

ОГЛЯДИ

УДК 581.138.1

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОТА – ВОЗМОЖНЫЕ МЕДИАТОРЫ СИСТЕМНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ У БОБОВЫХ ПРИ ДЕЙСТВИИ РИЗОБИАЛЬНОЙ ИНФЕКЦИИ

© 2017 г. А. К. Глянько, А. А. Ищенко

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

«Сибирский институт физиологии и биохимии растений»

Сибирского отделения Российской академии наук

(Иркутск, Россия)

Обобщены данные об участии активных форм кислорода (АФК) и азота (АФА) в процессах жизнедеятельности растений. Особое внимание обращается на их физиологическую роль при мутуалистическом взаимодействии бобовых растений (*Fabaceae*) и клубеньковых бактерий (*Rhizobiaceae*). Подчеркивается, что АФК и АФА – ключевые метаболиты при стрессовых воздействиях на растения. Для $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO и Ca^{2+} характерно волновое распространение как системного сигнала на длинные дистанции. Особую роль при этом играют мембранная НАДФН-оксидаза как генератор АФК и оказывающие влияние на ее функциональную активность NO и Ca^{2+} . Охарактеризован оксид азота как многофункциональная сигнальная молекула. Подчеркивается, что у растений, в отличие от животных организмов, существуют множественные пути синтеза NO . Обращается внимание на схожесть процессов устойчивости растений к инвазии патогенных бактерий и ризобий на начальных стадиях их проникновения. При воздействии на растения как патогенов, так и симбиотических бактерий активируется НАДФН-оксидаза. Рассмотрена зависимость формирования бобово-ризобиального симбиоза от H_2O_2 и NO . Высказывается предположение, что соотношение в клетке NO , $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 и $ONOO^-$ определяет сверхчувствительную реакцию клетки при действии экстремальных факторов на растение как при патогенезе, так и при симбиотическом взаимодействии. Приводятся схемы взаимосвязи сигнальных молекул и иммунных реакций у инфицированного ризобиями бобового растения.

Ключевые слова: *Rhizobium*, активные формы кислорода (АФК) и азота (АФА), сигнальные посредники ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO , Ca^{2+}), бобово-ризобиальный симбиоз

Симбиоз бобовых растений (*Fabaceae*) с клубеньковыми бактериями (*Rhizobiaceae*) по своей природе мутуалистическое взаимодействие, в котором оба организма получают пользу: растение – усваиваемый им минеральный азот в виде $NH_3-NH_4^+$, а клубеньковые бактерии (ризобии) – органические соединения (дикарбоновые кислоты), необходимые для их жизнедеятельности в симбиотических образованиях – корневых клубеньках. На начальных

стадиях инвазии и при нарушении регуляции бобово-ризобиальный симбиоз (БРС) имеет сходство с фитопатогенной системой, в становлении и развитии которой важную роль играют АФК и АФА – активные радикальные и нерадикальные формы кислорода и азота ($O_2^{\cdot-}$, $\bullet OH$, H_2O_2 , 1O_2 , $ONOO^-$ и др.), предшественниками которых являются молекулярный кислород или азот (Полесская, 2007; Del Rio, 2015).

Активные формы кислорода (АФК)

Компартментами интенсивной генерации АФК у растений являются фотосистема, пероксисомы, плазмалемма, дыхательная цепь митохондрий и другие структуры клетки, где образование АФК происходит в результате одно-

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

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОТА

электронного восстановления O_2 в ферментативных и неферментативных реакциях (Мерзляк, 1989; Foyer, Noctor, 2003; Navrot et al., 2007; Mittler, 2017). Воздействие на клеточные структуры стрессовых факторов ведет к активации сигнальных систем, вторичными посредниками которых являются АФК. Специфичность ответа растительного организма на АФК зависит от многих факторов – химических особенностей АФК, места их генерации, фазы развития растения, воздействия на организм стрессовых факторов и взаимодействия с другими сигнальными молекулами: оксидом азота (NO), фитогормонами, салициловой и жасмоновой кислотами, продуктами липидного и фенольного обменов (Вахтер et al., 2014). АФК – ключевые игроки в стрессовом сигналинге растений (Колупаев, Карпец, 2014; Вахтер et al., 2014).

Важная роль в распространении системного сигнала, инициирующего приобретенную устойчивость растения, принадлежит сигнальным молекулам (Heil, Top, 2008; Liu et al., 2016; Schmidt et al., 2016). В этой связи следует прежде всего отметить такие молекулы и ионы как H_2O_2 , O_2^- и Ca^{2+} , волновая природа распространения которых в клетках растений доказана в ряде работ (Miller et al., 2009; Mittler et al., 2011; Montiel et al., 2016; Gilroy et al., 2016). Эти авторы показали наличие H_2O_2 и кальциевых волн, выполняющих функцию системного сигнала на длинные дистанции – от одной клетки к другой и от одного органа к другому, связанного с формированием системной устойчивости к действию внешнего стрессора. Главную роль в этих процессах играет НАДФН-оксидаза – генератор АФК, активность которой связана с Ca^{2+} -сигналом и Ca^{2+} -регулируемыми киназами (Steinhorst, Kudle, 2013). Начальная активация притока Ca^{2+} в цитоплазму под воздействием стрессовых факторов вызывает усиление активности мембранной НАДФН-оксидазы, которая инициирует дальнейшие циклы притока кальция в цитозоль и распространение сигнала к смежным клеткам. Необходимо отметить, что НАДФН-оксидаза модулируется Ca^{2+} -зависимым сигналингом через мотивы EF-рука (Глянько, Ищенко, 2010), что свидетельствует о тесном взаимодействии АФК и Ca^{2+} при передаче сигнала от клетки к клетке (рис. 1).

Активные формы азота (АФА)

С АФК взаимодействуют активные формы азота (АФА), выступающие как сигнальные молекулы, а также как токсические соединения и инициаторы защитных реакций у растения

(Del Rio, 2015). К АФА прежде всего относят оксид азота (NO) – липофильную молекулу, легко диффундирующую через мембраны. Как свободный радикал NO реагирует в клетках с различными соединениями, образуя NO^- , NO^+ , $ONOO^-$, NO_x , а также продукты нитрозилирования, нитрования, входящие в группу активных форм азота.

NO – многофункциональная сигнальная молекула, управляющая внутриклеточными и межклеточными процессами в животных, бактериальных и растительных организмах и оказывающая как положительное, так и отрицательное влияние на метаболизм (Mur et al., 2006; Besson-Bard et al., 2008; Красиленко и др., 2010; Gyan'ko et al., 2010). Доказано кардинальное значение NO в функционировании иммунной, нервной, сосудистой систем у млекопитающих (Реутов, 1995). У растений NO играет роль в росте и развитии, индуцируя, в частности, прорастание семян, цветение, закрывание устьиц, рост корней и повышая устойчивость растений к абиотическим факторам (Garcia-Mata, Lamattina, 2001; Bellin et al., 2013; Yu et al., 2014; Карпец и др., 2015; Yastreb et al., 2017). NO может участвовать в регуляции дальнего транспорта АФК и Ca^{2+} путем влияния на активность НАДФН-оксидазы – основного регулятора модуляции АФК-волн в клетках (Del Rio, 2015).

