

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНОГО СИМБИОЗА

Ионов Алексей Алексеевич, младший научный сотрудник, E-mail: ionov-aleksei18@mail.ru

Воршева Александра Владимировна, научный сотрудник, E-mail: vorsheva.sasha@yandex.ru

ФНЦ «ВИК имени В.Р. Вильямса»

***Аннотация:** бобово-ризобиальные симбиозы являются наиболее изученными и широко используемые в растениеводстве. Объясняется это, во-первых, легкостью культивирования микросимбионтов, во-вторых, образованием у растений морфологически выраженных симбиотических органов – клубеньков, в-третьих, возможностью точного измерения биологического эффекта симбиоза (количества зафиксировано из атмосферы азота, прибавка массы растений). Важным стимулом изучения бобово-ризобиального симбиоза является его большая практическая значимость.*

***Ключевые слова:** бобово-ризобиальный симбиоз, клубеньковые бактерии, азотфиксация.*

Согласно трудам В.Т. Емцева и Е.Н. Мишустина, внедрение клубеньковых бактерий в корень бобового растения-хозяина может осуществляться двумя путями: через верхушку корневого волоска или около его конца. У некоторых бобовых растений, например, арахиса, бактерии проникают через «расщелины» в основаниях боковых ответвлений корня. При таком инфицировании растение может быть заражено большинством видов клубеньковых бактерий, и можно говорить о низкой специфичности данного бобового растения. Бобовые растения, инфицируемые через корневые волоски, проявляют обычно высокую специфичность в отношении вида клубеньковой бактерии-симбионта.

После внедрения в растительные клетки инфекционная нить покрывается целлюлозной оболочкой, которая формируется из целлюлозной оболочки клетки, вероятно, для изоляции клубеньковых бактерий. Клубеньковые бактерии могут размножаться только в тетраплоидных клетках коры и частично эпидермиса корня. Когда на пути инфекционной нити встречаются тетраплоидные клетки, часть бактерий переходит из нити в цитоплазму и начинает там размножаться. После инфицирования клубеньковыми бактериями растительная клетка, а также соседние незараженные начинают активно делиться. Усиленное размножение инфицированных клеток и находящихся под их стимулирующим влиянием (при участии ростового вещества) соседних незараженных клеток приводит к формированию ткани клубенька. Обычно инфекция распространяется через тетраплоидные клетки, а кора и проводящие сосуды клубенька образуются из диплоидных клеток [1, 2].

С момента начала изучения клубеньковых бактерий В.Т. Емцевым и Е.Н. Мишустиным знания в данной области значительно расширились. В исследованиях Абокумова Н.И. утверждается, как и многими учеными, что внедрение ризобий в растение-хозяина представляет собой контролируемую инфекцию. Ризобии образуют видоспецифичные факторы образования клубеньков. Это липохитоолигосахариды, которые приобретают высокую структурную специфичность. Они подобны ключу со многими выступами и «открывают дом» специфичного хозяина, с которым ризобии образуют ассоциацию. Nod-факторы связываются со специфичными рецепторными киназами хозяина, которые являются частью цепей трансдукции сигнала. Таким образом «ключ» индуцирует скручивание корневого волоска и деление клеток коры корня хозяина, что приводит к формированию клубенькового примордия. После того, как ризобии проникают в корневой волосок, образуется инфекционная нить, которая распространяется в кору корня, разветвляется там и инфицирует клетки клубенькового примордия. Таким образом, клубенек развивается из инфекционной нити. Морфогенез клубенька характеризуется такой же высокой степенью сложности, как и корня или побега. Клубеньки соединяются с корнем посредством сосудистых тканей, которые снабжают их веществами, образуемыми при фотосинтезе. Бактерии, которые включаются в растительную клетку, окружаются перибактероидной мембраной, формируемой растением. Таким образом, бактерии оказываются включенными в цитоплазму растительной клетки в так называемой симбиосоме. В симбиосоме ризобии дифференцируются в бактериоиды. Объем этих бактериоидов может в 10 раз превышать объем отдельных бактерий. Перибактероидная мембрана может окружать не один, а несколько бактериоидов.

