

РОЛЬ БАКТЕРИАЛЬНЫХ СИМБИОНТОВ В РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫХ АССОЦИАЦИЯХ

© М. Н. Артамонова^{1*}, Н. И. Потатуркина-Нестерова¹, О. Е. Беззубенкова²

¹Ульяновский государственный университет
Россия, 432970 г. Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42.
Тел./факс: +7 (8422) 73 63 29.
E-mail: artamonovamn2013@yandex.ru

²Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова
Россия, 432700 г. Ульяновск, площадь 100-летия со дня рождения В. И. Ленина, 4.
Тел./факс: +7 (8422) 44 30 66.

В статье обобщены данные о типах взаимоотношений микроорганизмов с растениями. Рассмотрено влияние микроорганизмов в ассоциации ризосферных бактерий и растений. Приведены данные отечественных и зарубежных авторов об основных бактериальных симбионтах, о механизмах их действия на растительный организм. Растительно-микробные ассоциации рассматриваются с позиции ассоциативного симбиоза, в котором в роли макросимбионта выступает растение. Приведены данные о трофическом и защитном типах растительно-микробных ассоциаций. Рассмотрен широкий спектр микроорганизмов, стимулирующих рост и развитие растений. Исследования в данной области позволили установить, что к ассоциативным ризобактериям относятся представители родов *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Flavobacterium*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Bacillus*. Отдельные штаммы способны стимулировать рост растений, другие штаммы оказывают ингибирующее действие на фитопатогенные микроорганизмы. Анализ данных показал, что большинство ассоциативных микроорганизмов осуществляют прямую и непрямую стимуляцию развития растений, основными механизмами которых являются синтез гормонов, сидерофоров, антибиотиков.

Ключевые слова: симбионт, ростстимулирующие ризобактерии, растительно-микробная ассоциация.

Сложные организмы, к которым относятся не только животные, но и высшие растения, существуют в природе в виде многоорганизменных сообществ, что достигается обильной колонизацией макроорганизма-хозяина бактериями, грибами, вирусами и в некоторых случаях археями. Что касается растений, их здоровье и продуктивность во многом зависят от того, какие микробы и в каком количестве колонизируют поверхность и внутренние компартменты растения [1].

Жизненный цикл растений осуществляется в тесном контакте с микроорганизмами. Бактерии, в свою очередь, развили ряд стратегий, позволяющих им использовать растения как своеобразную экологическую нишу. Эти взаимоотношения в одних случаях формируются по типу антагонизма, в других – мы наблюдаем взаимовыгодное симбиотическое сосуществование, позволяющее им выжить в среде обитания [2].

Патогенетические взаимоотношения с растениями формируют вириды, вирусы, бактерии и грибы. Описано около 11 тыс. заболеваний растений, вызванных 120 видами грибов, 30 типами вирусов и 80 родами бактерий.

В зоне прямого влияния растений, прилегающей к корням почве обитают ассоциативные микроорганизмы, формирующие на корнях растений сложные по таксономическому составу и структурно-функциональной организации сообщества, которые оказывают на растения полифункциональное воздействие [3].

Изучение ассоциативных бактерий началось в 70-х годах прошлого столетия, когда было впервые установлено, что некоторые бактерии в растительно-микробных ассоциациях способны стимулировать рост и развитие растений. Это дало возможность для использования ассоциативных ризобактерий для разработки на их основе биопрепаратов и использования в сельском хозяйстве. В настоящее время спектр бактерий, оказывающих положительное влияние на растения, расширяется благодаря активным исследованиям в этой области. Но вопрос о взаимоотношениях бактерий и растений в растительно-микробных ассоциациях требует фундаментального изучения.

Растительно-бактериальные ассоциации подразделяют на трофический тип, обеспечивающий питание растений, и защитный, способствующий устойчивости растений к фитопатогенным микробам и фитофагам [4, 5].

При трофической ассоциации главную роль играют бактерии родов *Azospirillum*, *Flavobacterium*, *Enterobacter*. При защитном симбиозе ассоциантами являются *Pseudomonas fluorescens*, *P. chloraphis*, *P. putida*, *Serratia marcescens*, *Bacillus subtilis* [4].

