

ОГЛЯДИ

УДК 581.1

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ: НЕКОТОРЫЕ СОВРЕМЕННЫЕ ЗНАНИЯ

© 2017 г. А. К. Глянько, А. А. Ищенко, Н. В. Филинова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

«Сибирский институт физиологии и биохимии растений

Сибирского отделения Российской академии наук»

(Иркутск, Россия)

Обобщены данные литературы о роли бобово-ризобияльного симбиоза (БРС) и приведена краткая история фундаментального изучения этого уникального биологического явления. Описаны особенности образования корневых клубеньков детерминантного и недетерминантного типов. Освещается физиологическая роль ризобияльного Nod-фактора в подавлении защитной системы бобового растения и роль иммунных систем растения (МТИ и ЕТИ) в ризобияльной инфекции и формировании БРС. Описываются сигнальные системы бобового растения (Ca^{2+} , NO-синтазная, НАДФН-оксидазная) и их компоненты (активные формы кислорода и азота) и другие сигнальные молекулы, участвующие и взаимодействующие при установлении БРС. Подчеркивается необходимость изучения локальной и системной устойчивости бобового растения к ризобияльной инфекции.

Ключевые слова: *семейство Rhizobiaceae, бобовые растения (Fabaceae), бобово-ризобияльный симбиоз, корневые клубеньки, Nod-фактор, иммунные системы растения (МТИ, ЕТИ), Ca^{2+} , H_2O_2 , NO, салициловая кислота, локальная и системная устойчивость*

Бобовые растения (*Fabaceae*), насчитывающие более 1500 видов, составляют большую группу покрытосемянных и значительную часть кормовых и пищевых культур, выращиваемых в мире. Они культивируются на 12-15% пахотной земли на планете и дают более чем 25% мирового производства урожая, что составляет ежегодно 247 миллионов тонн зерна (Graham, Vance, 2003). Главная их особенность – способность восстанавливать атмосферный азот, благодаря симбиотической ассоциации с почвенными клубеньковыми бактериями семейства *Rhizobiaceae* (ризобиями). Это свойство позволяет выращивать бобовые на дефицитных по азоту почвах, тем самым экономить дорогостоящие азотные удобрения и предотвращать загрязнение водных источников вред-

ным минеральным азотом. Эти растения часто используются как сидераты (зеленое удобрение) для улучшения азотного плодородия, химических и физических свойств почвы (Шевчук, 1979). К бобовым относятся основные кормовые и продовольственные культуры: соя, горох, клевер, люцерна, маш (бобы), нут (турецкий горошек) и другие. В дополнение к продовольственным и кормовым культурам, такие бобовые как соя (*Glycine max* L. Merr.) и понгамия (*Pongamia pinnata* L.), рассматриваются как возможные источники биологического топлива вследствие высокого содержания в их семенах масла (Scott et al., 2008).

Общий уровень биологической азотфиксации на планете Земля составляет 175-320 млн т азота в год, а использование в сельском хозяйстве минеральных удобрений 110-140 млн т в год (Сидорова и др., 2006). Однако покрытие потребности сельского хозяйства в дефиците азота в почвах за счет производства минеральных удобрений нерационально в виду больших

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

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

энергозатрат на их производство, поэтому повышение эффективности процесса биологической азотфиксации, главным образом за счет симбиотической азотфиксации бобовых культур, составляет одну из важных стратегических задач биологической науки (Мишустин, 1972).

В семейство *Rhizobiaceae* входят грам-отрицательные бактерии из различных родов: *Rhizobium*, *Azorhizobium*, *Allorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mezorhizobium* и *Sinorhizobium*. Формировать мутуалистические ассоциации с небобовыми древесными и кустарниковыми растениями (например, ольхой и облепихой) могут также грам-положительные почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Frankia* (семейство *Actinomycetes*). Эти почвенные бактерии в отличие от ризобий фиксируют атмосферный азот в почве в свободном состоянии, а при проникновении в ткани корней древесных растений они, подобно ризобиям, образуют корневые клубеньки, в которых происходит восстановление атмосферного N₂ до аммония, используемого растением для синтеза аминокислот, белка и других N-содержащих соединений (Мишустин, Шильникова, 1973).

Открытие клубеньковых бактерий как симбиотических партнеров бобовых растений приходится на середину и конец 19-го столетия. В этом особая роль принадлежит таким зарубежным и отечественным ученым как: Ж.-Б. Буссенго, Э. Лахман, Г. Гельригель, М. Бейеринк, М. Воронин, С. Виноградский, Д. Прянишников и др. (Мишустин, Шильникова, 1968). Примечательно, что еще в начале 20-го века было обнаружено блокирование или торможение процесса симбиотической азотфиксации бобовыми растениями при наличии в почве достаточных количеств усваиваемого растением минерального азота (Fred, Gaul, 1916). Это свидетельствует о бобово-ризобиальном симбиозе как возможной «аварийной системе», функционирующей в экстремальных условиях – при недостатке в почве доступного растениям минерального азота.

В настоящее время с помощью химического мутагенеза созданы мутанты бобовых растений (например, гороха), обладающие разной способностью к формированию клубеньков на корнях: бесклубеньковые, суперклубеньковые и гиперклубеньковые (Сидорова и др., 2006; 2010). Среди них есть мутанты нечувствительные к высоким дозам почвенных нитратов, неодинаково влияющие на накопление азота в растениях и продуктивность зерна (Сидорова и др., 2010). Цитируемые авторы делают

заключение, что полученные формы (линии) гороха не уступают коммерческим по продуктивности, но значительно превосходят их по накоплению массы корневой и надземной части растения и содержанию в них азота. Это делает такие формы перспективными для применения их в качестве сидератов, положительный эффект от которых выражен в последствии. Кроме того, они представляют ценный генетический материал для выведения новых высокопродуктивных коммерческих образцов (Сидорова, Шумный, 1999).

В биологической науке накоплен большой объем научной информации о бобово-ризобиальной фиксации атмосферного азота с различных научных позиций: физиологических, биохимических, генетических, морфологических, агрономических и других (Мишустин, Шильникова, 1968; 1973; Djordjevic et al., 1987; Rolfe, Gresshoff, 1988; Brewin, 1991; Hirsch, 1992; Franssen et al., 1992; Spaink, 1995; Denarie, Debelle, 1996; Воробьев, 1998; Long, 2001; Ferguson, Mathesius, 2003; Gage, 2004; Сидорова и др., 2006; Oldroyd, Downie, 2008; Тихонович, Проворов, 2009; Кругова, 2009; Ferguson et al., 2010; Oldroyd et al., 2011; Проворов, Воробьев, 2012 и др.). Накопленные научные результаты о механизмах бобово-ризобиального симбиоза позволяют в настоящее время ставить вопрос о возможности конструирования азотфиксирующего аппарата (на основе симбиоза) у других (не бобовых) растений, в первую очередь у хлебных злаков (Charpentier, Oldroyd, 2010; Beatty, Good, 2011).

Огромное общебиологическое и хозяйственное значение бактерий семейства *Rhizobiaceae* привлекает к исследованию этой проблемы специалистов различного профиля – от агрохимиков и физиологов растений до молекулярных биологов и генетиков. Примером широкого обобщения результатов исследований по этой проблеме служит коллективная монография: «*Rhizobiaceae*. Молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями», вышедшая в свет в 2002 году в издательстве «Бионт», (С.-Петербург, 567 с). Книга является переводом оригинального издания «*The Rhizobiaceae. Molecular biology of model plant-associated bacteria*» (издательство «Kluwer Acad. Press», 1998). Другим примером в этом аспекте является монография сотрудников Всероссийского института сельскохозяйственной микробиологии Н.А Проворова и Н.И. Воробьева «Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза» (С.-Петербург,

Инфорнавигатор, 2012, 400 с.). Книга представляет собой сводку современных знаний о закономерностях установления мутуалистических взаимоотношений между растительными и микробными организмами с анализом и обобщением научных данных о генетических, физиологических, биохимических, морфологических, экологических и других особенностях растительно-микробных сообществ. Значительное место в монографии уделяется бобово-ризобияльному симбиозу (БРС) с рассмотрением таких вопросов как онтогенез и регуляция развития клубеньков, специфичность, сигнальные взаимодействия и метаболическая интеграция (Глянько, 2014а). Существенный вклад в изучение симбиотической азотфиксации внесли сотрудники Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН (Новосибирск) (Сидорова, 1981; Шумный и др., 1991). Среди изданий, вышедших на постсоветском пространстве в последние годы, заслуживает внимания фундаментальная четырехтомная монография «Биологическая фиксация азота», выпущенная Институтом физиологии растений и генетики НАН Украины в содружестве с другими учреждениями (Киев: Логос, 2010-2011, 2014). В этой сводке процесс азотфиксации анализируется с междисциплинарных позиций: отдельные тома посвящены физиолого-биохимическим, микробиологическим аспектам бобово-ризобияльного симбиоза и растительно-микробных ассоциаций, а также вопросам генетики азотфиксации (Коць и др., 2010-2011, 2014). В частности, среди перспективных направлений, позволяющих решать сложные проблемы повышения эффективности функционирования растительно-микробных симбиозов, авторы рассматривают транспозонный мутагенез.