Ризобии, способные вступать в симбиоз, содержат большое количество генов, которые «отключены» у свободноживущих бактерий и активируются лишь после вступления во взаимодействие с хозяином, чтобы внести вклад в формирование азотфиксирующего клубенька. Бактериальные гены, которые кодируют белки, необходимые для фиксации N_2 , называются *nif* и *nif* генами, а гены, индуцирующие формирование азотфиксирующего клубенька - *nod* генами. Сигналом о готовности растения-хозяина образовывать клубеньки служит выделение определенных флавоноидов в качестве сигнальных соединений. Эти флавоноиды связываются с бактериальным белком, который кодируется конститутивным *nod* геном. Белок, с которым флавоноид связывается, активирует транскрипцию других *nod* генов. Белки, кодируемые этими *nod* генами, включены в синтез вышеупомянутых Nod-факторов. Четыре так называемых «общих» *nod* гена присутствуют у всех ризобий. Кроме того, известны более 20 других *nod* генов, ответственных за специфичность узнавания хозяина. Основным субстратом, которым клетки растения-хозяина снабжают бактериоиды, служит малат, образуемый из сахарозы, поставляемой в клубенек по флоэме. Сахароза метаболизируется сахарозосинтазой, разлагается в процессе гликолиза до фосфоенолпирувата, который карбоксилируется в оксалоацетат, и последний восстанавливается в малат. Клетки клубеньков обладают высокой фосфоенолпируваткарбоксилазной активностью. NH_4^+ как продукт

азотфиксации поставляется в клетку хозяина, где он затем превращается главным образом в глутамин и аспарагин, а далее транспортируется по ксилемным сосудам в другие части растения. Недавно было показано, что из бактерий может также экспортироваться аланин. Из клубеньков некоторых бобовых фиксированный азот экспортируется в виде уреидов, главным образом аллантаина и аллантаиновой кислоты. В этих соединениях особенно велико отношение азот/углерод [3].

Стоит также отметить некоторую особенность формирования бобово-ризобиального симбиоза, отмеченную ученым микробиологом Тихоновичем И.А. В своих трудах он уточняет, что до создания вышеуказанной бобово-ризобиальной системы ни растение, ни клубеньковые бактерии не способны к фиксации атмосферного азота [4].

Библиографический список

1. Емцев В.Т. Микробиология: учебник для вузов / В. Т. Емцев, Е. Н. Мишустин. – 5-е изд., перераб. и доп. – М.: Дрофа, 2005. – 445, [3] с.: ил.
2. Клещев, Н. Ф. Агробиотехнология: биологическая фиксация молекулярного азота: уч. пособие / Н. Ф. Клещев. – Харьков: НТУ "ХПИ", 2014. – 168 с.
3. Абокумов Н.И. Азотфиксация с бобовыми растениями / Научное и образовательное пространство: перспективы развития: сборник материалов II Международной научно-практической конференции. – 2016. – С.226-228.
4. Тиханович И.А. Специфичность микробиологических препаратов для бобовых культур и особенности их производства / И.А. Тиханович, А.Ю. Борисов, А.Г. Васильчиков [и др.] // Зернобобовые и крупяные культуры. – 2012. – С.11-17.
5. Растениеводство и луговое хозяйство : сборник статей Всероссийской научной конференции с международным участием, Москва, 18–19 октября 2020 года. – Москва: ЭЙПиСиПублишинг, 2020. – 838 с. – ISBN 978-5-6042131-8-6. – DOI 10.26897/978-5-6042131-8-6. – EDN RSQCUH.
6. Вклад студентов в развитие аграрной науки : Сборник статей студенческой научно-практической конференции, Москва, 31 октября 2018 года. – Москва: Российский государственный аграрный университет - МСХА им. К.А. Тимирязева, 2018. – 134 с. – ISBN 978-5-9675-1702-0. – EDN YTLELB.
7. Вклад студентов в развитие аграрной науки : Сборник статей студенческой научно-практической конференции, Москва, 30 октября 2019 года. – Москва: Редакция журнала "Механизация и электрификация сельского хозяйства", 2019. – 170 с. – EDN WFMJGQ.
8. Климатический фактор в формировании продукционного процесса / А. О. Рагимов, М. А. Мазиров, О. А. Савоськина, С. И. Зинченко // Системы интенсификации земледелия как основа инновационной модернизации аграрного производства. – Суздаль : ИПК "ПресСто", 2016. – С. 403-408. – EDN WFXOHX.