На оксид азота, как промежуточный продукт при восстановлении нитратов у растений и микроорганизмов, указывалось еще в начале 60-х годов прошлого столетия (Fewson, Nicholas, 1960). По данным Wildt et al. (1997), эмиссия NO из тканей наблюдается у многих видов растений. Она усиливается при возрастании уровня нитратов в почвенной среде, световой интенсивности и концентрации CO_2 в воздухе. Эти результаты могут косвенно свидетельствовать об участии нитратвосстанавливающих ферментов в генерации NO в клетках растений. В настоящее время считают, что в растениях NO образуется из нескольких источников, в отличие от животных организмов, у которых NO синтезируется из аргинина в окислительной реакции, катализируемой ферментом синтазой оксида азота (NO-синтазой) (Gyan'ko, 2013; del Rio, 2015). У растений наличие гомологов животной NO-синтазы не обнаружено (Crawford, 2006; Mur et al., 2006). Однако в ряде исследований с растениями обнаружено наличие активности аргинин-зависимой синтазы NO (Corpas et al., 2009). Уделяется внимание белку AtNOS1 из арабидопсиса, который обладает

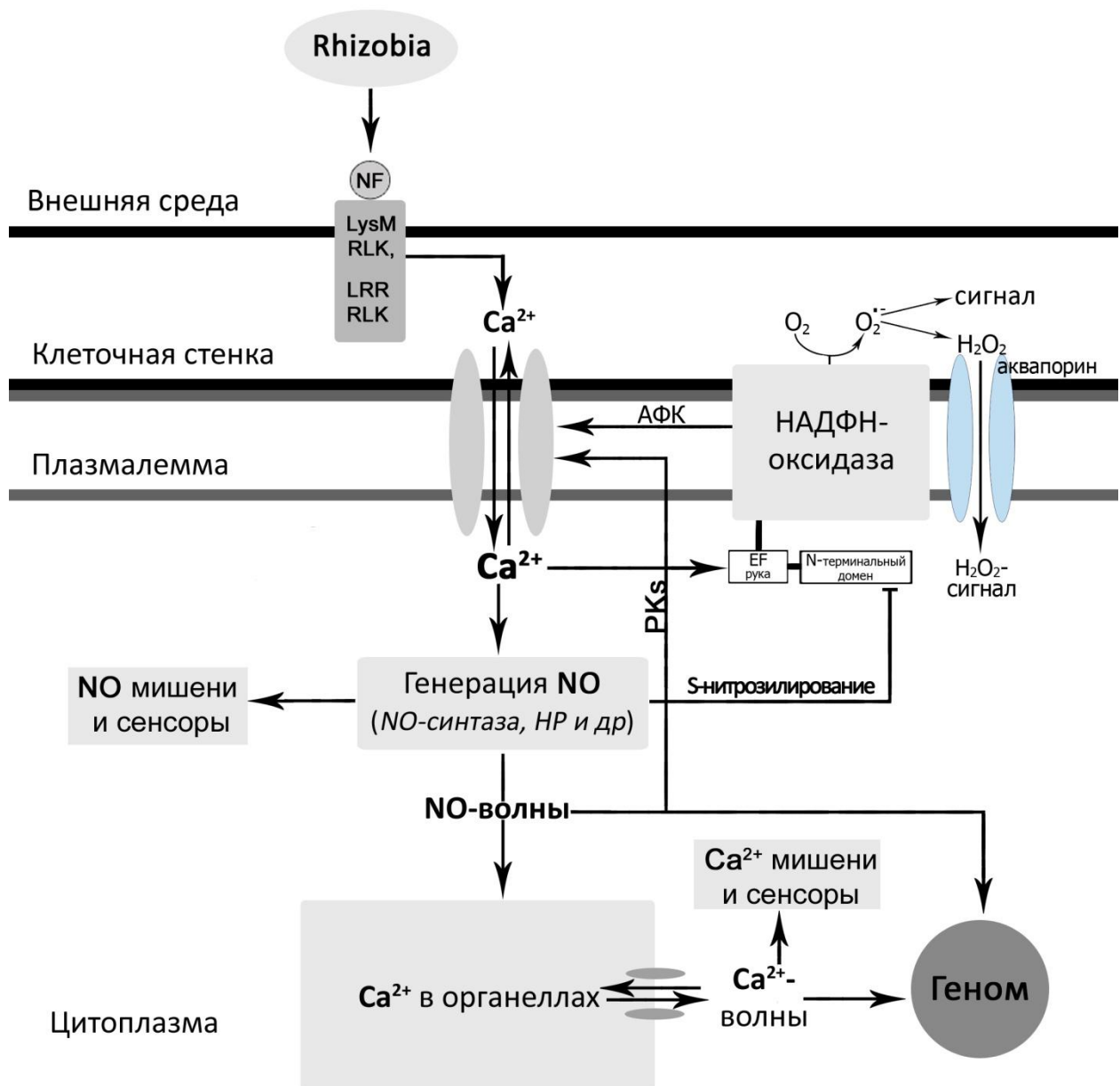


Рис. 1. Схема взаимосвязи сигнальных молекул в клетках корня бобового растения (модификация: Глянько и др., 2014).

NF – Nod-фактор (липохитоолигосахарид); LysM RLK – рецепторподобная киназа, содержащая внеклеточные лизиновые мотивы, LRR RLK – рецепторподобная киназа, богатая лейциновыми повторами; PK_s – пируваткиназы; NO мишени и сенсоры (S-нитрозилирование, металлонитрозилирование, гемоглобин, нитрозоглутатионредуктаза, цитохром c оксидаза и др.); Ca²⁺ мишени и сенсоры (Ca²⁺-зависимые протеинкиназы – CDPK_s, митогенактивируемые протеинкиназы – MAPK_s, Ca²⁺-чувствительные каналы, Ca²⁺-АТФ-аза и др.); НАДФН-оксидаза (КФ 1.6.3.1), катализирующая реакцию образования O₂⁻ и содержащая мембранную субъединицу RbohD (respiratory burst oxidase homologs); N-терминальный домен НАДФН-оксидазы, содержащий два EF-рука мотива, связывающий два иона Ca²⁺.

NO-синтазной активностью (Crawford, 2006). Но мутация в гене этого белка не прекращает полностью синтез NO у арабидопсиса, что сви-

детельствует о существовании иных путей синтеза NO (Guo, 2003). Эти пути могут быть связаны с восстановлением NO₃⁻ и NO₂⁻ нитрат- и

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОТА

нитритредуктазами (Yamasaki, Sakihama, 2000; Garcia-Mata, Lamattina, 2003; Meyer et al., 2005; Modolo, 2005; Stohr, Stremlau, 2006). Есть также данные об участии полиаминов (спермидина, спермина) в биосинтезе NO в растительных клетках (Tun et al., 2006).

