

О Г Л Я Д И

УДК 581.138.1

ФИТОГОРМОНЫ И КЛУБЕНЬКООБРАЗОВАНИЕ У БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2015 г. А. К. Глянько

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Сибирский институт физиологии и биохимии растений

Сибирского отделения Российской академии наук

Обобщены данные о физиологической роли фитогормонов, главным образом цитокинина и ауксина, в инициации деления кортикальных клеток корня, образовании примордия корневого клубенька и в его дальнейшем органогенезе. Показана необходимость для этого процесса высокого уровня цитокинина и низкого – ауксина. Механизм, ведущий к повышению отношения цитокинин/ауксин, связан с ингибированием транспорта ауксина из надземных органов в корень с участием цитокининового сигналинга. Снижение соотношения цитокинин/ауксин на фоне ингибирования цитокининового сигналинга инициирует образование латеральных корней. Обсуждается роль других фитогормонов, а также флавоноидов, оказывающих положительное (гиббереллины, брассиностероиды) или негативное (этилен, абсцизовая, жасмоновая, салициловая кислоты) влияние на формирование корневого клубенька. Подчеркивается ключевая роль ризобияльного Nod-факторного сигналинга в органогенезе клубенька. Приводятся схемы реакций и сигнальных процессов, участвующих в инициации образования примордия клубенька и латеральных корней.

Ключевые слова: *ризобии, бобово-ризобияльный симбиоз, клубенькообразование, фитогормоны, ауксин, цитокинин, Nod-фактор, флавоноиды, органогенез корневого клубенька, латеральные корни*

Фитогормоны (ауксины, цитокинины, гиббереллины, брассиностероиды, этилен, абсцизовая, жасмоновая и салициловая кислоты) играют определяющую роль в процессах жизнедеятельности растений, оказывая многостороннее влияние на их рост и развитие (Кулаева, 1973; Полевой, 1982; Woodward, Bartel, 2005; Zhao, 2010; Киселева и др., 2012; Chandler et al., 2015). Из них наибольшее внимание в научном и практическом аспекте уделяется ауксинам и цитокининам. Соединения, обладающие ауксиновой активностью, стимулируют растяжение клеток. Цитокинины оказывают влияние на деление и дифференцировку клеток.

Физиологические функции ауксинов и цитокининов

В настоящее время известно шесть групп соединений, обладающих ауксиновой активностью. Среди них наиболее изученными являются природный ауксин – индолил-3-уксусная кислота (ИУК) и синтетические ауксины – индолилмасляная, нафтилуксусная и 2,4-дихлорфеноксиуксусная (2,4-Д) кислоты. Ауксины, синтезируемые в тканях апекса надземных органов, транспортируются по флоэме активно и полярно в апекс корня. Их действие связано с растяжением и размножением меристематических клеток, а также с явлением апикального доминирования, в результате которого верхушечная почка доминирует в росте, а рост боковых почек ингибируется. В надземных органах наблюдается базипетальный транспорт ауксина (Lomax et al., 2001) и накопление ауксина в апексе может происходить за

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

счет его транспорта из молодых листьев и листовых примордиев (Ljung et al., 2001).

Цитокинины обнаружены в клетках различных организмов. За способность индуцировать деление клеток растений (цитокинез) эти природные и искусственно синтезированные соединения получили название цитокининов. В настоящее время известно около 200 таких соединений как природного, так и синтетического происхождения. Наиболее известные из них: 6-фурфуриламинопури (кинетин), зеатин, 6-бензиламинопури (БАП). Цитокинины синтезируются в апексе корня и транспортируются в корне по ксилеме неполярно и пассивно снизу вверх. Они снимают ауксиновое апикальное доминирование, вызывая развитие стеблевых почек и ветвление побегов.

Комбинация цитокининов с ауксином ведет к переходу клеточного деления к дифференцировке. Обнаружен антагонистический эффект действия ауксина и цитокинина на рост и органогенез в культуре тканей растений (Skoog, Miller, 1957). Этот антагонизм проявляется в корнях при апикальном доминировании. В течение инициации и поддержания корневой апикальной меристемы цитокинины и ауксины функционируют как антагонисты, действуя в различных зонах меристемы (Moubayidin et al., 2009). Ауксин накапливается в кончике корня апикальной меристемы и поддерживает деление клеток, а цитокинин действует между проксимальной меристемой и зоной растяжения и связан с переходом клеток от деления к дифференцировке (Moubayidin et al., 2009). Обработка растений арабидопсиса экзогенным ауксином ингибирует биосинтез цитокинина (Nordstrom et al., 2004). Однако не исключено, что в других случаях (апикальная меристема надземных органов) эти гормоны могут действовать синергически, взаимно усиливая эффекты при определенной концентрации и соотношении (Chandler, Werr, 2015).

