

УДК 581.138.1

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ОТРИЦАТЕЛЬНОГО ВЛИЯНИЯ ВЫСОКИХ ДОЗ МИНЕРАЛЬНОГО АЗОТА НА БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

© 2008 г. А. К. Глянько, Н. Б. Митанова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений

Сибирского отделения Российской академии наук

(Иркутск, Россия)

Обобщены литературные данные по изучению физиологических механизмов влияния высоких доз минерального азота (нитратов, аммония) на установление бобово-ризобиального симбиоза и его функционирование. При этом особое внимание уделяется участию фитогормонального, фенольного и окислительного обменов растения-хозяина в симбиозе. Подчеркивается тесная связь между указанными обменами в процессах ингибирования формирования и функционирования бобово-ризобиального симбиоза в условиях избыточного снабжения растений минеральным азотом.

Ключевые слова: *нитраты, аммоний, бобово-ризобиальный симбиоз, абсцизовая кислота, ауксины, цитокинины, этилен, фенольные соединения, активные формы кислорода (АФК), активные формы азота (АФА)*

Бобово-ризобиальный симбиоз - мутуалистическое взаимодействие, заключающееся в обоюдном сожительстве двух организмов – клубеньковых бактерий (ризобий) и бобовых растений. Ризобиям это соžitельство позволяет избежать конкуренции за источники питания в почвенной среде, а растениям – получать необходимый для жизнедеятельности минеральный азот в виде NH_3 из недоступного молекулярного азота воздуха. Однако в естественной среде формированию и функционированию этой системы препятствуют различные внешние факторы, которые контролируют от 33,7 до 80,5 % варьирования симбиотических признаков и их влияние может быть более значительным, чем суммарное действие обоих партнеров [5].

В число таких факторов входит и минеральный азот (нитратный и аммонийный), высокие концентрации которого в почве при внесении азотных удобрений ингибируют формирование симбиоза, снижают его эффективность

или ведут к полному прекращению симбиотических взаимоотношений [20, 34]. Под влиянием минерального азота происходят существенные изменения на ультраструктурном уровне: уменьшение в 4-6 раз размера бактериоидов, быстрое старение бактериоидной ткани [21]. Хотя вопрос об отрицательном влиянии высоких доз минерального азота возникал еще в начале 20 века [61], он до сих пор не получил своего окончательного разрешения. Главная причина этого заключается в сложности и многоэтапности формирования и функционирования бобово-ризобиальных структур.

Влияние высоких доз минерального азота на бобово-ризобиальный симбиоз неоднократно обсуждалось в научной литературе [10, 20, 23, 28, 48, 74, 103, 118, 126]. В обзоре Кириченко [10] отмечается один из возможных механизмов ингибирования бобово-ризобиального симбиоза – это активация защитных систем растения-хозяина в условиях достаточного обеспечения почвенным азотом, что препятствует установлению симбиоза. Иначе говоря, растение-хозяин в этих условиях воспринимает клубеньковые бактерии как патогенные. Такая реакция растения может быть связана с тем, что энергетические и пластические затраты растительного организма на формирование симбио-

Адрес для корреспонденции: Глянько Анатолий Константинович, Сибирский институт физиологии и биохимии растений, а/я 317, ул. Лермонтова, 132, Иркутск, 664033, Россия;
e-mail: istaft@sifibr.irk.ru

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

тических структур и N_2 -фиксацию значительно превышают затраты на усвоение растением почвенного минерального азота [12]. С другой стороны, чувствительность бобово-ризобиального симбиоза к экзогенному аммонийному азоту ниже, чем нитратному [109, 127]. Отсюда следует, что механизмы ингибирующего влияния нитратного и аммонийного азота на бобово-ризобиальный симбиоз различные. Важно отметить и такой факт как отсутствие отрицательной реакции суперклубеньковых мутантов бобовых на высокие дозы минерального азота в почвенной среде [47, 64, 77], что объясняется нарушением у мутантов механизма авторегуляции клубенькообразования (нодуляции) и позволяет макросимбионту формировать большое количество мелких клубеньков [56]. Однако, по некоторым данным, N_2 -фиксация у суперклубенькового мутанта в присутствии высоких доз минерального азота, также как и у нормального генотипа, может быть ниже, чем у родительской формы [71]. Делается вывод, что у суперклубенькового мутанта фасоли устойчивы к высоким дозам азота процессы клубенькообразования, но не процессы N_2 -фиксации [71]. По другим данным [67] суперклубеньковый мутант сои в присутствии нитратов увеличивает не только количество клубеньков (в 3-5 раз), но и урожай зерна (на 30%) по сравнению с родительским генотипом. Как предполагают, причина супернодуляции – в блокировании синтеза в листьях или транспорта в корни неустановленного низкомолекулярного водорастворимого соединения, регулирующего клубенькообразование [66]. В то же время установлено, что небольшие дозы минерального азота (стартовые дозы) благоприятствуют развитию симбиотических взаимоотношений между ризобиями и бобовыми растениями [28, 37, 68, 131].

Все эти факты, очевидно, свидетельствуют о важном значении экзогенного минерального азота в установлении и функционировании бобово-ризобиального симбиоза. Однако возникает вопрос о прямом или косвенном влиянии (через другие процессы) минерального азота на симбиотическое взаимодействие двух организмов. В литературе накоплено довольно много данных о влиянии минерального азота на различные звенья метаболизма растений [103, 121]. Так, нитраты в настоящее время рассматриваются не только как элемент питания, но и как сигнальные соединения [54, 59], которые после биохимических превращений дают другие сигнальные интермедиаты, а именно: NO_2^- (нитрит) и NO (оксид азота). Последние могут

существенно модифицировать обмен веществ [130]. По данным ряда авторов [70, 112] у арабидопсиса более чем 1000 генов экспрессируются в ответ на нитраты. Ассимиляция нитратов связана со многими звеньями обмена веществ (энергетический обмен, гликолиз, метаболизм аминокислот, нуклеотидов и др.) и их регуляцией (протеинкиназы, рецепторы киназ, факторы транскрипции) [112]. С питанием растений нитратами связан фитогормональный обмен, регулирующий рост корней и надземных органов [69, 120].

Продукт восстановления нитратов NO_2^- при нормальных физиологических условиях не накапливается в клетках растений, так как является токсическим метаболитом. Есть данные, что активность нитритредуктазы в корнях и клубеньках бобов в десятки раз больше, чем активность нитратредуктазы [42]. Однако в корнях N -голодающих растений арабидопсиса нитриты, как и нитраты, в наномолярных концентрациях служат сигнальными молекулами. Так, по данным Wang et al. [130], около 75% генов арабидопсиса, индуцированных нитратами, экспрессируются также и нитритами.

Промежуточным продуктом восстановления NO_3^- и NO_2^- у растительных организмов является NO [62, 92, 133]. NO – многофункциональная сигнальная молекула, управляющая внутриклеточными и межклеточными процессами в животных, бактериальных и растительных организмах, оказывающая как положительное, так и отрицательное влияние на метаболизм [9, 24, 25, 80, 90, 96].

Таким образом, ионы NO_3^- , NO_2^- и молекулы NO можно отнести к активным формам азота, которые модифицируют метаболизм как растительного, так и животного организмов и их положительное или отрицательное действие на различные звенья обмена веществ будет зависеть от внешних и внутренних условий.

Что касается аммонийного азота, то это конечный продукт ферментативного восстановления нитратов, симбиотического восстановления N_2 бобовыми, фотодыхательного пути, распада белковых соединений и некоторых других биохимических реакций, идущих с выделением NH_3 . Особенностью NH_3 (NH_4^+) является его относительно высокая токсичность для многих растений. В результате первичной ассимиляции аммония образуются глутамин, глутамат, аспарагин и аспартат, которые служат основными донорами азота у многих растений. У бобовых тропического происхождения

(например, сои и фасоли) первичное усвоение аммония идет через образование уреидов: аллантаиновой кислоты, аллантаина. Основными ферментами, вовлеченными в первичную ассимиляцию аммония, являются глутаминсинтетаза, глутаматсинтаза и глутаматдегидрогеназа, а также ферменты биогенеза уреидов – уриказа, аллантаиназа, ксантиндегидрогеназа.

Сигнальные пути, инициируемые нитратами и аммонием в растениях, изучены в настоящее время недостаточно, хотя для понимания роли неорганического азота в геномике процессов роста и развития растений это крайне необходимо [91].

Следует отметить и такую особенность бобово-ризобияльного симбиоза как способность клубеньков восстанавливать экзогенный нитратный азот [28, 29, 37, 42], то есть в условиях достаточного обеспечения растений экзогенным нитратным азотом ризобияльная ферментная система может переключаться с усвоения N_2 на утилизацию NO_3^- или функционировать какое-то время параллельно [114]. Но при этих условиях ферментная система (нитрогеназа), ответственная за N_2 -фиксацию, может ингибироваться [38, 42]. Таким образом, восстановление экзогенного нитратного азота в этих условиях может осуществляться как растением, так и ризобиями.