Роль АФК и АФА в симбиотических взаимоотношениях

Следует отметить, что исследования, связанные с изучением роли АФК и АФА в симбиотических (мутуалистических) взаимоотношениях организмов по сравнению с патогенезом, не дают еще полного представления о зависимости формирования бобово-ризобиального симбиоза от этих молекул. Возможная роль этих соединений на начальных этапах формирования бобово-ризобиального и арбускулярно-микоризного взаимодействия обсуждалась в ряде работ (Buono et al., 2001; Garcia-Garrido, Osampo, 2002; Pauly et al., 2006; Baptista et al., 2007; Глянько и др., 2007; Глянько, Васильева, 2010; Puppo et al., 2013; Глянько, 2015) и была связана не только с потерей устойчивости бобовых к инвазии ризобий, но и с необходимостью этих молекул для формирования и функционирования БРС. Необходимо отметить, что образование АФК и АФА в течение развития симбиотического взаимодействия является основным фактором сходства ранних ответов растения на инфекцию патогенами и симбиотрофами (Baron, Zambryski, 1995; Parniske, 2000; Deakin, Broughton, 2009). Особенно это касается начальных этапов взаимодействия, когда наиболее отчетливо наблюдается схожесть этих явлений (Djordjevic et al., 1987; Parniske, 2000; Soto et al., 2006). Так, инфицирование ризобиями бобовых растений сопровождается выходом кальция в цитоплазму и изменением активности мембранной НАДФН-оксидазы корней, как и в случае с патогенами (Wais et al., 2000; Walker et al., 2000) (рис. 1). Считается, что функциональная активность НАДФН-оксидазы – одна из составляющих механизма регуляции образования АФК на начальных этапах патогенеза и БРС (Pouput et al., 2008). Результаты исследований, свидетельствующих о ключевой роли НАДФН-оксидазы на различных стадиях бобово-ризобиального симбиоза (образование инфекционной нити, органогенез клубенька, N₂-фиксация, старение клубенька), приводятся в статье Montiel et al. (2016).

Ранее полученные данные (Lohar et al., 2006; 2007) показали, что накопление транскриптов НАДФН-оксидазы в корнях люцерны

совпадает с изменением содержания H₂O₂ в первые часы после инокуляции проростков ризобиями. С другой стороны, обработка проростков люцерны очищенным Nod-фактором ведет к ингибированию образования H₂O₂, что авторы связывают с защитным ответом растений. На уменьшение генерации H₂O₂ и салициловой кислоты при инокуляции проростков гороха ризобиями указывают и другие авторы (Глянько и др., 2005), которые объясняют этот факт функционированием защитно-регуляторного механизма при формировании БРС (Глянько и др., 2007). Противоречивость данных об изменении содержания H₂O₂ у макросимбионта при взаимодействии с ризобиями можно, по-видимому, объяснить и разной продолжительностью опытов, то есть временной зависимостью уровня H₂O₂ и других молекул у макросимбионта (Глянько и др., 2014).

Пероксид водорода необходим для экспрессии гена *rip1*, кодирующего синтез раннего нодулина люцерны – пероксидазы (Ramu et al., 2002), а также как субстрат для пероксидазы, катализирующей синтез лигнина и каллозы для укрепления клеточной стенки как защиты от инвазии бактерий. По данным Глянько и соавт. (2007), активность растворимой пероксидазы в корнях гороха в ответ на инокуляцию снижается в восприимчивом к ризобиальной инфекции участке корня и возрастает в невосприимчивом. Подобной закономерности авторы не нашли для бесклубенькового мутанта гороха, у которого в ответ на ризобиальную инфекцию активность пероксидазы не изменялась в обоих участках корня. Авторы предполагают, что снижение активности пероксидазы способствует проникновению ризобий в корень, а ее повышение в невосприимчивом участке, возможно, имеет прямой антибактериальный эффект, направленный на предотвращение системного распространения ризобий и защиту корня растения от избыточного инфицирования. Феномен системной устойчивости к ризобиальной инфекции в разных участках корня бобовых отмечается и в других работах (Catford et al., 2003).

Модуляция метаболизма макросимбионта (бобового растения) под влиянием микросимбионта (ризобий), выражающаяся в накоплении АФК, свидетельствует о СВЧ – сверхчувствительном ответе клеток растения. Это указывает на возможное участие АФК в регуляции процессов инфицирования и нодуляции при взаимодействии симбионтов. Однако, по данным Васильевой с соавт. (2001; 2005; 2007), в дру-

гих органах растения-хозяина – в эпикотиле гороха, в ответ на инокуляцию ризобиями происходит накопление АФК в виде $O_2^{\cdot-}$ и H_2O_2 . Авторы предполагают, что в данном случае макросимбионт развивает «системную индуцированную устойчивость», которая проявляется у не бобовых растений при заражении их непатогенными микроорганизмами (Pieterse et al., 1998). Подобная устойчивость у бобового растения, возникающая в ответ на внедрение ризобий, направлена, вероятно, на предотвращение инвазии бактерий в другие органы и включается сигнальной системой, возможно, сходной с той, которая функционирует при заражении растений непатогенными микробами с участием жасмоновой кислоты (Pieterse et al., 2000) или врожденных иммунных систем растения: МТИ (MAMP-triggered immunity) и ЕТИ (effector-triggered immunity), которые реагируют на определенные бактериальные соединения путем включения или отключения защитных реакций (Gourion et al., 2015) (рис. 2). Несомненным является то, что функционирование указанных систем растения тесно связано с сигнальными молекулами, в том числе с АФК и АФА (Глянько, Ищенко, 2017).

В этой связи уместно обсудить роль других сигнальных молекул, в частности, салициловой кислоты (СК). Известно, что приобретенная (индуцированная) устойчивость формируется с участием СК, синтез которой тесно связан с H_2O_2 (Ryals et al., 1996; Колупаев, Карпец, 2009). При этом необходимо отметить, что производное СК – метилсалицилат, рассматривается как мобильное соединение в цепи передачи сигнала на длинные дистанции при формировании системной приобретенной устойчивости у ряда растений (Park et al., 2007).

