 2004. V. 34. № 3–4. P. 291–306.
- de Lillo E., Pozzebon A., Valenzano D. et al. An intimate relationship between eriophyoid mites and their host plants – a review // Front. Plant Sci. 2018. V. 9:1786. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01786>
- de Lillo E., Fanelli E., Valenzano D. et al. Characterisation of *Aceria massalongoi* and a histopathological study of the leaf galls induced on chaste trees // Exp. Appl. Acarol. 2020. V. 82. № 1. P. 33–57.
- De Robertis E.M., Kuroda H. Dorsal-ventral patterning and neural induction in *Xenopus* embryos // Ann. Rev. Cell Devel. Biol. 2004. V. 20. P. 285–308.
- Eguchi G., Kodama R. Transdifferentiation // Curr. Opin. Cell Biol. 1993. V. 5. № 6. P. 1023–1028.
- Fambrini M., Pugliesi C. Usual and unusual development of the dicot leaf: involvement of transcription factors and hormones // Plant Cell Rep. 2013. V. 32. № 6. P. 899–922.
- Fernandes G.W., Carneiro M.A.A., Isaias R.M.S. Gall-inducing insects: from anatomy to biodiversity // Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management / Eds. Panizzi A.R., Parra J.R.P. Boca Raton: CRC Press, 2012. P. 369–395.
- Ferreira B.G., Álvarez R., Avritzer S.C. et al. Revisiting the histological patterns of storage tissues: beyond the limits of gall-inducing taxa // Botany. 2017. V. 95. № 2. P. 173–184.
- Ferreira B.G., Álvarez R., Bragança G.P. et al. Feeding and other gall facets: patterns and determinants in gall structure // Bot. Rev. 2019. V. 85. № 1. P. 78–106.
- Ferreira B.G., Bragança G.P., Isaias R.M.S. Cytological attributes of storage tissues in nematode and eriophyid galls: pectin and hemicellulose functional insights // Protoplasma. 2020. V. 257. № 1. P. 229–244.
- Gao J., Yang X., Zhao W. et al. Evolution, diversification, and expression of KNOX proteins in plants // Front. Plant Sci. 2015. V. 6:882. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00882>
- Gätjens-Boniche O. The mechanism of plant gall induction by insects: revealing clues, facts, and consequences in a cross-kingdom complex interaction // Rev. Biol. Trop. 2019. V. 67. № 6. P. 1359–1382.
- Golan K., Sempruch C., Górska-Drabik E. et al. Accumulation of amino acids and phenolic compounds in biochemical plant responses to feeding of two different herbivorous arthropod pests // Arthropod-Plant Interact. 2017. V. 11. № 5. P. 675–682.
- Hake S., Smith H.M.S., Holtan H. et al. The role of *knox* genes in plant development // Ann. Rev. Cell Devel. Biol. 2004. V. 20. P. 125–151.
- Hammer T.J., Moran N.A. Link between metamorphosis and symbiosis in holometabolous insects // Phil. Trans. Roy. Soc. B. 2019. V. 374: 20190068.

