



© О. Ю. Штарк, А. Ю. Борисов,  
В. А. Жуков, Т. А. Неманкин,  
И. А. Тихонович

Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии РАСХН, Санкт-Петербург

☼ **Бобовые растения обладают генетической системой, обеспечивающей взаимодействие с различными полезными (для растений) почвенными микроорганизмами (ППМ). Эта система сформировалась на основе генетических механизмов, возникших в ходе коэволюции растений с грибами арбускулярной микоризы (АМ) и обеспечивших преадаптацию к дальнейшей эволюции взаимодействия с ППМ. Предложена концепция использования ППМ в адаптивном растениеводстве, предполагающая создание многокомпонентных растительно-микробных сообществ на основе сортов бобовых с высоким потенциалом взаимодействия с ППМ.**

☼ **Ключевые слова:** Бобовые (*Leguminosae*, или *Fabaceae*); мутуалистический симбиоз; *Glomeromycota*; арбускулярная микориза; клубеньковые бактерии; бобово-ризобияльный симбиоз; РГРВ (стимулирующие рост растений бактерии); генетика растений; эволюция; симбиотическая эффективность; селекция растений; адаптивное растениеводство.

Поступила в редакцию 20.01.2011  
Принята к публикации 22.04.2011

## МНОГОКОМПОНЕНТНЫЙ СИМБИОЗ БОБОВЫХ С ПОЛЕЗНЫМИ ПОЧВЕННЫМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ: ГЕНЕТИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ОБОСНОВАНИЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В АДАПТИВНОМ РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

### СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ППМ — полезные почвенные микроорганизмы  
АМ — арбускулярная микориза  
БРС — бобово-ризобияльный симбиоз  
РГРВ (от англ. «plant growth-promoting bacteria») — бактерии, стимулирующие рост растений)  
ПБМ — перибактероидная мембрана  
ПАМ — периарбускулярная мембрана  
CSP (от англ. «common symbiotic pathway») — общий симбиотический путь  
МКС — многокомпонентный симбиоз  
*At, Cg, Lj, Mt, Os, Ps* перед генетическими символами указывает вид растения:  
*At* — *Arabidopsis thaliana*, *Cg* — *Casuarina glauca*, *Lj* — *Lotus japonicus*,  
*Mt* — *Medicago truncatula*, *Os* — *Oryza sativa*, *Ps* — *Pisum sativum*.

### ВВЕДЕНИЕ

В современной концепции земледелия бобовые культуры, сем. Бобовые (*Leguminosae*, или *Fabaceae*), являются ключевым компонентом технологий производства сельскохозяйственной продукции растениеводства (Graham, Vance, 2003; <http://www.grainlegumes.com/aep/>). Бобовые способны к образованию, по крайней мере, двух типов мутуалистических (взаимовыгодных) эндосимбиозов: арбускулярной микоризы (АМ) с грибами *Glomeromycota* (Schüßler et al., 2001) и бобово-ризобияльного симбиоза (БРС) с клубеньковыми бактериями различных филогенетически удаленных друг от друга таксонов (*Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium* и многими другими) (Sprent, 2001; Balachandar et al., 2007), объединяемых под названием ризобии. Оба симбиоза характеризуются формированием специализированных симбиотических структур, компартментов, высокой степенью генетической и метаболической интеграции партнеров, и в значительной степени контролируются растением (Provogov et al., 2010).

Симбиотические взаимодействия с грибами АМ, к которым способно большинство видов наземных растений (80–90%), улучшают водный статус и минеральное питание растения необходимыми элементами, прежде всего фосфором и азотом, повышают устойчивость растений к фитопатогенам и абиотическим стрессам. Важными экологическими функциями грибов АМ являются объединение растений различных видов в фитоценозах посредством единой гифальной сети и участие в формировании структуры почвы (Smith, Read, 2008; Koltai, Kapulnik, 2010).

Особенностью БРС является высокая специфичность, проявляющаяся в том, что определенные виды/штаммы (или группы) клубеньковых бактерий образуют совместимые пары лишь с определенными родами/видами/

разновидностями (или группами) бобовых. При этом на корнях растений развиваются специализированные структуры — клубеньки, предоставляющие бактериям экологическую нишу и условия для фиксации атмосферного азота (Sprent, 2001; Dilworth et al., 2008). Благодаря образованию БРС бобовые растения могут расти в субстратах, не содержащих связанного азота. Осуществление процесса фиксации определяет значительную роль БРС в круговороте азота в природе (Vance, 2001).

Бобовые, как и многие другие растения, могут образовывать ассоциации с различными полезными для растений ризосферными бактериями-эпифитами и эндوفитными бактериями, объединяемыми под термином PGPB (от англ. «plant growth-promoting bacteria» — бактерии, стимулирующие рост растений), родов *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Streptomyces* и др. Для подобных ассоциаций не характерно формирование специализированных симбиотических структур, и взаимодействие с растением не является видо- или штаммоспецифичным. Описаны различные механизмы положительного влияния PGPB на рост растений, как прямого, так и опосредованного (Glick, 1995; Игнатов, 2005; Compant et al., 2005; Bakker et al., 2007; Schulz et al., 2006).

Таким образом, мутуалистические симбиозы с полезными (для растений) почвенными микроорганизмами (ППМ), такими как грибы АМ, клубеньковые бактерии и PGPB, предоставляют растениям дополнительные возможности для выживания в различных условиях, а микросимбионтам — продукты фотосинтеза и экологическую нишу (Bakker et al., 2007; White et al., 2007; Dilworth et al., 2008; Smith, Read, 2008; Koltai, Kapulnik, 2010). Такие растительно-микробные системы способствуют поддержанию естественного плодородия почв и биологического разнообразия экосистем. Применение микробных препаратов (микробиологических удобрений) на основе ППМ (Brockwell et al., 1995; Vance, 2001; Sessitsch et al., 2002; Кожемяков, Чеботарь, 2005; Sandhu et al., 2010) позволяет снизить затраты на агрохимикаты и уменьшить хемогенную нагрузку на окружающую среду, что соответствует принципам адаптивного земледелия.

Результативность применения биопрепаратов нередко оказывается низкой, что может быть связано с высокой конкуренцией или горизонтальным переносом генов между представителями аборигенной микрофлоры и интродуцентами (Brockwell et al., 1995; Glick, 1995). Кроме того, многие современные культурные сорта растений оказались неспособны к обоюдным взаимодействиям с ППМ по той причине, что их селекция проводилась на фоне высоких доз минеральных удобрений и химических средств защиты растений (Provočov, Tikhonovich, 2003). В то же время именно растение, имеющее продолжительный жизненный цикл и, соответственно, более генетически стабильное во

времени, чем микроорганизмы, является организующим и управляющим элементом взаимовыгодной растительно-микробной системы (Provočov, Vогоbyov, 2009). К сожалению, в современной селекционной работе по повышению эффективности взаимодействия растений с ППМ уделяется недостаточное внимание.

В последнее десятилетие благодаря использованию современных достижений в области молекулярной и клеточной биологии достигнут значительный прогресс в понимании механизмов взаимодействий во взаимовыгодных растительно-микробных системах. Установлено, что в генно-метаболической интеграции растений с разнообразными ППМ задействованы сходные механизмы, которые, по-видимому, имеют общее эволюционное происхождение. В данном обзоре основное внимание уделено общей роли растения в генетическом контроле формирования и функционирования различных мутуалистических симбиозов бобовых, рассмотрены современные представления об их эволюции. Обсуждается возможность и необходимость практического использования комплекса ППМ для инокуляции бобовых и, в частности, при их селекции на повышение потенциала взаимодействий с ППМ. Предложена оригинальная концепция практического применения мутуалистических растительно-микробных взаимодействий в системах адаптивного растениеводства.

## РАЗВИТИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МУТУАЛИСТИЧЕСКИХ СИМБИОЗОВ БОБОВЫХ

### Взаимное «узнавание» партнеров

Первым этапом формирования симбиозов между растениями и микроорганизмами является процесс обмена диффундирующими сигнальными молекулами, предшествующий физическому контакту и обеспечивающий взаимное обнаружение и узнавание партнеров (рис. 1, г). В БРС роль специфических сигнальных молекул, выделяемых растением, принадлежит (изо)флавоноидам (Hirsch et al., 2001). В клетках клубеньковых бактерий они индуцируют синтез так называемых Nod-факторов (от англ. «nodulation factor») — липохито-олигосахаридных молекул, структура которых уникальна для каждой видовой комбинации бактерия/растение (D'Haese, Holsters, 2002; рис. 1, а). Растение, в свою очередь, распознает структуру Nod-факторов (благодаря наличию специфических рецепторных белков) и затем активирует программы развития БРС (Madsen et al., 2003; Radutoiu et al., 2003, рис. 1, з).

Известно, что при развитии АМ неспецифическими индукторами роста и ветвления грибных гиф могут служить различные фенольные соединения, включая флавоноиды, и сесквитерпены, известные также как индукторы прорастания спор растений-паразитов (Akiyama et al., 2005; Koltai, Kapulnik, 2010). Как и ризобии, грибы АМ продуцируют сигнальные молекулы, способные узнаваться рас-

тением. Они получили название Мус-факторов (от англ. «mycorrhization factor») (Kosuta et al., 2003) и представляют собой смесь нескольких липохитоолигосахаридов, близких по структуре Nod-факторам ризобий (Maillet et al., 2011; рис. 1, д). Молекулы сесквитерпенов и Мус-факторов выделяются конститутивно и в отсутствие физического контакта партнеров симбиоза (Navazio et al., 2007).