Предполагаемое участие СК в бобово-ризобиальном симбиозе обсуждалось в ряде работ (Martinez-Abarka, 1998; Blilou et al., 1999; Garcia-Garrido, Ocampo, 2002; Глянько и др., 2005; Stacey, 2006). Экзогенная СК отрицательно влияла на формирование и функционирование БРС (Шумный и др., 1991; Martinez-Abarka, 1998). При нормальных физиологических условиях синтез СК макросимбионтом регулируется, вероятно, на генном уровне с участием нодуляционного фактора ризобий (Nod-фактор – NF), представляющего собой липохитоолигосахарид (Глянько, 2014). Мутация у ризобиального штамма по NF или инокуляция люцерны несовместимым ризобиальным штаммом вели к резкому накоплению СК в корнях, что способствовало функционирова-

нию салициловой кислоты как сигнальной молекулы, инициирующей включение защитных реакций у макросимбионта и как следствие – торможению процессов инфекции и нодуляции (Blilou et al., 1999). Иначе говоря, под воздействием Nod-фактора интенсивность синтеза СК у растения-хозяина снижается, что ведет к блокированию опосредованного ею сигнального механизма, связанного с защитными реакциями макросимбионта (Martinez-Abarka et al., 1998; Bueno et al., 2001). Показано, что уменьшение эндогенного уровня салициловой кислоты у *Lotus japonicus* и *Medicago truncatula* путем экспрессии трансгенного фермента салицилатгидролазы способствовало увеличению инфицирования и нодуляции бобовых растений с детерминантным и недетерминантным типом клубеньков (Stacey et al., 2006). Таким образом, можно сделать вывод о важной роли СК в защитных реакциях растения-хозяина при формировании БРС.

Зависимость формирования и функционирования бобово-ризобиального симбиоза от NO рассматривалась в работах французских исследователей (Pauly et al., 2006; Puppo et al., 2013). Необходимо отметить, что NO вступает в химические реакции с различными биологическими соединениями с образованием молекул, обладающих, как и сам оксид азота, либо токсичностью, либо свойствами регуляторных молекул (Mur et al., 2006). Так, при взаимодействии NO с супероксидным анион-радикалом ($O_2^{\cdot-}$) образуется пероксинитрит ($ONOO^{\cdot-}$) – более токсичное соединение, чем сама молекула NO (Romero et al., 2006). Генерация $ONOO^{\cdot-}$ может инициировать нитрование тирозина белков растений и вызывать нитрозативное повреждение клеток растений, хотя, по мнению Romero et al. (2006), эндогенное нитрование также может иметь регуляторную функцию. Показано присутствие нитрированных белков в различных субклеточных компартментах клеток листьев, включая пероксисомы, хлоропласты, митохондрии и цитозоль (Bartoso et al., 2013). Оксид азота в присутствии O_2 реагирует с восстановленным глутатионом в реакции S-нитрозилирования с образованием S-нитрозоглутатиона (GSNO). Это соединение – важный мобильный резервуар биоактивной NO, имеющейся у многих видов растений (Bartoso et al., 2013; Kubienova et al., 2014; Yu et al., 2014). При гиперчувствительной реакции NO может оказывать эффект на синтез АФК через S-нитрозилирование НАДФН-оксидазы (AtRbohD) (Yun et al., 2011) (рис. 1). Считают, что присутствие в тканях растений молекул

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОДА

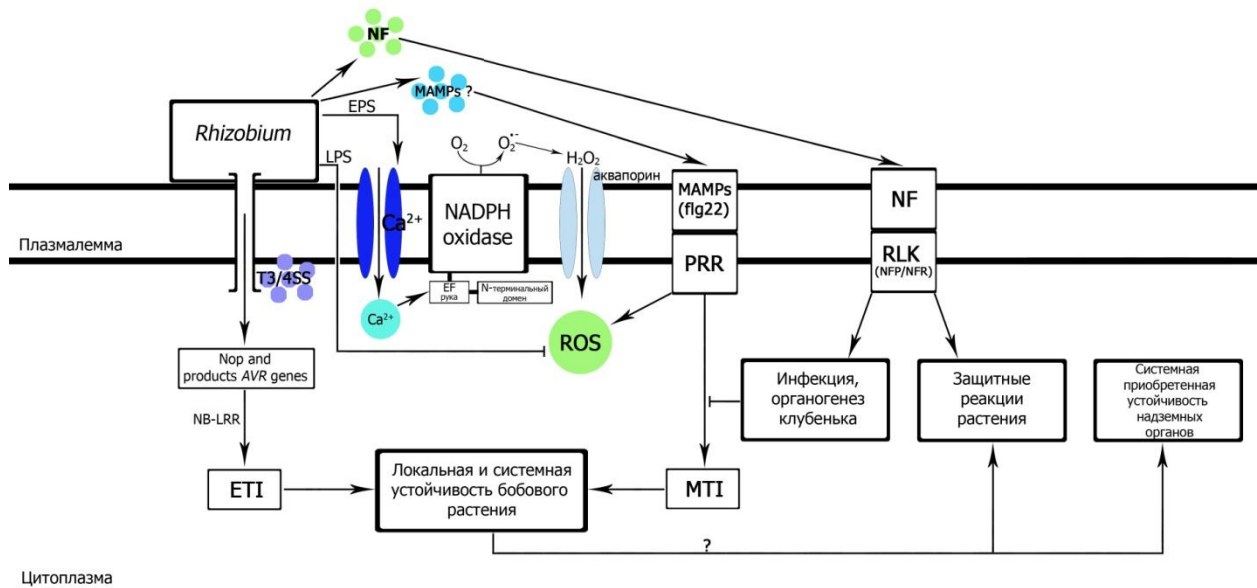


Рис. 2. Схема иммунных реакций у бобового растения, инфицированного ризобиями (модификация: Глянько, Ищенко, 2017).

Rhizobium – клубеньковые бактерии (ризобии); NF – ризобийный Nod-фактор; MAMPs – молекулярные микробные паттерны; EPS – ризобийные экзополисахариды; LPS – ризобийные липополисахариды; ROS – активные формы кислорода (АФК); $O_2^{\bullet -}$ – супероксидный радикал; NADPH oxidase – НАДФН-оксидаза, флавиногенератор, участвующий в генерации АФК на плазмалемме; flg22 – активный эпитоп MAMP; PRR – растительный рецептор; RLK (NFP/NFR) – растительные рецепторы подобные киназам; T3/4SS – бактериальные секреторные системы типа 3 и 4; Nop and products Avr genes (Нодуляционный белок Nop L и продукты Avr-генов) – бактериальные соединения, секреторируемые в растительную клетку; NB-LRR – продукт R-генов растения; ETI – внутриклеточная иммунная система растения, связанная с бактериальными эффекторами; MTI – неспецифическая иммунная система растения, связанная с MAMPs; аквапорин – мембранные белковые каналы для транспорта воды и растворенных в ней веществ (H_2O_2); N-терминальный домен НАДФН-оксидазы, содержащий два EF-рука мотива, связывающий два иона кальция.

NO, GSNO и $ONOO^-$ является важной особенностью посттрансляционной модификации белков при действии биотических и абиотических факторов (Corgas et al., 2013).

Из 999 генов, экспрессирующихся под влиянием NO в корнях люцерны, 290 участвуют в развитии корневого клубенька, что говорит об участии NO в формировании БРС (Pii et al., 2007; Ferrarini et al., 2008). Показано, что NO экспрессирует ген рецептора цитокинина *MtCRE1*, что доказывает роль этой молекулы в сигнальном пути по инициации и регуляции формирования примордия клубенька с участием данного рецептора и цитокинина (Plet et al., 2011). Другие результаты свидетельствуют о влиянии доноров и скаванджеров NO на экспрессию гена *LjHb1* несимбиотического гемоглобина, играющего важную роль на ранних этапах формирования симбиоза (Shimoda et al., 2005; 2009). По мнению Nichri et al. (2015), NO

функционирует как многоцелевой регулятор, вовлеченный во многие механизмы симбиотического процесса. При этом NO взаимодействует с другими важными регуляторами роста и развития растения – гормонами и АФК.