Особенности образования корневых клубеньков у бобовых растений

Корневые клубеньки – главная экологическая, физиолого-биохимическая ниша у бобовых для фиксации азота и функционирования симбиоза. Ризобии способны к формированию азотфиксирующих клубеньков на определенных видах бобовых и классифицируются на две группы: быстрорастущие разновидности (*Rhizobium*) и медленно растущие (*Bradyrhizobium*). Инфекция клубеньковыми бактериями *Rhizobium* характерна, как правило, для ограниченных видов бобовых растений, хотя имеются штаммы с широким кругом хозяев. Так, идентифицированы следующие перекрестные инокуляционные группы: *Rhizobium* (*Rh.*)

trifolii (клевер красный), *Rh. leguminosarum* (горох, вика, чечевица), *Rh. phaseoli* (фасоль), *Rh. meliloti* (люцерна, донник), *Rh. japonicum* (соя), *Rh. lupine* (люпин), *Rh. cicer* (нут), *Bradyrhizobium japonicum* (соя, вигна), *Rhizobium* spp. (штаммы BR816, NGR234, МРІК1030 с широким кругом растений-хозяев), *Sinorhizobium fredii* (штамм USDA257 с широким кругом хозяев). Хотя *Rhizobium* входят в семейство *Rhizobiaceae*, которое включает известный растительный патоген *Agrobacterium*, они обычно не рассматриваются как патогены растения или паразитные бактерии (Djordjevic et al., 1987). Однако растения, инфицированные ризобиями, не теряют врожденных систем защиты, которые могут быть направлены против ризобий в случае нарушения симбиотических взаимоотношений (Глянько, Ищенко, 2017а).

Благодаря клубеньку между организмами происходит обмен питательными веществами: бактерии поставляют растению восстановленный азот (аммоний), а растение снабжает их углеводами (дикарбоновыми кислотами). После генетических преобразований и сигнальных процессов с участием растительных флавоноидов и бактериальных липохитоолигосахаридов (так называемых Nod-факторов) бактерии проникают в корневые волоски через вновь синтезированные специфические растительные структуры – инфекционные нити (infection threads – ITs), с инициацией меристематической активности в кортикальных клетках корня и образованием примордия клубенька. Бактерии размножаются в инфекционных нитях корневых волосков и передвигаются по ним к клеткам растения-хозяина с помощью эндоцитоза, образуя органеллоподобные структуры – симбиосомы, которые дифференцируются в клубеньке в бактериоиды, где происходит процесс фиксации атмосферного азота с участием бактериального нитрогеназного ферментного комплекса (Кретович, 1997).

Существует два основных морфологических типа клубеньков у бобовых: детерминантный и недетерминантный (Hirsch, 1992). Сформированные недетерминантные клубеньки, характерные, например, для гороха, клевера, люцерны, имеют цилиндрическую форму, постоянную меристему и включают четыре дифференцированные зоны: меристематическую, инфекционную, фиксирующую N₂ и в стареющих клубеньках – зону старения (Timmers et al., 2000). Зрелые недетерминантные клубеньки содержат гетерогенную популяцию азотфиксирующих бактериоидов.

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

Бобовые с детерминантными клубеньками относятся в основном к тропическим и субтропическим видам и включают, в частности, сою (*Glycine max*), понгамию (*Pongamia pinnata*), фасоль (*Phaseolus vulgaris*), вигну (*Vigna Savi*), а также некоторые виды умеренного климата, например, *Lotus japonicus* (лядвенец японский). Детерминантные клубеньки имеют сферическую форму и не образуют постоянной меристемы. Они растут растяжением клеток быстрее по сравнению с клеточным делением. Центральную зону в этих клубеньках занимают инфицированные и неинфицированные клетки хозяина, где происходит фиксация азота атмосферы (Franssen et al., 1992). Необходимо отметить, что бактериальная нитрогеназа в клубеньках необратимо ингибируется «следовыми» количествами кислорода и, следовательно, развитие клубенька происходит в изменяющихся условиях – от нормальных условий (погтоxis) при формировании симбиотических клубеньков, до микроокислительных (microoxic) в функционирующих клубеньках (Appleby, 1992). Это одна из интенсивно изучаемых особенностей функционирующих в клубеньках ризобий (Яковлева, 1975; Цыганова и др., 2011). Существуют растения, которые образуют клубеньки одновременно на корнях и стеблях. К ним, в частности, относится субтропическое и тропическое бобовое растение сесбания из рода *Sesbania* Scop., насчитывающий более 50 видов. Сесбания широко используется в странах южной Азии как сидерат и декоративное растение (Вульф, Малеева, 1969).

Формирование и функционирование бобово-ризобияльного симбиоза

Начальные стадии БРС включают инфицирование корней бобовых и образование симбиотических структур: инфекционных нитей (ITs) для размножения и транспорта бактерий к клеткам кортекса и корневым клубенькам для ферментативной фиксации атмосферного азота. Это сложные процессы, в которых участвуют оба симбионта, ведущих молекулярный диалог между собой, в результате чего происходят глубокие генетические, метаболические, структурные и другие изменения в растительном организме, приводящие к бактериальной инвазии и образованию клубенька (Oldroyd, Downie, 2008; Oldroyd et al., 2011). Главную роль в этих процессах играют Nod-факторы, которые представляют собой бактериальные липохитоолигосахариды, взаимодействующие на плазмалемме эпидермальных клеток с растительными рецепторами (receptor-like kinases, RLK), что

ведет в дальнейшем к активизации симбиотических путей у растения-хозяина (MurRAY, 2011). В начальной стадии ризобии в ризосфере или адсорбированные на поверхности корня распознают специфические для них растительные флавоноиды (дайдзеин, генистеин, куместрол, нарингенин и др.) и активируют транскрипцию *nod*-генов, которые требуются для инфекции, образования клубеньков и выбора специфического растения-хозяина (Denarie, Debelle, 1996). Продукты взаимодействия флавоноидов с ризобияльными генами ведут к синтезу различных соединений, в т. ч. ризобияльных NFs (Long, 1996). Основной скелет NF (хитоолигосахарид) имеет модификации у разных видов ризобий, главным образом по длине и степени насыщенности боковых остатков жирных кислот (C₁₆-C₂₀), а также по наличию радикалов – ацетила, сульфата, карбомиола, фукозила (Gough, Cullimore, 2011). Боковые цепи NFs специфически взаимодействуют с растительными рецепторами (RLK) и осуществляет трансдукцию сигнала для установления мутуалистического сожительства двух организмов, вызывая разнообразные ответные реакции у растения-хозяина: изменение мембранного потенциала, деполяризацию плазмалеммы корневого волоска и инициацию клубенькового примordia (Heidstra, Bisseling, 1996; Глянько, 2014б). Сложная структура NFs определяет специфичность ризобий к бобовым растениям-хозяевам. При этом полиспецифичность ризобий к растению-хозяину обусловлена разнообразием синтеза ими NFs. Примером широкой специфичности ризобий к бобовым растениям-хозяевам является ризобияльный штамм NGR234, способный инфицировать и нодулировать 112 видов бобовых растений, а также не бобовое растение *Parasponia andersonii* Miq. из семейства коноплевых (*Cannabaceae*) (Skorpil, Broughton, 2005).

Физиологическая роль Nod-фактора (NF) и растительных рецепторов (RLK) в симбиозе

Молекулярное взаимодействие NFs и RLK является основным условием для запуска генетических программ инфицирования и клубенькообразования (нодуляции) корней бобовых растений. Этим событиям предшествуют преинфекционные ответы растения-хозяина на действие NF: перестройка цитоскелета, набухание и скручивание кончика корневого волоска и формирование в наружных кортикальных клетках радикально направленных цитоплазматических мостиков – преинфекционных нитей,

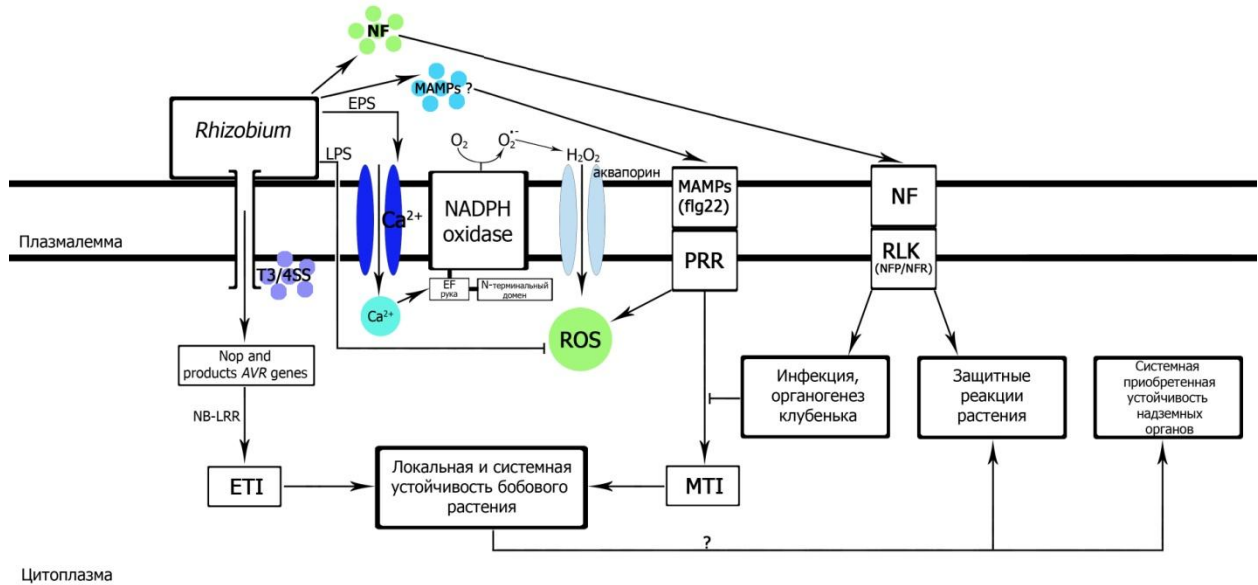


Рис. 1. Схема иммунных реакций у бобового растения, инфицированного ризобиями (Глянько, Ищенко, 2017а).