Ризосферные микроорганизмы могут осуществлять прямую стимуляцию роста растений за счет индукции резистентности к фитопатогенам, снижения уровня этилена, синтеза регуляторов роста, например, продукция индолил-3-уксусной кислоты штаммами *Pseudomonas aureofaciens* ИБ 51 и *P.*

* автор, ответственный за переписку

aureofaciens ИБ 6 [6]. В растениях ИУК связывается с белками, сахарами, образуя запасные формы, из которых гормон высвобождается при необходимости (белимов адк). Ризобактерии улучшают фосфорное питание растений посредством гидролиза органических фосфатов под действием фосфатаз, а так же способствует фиксации атмосферного азота диазотрофами. Наиболее изученные ассоциативные азотфиксаторы – бактерии родов *Azospirillum*, *Azotobacter* и *Klebsiella*. Показано, что ассоциативная азотфиксация при определенных условиях вносит существенный вклад в обеспечение растений азотом [4].

Показан положительный эффект бактериальных ауксинов на инициацию и удлинение корней, развитие боковых корней и корневых волосков, что может иметь значение для ускоренного роста, потребления питательных элементов и устойчивости растения к стрессам [7]. Так, было отмечено, что дельта-эндотоксины *Bacillus thuringiensis subsp. kurstaki* Z-52 стимулируют рост и развитие проростков овса при кратковременном воздействии. В лабораторных тестах было показано, что под действием бактерий *Pseudomonas sp.* В-6798 происходит увеличение длины проростка в зоне бактериального концентрационного оптимума в 1.5–3.5 раза [8].

Опосредованная (непрямая) стимуляция роста растений осуществляется благодаря предотвращению или уменьшению роста фитопатогенных почвенных микроорганизмов за счет выделения бактериоцидных, антифунгальных метаболитов таких как, антибиотики, сидерофоры, экзоферменты [9–11].

Многие ассоциативные микроорганизмы продуцируют антибиотические низкомолекулярные вещества, проявляющие антагонистическую активность по отношению к другим микроорганизмам [12, 13].

Установлено, например, что пигментированный азотсодержащий антибиотик феназин, синтезируемый псевдомонадами, подавляет заболевания корней и надземной части пшеницы и ячменя, вызванные *Gaumannomyces graminis var. Tritici* [14]. Некоторые штаммы *P. fluorescens*, *P. aureofaciens* и *P. chlororaphis*, являющиеся антагонистами широкого круга фитопатогенов, способны синтезировать пиолютеорин, пирролнитрин и 2,4-диацетилфлороглюцин. У штамма *Pseudomonas aurantica* В-162 были обнаружены гены, которые детерминируют синтез антибиотиков ароматической природы – phzF, prnD, pltF, контролирующие продукцию феназина, пирролнитрина и пиолютеорина соответственно. Антагонистическая активность данного штамма проявляется в отношении фитопатогенных бактерий *Erwinia carotovora*, *Pseudomonas pisi* и *P. syringae*, а также грибов *Alternaria alternata*, *Botrytis cinerea*, *Fusarium culmorum*, *Phytophthora infestans* и *Sclerotinia sclerotiorum* [15].

Явление антагонизма наблюдается у представителей рода *Bacillus*. Например, аборигенные штаммы *B. subtilis* 7, 9 и 20 ингибируют рост почвенных микромицетов – фитопатогенов: *Fusarium oxysporum*, *Fusarium solani*, *Phoma betae*, *Pythium ultimum*, *Pythium de barianum* и *Alternaria sp.* [16]. Дельта-эндотоксин *Bacillus thuringiensis subsp. kurstaki* 2-52 подавляет фитопатогенные бактерии рода *Pseudomonas* [8].