Механизмы взаимодействия АФК и АФА остаются главной целью исследований БРС. Этот вопрос хорошо изучен при фитопатогенезе, когда системная устойчивость приобретает на основе СВЧ клетки и последующей ее гибели (Bolwell, 1999). Часто ответ, связанный с быстрой продукцией АФК и АФА, сопровождается процессом программированной клеточной смерти (ПКС), что, как правило, является результатом действия СВЧ. В этом процессе NO и АФК играют ключевую роль. ПКС – важный механизм для регуляции различных аспектов роста и развития, а также и устранения поврежденных и инфицированных клеток при

действии абиотических стрессоров и патогенов (Wang et al., 2013).

Таким образом, гибель клетки растения-хозяина при СВЧ является результатом одновременного действия АФК и АФА, а соотношение в клетке NO , $\text{O}_2^{\cdot-}$, H_2O_2 и ONOO^- определяет СВЧ клетки при действии экстремальных факторов на растение (Delledonne et al., 2001; Zaninotto et al., 2006; Zhao et al., 2007). Взаимодействие АФК и АФА обсуждалось в работах (Neill et al., 2002; Глянько, Васильева, 2010; Scheler et al., 2013). Однако необходимо отметить, что при формировании БРС сведения по этим вопросам крайне скудны. Особенно это касается локальной и системной устойчивости бобового растения к ризобиям (Глянько, 2016). Схема возможных путей иммунитета бобового растения при инвазии клубеньковых бактерий представлена на рис. 2.

В заключение следует отметить, что АФК и АФА играют ключевую роль во внутри- и внеклеточных взаимоотношениях, но недостаточно знаний об инициации АФК- и АФА-сигналинга, сенсорных и ответных механизмах и регуляции баланса между продукцией активных форм кислорода и азота и их обезвреживанием. Требуется пристального внимания изучение механизмов интеграции различных сигнальных путей с АФК, АФА и Ca^{2+} -волнами при формировании системной устойчивости. В этих процессах несомненно участвуют и другие биологически активные молекулы, из которых следует отметить уже упоминавшийся метилсалицилат, а также жасмоновую и азелаиловую кислоты, глицерол-3-фосфат и ряд других (Neil, Tor, 2008). Эти молекулы индуцируют системную устойчивость, рассматриваются как мобильные сигналы и их синтез регулируется АФК (Kachroo, Robin, 2013).

Изучение этих вопросов при формировании и функционировании БРС крайне важно для понимания локальной и системной устойчивости бобового растения к ризобияльной инфекции, а также роли их в формировании и функционировании симбиоза.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева Г.Г., Миронова Н.В., Глянько А.К., Шепотько Л.Н. Генерация супероксидных радикалов в проростках гороха при инокуляции азотфиксирующими бактериями разной совместимости // С.-х. биология. – 2001. – № 3. – С. 79-83.

Васильева Г.Г., Глянько А.К., Миронова Н.В. Содержание пероксида водорода и активность каталазы при инокуляции клубеньковыми бактери-

ями проростков гороха с разной способностью к нодуляции // Прикл. биохимия и микробиология. – 2005. – Т. 41, № 6. – С. 621-625.

Васильева Г.Г., Глянько А.К., Миронова Н.В., Путилина Т.Е., Лузова Г.Б. Активные формы кислорода в проростках гороха при взаимодействии с симбиотическими и патогенными микроорганизмами // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43, № 2. – С. 240-245.

Глянько А.К., Макарова Л.Е., Васильева Г.Г., Миронова Н.В. Возможное участие перекиси водорода и салициловой кислоты в бобово-ризобияльном симбиозе // Изв. РАН. Серия биологическая. – 2005. – Т. 32, № 3. – С. 300-305.

Глянько А.К., Акимова Г.П., Соколова М.Г., Макарова Л.Е., Васильева Г.Г. Защитно-регуляторные механизмы при развитии бобово-ризобияльного симбиоза // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43, № 3. – С. 289-297.

Глянько А.К., Васильева Г.Г. Активные формы кислорода и азота при бобово-ризобияльном симбиозе (Обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 21-28.

Глянько А.К., Ищенко А.А. Структурные и функциональные особенности НАДФН-оксидазы растений // Прикл. биохимия и микробиология. – 2010. – Т. 46, № 5. – С. 509-518.

Глянько А.К. Роль Nod-фактора в индукции сигнальных систем растения при формировании бобово-ризобияльного симбиоза // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2014. – Вип. 3 (33). – С. 6-14.

Глянько А.К., Ищенко А.А. Ритмичные изменения уровня оксида азота (NO) в корнях этиолированных проростков гороха (*Pisum sativum* L.) и влияние экзогенного кальция // Журнал стрессфизиологии и биохимии. – 2014. – Т. 10, № 4. – С. 56-66.

Глянько А.К. Сигнальные системы ризобий (*Rhizobiaceae*) и бобовых растений (*Fabaceae*) при формировании бобово-ризобияльного симбиоза (Обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2015. – Т. 51, № 5. – С. 453-464.

Глянько А.К. Защитные механизмы бобового растения при инфицировании ризобиями // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Серія Біологія. – 2016. – Вип. 1 (37). – С. 63-77.

Глянько А.К., Ищенко А.А. Иммуитет бобового растения, инфицированного клубеньковыми бактериями (*Rhizobium* spp. F.) (Обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2017. – Т. 53, № 2. – С. 136-145.

Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А. Функциональное взаимодействие оксида азота и пероксида водорода при формировании индуцированной теплоустойчивости проростков пшеницы // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 1. – С. 72-78.