- Hammer T.J., De Clerck-Floate R., Tooker J.F. et al. Are bacterial symbionts associated with gall induction in insects? // *Arthropod-Plant Interact.* 2021. V. 15. № 1. P. 1–12.
- Hardy N.B., Cook L.G. Gall-induction in insects: evolutionary dead-end or speciation driver? // *BMC Evol. Biol.* 2010. V. 10:257. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/10/257>
- Harris M.O., Pitzschke A. Plants make galls to accommodate foreigners: some are friends, most are foes // *New Phytol.* 2020. V. 225. № 5. P. 1852–1872.
- Hay A., Tsiantis M. *KNOX* genes: versatile regulators of plant development and diversity // *Development.* 2010. V. 137. № 19. P. 3153–3165.
- Hesse M. Karyologische Anatomie von Zoocecidien und ihre Kernstrukturen // *Österr. Bot. Z.* 1968. Bd. 115. Hf. 1. S. 34–83.
- Hesse M. Über Mehrkernigkeit und Polyploidisierung der Nährgewebe einiger Milbengallen // *Österr. Bot. Z.* 1971a. Bd. 119. Hf. 1–3. S. 74–93.
- Hesse M. Häufigkeit und Mechanismen der durch gallbildende Organismen ausgelösten somatischen Polyploidisierung // *Österr. Bot. Z.* 1971b. Bd. 119. Hf. 4–5. S. 454–463.
- Hesse M. Über die Galle von *Dechiria nigrifasciata* WLSM. (Lepidoptera) an Blättern von *Periploca laevigata* AIT. (Asclepiadaceae) // *Österr. Bot. Z.* 1972. Bd. 120. Hf. 3. S. 213–222.
- Hirano T., Kimura S., Sakamoto T. et al. Reprogramming of the developmental program of *Rhus javanica* during initial stage of gall induction by *Schlechtendalia chinensis* // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11:471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00471>
- Kane N.A., Jones C.S., Vuorisalo T. Development of galls on leaves of *Alnus glutinosa* and *Alnus incana* (Betulaceae) caused by the eriophyid mite *Eriophyes laevis* (Nalepa) // *Int. J. Plant Sci.* 1997. V. 158. № 1. P. 13–23.
- Keifer H.H. Eriophyoidea Nalepa. Injurious eriophyid mites // *Mites Injurious to Economic Plants* / Eds Jeppson L.R., Keifer H.H., Baker E.W. Berkeley (USA): Univ. California Press, 1975. P. 327–533.
- Kendall J. The structure and development of certain eriophyid galls // *Z. Parasitenkd.* 1930. V. 2. № 4. P. 477–501.
- Klimov P.B., O'Connor B.M., Chetverikov P.E. et al. Comprehensive phylogeny of acariform mites (Acariformes) provides insights on the origin of the four-legged mites (Eriophyoidea), a long branch with presumably massive basal extinction // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2018. V. 119. P. 105–117.
- Kmieć K., Rubinowska K., Michałek W. et al. The effect of galling aphids feeding on photosynthesis photochemistry of elm trees (*Ulmus* sp.) // *Photosynthetica.* 2018. V. 56. № 4. P. 989–997.
- Mansouri F., Richert-Pöggeler K., Lewandowski M. et al. Transmission characteristics of allexiviruses by the eriophyid mite, *Aceria tulipae* (Keifer) (Acari: Eriophyidae) from naturally mixed infected garlic (*Allium sativum* L.) // *Eur. J. Plant Pathol.* 2021. V. 160. № 4. P. 789–796.
- Michalska K., Skoracka A., Navia D. et al. Behavioural studies on eriophyid mites: an overview // *Exp. Appl. Acarol.* 2010. V. 51. № 1–3. P. 31–59.
- Miller D.G., Raman A. Host-plant relations of gall-inducing insects // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 2019. V. 112. № 1. P. 1–19.
- Moura M.Z.D., Soares G.L.G., Isaias R.M.S. Ontogênese da folha e das galhas induzidas por *Aceria lantanae* Cook (Acarina: Eriophyidae) em *Lantana camara* L. (Verbenaceae) // *Rev. Brasil. Bot.* 2009. V. 32. № 2. P. 271–282.
- Nalepa A. Neuer Katalog der bisher Beschriebenen Gallmilben, ihrer Gallen und Wirtspflanzen // *Marcellia.* 1929. Bd. 25. Hf. 1–4. S. 67–183.
- Nuzzaci G., Alberti G. Internal anatomy and physiology // Eriophyoid mites – their biology, natural enemies and control / Eds. Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. Amsterdam: Elsevier, 1996. P. 101–150.
- Papouva S.S., Chetverikov P.E., Pautov A.A. et al. Gall mite *Fragariocoptes setiger* (Eriophyoidea) changes leaf developmental program and regulates gene expression in the leaf tissues of *Fragaria viridis* (Rosaceae) // *Ann. Appl. Biol.* 2018. V. 172. № 1. P. 33–46.
- Patankar R., Thomas S.C., Smith S.M. A gall-inducing arthropod drives declines in canopy tree photosynthesis // *Oecologia.* 2011. V. 167. № 3. P. 701–709.
- Pestov S.V., Ogorodnikova S.Yu. Status of the photosynthetic apparatus of woody plants damaged by gall mites // *Biol. Bull.* 2020. V. 47. № 10. P. 1392–1397.
- Petanović R., Kielkiewicz M. Plant–eriophyid mite interactions: cellular biochemistry and metabolic responses induced in mite-injured plants. Part I // *Exp. Appl. Acarol.* 2010a. V. 51. № 1–3. P. 61–80.
- Petanović R., Kielkiewicz M. Plant–eriophyid mite interactions: specific and unspecific morphological alterations. Part II // *Exp. Appl. Acarol.* 2010b. V. 51. № 1–3. P. 81–91.
- Polilov A.A. Small is beautiful: features of the smallest insects and limits to miniaturization // *Ann. Rev. Entomol.* 2015. V. 60. P. 103–121.
- Ponce G.E., Fuse M., Chan A. et al. The localization of phytohormones within the gall-inducing insect *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae) // *Arthropod-Plant Interact.* 2021. V. 15. № 3. P. 375–385.
- Radoeva T., Vaddepalli P., Zhang Z. et al. Evolution, initiation and diversity in early plant embryogenesis // *Devel. Cell.* 2019. V. 50. № 5. P. 533–543.
- Raman A. Morphogenesis of insect-induced plant galls: facts and questions // *Flora.* 2011. V. 206. № 6. P. 517–533.
- Raman A. Gall-inducing insects and plants: the induction conundrum // *Curr. Sci.* 2021. V. 120. № 1. P. 66–78.
- Schultz J.C., Edger P.P., Body M.J.A. et al. A galling insect activates plant reproductive programs during gall development // *Sci. Rep.* 2019. V. 9(1):1833. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-38475-6>
- Shih T.-H., Lin K.-H., Chen Y.-J. et al. Photosynthesis-related proteins of cup-shaped galls in *Litsea acuminata* leaves // *Taiwania.* 2020. V. 65. № 3. P. 407–412.
- Singh S., Kaur I., Kariyat R. The multifunctional roles of polyphenols in plant-herbivore interactions // *Int. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22(3):1442. <https://doi.org/10.3390/ijms22031442>
- Sinnott E.W. *Plant Morphogenesis.* New York, Toronto, London: McGraw-Hill Book Co., 1960. 550 p.