Взаимное узнавание партнеров происходит также и на следующем этапе развития симбиоза — при установлении непосредственного контакта между микросимбионтом и корнем растения. Механизмы прикрепления бактерий к клеткам хозяина, по-видимому, являются универсальными. Как PGPB, так и ризобии (которые могут выступать в качестве PGPB при взаимодействии с не бобовыми растениями) формируют биопленки на поверхности корней и выделяют экзополисахариды, взаимодействующие с лектинами растительных клеток, что может определять специфичность симбиоза (Игнатов, 2005; Jones et al., 2007; Jones et al., 2008; Downie, 2010). Кроме того, некоторые экзополисахариды ризобий необходимы не только для прикрепления бактерий к корневому волоску, но и для успешного процесса колонизации, однако играют ли они при этом роль сигналов для растения, остается пока неизвестным (Jones et al., 2007; Fournier et al., 2008; Downie, 2010).

Процесс взаимного узнавания гриба АМ и растения при установлении физического контакта в симбиозе изучен слабо. Но известно, что апрессории, или гифоподии (структуры прикрепления гриба АМ к корню) (Smith, Read, 2008; Koltai, Kapulnik, 2010) развиваются только в присутствии фрагментов клеточной стенки микотрофного растения (Nagahashi, Douds, 1997).

Таким образом, взаимное узнавание партнеров, в котором важную роль играют как диффундирующие сигналы, так и непосредственное взаимодействие поверхностных молекул партнеров, является общим свойством мутуалистических симбиозов, образуемых бобовыми растениями.

### **Процесс колонизации и формирование симбиотических компартментов**

Показано, что растения играют в проникновении микросимбионтов в корень активную роль, причем при развитии различных симбиозов задействованы сходные механизмы (Genre et al., 2005; Fournier et al., 2008; Parniske, 2008). Клубеньковые бактерии проникают в корень большинства видов бобовых растений через клетку корневого волоска (ризодермы) (рис. 1, г). Колонизация корня (включая корневой волосок и кору) происходит через специальную тубулярную структуру (так называемую инфекционную нить), которая строится растением вглубь от клетки к клетке. Образованию инфекционной нити предшествует формирование в клетках корня цитоскелетного цилиндра (так называемой пре-инфекционной нити), определяющего направление развития инфекци-

онной нити (van Brussel et al., 1992; рис. 1, б). Проникновение гриба АМ в растение через клетки ризодермы и коры корня также происходит при участии цитоскелета хозяина. Формирующаяся при этом структура получила название «аппарат, предшествующий проникновению» (Genre et al., 2005; Koltai, Kapulnik, 2010; рис. 1, е). Наряду с перестройкой цитоскелета проникновению как ризобий, так и грибов АМ предшествуют миграция ядра и инвагинация цитоплазматической мембраны растительной клетки (Takemoto, Hardham, 2004; Timmers et al., 2007; Fournier et al., 2008; Koltai, Kapulnik, 2010).

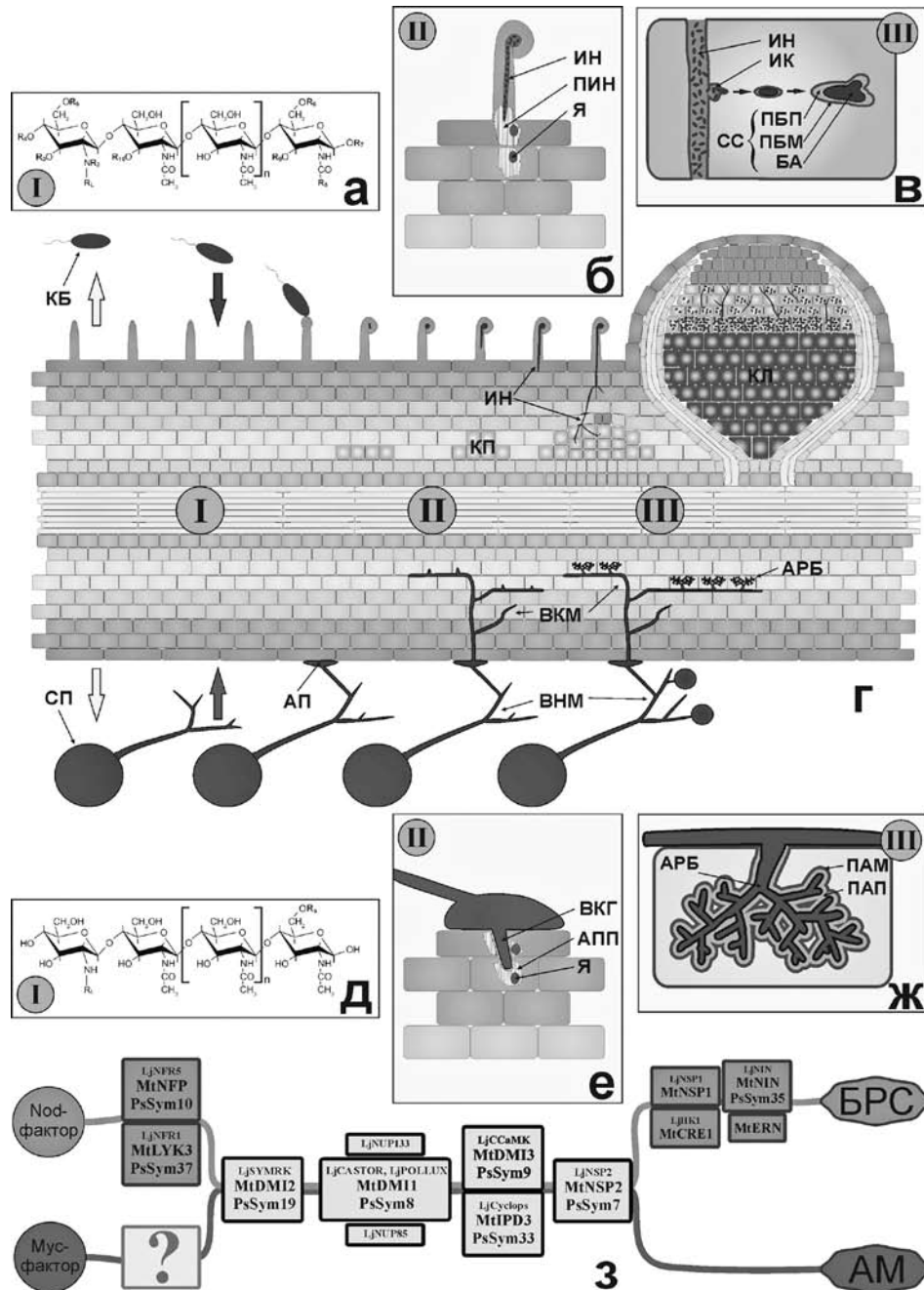
Результатом эволюции БРС является эндоцитозоподобный «захват» клубеньковых бактерий цитоплазмой растительной клетки, происходящий при успешной колонизации (Limpens et al., 2005; Проворов, 2009). При этом бактерии обособляются от инфекционной нити и окружаются так называемой перибактероидной мембраной (ПБМ) растительного происхождения, образуя симбиосомы (см. обзор Brewin, 2004) (рис. 1, в). Внутри симбиосом клубеньковые бактерии претерпевают дифференцировку, образуя бактериоиды, осуществляющие фиксацию атмосферного азота. При развитии архаичных БРС фиксация азота происходит без эндоцитоза в так называемых фиксационных нитях (Sprent, 2001; 2007; Brewin, 2004).

Одной из особенностей АМ является неразрывность мицелия гриба на всех стадиях развития симбиоза. Внутрикорневые и внешние участки мицелия остаются связанными с симбиотическими компартментами — арбускулами (Genre, Bonfante, 2005; рис. 1, г). Арбускулы, образующиеся в результате многократного дихотомического ветвления грибной гифы в клетках внутренней коры корня, окружены так называемой периарбускулярной мембраной (ПАМ) (Smith, Read, 2008; рис. 1, ж) растительного происхождения, которая гомологична ПБМ симбиосомы (Parniske, 2000; Parniske, 2008).

Симбиотические мембраны (ПБМ и ПАМ) обеспечивают метаболическую интеграцию партнеров при эндосимбиозах (БРС и АМ, соответственно). Между симбиотической мембраной и клеткой микросимбионта формируется активный «интерфейс» (перибактероидное (для БРС) или периарбускулярное (для АМ) пространство), включающий в себя полисахариды и ферменты, синтезируемые обоими партнерами (Parniske, 2000; Brewin, 2004; Genre, Bonfante, 2005; Fournier et al., 2008; Koltai, Kapulnik, 2010), что также отражает сходство БРС и АМ.