Пояснения. *Rhizobium* – клубеньковые бактерии (ризобии); NF – ризобияльный Nod-фактор; MAMPs – молекулярные микробные паттерны; EPS – ризобияльные экзополисахариды; LPS – ризобияльные липополисахариды; ROS – активные формы кислорода (АФК); NADPH oxidase – НАДФН-оксидаза – флавинодержущий фермент, 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, секретируемые 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 – водный белковый канал; N-терминальный домен – участок фермента, подвергающегося фосфорилированию Ca^{2+} -зависимыми протеинкиназами; EF-рука – мотивы фермента, связывающие два иона кальция.

где образуется бактериальная микроколония, осуществляющая локальный гидролиз клеточной стенки корневого волоска. В результате корневой волосок прекращает наружный рост и начинает расти вовнутрь, образуя трубчатую инвагинацию клеточной стенки инфекционной нити, в которой бактерии размножаются и перемещаются к клеткам кортекса. Участие NF-сигналинга в образовании ИТ доказано в опытах с мутантными организмами (Gough, Cullimore, 2011). Показана роль NF в активации ряда генов и транскрипционных факторов (белки NIN, RPG, ERN, CYCLOPS, CERBERUS), что связано с инфицированием и образованием примордия клубенька (Ferguson et al., 2010).

В инициации деления кортикальных клеток корня и морфогенезе примордия клубенька принимает участие фитогормон цитокинин, рецептор которого – гистидинкиназа (MtCRE1/LjHK1) активируется Ca^{2+} -кальмодулинзависимой киназой (CCaMK) (Глянько, 2015; Глянько, Ищенко, 2015). При этом гормональный статус клеток смещается в сторону увеличения содержания цитокинина и

уменьшения ауксина. Однако в дальнейшем соотношении этих гормонов и их роль в формировании клубенька может существенно изменяться (Акимова, Соколова, 2012; Ferguson, Mathesius, 2014).

Роль Nod-фактора в подавлении защитных систем растения-хозяина

Кроме инициации симбиотических функций NFs участвуют в инактивации защитных систем макросимбионта (Глянько, 2016; Глянько, Ищенко, 2017б). Растительные рецепторы (например, LysM RLK) «узнают» ризобияльные NFs и ингибируют путем неизвестного механизма врожденную МТИ-защитную систему растения с одновременной инициацией каскада симбиотических реакций (Liang et al., 2013). Однако при неблагоприятных для формирования симбиоза условиях этот процесс может нарушаться, что ведет к активированию механизмов защиты растения, например, таких как синтез и накопление сигнальных молекул и ионов ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , NO, Ca^{2+}), включающих за-

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

щитные механизмы. Для инициации этих механизмов растение-хозяин использует два пути иммунной врожденной системы: МТИ (MAMP-triggered immunity) и ЕТИ (effector-triggered immunity) (рис. 1).

Первый путь основан на использовании трансмембранных растительных рецепторных киназ (RKs) или белков (RLPs) и микробных соединений MAMPs (microbial-associated molecular patterns) или PAMPs (pathogen-associated molecular patterns). Второй путь – внутриклеточный, при котором основную роль играют полиморфные NB-LRR (nucleotide binding – leucine rich repeat). Эти защитные системы действуют при инфицировании как ризобиями, так и патогенами. Причем не исключается функционирование этих систем на начальных стадиях ризобиального инфицирования и при функционировании БРС (Gourion et al., 2015; Глянко, Ищенко, 2017б).

Доказано, что активность МТИ подавляется высокими концентрациями NFs (Liang et al., 2013). Подобное подавление активности защитной системы МТИ не зависит от нодуляции, так как наблюдалось у мутантов сои, не способных синтезировать NF-рецепторы (Liang et al., 2013). Способность NF при высоких дозах (10^{-9} - 10^{-6} М) подавлять активность защитных систем растения-хозяина может быть частью механизма, с помощью которого нодуляция регулируется по принципу обратной связи (Buffard et al., 1996). Таким образом, NFs могут как блокировать, так и активировать защитную систему растений и участвовать в реакциях, связанных с органогенезом клубенька.

На самых ранних этапах инвазии ризобии ведут себя как патогены и, по-видимому, иницируют системную приобретенную устойчивость в органах растения, не подвергающихся ризобиальному инфицированию. В связи с этим предлагается различать локальную и системную устойчивость бобового растения к инфицированию ризобиями (Глянко, Ищенко, 2017б). Локальная устойчивость, локализуемая в корнях (а в некоторых случаях и в стеблях), подавляется ризобиями, а системная устойчивость предотвращает ризобиальное инфицирование надземных органов растения (рис. 1).

Сигнальные системы ризобий и бобовых растений при формировании БРС

Растения, как и животные, воспринимают приходящие из окружающей среды сигналы различной природы и с помощью генетического аппарата реагируют на них, включая механизмы защиты и изменяя метаболизм примири-

тельно к новым внешним или внутренним условиям. Бактериальный NF-сигналинг тесно взаимодействует с растительными сигнальными системами: кальциевой, NO-синтазной, НАДФН-оксидазной (Глянко, 2015). Экспрессия симбиотических ядерных генов растения-хозяина осуществляется с участием указанных сигнальных систем и их компонентов (активных форм кислорода и азота – АФК и АФА) как промежуточных звеньев (вторичных мессенджеров) в формировании БРС.

Роль кальция при симбиозе. Ca^{2+} -сигнальная система при симбиозе (как и в других случаях) связана с возникновением осцилляций, так называемых кальциевых спайков (calcium spiking), как результат ритмичного повышения и снижения концентрации внутриклеточного кальция (Granqvist et al., 2015). Осцилляции Ca^{2+} характеризуются амплитудой, частотой и продолжительностью (рис. 2). Доказано, что система кальциевых осцилляций высоко консервативная часть симбиотического сигнального пути и определяет роль кальция в генетическом влиянии на формирование БРС (Granqvist et al., 2015). При БРС быстрый Ca^{2+} -поток в цитоплазму сменяется снижением его содержания в цитоплазме (Shaw, Long, 2003). Осцилляции цитозольного кальция наблюдаются приблизительно через 10-15 мин после воздействия ризобий или очищенного NF на поток кальция в цитоплазму и вызывают с участием ССаМК (Ca^{2+} -кальмодулинкиназы) фосфорилирование белков – транскрипционных факторов, и в дальнейшем экспрессию симбиотических генов в ядре. Однако нерешенной проблемой остается механизм декодирования симбиотических кальциевых осцилляций. Предполагается, что в этом процессе может быть задействована ССаМК, способная связывать 4 молекулы кальция (Singh, Parniske, 2012). Мутация по Ca^{2+} -спайкам ингибирует органогенез клубеньков у *Lotus japonicus*, но ингибирование снимается предварительно активированной формой ССаМК (Hayashi et al., 2010).

Роль АФК при формировании БРС. При образовании активных форм кислорода (O_2^- , H_2O_2 , $\cdot OH$, 1O_2) в качестве предшественника выступает молекулярный кислород. Интенсивное образование АФК у растений происходит в фотосистеме, пероксисомах, дыхательной цепи митохондрий и в других структурах клетки, где происходит одноэлектронное восстановление O_2 . Одним из важнейших источников АФК при фитопатогенезе является пероксимальная и НАДФН-оксидаза плазмалеммы (Тарчевский,

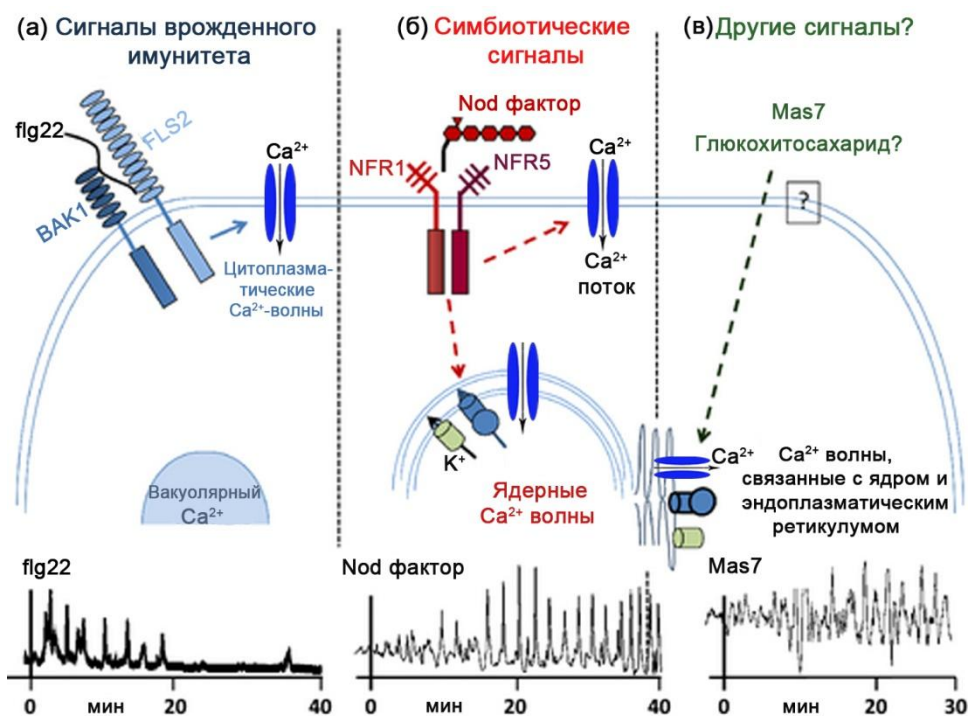


Рис. 2. Ca^{2+} -осцилляции в клетке растения в зависимости от стимула сигналинга (Модификация: Downie, 2014).