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОТА

- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Салициловая кислота и устойчивость растений к абиотическим стрессорам // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2009. – Вип. 2 (17). – С. 19-39.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений // Ukr. Biochem. J. – 2014. – V. 86, № 4. – С. 18-35.
- Красиленко Ю.А., Емец А.И., Блюм Я.Б. Функциональная роль оксида азота у растений // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, № 4. – С. 483-494.
- Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки. Итоги науки и техники. Сер. «Физиология растений». – М.: ВИНТИ, 1989. – Т. 6. – 166 с.
- Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. – М.: Книжный дом «Университет». – 2007. – 140 с.
- Реутов В.П. Цикл оксида азота у животных организмов // Успехи соврем. биологии. – 1995. – Т. 115, № 2. – С. 189-228.
- Шумный В.К., Сидорова, К.К. Клевенская И.Л., Родынюк И.С., Майстренко Г.Г., Гордиенко Н.Я., Сметанин Н.И., Аветисов Л.А. Биологическая фиксация азота. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 108-110.
- Barroso J.B., Valderrama R., Corpas F.J. Immunolocalization of S-nitrosoglutathione, S-nitrosoglutathione reductase and tyrosine nitration in pea leaf organelles // Acta Physiol. Plant. – 2013. – V. 35. – P. 2635-2640.
- Baron C., Zambryski P.C. The plant response in pathogenesis, symbiosis, and wounding: variations on a common theme? // Annu. Rev. Genet. – 1995. – V. 29. – P. 107-129.
- Baptista P., Martins A., Pais M.S., Tavares R.M., Lino-Neto T. Involvement of reactive oxygen species during early stages of ectomycorrhiza establishment between *Castanea sativa* and *Pisolithus tinctorius* // Mycorrhiza. – 2007. – V. 17. – P. 185-193.
- Baxter A., Mittler R., Suzuki N. ROS as key players in plant stress signaling // J. Exp. Bot. – 2014. – V. 65. – P. 1229-1240.
- Bellin D., Asai S., Delledonne M., Yoshioka H. Nitric oxide as a mediator for defense responses // Mol. Plant Microbe Interact. – 2013. – V. 26. – P. 271-277.
- Besson-Bard A., Pugin A., Wendehenne D. New insights into nitric oxide signaling in plants // Annu. Rev. Plant Biol. – 2008. – V. 59. – P. 21-39.
- Blilou I., Ocampo J., Garcia-Garrido J. Resistance of pea root to endomycorrhizal fungus or Rhizobium correlates with enhanced levels of endogenous salicylic acid // J. Exp. Bot. – 1999. – V. 50. – P. 1663-1668.
- Bolwell G. Role of active oxygen species and NO in plant defense responses // Cur. Opin. Plant Biol. – 1999. – V. 2. – P. 287-294.
- Bueno P., Soto M.J., Rodriguez-Rosales M.P., Sanjuan J., Olivares J., Donaire J.P. Time-course of lipoxygenase, antioxidant enzyme activities and H₂O₂ accumulation during the early stages of Rhizobium-legume symbiosis // New Phytol. – 2001. – V. 152. – P. 91-96.
- Catford J.G., Staehelin C., Lerat S., ves Piche Y., Vierheilig H. Suppression of arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation in split-root systems of alfalfa after preinoculation and treatment with Nod factors // J. Exp. Bot. – 2003. – V. 54. – P. 1481-1487.
- Corpas F.J., Palma J.M., del Rio L.A., Barroso J.B. Evidence supporting the existence of L-arginine-dependent nitric oxide synthase activity in plants // New Phytol. – 2009. – V. 184. – P. 9-14.
- Corpas F.J., del Rio L.A., Barroso J.B. Protein tyrosine nitration in higher plants under natural and stress conditions // Front. Plant Sci. – 2013. – V. 4:29. DOI: 10.3389/fpls.2013.00029.
- Crawford N.M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57. – P. 471-478.
- Delledonne M., Zeier J., Marocco A., Lamb C. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – V. 98. – P. 13454-13459.
- Del Rio L.A. ROS and RNS in plant physiology: an overview // J. Exp. Bot. – 2015. – V. 66. – P. 2827-2837.
- Djordjevic M.A., Gabriel D.W., Rolfe B.G. Rhizobium – the refined parasite of legumes // Annu. Rev. Phytopathol. – 1987. – V. 25. – P. 145-168.
- Deakin W.J., Broughton W.J. Symbiotic use of pathogenic strategies: rhizobial protein secretion systems // Nature Rev. Microbiol. – 2009. – V. 7. – P. 312-320.
- Ferrarini A., de Stefano M., Baudouin E., Pucciariello C., Polverari A., Puppo A., Delledonne M. Expression of *Medicago truncatula* genes responsive to nitric oxide in pathogenic and symbiotic conditions // Mol. Plant Microbe Interact. – 2008. – V. 21. – P. 781-790.
- Fewson C.A., Nicholas D.J.D. Utilization of nitric oxide by microorganisms and higher plants // Nature. – 1960. – V. 188. – P. 794-796.
- Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria // Physiol. Plant. – 2003. – V. 119. – P. 355-364.
- Garcia-Garrido J.M., Ocampo J.A. Regulation of the plant defense response in arbuscular-mycorrhizal symbiosis // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. – P. 1377-1386.