Существование в бактериоидах клубеньков двух систем восстановления азота свидетельствует, по-видимому, о тонкой регуляции растением-хозяином механизмов утилизации азота. Свободноживущие клубеньковые бактерии для своей жизнедеятельности используют минеральный азот почвы, восстанавливая нитраты с помощью нитратредуктазы и нитритредуктазы [93]. Но они не фиксируют азот атмосферы и реализуют это свойство только при симбиозе с растением. Следовательно, клубеньковые бактерии могут использовать генетически обусловленные нитрат- и N_2 -восстанавливающие ферментные системы в зависимости от экзогенных и эндогенных условий. Кроме высоких доз азота, на функционирование этих ферментных систем могут влиять, по-видимому, и другие абиотические факторы. Так, по нашим данным, выращивание гороха при пониженной температуре ($8^\circ C$) в зоне корней в несколько раз увеличивает активность нитратредуктазы в клубеньках по сравнению с контролем ($22^\circ C$) [125]. Внесение высоких доз минерального азота в фазу полностью сформированных клубеньков положительно сказывается на содержании белка и продуктивности клевера [14].

Анализ литературы позволяет сделать вывод, что отрицательное влияние высоких доз минерального азота на бобово-ризобияльный симбиоз прослеживается на всем его пути: от взаимодействия ризобий с корнями бобовых в ризосфере до полной деградации клубеньков. В дальнейшем мы попытаемся обобщить данные о возможных механизмах влияния азота на симбиоз, выделяя два этапа: до образования клубеньков и после их образования.

Влияние минерального азота на взаимодействие ризобий и корней бобовых в ризосфере

Процесс взаимодействия ризобий с бобовыми начинается при достижении в ризосфере определенной концентрации клубеньковых бактерий, что определяется так называемыми “кворум-чувствительными” сигналами, активирующими *rhi*- и *nod*-гены бактерий [115]. Данные о влиянии минерального азота на размножение ризобий и их адсорбцию на поверхности корней не многочисленны. Так, по данным Шумного и др. [28], высокая доза нитратов в среде усиливала размножение ризосферных *Rhizobium meliloti* в 2 раза через 10 дней после внесения азота. Усиление микробиальной активности в ризосфере при внесении N-удобрений некоторые авторы объясняют увеличением выделения корневых экссудатов растений, используемых бактериями для своей жизнедеятельности [86]. В этой связи показана зависимость активности *Rhizobium leguminosarum* в ризосфере от фенольных соединений (ФС), выделяемых проростками гороха при разных концентрациях нитратного азота в среде [13]. Синтезируемые бобовыми растениями некоторые ФС способны ускорять рост ризобий в ризосфере [72], служат хемоаттрактантами при их взаимодействии с корнями бобовых [46]. Активность ризобий в ризосфере может зависеть от количественного и качественного состава ФС и других биологически активных веществ, синтезируемых растением в ответ на разные дозы азота и выделяемых в ризосферу [55]. Этим же можно объяснить данные опытов Митановой и др. [17], в которых высокая концентрация в среде нитратной и аммонийной солей (20 мМ) не только не оказала негативного влияния, но даже стимулировала адгезию и проникновение ризобий в ткани корней этиолированных проростков гороха по сравнению с контролем (H_2O). Известно, что нитраты, применяемые в качестве удобрений, не оказывают отрицательного влияния на рост клубеньковых бактерий в культуре даже в очень высоких концентрациях

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

(до 60-80 мМ). По данным Митановой с соавт. [18], инокуляция гороха клубеньковыми бактериями стимулирует поглощение нитратов проростками. Причем влияние инокуляции на поглощение проростками нитратного азота зависело от дозы азота в среде и генетических свойств растения-хозяина, от его способности взаимодействовать с микросимбионтом.

Таким образом, из данных литературы следует, что высокие дозы минерального азота в среде активируют размножение клубеньковых бактерий и их адсорбцию на поверхности корней бобового растения. На этой стадии взаимодействия ризобий и бобового растения отрицательного влияния высокой концентрации азота в среде не наблюдается. По-видимому, в этих условиях негативное действие со стороны растения-хозяина на ризобии происходит на последующих стадиях симбиотического взаимодействия, а именно, в растительных клетках. Но при этом следует учитывать и такой факт как изменение метаболизма ризобий под влиянием указанных азотных соединений, что также может сказаться на последующих этапах взаимодействия симбионтов.

Следует остановиться и на таком обстоятельстве, как присутствие в ризосфере веществ, могущих оказать негативное влияние на симбиотическое взаимодействие организмов. Так, внесение в почву азотных удобрений усиливает также активность почвенных денитрифицирующих и нитрифицирующих бактерий, в результате чего образуются газообразные соединения азота – оксид азота (NO) и закись азота (N₂O) [111, 31]. По данным Skibe et al. [111], при внесении в почву (NH₄)₂SO₄ в дозе 100 кг N/га эмиссия NO из почвы усиливается в 20 раз, а N₂O – более чем в 7 раз. Из этих соединений особый интерес представляет NO, являющейся многофункциональной сигнальной молекулой. Имеющиеся литературные данные о влиянии NO на взаимодействие ризобий с корнями бобовых в ризосфере свидетельствуют, что экзогенно даваемый оксид азота (в виде донора NO нитропруссид натрия) отрицательно влиял на адгезию и проникновение ризобий в ткани корня [17]. В опытах тех же авторов нитропруссид натрия в концентрациях 0,019, 0,19 и 0,67 мМ ингибировал рост клубеньковых бактерий на 23, 37 и 58 % соответственно [19]. Добавление в среду с нитропруссидом натрия гемоглобина (0,67 мкМ) полностью снимало отрицательное действие NO на рост клубеньковых бактерий. Снятие гемоглобином ингибирующего действия нитропруссид натрия на рост ризо-

бий объясняется скавенгирующим действием его по отношению к NO [57].

Отрицательное действие на рост ризобий в культуре оказывает также нитрит. По нашим данным [6], действие KNO₂ на рост клубеньковых бактерий было аналогично влиянию нитропруссид натрия. KNO₂ тормозил рост ризобий на 42 % при концентрации 3,3 мМ. Другие N-соединения (KNO₃ и (NH₄)₂SO₄), добавляемые в высокой концентрации (20 мМ), не оказали негативного влияния на рост ризобий в культуре, что согласуется с литературными данными. Таким образом, отрицательное влияние NO и NO₂⁻ на свободноживущие клубеньковые бактерии может проявляться уже в ризосфере, в результате чего ризобии теряют способность взаимодействовать с корнями бобовых. С другой стороны, образованный в ризосфере в результате активности микрофлоры NO в оптимальных количествах может оказывать положительный эффект на рост растений [94].

Влияние высоких доз минерального азота на инфицирование бобовых ризобиями и функционирование клубеньков

Начальные стадии бобово-ризобиального взаимодействия включают: изменение морфологии корневого волоска (набухание кончика, ветвление, скручивание), образование инфекционной нити, вход и продвижение ризобий по инфекционной нити к клеткам кортекса и их выход в цитоплазму клеток корня. Далее идут процессы, связанные с дедифференциацией и делением кортикальных клеток корня, образованием примордия клубенька и локализацией ризобий в бактериоиде, окруженных перибактероидной мембраной. Локализованные в этих симбиотических структурах ризобии приобретают способность фиксировать атмосферный азот при участии бактериального ферментного комплекса нитрогеназы [39].

Переходя к обсуждению роли азота в установлении симбиоза, необходимо прежде всего остановиться на роли ФС в этом процессе. По мнению Тихоновича и Проворова [5, с. 162], синтез флавоноидов, и особенно изофлавоноидов, растением-хозяином является одним из факторов, лимитирующих интенсивность симбиотической азотфиксации. Многообразные ответные реакции клубеньковых бактерий на флавоноиды в течение корневой инфекции рассмотрены в обзоре Cooper [52].

Флавоноиды являются как индукторами, так и репрессорами генов нодуляции (*nod*-генов). Главная роль в иницировании бобово-

ризобиального симбиоза принадлежит изофлавоноидам и флавоноидам бобовых (например, дайдзеину, апигенину, лютеолину, генистину), которые вызывают индукцию ризобиальных *nod*-генов. Продуктом экспрессированных *nod*-генов ризобий являются *nod*-факторы – липохитоолигосахариды, имеющие различные структурные особенности и вследствие этого определяющие видоспецифичность клубеньковых бактерий к растению-хозяину. Липохитоолигосахариды взаимодействуют на поверхности клеток корневого волоска с растительным рецептором (ами), что ведет к «запуску» генетических, биохимических, физиологических, морфологических и других процессов, приводящих к формированию и функционированию бобово-ризобиального симбиоза [33, 39].

Роль изофлавоноидов и флавоноидов при подкормке бобовых растений минеральным азотом была изучена рядом авторов [49, 51, 53, 87, 133]. Так, в опытах Cho и Harpera [49], были испытаны суперклубеньковые и бесклубеньковые мутанты сои на содержание в корнях дайдзеина, генистеина и куместрола, играющих роль в экспрессии *nod*-генов *Bradyrhizobium japonicum*. На среде без азота инокулированные мутанты отличались от родительской формы более высоким содержанием указанных ФС. Высокие дозы азота в форме нитратов, аммония и мочевины существенно снижали содержание этих соединений у всех инокулированных генотипов сои (суперклубенькового, бесклубенькового мутантов и их родительской формы) по сравнению с контролем (среда без азота). Причем отрицательное влияние высокой дозы нитратов (5 мМ) было существенно выше, чем влияние аммонийного азота и мочевины. В опытах Coronado et al. [53] высокая доза нитратного азота существенно уменьшала содержание изофлавоноидов в корнях проростков люцерны и ингибировала ризобиальную *nod*-ген индуцированную активность корневых экссудатов по сравнению с безазотным вариантом. Авторы предполагают, что изофлавоноиды и флавоноиды в корнях могут быть задействованы в регуляции клубенькообразования.

