

Сидорова Евгения Константиновна

студентка

Абокумов Николай Иванович

канд. с.-х. наук, доцент

ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет»

г. Орел, Орловская область

АЗОТФИКСАЦИЯ С БОБОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Аннотация: в статье речь идет об образовании клубеньков у бобовых растений, на что влияет их способность усваивать азот из атмосферы. Клубеньковые азотфиксирующие бактерии проникают через корневые волоски внутрь молодых корней, вызывают у них образование клубеньков и переводят азот, содержащийся в воздухе, в минеральную форму, доступную для растений. Авторы приходят к выводу, что растения предоставляют бактериям особое место обитания, в котором отсутствует конкуренция с другими видами почвенных бактерий.

Ключевые слова: белок, симбиоз, бактерия, азотфиксация, ризобия, морфогенез, клубеньки.

Ранее полагали, что образование клубеньков у бобовых вызывается заболеванием растений, пока в 1888г. Г. Гельригелем и Г. Вильфартом не была выявлена их роль в фиксации N_2 . Эти исследователи показали, что бобовые, имеющие такие клубеньки, способны расти без азотных удобрений.

Клубеньковые бактерии включают роды *Phizobium*, *Bradyrhizobium* и *Azorhizobium* наряду с другими родами и именуются общим названием ризобии. Ризобии – строго аэробные грамотрицательные палочки, живущие в почве и растущие гетеротрофно в присутствии органических соединений. Некоторые виды способны также расти автотрофно в присутствии H_2 , хотя и с меньшей скоростью.

Внедрение рибозий в растение-хозяина представляет собой контролирующую инфекцию. Молекулярные основы специфичности и распознавания в настоящее время активно изучаются. Рибозии образуют видоспецифичные факторы образования клубеньков. Это липохитоолигосахариды, которые приобретают высокую структурную специфичность, например, при ацилировании, ацетилировании, сульфатировании. Они подобны ключу со многими выступами и «открывают дом» специфичного хозяина, с которым рибозии образуют ассоциацию. Nod-факторы связываются со специфичными рецепторными киназами хозяина, которые являются частью цепей трансдукции сигнала. Таким образом «ключ» индуцирует скручивание корневого волоска и деление клеток коры корня хозяина, что приводит к формированию клубенькового примордия. После того, как рибозии проникают в корневой волосок, образуется инфекционная нить, которая распространяется в кору корня, разветвляется там и инфицирует клетки клубенькового примордия. Таким образом, клубенек развивается из инфекционной нити. Морфогенез клубенька характеризуется такой же высокой степенью сложности, как и корня или побега. Клубеньки соединяются с корнем посредством сосудистых тканей, которые снабжают их веществами, образуемыми при фотосинтезе. Бактерии, которые включаются в растительную клетку, окружаются перибактероидной мембраной, формируемой растением. Таким образом, бактерии оказываются включенными в цитоплазму растительной клетки в так называемой симбиосоме. В симбиосоме рибозии дифференцируются в бактериоиды. Объем этих бактериоидов может в 10 раз превышать объем отдельных бактерий. Перибактероидная мембрана может окружать не один, а несколько бактериоидов.

У рибозий имеется дыхательная цепь, комплексы которой соответствуют основным белковым комплексам митохондриальной дыхательной цепи. У вида *Bradyrhizobium* в процессе дифференциации свободнодвижущихся бактерий в бактериоиды формируется дополнительный путь транспорта электронов. Этот путь ответвляется в точке цитохром- b/c_1 -комплекса дыхательной цепи и переносит

электроны к другой терминальной оксидазе, что содействует повышению интенсивности дыхания. Соответствующий ген находится в pSym-плазмиде, контролирующими образование симбиоза.

Рибызии, способные вступать в симбиоз, содержат большое количество генов, которые «отключены» у свободноживущих бактерий и активируются лишь после вступления во взаимодействие с хозяином, чтобы внести вклад в формирование азотфиксирующего клубенька. Бактериальные гены, которые кодируют белки, необходимые для фиксации N_2 , называются *nif* и *nif* генами, а гены, индуцирующие формирование азотфиксирующего клубенька-*nod* генами.