Стресс у растений сопровождается активацией биосинтеза АЦК и этилена. Аминокислота АЦК служит непосредственным предшественником при биосинтезе фитогормона этилена. Этилен вовлечен во многие звенья процессов роста и развития растений, включая прорастание семян, инициацию и удлинение тканей и органов, цветение, созревание плодов, старение тканей и реакции на стрессовые факторы. В стрессовых реакциях этилен выступает как негативный регулятор ростовых процессов [17]. Ассоциативные бактерии повышают адаптацию растений к стрессу, вызванному дефицитом влаги в почве, стимулируя рост корней и увеличивая доступ к дополнительным ресурсам находящейся в почве влаги. В этих условиях АЦК-утилизирующие бактерии способны стимулировать рост корней за счет регуляции уровня этилена. Концентрация гормона абсцизовой кислоты при этом остается высокой, что ограничивает потери воды листьями за счет транспирации [18].

Инокуляция производственными штаммами *Azospirillum lipoferum* 137 и *Agrobacterium radiobacter* 10, содержащими АЦК деаминазу, повышает устойчивость растений к токсичности тяжелых металлов, таких как кадмий и свинец благодаря продуцированию бактериями ауксинов и снижению негативных этилен-зависимых реакций растения на стресс посредством АЦК деаминазной активности; иммобилизации бактериями токсинов в прикорневой зоне [18].

Установлено, что некоторые ризобактерии способны утилизировать полициклические ароматические углеводороды, защищая растения от токсического воздействия. Максимальная биодеградация (выше 50%) фенантрена (5 мг/г) осуществлялась штаммами *P. fluorescens* 38a (pBS216) и *P. aureofaciens* OV17 (pOV17) [19].

Антифунгальными свойствами обладают такие бактериальные экзометаболиты, как цианиды, блокирующие систему дыхательных ферментов [9].

Важным механизмом взаимодействия ассоциативных бактерий с патогенными микроорганизмами является продукция сидерофоров – низкомолекулярных веществ, хелатирующих железо и другие металлы с образованием устойчивых комплексов [20, 21]. Ризосферные флюоресцирующие псевдомонады образуют сидерофор – ионный комплекс, который утилизируется на наружной мембране только при наличии специфического рецепторного белка. Однако следует учитывать, что антагонисти-

ческое влияние ризосферных бактерий на фитопатогены осуществляется не только за счет действия экзометаболитов, в основе этого явления могут лежать конкурентные отношения за источники азотного и углеродного питания [3].

Таким образом, биологический контроль ризосферными бактериями за развитием фитопатогенов представляет собой результат комплексного действия различных механизмов, включающих все перечисленные выше и другие, еще не изученные способы воздействия ассоциативных бактерий на почвенные патогены. При этом следует учитывать, что супрессирующее влияние ризосферных бактерий на фитопатогены возможно не только за счет воздействия экзометаболитов, но и благодаря простой конкуренции за источники углеродного и азотного питания [3].