### **Регуляция растением мутуалистических симбиозов**

В клубеньках, микоризованных корнях и при взаимодействиях растений с PGPB наблюдается активация процессов, сходных с защитными реакциями растения на патогены (Gianinazzi-Pearson, 1996; Preston, 2004; Vallad, Goodman, 2004; Tikhonovich, Provorov, 2007; Jones et al., 2007; Koltai, Kapulnik, 2010). Следует от-



**Рис. 1.** Молекулярные и клеточные механизмы формирования бобово-ризобиального симбиоза (БРС) и арбускулярной микоризы (АМ). г — общая схема развития БРС и АМ. Основные этапы развития симбиоза: I — взаимное «узнавание» партнеров до установления физического контакта; II — проникновение микросимбионта в корень и его колонизация; III — формирование специализированных симбиотических структур, обеспечивающих метаболическую интеграцию партнеров симбиоза. а, б, в — БРС; д, е, ж — АМ. а, д — химическая структура молекулярных сигналов микросимбионтов в общем виде: а — Nod-фактор: n = 0...3, R<sub>L</sub> = C16:0, C16:1, C18:0...C18:4, C18:1Δ11Z или др., R<sub>2</sub> = H или метил, R<sub>3</sub>, R<sub>4</sub> и R<sub>5</sub> = H, карбомоил или ацетил, R<sub>6</sub> = H, SO<sub>3</sub>H, ацетил, фукозил, метил-фукозил, ацетил-метил-фукозил, сульфометил-фукозил или арабинозил, R<sub>7</sub> = H, глицерин или маннозил, R<sub>8</sub> = H или метил, R<sub>9</sub> = H, фукозил или арабинозил, R<sub>9</sub> = H, ацетил или фукозил. д — Мус-фактор: n = 1 или 2, R<sub>L</sub> = C16:0, C16:1, C16:2, C18:0 или C18:1Δ9Z, R<sub>S</sub> = H или SO<sub>3</sub>H. б, е — проникновение микросимбионтов в клетки корня. в, ж — формирование симбиотических структур. з — схема последовательного функционирования белковых продуктов регуляторных симбиотических генов (*Syt*-генов) в процессе развития БРС и АМ (описание см. в тексте). КБ — клубеньковая бактерия, Я — ядро растительной клетки, ПИН — пре-инфекционная нить, ИН — инфекционная нить, ИК — инфекционная капля, СС — симбиосома, БА — бактериод, ПБМ — перибактероидная мембрана, ПБП — перибактероидное пространство, КП — клубеньковый примордий, КЛ — клубенек, СП — спора гриба АМ, АП — апрессорий, ВНМ — внешний мицелий, АПП — аппарат, предшествующий проникновению, ВКГ — внутрикорневая гифа, ВКМ — внутрикорневой мицелий, АРБ — арбускула, ПАМ — перитарбускулярная мембрана, ПАП — перитарбускулярное пространство.

метить, что при мутуалистических взаимодействиях эти реакции растения менее выражены, чем при патогенезе, и, вероятно, находятся под контролем регуляторных симбиотических генов. Элисаторами защитных реакций при взаимодействиях с ППМ, по-видимому, могут служить Nod-фактор и специфические поверхностные полисахариды ризобий (Jones et al., 2007), Мус-фактор и/или компоненты клеточной стенки грибов АМ (Garcia-Garrido, Ocampo, 2002) и целый ряд молекул, находящихся на поверхности или секретируемых RGPB (Preston, 2004). Считается, что активация защитных механизмов растения в результате инокуляции ППМ может быть одной из причин повышения системной устойчивости растения к патогенам (Preston, 2004; Vallad, Goodman, 2004; Koltai, Kapulnik, 2010).

Кроме локальной регуляции развития мутуалистических эндосимбиозов, бобовые обладают также системной авторегуляцией, которая позволяет обеспечивать баланс симбиотрофного питания с энергетически более выгодным — автотрофным (Caetano-Anolles, Gresshoff, 1991) и проявляется, в частности, в ингибировании развития БРС нитратами, а в случае АМ — фосфатами. Нарушение системной авторегуляции приводит к образованию избыточного количества симбиотических структур как при БРС (Caetano-Anolles, Gresshoff, 1991; Krusell et al., 2002; Gresshoff et al., 2009), так и при развитии АМ (Morandi et al., 2000).

Значительную роль в регуляции симбиотических взаимодействий с микроорганизмами играет и гормональная система растений. Цитокинин играет роль одного из главных позитивных регуляторов БРС (Murray et al., 2007; Tirichine et al., 2007) и АМ (Barker, Tagu, 2000). Этилен, являющийся универсальной сигнальной молекулой, запускающей защитные реакции растения в ответ на стрессовые условия, в том числе патогены (Bleecker, Kende, 2000), напротив, играет роль негативного регулятора в формировании БРС (Gresshoff et al., 2009), АМ (Geil et al., 2001) и при взаимодействии с RGPB (Vallad, Goodman, 2004).

Таким образом, несмотря на значительные различия в таксономии, специфичности, морфологии, а также разные механизмы положительного влияния микросимбионтов на рост растений, существуют общие биологические основы формирования и функционирования симбиозов бобовых. Наиболее выраженное сходство выявляется при сравнении развития БРС и АМ — на этапах узнавания (Nod- и Мус-факторы), колонизации (пре-инфекционная нить и аппарат, предшествующий проникновению), формирования симбиотических компартментов (инфекционная нить и внутрикорневой мицелий, ПБМ и ПАМ), локальных защитных реакциях, их интенсивности и принципе системной регуляции. Некоторые общие механизмы, например прикрепления клубеньковых бактерий к корню или активации защитных реакций растения, реализуются и при взаимодействии с RGPB. Следова-

тельно, должны существовать сходные системы генетического контроля различных мутуалистических симбиозов (в том числе, со стороны растения).

### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА БОБОВЫХ, КОНТРОЛИРУЮЩАЯ РАЗВИТИЕ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ СИМБИОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Изучение симбиозов, формируемых лядвенцем японским (*Lotus japonicus* (Regel.) Larsen) и люцерной слабоусеченной (*Medicago truncatula* Gaertn.) — модельными объектами молекулярной симбиотической генетики растений (см. обзор: Жуков и др., 2009), позволило выявить основные закономерности развития и функционирования мутуалистических симбиозов бобовых. Благодаря высокому уровню макро- и микросинтеза геномов бобовых полученная информация может быть использована для анализа сельскохозяйственнозначимых культур бобовых, таких как клевер (*Trifolium sp.*), соя (*Glycine max* Merr.), фасоль (*Phaseolus vulgaris* L.) и горох (*Pisum sativum* L.) (Жуков и др., 2009; Young, Udvardi, 2009).

Для идентификации генов бобовых, вовлеченных в развитие и функционирование симбиозов, традиционно используют два подхода: экспериментальный мутагенез, позволяющий выявлять однокопийные регуляторные гены (Sym-гены, Lie, 1971), и анализ дифференциальной экспрессии генов — для поиска генов, кодирующих «молекулярную машину» симбиоза.

### Регуляторные гены бобовых, контролирующие развитие и функционирование БРС и АМ

Первые симбиотические гены были идентифицированы у спонтанных мутантов бобовых растений из природных популяций (Nutman, 1946) и позже — у экспериментально полученных мутантов с нарушениями образования клубеньков и/или азотфиксации (Jacobsen, 1984). Большинство Sym-генов экспрессируется только в корнях, что было показано методом прививок (Duc, Messenger, 1989) и, по-видимому, участвует в локальной регуляции симбиоза. Удивительным оказался факт, что мутации, затрагивающие способность растения к формированию БРС, в некоторых случаях нарушали также развитие АМ (см. обзор: Gianinazzi-Pearson, 1996). Было сделано предположение о наличии «общих» генов, необходимых для развития обоих мутуалистических симбиозов бобовых (Gianinazzi-Pearson, 1996), которое было подтверждено после клонирования и секвенирования серии Sym-генов бобовых растений.

Благодаря изучению молекулярно-биохимических функций Sym-генов было выяснено, что они контролируют рецепцию сигнальных молекул микросимбионта и последующую передачу этого сигнала, а также регулируют экспрессию генов «молекулярной машины»

Таблица 1

## «Общие» регуляторные симбиотические гены бобовых и их ближайшие гомологи у небобовых растений

Предполагаемая роль в симбиозе	Предполагаемая функция генового продукта	Гены бобовых растений			Гены небобовых растений		Ссылки
		<i>Lotus japonicus</i>	<i>Medicago truncatula</i>	<i>Pisum sativum</i>	<i>Oryza sativa</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>	
Трансдукция сигнала микросимбионта (общий симбиотический путь, CSP)	Рецепторная киназа	<i>LjSYMRK</i>	<i>MtDMI2</i>	<i>PsSym19</i>	<i>OsSYMRK</i>	Отсутствует	Endre et al., 2002; Stracke et al., 2002; Zhu et al., 2005; Markmann, Parniske, 2009
	Катионный канал	<i>LjCASTOR</i> , <i>LjPOLLUX</i>	<i>MtDMI1</i>	<i>PsSym8</i>	<i>OsDMI1</i>	<i>At5g49960</i>	Ané et al., 2004; Imaizumi-Anraku et al., 2005
	Ca <sup>2+</sup> / кальмодулин-зависимая киназа (CCaMK)	<i>LjCCaMK</i>	<i>MtDMI3</i>	<i>PsSym9</i>	<i>OsDMI1</i>	Отсутствует	Levy et al., 2004; Mitra et al., 2004; Zhu et al., 2005; Tirichine et al., 2006
	Белок, взаимодействующий с CCaMK	<i>LjCYCLOPS</i>	<i>MtIPD3</i>	<i>PsSym33</i>	<i>OsIPD3</i>	Отсутствует	Messinese et al., 2007; Chen et al., 2008; Yano et al., 2008; Ovchinnikova et al., 2010
Регуляция экспрессии генов, участвующих в развитии инфекции и органогенезе клубенька	Регулятор транскрипции из GRAS-семейства	<i>LjNSP2</i>	<i>MtNSP2</i>	<i>PsSym7</i>	<i>OsNSP2</i>	<i>At4g08250</i>	Kalo et al., 2005; Zhu et al., 2005; Murakami et al., 2007; Yokota et al., 2010; Dolgikh et al., 2011; Maillet et al., 2011
Системная регуляция	Рецепторная киназа	<i>LjHAR1</i>	<i>MtSUNN</i>	<i>PsSym29</i>	<i>OsFON1</i>	<i>AtCLAVATA1</i>	Krusell et al., 2002; Nishimura et al., 2002; Suzuki et al., 2004; Schnabel et al., 2005

симбиоза». Показана также роль некоторых Sym-генов в системной регуляции образования БРС и АМ (Parniske, 2008; Жуков и др., 2009; Provorov et al., 2010; Shtark et al., 2010; Madsen et al., 2010). Секвенирование «общих» Sym-генов, необходимых для развития БРС и АМ (*LjSYMRK/MtDMI2/PsSym19*; *LjCASTOR*, *LjPOLLUX/MtDMI1/PsSym8*; *LjCCaMK/MtDMI3/PsSym9*), показало, что они кодируют ключевые компоненты общего для обоих симбиозов сигнального каскада, обозначенного как общий симбиотический путь (CSP, от англ. «common symbiotic pathway») (Parniske, 2008; Жуков и др., 2009; Provorov et al., 2010; Shtark et al., 2010; табл. 1). К CSP может быть также отнесен ген *LjCYCLOPS/MtIPD3/PsSym33*, взаимодействующий с *LjCCaMK/MtDMI3/PsSym9* (табл. 1), функция которого, однако, различается при развитии БРС и АМ. Кроме того, известны гены, не относящиеся к CSP, например *LjHAR1/MtSUNN/PsSym29*, задействованный в системной регуляции БРС и АМ, а также ген *LjNSP2/MtNSP2/PsSym7* (табл. 1), кодирующий регулятор транскрипции. Таким образом, при формировании БРС и АМ трансдукция сигнала микросимбионта, как и регуляция интенсивности развития симбиоза, частично реализуются за счет «общих» для БРС и АМ генов.