Реализация эффектов цитокининов, как и других фитогормонов, происходит путем трансдукции сигналов в генетический аппарат и влияния на экспрессию соответствующих генов. У арабидопсиса цитокининовый сигналинг представлен двумя компонентами – рецептором гистидинкиназой (например, CRE1) и ответным генным регулятором ARR (cytokinin-responsive Arabidopsis response regulator) (Ferreira, Kieber, 2005). Цитокинины подавляют формирование латеральных корней, но индуцируют морфогенез корневого клубенька и образование галлов при действии нематод (Lohar et al., 2004).

Найдено, что размер корневой апикальной меристемы увеличивается у тройного мутанта арабидопсиса по ферментам синтеза цитокининов (изопентенилтрансферазы) (Ioio et al., 2007). Такие мутации приводят к уменьшению скорости дифференциации меристематических клеток, что свидетельствует о регуляции цитокинином этого процесса путем ограничения зоны корневой меристемы.

Таким образом, цитокинины регулируют рост и обеспечивают образование новых структур и их форму. Появление примордиев – зачатков органов, как и в случае морфогенеза корневого клубенька, происходит под влиянием цитокининов. Трансгенные растения с суперэкспрессией гена цитокиноксидаза/дегидрогеназа характеризовались наименьшим содержанием цитокинина и образовывали различные фенотипы: с увеличенной корневой меристемой, ростом боковых корней на границе проксимальной и апикальной меристемы, увеличенным ветвлением корней и формированием придаточных корней (Werner et al., 2003). Клеточный цикл находится под влиянием обоих гормонов и относительное значение каждого из них и степень их взаимодействия – важные вопросы для исследователей.

Литературные данные свидетельствуют об участии ауксинов и цитокининов в процессах формирования бобово-ризобияльного симбиоза (БРС) (Oldroyd et al., 2011; Liu et al., 2015). Этот факт впервые был установлен в 1936 г. (Thimann, 1936). Широкие исследования в этой области были проведены в 90-х годах XX века (Hirsch et al., 1989; Hirsch, 1992; Cooper, Long, 1994; Hirsch, Fang, 1994; Hirsch et al., 1997). Они показали участие этих гормонов в инициации образования клубенька в опытах с изменением концентрации экзогенного цитокинина и применением ингибиторов транспорта ауксина. В дальнейшем в опытах с мутантами *Medicago truncatula* и *Lotus japonicus*, дефектными по гену рецептора цитокинина (*CRE1* и *LHK1*), была доказана необходимость активации цитокининового сигналинга для индукции морфогенеза клубенька (Murray et al., 2007; Plet et al., 2011). Функциональная значимость фитогормонов в этом процессе различная (Oldroyd, Downie, 2008). Если ауксины, цитокинины, а также гиббереллины и брассиностероиды – положительные регуляторы БРС, то другие – абсцизовая, жасмоновая, салициловая кислоты и этилен, оказывают негативное влияние на симбиоз.

Таким образом, ауксины, цитокинины, гиббереллины (ГБ) и брассиностероиды (БС) – основные эндогенные соединения, осуществляющие инициацию органогенеза корневых клубеньков, а их уровень и соотношение являются ключевыми факторами в формировании этих структур (Ferguson et al., 2005; Oldroyd, Downie, 2008).

Влияние фитогормонов на морфогенез корневых клубеньков

Физиологические аспекты действия цитокининов и ауксинов на процессы клубенькообразования (нодуляции) при формировании БРС – наиболее изученная область проблемы мутуалистического симбиоза (Murray, 2011; Oldroyd et al., 2011). Представляет интерес и вопрос о морфогенезе латеральных корней. При этом следует отметить, что результат действия фитогормонов зависит от их комбинаций и специфической роли каждого из них и их взаимодействие связано с влиянием на определенный процесс на уровне сигналинга (Ferreira, Kieber, 2005).

Отношение ауксин/цитокинин является важным для регуляции многих процессов роста и развития, включая регенерацию органа из культуры тканей (Skoog, Miller, 1957). Отличительная черта цитокининов – экспрессия ими синтеза так называемых ранних белков – нодулинов, характерных для раннего этапа БРС: ENOD2, ENOD11, ENOD12, ENOD40 и др. (Bauer et al., 1996). Причем экспрессия генов нодулинов под влиянием цитокининов происходит раньше, чем инициация образования примордия корневого клубенька (Hirsch, Fang, 1994). Вопрос о том, принимают ли участие ранние белки-нодулины в органогенезе клубенька, остается открытым. Есть мнение, что ранние нодулины могут быть индикаторами статуса эндогенного цитокинина в симбиотических тканях (Hirsch et al., 1997) и могут принимать участие (ENOD40) в регуляции деления клеток кортекса (Mathesius et al., 2000). Установлен факт, что под влиянием ризобий повышается содержание цитокининов и происходит экспрессия генов ENOD-белков. Это говорит о влиянии ризобий на синтез цитокининов и последующей экспрессии генов ENOD под влиянием цитокининов.

