

РЕЦЕНЗІЇ

Н. А. Проворов, Н. И. Воробьев
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНОГО
СИМБИОЗА

Под редакцией И. А. Тихоновича. Санкт-Петербург: Информнавигатор, 2012. – 400 с.

Авторы монографии – сотрудники Всероссийского НИИ сельскохозяйственной микробиологии РАСХН – известные научной общественности как специалисты в области изучения растительно-микробных сообществ (РМС) – симбиозов. Написанная ими книга представляет сводку современных знаний о закономерностях становления мутуалистических взаимоотношений между растительными и микробными организмами с анализом и обобщением накопленных научных данных о генетических, физиологических, морфологических, экологических и других особенностях РМС с точки зрения эволюционного развития симбиоза.

Общий объем монографии 25 усл. печ. л. Книга включает Введение, 6 глав, Синописис, Приложение, Предметный и Именной указатели. Во Введении авторы подчеркивают, что РМС – стремительно развивающееся направление современной биологии с четко выраженными фундаментальными и прикладными аспектами. Определяется основная задача монографии, заключающаяся в эволюционном анализе теоретических концепций и экспериментальных фактов о РМС. Отмечается возможное применение подходов и выводов эволюционной генетики РМС при изучении других типов межвидовых отношений. Используя новый подход в изучении РМС – эволюционный континуум, авторы выделяют ключевые и движущие силы РМС и его экологические последствия. Подчеркивается необходимость рассмотрения растения как организма, который «делегировать» многие жизненно важные функции микроорганизмам, что позволяет, по мнению авторов, избежать растительному организму чрезмерного усложнения генома. Отмечается, что формирование культурной флоры сопровождалось резким падением хозяйственной эффективности РМС, связанным с интенсивным использованием химических средств в современной земледелии.

В главе 1 «Растительно-микробные симбиозы как объекты эволюционной биологии» рассмотрены несколько модельных систем РМС: бобово-ризобиальный симбиоз, микориза, эндофитные и эпифитные ассоциации. Из азотфиксирующих симбиозов авторы большое внимание уделяют бобово-ризобиальному симбиозу, рассматривая такие вопросы как онтогенез и регуляция развития клубеньков, специфичность и сигнальные взаимодействия (узнавание, передача сигналов, защитные реакции, системный контроль симбиоза), метаболическая интеграция (кислородная регуляция, С- и N-метаболизм, генетическая регуляция, метаболизм опинов). В разделе «Симбиозы с N₂-фиксирующими цианобактериями» (*Nostos*, *Anabaena*) описан ряд существенных различий в их структуре и функциях, определяемых низкой зависимостью цианобактерий от растения-хозяина, так как они, в отличие от ризобий, способны к фотосинтезу и не нуждаются в продуктах фиксации CO₂. Следующий раздел главы посвящен ризосферной и эндофитной азотфиксации. На примере *Azospirillum* авторами показана N₂-фиксирующая и гормон-продуцирующая активность ассоциативных бактерий. Отмечается, что растения регулируют ризосферную азотфиксацию путем выделения корневых экссудатов, главным образом органических кислот и сахаров. Взаимодействие ризобактерий с корнями имеет ряд сходных стадий с клубенькообразованием, включая поверхностные взаимодействия клеток и гормональную регуляцию. Однако механизмы регуляции этих взаимодействий различные. Отмечается, что эндофитная система не отделена резкой гранью от ризосферной (эпифитной) ассоциации. При эпифитной системе бактерии проникают через разрывы в эпидермисе и системно распространяются по различным тканям и органам растения, осуществляя, как и азоспириллы, азотфиксацию и синтез фитогормонов. Рассмотрены компоненты тройной симбиотической системы, в которой почвенные и симбиотические грибы являются для эндофитов постоянными хозяевами, а растение – промежуточным хозяином. Этот симбиоз также позволяет растению получать от эндофитов усваиваемый азот и ростстимулирующие гормоны и не вызывает у него патогенных эффектов.