Механизм влияния высокой дозы азота на синтез ФС и их влияние на нодуляцию может заключаться в следующем. Во-первых, экзогенный азот влияет на пути синтеза ФС в растительных клетках, изменяя их количественный и качественный состав по сравнению с безазотной средой. Во-вторых, уменьшение содержания этих соединений в клетках растения-хозяина при достаточном для растений уровне

минерального азота может вести к сокращению экссудации их в ризосферу и, как следствие, к замедлению размножения клубеньковых бактерий и синтеза ими биологически активных соединений, влияющих на формирование симбиоза, в частности, *nod*-факторов [15]. Подтверждением этому являются результаты опытов Rap и Smith [100], которые показали, что добавление в почвенную среду изофлавоноида генистеина – индуктора *nod*-генов *Bradyrhizobium japonicum*, улучшает нодуляцию и N₂-фиксацию у растений сои и частично снимает ингибирующее влияние высокой дозы минерального азота на симбиоз. Положительное действие на нодуляцию и N₂-фиксацию у гороха и сои в условиях низкой положительной температуры оказали экзогенный нарингенин – индуктор *nod*-генов *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* [30] и генистеин – индуктор *nod*-генов *B. japonicum* [135]. Не исключены также в условиях повышенного содержания в ризосфере минерального азота синтез и выделение в ризосферу из корней растения-хозяина ФС, являющимися супрессорами *nod*-генов, например, кверцетина у гороха – супрессора *nod*-генов у *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* [97].

Таким образом, можно полагать, что высокие дозы минерального азота в среде оказывают влияние на синтез ФС макросимбиотом, что определяет количественный и качественный состав экссудированных в ризосферу изофлавоноидов и флавоноидов – индукторов *nod*-генов ризобий, изменяя интенсивность их размножения и активность в ризосфере [15]. Как считают Coronado et al. [53], эволюционно ризобии приспособились к использованию тех сигнальных молекул, синтез которых вызывается азотной недостаточностью у бобовых, имея в виду флавоноиды и изофлавоноиды. Однако это, по-видимому, не единственная причина негативного влияния высоких доз минерального азота на бобово-ризобиальный симбиоз. Существенную роль в этом играет гормональный обмен, который регулирует образование бобово-ризобиальных структур [76]. В этом плане особое внимание уделяется изучению роли ауксинов, цитокининов, этилена, абсцизовой кислоты.

Предполагают, что ризобии регулируют транспорт ауксина из надземных органов, изменяя соотношение ауксин : цитокинин в корне. Уменьшение этого соотношения на ранних стадиях инфицирования путем ингибирования транспорта ауксина инициирует деление кортикальных клеток, образование примордия клу-

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

бенька. На более поздних стадиях деление клеток ингибируется супероптимальными количествами ауксина за счет увеличения соотношения между указанными фитогормонами [57]. Считают, что в корнях бобовых цитокинина принадлежит основная роль в реактивации клеточного цикла, инициирующего образование примордия клубенька, и для нодуляции важно не содержание цитокинина, а соотношение цитокинин : ауксин [60]. Не исключено участие (наряду с растительным) и ризобияльного цитокинина в регуляции процессов клеточного деления, инициирующих образование клубенька [106].

Этилен играет в нодуляции двоякую роль: он может ингибировать образование клубеньков и в определенной концентрации стимулировать ризобияльную инфекцию [129]. Так, ингибирование синтеза этилена способствует увеличению количества образовавшихся клубеньков на корнях гороха, люцерны и других бобовых культур [58], а ризобияльная инфекция увеличивается более чем на порядок у нечувствительного к этилену мутанта люцерны [104].

Роль абсцизовой кислоты (АБК) в бобово-ризобияльном симбиозе не ясна. Доказано ингибирующее влияние этого гормона на образование клубеньков [119], ассоциирующееся с уменьшением содержания ФС (дайдзеина, генистеина, куместрола) в корнях сои [50]. Предполагается, что АБК может взаимодействовать с цитокинином при делении кортикальных клеток, ингибируя этот процесс [105].

Таким образом, из вышеизложенного ясно, что фитогормоны задействованы в формировании бобово-ризобияльного симбиоза и их роль заключается прежде всего в инициировании клеточного деления, приводящего к образованию клубеньков. Экзогенный азот, и прежде всего нитратный, может оказывать влияние на синтез всех групп гормонов и изменять соотношение между разными гормонами, что важно для инициирования процессов клеточного деления. В 1993 году Gresshoff [65] предложил гипотезу «ауксинового взрыва», согласно которой высокие уровни ауксина ингибируют образование клубеньков, а нитраты увеличивают чувствительность корней к ауксину, что ведет к ингибированию клеточного деления в кортексе и перицикле. При этом комплекс *nod*-фактора с растительным рецептором, в норме регулирующий уровень ауксина в клетках, не в состоянии противодействовать увеличению содержания ауксина в клетках в присутствии нитратов.

Этой гипотезой объясняется нечувствительность суперклубеньковых мутантов к нитратам, т.е. отсутствием в корнях достаточного количества ауксина вследствие ингибирования транспорта или синтеза в надземных органах соединения, регулирующего нодуляцию.

В опытах Caba et al. [45] оценивалось содержание ауксина, цитокининов, АБК и их соотношения в проростках сои (суперклубеньковый мутант и дикий тип) в зависимости от инокуляции и высокой дозы нитрата (8 мМ). Авторы выявили, что высокая доза нитрата уменьшала содержание ауксина в инокулированных и неинокулированных корнях суперклубенькового мутанта сои и его родительской формы, но при этом рост корней не изменялся. По мнению авторов, полученные результаты подтверждают гипотезу «ауксинового взрыва» и достаточны для объяснения авторегуляции клубенькообразования и супернодуляции, но не достаточны для объяснения негативного влияния нитратов на нодуляцию. Coronado et al. [53] связывают уменьшение содержания в корнях люцерны флавоноидов с их влиянием на транспорт ауксина в корни, что может изменить гормональный обмен и оказать влияние на процессы образования симбиотических структур в условиях высокой дозы нитратов в среде.

На основании литературных данных можно предполагать, что ауксин играет в течение нодуляции двойную роль: на ранних стадиях нодуляции ингибирование транспорта ауксина ведет к уменьшению в корнях соотношения ауксин : цитокинин, что инициирует клеточные деления; а на более поздних стадиях – клеточные деления ингибируются супероптимальным уровнем ауксина.

Обсуждается вопрос о возможном участии этилена в ингибировании бобово-ризобияльного симбиоза при высоких дозах минерального азота. Так, работами Caba et al. [43, 44] и Ligerio et al. [82] показано, что нитратный азот способствует активации синтеза этилена, высокие концентрации которого ингибируют образование клубеньков у люцерны. Действительно, ингибирование синтеза эндогенного этилена с помощью специфических ингибиторов аминоксидов винилглицина и Ag^+ в инокулированных проростках люцерны снимает ингибирующий эффект нитратов на образование клубеньков [43]. Но при этом следует отметить, что инфицирование бобовых ризобиями само по себе вызывает усиление синтеза этилена растением-хозяином [83, 104]. Предполагается, что этилен – компонент сигнальной систе-

мы, регулирующей ризобияльную инфекцию у бобовых, - является негативным регулятором *nod*-факторного сигналинга [63, 104]. Увеличение уровня эндогенного этилена в клетках растения-хозяина под действием NO_3^- может приводить к дальнейшему ограничению ризобияльной инфекции и нодуляции дополнительно к регулируемому влиянию (авторегуляции) на эти процессы этилена, синтез которого инициируется *nod*-фактором [43]. Влияние нитрата на синтез этилена связано с активацией оксидазы 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты [43]. Однако сам механизм действия этилена на формирование бобово-ризобияльного симбиоза неясен. В работе Oldroyd et al. [98] показано, что этилен ингибирует все ранние реакции растения-хозяина на ризобияльную инфекцию, включая выход Ca^{2+} в цитозоль. Предполагается, что этилен может регулировать выход Ca^{2+} в цитозоль и изменять степень и частоту активации *nod*-факторного сигнального пути. Он может действовать как вторичный сигнал, регулирующий нодуляцию в ответ на азотный статус растения-хозяина, и как отрицательный регулятор ризобияльной инфекции [44]. В работе Manna et al. [88] нитраты в повышенной дозе усиливали выделение клубеньками нута этилена и увеличивали активность H_2O_2 -скавенгирующих ферментов (каталазы, пероксидазы, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы). Ингибитор синтеза этилена – аминоэтоксивинилглицин – частично снимал отрицательное влияние нитратов на функции клубеньков. Авторы делают вывод о причастности этилена к функционированию клубеньков нута.

Что касается АБК, то об ее возможном участии в формировании и функционировании симбиоза говорилось выше. Однако исследования в этом плане немногочисленны. По данным Saba et al. [45], высокая доза нитратов (8 мМ) существенно уменьшала содержание АБК в корнях инокулированных проростков сои по сравнению с дозой 1 мМ. У суперклубенькового мутанта сои, у которого содержание АБК было существенно ниже по сравнению с родительской формой, высокая доза нитратов не оказала влияния на этот показатель. Авторы считают, что наиболее показательна величина, характеризующая соотношение АБК и цитокининов.