Мутации в Sym-генах, ортологичных у люцерны, лядвенца и гороха, характеризуются сходным фенотипическим проявлением, что свидетельствует об отсутствии принципиальных различий в регуляции развития и функционирования мутуалистических симбиозов, образуемых люцерной, лядвенцем и горохом (см. обзор: Жуков и др., 2009; Provorov et al., 2010), и в очередной раз подтверждает «закон о рядах гомологической изменчивости» Н. И. Вавилова (Vavilov, 1922). Гены, ортологичные генам CSP, обнаружены также у небобовых растений (Zhu et al., 2005), например риса (*Oryza sativa* L.) (табл. 1). В частности, ген, гомологичный *LjSYMRK/MtDMI2/PsSym19*, кодирующий рецепторную киназу, обнаружен у представителей большинства таксонов высших растений, образующих актиноризные клубеньки (симбиоз с актинобактериями *Frankia sp.*, близкий к БРС эволюционно и функционально) и/или АМ (Markmann, Parniske, 2009). Это позволяет предположить, что система регуляции развития АМ может быть одинаковой для всех растений, способных к его образованию (Provorov et al., 2010). В то же время у семейства Капустные (*Brassicaceae*) (ранее крестоцветные), в частности у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., способность к микоризации утрачена в эволюции, и отсутствует большая часть генов, гомологичных генам CSP (Zhu et al., 2005; табл. 1).

### Нодулины, микоризины и симбиозины («молекулярная машина симбиоза»)

Анализ дифференциальной экспрессии генов делает возможным изучение генов и генных семейств, которые кодируют «молекулярную машину симбиоза» и необходимы для обеспечения метаболической интеграции симбионтов. Гены нодулины, характерные для БРС, и микоризины, характерные для АМ, были идентифицированы методами «обратной генетики» путем выявления белков и мРНК, синтезируемых *de novo* в симбиотических клубеньках или корнях, колонизированных грибами АМ. Гены, экспрессия которых индуцируется при развитии как БРС, так и АМ, получили название симбиозинов (Küster et al., 2007). Предполагается, что индуцируемые гены кодируют ферменты усвоения фиксированного азота и фосфора, транспорта метаболитов через ПБМ и ПАМ, структурные компоненты симбиотических компартментов тканей и клеток растения, модуляторы гормонального статуса растений и др. (Gianinazzi-Pearson et al., 1996; Kistner et al., 2005; Küster et al., 2007).

Следует отметить, что некоторые нодулины, выявленные по повышению уровня их экспрессии в клубеньках, например *LjENOD40a*, *LjENOD40b/MiENOD40/PsENOD40* (ENOD — от англ. «early nodulin» — ранний нодулин), являются однокопийными генами, кодирующими транскрипционные регуляторы или компоненты мембран, и поэтому также могут исполнять регуляторную функцию, как и *Sym*-гены (Kumagai et al., 2006; Wan et al., 2007). В большинстве случаев, тем не менее, нодулины, микоризины и симбиозины играют опосредованную *Sym*-генами роль при развитии симбиозов, определяя их стабильность и эффективность (Küster et al., 2007; Kumagai et al., 2006; Wan et al., 2007). По этой причине весьма вероятно, что симбиозины могут являться детерминантами количественных признаков, характеризующих эффективность симбиозов. Наличие симбиозинов у бобовых также свидетельствует об эволюционной связи и общем генетическом базисе программ развития БРС и АМ.

### Генетический контроль взаимодействия растений с RGPB

При взаимодействии растений с RGPB также наблюдается генетическая интеграция симбиотических партнеров, но менее выраженная, чем при БРС и АМ. Специфичность взаимодействия растений с RGPB невысока, однако показано, что его эффективность зависит как от генотипа бактерии, так и от генотипа растения-хозяина (Smith, Goodman, 1999; Belimov et al., 2000; Preston, 2004). Несмотря на отсутствие видимой анатомической дифференциации партнеров в ассоциациях растений с RGPB, в их развитие вовлечен ряд молекулярных механизмов (Preston,

2004; Игнатов, 2005; Sanchez et al., 2005), характерных для развития АМ и БРС. У *M. truncatula* при взаимодействии с *Pseudomonas fluorescens* индуцируется экспрессия ряда генов-микоризинов, в регуляции которых задействован ген *CSP MtDMI3* (Sanchez et al., 2005). Мутация в данном гене приводит к снижению численности псевдомонад, колонизирующих внутренние ткани корня, но не влияет на количество бактерий, ассоциированных с его поверхностью (Sanchez et al., 2005). Следовательно, ген *MtDMI3* является «общим» геном не только для БРС и АМ, но также для ассоциаций растений с RGPB и, по-видимому, контролирует проникновение симбиотических микроорганизмов в ткани корня растения.

Таким образом, существование общих механизмов генетического контроля рассмотренных выше растительно-микробных систем со стороны растения, а также высокая консервативность последовательностей симбиотических генов свидетельствуют об общих эволюционных корнях мутуалистических симбиозов. Вероятно, значительная часть генов, контролирующих эволюционно «молодой» БРС, не возникла *de novo* в процессе эволюции, а была заимствована из других программ развития растения, в первую очередь — развития АМ. Следовательно, за образование и функционирование БРС и АМ у бобовых ответственно единая система (разумеется, имеющая ряд элементов, специфичных для конкретных симбиозов), и этот факт необходимо учитывать в селекционных программах, направленных на повышение эффективности симбиозов бобовых растений.

### ЭВОЛЮЦИОННАЯ СВЯЗЬ РАЗЛИЧНЫХ РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫХ СИСТЕМ

АМ существует уже около 400 млн. лет и в настоящее время рассматривается в качестве предковой формы мутуалистических симбиозов высших растений с микроорганизмами (Brundrett, 2002; Parniske, 2008; Проворов, 2009; Provorov et al., 2010). Эта гипотеза подтверждается данными палеоботаники (Remy et al., 1994) и молекулярной филогении растений и грибов АМ (Schüßler et al., 2001; Redecker, 2002). Грибы *Glomeromycota* представляют собой уникальную монофилетическую группу, предок которой является более древним, чем первые наземные растения (Schüßler et al., 2001). Предполагается, что появление способности растений к образованию мутуалистического симбиоза с грибами АМ позволило им перейти к наземному образу жизни. Анатомия корневой системы современных микотрофных растений свидетельствует о том, что она эволюционировала в симбиозе с грибами АМ (Brundrett, 2002).

БРС появился в эволюции значительно позже АМ, поскольку возраст бобовых насчитывает около 60 млн.

лет (см. обзор: Sprent, 2007). В то время как клубеньковые бактерии принадлежат к различным филогенетически удаленным друг от друга таксонам (Sprent, 2001; Balachandar et al., 2007), все растения, способные формировать азотфиксирующие клубеньки, включая БРС и актиноризиды, принадлежат к единому таксону — кладе Розида I (Эуроэзиды I) (см. обзор: Sprent, 2007). Вероятно, общий предок этой клады не формировал клубеньки, но уже имел определенные преадаптации, позволившие этим симбиозам появиться в ходе эволюции. Эти преадаптации могут быть разделены на две относительно независимые группы: (1) различные механизмы, необходимые для формирования АМ, в том числе контроль микросимбионта в тканях растения; (2) способность растения формировать специальные ткани/органы и внутриклеточные компартменты, характерные для различных азотфиксирующих симбиозов (см. обзор: Проворов, 2009).

С использованием методов генетики, клеточной и молекулярной биологии был получен обширный материал для анализа преадаптаций первой группы. Было выявлено множество сходных процессов в ходе развития БРС и АМ, а также «общих» генов бобовых (Супгенетов и «симбиозинетов»), участвующих в них (см. предыдущие части данного обзора). Некоторые из этих процессов, в частности регулируемых генами CSP, также задействованы в механизмах взаимодействия растений с RGPB (Sanchez et al., 2005) и актинобактериями (Markmann, Parniske, 2009). Таким образом, некоторые растительные гены, вовлеченные во взаимодействие растений и грибов АМ, были «заимствованы» растениями для использования в программах развития БРС и других мутуалистических растительно-микробных симбиозов. С генетической системой, контролирующей развитие АМ, по-видимому, в значительной степени перекрывается генетическая система растения, контролирующая развитие корней и минеральное питание, поскольку корневые системы современных наземных растений эволюционировали, очевидно, при постоянном взаимодействии с грибами АМ (Brundrett, 2002).