- Stone G.N., Schönrogge K. The adaptive significance of insect gall morphology // Trends Ecol. Evol. 2003. V. 18. № 10. P. 512–522.
- Takeda S., Yoza M., Amano T. et al. Comparative transcriptome analysis of galls from four different host plants suggests the molecular mechanism of gall development // PLoS One. 2019. V. 14(10): e0223686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223686>
- Takeda S., Hirano T., Ohshima I. et al. Recent progress regarding the molecular aspects of insect gall formation // Int. J. Mol. Sci. 2021. V. 22(17):9424. <https://doi.org/10.3390/ijms22179424>
- Toivonen S., Tarin D., Saxen L. The transmission of morphogenetic signals from amphibian mesoderm to ectoderm in primary induction // Differentiation. 1976. V. 5. № 1. P. 49–55.
- Trzmiel K., Szydło W., Hasiów-Jaroszewska B. Biological and molecular characterisation of the two Polish *Wheat streak mosaic virus* isolates and their transmission by wheat curl mites // Plant Protect. Sci. 2021. V. 57. № 3. P. 171–178.
- van Berkel K., de Boer R.J., Scheres B. et al. Polar auxin transport: models and mechanisms // Development. 2013. V. 140. № 11. P. 2253–2268.
- Wallis C.M., Galarneau E.R.-A. Phenolic compound induction in plant-microbe and plant-insect interactions: a meta-analysis // Front. Plant Sci. 2020. V. 11:580753. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.580753>
- Westphal E. Cécidogénèse et aspects structuraux de la galle en bourse de l'*Eriophyes padi* Nal. sur la feuille de *Prunus padus* L. // Marcellia. 1974. V. 38. P. 77–93.
- Westphal E. Modification du pH vacuolaire des cellules épidermiques foliaires de *Solanum dulcamara* soumises à l'action d'un acarien cécidogène // Can. J. Bot. 1982. V. 60. № 12. P. 2882–2888.
- Westphal E. Adaptation of gall mites (Acari, Eriophyoidea) to live in galls // Adaptations to Terrestrial Environments / Ed. Margaris N.S. N.Y.: Plenum Press, 1983. P. 69–75.
- Westphal E. Cecidogenesis and resistance phenomena in mite-induced galls // Biology of Insect-Induced Galls / Eds. Shorthouse J., Rohfritsch O. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1992. P. 141–156.
- Westphal E., Bronner R., Le Ret M. Changes in leaves of susceptible and resistant *Solanum dulcamara* infested by the gall mite *Eriophyes cladophthirus* (Acarina, Eriophyoidea) // Can. J. Bot. 1981. V. 59. № 5. P. 875–882.
- Westphal E., Dreger F., Bronner R. The gall mite *Aceria cladophthirus*. 1. Life cycle, survival outside the gall and symptoms' expression on susceptible or resistant *Solanum dulcamara* plants // Exp. Appl. Acarol. 1990. V. 9. № 3–4. P. 183–200.
- Westphal E., Manson D.C.M. Feeding effects on host plants: gall formation and other distortions // Eriophyoid Mites – Their Biology, Natural Enemies and Control / Eds. Lindquist E.E., Sabelis M.W., Bruin J. Amsterdam: Elsevier, 1996. P. 231–242.
- Yamaguchi H., Tanaka H., Hasegawa M. et al. Phytohormones and willow gall induction by a gall-inducing sawfly // New Phytol. 2012. V. 196. № 2. P. 586–595.
- Zhang Y.-K., Chen Y.-T., Yang K. et al. A review of prevalence and phylogeny of the bacterial symbiont *Cardinium* in mites (subclass: Acari) // Syst. Appl. Acarol. 2016. V. 21. № 7. P. 978–990.