Обсуждая влияние нитратов на уровень фитогормонов и экспрессию раннего нодулина *ENOD40*, Ferguson и Mathesius [58] предполагают, что эффекты NO_3^- косвенно вызываются изменениями в ответной реакции ауксина. Подобная точка зрения высказывается и в другой

работе Mathesius с соавт. [89], которые предполагают, что ингибирующий эффект нитратов на деление кортикальных клеток и образование клубеньков у инокулированных корней белого клевера связан с модуляцией нитратами сигнальных путей ауксина и цитокинина.

Другим аспектом негативного влияния высоких доз минерального азота на формирование симбиоза является включение макросимбионтом защитных реакций, препятствующих инфицированию клеток ризобиями. Наличие защитных реакций при бобово-ризобияльном симбиозе было впервые показано Vasse et al. [124] на абортированных инфекционных нитях, в которых были обнаружены соединения, характерные для патогенеза. В основе этой реакции лежит сверхчувствительный ответ клетки на стрессовое воздействие, позволяющий растению при патогенезе выработать системную приобретенную или индуцированную устойчивость. Этот факт свидетельствует о сходстве первоначальных этапов фитопатогенеза и симбиоза и расценивается как один из элементов авторегуляции инфицирования ризобиями клеток и образования клубеньков [41]. Участие АФК и АФА в защитных реакциях растений при патогенезе не вызывает сомнений [16, 32]. Менее ясна их роль при бобово-ризобияльном симбиозе. Однако накопленные за последнее десятилетие данные свидетельствуют об участии АФК и АФА в формировании и функционировании бобово-ризобияльного симбиоза [7]. Но вопрос, могут ли активные формы кислорода и азота выступать в роли посредников негативного влияния высоких доз азота на симбиоз, остается практически не изученным. В дальнейшем будут обобщены данные, касающиеся этого вопроса.

АФК и АФА у бобовых при симбиозе в зависимости от уровня минерального азота в среде

Как уже отмечалось, нитраты в настоящее время рассматриваются не только как трофический элемент для синтеза органических соединений, но и как сигнальные ионы, инициирующие синтез многих белков, в т.ч. и нитратредуктазы. На плазматической мембране растительной клетки нитраты взаимодействуют с белками-транспортёрами и восстанавливаются в цитоплазме до конечных продуктов – аммония и аминокислот. С другой стороны, нитраты, взаимодействуя на мембране с рецептором(ами), экспрессируют различные гены [137]. Имеются данные о наличии на плазматической мембране связанной нитратредуктазы (ПМ-

НР), которая локализуется на внешней стороне мембраны и действует предположительно как сенсор NO_3^- [59]. Исследованиями Stohr et al. [116] показано, что связанный с мембраной фермент способен катализировать восстановление нитритов до NO и что этот фермент (предположительно нитрит-NO-редуктаза) может действовать совместно с ПМ-НР. В недавнем обзоре Stohr и Stremlau [117] приводят данные об усилении генерации NO на плазматической мембране клеток растений при бобово-ризобияльном и арбускулярно-микоризном взаимодействиях. Эти авторы делают заключение, что усиление генерации NO наблюдается при высоких дозах нитратного азота в среде, которое совпадает с повышением активности мембранной (но не цитоплазматической) нитратредуктазы. Высокие концентрации NO в клетках могут способствовать включению защитных реакций растения-хозяина и таким образом препятствовать инфицированию корней ризобиями и микоризой. Meyer et al. [90] считают, что в результате функционирования нитратредуктазы количество образующегося в клетках растения NO более чем достаточно для сигналинга.

С другой стороны, NO обладает как антиоксидантными, так и прооксидантными свойствами. Так, оксид азота способен регулировать уровень и токсичность АФК [73] и оказывать защитное действие при окислительных стрессах [132]. Кроме того, молекула NO сама по себе обладает антиоксидантными свойствами [79]. Токсические свойства оксида азота связаны с образованием сильного оксиданта – перо-синитрита (ONOO^-), в реакции NO с супероксидным анионом (O_2^-). Пероксинитрит может окислять тиоловые остатки, нитровать тирозин белков [108], что препятствует их фосфорилированию.

Модуляция фитогормонального баланса высокими дозами минерального азота является одной из возможных причин негативного влияния минерального азота на установление симбиоза. Тесная связь NO с фитогормонами подробно обсуждена в обзорах Lamattina et al. [80, 94], которые полагают, что оксид азота, возможно, является синхронизирующим химическим мессенджером, активирующим действие гормонов. Экзогенные фитогормоны (ауксин, АБК, кинетин) приводят к усилению синтеза эндогенного NO в растениях [85, 95, 123]. И, наоборот, экзогенный NO ингибирует синтез этилена в растениях [81]. Образование боковых корней, корневых волосков у растений, сходное с ини-

циацией образования примордия клубеньков, происходит при участии ауксина и оксида азота [101]. При этих процессах ауксины с помощью неизвестного механизма увеличивают синтез NO [85].

По данным Zhao et al. [136], высокая доза нитратов (10 мМ) в среде ингибировала рост корней проростков кукурузы. Ингибирование снималось добавлением в питательную среду донора NO – нитропруссиды натрия, или ИУК. Авторы делают вывод, что высокая доза нитратов уменьшает эндогенный уровень ИУК, а также ингибирует образование (через NO-синтазный путь) оксида азота, который служит триггером в нитратзависимом росте корня.

Таким образом, четко прослеживается связь между фитогормонами и NO, их взаимное влияние как в условиях ризобияльной инфекции, так и при действии высоких доз минерального азота. Исходя из вышеизложенного, одной из возможных причин негативного влияния высоких доз нитратного азота на формирование симбиоза бобовых и ризобий может быть нарушение в балансе ауксинов и оксида азота, инициирующих деление кортикальных клеток и образование примордия клубенька. Однако остается непонятным механизм влияния ауксина на синтез NO и механизм влияния NO на деление клеток в ассоциации с ауксином. Непонятны также источники образования NO – нитратредуктаза, нитритредуктаза или NO-синтазный(е) фермент(ы)?

Логично предположить, что нитраты взаимодействуют с рецепторами и сенсорами на плазматической мембране клеток корня и восстанавливаются до NO с помощью ПМ-НР в ассоциации с нитрит-NO-редуктазой [116]. Высокие дозы минерального азота (как абиотический стрессор) усиливают активность ПМ-НР, что может привести к увеличению образования NO [117]. Литературных данных по содержанию NO в клетках корней макросимбионта на ранних стадиях формирования симбиоза мы не обнаружили. Однако синтез NO в функционирующих клубеньках четко показан с помощью NO-специфической флюоресцентной пробы (с 4,5-диаминофлюоресцеин диацетатом) с применением конфокальной микроскопии [36]. По данным этих авторов, синтез NO локализован в бактериоидсодержащих клетках, в N_2 -фиксирующей зоне клубенька. Авторы считают, что синтез NO в зрелых клубеньках осуществляется с участием фермента подобного NO-синтазе и роль оксида азота в клубеньках при нормальных физиологических условиях связана

не с защитными реакциями и гибелью клеток, а скорее с другими неизвестными функциями.

Вопрос о возможной роли NO в функционировании бактериоидов в литературе обсуждается. Так, предполагается, что NO в функционирующих клубеньках может выполнять роль регулятора переноса O_2 в бактериоиды, образуя комплекс с леггемоглобином [75]. Однако при этом количестве NO в клубеньках должно быть на достаточно низком уровне, не позволяющем ингибировать активность нитрогеназы [78, 122] и доставку кислорода в бактериоиды путем образования комплекса с леггемоглобином. Для этого в клубеньках должен функционировать механизм, эффективно обезвреживающий избыток NO. Предполагается, что леггемоглобин и несимбиотический гемоглобин могут быть эффективными сквангерами NO в клубеньках [113, 128]. По данным Shimoda et al. [113], содержание несимбиотического гемоглобина (*LbHg1*) увеличивается в функционирующих клубеньках в ответ на ризобиальную инфекцию, сопряженную с преходящим увеличением NO в корнях *Lotus japonicus*. Однако вопрос о влиянии высоких доз минерального азота на синтез NO и его функции на ранних стадиях инфицирования в литературе остается не раскрытым.

Что касается АФК, то можно с большой долей уверенности утверждать об их важной роли в возникновении и развитии симбиотического взаимодействия [3, 8, 40, 99]. Так, у этиолированных проростков гороха обнаружен разный характер изменения уровня АФК после инокуляции ризобиями в зависимости от способности макросимбионта к клубенькообразованию, а именно: снижение уровня АФК в корнях суперклубенькового мутанта и повышение у бесклубенькового мутанта [3]. По мнению авторов, это может свидетельствовать об участии АФК в регуляторных и защитных механизмах при взаимодействии симбионтов. Pauly et al. [99] считают, что АФК выполняют сигнальную роль в процессе симбиоза и их присутствие (H_2O_2) в клетках растения-хозяина необходимо для оптимального симбиотического взаимодействия. По данным Santos et al. [110], образование АФК наблюдается в инфекционных нитях при участии мембранно-связанной НАДФН-оксидазы. Ингибирование активности НАДФН-оксидазы с помощью специфического ингибитора подтверждает роль этого фермента в генерации АФК при ризобиальной инфекции [110]. Участие НАДФН-оксидазы на начальных этапах формирования бобово-ризобиального сим-

биоза подтверждено и в других работах [4, 84]. Так, по данным Васильевой и др. [4], наибольшая активность НАДФН-оксидазы в клетках проростков гороха связана с микросомальной фракцией, где она в 3-5 раз превышает активность в цитозольной фракции. Инокуляция проростков ризобиями не изменяла активность фермента в цитозольной фракции и в 1,7 раза уменьшала активность в микросомальной фракции через 24 ч после инокуляции. Изменения в активности фермента согласуются с данными о том, что уровень АФК в корнях гороха после инокуляции активным штаммом ризобий либо уменьшается (H_2O_2), либо не изменяется (O_2^-) [1, 2].