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонок Л. П. Коммуникация в растительно-бактериальных симбиозах: современное состояние и перспективы // Стратегия взаимодействия микроорганизмов с растениями и окружающей средой: Материалы V всероссийской конференции молодых ученых, 28 сентября – 1 октября 2010 г. Саратов: Научная книга, 2010. С. 6
2. Игнатов В. В. Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. М.: Наука, 2005. 262 с.
3. Бухарин О. В., Лобакова Е. С., Немцева Н. В., Черкасов С. В. Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 264 с.
4. Шапошников А. И., Белимов А. А., Кравченко Л. В., Виванко Д. М. Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями: механизмы образования и факторы эффективности ассоциативных симбиозов // Сельскохозяйственная биология. 2011. №3. С. 16–22.
5. Проворов Н. А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Микробиология. 2002. Т. 71. С. 521–525.
6. Свешникова Е. В. Новые бактерии рода *Pseudomonas* – антагонисты фитопатогенов и перспективы их использования в сельскохозяйственной практике: дис. ... кандидата биол. наук. Уфа, 2003. 189 с.
7. Bais H. P., Weir T. L., Perry L. G., Gilroy S., Vivanco J. M. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms // *Annu Rev. Plant Biol.* 2006. V. 57. P. 233–266.
8. Левина Т. А. Особенности антибактериального действия дельта-эндотоксинов *Bacillus thuringiensis* как перспективного агента защиты растений: дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2005. 172 с.
9. Боронин А. М. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas*, способствующие росту и развитию растений // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 10. С. 25–31.
10. Кравченко Л. В., Макарова Н. М., Азарова Т. С., Проворов Н. А., Тихонович И. А. Выделение и фенотипическая характеристика ростостимулирующих ризобактерий (PGPR), сочетающих высокую активность колонизации корней и ингибирования фитопатогенных грибов // Микробиология. 2002. Т. 71. №4. С. 521–525.
11. Кравченко Л. В., Азарова Т. С., Леонова – Ермо Е. И. и др. Корневые выделения томатов и их влияние на рост и антифунгальную активность штаммов *Pseudomonas* // Микробиология. 2003. Т. 72. С. 48–53.
12. Дьяков Ю. Т. Грибы и растения // Природа. 2003. №5. С. 73–78.
13. Lugtenderg B. J. J., de Weger L. A., Bennett J. W. Microbial stimulation of plant growth and protection from disease // *Curr. Opinions in Microbiol.* 1991. V. 2. P. 457–464.
14. Thomashov L. S., Weller D. V. Role of phenazine antibiotic from *Pseudomonas fluorescence* 2-79 in biological control of *Gaumannomyces graminis* var. *tritici* // *J. Bacteriol.* 1988. V. 170. P. 3499–3508.
15. Феклистова И. Н. Синтез антибиотиков ароматической природы у бактерий *Pseudomonas aurantica* B-162: дис. ... кандидата биол. наук. Минск, 2006. 159 с.
16. Грошева Е. В. Влияние аборигенных штаммов *Bacillus subtilis* на микробоценоз чернозема выщелоченного и продуктивность сахарной свеклы: дис. ... кандидата сельскохозяйств. наук. Рамонь, 2009. 141 с.
17. Белимов А. А., Сафронова В. И. АЦК деаминаза и растительно-микробные взаимодействия // Сельскохозяйственная биология. 2011. №3. С. 23–28.
18. Белимов А. А. Взаимодействие ассоциативных бактерий и растений в зависимости от биотических и абиотических факторов: дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, 2009. 320 с.
19. Анохина Т. О. Ризосферные плазмидосодержащие бактерии рода *Pseudomonas*, стимулирующие рост растений и деградирующие полициклические ароматические углеводороды: дис. ... кандидата биол. наук. Пушкино, 2011. 146 с.
20. Meyer J.M., Halle F., Hohnadel D. Siderophores of *Pseudomonas* – biological properties. In: Iron transport in microbes, plants and animals. VCH Verlagsgesellschaft, 1997. P. 188–205.
21. Neilands J.B. Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds // *J. Biol. Chem.* 1995. V. 45. P. 26723–26726.

Поступила в редакцию 18.06.2013 г.

ROLE OF BACTERIAL SYMBIONTS IN PLANT-MICROBIAL ASSOCIATIONS

© M. N. Artamonova^{1*}, N. I. Potaturkina-Nesterova¹, O. E. Bezzubenkova²

¹*Ulyanovsk State University
42 Lev Tolstoy St., 432970 Ulyanovsk, Russia.*

²*Ulyanovsk State Pedagogical University
4 square of the 100th anniversary of Lenin, s birth, 432700 Ulyanovsk, Russia.*

Phone: +7 (8422) 73 63 29.

E-mail: artamonovamn2013@yandex.ru

The facts about types of relations of microorganisms and plants were summarized. The influence of microorganisms in associations of rhizosphere bacteria and plants was studied. The data is based on variety of Russian and foreign scientists' works about common bacterial symbionts, their influence at plant organism. Positive effect of PGPR at plants was studied. Plant-microbial associations are examined like an associative symbiosis, in which plant is macrosymbiont. Facts about trophical and protectial types of plant-microbial associations were noted.

Keywords: *symbiont, rhizosphere, rhizoplana, plant-microbial associations, PGPR.*

Published in Russian. Do not hesitate to contact us at bulletin_bsu@mail.ru if you need translation of the article.