Важную роль в эволюции взаимодействий растений и микроорганизмов играют конвергенция и параллельная эволюция. Растения обладают универсальными генными системами (Cronk et al., 2002), способными контролировать базовые функции эндосимбиоза. Таким образом, по-видимому, растения-хозяева развивали сходные механизмы в ходе коэволюции с различными микроорганизмами (см. обзор: Проворов, 2009). В свою очередь, различные группы ППМ приобретали сходные механизмы адаптации к существованию в непосредственном контакте с различными тканями растений, используя более древнюю программу развития АМ (Проворов и др., 2008; Проворов, 2009). Действительно, микросимбионты многих других мутуалистических растительно-мик-

робных симбиозов, включая клубеньковые бактерии (Sprent, 2001; Balachandar et al., 2007), представляют собой полифилетические группы, что свидетельствует о более позднем появлении этих симбиозов в ходе параллельной эволюции.

Наиболее яркий пример адаптации микроорганизмов — приобретение различными неродственными видами клубеньковых бактерий способности к синтезу Nod-фактора. Эта молекула, близкая по структуре к Мус-фактору грибов АМ (Maillet, et al., 2011), является нехарактерным для бактерий хитин-подобным соединением. Предполагается, что «первые» ризобии использовали стратегию «молекулярной мимикрии», и впоследствии способность к синтезу Nod-фактора распространилась среди почвенных бактерий путем горизонтального переноса генов (см. обзор: Проворов, 2009).

Существует несколько гипотез происхождения клубеньковых бактерий. Согласно наиболее распространенному мнению, ризобии могли произойти от патогенных бактерий или RGPB, например агробактерий, что подтверждается экспериментами с использованием замены плазмид агробактерий на плазмиды ризобий и наоборот, или азоспирилл, на что может указывать их таксономическое сходство с некоторыми ризобиями (см. обзоры: Sprent, 2001; Проворов, 2009). Эта гипотеза подтверждается также тем, что ризобии могут выступать в качестве RGPB (ризосферных и эндофитных) для некомплементарных видов бобовых и широкого спектра растений, не являющихся бобовыми (Sessitsch et al., 2002), таким образом, вероятно, отражая ранние этапы эволюции клубеньковых бактерий.

По мнению авторов, наиболее вероятными предшественниками «первых» ризобий являются бактерии-спутники грибов АМ, среди которых есть внутриклеточные или обитающие на поверхности мицелия (включая бактерии-азотфиксаторы) (Varea et al., 2005; Artursson et al., 2006; Лабутова, 2009). Именно грибы АМ могли служить эффективным средством доставки бактерий в ткани растений, и, возможно, «первые» ризобии получили гены, необходимые для синтеза хитин-подобных сигналов, напрямую от грибов (Hirsch et al., 2001). Обнаружено таксономическое родство бактерий, формирующих БРС с относительно древним подсемейством бобовых Мимозовые (*Mimosoideae*), с некоторыми бактериальными эндосимбионтами грибов АМ (Minerdi et al., 2002; Balachandar et al., 2007). Для понимания роли этих бактерий в эволюции БРС необходимы дальнейшие сравнительные молекулярно-генетические исследования разнообразных видов ризобий и бактериальных спутников грибов.

Важно отметить, что в норме колонизация корней растения грибами АМ не сопровождается патогенезом корня растений (Smith, Read, 2008), следовательно, существует высокая избирательность грибов АМ в отно-



шении бактериальных спутников. Эта избирательность является важным фактором поддержания многосторонней мутуалистической симбиотической системы и устраняет нежелательные для растения и, соответственно, для всей мутуалистической системы сопутствующие микроорганизмы.

Таким образом, предполагается, что эволюция различных мутуалистических растительно-микробных систем происходила путем преобразования АМ в БРС и другие симбиозы. Однако данное преобразование не сопровождалось вытеснением исходного грибного симбионта. Существование подобной исторической преемственности позволяет рассматривать эти симбиозы как единый «эволюционный растительно-микробный континуум» (Проворов, 2009).

### **ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МНОГОКОМПОНЕНТНОГО СИМБИОЗА (МКС) В СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПРАКТИКЕ**

#### **Потенциал использования многокомпонентного инокулюма ППМ**

Ризосфера является динамичной средой, где микроорганизмы подвержены влиянию корневых экссудатов и внутри- и межвидовым взаимодействиям друг с другом и с растением (Barea et al., 2005). Грибы АМ модифицируют окружающую их среду, формируя так называемую микоризосферу (Barea et al., 2005). Кроме того, стимуляция корневых выделений в результате взаимодействия с грибами АМ приводит к качественным и количественным изменениям бактериального сообщества ризосферы (Barea et al., 2005; Artursson et al., 2006). Грибы АМ проявляют синергизм при взаимодействии с РГРВ (как аборигенными, так и интродуцированными), осуществляющими биоконтроль, фиксацию азота и мобилизацию фосфатов при двойной и комплексной инокуляции (Barea et al., 2005). Формирование АМ усиливает образование клубеньков и фиксацию азота ризобиями, в частности за счет стимуляции минерального (преимущественно фосфорного) питания растения-хозяина (Barea et al., 2005).

Как уже отмечалось выше, жизнедеятельность грибов АМ тесно связана с симбиотическими бактериями (Barea et al., 2005; Artursson et al., 2006; Лабутова, 2009). Известно, что РГРВ могут стимулировать рост грибов АМ на пресимбиотической стадии развития, предшествующей установлению непосредственного контакта микросимбионта с корнем растения (Barea et al., 2005). Описан случай образования фертильных спор грибом АМ под воздействием бактерий *Raenibacillus validus* даже в отсутствие растения-хозяина (Hildebrandt et al., 2006).

Хорошо известен синергетический эффект совместной инокуляции растений ризобиями и РГРВ (азоспириллами, бациллами, псевдомонадами), в частности,

связанный с продукцией РГРВ индолил-3-уксусной кислоты, стимулирующей образование клубеньков (Barea et al., 2005; Bakker et al., 2007). Актинобактерии *Streptomyces* также оказывают положительное действие на формирование и функционирование клубеньков гороха (Tokala et al., 2002).

Таким образом, потенциал микробного синергизма на фоне общих эволюционных «корней» различных мутуалистических растительно-микробных систем позволяет говорить о перспективности биотехнологий создания многокомпонентных симбиозов (МКС), повышающих урожайность и качество сельскохозяйственных бобовых и не бобовых культур. В то же время результаты экспериментов с мультимикробными системами, включающими в себя грибы АМ, ризобии и РГРВ, демонстрируют важную роль физиологической и генетической адаптации микроорганизмов к локальным условиям окружающей среды (Requena et al., 1997, 2001). Следовательно, при разработке таких биотехнологий рекомендуется использовать совокупность местных микробных изолятов, адаптированную к конкретным условиям окружающей среды.

#### **Селекция бобовых на повышение симбиотического потенциала**

Результаты вегетационных и полевых экспериментов с использованием гороха (*P. sativum*) (Якоби и др., 2000; Борисов и др., 2002, 2004; Штарк и др., 2006) и сои (*G. max*) (Лабутова и др., 2004; Лабутова, Левина, 2008) и комплексной инокуляции ППМ продемонстрировали возможность использования потенциала МКС в сельскохозяйственном производстве с целью уменьшения доз минеральных удобрений и химических средств защиты растений.

При изучении коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова был выявлен высокий уровень генетического полиморфизма у гороха (*P. sativum*) по признаку «симбиотическая эффективность» и отобраны генотипы, отличающиеся контрастной эффективностью мутуалистического симбиоза (Якоби и др., 2000; Борисов и др., 2002). Генотипы гороха с наиболее высокой симбиотической эффективностью были вовлечены в селекционный процесс.

Позже среди современных сортов гороха, созданных без учета потенциала взаимодействия с ППМ, были выявлены генотипы, обладающие как высокой симбиотической эффективностью, так и необходимой архитектоникой растения, которые могут быть непосредственно включены в селекционные программы (Борисов и др., 2004; Штарк и др., 2006). Было показано, что при использовании генотипов гороха, эффективных во взаимодействии с ППМ, комплексная инокуляция оказывает действие, сравнимое с применением полной дозы минеральных удобрений (Борисов и др., 2004; Штарк и др., 2006). В качестве критериев

для оценки эффективности взаимодействия растений с ППМ нужно использовать показатель увеличения их биомассы и семенной продуктивности за счет инокуляции комплексом ППМ, а не параметры развития систем мутуалистического симбиоза (Борисов и др., 2004; Штарк и др., 2006). Таким образом, была обоснована возможность и необходимость ведения селекции бобовых на повышение симбиотического потенциала. Селекционные программы, направленные на повышение эффективности симбиозов бобовых растений, должны проводиться с учетом знаний о процессах развития мутуалистических симбиозов. В частности, последовательности генов растения, определяющих стабильность и эффективность симбиозов, могут быть использованы в качестве ДНК-маркеров, облегчающих селекцию сортов бобовых растений с высокой эффективностью взаимодействия с ППМ.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа сведений, изложенных выше, сформулирована концепция, предполагающая новый взгляд на развитие и функционирование мутуалистических симбиозов растений.

Во-первых, для управления процессами в агро- и природных фитоценозах необходимо рассматривать все компоненты растительно-микробного сообщества (растение, грибы АМ, клубеньковые бактерии и РГРВ) как единую генно-метаболическую сеть.

Во-вторых, генетическая система бобовых, контролирующая взаимодействие с грибами АМ, клубеньковыми бактериями и РГРВ, должна быть объектом селекции по интегральному признаку «эффективность взаимодействия с ППМ», а не по отдельным признакам, характеризующим эффективность образования отдельных типов взаимовыгодных симбиозов.