РЕЦЕНЗІЇ

Микоризы – наиболее широко распространенный тип РМС, который растения формируют с грибами на корнях. Подчеркивается, что зависимость большинства растений от микоризных грибов – экологически облигатная. Микоризные симбиозы разделяют на эндомикоризы (арбускулярная микориза – АМ) и эктомикоризы (ЭМ), различающиеся по глубине проникновения гриба в ткани корня. АМ – наиболее широко распространенный тип, формируемый 80-90% наземных растений. Подробно рассмотрены онтогенез, генетика развития, метаболизм АМ. Подчеркивается, что формирование арбускулярной микоризой внекорневых гиф имеет большую адаптивную значимость для обоих партнеров: трофическую – для растения-хозяина и репродуктивную – для микобионта. Изучение генетики развития позволило выявить сходство механизмов регуляции АМ и клубенькообразования. Так, в корнях люцерны из выявленных 300-400 генов не менее 100 являются общими для развития микоризы и клубеньков. Изучение метаболических функций АМ связано со снабжением растения-хозяина минеральными элементами, особенно фосфором. Метаболизм микобионта характеризуется активным поступлением от хозяина С-соединений, которые активно поглощаются межклеточными гифами и арбускулами. При рассмотрении ЭМ отмечено, что большинство этих грибов могут развиваться без растений, по сапрофитному типу. Интересные сведения приведены авторами об архидной микоризе – «загадочном явлении» в природе. Суть этого микоризного взаимодействия заключается в том, что растения семейства Орхидные не способны осуществлять прорастание семян и раннее развитие без помощи микобионта, получая от него для этих процессов С-соединения.

Рассматриваемые в этой главе защитные симбиозы являются одной из основных адаптивных стратегий РМС, роль которых заключается в защите растений от патогенных микроорганизмов и животных-фитофагов. В симбиозах этого типа растение предоставляет микроорганизмам трофические и энергетические продукты, компенсируя ущерб, который могут нанести ему его антагонисты. В этой связи авторы рассматривают две стратегии – эпифитную и эндофитную. К первой стратегии относятся ризосферные бактерии, создающие защитные барьеры на поверхности корней. Эти бактерии рода *Pseudomonas* (и некоторые другие), известные под общим названием PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria), предотвращают заражение растений патогенными грибами с использованием различных механизмов. Из них наиболее изучены механизмы, связанные с генерацией антибиотиков и конкуренцией за источники питания. Большую роль в стимулировании защитных функций PGPR играют бактериальные фитогормоны, корневые экссудаты. Эндофитная стратегия защиты включает токсин-образующие грибы и бактерии. Среди них большое значение придается спорыньевым грибам, которые обитают в тканях злаков и кормовых растений. Авторы делают вывод, что при защитных симбиозах взаимодействие растений и микроорганизмов находится на грани мутуализма и антагонизма. В заключении главы авторы отмечают, что РМС компенсируют экологические ограничения, связанные с прикрепленным образом жизни растений и их неспособностью самостоятельно усваивать некоторые питательные вещества почвы. Функциональное разнообразие РМС дополняется обширной группой эндофитов, повышающих устойчивость своих хозяев к абиотическим стрессам.

Глава 2 посвящена макроэволюции РМС, под которой авторы понимают приобретение организмами новых структур и функций, сопровождаемых изменениями в генетическом аппарате. В отличие от макроэволюции, процесс микроэволюции характеризуется адаптацией организма к действию конкретных экологических факторов и не требуют существенных изменений в структурно-функциональной и генетической организации. Авторы отмечают, что симбиозы являются весьма удобными моделями для выяснения соотношений между макро- и микроэволюционными процессами. В данной главе дается общая картина эволюции РМС и исторические взаимоотношения между основными типами симбиоза и зависимость от четырех факторов: типа влияния микроорганизмов на жизнеспособность растения (мутуализм или антагонизм), трофической формы взаимодействия (биотрофия, некротрофия), типа симбиоза (факультативный, экологически или генетически облигатный), нахождения микробного партнера в организме хозяина (эпифитное, эндофитное, внутриклеточное). В разделе «Происхождение симбиозов» АМ рассматривается как анцестральный (предковый) симбиоз, когда наземные растения с самого начала своего существования находились в глубокой зависимости от симбиотических грибов. Рассмотрены вопросы происхождения АМ-грибов, становления симбио-