Пояснения. (а) – врожденный иммунный сигналинг (flg22), (б) – симбиотический сигналинг (Nod factor), (в) – другие типы сигналинга (Mas7, глюкохитосахариды). (а) Взаимодействие с поверхностными рецепторами растительной клетки (лейцин-богатыми FLS2 и BAK1) бактериального МАРМ-соединения flg22 (флагеллина) вызывает активацию потока Ca^{2+} в цитоплазму и кальциевые осцилляции в цитоплазме. (б) При симбиотическом сигналинге Nod factor (NF) взаимодействует на плазмалемме с растительными рецепторами NFR1 или NFR5, вызывая усиление потока Ca^{2+} в цитоплазму и кальциевые осцилляции в ядре. (в) Взаимодействие с растительной клеткой пептида Mas7 (Mastoparan7) вызывает появление кальциевых осцилляций в ядре и связано с эндоплазматическим ретикулумом, но не вызывает усиление потока Ca^{2+} из внеклеточного пространства. Следует отметить, что разные биологические стимулы (flg22, NF, Mas7) вызывают неодинаковые по амплитуде, частоте и продолжительности Ca^{2+} осцилляции. Но в то же время характер Ca^{2+} -спайков при микоризном и ризобиальном симбиозе одинаков у всех видов растений (Granqvist et al., 2015).

2002; Максимов, Черепанова, 2006). Доказана тесная связь продукции АФК с выходом ионов кальция в цитозоль при действии стрессоров и подчеркивается значение Ca^{2+} и АФК как ключевых компонентов единой сигнальной системы (Колупаев, 2007). Важную роль в этом играет мембранная НАДФН-оксидаза, которая связывает Ca^{2+} и активируется им (Sagi, Fluhr, 2006).

Образование АФК в течение развития симбиотического взаимодействия – основной фактор сходства ранних ответов растения на инфицирование патогенами и симбиотрофами (Baron, Zambryski, 1995; Deakin, Broughton, 2009). Однако роль АФК, в частности, пероксида водорода (H_2O_2) и супероксидного анионрадикала ($O_2^{\cdot-}$), в симбиотических взаимоотношениях двух организмов до конца непонятна. В отличие от патогенеза, когда АФК выполняют в основном токсическую для патогена

роль, при БРС ризобии ингибируют сигнальные пути, ведущие к запуску защитных систем растения (Buffard et al., 1996). Содержание H_2O_2 увеличивается в первые сутки после инокуляции корней гороха совместимым штаммом ризобий (Васильева и др., 2001). Показано, что ризобиальный антиоксидантный фермент супероксиддисмутаза (СОД), катализирующий реакцию дисмутации $O_2^{\cdot-}$ в H_2O_2 , необходим для прохождения нормальной ризобиальной инфекции и нодуляции (Santos et al., 2001). По данным Lohar et al. (2007) изменение морфологии корневых волосков в ответ на ризобиальную инфекцию сопровождается временными колебаниями концентрации H_2O_2 , что авторы связывают с необходимостью АФК для процессов, ведущих к скручиванию корневых волосков и последующей инвазии клубеньковых бактерий. Преходящее увеличение АФК в клетках корневого волоска при обработке корневых во-

лосков фасоли очищенным NF является специфическим для раннего этапа взаимодействия ризобий и бобового растения, поскольку отличается от динамики АФК при действии патогенного элиситора, характеризующиеся постоянным увеличением содержания АФК (Cardenas, Quinto, 2008). С другой стороны, обработка проростков люцерны очищенным NF ведет к ингибированию образования H_2O_2 , что связывается с защитным ответом растения (Shaw, Long, 2003). Таким образом, литературные данные свидетельствуют об АФК либо как отрицательном регуляторе формирования БРС, либо как положительном. Следовательно, ризобиальная инфекция способна регулировать содержание цитотоксических соединений, таких как H_2O_2 и NO (Глянько и др., 2014). Однако определенные защитные ответы макросимбионта индуцируются во время развития клубенька (Vasse et al., 1993; Gamas et al., 1998).

Оксид азота (NO) при симбиозе. NO входит в группу активных форм азота (АФА), в которой находятся и другие низкомолекулярные N-соединения: $OONO^-$, NO_2^- , NO^- , NO^+ . Модифицированные с помощью NO и $OONO^-$ S-нитрозотиолы, нитротирозинсодержащие и другие белки, рассматриваются как соединения группы АФА, участвующие в нитрозативном стрессе (Klatt, Lamas, 2000). Роль АФА в формировании и функционировании БРС одна из наименее изученных сторон. При изучении этого процесса основное внимание уделяется NO-молекуле, обладающей широким спектром биологического действия (Meilhoc et al., 2011). Оксид азота обнаруживается уже в первые часы после взаимодействия ризобий и бобового растения в ИТ, тканях клубеньковой меристемы, в азотфиксирующих клубеньках (Baudouin et al., 2006; Meilhoc et al., 2011; Глянько, 2013). Есть данные, что NO может участвовать в регуляции образования клубеньков на корнях бобовых (Hejouart et al., 2002), но высокие концентрации NO препятствуют инфицированию растений ризобиями и микоризой (Meyer et al., 2005). По данным Митановой и др. (2006), экзогенный NO (в виде донора NO – нитропруссид натрия) отрицательно влиял на адгезию и проникновение ризобий в корни гороха. В этих опытах добавление в среду с нитропруссидом натрия гемоглобина из эритроцитов лошади в 1,5 раза снимало ингибирующий эффект NO на эти процессы, что объясняется связыванием NO гемоглобином. Обнаружено влияние ризобиальной инфекции на содержание NO в чувствительной для ризобий зоне корня гороха в зависимости от штамма клубеньковых бактерий,

различающихся по степени N_2 -фиксирующей способности и вирулентности (Глянько и др., 2012; 2014). Эти факты свидетельствуют об участии NO в процессах формирования БРС.

Синтезируемый в клубеньках сои NO связывается леггемоглобином с образованием нитрозиллеггемоглобина (Yamamoto et al., 1990; Yamamoto, Kanayama, 1990). Это может вести к блокированию процесса азотфиксации за счет ингибирования процесса переноса кислорода в бактериоиды клубеньков. Важным является вопрос о роли несимбиотического гемоглобина в БРС. Считают, что роль несимбиотического гемоглобина в неинфицированных клетках может заключаться в детоксикации NO, оказывающего негативный эффект на формирование симбиоза, и как модулятора уровня NO (Simoda et al., 2005). Можно заключить, что NO функционирует как многоцелевой регулятор различных механизмов симбиотического процесса: распознавание растения-хозяина; модуляция защитных реакций макросимбионта; формирование примордия и органогенез клубенька; фиксация азота и углеродный метаболизм в клубеньках; старение клубенька. NO взаимодействует с другими биологическими молекулами, например, фитогормонами и АФК (Hichri et al., 2015).

Роль салициловой кислоты при БРС. Системная устойчивость растений (SAR) формируется при участии салициловой кислоты (СК) и пероксида водорода (Ryals et al., 1996; Молодченкова, 2001; Mostofa et al., 2015) и сопровождается увеличением содержания СК и ее дериватов, а также усилением экспрессии СК-зависимых генов (Shah, Zeier, 2013). Показано взаимовлияние СК и H_2O_2 в метаболизме растений. Изменение внутриклеточной концентрации одного из этих соединений оказывает влияние на содержание другого (Leon et al., 1995; Rao et al., 1997). В этих процессах функционируют ферменты окислительно-восстановительного цикла: каталаза, пероксидаза, НАДФН-оксидаза, СОД и др. В трансдукции сигнала экзогенной СК в генетический аппарат принимают участие АФК, Ca^{2+} , NO (Колупаев и др., 2016).

Есть данные об участии СК и ее производных (метилсалицилата) в цепи переноса сигнала на длинные дистанции при формировании SAR (Park et al., 2007). Однако более ранние результаты не подтверждают роль СК как дальнего сигнала (Vernooij et al., 1994; Pallas et al., 1996).