В-третьих, скорость эволюции геномов микросимбионтов превышает темпы эволюции растений, и поэтому растение может рассматриваться как наиболее стабильный во времени и главный регулирующий компонент растительно-микробной системы. Из этого следует, что необходимо проводить селекцию растений на повышение симбиотического потенциала взаимодействия с ППМ на фоне его максимального генетического разнообразия. Подобную селекцию необходимо вести по таким показателям, как дополнительная биомасса, накопленная за счет образования взаимовыгодной растительно-микробной системы, и качество получаемой продукции. В результате такой селекции будут получены коммерческие сорта сельскохозяйственных растений, максимально эффективно эксплуатирующие симбиотические взаимодействия в агрофитоценозах.

Примерами успешного использования разработанной концепции являются: (а) комплексное мик-

робиологическое удобрение, технология производства которого была разработана коллективом авторов (Чеботарь и др., 2008); (б) создание стационарного селекционного питомника, почва которого обогащена ППМ, для отбора растений с высокой симбиотической эффективностью; (в) разработка протокола селекции бобовых растений на повышение эффективности взаимодействия с ППМ; и (г) целенаправленное создание первого за всю историю селекции бобовых сорта гороха «Триумф», отличающегося повышенным потенциалом взаимодействия с ППМ по сравнению со стандартными сортами (по результатам конкурсных сортоиспытаний, г. Орел, 2004–2006 гг.). Данный сорт увеличивает продуктивность на 10–15 % при инокуляции комплексным микробиологическим удобрением вне зависимости от варьирования климатических условий (Штарк и др., 2006; Borisov et al., 2008). Сорт «Триумф», характеризующийся высокой продуктивностью также и при традиционной технологии возделывания, рекомендован по результатам государственных сортоиспытаний (2007–2008 гг.) для возделывания в Центральном регионе РФ. Таким образом, инновационная технология, изложенная выше и примененная к бобовым культурам, уже дает первые практические результаты.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ (Государственные контракты № 02.740.11.0276, 16.512.11.2155, П1304), грантов: президента РФ (НШ-3440.2010.4), РФФИ (09-04-91054, 10-04-00961, 10-04-01146), NWO-047.117.2005.006 (Нидерланды).

### Литература

1. Борисов А. Ю., Наумкина Т. С., Штарк О. Ю. и др., 2004. Эффективность использования совместной инокуляции гороха посевного (*Pisum sativum* L.) грибами арбускулярной микоризы и клубеньковыми бактериями для повышения продуктивности растений в устойчивом экологически ориентированном земледелии // Докл. РАСХН. № 2. С. 12–14.
2. Борисов А. Ю., Цыганов В. Е., Штарк О. Ю. и др., 2002. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 728. Горох (Симбиотическая эффективность) / Под ред. И. А. Тихоновича, М. А. Вишняковой, СПб.: ВИР, 29 с.
3. Жуков В. А., Штарк О. Ю., Борисов А. Ю., Тихонович И. А., 2009. Молекулярно-генетические механизмы контроля растением ранних стадий развития взаимовыгодных (мутуалистических) симбиозов бобовых // Генетика. Т. 45. С. 1449–1460.
4. Игнатов В. В. (ред.), 2005. Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. М.: Наука, 262 с.

5. *Кожемяков А. П., Чеботарь В. К.*, 2005. Биопрепараты для земледелия // Биопрепараты в сельском хозяйстве (Методология и практика применения микроорганизмов в растениеводстве и кормопроизводстве) / Под ред. И. А. Тихоновича, Ю. В. Круглова, М., С. 18–54.
6. *Лабутова Н. М.*, 2009. Взаимоотношения эндомикоризных грибов с микроорганизмами ризосферы // Микол. Фитопатол. Т. 43. № 1. С. 3–19.
7. *Лабутова Н. М., Левина Р. Л.*, 2008. Динамика подвижных форм макроэлементов в ризосфере бобовых растений при функционировании различных симбиотических систем // Материалы Межрегиональной научно-практической конференции «Почвенные ресурсы Северо-Запада России: их состояние, охрана и рациональное использование», СПб., С. 135–140.
8. *Лабутова Н. М., Поляков А. И., Лях В. А., Гордон В. Л.*, 2004. Влияние инокуляции клубеньковыми бактериями и эндомикоризным грибом *Glomus intraradices* на урожай различных сортов сои и содержание белка и масла в семенах // Докл. РАСХН. № 2. С. 10–12.
9. *Проворов Н. А., Воробьев Н. И., Андронов Е. Е.*, 2008. Макро- и микроэволюция бактерий в системах симбиоза // Генетика. Т. 44. С. 12–28.
10. *Проворов Н. А.*, 2009. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Ж. Общ. Биол. Т. 70. № 1. С. 10–34.
11. *Чеботарь В. К., Казаков А. Е., Ерофеев С. В. и др.*, 2008. Способ получения комплексного микробиологического удобрения. Патент № 2318784 от 10.03.2008.
12. *Штарк О. Ю., Данилова Т. Н., Наумкина Т. С. и др.*, 2006. Анализ исходного материала гороха посевного (*Pisum sativum* L.) для селекции сортов с высоким симбиотическим потенциалом и выбор параметров для его оценки // Экол. Генет. Т. 4. № 2. С. 22–28.
13. *Якоби Л. М., Кукалев А. С., Ушаков К. В. и др.*, 2000. Полиморфизм форм гороха посевного по эффективности симбиоза с эндомикоризным грибом *Glomus sp.* в условиях инокуляции ризобиями // Сельхоз. Биол. 2000. №3. С. 94–102.
14. *Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H.*, 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi // Nature. Vol. 435. P. 824–827.
15. *Ané J. M., Kiss G. B., Riely B. K. et al.*, 2004. *Medicago truncatula* DMI1 required for bacterial and fungal symbioses in legumes // Science. Vol. 303. P. 1364–1367.
16. *Artursson V., Finlay R. D., Jansson J. K.*, 2006. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth // Environ. Microbiol. Vol. 8. P. 1–10.
17. *Bakker P. A. H. M., Raaijmakers J. M., Bloemberg G. et al.* (eds.), 2007. New perspectives and approaches in plant growth-promoting rhizobacteria research (Reprinted from European Journal of Plant Pathology, 119:2, 2007). Dordrecht: Springer. 126 p.
18. *Balachandar D., Raja P., Kumar K., Sundaram S. P.*, 2007. Non-rhizobial nodulation in legumes // Biotechnol. Molec. Biol. Rev. Vol. 2. P. 49–57.
19. *Barea J.-M., Pozo M.-J., Azcon R., Azcon-Aguilar C.*, 2005. Microbial cooperation in the rhizosphere // J. Exp. Botany. Vol. 56, N. 14, P. 1761–1788.
20. *Barker S. J., Tagu D.*, 2000. The role of auxins and cytokinins in mycorrhizal symbiosis // J. Plant Growth Regul. Vol. 19. P. 144–154.
21. *Belimov A. A., Kunakova A. M., Safronova V. I. et al.*, 2000. Interaction between associative bacteria and barley under environmental stresses: input of partner genotypes and growth conditions // New approaches and techniques in breeding sustainable fodder crops and amenity grasses / Eds. N. A. Provorov et al., St-Petersburg: VIRA Press. P. 146–148.
22. *Bleecker A. B., Kende H.*, 2000. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants // Annu. Rev. Cell Dev. Biol. Vol. 16. P. 1–18.
23. *Borisov A. Y., Danilova T. N., Shtark O. Y. et al.*, 2008. Tripartite symbiotic system of pea (*Pisum sativum* L.): applications in sustainable agriculture // Biological Nitrogen Fixation: Towards Poverty Alleviation through Sustainable Agriculture. Proceedings of 15th International Congress on Nitrogen Fixation & 12th International Conference of the African Association for Biological Nitrogen Fixation / Eds. F. D. Dakora et al., Dordrecht: Springer. P. 15–17.
24. *Brewin N. J.*, 2004. Plant cell wall remodeling in the Rhizobium-legume symbiosis // Crit. Rev. Plant. Sci. Vol. 23. P. 1–24.
25. *Brockwell J., Bottomley P. J., Thies J. E.*, 1995. Manipulation of rhizobia microflora for improving legume productivity and soil fertility: a critical assessment // Plant Soil. Vol. 174. P. 143–180.
26. *Brundrett M. C.*, 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // New Phytol. Vol. 154. P. 275–304.
27. *Caetano-Anolles G., Gresshoff P. M.*, 1991. Plant genetic control of nodulation // Annu. Rev. Microbiol. Vol. 45. P. 345–382.
28. *Chen C., Ane J.-M., Zhu H.*, 2008. OsIPD3, an ortholog of the *Medicago truncatula* DMI3 interacting protein IPD3, is required for mycorrhizal symbiosis in rice // New Phytol. Vol. 180. P. 311–315.
29. *Compant S., Duffy B., Nowak J., Clément C., Barka E. A.*, 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 71. P. 4951–4959.