- Garcia-Mata C., Lamattina L.* Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 126. – P. 1196-1204.
- 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. – P. 20-26.
- Gilroy S., Bialasek M., Suzuki N., Gorecka M., Deviredy A.R., Karpinski S., Mittler R.* ROS, calcium, and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants // *Plant Physiol.* – 2016. – V. 171. – P. 1606-1615.
- Glyan'ko A.K., Mitanova N.V., Stepanov A.V.* The physiological role of nitric oxide (NO) in plants // *Bull. Kharkiv. National. Agr. Univer. Ser. Biology.* – 2010. – Iss. 1 (19). – P. 6-20.
- Glyan'ko A.K.* Initiation of nitric oxide (NO) synthesis in roots of etiolated seedlings of pea (*Pisum sativum* L.) under the influence of nitrogen-containing compounds // *Biochemistry (Moscow).* – 2013. – V. 78. – P. 471-476.
- Gourion B., Berrabah F., Ratet P., Stacey G.* Rhizobium-legume symbioses: the crucial role of plant immunity // *Trends Plant Sci.* – 2015. – V. 20. – P. 186-194.
- Guo F.Q., Okamoto M., Crawford N.M.* Identification of a plant nitric oxide synthase gene involved in hormonal signaling // *Science.* – 2003. – V. 302, № 5642. – P. 100-103.
- Heil M., Ton J.* Long-distance signalling in plant defence // *Trends Plant Sci.* – 2008. – V. 13. – P. 264-272.
- Hichri I., Boscari A., Castella C., Rovere M., Puppo A., Brouquisse R.* Nitric oxide: a multifaceted regulator of the nitrogen-fixing symbiosis // *J. Exp. Bot.* – 2015. – V. 66. – P. 2877-2887.
- Kachroo A., Robin G.P.* Systemic signaling during plant defense // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2013. – V. 16. – P. 527-533.
- Kubienova L., Ticha T., Jahnova J., Luhova L., Mieslerova B., Pettrivalsky M.* Effect of abiotic stress stimuli on S-nitrosoglutathione reductase in plants // *Planta.* – 2014. – V. 239. – P. 139-146.
- Lohar D.P., Sharopova N., Endre G., Penuela S., Samas D., Town C.D., Silverstein K.A.T., VandenBosch K.A.* Transcript analysis of early nodulation events in *Medicago truncatula* // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 140. – P. 221-234.
- Lohar D.P., Haridas S., Gantt J.S., VandenBosch K.A.* A transient decrease in reactive oxygen species in roots leads to root hair deformation in the legume-rhizobia symbiosis // *New Phytol.* – 2007. – V. 173. – P. 39-49.
- Liu Y., Wang R., Zhang P., Chen Q., Luo I., Zhu Y., Xu J.* The nitrification inhibitor methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate modulates root development by interfering with auxin signaling via the NO/ROS pathway in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2016. – V. 171. – P. 1686-1703.
- Martinez-Abarka F., Herrera-Cervera J.A., Bueno P., Sanjuan J., Bisseling T., Olivares J.* Involvement of salicylic acid in the establishment of the *Rhizobium meliloti*-alfalfa symbiosis // *Mol. Plant Microbe Interac.* – 1998. – V. 11. – P. 153-155.
- Montiel J., Arthikala M.K., Cardenas L., Quinto C.* Legume NADPH oxidase have crucial roles at different stages of nodulation // *Inter. J. Mol. Sci.* – 2016. – V. 17, № 5:680. DOI: 10.3390/ijms17050680.
- Meyer C., Lea U.S., Provan F., Kaiser W.M., Lillo C.* Is nitrate reductase a major player in the plant NO (nitric oxide) game? // *Photosynth. Res.* – 2005. – V. 83. – P. 181-189.
- Miller G., Schlauch K., Tam R., Cortes D., Torres M.A., Shulaev V., Dangi J.L., Mittler R.* The plant NADPH oxidase RbohD mediates rapid systemic in response to diverse stimuli // *Sci. Signal.* – 2009. – V. 2. – № 84. – Ra 45.
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F.* ROS signaling: the new wave? // *Trends Plant Sci.* – 2011. – V. 16. – P. 300-309.
- Mittler R.* ROS are good // *Trends Plant Sci.* – 2017. V. 22. – P. 11-19.
- Modolo L.V., Augusto O., Almeida I.M.G., Magalhães J.R., Salgado I.* Nitrite as the major source of nitric oxide production by *Arabidopsis thaliana* in response to *Pseudomonas syringae* // *FEBS Lett.* – 2005. – V. 579. – P. 3814-3820.
- Mur L.A.J., Carver T.W., Prats E.* NO way to live; the various roles of nitric oxide in plant-pathogen interactions // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57. – P. 489-505.
- Navrot N., Rouhier N., Gelhaye E., Jacquot J.P.* Reactive oxygen species generation and antioxidant systems in plant mitochondria // *Physiol. Plant.* – 2007. – V. 129. – P. 185-195.
- Neill S.J., Desikan R., Clarke A., Hurst R.D., Hancock J.T.* Hydrogen peroxide and nitric oxide as signaling molecules in plants // *J. Exp. Bot.* – 2002. – V. 53. – P. 1237-1247.
- Park S.W., Kaimoyo E., Kumar D., Mosher S., Klessig D.F.* Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance // *Science.* – 2007. – V. 318. – P. 113-116.
- Parniske M.* Intracellular accommodation of microbes by plants: a common developmental program for symbiosis and disease? // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2000. – V. 3. – P. 320-328.
- Pauly N., Pucciariello C., Mandon K., Innocenti G., Jamet A., Baudouin E., Herouart D., Frendo P., Puppo A.* Reactive oxygen and nitrogen species and glutathione: key players in the legume-Rhizobium

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОТА

- symbiosis // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57. – P. 1769-1776.
- Pieterse M.J., van Wees S.C.M., van Pelt J.A., Knoester M., Laan R., Gerrits H., Weisbeek P.J., van Loon L.C. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 1998. – V. 10. – P. 1571-1580.
- Pieterse C.M.J., van Pelt J.A., Ton J., Parchmann S., Mueller M.J., Buchala J., Metraux J.P., van Loon L.C. Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* requires sensitivity to jasmonate and ethylene but is not accompanied by an increase in their production // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 2000. – V. 57, № 3. – P. 123-134.
- Pii Y., Grimi M., Cremonese G., Spena A., Pandolfini T. Auxin and nitric oxide control indeterminate nodule formation // BMC Plant Biol. – 2007. – V 7:21.
- Plet J., Wasson A., Ariel F., Le Signor C., Baker D., Matthesius U., Crespi M., Frugier F. MtCRE1-dependent cytokinin signaling integrates bacterial and plant cues to coordinate symbiotic nodule organogenesis in *Medicago truncatula* // Plant J. – 2011. – V. 65. – P. 622-633.
- Pourrut B., Perchet G., Silvestre J., Cecchi M., Guirresse M., Pinelli E. Potential role of NADPH-oxidase in early steps of lead-induced oxidative burst in *Vicia faba* roots // J. Plant Physiol. – 2008. – V. 165. – P. 571-579.
- Puppo A., Pauly N., Boscari A., Mandon K., Brouquisse R. Hydrogen peroxide and nitric oxide: key regulators of the legume – Rhizobium and mycorrhizal symbioses // Antioxidants Redox Signal. – 2013. – V. 18. – P. 2202-2219.
- Ramu K., Peng H.M., Cook D.R. Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the nodulin gene *rip1* in *Medicago truncatula* // Mol. Plant Microbe Interac. – 2002. – V.15. – P. 522-528.
- Romero N., Denicola A., Radi R. Red blood cells in the metabolism of nitric oxide – derived peroxynitrite // IUBMB Life. – 2006. – V. 58. – P. 572-580.
- Ryals J.A., Neuenschwander U.H., Willits M.G., Molina A., Steiner H.Y., Hunt M.D. Systemic acquired resistance // Plant Cell. – 1996. – V. 8. – P. 1809-1819.
- Schmidt R., Kunkowska A.B., Schippers H.M. Role of reactive oxygen species during cell expansion in leaves // Plant Physiol. – 2016. – V. 172. – P. 2098-2106.
- Scheler C., Durner J., Astier J. Nitric oxide and reactive oxygen species in plant biotic interactions // Curr. Opin. Plant Biol. – 2013. – V. 16. – P. 534-539.
- Shimoda Y., Nagata M., Suzuki A., Abe M., Sato S., Kato T., Tabata S., Higashi S., Uchiyumi T. Symbiotic rhizobium and nitric oxide induce of nonsymbiotic hemoglobin in *Lotus japonicus* // Plant Cell Physiol. – 2005. – V. 46. – P. 99-107.
- Shimoda Y., Shimoda-Sasakura F., Kucho K., Kanamori N., Nagata M., Suzuki A., Abe M., Higashi S., Uchiyumi T. Overexpression of class 1 plant hemoglobin genes enhances symbiotic nitrogen fixation activity between *Mesorhizobium loti* and *Lotus japonicus* // Plant J. – 2009. – V. 57. – P. 254-263.
- Soto M.J., Sanjuan J., Olivares J. Rhizobia and plant-pathogenic bacteria: common infection weapons// Microbiology. – 2006. – V. 152. – P. 3167-3174.
- Stohr C., Stremlau S. Formation and possible roles of nitric oxide in plant roots // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57. – P. 463-470.
- Stacey G., McAlvin C.B., Sung-Yong Kim, Olivares J., Sato M.J. Effect of endogenous salicylic acid on nodulation in the model legumes *Lotus japonicus* and *Medicago truncatula* // Plant Physiol. – 2006. – V. 141. – P. 1473-1481.
- Steinhorst L., Kudla J. Calcium and reactive oxygen species rule the waves of signaling // Plant Physiol. – 2013. – V. 163. – P. 471-485.
- Tun N.N., Santa-Catarina C., Begum T., Silveira V., Handro W., Floh S. E.I., Scherer G.F.E. Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in *Arabidopsis thaliana* seedling // Plant Cell Physiol. – 2006. – V. 47. – P. 346-354.
- Wang Y., Loake G.L., Chu C. Cross-talk of nitric oxide and reactive oxygen species in plant programmed cell death // Front. Plant Sci. – 2013. – V. 4:314. DOI: 10.3389/fpls.2013.00314.
- Wais R.J., Galera C., Oldroyd G., Catoira R., Varma Penmetsa R., Cook D., Denarie J., Long S.R. Genetic analysis of calcium spiking responses in nodulation mutants of *Medicago truncatula* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2000. – V. 97. – P. 13407-13412.
- Walker S.A., Viprey V., Downie J.A. Dissection of nodulation signaling using pea mutants defective for calcium spiking induced by Nod factors and chitin oligomers // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2000. – V. 97. – P. 13413-13418.
- Wildt J., Kley D., Rockel D., Rockel P., Segschneider H.J. Emission of NO from several higher plant species // J. Geophys. Res. – 1997. – V. 102, № D5. – P. 5919-5928.
- Yamasaki H., Sakihama Y. Simultaneous production of nitric oxide and peroxynitrite by plant nitrate reductase: in vitro evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species // FEBS Lett. – 2000. – V. 468. – P. 89-92.
- Yastreb T.O., Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Dmitriev A.P. Induction of salt tolerance in salicylate-deficient *NahG* *Arabidopsis* transformants using the nitric oxide donor // Cytol. Genet. – 2017. – V. 51. – P. 134-141.
- Yu M., Lamatina L., Spoel S.H., Loake G.J. Nitric oxide function in plant biology: a redox cue in deconvolution // New Phytol. – 2014. – V. 202. – P. 1142-1156.