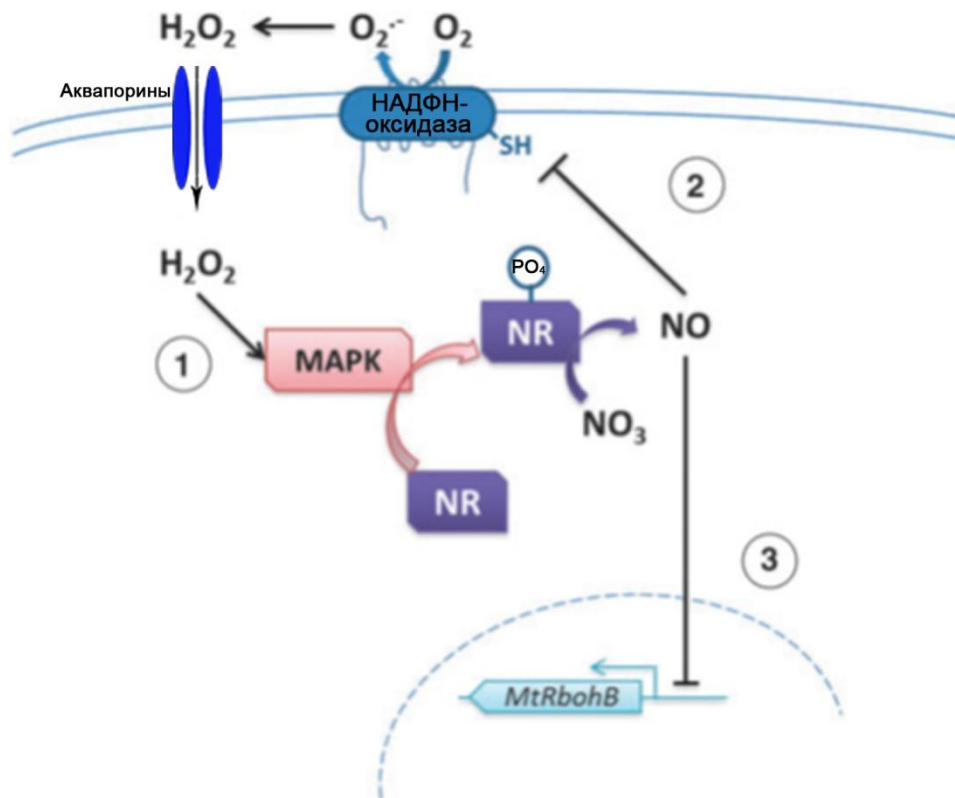


Рис. 3. Схема взаимосвязи АФК и NO в бобово-ризобийном симбиозе (Модификация: Purro et al., 2013).

1. Показан синтез H₂O₂ с участием НАДФН-оксидазы, локализованной на мембране; активация пероксидом водорода MAP-киназы (МАРК) и соответственно нитратредуктазы (NR) (Wang et al., 2010). 2. Ингибирование НАДФН-оксидазы (RBOH) с помощью NO (нитрозилирование) (Yun et al., 2011). 3. Возможная репрессия с помощью NO экспрессии гена MtRbohB фермента RBOH при симбиотическом взаимодействии люцерны и *Sinorhizobium meliloti* (Boscari et al., 2013).

Таким образом, СК – компонент защиты от патогенной инвазии и повышения устойчивости растительных клеток к антропогенным факторам. Такие функции СК могут препятствовать формированию и функционированию БРС. Действительно, экзогенная СК оказывала отрицательное влияние на БРС (Шумный и др., 1991; Martinez-Abarka, 1998; Глянько и др., 2005). Есть данные литературы, что синтез СК растением-хозяином регулируется на генном уровне при участии ризобийного Nod-фактора (Глянько, 2014б). Подтверждением этому служат данные о существенном накоплении СК в корнях у ризобийного NF-мутанта и при инокуляции люцерны несовместимым ризобийным штаммом (Blilou et al., 1999). Предполагается, что Nod-фактор блокирует СК-сигнальный механизм, связанный с защит-

ными реакциями растения-хозяина путем уменьшения синтеза СК (Vuceno et al., 2001). С другой стороны, установлено, что уменьшение эндогенного уровня СК путем экспрессии трансгенного фермента салицилатгидролазы положительно влияло на процессы инфицирования и нодуляции у ряда бобовых культур (Stacey et al., 2006). Эти результаты свидетельствуют о важной роли СК в защитных реакциях макросимбионта при формировании БРС.

Сигнальные функции АФК и АФА и их взаимодействие при формировании БРС

Важная роль АФК и АФА в ответе растения на биотические и абиотические стрессовые воздействия не вызывает сомнений (Corpas et al., 2013; Yu et al., 2014; Baxter et al., 2014; Карпец, Колупаев 2017). Синтез этих молекул связан с программированной клеточной смертью

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

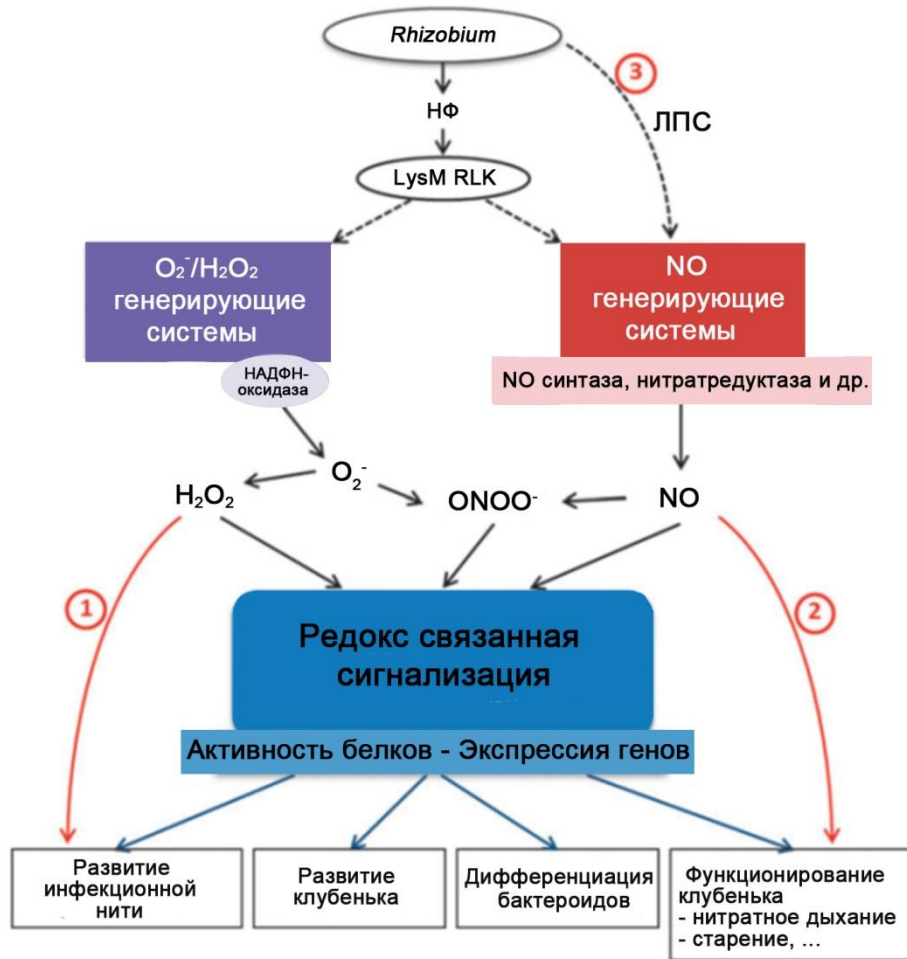


Рис. 4. Схема суммирующей роли H_2O_2 и NO в процессах нодуляции (Модификация: Purro et al., 2013).

Показано влияние ризобияльного Nod-фактора (НФ) при его взаимодействии с растительным рецептором (LysM RLK) на системы, генерирующие H_2O_2 и NO , а также на реакции образования $O_2^{\cdot-}$ и $ONOO^-$. Далее показано влияние этих молекул на процессы редокс-сигналинга (сульфонилирование, нитрозилирование и нитрование белков), что приводит к экспрессии генов и активации белков. В конечном итоге эти процессы связаны с образованием инфекционных нитей (ITs) (1), с органогенезом клубенька, дифференциацией бактериоидов, функционированием клубеньков, нитратным дыханием и старением клубеньков (2). Отдельно показано участие H_2O_2 в формировании ITs и роль NO в зрелых клубеньках. Отражено участие ризобияльных липополисахаридов (ЛПС) в образовании NO (3) (Hichri et al., 2015).

(ПКС) – важным механизмом регуляции роста и развития растений и устранения поврежденных или инфицированных клеток при стрессовом воздействии (Wang et al., 2013). При изучении БРС первую очередь привлекают внимание механизмы взаимовлияния бактериального NF и сигнальных молекул (ионов) растения (Ca^{2+} , АФК, АФА, СК) (Scheler et al., 2013). Доказано, что NO и АФК (H_2O_2) могут регулировать синтез друг друга (рис. 3). В течение гиперчувствительной реакции NO может оказывать эффект на синтез H_2O_2 через S-нитрозилирование НАДФН-оксидазы плазмалеммы (AtRBOHD) (Yun et al., 2011). С другой стороны, накопление H_2O_2 индуцирует синтез NO посредством усиления экспрессии нитратредуктазы, что в дальнейшем при суммарном действии ведет к

гибели клетки (Wang и al., 2013). Однако накоплению в клетках NO предшествует выход ионов Ca^{2+} в цитозоль, активация НАДФН-оксидазы и усиление синтеза пероксида водорода. Таким образом, перекрестное взаимодействие NO и H_2O_2 является важной особенностью активности этих молекул.

Известно, что NO в реакции нитрозилирования может реагировать с восстановленным глутатионом (GSH) с образованием S-нитрозоглутатиона (GSNO), который является мобильным резервуаром биоактивного NO (Barraso et al., 2013; Kubienova et al., 2014; Yu et al., 2014). С другой стороны, в результате реакции между $O^{\cdot-}$ и NO образуется пероксинитрит ($ONOO^-$) – мощная окислительно-нитрирующая молекула (Corpas, Bartoso, 2014).

Вследствие присутствия в растительных тканях NO, GSNO и ONOO⁻ происходит посттрансляционная модификация белков, подобная S-нитрозилированию и нитрованию (Romero-Puertas et al., 2013). В пероксиосомах каталаза и гликолатоксидаза ингибируются с участием реакции S-нитрозилирования, что может регулировать клеточный уровень H₂O₂ (Ortega-Galisteo et al., 2012). С другой стороны, генерация ONOO⁻ может вызывать нитрование растительных белков и нитрозативное повреждение растительных клеток, хотя эндогенное нитрование может выполнять и регуляторную функцию (Barraso et al., 2013).