30. Cronk Q. C. B., Bateman R. M., Hawkins J. A., 2002. Developmental genetics and plant evolution. Boca Raton: CRC Press. 543 p.
31. D'Haese W., Holsters M., 2002. Nod factor structures, responses, and perception during initiation of nodule development // *Glycobiol.* Vol. 12. P.79–105.
32. Dilworth M. J., James E. K., Sprent J. I., Newton W. E. (eds.), 2008. Nitrogen-fixing leguminous symbioses. Dordrecht: Springer. 404 p.
33. Dolgikh E. A., Leppyan I. V., Osipova M. A. et al., 2011. Genetic dissection of *Rhizobium*-induced infection and nodule organogenesis in pea based on *ENOD12A* and *ENOD5* expression analysis // *Plant Biol.* V.13. P.285–296.
34. Downie J. A., 2010. The roles of extracellular proteins, polysaccharides and signals in the interactions of rhizobia with legume roots // *FEMS Microbiol. Rev.* Vol. 34. P.150–170.
35. Duc G., Messenger A., 1989. Mutagenesis of pea (*Pisum sativum* L.) and the isolation of mutants for nodulation and nitrogen fixation // *Plant Sci.* Vol. 60. P.207–213.
36. Endre G., Kereszt A., Kevei Z. et al., 2002. A receptor kinase gene regulating symbiotic nodule development // *Nature.* Vol. 417. P.962–966.
37. Fournier J., Timmers A. C. J., Sieberer B. J. et al., 2008. Mechanism of infection thread elongation in root hairs of *Medicago truncatula* and dynamic interplay with associated rhizobial colonization // *Plant Physiol.* Vol. 148. P.1985–1995.
38. Garcia-Garrido J. M., Ocampo J. A., 2002. Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis // *J. Exp. Bot.* Vol. 53. P.1377–1386.
39. Geil R. D., Peterson L., Guinel F. C., 2001. Morphological alterations of pea (*Pisum sativum* cv. Sparkle) arbuscular mycorrhizas as a result of exogenous ethylene treatment // *Mycorrhiza.* Vol. 11. P.137–143.
40. Genre A., Bonfante P., 2005. Building a mycorrhizal cell: how to reach compatibility between plants and arbuscular mycorrhizal fungi // *J. Plant Interact.* Vol. 1. N. 1. P.3–13.
41. Genre A., Chabaud M., Timmers T. et al., 2005. Arbuscular mycorrhizal fungi elicit a novel intracellular apparatus in *Medicago truncatula* root epidermal cells before infection // *Plant Cell.* Vol. 17. P.3489–3499.
42. Gianinazzi-Pearson V., 1996. Plant cell responses to arbuscular mycorrhizal fungi: getting to the roots of the symbiosis // *Plant Cell.* Vol. 8. P.1871–1883.
43. Graham P. H., Vance C. P., 2003. Legumes: importance and constraints to greater use // *Plant Physiology.* Vol. 131. P.872–877.
44. Gresshoff P. M., Lohar D., Chan P.-K. et al., 2009. Genetic analysis of ethylene regulation of legume nodulation // *Plant Signaling & Behavior.* Vol. 4. P.818–823.
45. Hildebrandt U., Ouziad F., Marner F. J., Bothe H., 2006. The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* up to the formation of fertile spores // *FEMS Microbiol. Lett.* Vol. 254. P.258–267.
46. Hirsch A. M., Lum M. R., Downie J. A., 2001. What makes the rhizobia-legume symbiosis so special? // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127. P.1484–1492.
47. Imaizumi-Anraku H., Takeda N., Charpentier M. et al., 2005. Plastid proteins crucial for symbiotic fungal and bacterial entry into plant roots // *Nature.* Vol. 433. P.527–531.
48. Jacobsen E., 1984. Modification of symbiotic interaction of pea (*Pisum sativum* L.) and *Rhizobium leguminosarum* by induced mutations // *Plant Soil.* Vol. 82. P.427–438.
49. Jones K. M., Kobayashi H., Davies B. W. et al., 2007. How rhizobial symbionts invade plants: the *Sinorhizobium-Medicago* model // *Nat. Rev. Microbiol.* Vol. 5. P.619–633.
50. Jones K. M., Sharopova N., Lohar D. P. et al., 2008. Differential response of the plant *Medicago truncatula* to its symbiont *Sinorhizobium meliloti* or an exopolysaccharide-deficient mutant // *PNAS.* Vol. 105. P.704–709.
51. Kalo P., Gleason C., Edwards A. et al., 2005. Nodulation signaling in legumes requires NSP2, a member of the GRAS family of transcriptional regulators // *Science.* Vol. 308. P.1786–1789.
52. Kistner C., Winzer T., Pitzschke A. et al., 2005. Seven *Lotus japonicus* genes required for transcriptional reprogramming of the root during fungal and bacterial symbiosis // *Plant Cell.* Vol. 17. P.2217–2229.
53. Koltai H., Kapulnik Y. (eds.), 2010. Arbuscular mycorrhizas: physiology and function. Dordrecht: Springer. 623 p.
54. Kosuta S., Chabaud M., Lougnon G. et al., 2003. A diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi induces symbiosis-specific MtENOD11 expression in roots of *Medicago truncatula* // *Plant Physiol.* Vol. 131. P.952–962.
55. Krusell L., Madsen L. H., Sato S. et al., 2002. Shoot control of root development and nodulation is mediated by a receptor-like kinase // *Nature.* Vol. 420. P.422–426.
56. Kumagai H., Kinoshita E., Ridge R. W., Kouchi H., 2006. RNAi knock-down of ENOD40s leads to significant suppression of nodule formation in *Lotus japonicus* // *Plant Cell Physiol.* Vol. 47. P.1102–1111.
57. Küster H., Vieweg M. F., Manthey K. et al., 2007. Identification and expression regulation of symbiotically activated legume gene // *Phytochem.* Vol. 68. P.8–18.
58. Lie T. A., 1971. Temperature-dependent root-nodule formation in pea cv. Iran // *Plant Soil.* Vol. 34. P.751–752.

59. *Limpens E., Mirabella R., Fedorova E. et al.*, 2005. Formation of organelle-like N<sub>2</sub>-fixing symbiosomes in legume root nodules is controlled by *DMI2* // PNAS. Vol. 102. P. 10375–10380.
60. *Madsen E. B., Madsen L. H., Radutoiu S. et al.*, 2003. A receptor kinase gene of the LysM type is involved in legume perception of rhizobial signals // Nature. Vol. 425. P. 637–640.
61. *Madsen L. H., Tirichine L., Jurkiewicz A. et al.*, 2010. The molecular network governing nodule organogenesis and infection in the model legume *Lotus japonicus* // Nature Communications. 1:10. doi: 10. 1038 / ncomms1009 (2010).
62. *Maillet F., Poinso V., André O. et al.*, 2011. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza // Nature. Vol. 469. P. 58–64.
63. *Markmann K., Parniske M.*, 2009. Evolution of root endosymbiosis with bacteria: how novel are nodules? // Trends Plant Sci. Vol. 14. P. 77–86.
64. *Messinese E., Mun J. H., Yeun L. H.*, 2007. A novel nuclear protein interacts with the symbiotic DMI3 calcium- and calmodulin-dependent protein kinase of *Medicago truncatula* // Mol. Plant-Microbe Interact. Vol. 20. P. 912–921.
65. *Minerdi D., Bianciotto V., Bonfante P.*, 2002. Endosymbiotic bacteria in mycorrhizal fungi: from their morphology to genomic sequences // Plant Soil. Vol. 244. P. 211–219.
66. *Mitra R. M., Gleason C. A., Edwards A. et al.*, 2004. A Ca<sup>2+</sup>/calmodulin-dependent protein kinase required for symbiotic nodule development: gene identification by transcript-based cloning // PNAS. Vol. 101. P. 4701–4705.
67. *Morandi D., Sagan M., Prado-Vivant E., Duc G.*, 2000. Influence of genes determining supernodulation on root colonisation by the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* in *Pisum sativum* and *Medicago truncatula* mutants // Mycorrhiza. Vol. 10. P. 37–42.
68. *Murakami Y., Miwa H., Imaizumi-Anraku H. et al.*, 2006. Positional cloning identifies *Lotus japonicus* *NSP2*, a putative transcription factor of the GRAS family, required for *NIN* and *ENOD40* gene expression in nodule initiation // DNA Res. Vol. 13. P. 255–265.
69. *Murray J. D., Karas B. J., Sato S. et al.*, 2007. A cytokinin perception mutant colonized by *Rhizobium* in the absence of nodule organogenesis // Science. Vol. 315. P. 101–104.
70. *Nagahashi G., Douds J. D. D.*, 1997. Appressorium formation by AM fungi on isolated cell walls of carrot roots // New Phytol. Vol. 136. P. 299–304.
71. *Navazio L., Moscattello R., Genre A. et al.*, 2007. A diffusible signal from arbuscular mycorrhizal fungi elicits a transient cytosolic calcium elevation in host plant cells // Plant Physiol. Vol. 144. P. 673–681.
72. *Nishimura R., Hayashi M., Wu G. J. et al.*, 2002. HAR1 mediates systemic regulation of symbiotic organ development // Nature. Vol. 420. P. 426–429.
73. *Nutman P. S.*, 1946. Genetic factors concerned in the symbiosis of clover and nodule bacteria // Nature. Vol. 151. P. 463–465.
74. *Ovchinnikova E., Limpens E., Borisov A. et al.*, 2010. Intracellular accommodation of *Rhizobium* bacteria is controlled by the common symbiotic signaling pathway // Abstract book of the 9th European Nitrogen Fixation Conference, 6-10 Sept. 2010, Geneva, Switzerland. P. 214.
75. *Parniske M.*, 2000. Intracellular accommodation of microbes by plants: a common developmental program for symbiosis and disease? // Curr. Opin. Plant Biol. Vol. 3. P. 320–328.
76. *Parniske M.*, 2008. Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbioses // Nature Rev. Microbiol. Vol. 6. P. 763–775.
77. *Preston G. M.*, 2004. Plant perceptions of plant growth-promoting *Pseudomonas* // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Vol. 359. P. 907–918.
78. *Provorov N. A., Shtark O. Y., Zhukov V. A. et al.*, 2010. Developmental genetics of plant-microbe symbioses. — NY, USA: Nova Science Publishers. 152 p.
79. *Provorov N. A., Tikhonovich I. A.*, 2003. Genetic resources for improving nitrogen fixation in legume-rhizobia symbiosis // Genet. Resources and Crop Evolution. Vol. 50. P. 89–99.
80. *Provorov N. A., Vorobyov N. I.*, 2009. Host plant as an organizer of microbial evolution in the beneficial symbioses // Phytochem. Rev. Vol. 8. P. 519–534.
81. *Radutoiu S., Madsen L. H., Madsen E. B. et al.*, 2003. Plant recognition of symbiotic bacteria requires two LysM receptor-like kinases // Nature. Vol. 425. P. 585–592.
82. *Redecker D.*, 2002. Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi // Plant Soil. Vol. 244. P. 67–73.
83. *Remy W., Taylor T. N., Hass H., Kerp H.*, 1994. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizas // PNAS. Vol. 91. P. 11841–11843.
84. *Requena N., Jimenez J., Toro M., Barea J. M.*, 1997. Interactions between plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium spp.* in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for re-vegetation in Mediterranean semi-arid ecosystems // New Phytol. Vol. 136. P. 667–677.
85. *Requena N., Perez-Solis E., Azcón-Aguilar C. et al.*, 2001. Management of indigenous plant-microbe symbioses aids restoration of decertified ecosystems // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 67. P. 495–498.
86. *Sanchez L., Weidmann S., Arnould C. et al.*, 2005. *Pseudomonas fluorescens* and *Glomus mosseae* trig-