Влияние высоких доз минерального азота на функционирование НАДФН-оксидазы практически не изучено. По нашим данным, высокая доза нитратного азота (60 мМ) вызывает активацию фермента в микросомальной фракции корней этиолированных проростков гороха, что может быть объяснено неспецифической реакцией растения на стрессовый фактор. Инокуляция гороха ризобиями частично снимает активирующее действие высокой дозы азота на фермент, что, по-видимому, свидетельствует о влиянии сигнальных путей, запускаемых при взаимодействии *nod*-фактора ризобий с растительным рецептором, на экспрессию гена НАДФН-оксидазы. Тем не менее можно предполагать, что изменения в активности НАДФН-оксидазы являются одним из механизмов регуляции образования АФК на начальных этапах бобово-ризобиального симбиоза. Это подтверждается данными Lohar et al. [84], которые показали, что накопление транскриптов НАДФН-оксидазы в корнях люцерны коррелируют с изменением содержания H_2O_2 в первые часы после инокуляции проростков ризобиями.

Таким образом, на основании данных литературы можно утверждать, что в физиологических механизмах негативного влияния высоких доз минерального азота на формирование и функционирование бобово-ризобиального симбиоза задействованы по крайней мере три типа веществ: фитогормоны, АФК и фенольные соединения. Все они, очевидно, взаимосвязаны через сигнальные пути, экспрессирующие гены, продуктом которых являются вещества, способствующие или препятствующие симбиозу. В настоящее время наименее изученными в данной проблеме являются механизмы передачи сигналов от ризобиальных *nod*-факторов в геном растения-хозяина и участие в этом соединений растительного происхождения. В физио-

логически нормальных условиях бобовые растения, по-видимому, используют те же самые механизмы, что и при высоких дозах минерального азота в среде. Но в первом случае растение-хозяин использует эти механизмы для регуляции симбиоза (в частности, для авторегуляции инфицирования и клубенькообразования), а во втором – оно теряет способность управлять этим процессом(ами). Подтверждением этому могут быть исследования *Varbulova et al.* [35], которые показали важную роль на начальных стадиях формирования бобово-ризобиального симбиоза NIN-белка (*nodule inception*), экспрессия гена которого на безазотной среде увеличивалась в 20 раз спустя 24 ч после добавления к корням проростков *Lotus japonicus nod*-фактора. На среде с нитратами и аммонием (10, 20 мМ) экспрессия гена NIN-белка полностью исчезала через 24 ч после добавления *nod*-фактора, а процессы начального симбиотического взаимодействия (скручивание корневых волосков, образование инфекционных нитей, деление кортикальных клеток) ингибировались.

Заключение

По-видимому, следует согласиться с мнением *Sogopado et al.* [53], что «движущей силой» бобово-ризобиального симбиоза является безазотная среда и именно в отсутствие почвенного азота метаболизм макросимбионта в наибольшей степени подготовлен к симбиотическому взаимодействию с клубеньковыми бактериями (равно как и ризобии). Присутствие в ризосфере достаточных (или избыточных) концентраций минерального азота блокирует развитие симбиоза, а также функциональную активность ранее образованных клубеньков. Хотя симбиотрофные ризобии в принципе могут восстанавливать экзогенные нитраты, но это, по-видимому, не является их главной функцией *in planta*.

Следует отметить, что причинная связь фитогормонального, фенольного и окислительного обменов у макросимбионта с негативным влиянием высоких доз минерального азота на установление симбиоза с ризобиями является в настоящее время лишь видимой частью проблемы. Неизученным или малоизученным остается передача молекулярных сигналов ризобий в геном растения-хозяина. Прелюдией этого процесса является взаимодействие ризобиального *nod*-фактора с растительным рецептором (ами) на плазматической мембране. Можно предполагать, что в присутствии высоких доз минерального азота геном растения-хозяина

получает информацию от сигнальных молекул (АФК, АФА) по включению защитных механизмов, препятствующих установлению симбиоза [7]. Причина кроется в модификации метаболизма бобового растения под влиянием нитратного и аммонийного азота, что делает затруднительным установление симбиоза. В этой связи важно познание генетических и молекулярных механизмов симбиоза, что позволит выявить ключевые пути, ответственные за симбиоз и предложить генно-инженерные способы, повышающие эффективность симбиоза.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Васильева Г.Г., Миронова Н.В., Глянько А.К., Шепотько Л.Н.* Генерация супероксидных радикалов в проростках гороха при инокуляции азотфиксирующими бактериями разной совместности // С.-х. биология. – 2001. - № 3. – С. 79-83.
2. *Васильева Г.Г., Глянько А.К., Миронова Н.В.* Участие перекиси водорода на начальных этапах бобово-ризобиального симбиоза // С.-х. биология. – 2004. - № 3. – С. 101-105.
3. *Васильева Г.Г., Миронова Н.В., Лузова Г.Б., Глянько А.К.* Влияние инокуляции гороха азотфиксирующими бактериями разной эффективности и совместности на содержание перекиси водорода и активность каталазы в проростках // Агрохимия. – 2004. - № 6. – С. 68-73.
4. *Васильева Г.Г., Глянько А.К., Ищенко А.А. и др.* Активность НАДФН-оксидазы в зонах корня проростков гороха, различающихся по чувствительности к ризобиальной инфекции // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 2 (11). – С. 34-42.
5. *Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции* (ред. И.А. Тихонович, Н.А. Проворов). СПб.: Наука, 1998, 194 с.
6. *Глянько А.К., Митанова Н.Б., Макарова Л.Е., Васильева Г.Г.* Влияние N- соединений на рост клубеньковых бактерий в культуре и их взаимодействие с корнями проростков гороха // С.-х. биология. – 2008 (в печати).
7. *Глянько А.К., Васильева Г.Г.* Особенности действия активных форм кислорода и азота при бобово-ризобиальном симбиозе // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 3 (12). – С. 27-41.
8. *Глянько А.К., Акимова Г.П., Соколова М.Г. и др.* Защитно-регуляторные механизмы при развитии бобово-ризобиального симбиоза // Прикл. биохим. и микробиол. – 2007. – Т. 43, № 3. – С. 289-297.

9. *Дмитриев А.П.* Сигнальная роль оксида азота у растений // Цитология и генетика. – 2004. – Т. 38, № 4. – С.67-75.
10. *Кириченко Е.В.* Механизмы ингибирующего влияния минерального азота на процесс формирования бобово-ризобиальной системы // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 2. – С. 95-104.
11. *Кириченко Е.В., Маличенко С.М., Старченков Е.П.* Влияние различных концентраций минерального азота на жизнеспособность *Bradyrhizobium* в чистой культуре // Физиология биохимия культ. растений. – 1993. – Т. 25, № 1. – С. 24-27.
12. *Кретович В.Л.* Биохимия усвоения азота воздушными растениями. – М.: Наука, 1994. – 168 с.
13. *Латышева С.Е., Макарова Л.Е., Глянько А.К.* Формирование симбиотических отношений бобовых растений с *Rhizobium* в зависимости от дозы вносимого азота // Роль с.-х. науки в развитии АПК Приангарья. – Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2007. – С. 110-113.
14. *Майстренко Г.Г., Яковлева З.М.* Неравнозначность действия высоких доз минерального азота на разных этапах инфицирования бобовых растений // Известия Сиб. отд. АН СССР. – Сер. Биол. науки. – 1985. – Вып. 3 (18). – С. 31-35.
15. *Макарова Л.Е., Латышева С.Е., Путилина Т.Е.* Влияние фенольных соединений, выделяемых в темноте корнями гороха, на размножение *Rhizobium* // Прикл. биохим. и микробиол. – 2007. – Т. 43, № 4. – С. 479-485.
16. *Максимов И.В., Черепанова Е.А.* Про/антиоксидантная система и устойчивость растений к патогенам // Успехи соврем. биологии. – 2006. – Т. 126, № 3. – С. 250-261.
17. *Митанова Н.Б., Глянько А.К., Васильева Г.Г.* Влияние азотных соединений на адгезию и проникновение клубеньковых бактерий в ткани корней и рост этиолированных проростков гороха // Агробиохимия. – 2006. – № 10. – С. 52-55.
18. *Митанова Н.Б., Миронова Н.В., Глянько А.К.* Поглощение нитратов проростками гороха в зависимости от дозы азота и инокуляции клубеньковыми бактериями // Агробиохимия. – 2006. – № 1. – С. 32-33.
19. *Митанова Н.Б., Глянько А.К., Васильева Г.Г.* Возможные причины отрицательного влияния высоких доз азотных удобрений на формирование бобово-ризобиального симбиоза // Роль с.-х. науки в развитии АПК Приангарья: Материалы научно-практ. конф. – Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2007. – С. 103-107.
20. *Мишустин Е.Н., Шильникова В.К.* Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс. – М.: Наука, 1973. – С. 143-155.
21. *Новикова Т.И.* Структурно-функциональные особенности бобово-ризобиального симбиоза: Автореф. дисс... докт. биол. наук. – Новосибирск, 2004. – 40 с.
22. *Связывание* молекулярного азота клубеньковыми бактериями в симбиотических и культуральных условиях (ред. Е.П. Старченков). – Киев: Наукова думка, 1984. – 224 с.
23. *Сидорова К.К., Шумный В.К., Назарюк В.М. и др.* Симбиотическая азотфиксация: генетические, селекционные и эколого-агробиохимические аспекты. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», ИЦИГ СО РАН. – 2006. – С. 109-117.
24. *Проскураков С.Я., Конопляников А.Г., Иванников А.И., Скворцов В.Г.* Биология окиси азота // Успехи соврем. биологии. – 1999. – Т. 119, № 4. – С. 380-395.
25. *Реутов В.П., Сорокина Е.Г., Косицын Н.С.* Проблемы оксида азота и цикличности в биологии и медицине // Успехи соврем. биологии. – 2005. – Т. 125, № 1. – С. 41-65.
26. *Федоров М.В., Козлов И.В.* Влияние связанных соединений на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий в клубеньках сои и гороха и взаимоотношения между ними и бобовыми растениями // Микробиология. – 1954. – Т. 23, № 5. – С. 534-543.
27. *Федорова Е.А., Жизневская Г.Я., Альжаранова Ж.К., Измайлов С.В.* Фитогормоны в азотфиксирующих клубеньках бобовых растений // Физиология и биохимия культ. растений. – 1991. – Т. 23, № 5. – С. 426-438.
28. *Шумный В.К., Сидорова К.К., Клевенская И.Л. и др.* Биологическая фиксация азота. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 87-95.
29. *Яковлева З.М., Майстренко Г.Г.* Влияние минерального азота на бобово-ризобиальный симбиоз и его утилизация посредством симбиоза // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. – М.: Наука, 1985. – С. 190-194.
30. *Ahlawat A., Jain V., Nainawatee N.S.* Effect of low temperature and rhizospheric application of naringenin on pea – *Rhizobium leguminosarum* biovar *viceae* symbiosis // J. Plant Biochem. Biotechnol. – 1998. – V. 7, № 1. – P. 35-38.
31. *Anderson I.C., Levine J.S.* Relative rates of nitric oxide and nitrous oxide production by nitrifiers, denitrifiers, and nitrate respirers // Appl. Environ. Microbiol. – 1986. – V. 51, № 5. – P. 938-945.
32. *Apel K., Hirt H.* Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction //

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

- Annu. Rev. Plant Biol. – 2004. – V. 55. – P. 373-399.
33. *Ardourel M., Demont N., Debelle F. et al.* Rhizobium meliloti lipooligosaccharide nodulation factors: different structural requirements for bacterial entry into target root hair cells and induction of plant symbiotic developmental responses // Plant Cell. - 1994. - V. 6, № 10. – P. 1357-1374.
 34. *Arrese-Igor C., Michin F.R., Gordon A.J., Nath A.K.* Possible causes of the physiological decline in soybean nitrogen fixation in the presence of nitrate // J. Exp. Bot. – 1997. – V. 48, № 4. – P. 905-913.
 35. *Barbulova A., Rogato A., D'Apuzzo et al.* Differential effects of combined N sources on early steps of the Nod factor – dependent transduction pathway in *Lotus japonicus* // Mol. Plant-Microbe Interact. – 2007. – V. 20, № 8. – P. 994-1003.
 36. *Baudouin E., Pieuchot L., Engler G., Pauly N., Puppou A.* Nitric oxide is formed in *Medicago truncatula* – *Sinorhizobium meliloti* functional nodules // Mol. Microbe-Plant Interact. – 2006. – V. 19, № 9. – P. 970-975.
 37. *Becana M., Sprent J.* Nitrogen fixation and nitrate reduction in the root nodules of legumes // Physiol. Plant. - 1987. – V. 70, № 4. – P. 757-765.
 38. *Becana M., Minchin F.R., Sprent J.I.* Short-term inhibition of legume N₂ fixation by nitrate. Nitrate effects on nitrate reductase activities of bacteroids and nodule cytosol // Planta. – 1989. – V. 180, № 1. – P. 40-45.
 39. *Brewin N.L.* Development of the legume root nodule // Annu. Rev. Cell Biol. – 1991. – V. 7. – P. 191-226.
 40. *Bueno P., Soto M.J., Rodriguez-Rosales M.P. et al.* Time-course of lipoxygenase, antioxidant enzyme activities and H₂O₂ accumulation during the early stages of *Rhizobium* - legume symbiosis // New Phytol. – 2001. – V. 152, № 1. – P. 91-96.
 41. *Buffard D., Esnault R., Kondorosi A.* Role of plant defense in alfalfa during symbiosis // World J. Microbiol. Biotechnol. – 1996. – V. 12, № 2. – P. 175-188.
 42. *Caba J.M., Lluch C., Hervas A., Ligerio F.* Nitrate metabolism in roots and nodules of *Vicia faba* in response to exogenous nitrate // Physiol. Plant. – 1990. - V. 79, № 3. – P. 531-539.
 43. *Caba J.M., Regalde L., Ligerio F.* Nitrate-induced ethylene biosynthesis and the control of nodulation in alfalfa // Plant Cell Environ. – 1998. – V. 21, № 1. – P.87-93.
 44. *Caba J.M., Poveda J.L., Gresshoff P.M., Ligerio F.* Differential sensitivity of nodulation to ethylene in soybean cv. Bragg and a supernodulating mutant // New Phytol. – 1999. – V. 142, № 2. – P. 233-242.
 45. *Caba J.M., Centeno M.L., Fernandez B. et al.* Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type // Planta. – 2000. – V. 211, № 1. – P. 98-104.
 46. *Caetano-Analles G., Crist-Estes D.K., Bauer D.W.* Chemotaxis of *Rhizobium meliloti* to the plant flavone luteolin requires functional nodulation genes // J. Bacteriol. – 1988. – V. 170, № 7. – P. 3164-3169.
 47. *Carroll B.J., McNeil D.L., Gresshoff P.M.* A supernodulation and nitrate-tolerant symbiotic (nts) soybean mutant // Plant Physiol. – 1985. – V. 78, № 1. – P. 34-40.
 48. *Carroll B.J., Mathews A.* Nitrate inhibition of nodulation in legumes. // Molecular Biology of Symbiotic Nitrogen Fixation (ed. Gresshoff P.M.). – Boca Raton, FL: CRC Press Inc., 1990. – P. 159-180.
 49. *Cho M.-J., Harper J.E.* Effect of inoculation and nitrogen on isoflavonoid concentration in wild-type and nodulation-mutant soybean roots // Plant Physiol. – 1991. – V. 95, № 2. – P. 435-442.
 50. *Cho M.J., Harper J.E.* Effect of abscisic acid application on root isoflavonoid concentration and nodulation of wild type and nodulation-mutant soybean plants // Plant Soil. – 1993. – V. 153, № 1. – P. 145-149.
 51. *Cho M.J., Harper J.E.* Effect of localized nitrate application on isoflavonoid concentration and nodulation in split-root systems of wild-type and nodulation mutant soybean plants // Plant Physiol. – 1991. – V. 95, № 4. – P. 1106-1112.
 52. *Cooper J.E.* Multiple responses of rhizobia to flavonoids during legume root infection // Adv. Bot. Res. – 2004. – V. 41. – P. 1-62.
 53. *Coronado C., Zuanazzi J.A.S., Sallaud C. et al.* Alfalfa root flavonoid production is nitrogen regulated // Plant Physiol. – 1995. – V. 108, № 2. – P. 533-542.
 54. *Crawford N.M.* Nitrate: nutrient and signal for plant growth // Plant Cell. – 1995. - V. 7, № 7. – P. 859-868.
 55. *Dakora F.D.* Defining new roles for plant and rhizobial molecules in sole and mixed plant cultures involving symbiotic legumes // New Phytol. – 2003. – V. 158, № 1. - P. 39-49.
 56. *Day D.A., Carroll B.J., Delves A.C., Gresshoff P.M.* Relationship between autoregulation and nitrate inhibition of nodulation in soybeans // Physiol. Plant.-1989. – V. 75, № 1. – P.37-42.