трофии у растений, эволюции симбиотической специфичности. Авторы делают вывод, что в эволюции симбиозов важным является возрастание специфичности взаимодействия симбионтов. В разделе «Эволюция микроорганизмов в системах симбиоза» рассмотрен большой круг вопросов на основе трофических и защитных симбиозов. Доказывается, что стратегия эволюции мутуализма является наиболее стабильной формой симбиоза, обеспечивающей высокую продуктивность и экологическую устойчивость надвидовой системы. Большое внимание авторы уделяют рассмотрению эволюции клубенькообразования у двудольных, рассматривая такие вопросы как: преадаптация, симбиотическая специфичность, ниши для симбиотических микроорганизмов, гистогенез клубеньков, прогрессивная и редуцирующая эволюция, эволюция симбиотических генов растений. Отмечается роль рецепторных киназ с LysM-доменами в связывании Nod-фактора как преадаптация к ранним стадиям бобово-ризобийного симбиоза; наличие факторов DM12 и DM13 как преадаптация к внутриклеточному симбиозу (образование бактериоидов) и гормональная активность как преадаптация к образованию примордия клубенька и его морфогенезу.

Рассматривая вопрос о происхождении ризобий, авторы считают, что вероятными предками ризобий могут быть бактериальные сожители микоризных грибов, у которых впервые возникла система Nod-факторов. Делается вывод, что большинство современных форм РМС были исходно полезными для растений-хозяев. При этом многие типичные фитопатогены являются «побочными продуктами» эволюции мутуализма.

В главе 3 «Генетические механизмы эволюции бактерий – симбионтов растений» проанализированы генетические и молекулярные механизмы становления различных типов РМС на примере клубеньковых бактерий. Рассмотрение эволюции геномов ризобий включает такие вопросы как состав и пластичность геномов, их архитектура и динамика; мобильность *sym*-генов; комбинантная эволюция; динамика хозяйской специфичности. В разделе главы «Бактериальные популяции в системах «растение–почва»» акцентируется внимание на значении для микроэволюции ризобий так называемых циклов «инфекций и освобождений» (ИО-циклы), которые включают конкуренцию между разными штаммами за инокуляцию растения-хозяина и выход ризобий в почву после отмирания клубеньков. Эти процессы приводят к изменениям пространственной и генетической структуры микробных популяций и контролируются генотипами обоих партнеров. При рассмотрении горизонтального переноса генов (ГПГ) подчеркивается важная роль этого процесса в эволюции ризобий. Однако механизмы ГПГ в микроэволюции неясны. При анализе «модели «утраты и приобретения» *sym*-генов подчеркивается, что максимальная приспособленность ризобий в системах «хозяин–среда» достигается в результате активной циркуляции *sym*-генов между разными штаммами и благодаря ИО-циклам. Генетические механизмы возникновения ризобий рассматриваются по одному из возможных путей возникновения ризобий: PGPR → эндофиты → клубенькообразующие бактерии. В заключении авторы констатируют, что горизонтальный перенос генов в сочетании с естественным отбором обеспечивает быструю эволюцию новых видов симбиотических бактерий в системе «хозяин–среда». В то же время остаются не совсем понятными пути формирования у симбиотических бактерий мутуалистических признаков, приносящих непосредственную пользу растениям-хозяевам.

В главе 4 «Эволюция признаков мутуализма у симбиотических бактерий» авторы на основе предложенных ими методов математического моделирования делают попытку реконструкции процессов коэволюции бобовых и ризобий. Отмечается, что математическое моделирование позволяет выдвигать гипотезы об экологических факторах и молекулярных механизмах этой эволюции и открывает возможности экспериментальной проверки этих гипотез. На основе математического моделирования авторами рассмотрена коэволюция партнеров на повышение эффективности симбиоза, включающая модель микроэволюционного цикла, динамику систем мутуализма, качественное и количественное варьирование признаков симбиоза и другие вопросы. Основной вывод авторов по математическому моделированию эволюции РМС состоит в доказательстве возможности трансформации симбиотической системы в новый целостный организм, который означает переход от экологически облигатного, не наследуемого мутуализма, к генетически облигатному – вертикально наследуемому мутуализму.