Механизмы взаимодействия АФК и АФА достаточно хорошо изучены при фитопатогенезе, когда в системной устойчивости основную роль играет СВЧ клетки и процесс ПКС как результат быстрого синтеза этих молекул (Bolwell, 1999). В настоящее время доказано, что соотношение в клетке NO, O₂⁻, H₂O₂ и ONOO⁻ определяет СВЧ клетки при действии биотических и абиотических факторов (Zaninotto et al., 2006; Zhao et al., 2007). Необходимо отметить, что сведения о роли этих молекул при формировании и функционировании БРС недостаточны, особенно это касается локальной и системной устойчивости бобового растения к ризобиальной инвазии (Глянько, 2016). Таким образом, из выше изложенного можно заключить, что АФК и АФА при БРС могут играть двойную роль: как сигнальные молекулы и как токсические соединения. Однако, и в том и в другом случаях их роль связана с ризобиальной инфекцией, образованием симбиотических структур и их функционированием.

На рис. 4 показана суммирующая роль H₂O₂ и NO в процессах нодуляции. Ризобиальные NFs взаимодействуют с растительными рецепторами (LysM RLK) и оказывают влияние на генерацию O₂⁻, H₂O₂, NO, ONOO⁻ с участием НАДФН-оксидазы, NO-синтазы, нитратредуктазы, нитритредуктазы и других. Образовавшиеся сигнальные молекулы формируют окислительно-восстановительный сигналинг (Redox-based signaling), оказывающий влияние на активность модифицированных белков и экспрессию генов. Все эти процессы связаны с формированием и функционированием БРС: образованием инфекционных нитей, развитием клубеньков, дифференциацией бактериоидов в клубеньках, N₂-фиксацией, нитратным дыханием в клубеньках, старением и распадом клубеньков.

Необходимо заметить, что небольшие сигнальные молекулы – АФК и АФА, не единственные соединения, активно участвующие в БРС. Немаловажная роль, например, принадлежит фитогормонам, которые инициируют морфогенез клубенька (ауксин и цитокинин) и регулируют ризобиальную инфекцию (абсцизовая и жасмоновая кислоты) (Глянько, 2015).

Заключение

Микроорганизмы – неотъемлемая часть земной жизни. Без них в большинстве случаев невозможен рост, развитие живых существ, в том числе растений. Часто взаимодействие между организмами происходит на основе паразитарного или муталистического симбиоза. Если в первом случае пользу получает только микроорганизм – паразит, который наносит вред растению-хозяину, то муталистическое взаимодействие выгодно обоим симбионтам. Несомненно, клубеньковые бактерии и бобовые растения прошли длительную эволюцию прежде чем их взаимодействие стало приносить пользу растению-хозяину в виде восстановленного ризобиями *in planta* атмосферного азота. При этом жизнедеятельность ризобий в корневых клубеньках осуществляется за счет энергетических материалов, поставляемых растением. Возникает вопрос: почему ризобии выбрали для своей деятельности (за редким исключением) бобовые растения? Познавание этой уникальной биологической особенности в перспективе приблизит к созданию азотфиксирующего аппарата у не бобовых растений и позволит решить проблему питания растений экологически чистым азотом (Beatly, Good, 2011; Проворов, Воробьев, 2012). Полученные в настоящее время фундаментальные знания создают основу для решения этой проблемы. Однако существует еще много не выясненных вопросов, требующих своего разрешения. К ним можно отнести: устойчивость бобового растения к инвазии ризобий и участие врожденных иммунных систем растения в процессах инфицирования и функционирования N₂-фиксирующего аппарата в клубеньках; роль ризобиальных Nod-факторов в подавлении защитных систем растения-хозяина. Необходимо заметить, что формирование системной (приобретенной) устойчивости у растений происходит с участием фитогормонов, физиологический эффект которых реализуется с участием сигнальных посредников (Колупаев и др., 2016). Сигнальные посредники и фитогормоны несомненно играют важнейшую роль и при БРС, оказывая влияние на процессы инфекции, морфогенез клубенька

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

и его функционирование. Однако установленные в настоящее время факты носят часто феноменологический характер и не раскрывают механизмы и последовательность передачи сигналов в геном. Это далеко не полностью выясненные аспекты функционирования БРС.

Недостаточно исследованы также врожденные иммунные системы бобового растения, участие которых в бобово-ризобиальном симбиозе констатируется (Gourion et al., 2015). Не ясен вопрос о влиянии инфицированного ризобиями бобового растения на инвазию в растение других микроорганизмов, в том числе паразитарных. Иначе говоря, облегчает ли ризобиальная инфекция заражение растения другими микроорганизмами? (Gourion et al., 2015). В связи с этим представляют интерес данные о корневом клубеньке как микробиоме, в котором кроме ризобий функционируют и другие бактерии, физиологическая роль которых в сожительстве с ризобиями пока не ясна (Кузнецова и др., 2015; Martinez-Hidalgo, Hirsch, 2017). Изучение этих вопросов крайне важно для понимания устойчивости бобового растения к ризобиальной инфекции, а также роли сигнальных систем в установлении БРС.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимова Г.П., Соколова М.Г. Содержание цитокининов на начальных этапах бобово-ризобиального симбиоза и влияние гипотермии // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 5. – С. 694-700.
- 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.
- Воробьев В.А. Симбиотическая азотфиксация и температура. – Новосибирск: Наука, 1998. – 126 с.
- Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Справочник. Мировые ресурсы полезных растений. – Ленинград: Наука, 1969. – С. 221-222.
- Глянько А.К. [Рецензия]. Н.А. Проворов, Н.И. Воробьев. Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза / Ред. И.А. Тихонович // Бюлл. О-ва физиологов России. – 2014а. – Вып. 29. – С. 63-70.
- Глянько А.К. Защитные системы бобового растения при инфицировании ризобиями // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2016. – Вип. 1 (37). – С. 63-77.
- Глянько А.К. Инициация синтеза оксида азота (NO) в корнях этиолированных проростков гороха под влиянием N-соединений // Биохимия. – 2013. – Т. 78, № 5. – С. 620-626.
- Глянько А.К. Роль Nod-фактора *Rhizobium* в индукции сигнальных систем растения при формировании бобово-ризобиального симбиоза // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2014б. – Вип. 3 (33). – С. 6-14.
- Глянько А.К. Фитогормоны и клубенькообразование у бобовых растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 3 (36). – С. 6-19.
- Глянько А.К., Ищенко А.А. Активные формы кислорода и азота – возможные медиаторы системной устойчивости у бобовых при действии ризобиальной инфекции // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2017а. – Вип. 1 (40). – С. 9-20.
- Глянько А.К., Ищенко А.А. Иммунитет бобового растения, инфицированного клубеньковыми бактериями *Rhizobium* spp. F. (Обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. – 2017б. – Т. 53, № 2. – С. 136-145.
- Глянько А.К., Ищенко А.А. Роль цитокинина и ауксина в регуляции процесса нодуляции у бобовых растений // J. Stress Physiol. Biochem. – 2015. – Т. 11, № 2. – С. 16-27.
- Глянько А.К., Ищенко А.А., Степанов А.В. Влияние кальция и ризобиальной инфекции (*Rhizobium leguminosarum*) на динамику содержания оксида азота в корнях этиолированных проростков гороха (*Pisum sativum* L.) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2014. – Т. 50, № 6. – С. 587-592.
- Глянько А.К., Макарова Л.Е., Васильева Г.Г., Миронова Н.В. Возможное участие перекиси водорода и салициловой кислоты в бобово-ризобиальном симбиозе // Изв. Российской АН. Сер. биологическая. – 2005. – Т. 32, № 3. – С. 300-305.
- Глянько А.К., Митанова Н.Б., Степанов А.В. Влияние факторов среды на генерацию оксида азота (NO) в корнях этиолированных проростков гороха // Прикл. биохимия и микробиология. – 2012. – Т. 48, № 1. – С. 95-102.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Функциональное взаимодействие оксида азота с активными формами кислорода и ионами кальция при формировании адаптивных реакций растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2017. – Вип. 2 (41). – С. 6-31.
- Колупаев Ю.Е. Кальций и стрессовые реакции растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 1 (10). – С. 24-41.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Сигнальные посредники в реализации физиологических эффектов стрессовых фитогормонов // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2016. – Вип. 1 (37). – С. 42-62.
- Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф., Даценко В.К., Кругова Е.Д., Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н., Михалкив Л.М., Маличенко С.М., Маменко П.Н., Киризий Д.А., Береговенко С.К., Тихонович И.А., Проворов Н.А., Петриченко В.Ф., Надкернич-