57. Dordas C., Rivoal J., Hill R.D. Plant haemoglobins, nitric oxide and hypoxia stress // *Ann. Bot.* – 2003. – V. 91, № 2. – P. 173-178.
58. Ferguson B.J., Mathesius U. Signaling interactions during nodule development // *J. Plant Growth Reg.* – 2003. – V. 22, № 1. – P. 47-72.
59. Forde B.G. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2002. – V. 53. – P. 203-224.
60. Foucher F., Kondorosi E. Cell cycle regulation in the course of nodule organogenesis in *Medicago* // *Plant Mol. Biol.* – 2000. – V. 43, № 5-6. – P. 773-786.
61. Fred E.B., Graul J. The effect of soluble nitrogenous salts on nodule formation // *J. Amer. Soc. Agron.* – 1916. – V. 8, № 3. – P. 316-328.
62. Garcia-Mata C., Lamattina L. Abscisic acid, nitric oxide and stomatal closure – is nitrate reductase one of the missing links? // *Trends Plant Sci.* – 2003. – V. 8, № 1. – P. 20-26.
63. Geurts R., Bisseling T. *Rhizobium* Nod factor perception and signalling // *Plant Cell.* – 2002. – V. 14 (suppl.). – P. S239-S249.
64. Gremaud M.F., Harper J.E. Selection and initial characterization of partially nitrate tolerant nodulation mutants of soybean // *Plant Physiol.* – 1989. – V. 89, № 1. – P. 169-173.
65. Gresshoff P.M. Molecular genetic analysis of nodulation genes in soybean // *Plant Breed Rev.* – 1993. – V. 11. – P. 275-318.
66. Gresshoff P.M., Krotzky A.J., Mathews A. et al. Suppression of the symbiotic supernodulation symptoms of soybean // *J. Plant Physiol.* – 1988. – V. 132, № 4. – P. 417-423.
67. Gresshoff P.M. The importance of biological nitrogen fixation to new crop development // *Advances in new crops* (eds.: J. Janick, J.E. Simon). – Portland, OR: Timber Press. – 1990. – P. 113-119.
68. Gulden R.H., Vessey J.K. The stimulating effect of ammonium on nodulation in *Pisum sativum* L. is not long lived once ammonium supply is discontinued // *Plant Soil.* – 1997. – V. 195, N 1. – P. 195-205.
69. Guo Y.F., Chen F.J., Zhang F.S., Mi G.H. Auxin transport from shoot to root is involved in the response of lateral root growth to localized supply of nitrate in maize // *Plant Sci.* – 2005. – V. 169, № 5. – P. 894-900.
70. Gutierrez R.A., Gifford M.L., Poultney C. et al. Insights into the genomic nitrate response using genetics and the Sungenet Software system // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58, № 9. – P. 2359-2367.
71. Hansen A.P., Martin P., Buttery B.R., Park S.J. Nitrate inhibition of fixation in *Phaseolus vulgaris* L. cv. OAC Rico and a supernodulating mutant // *New Phytol.* – 1992. – V. 122, № 4. – P. 611-615.
72. Hartwig U.A., Joseph C.M., Phillips D.A. Flavonoids released naturally from alfalfa seeds enhance growth of *Rhizobium meliloti* // *Plant Physiol.* – 1991. – V. 95, № 3. – P. 797-803.
73. Halliwell B., Gutteridge J.M.C. Oxygen toxicity, oxygen radicals, transition metals, and disease // *Biochem. J.* – 1984. – V. 219, № 1. – P. 1-14.
74. Herrera M.A., Bedmar E.J., Olivares J. Effects of nitrate and light intensity on photosynthesis and nitrogen fixation in alfalfa plants // *J. Plant Physiol.* – 1987. – V. 128, № 4. – P. 467-472.
75. Herouart D., Bandouin E., Frenco P. et al. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: key role in the legume – *Rhizobium* symbiosis // *Plant Physiol. Biochem.* – 2002. – V. 40, № 6-8. – P. 341-346.
76. Hirsch A.M., Fang Y., Asad S., Kapulnik Y. The role of phytohormones in plant-microbe symbioses // *Plan Soil.* – 1997. – V. 194, № 1-2. – P. 171-184.
77. Jacobsen E., Nijdam H. A mutant showing efficient nodulation in the presence of nitrate // *The Pisum Newsletter.* – 1983. – V. 15. – P. 31-32.
78. Kanayama Y., Watanabe I., Yamamoto Y. Inhibition of nitrogen fixation in soybean plants supplied with nitrate. 1. Nitrite accumulation and formation of nitrosylhemoglobin in nodules // *Plant Cell Physiol.* – 1990. – V. 31, № 3. – P. 1385-1388.
79. Kanner J., Harel S., Granit R. Nitric oxide as an antioxidant // *Arch. Biochem. Biophys.* – 1991. – V. 289, № 1. – P. 130-136.
80. Lamattina L., Garcia-Mata C., Graziano M., Pagnussat G. Nitric oxide: the versatility of an extensive signal molecule // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2003. – V. 54. – P. 109-136.
81. Leshem Y.Y., Wills R.B.H., Ku V.V.V. Evidence for the function of the free radical gas nitric oxide (NO) as an endogenous regulating factor in higher plants // *Plant Physiol. Biochem.* – 1998. – V. 36, № 11. – P. 825-833.
82. Ligerio F., Lluch C., Olivares J. Evolution of ethylene from roots and nodulation rate of alfalfa (*Medicago sativa* L.) plants inoculated with *Rhizobium meliloti* as affected by presence of nitrate // *J. Plant Physiol.* – 1987. – V. 129, № 5. – P. 461-467.
83. Ligerio F., Lluch C., Olivares J. Evolution of ethylene from roots of *Medicago sativa* plants inoculated with *Rhizobium meliloti* // *J. Plant Physiol.* – 1986. – V. 125, № 4. – P. 361-365.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

84. Lohar D.P., Haridas S., Gantt J.S., Vanden Bosch K.A. A transient decrease in reactive oxygen species in roots leads to root hair deformation in the legume-rhizobium symbiosis // *New Phytol.* – 2007. – V. 173, № 1. – P. 39-54.
85. Lombardo M.C., Graziano M., Polacco J.C., Lamattina L. Nitric oxide functions as a positive regulator of root hair development // *Plant Signal. Behavior.* – 2006. – V. 1, № 1. – P. 28-33.
86. Mahmood T., Kaiser W.M., Ali R. et al. Ammonium versus nitrate nutrition of plants stimulates microbial activity in the rhizosphere // *Plant Soil.* – 2005. – V. 277, № 1-2. – P. 233-243.
87. Margna U., Laanest L., Margna E. et al. Azote-induced changes in the accumulation of buckwheat seedling flavonoids // *Известия АН Эстонской ССР.* – 1974. – Т. 23, № 4. – С. 289-304.
88. Manna A., Nandwala A.S., Sheorana I.S. et al. Ethylene evolution, H₂O₂ scavenging enzymes and membrane integrity of *Cicer arietinum* L. nodules as affected by nitrate and aminoethoxyvinylglycine // *J. Plant Physiol.* – 2002. – V. 159, № 4. – P. 347-353.
89. Mathesius U., Charon C., Rolfe B.G. et al. Temporal and spatial order of events during the induction of cortical cell divisions in white clover by *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* inoculation or localized cytokinin addition // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2000. – V. 13, № 6. – P. 617-628.
90. Meyer C., Lea U.S., Provan F. et al. Is nitrate reductase a major player in the plant NO (nitric oxide) game? // *Photosynth. Res.* – 2005. – V. 83, № 3. – P. 181-189.
91. Miller A.J., Fan X., Shen Q., Smith S.J. Amino acids and nitrate as signals for the regulation of nitrogen acquisition // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59, № 1. – P. 111-119.
92. Modolo L.V., Augusto O., Almeida I.M.G. et al. Nitrite as the major source of nitric oxide production by *Arabidopsis thaliana* in response to *Pseudomonas syringae* // *FEBS Lett.* – 2005. – V. 579, № 17. – P. 3814-3820.
93. Monza J., Delgado M.J., Bedmar E.J. Nitrate reductase and nitrite reductase activity in free-living cells and bacteroids of *Rhizobium loti* // *Plant Soil.* – 1992. – V. 139, № 2. – P. 203-207.
94. Molina-Favero C., Cteus C.M., Lanteri M.L. et al. Nitric oxide and plant growth promoting rhizobacteria: common features influencing root growth and development // *Adv. Bot. Res.* – 2007. – V. 46. – P. 1-33.
95. Neill S.J., Desikan R., Clarke A., Hanncock J.T. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 128, № 1. – P. 13-16.
96. Neill S.J., Bright J., Desikan R. et al. Nitric oxide evolution and perception // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59, № 1. – P. 25-35.
97. Novak K., Chovanec P., Skrdleta V. et al. Effect of exogenous flavonoids on nodulation of pea (*Pisum sativum* L.) // *J. Exp. Bot.* – 2002. – V. 53, № 375. – P. 1735-1745.
98. Oldroyd G.E.D., Engstrom E.M., Long S.R. Ethylene inhibits the Nod factor signal transduction pathway of *Medicago truncatula* // *Plant Cell.* – 2001. – V. 13, № 8. – P. 1835-1849.
99. Pauly N., Pucciariello C., Mandon K. et al. Reactive oxygen and nitrogen species and glutathione: key players in the legume-*Rhizobium* symbiosis // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57, № 8. – P. 1769-1776.
100. Pan B., Smith D.L. Preincubation of *B. japonicum* cells with genistein reduces the inhibitory effects of mineral nitrogen on soybean nodulation and nitrogen fixation under field conditions // *Plant Soil.* – 2000. – V. 223, № 1-2. – P. 237-244.
101. Pagnussat G.G., Simontacchi M., Lamattina L. Nitric oxide is required for root organogenesis // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 129, № 3. – P. 954-956.
102. Pankhurst C.E., Jones W.T. Effectiveness of lotus root nodules. III. Effect of combined on nodule effectiveness and flavolan synthesis in plant root // *J. Exp. Bot.* – 1979. – V. 30, № 6. – P. 1109-1118.
103. Patriarca E.J., Tate R., Iaccarino M. Key role of bacterial NH₄⁺ metabolism in *Rhizobium*-plant symbiosis // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2002. – V. 66, № 2. – P. 203-222.
104. Penmetsa R.V., Cook D.R. A legume ethylene-insensitive mutant hyperinfected by its rhizobial symbiont // *Science.* – 1997. – V. 275, № 5299. – P. 527-530.
105. Phillips D.A. Abscisic acid inhibition of root nodule initiation in *Pisum sativum* // *Planta.* – 1971. – V. 100, № 3. – P. 181-190.
106. Phillips D.A., Torrey J.G. Studies on cytokinin production by *Rhizobium* // *Plant Physiol.* – 1972. – V. 49, № 1. – P. 11-15.
107. Ramu S.K., Peng H.M., Cook D.R. Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the early nodulin gene *rip1* in *Medicago truncatula* // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2002. – V. 15, № 6. – P. 522-528.
108. Reiter C.D., Teng R.J., Beckman J.S. Superoxide reacts with nitric oxide to nitrate tyrosine at physiological pH via peroxynitrite // *J. Biol. Chem.* – 2000. – V. 275, № 42. – P. 32460-32466.
109. Richardson D.A., Jordan D.C., Garrard E.H. The influence of combined nitrogen on nodulation and