РЕЦЕНЗІЇ

В 5-й главе монографии «Эволюция растительно-микробных симбиозов в условиях агроценоза» авторы отмечают, что выявленные закономерности естественной эволюции РМС составляют основу «для разработки путей и методов генетического улучшения (искусственной эволюции) симбиозов» и использования их в сельском хозяйстве. В этом аспекте авторы ссылаются на Ч. Дарвина, который впервые постулировал необходимость «переноса знаний» между эволюционной биологией и агробиологией. Теоретической основой для «эволюции, направляемой волей человека» является Закон гомологических рядов и Теория центров происхождения культурных растений Н.И. Вавилова. Примечательно, что центры происхождения растений являются и центрами разнообразия их патогенов, и источниками исходного материала для селекции растений на устойчивость к патогенам. Авторы подчеркивают, что РМС имеет огромный потенциал для использования в практических целях, но его эффективность не достигает потенциального уровня из-за действия различных факторов. Из них доместикация и селекция растений являются важнейшими факторами, которые имеют два важных для определения эффективности симбиоза последствия – образование клубеньков и эффективность N_2 -фиксирующей системы. Влияние этих факторов проявляется в снижении вклада симбиотрофного питания в метаболизм растений и в перестройке микробных сообществ почвы, где начинают преобладать новые симбиотические штаммы с высокой конкурентной способностью и с низким уровнем N_2 -фиксации. Анализируя эту проблему авторы рассматривают такие вопросы как симбиотический потенциал культурных растений, симбиотические микроорганизмы при доместикации растений. Генетический полиморфизм эффективных симбиозов анализируется при рассмотрении вкладов партнеров в эффективность симбиоза, изменчивость и наследуемость симбиотических признаков. Детально рассмотрены генетико-эволюционные основы улучшения симбиотических систем, селекция и конструирование бактерий и растений. В этой связи весьма перспективной является возможность трансгенеза у различных бобовых с целью повышения эффективности бобово-ризобияльного симбиоза. Например, перенос генов контроля дифференцировки бактериоидов в сою из гороха или перенос генов синтеза уреидов от сои к гороху. В заключении главы авторы очерчивают задачи, которые необходимо решить с целью создания эффективных РМС в агроценозах, утраченных при доместикации и селекции. Подчеркивается реальность решения задачи конструирования РМС у небобовых растений. Создание экологически устойчивых агросистем будет сопровождаться заменой интенсивного земледелия на растительно-микробные сообщества, способные развивать высокую продуктивность при низких энергетических затратах и минимальной антропогенной нагрузке на окружающую среду.

В последней, шестой, главе монографии авторы по сути обобщают фактический материал изложенный в предыдущих главах и очерчивают теоретические основы генетической интеграции растений и микроорганизмов для улучшения существующих и конструирования принципиально новых РМС, которая должна базироваться на имеющихся научных знаниях об эволюции симбиоза и переносе их из сферы фундаментальной науки в прикладную экологию, агробиологию и биотехнологию. Отмечается, что в природных условиях для формирования экологически эффективного симбиоза необходима длительная коэволюция партнеров, в то время как в агроценозах она может быть существенно ускорена применением знаний и методов генетики, селекции и биотехнологии.

В Синописе авторы в хронологическом порядке описывают фундаментальные аспекты этапов изучения растительно-микробных ассоциаций, начиная с открытия инфекционных заболеваний растений и публикацией в 1879 году немецким фитопатологом и микологом Антоном де Барри статьи «Явление симбиоза» («Die Erscheinung der Symbiose»). В Приложении приводится перевод с немецкого языка этой статьи (доклада) А. де Барри, в которой (ом) он впервые ввел в научный обиход термин «симбиоз». В Предметном Указателе в алфавитном порядке и с указанием страниц приведены научные термины, родовые и видовые названия микроорганизмов и растений, употреблявшиеся в тексте.

Оценивая монографию в целом, следует прежде всего отметить колоссальный и кропотливый труд авторов по обобщению и анализу накопленных знаний в области изучения растительно-микробного симбиоза в эволюционном аспекте, что подтверждается собственными данными и большим списком цитируемой литературы, которая приводится в конце каждой главы. Экспериментальный материал иллюстрирован большим количеством таблиц и превос-

РЕЦЕНЗІЇ

ходно выполненных рисунков. В монографии четко прослеживается тактика и стратегия в изложении научного материала и в перспективах исследований. Заслуживают большого внимания предложенные авторами методы математического моделирования эволюционного процесса РМС, хотя без соответствующей математической подготовки они будут понятны не каждому читателю. В качестве замечания можно отметить встречающиеся в тексте повторения, но это, по нашему мнению, не мешает восприятию материала.

Книга будет полезна широкому кругу биологов: генетикам, биохимикам, физиологам, микробиологам, экологам, специалистам в области селекции, генной инженерии, биотехнологии, а также аспирантам и студентам соответствующих специальностей вышших учебных заведений.

© 2014 г. **А. К. Глянько**
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Сибирский институт физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения Российской академии наук
(Иркутск, Россия)*