Ингибиторы транспорта ауксина известны как индукторы образования псевдоклубеньков и экспрессии ENOD40 – гена, ассоциированного с инициацией образования примордия клубенька (Fang, Hirsch, 1998; Mathesius et al., 2000). Транс-зеатин (цитокинин) способен ак-

тивизировать нодуляцию у бобовых в опытах с ризобиями, дефектными по синтезу Nod-факторов (Cooper, Long, 1994). Таким образом, модуляция уровней ауксина и цитокинина – важный ключевой этап в формировании корневого клубенька. Важная роль цитокинина в нодуляции подтверждается генетическими исследованиями. Так, мутанты *Lotus japonicus* по самопроизвольной нодуляции мутацию по гистидинкиназе (LHK1) – рецептору цитокинина (Tirichine et al., 2007). Кроме того, потеря у мутанта люцерны функции CRE1 (ортолога LHK1) значительно уменьшает образование клубеньков (Gonzalez-Rizzo et al., 2006). *Lhk1*-мутанты теряют способность иницировать образование примордия клубеньков, но не оказывают влияния на инфицирование корня ризобиями (Murray et al., 2007). Однако при этом показано влияние мутации на рост инфекционных нитей, которые создают сложные инфекционные структуры. Делается вывод, что формирование примордия клубенька не связано с проникновением (инфекцией) ризобий в ткань корня через эпидермис. В то же время экзогенный цитокинин индуцирует экспрессию генов, которые в норме ассоциированы с формированием примордия клубенька (Fang, Hirsch, 1998; Mathesius et al., 2003). Мутации по гену *LHK1* указывают на центральную роль цитокина в органогенезе клубенька в кортексе и одновременно свидетельствуют об отсутствии их влияния на ризобияльную инфекцию в эпидермисе. Тем не менее, есть данные (Gage, Margolin, 2000) об участии цитокинина в формировании в наружных клетках кортекса преинфекционных нитей, развивающихся в инфекционные нити. Следовательно, в качестве альтернативы можно говорить о позитивной роли цитокинина в инфекции корневого волоска (Murray, 2011; Liu et al., 2015).

Положительное влияние на клубенькообразование оказывают ГБ и БС. Примечательна в этом отношении работа Ferguson et al. (2005), в которой для доказательства необходимости ГБ и БС для формирования клубеньков использовались низкорослые мутанты гороха, дефицитные по указанным гормонам (Nomura et al., 1997). Было установлено, что все изученные мутанты имели низкую способность к образованию клубеньков по сравнению с диким типом гороха (сорт Торстаг). Добавление в среду выращивания растений экзогенного ГБ восстанавливало способность гороха формировать оптимальное количество клубеньков, сравнимое с диким типом. Подобная закономерность была выявлена и для латеральных корней. Авторы

делают вывод, что ГБ и БС задействованы в процессах образования клубеньков у гороха. При этом предполагается, что действие ГБ в корнях на нодуляцию непосредственное, а влияние БС опосредовано через локализованный в надземных органах механизм регуляции процесса нодуляции в корнях. Однако механизмы их действия изучены недостаточно и малопонятны. Есть данные, что ауксин усиливает продукцию ГБ и взаимодействует с БС (Kim et al., 2000; Ross et al., 2000).

Влияние фенольных соединений (флавоноидов) на органогенез клубенька

Известно, что флавоноиды бобовых вызывают экспрессию ризобияльных *nod*-генов, ведущих к синтезу бактериальных хитоолигосахаридных Nod-факторов, которые инициируют ответные реакции у растения-хозяина на внедрение ризобий (Mulligan, Long, 1989). Но этим функции флавоноидов при формировании клубенька не ограничиваются: имеется достаточное количество литературных данных, указывающих, в частности, на регуляцию (модуляцию) локального уровня ауксина в тканях корня, что связано с ингибированием флавоноидами белков-транспортёров ауксина (PINs и PGP) (Zhang et al., 2009) и участием этих соединений и пероксидазы в деградации ауксина (ИУК) (Mathesius et al., 2001). PINs (PIN-formed auxin) – белки-транспортёры ауксина относятся к семейству TC 2.A.69. Другое семейство белков-транспортёров ауксина PGP (phosphoglycoproteins) – TC 3.A.1, интегрировано в плазматическую мембрану. Предполагается, что флавоноиды модулируют транспорт ауксина путем изменения фосфорилирования белков-киназ и фосфолипидов (De Long et al., 2002).