- ная Е.В. Биологическая фиксация азота (в 4-х томах). – Киев: Логос, 2010-2011, 2014. – Т. 1: Бобово-ризобияльный симбиоз. – 2010. – 508 с.; Т. 2: Бобово-ризобияльный симбиоз. – 2011. – 524 с.; Т. 3: Генетика азотфиксации, генетическая инженерия штаммов. – 2011. – 404 с.; Т. 4: Ассоциативная азотфиксация. – 2014. – 412 с.
- Кретович В.Л. Биохимия усвоения азота воздуха растениями. – М.: Наука, 1997. – 486 с.
- Кругова Е.Д. Специфические стратегии клубеньковых и фитопатогенных бактерий при инфицировании растений // Физиология и биохимия культур растений. – 2009. – Т. 41, № 1. – С. 3-15.
- Кузнецова И.Г., Сазонова А.Л., Сафронова В.И., Пинаев А.Г., Верхозина А.В., Тихомирова Н.Ю., Оследкин Ю.С., Белимов А.А. Генетическое разнообразие микросимбионтов байкальских видов чины (*Lathyrus*), горошка (*Vicia*), остролодочника (*Oxytropis*) и астрагала (*Astragalus*) // С.-х. биология. – 2015. – Т. 50, № 3. – С. 345-352.
- Максимов И.В., Черепанова Е.А. Про/антиоксидантная система и устойчивость растений к патогенам // Успехи соврем. биологии. – 2006. – Т. 126, № 3. – С. 250-261.
- Мишустин Е.Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. – М.: Наука, 1972. – 343 с.
- Мишустин Е.Н., Шильникова В.К. Биологическая фиксация атмосферного азота. – М.: Наука, 1968. – 531 с.
- Мишустин Е.Н., Шильникова В.К. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс. – М.: Наука, 1973. – 288 с.
- 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 // Агробиология. – 2006. – № 10. – С. 52-55.
- Молодченкова О.О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях // Физиология и биохимия культур растений. – 2001. – Т. 33, № 5. – С. 463-473.
- Проворов Н.А., Воробьев Н.И. Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. – СПб: Информ-Навигатор, 2012. – 400 с.
- Сидорова К.К. Генетика мутантов гороха. – Новосибирск: Наука, 1981. – 169 с.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Генетика симбиотической азотфиксации и основы селекции для самоопыляющихся бобовых культур (на примере *Pisum sativum* L.) // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 11. – С.1550-1557.
- Сидорова К.К., Шумный В.К., Назаров В.М. Симбиотическая азотфиксация: генетические, селекционные и эколого-агробиохимические аспекты. – Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2006. – 134 с.
- Сидорова К.К., Шумный В.К., Власова Е.Ю., Гляненко М.Н., Мищенко Т.М., Майстренко Г.Г. Симбиогенетика и селекция макросимбионта на повышение азотфиксации на примере гороха (*Pisum sativum* L.) // Вестн. ВОГиС. – 2010. – Т. 14, № 2. – С. 357-374.
- Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – С. 103-113.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиозы растений и микроорганизмов. Молекулярная генетика агросистем будущего. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2009. – 210 с.
- Цыганова А.В., Китаева А.Б., Бревин Н. Дж., Цыганов В.Е. Клеточные механизмы развития симбиотических клубеньков у бобовых растений // С.-х. биология. – 2011. – № 3. – С. 34-41.
- Шевчук В.Е. Бобовые культуры и почвенное плодородие. – Иркутск: Восточно-Сибирское книжное изд-во, 1979. – 98 с.
- Шумный В.К., Сидорова К.К., Клебенская И.Л. Биологическая фиксация азота. – Новосибирск: Наука, 1991. – 270 с.
- Яковлева З.М. Бактероиды клубеньковых бактерий. – Новосибирск: Наука, 1975. – 171 с.
- Appleby C.A. The origin and functions of haemoglobin in plants // Science Progress. – 1992. – V. 76. – P. 365-398.
- 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.
- Barraso 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.
- Baudouin E., Pieuchot L., Engler G., Pauly N., Puppo A. Nitric oxide is formed in *Medicago truncatula* –*Sinorhizobium meliloti* functional nodules// Mol. Plant-Microbe Interac. – 2006. – V. 19. – P. 970-975.
- Baxter A., Mittler R., Suzuki N. ROS as key players in plant stress signaling // J. Exp. Bot. – 2014. – V. 65. – P. 1229-1240.
- Beatty P.H., Good A.G. Future prospects for cereals that fix nitrogen // Science. – 2011. – V. 333. – P. 416-417.
- Bellin D., Asai S., Delledonne M., Yoshioka H. Nitric oxide as mediator for defense responses // Mol. Plant-Microbe Interac. – 2013. – V. 26. – P. 271-277.
- 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.
- Brewin N.J. Development of the legume root nodules // Annu. Rev. CellBiol. - 1991. – V. 7. – P.191-226.

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

- Boscari A., Del Giudice J., Ferrarini A., Venturini L., Zaffini A.L., Delledonne M., Puppo A. Expression dynamics of the *Medicago truncatula* transcriptome during the symbiotic interaction with *Sinorhizobium meliloti*: which role for nitric oxide? // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 161. – P. 425-439.
- 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.
- Buffard D., Esnault R., Kondorosi A. Role of plant defense in alfalfa during symbiosis // *World J. Microbiol. Biotechnol.* – 1996. – V. 12. – P. 175-188.
- Charpentier M., Oldroyd G. How close are we to nitrogen-fixing cereals? // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2010. – V. 13. – P. 556-564.
- Corpas F.J., Barroso J.B. Peroxynitrite (ONOO⁻) is endogenously produced in *Arabidopsis* peroxisomes and is over producer under cadmium stress // *Annals Bot.* – 2014. – V. 113. – P. 87-96.
- Cardenas L., Quinto C. Reactive oxygen species (ROS) as early signals in root hair cells responding to rhizobial nodulation factors // *Plant Signal. Behav.* – 2008. – V. 3. – P. 1101-1102.
- 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
- Downie J.A. Calcium signals in plant immunity: a spiky issue // *New Phytol.* – 2014. – V. 204. – P. 733-735.
- Deakin W.J., Broughton W.J. Symbiotic use of pathogenic strategies: rhizobial protein secretion systems // *Nature Rev. Microbiol.* – 2009. – V. 7. – P. 312-320.
- Denarie J., Debelle F. *Rhizobium* lipochitooligosaccharide nodulation factors: signaling molecules mediating recognition and morphogenesis // *Annu. Rev. Biochem.* – 1996. – V. 65. – P. 503-535.
- Djordjevic M.A., Gabriel D.W., Rolfe B.J. *Rhizobium* – the refined parasite avoid the host response? // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 1987. – V. 25. – P. 145-168.
- Ehrhard D.W., Atkinson E.M., Long S.R. Calcium spiking in plant root hairs responding to *Rhizobium* nodulation signals // *Cell.* – 1996. – V. 85. – P. 673-681.
- Ferguson B.J., Mathesius U. Signaling interactions during nodule development // *J. Plant Growth Regul.* – 2003. – V. 22. – P. 47-72.
- Ferguson B.J., Indrasumunar A., Hayashi S., Lin M.H., Lin Y.H., Reid D.E., Gresshoff P.M. Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation // *J. Integr. Plant Biol.* – 2010. – V. 52. – P. 61-76.
- Ferguson B.J., Mathesius U. Phytohormone regulation of legume-rhizobia interactions // *J. Chem. Ecol.* – 2014. – V. 40. – P. 770-790.
- Franssen H.J., Vijn I., Yang W.C., Bisseling T. Developmental aspects of the *Rhizobium-legume* symbiosis // *Plant Mol. Biol.* – 1992. – V. 19. – P. 89-107.
- Fred E.B., Graul J. The effect of soluble nitrogenous salts on nodule formation // *J. Amer. Soc. Agron.* – 1916. – V. 8. – P. 316-328.
- Gage D.J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2004. – V. 68. – P. 280-300.
- Gamas P., de Billy F., Truchet G. Symbiosis-specific expression of two *Medicago truncatula* nodulin genes, MtN1 and Mt13, in coding products homologous to plant defense proteins // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 1998. – V. 11. – P. 393-403.
- 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.
- Gough C., Cullimore J. Lipochitooligosaccharide signaling in endosymbiotic plant-microbe interactions // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 2011. – V. 24. – P. 867-878.
- Granqvist A.E.U. Patterns of symbiotic calcium oscillations. – John Innes Centre, Norwich, 2012. – 156 p. – http://ueaeprints.uea.ac.uk/42339.1/2012_GranqvistEPhD.pdf
- Granqvist E., Sun J., den Camp R. O., Pujic P., Hill L., Normand P., Morris R.J., Downie J.A., Geurts R., Oldroyd G.E.D. Bacterial-induced calcium oscillations are common to nitrogen-fixing associations of nodulating legumes and non-legumes // *New Phytol.* – 2015. – V. 207. – P. 551-558.
- Graham P.H., Vance C.P. Legumes: importance and constraints to greater use // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 131. – P. 872-877.
- Hayashi T., Banda M., Kouchi H., Hayashi M., Imaizumi-Anraku H. A dominant function of CCaMK in intracellular accommodation of bacterial and fungal endosymbionts // *Plant J.* – 2010. – V. 63. – P. 141-154.
- Heidstra R., Bisseling T. Nod factor-induced host responses and mechanisms of Nod factor perception // *New Phytol.* – 1996. – V. 133. – P. 25-43.
- Herouart D., Baudouin E., Frenedo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: key role in the establishment of the legume-*Rhizobium* symbiosis // *Plant Physiol. Biochem.* – 2002. – V. 40. – P. 619-624.
- 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.
- Hirsch A.M. Developmental biology of legume nodulation // *New Phytol.* – 1992. – V. 122. – P. 211-237.