REFERENCES

1. Antonyuk L. P. Strategiya vzaimodeistviya mikroorganizmov s rasteniyami i okruzhayushchei sredoi: Materialy V vserossiiskoi konferentsii molodykh uchenykh, 28 sentyabrya – 1 oktyabrya 2010 g. Saratov: Nauchnaya kniga, 2010. Pp. 6
2. Ignatov V. V. Molekulyarnye osnovy vzaimootnoshenii assotsiativnykh mikroorganizmov s rasteniyami [Molecular Basis of Associative Relationships of Microorganisms and Plants]. Moscow: Nauka, 2005.
3. Bukharin O. V., Lobakova E. S., Nemtseva N. V., Cherkasov S. V. Assotsiativnyi simbioz [Associative Symbiosis]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2007.
4. Shaposhnikov A. I., Belimov A. A., Kravchenko L. V., Vivanko D. M. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2011. No. 3. Pp. 16–22.
5. Provorov N. A. Mikrobiologiya. 2002. Vol. 71. Pp. 521–525.
6. Sveshnikova E. V. Novye bakterii roda Pseudomonas – antagonisty fitopatogenov i perspektivy ikh ispol'zovaniya v sel'skokhozyaistvennoi praktike: dis. ...kandidata biol. nauk. Ufa, 2003.
7. Bais H. P., Weir T. Annu. Rev. Plant Biol. 2006. Vol. 57. Pp. 233–266.
8. Levina T. A. Osobennosti antibakterial'nogo deistviya del'ta-endotoksinov Bacillus thuringiensis kak perspektivnogo agenta zashchity rastenii: dis. ... kand. biol. nauk. Kazan', 2005.
9. Boronin A. M. Sorosovskii obrazovatel'nyi zhurnal. 1998. No. 10. Pp. 25–31.
10. Kravchenko L. V., Makarova N. Mikrobiologiya. 2002. Vol. 71. No. 4. Pp. 521–525.
11. Kravchenko L. V., Azarova T. S. Mikrobiologiya. 2003. Vol. 72. Pp. 48–53.
12. D'yakov Yu. T. Priroda. 2003. No. 5. Pp. 73–78.
13. Lugtenderg B. J. J. , de Weger L. A., Bennett J. W. Curr. Opinions in Microbiol. 1991. Vol. 2. Pp. 457–464.
14. Thomashov L. S., Weller D. V. J. Bacteriol. 1988. Vol. 170. Pp. 3499–3508.
15. Feklistova I. N. Sintez antibiotikov aromatischeskoi prirody u bakterii Pseudomonas aurantica B-162: dis. ... kandidata biol. nauk. Minsk, 2006. 159 pp.
16. Grosheva E. V. Vliyanie aborigennykh shtammov Bacillus subtilis na mikrobootsenoz chernozema vyshchelochennogo i produktivnost' sakharnoi svekly: dis. ...kandidata sel'skokhoz.nauk. Ramon', 2009. 141 pp.
17. Belimov A. A., Safronova V. I. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 2011. No. 3. Pp. 23–28.
18. Belimov A. A. Vzaimodeistvie assotsiativnykh bakterii i rastenii v zavisimosti ot bioticheskikh i abioticheskikh faktorov: dis. ...d-ra biol.nauk. Sankt- Peterburg, 2009. 320 pp.
19. Anokhina T. O. Rizosfernye plazmidosoderzhashchie bakterii roda Pseudomonas, stimuliruyushchie rost rastenii i degradiruyushchie politsiklicheskie aromatischeskie uglevodороды: dis. ... kandidata biol.nauk. Pushchino, 2011. 146 pp.
20. Meyer J.M., Halle F., Hohnadel D. Siderophores of Pseudomonas – biological properties. In: Iron transport in microbes, plants and animals. VCH Verlagsgesellschaft, 1997. Pp. 188–205.
21. Neilands J.B. J. Biol. Chem. 1995. Vol. 45. Pp. 26723–26726.

Received 18.06.2013.