- nitrogen fixation by *Rhizobium meliloti* // *Canad. J. Plant Sci.* – 1957. – V. 37, № 3. – P. 205-214.
110. Santos R., Herouart D., Sigaud S. et al. Oxidative burst in alfalfa-*Sinorhizobium meliloti* symbiotic interaction // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2001. – V. 14, № 1. – P. 86-89.
 111. Scibe U., Smith K.A., Fowler D. Nitrification and denitrification as sources of nitric oxide and nitrous oxide in a sandy loam soil // *Soil Biol. Biochem.* – 1993. – V. 25, № 11. – P. 1527-1536.
 112. Scheible W.R., Morcuende R., Czechowski T. et al. Genome-wide reprogramming of primary and secondary metabolism, protein synthesis, cellular growth processes, and the regulatory infrastructure of *Arabidopsis* in response to nitrogen // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 136, № 1. – P. 2483-2499.
 113. Shimoda U., Nagata M., Suzuki A. et al. Symbiotic rhizobium and nitric oxide induce gene expression of non-symbiotic hemoglobin in *Lotus japonicus* // *Plant Cell Physiol.* – 2005. – V. 46, № 1. – P. 99-107.
 114. Silveira J.A.G., Matos J.C.S., Cecatto V.M. et al. Nitrate reductase activity, distribution, and response to nitrate in two contrasting *Phaseolus* species inoculated with *Rhizobium* spp. // *Environ. Exp. Bot.* – 2001. – V. 46, № 1. – P. 37-46.
 115. Soto M.J., Sanjuan J., Olivares J. Rhizobia and plant-pathogenic bacteria: common infection weapons // *Microbiol.* – 2006. – V. 152, № 11. – P. 3167-3174.
 116. Stohr C., Strube F., Marx G., Ulrich W.R., Rockel P. A plasma membrane-bound enzyme of tobacco roots catalyses the formation of nitric oxide from nitrite // *Planta.* – 2001. – V. 212, № 5-6. – P. 835-841.
 117. Stohr C., Stremmlau S. Formation and possible roles of nitric oxide in plant roots // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57, № 3. – P. 463-470.
 118. Streeter J. Inhibition of legume nodule formation and N₂ fixation by nitrate // *CRC Crit. Rev. Plant Sci.* – 1988. – V 7. – P. 1-23.
 119. Suzuki A., Akune M., Kogiso M. et al. Control of nodule number by the phytohormone abscisic acid in the roots of two leguminous species // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V. 45, № 7. – P. 914-922.
 120. Signora L., De Smet I., Foyer C.H., Zwang H. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in *Arabidopsis* // *Plant J.* – 2001. – V. 28, № 6. – P. 655-662.
 121. Tischner R. Nitrate uptake and reduction in higher and lower plants // *Plant Cell Environ.* – 2000. – V. 23, № 10. – P. 1005-1024.
 122. Trichant J-C., Rigaud J. Nitrite and nitric oxide as inhibitors of nitrogenase from soybean bacteroids // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1982. – V. 44, № 6. – P. 1385-1388.
 123. Tun N.N., Holk A., Scherer F.E. Rapid increase of NO release in plant cell cultures induced by cytokinin // *FEBS Lett.* – 2001. – V. 509, № 2. – P. 174-176.
 124. Vasse J., de Billy F., Truchet G. Abortion of infection during the *Rhizobium meliloti* – alfalfa symbiotic interaction is accompanied by a hypersensitive reaction // *Plant J.* – 1993. – V. 4, № 3. – P. 555-566.
 125. Vasilieva G., Mironova N., Glyanko A. Low above-zero temperature effect in the root zone on nitrate reductase activity and nitrate content in pea organs with stage of growth // *J. Plant Nutr.* – 1999. – V. 22, № 6. – P. 967-976.
 126. Vessey J.K., Waterer J.G. In search of the mechanism of nitrate inhibition of nitrogenase activity in legume nodules: Recent developments // *Physiol. Plant.* – 1992. – V. 84, № 1. – P. 171-176.
 127. Vessey J.K., Bollman M.I. Differential effects of nitrate and ammonium supply on nodule initiation, development, and distribution on roots of pea (*Pisum sativum*) // *Can. J. Bot.* – 2006. – V. 84, № 6. – P. 893-903.
 128. Vieweg M.F., Hohnjec N., Kuster H. Two genes encoding different truncated haemoglobins are regulated during root nodule and arbuscular mycorrhiza symbioses of *Medicago truncatula* // *Planta.* – 2005. – V. 220, № 5. – P. 757-766.
 129. Wang K.L-C., Li H., Ecker J.R. Ethylene biosynthesis and signalling networks // *Plant Cell.* – 2002. – V. 14, Supl. – P. 131-151.
 130. Wang R., Xing X., Crawford N. Nitrite acts as a transcriptome signal at micromolar concentrations in *Arabidopsis* roots // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 145, № 4. – P. 1735-1745.
 131. Waterer J.G., Vessey J.K., Raper C.D. Stimulation of nodulation in field peas (*Pisum sativum*) by low concentrations of ammonium in hydroponic culture // *Physiol. Plant.* – 1992. – V. 86, № 2. – P. 215-220.
 132. Wink D.A., Cook J.A., Pacelli R. et al. Nitric oxide (NO) protects against cellular damage by reactive oxygen species // *Toxicol. Lett.* – 1995. – V. 82/83. – P. 221-226.
 133. Wojtaszek P., Stobiecki M., Gulewicz K. Role of nitrogen and plant growth regulators in the exudation and accumulation of isoflavonoids by roots of intact white lupin (*Lupinus albus* L.) // *J. Plant Physiol.* – 1993. – V. 142, № 7. – P. 689-694.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ

134. Yamasaki H., Sakihama Y. Simultaneous production of nitric oxide and peroxyxynitrite by plant nitrate reductase: *in vitro* evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species // FEBS Lett. – 2000. – V. 468, № 1. – P. 89-92.
135. Zhang F., Smith D.L. Preincubation of *Bradyrhizobium japonicum* with genistein accelerates nodule development of soybean at suboptimal root zone temperatures // Plant Physiol. – 1995. - V. 108, № 3. – P. 961-968.
136. Zhao D-Y., Tian Q-Y., Li L-H., Zhang W-H. Nitric oxide is involved in nitrate-induced inhibition of root elongation in *Zea mays* // Ann. Bot. – 2007. – V. 100, № 3. – P. 497-503.
137. Zwang H., Jennings A., Barlow P.W., Forde B.G. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1999. – V. 96, № 11. – P. 6529-6534.

Поступила в редакцию
01.04.2008 г.

PHYSIOLOGICAL MECHANISMS OF NEGATIVE INFLUENCE OF HIGH DOSES OF MINERAL NITROGEN ON LEGUME-RHIZOBIAL SYMBIOSIS

A. K. Glyan'ko, N. B. Mitanova

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry
Siberian Division of the Russian Academy Sciences
(Irkutsk, Russia)*

The literary date on studying physiological mechanisms of influence of high doses of mineral nitrogen (nitrates, ammonium) on an establishment legume-rhizobial symbiosis and its functioning are generalized. Thus the special attention is given participation phytohormonic, phenolic and oxidizing exchanges of the plant-host. Close connection between the specified exchanges is emphasized during inhibition of formation and functioning legume-rhizobial symbiosis in conditions of superfluous supply of plants mineral nitrogen.

Key words: *nitrates, ammonium, legume-rhizobial symbiosis, ethylene, cytokinin, abscisic acid, auxin, phenolic compounds, reactive oxygen species (ROS), reactive nitrogen species (RNS)*

ФІЗИОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ НЕГАТИВНОГО ВПЛИВУ ВИСОКИХ ДОЗ МІНЕРАЛЬНОГО АЗОТУ НА БОБОВО-РИЗОБІАЛЬНИЙ СИМБІОЗ

А. К. Глянько, Н. Б. Мітанова

*Сибірський інститут фізіології і біохімії рослин
Сибірського відділення Російської академії наук
(Іркутськ, Росія)*

Узагальнені літературні дані з вивчення фізіологічних механізмів впливу високих доз мінерального азоту (нітратів, амонію) на утворення бобово-ризобіального симбіозу і його функціонування. При цьому особлива увага приділяється участі фітогормонального, фенольного і окиснювального обмінів рослини-живителя в симбіозі. Підкреслюється тісний зв'язок між вказаними обмінами в процесах інгібування формування і функціонування бобово-ризобіального симбіозу за умов надмірного постачання рослин мінеральним азотом.

Ключові слова: *нітрати, амоній, бобово-ризобіальний симбіоз, абсцизова кислота, ауксини, цитокініни, етилен, фенольні сполуки, активні форми кисню (АФК), активні форми азоту (АФА)*