- Yun B.W., Feechan A., Yin M., Saudi N.B., Le Bihan T., Yu M., Spoel S.H., Loake G.J. S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity // *Nature*. – 2011. – V. 478. – P. 264-268. DOI: 10.1038/nature10427.
- Zaninotto F., La Camera S., Polverari A., Delledonne M. Cross talk between reactive nitrogen and oxygen species during the hypersensitive disease resistance response // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 379-383.
- Zhao J., Fujita K., Sakai K. Reactive oxygen species, nitric oxide, and their interactions play different roles in *Cupressus lusitanica* cell death and phytoalexin biosynthesis // *New Phytol.* – 2007. – V. 175. – P. 215-229.

Поступила в редакцію
23.12.2016 з.

REACTIVE OXYGEN AND NITROGEN SPECIES AS POSSIBLE MEDIATORS OF SYSTEM RESISTANCE IN *FABACEAE* AFFECTED BY RHIZOBIAL INFECTION

A. K. Glyan'ko, A. A. Ischenko

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry
of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
(Irkutsk, Russia)
E-mail: akglyanko@sifibr.irk.ru*

The review summarizes data on the involvement of reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS) in plant life processes. Particular attention is paid to their physiological role in the mutualistic interaction of legumes (*Fabaceae*) and nodule bacteria (*Rhizobiaceae*). It is emphasized that ROS and RNS act as key metabolites in plants affected by stress. Wave propagation is characteristic for signal messengers ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO, Ca^{2+}) as a system signal at long distances. A special role is played by membrane NADPH oxidase as a generator of such signal molecules as $O_2^{\cdot-}$ and H_2O_2 also NO and Ca^{2+} affecting its functional activity. Nitric oxide (NO) – multifunctional signal molecule is provided with detailed characteristics as a representative of RNS. It is emphasized that plants, unlike animals, possess multiple paths of NO synthesis. Similarity of the processes of plant resistance to invasion of pathogenic bacteria and rhizobia at the initial stages of their penetration is stated. Among other features, this manifests itself in functional activity of NADPH oxidase, which is activated when exposed both to pathogens and symbiotic bacteria. Dependence of the legume-rhizobium symbiosis formation on H_2O_2 and NO is considered. It is suggested that the ratio of NO, $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 and $ONOO^-$ in the cell determines the cell super-sensitive response (SSR) to the activity of extreme factors on plant both in the pathogenesis and in symbiotic interaction. The relationship diagrams of signaling molecules and immune reactions in rhizobium-infected legumes are presented.

Key words: *Rhizobium*, reactive oxygen species (ROS), reactive nitrogen species (RNS), signal messengers ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO, Ca^{2+}), legume-rhizobial symbiosis

АКТИВНІ ФОРМИ КИСНЮ І АЗОТУ – МОЖЛИВІ МЕДІАТОРИ СИСТЕМНОЇ СТІЙКОСТІ БОБОВИХ ЗА ДІЇ РИЗОБІАЛЬНОЇ ІНФЕКЦІЇ

А. К. Глянько, А. А. Іщенко

*Федеральна державна бюджетна установа науки
«Сибірський інститут фізіології і біохімії рослин»
Сибірського відділення Російської академії наук
(Іркутськ, Росія)
E-mail: akglyanko@sifibr.irk.ru*

Узагальнено дані про участь активних форм кисню (АФК) і азоту (АФА) у процесах життєдіяльності рослин. Особлива увага приділена їх фізіологічній ролі при мутуалістичній взаємодії бобових рослин (*Fabaceae*) і бульбочкових бактерій (*Rhizobiaceae*). Наголошується, що АФК і АФА – ключові метаболіти при стресових впливах на рослини. Для $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO і Ca^{2+} характерно хвильове поширення як системного сигналу на далекі дистанції. Особливу роль при

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И АЗОТА

цьому відіграють мембранна НАДФН-оксидаза як генератор АФК і NO та Ca^{2+} , що впливають на її функціональну активність. Охарактеризований оксид азоту як багатофункціональна сигнальна молекула. Підкреслюється, що у рослин, на відміну від тварин організмів, існують множинні шляхи синтезу NO. Звертається увага на схожість механізмів стійкості рослин до інвазії патогенних бактерій і ризобій на початкових стадіях їх проникнення. При впливі на рослини як патогенів, так і симбіотичних бактерій активується НАДФН-оксидаза. Розглянуто залежність формування бобово-ризобіального симбіозу від H_2O_2 і NO. Висловлюється припущення, що співвідношення в клітині NO, $\text{O}_2^{\cdot-}$, H_2O_2 та ONOO^- визначає надчутливу реакцію клітини за дії екстремальних факторів на рослину як при патогенезі, так і при симбіотичній взаємодії. Наводяться схеми взаємозв'язку сигнальних молекул та імунних реакцій у інфікованої ризобіями бобової рослини.

Ключові слова: *Rhizobium*, активні форми кисню (АФК) і азоту (АФА), сигнальні посередники ($\text{O}_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO, Ca^{2+}), бобово-ризобіальний симбіоз