Сигналом о готовности растения-хозяина образовывать клубеньки служит выделение определенных флавоноидов в качестве сигнальных соединений. Эти флавоноиды связываются с бактериальным белком, который кодируется конститутивным *nod* геном. Белок, с которым флавоноид связывается, активирует транскрипцию других *nod* генов. Белки, кодируемые этими *nod* генами, включены в синтез вышеупомянутых Nod-факторов. Четыре так называемых «общих» *nod* гена присутствуют у всех рибызий. Кроме того, известны более 20 других *nod* генов, ответственных за специфичность узнавания хозяина.

Те белки, которые особенно нужны для формирования клубеньков и которые синтезируются растением-хозяином в ходе формирования клубенька, называются нодулинами. В число нодулинов входят леггемоглобин, ферменты, разлагающие углеводы, ферменты цикла лимонной кислоты и синтеза глутамина и аспарагина, а также синтеза уреидов в определенных случаях. К ним относят и аквапорин перибактероидной мембраны. Растительные гены, кодирующие эти белки, называются нодулиновыми генами. Их подразделяют на «ранние» и «поздние» нодулины. Ранние нодулины включаются при инфицировании и формировании клубеньков, где экспрессия соответствующих генов индуцируется частично сигнальными соединениями, выделяемыми рибызиями. Поздние нодулины синтезируются лишь после формирования клубеньков. Во многих случаях нодулины являются изоформами белков, обнаруживаемых в других растительных тканях.

Основным субстратом, которым клетки растения-хозяина снабжают бактериоиды, служит малат, образуемый из сахарозы, поставляемой в клубенок по флоэме. Сахароза метаболизируется сахарозосинтазой, разлагается в процессе гликолиза до фосфоенолпирувата, который карбоксилируется в оксалоацетат, и последний восстанавливается в малат. Клетки клубеньков обладают высокой фосфоенолпируваткарбоксилазной активностью. NH_4^+ как продукт азотфиксации поставляется в клетку хозяина, где он затем превращается главным образом в глутамин и аспарагин, а далее транспортируется по ксилемным сосудам в другие части растения. Недавно было показано, что из бактерий может также экспортироваться аланин.

Из клубеньков некоторых бобовых фиксированный азот экспортируется в виде уреидов, главным образом аллантаина и аллантаиновой кислоты. В этих соединениях особенно велико отношение азот/углерод. Для образования уреидов в клетках растения-хозяина требуется сложный путь синтеза. Сначала синтезируется инозинмонофосфат в процессе синтеза пурина, который имеется во всех клетках для синтеза АМФ и ГМФ, а затем он разлагается через образование ксантина и мочевой кислоты до указанных выше уреидов.

Малат, поступающий в бактериоиды, окисляется в цикле Кребса. Генерируемые таким образом восстановительные эквиваленты служат «горючим» для азотфиксации.

Список литературы

1. Хворова Л.А. Моделирование влияния азотного питания на продукционный процесс посева люцерны: Дис. ... канд. техн. наук. – СПб., 1992.
2. Howard J.B. Structural bases of biological nitrogen fixation / J.B. Howard, D.C. Rees // Chem. Rev. – 1996. – №96.
3. Пошон Ж. Почвенная микробиология / Ж. Пошон, Г. де Баржак. – М., 1960.
4. Кретович В.Л. Фотоассимиляты и азотфиксация в клубеньках бобовых растений / В.Л. Кретович, В.И. Романов // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. – М., 1985.

5. Месяц И.И. Новые исследования по биологической фиксации азота // Достиж. с.-х. науки и практики. Сер. 1. Земледелие и растениеводство. – 1980. – №12.

6. Хайлова Г.Ф. Симбиотическая азотфиксирующая система бобовых растений / Г.Ф. Хайлова, Г.Я. Жизневская // Агрохимия. – 1980. – №12.

7. Pate J.S. Theoretical and experimental costing of nitrogen fixation and related process in nodules of legumes / J.S. Pate, C.A. Atkins // 4th Intern. symp. N₂-fixation. – Camberra, 1980.

8. Patterson Rue N. How much nitrogen do legumes fix? Effect of photosynthetic source – sink manipulations // Advances in agronomy. – 1980. – Vol. 34.

9. Натмен П.С. Клубеньковые бактерии в почве // Почвенная микробиология. – М., 1979.

10. Мишустин Е.Н. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс / Е.Н. Мишустин, В.К. Шильникова. – М., 1973.