- Klatt P., Lamas S. Regulation of protein function by S-glutathiolation in response to oxidative and nitrosative stress // *Eur. J. Biochem.* – 2000. – V. 267. – P. 4928-4944.
- 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.
- Long S.R. Genes and signals in the rhizobium-legume symbiosis // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 125. – P. 69-72.
- Leon J., Lawton M.A., Raskin I. Hydrogen peroxide stimulates salicylic acid biosynthesis in tobacco // *Plant Physiol.* – 1995. – V. 105. – P. 1673-1678.
- 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.
- Liang Y., Cao Y., Tanaka K., Thibivilliers S., Wan J., Choi J., ho Kang C., Qiu J., Stacey G. Non legumes respond to rhizobial Nod factors by suppressing the innate immune response // *Science.* – 2013. – V. 341. – P.1384-1387.
- Long S.R. *Rhizobium* symbiosis: nod factors in perspective // *Plant Cell.* – 1996. – V. 8. – P. 1885-1898.
- 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.
- Martinez-Hidalgo P., Hirsch A.M. The nodule microbiome: N₂-fixing rhizobia do not live alone // *Phytobionomes J.* – 2017. – V. 1, № 2. – P. 70-82.
- Meyer C., Lea U.S., Provan F., Kaizer 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.
- Meilhoc E., Boscan A., Bruand C., Puppo A., Brouquisse R. Nitric oxide in legume-rhizobium symbiosis // *Plant Sci.* – 2011. – V. 181. – P. 573-581.
- Mostofa M.G., Fujita M., Tran L.S.P. Nitric oxide mediates hydrogenperoxide- and salicylic acid-induced salt tolerance in rice (*Oriza sativa*) seedlings // *Plant Growth Regul.* – 2015. – V. 77. – P. 265-277.
- Murray J.D. Invasion by invitation rhizobial infection in legumes // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 2011. – V. 24. – P. 631-639.
- Ortega-Galisteo A.P., Rodriguez-Serrano M., Pazmino D.M., Gupta D.K., Sandalio L.M., Romero-Puertas M.S. S-Nitrosylated proteins in pea (*Pisum sativum* L.) leaf peroxisomes: changes under abiotic stress // *J. Exp. Bot.* – 2012. – V. 63. – P. 2089-2103.
- Oldroyd G.E.D., Murray J.D., Poole P.S., Downie A. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis // *Annu. Rev. Genet.* – 2011. – V. 45. – P. 119-144.
- Oldroyd G.E.D., Downie J.A. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – V. 59. – P. 519-546.
- Park S.W., Kaimoyo E., Kumar D., Mosher S., Klessing D.F. Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance // *Science.* – 2007. – V. 318. – P.113-116.
- Pallas J.A., Paiva N.L., Lamb C., Dixon R.A. Tobacco plants epigenetically suppressed in phenylalanine ammonia-lyase expression do not develop systemic acquired resistance in response to infection by tobacco mosaic virus // *Plant J.* – 1996. – V. 10. – P. 281-293.
- Puppo A., Pauly N., Boscari A., Mandon K., Brouquisse R. Hydrogen peroxide and nitric oxide: key regulators of the legume – *Rhizobium* and mycorrhizal symbioses // *Antioxidant Redox Signal.* – 2013. – V. 18. – P. 2202-2219.
- Rolfe B.G., Gresshoff P.M. Genetic analysis of legume nodule initiation // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1988. – V. 39. – P. 297-319.
- Rao M.V., Paliyath G., Ormrod D.P., Murr D.P., Watkins C.B. Influence of salicylic acid on H₂O₂ production, oxidative stress, and H₂O₂-metabolizing enzymes. Salicylic acid-mediated oxidative damage requires H₂O₂ // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 115. – P. 137-149.
- Rhizobiaceae*. Молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями. – СПб.: Бионт, 2002. – 567 с.
- Romero-Puertas M.S., Roddriguez-Serrano M., Sandalio L.M. Protein S-nytrosylation in plants under abiotic stress: an overview // *Front. Plant Sci.* – 2013. – V. 4:373. Doi: 10.3389/fpls.2013.00373
- 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.
- Santos R., Herouart D., Sigaud S., Touati D., Puppo A. Oxidative burst in alfalfa-*Sinorhizobium meliloti* symbiotic interaction // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 2001. – V. 14. – P. 86-89.
- Sagi M., Fluhr R. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 336-340.
- Shah J., Zeier J. Long-distance communication and signal amplification in the systemic acquired resistance // *Front. Plant Sci.* – 2013. – V. 4:30. Doi: 10.3389/fpls.2013.0003
- 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.
- Scott P., Pregelj L., Chen N., Hadler J., Djordjevic M., Gresshoff P. *Pongamia pinnata*: an untapped re-

БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНЫЙ СИМБИОЗ

- source for the biofuels industry of the future // *Bio-Energy Res.* – 2008. – V. 1. – P. 2-11.
- Shimoda Y., Nagata M., Suzuki A., Abe M., Sato S., Kato T., Tabata S., Higashi S., Uchiyumi T.* Symbiotic rhizobium and nitric oxide induce gene expression of non-symbiotic hemoglobin in *Lotus japonicus* // *Plant Cell Physiol.* – 2005. – V. 46. – P. 99-107.
- Singh S., Parniske M.* Activation of calcium – and calmodulin – dependent protein kinase (CCaMK), the central regulator of plant root endosymbiosis // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2012. – V. 15. – P. 444-453.
- Shaw S.L., Long S.R.* Nod factor elicits two separable calcium responses in *Medicago truncatula* root hair cells // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 131. – P. 976-984.
- Spaink H.P.* The molecular basis of infection and nodulation by rhizobia: the ins and outs of symbiogenesis // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 1995. – V. 33. – P. 345-368.
- Skorpil P., Broughton W.J.* Molecular interaction between *Rhizobium* and legumes // *Molecular Basis of Symbiosis* / Ed. J. Overmann. – Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. – P. 143-165.
- 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.
- Timmers A.C., Soupene E., Auriac M.C., de Billy F., Vasse J., Boistard P., Truchet G.* Saprophytic intracellular rhizobia in alfalfa nodules // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 2000. – V. 13. – P. 1204-1213.
- Vasse J., de Billy F., Truchet J.* Abortion of infection during the *Rhizobium meliloti*-alfalfa symbiotic interaction is accompanied by hypersensitive reaction // *Plant J.* – 1993. – V. 4. – P. 555-566.
- Vernooij B., Friedrich L., Morse A., Reist R., Kolditz-Jawhar R., Ward E.* Salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance // *Plant Cell.* – 1994. – V. 6. – P. 959-965.
- Wang Y., Loake G.J., 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
- Wang P., Du Y., Ren D., Song C.P.* Hydrogen peroxide-mediated activation of MAP kinase 6 modulates nitric oxide biosynthesis and signal transduction in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 2010. – V. 22. – P. 2981-2998.
- Yamamoto Y., Kanayama Y.* Inhibition of nitrogen fixation in soybean plants supplied with nitrate. II. Accumulation and properties of nitrosylhemoglobin in nodules // *Plant Cell Physiol.* – 1990. – V. 31. – P. 207-214.
- Yamamoto Y., Watanabe I., Kanayama Y.* Inhibition of nitrogen fixation in soybean plants supplied with nitrate. I. Nitrite accumulation and formation of nitrosylhemoglobin in nodules // *Plant Cell Physiol.* – 1990. – V. 31. – P. 341-346.
- 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., Saidi N.B., Le Bihan T., Yu M., Moore J.W., Kang J.G., Kwon E., Spoel S.H., Pallas J.A., Loake G.J.* S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity // *Nature.* – 2011. – V. 478. – P. 264-268.
- 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.
- 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.

Поступила в редакцию
01.08.2017 г.

RHIZOBIUM-LEGUME SYMBIOSIS: SOME MODERN KNOWLEDGE

A. K. Glyan'ko, A. A. Ischenko, N. V. Filinova

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

E-mail: akglyanko@sifibr.irk.ru

Literature data on the role of Rhizobium-legume symbiosis (RLS) and a brief history of fundamental study of this unique biological phenomenon have been summarized. The features of root nodules formation of determinant and indeterminate types have been described. The physiological role of rhizobial Nod-factor in suppressing protective system of legume plant and the role of plant immune

ГЛЯНЬКО, ИЩЕНКО, ФИЛИНОВА

systems (MTI and ETI) in rhizobial infection and formation of RLS are covered. Signal systems of legume plant (Ca^{2+} , NO synthase, NADPH oxidase) and their components (ROS, NO) and other signal molecules involved and interacting in determining of RLS are described. The necessity of studying local and systemic resistance of legume plant for rhizobial infection is emphasized.

Key words: *Rhizobiaceae, legume plants (Fabaceae), Rhizobium-legume symbiosis, root nodules, Nod-factor, plant immune systems (MTI, ETI), Ca^{2+} , H_2O_2 , NO, salicylic acid, local and systemic resistance*

БОБОВО-РИЗОБІАЛЬНИЙ СИМБІОЗ: ДЕЯКІ СУЧАСНІ ЗНАННЯ

А. К. Глянько, А. А. Іщенко, Н. В. Філінова

*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 літератури про роль бобово-ризобіального симбіозу (БРС) і наведено коротку історію фундаментального вивчення цього унікального біологічного явища. Описано особливості утворення кореневих бульбочок детермінантного і недетермінантного типів. Висвітлюється фізіологічна роль ризобіального Nod-фактора в пригніченні захисної системи бобової рослини і роль імунних систем рослини (MTI та ETI) в ризобіальній інфекції та формуванні БРС. Описуються сигнальні системи бобової рослини (Ca^{2+} , NO-синтаза, НАДФН-оксидаза) та їх компоненти (активні форми кисню і азоту) й інші сигнальні молекули, що беруть участь і взаємодіють при встановленні БРС. Підкреслюється необхідність вивчення локальної і системної стійкості бобової рослини до ризобіальної інфекції.

Ключові слова: *родина Rhizobiaceae, бобові рослини (Fabaceae), бобово-ризобіальний симбіоз, кореневі бульбочки, Nod-фактор, імунні системи рослини (MTI, ETI), Ca^{2+} , H_2O_2 , NO, саліцилова кислота, локальна і системна стійкість*