- ger DMI3-dependent activation of genes related to a signal transduction pathway in roots of *Medicago truncatula* // Plant Physiol. Vol. 139. P. 1065–1077.
87. Sandhu H. S., Gupta V. V. S. R., Wratten S. D., 2010. Evaluating the economic and social impact of soil microbes // Soil microbiology and sustainable crop production / Eds. G. R. Dixon, E. L. Tilston. Dordrecht: Springer. P. 399–417.
88. Schnabel E., Journet E. P., de Carvalho-Niebel F. et al., 2005. The *Medicago truncatula* SUNN gene encodes a CLV1-like leucine-rich repeat receptor kinase that regulates nodule number and root length // Plant Mol. Biol. Vol. 58. P. 809–822.
89. Schulz B., Boyle S., Sieber T. (eds.), 2006. Microbial root endophytes. Dordrecht: Springer. 367 p.
90. Schüßler A., Schwarzott D., Walker C., 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution // Mycol. Res. Vol. 105. P. 1413–1297.
91. Sessitsch A., Howieson J. G., Perret X. et al., 2002. Advances in *Rhizobium* research // Crit. Rev. Plant Sci. Vol. 21. P. 323–378.
92. Shtark O. Y., Borisov A. Y., Zhukov V. A. et al., 2010. Intimate associations of beneficial soil microbes with the host plants // Soil microbiology and sustainable crop production / Eds. G. R. Dixon, E. L. Tilston, Dordrecht: Springer. P. 119–196.
93. Smith K. P., Goodman R. M., 1999. Host variation for interactions with beneficial plant-associated microbes // Annu. Rev. Phytopathol. Vol. 37. P. 473–491.
94. Smith S. E., Read D. J., 2008. Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed. Maryland Heights, USA: Elsevier, Academic Press. 800 p.
95. Sprent J. I., 2001. Nodulation in Legumes. Kew, Royal Botanical Gardens: Cromwell Press Ltd. 146 p.
96. Sprent J. I., 2007. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation. // New Phytol. Vol. 174. P. 11–25.
97. Stracke S., Kistner C., Yoshida S. et al., 2002. A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis // Nature. Vol. 417. P. 959–962.
98. Suzaki T., Sato M., Ashikari M. et al., 2004. The gene *FLORAL ORGAN NUMBER1* regulates floral meristem size in rice and encodes a leucine-rich repeat receptor kinase orthologous to *Arabidopsis* CLAVATA1 // Development. Vol. 131. P. 5649–5657.
99. Tikhonovich I. A., Provorov N. A., 2007. Cooperation of plants and microorganisms: getting closer to the genetic construction of sustainable agro-systems // Biotechnol. J. Vol. 2. P. 833–848.
100. Timmers A. C. J., Vallotton P., Heym C., Menzel D., 2007. Microtubule dynamics in root hairs of *Medicago truncatula* // Eur. J. Cell Biol. Vol. 86. P. 69–83.
101. Tirichine L., Imaizumi-Anraku H., Yoshida S. et al., 2006. Deregulation of a Ca<sup>2+</sup>/calmodulin-dependent kinase leads to spontaneous nodule development // Nature. Vol. 441. P. 1153–1156.
102. Tirichine L., Sandal N., Madsen L. H. et al., 2007. A gain-of-function mutation in a cytokinin receptor triggers spontaneous root nodule organogenesis // Science. Vol. 315. P. 104–107.
103. Tokala R. K., Strap J. L., Jung C. M. et al., 2002. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*) // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 68. P. 2161–2171.
104. Vallad E., Goodman R. M., 2004. Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture // Crop Sci. Vol. 44. P. 1920–1934.
105. van Brussel A. A. N., Bakhuizen R., van Spronsen P. C. et al., 1992. Induction of pre-infection thread structures in the leguminous host plant by mitogenic lipo-oligosaccharides of *Rhizobium* // Science. Vol. 257. P. 70–72.
106. Vance C. P., 2001. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in the world of declining renewable resources // Plant Physiol. Vol. 127. P. 390–397.
107. Vavilov N. I., 1922. The law of homologous series in variation // J. Genet. Vol. 12. N 1. P. 47–89.
108. Wan X., Hontelez J., Lillo A. et al., 2007. *Medicago truncatula* ENOD40-1 and ENOD40-2 are both involved in nodule initiation and bacteroid development // J. Exp. Bot. Vol. 58. P. 2033–2041.
109. Yano K., Yoshida S., Muller J. et al., 2008. CYCLOPS, a mediator of symbiotic intracellular accommodation // PNAS. Vol. 105. P. 20540–20545.
110. Yokota K., Takashi S., Kouchi H., Hayashi M., 2010. Function of GRAS proteins in root nodule symbiosis is retained in homologs of a non-legume, rice // Plant Cell Physiol. Vol. 51. P. 1436–1442.
111. Young N. D., Udvardi M., 2009. Translating *Medicago truncatula* genomics to crop legumes // Curr. Opin. Plant Biol. Vol. 12. P. 193–201.
112. Zhu H., Choi H. K., Cook D. R., Shoemaker R. C., 2005. Bridging model and crop legumes through comparative genomics // Plant Physiol. Vol. 137. P. 1189–1196.

**MULTI-COMPONENT SYMBIOSIS OF LEGUMES WITH BENEFICIAL SOIL MICROBES: GENETIC AND EVOLUTIONARY BASIS OF APPLICATION IN SUSTAINABLE CROP PRODUCTION**

Shtark O. Y., Borisov A. Y., Zhukov V. A., Nemankin T. A., Tikhonovich I. A.

✪ **SUMMARY:** Leguminous plants have a genetic system that provides interaction with different beneficial soil microorganisms (BSM). The sys-

tem has been formed on the basis of the genetic mechanisms that had arisen during the co-evolution of plants with arbuscular-mycorrhizal (AM) fungi and appeared to provide pre-adaptations for further evolution of interaction with various BSM. A concept of the use of BSM in sustainable agriculture is proposed, which postulates an establishment of the multi-component beneficial plant-microbe communities based on varieties of legumes with high potential for interaction with the BSM.

✿ **KEY WORDS:** *Leguminosae (Fabaceae)*; Mutualistic Symbioses; *Glomeromycota*; Arbuscular Mycorrhiza; *Rhizobia*; Legume-Rhizobial Symbiosis; Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPB); Plant Genetics; Evolution; Symbiotic Effectiveness; Plant Breeding; Sustainable Crop Production.

✿ Информация об авторах

**Алексей Юрьевич Борисов** — д. б. н., руководитель лаборатории Генетики растительно-микробных взаимодействий.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии РАСХН.  
Россия, 196608, Санкт-Петербург, Пушкин-8, шоссе Подбельского, д. 3.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Оксана Юрьевна Штарк** — к. б. н., старший научный сотрудник лаборатории Генетики растительно-микробных взаимодействий.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии РАСХН.  
Россия, 196608, Санкт-Петербург, Пушкин-8, шоссе Подбельского, д. 3.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Владимир Александрович Жуков** — к. б. н., научный сотрудник лаборатории Генетики растительно-микробных взаимодействий.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии РАСХН.  
Россия, 196608, Санкт-Петербург, Пушкин-8, шоссе Подбельского, д. 3.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Игорь Анатольевич Тихонович** — д. б. н., профессор, директор института.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии РАСХН.  
Россия, 196608, Санкт-Петербург, Пушкин-8, шоссе Подбельского, д. 3.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Borisov Alexey Y.** — Dr. Sci., Head of the laboratory of Genetics of Plant-Microbe Interactions.

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology.  
Podbelsky chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Shtark Oksana Y.** — PhD, Senior scientists of the laboratory of Genetics of Plant-Microbe Interactions.

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology.  
Podbelsky chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Vladimir A. Zhukov** — PhD, Researcher of the laboratory of Genetics of Plant-Microbe Interactions.

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology.  
Podbelsky chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.

**Tikhonovich Igor A.** — Dr. Sci., Professor, Director of the Institute.

All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology.  
Podbelsky chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia.  
E-mail: AYBorisov@yandex.ru.