Induction of Leaf Galls by Four-Legged Mites (Eriophyoidea) as a Problem of Developmental Biology

A. G. Desnitskiy¹, * and P. E. Chetverikov², **

¹Department of Embryology, Saint-Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, Saint-Petersburg, 199034 Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, Saint-Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: adesnitskiy@mail.ru

**e-mail: philipp-chetverikov@yandex.ru

The article deals with the publications of recent years on the formation of galls on the leaves of flowering plants infected with four-legged mites (Acariformes, Eriophyoidea). The literature data on several parasite–host pairs were used, since there is no universal model system for the experimental analysis of this problem. The gallogenesis is a complex growth reaction that occurs in the leaf tissues under the influence of mite saliva. Data on the possibility of transmission of phytohormones and symbiotic microorganisms from parasites to gall-forming plants are considered, but an important question about the nature of agents inducing mite galls remains open. In recent years, progress has been made in the study of gene expression during the development of galls on strawberry leaves. The mite galls are characterized by the presence of nutritive tissue, and comparative cytological and molecular genetic studies of its development and differentiation are of interest. It is also necessary to analyze the role and dynamics of changes in cell proliferation during gallogenesis, since the widespread ideas about the activation of cell divisions in the early stages of gall formation are based only on a qualitative evaluation, without quantitatively taking into account dividing cells.

Keywords: cell differentiation, cell proliferation, gallogenesis, inducing stimulus, nutritive tissue, parasitism