Одним из возможных механизмов при ризобияльной инфекции по индуцированию гормональных изменений в кортексе является локализация синтеза флавоноидов, которые могут ингибировать транспорт ауксина и таким образом изменять поток ауксина в корне (Mathesius, 2001). С 1988 года известно (Jacobs, Rubery, 1988), что флавоноидные соединения (кварцетин, апигенин, кемферол и др.) могут блокировать полярный транспорт ауксина у растений, замещая функцию природного ингибитора транспорта ауксина NPA (1-naphthylphthalamic acid). Это позволяет в настоящее время рассматривать эндогенные растительные флавоноиды как природные регуляторы потока ауксина в клетках и полярного

транспорта ауксина (Peer, Murphy, 2007; Adamowski, Friml, 2015).

Ризобии через индукцию синтеза флавоноидов могут также оказывать влияние на баланс цитокинины/ауксины в корневом кортексе. Главный источник цитокинина – меристематическая верхушка корня, в то время как источник ауксина – меристематическая верхушка стебля, и их потоки в корне противоположные по направлению (Sakakibara, 2005; Leyser, 2006). Мутация по ферменту биосинтеза флавоноидов – халконсинтазе, ведет к ингибированию инициации образования примордия клубенька, что связывают с регуляцией флавоноидами потока ауксина в корне (Wasson et al., 2006). По мнению Peer, Murphy (2007), флавоноиды скорее модуляторы транспортных процессов ауксина, чем регуляторы.

В то же время, по-видимому, на акропетальный (полярный) транспорт ауксина кроме фенолов могут оказывать и другие эндогенные факторы. Так, по данным Fernandez-Marcos et al. (2011), оксид азота (NO) нарушает транспорт ауксина в корнях арабидопсиса за счет снижения количества белка PIN1 – транспортёра ауксина. С другой стороны, содержание NO у арабидопсиса снижается под влиянием цитокинина (Liu et al., 2013). По другим данным, S-нитрозилирование белка TIR1 (Transport Inhibitor Response1) – рецептора ауксина, с помощью NO активирует ауксиновый сигналинг у арабидопсиса (Terrile et al., 2012). Таким образом, NO (как и фенольные соединения), модифицируя содержание фитогормонов, влияет на рост корней и, по-видимому, на инициацию образования примордия клубеньков у бобовых.

Механизмы влияния гормонов на органогенез клубенька и латеральных корней

Рассмотрим схему образования латеральных (боковых) корней и морфогенез клубенька на основе представлений о регуляции этих процессов цитокинином и ауксином. Инициация латеральных корней происходит в зоне дифференциации клеток на фоне высокого содержания ауксина в покоящем центре ствольных клеток (stem cell). Цитокининовый сигналинг, связанный с ингибированием транспортёров ауксина – PINs, PGP, блокируется, что создает условия для транспорта ауксина в меристематическую верхушку корня и накопления ауксина в местах образования латеральных корней.

В случае ризобияльной инфекции основную роль играет Nod-фактор, активируемый растительными рецептор-подобными киназами. Установлено, что механизмы инициации орга-

ФИТОГОРМОНЫ И КЛУБЕНЬКООБРАЗОВАНИЕ

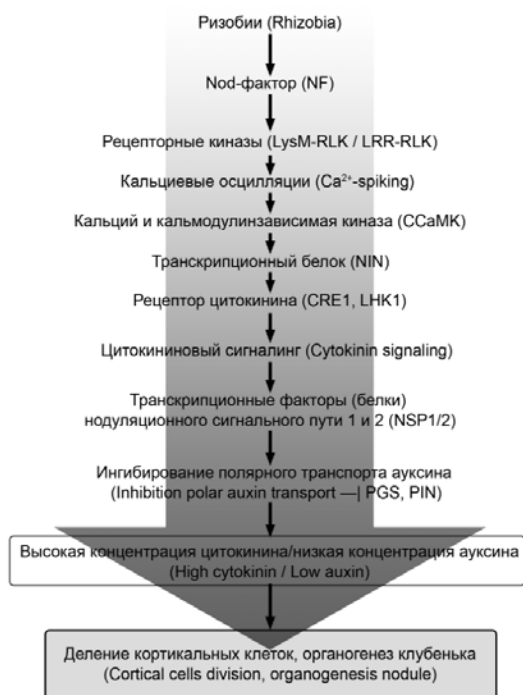


Рис. 1. Участие цитокининов и ауксинов в морфогенезе клубенька.

ногенеза корневого клубенька основаны на регуляции потоков цитокинина и ауксина, в которых решающую роль принадлежит ризобиальным Nod-факторам (NF). Они представляют собой липохитоолигосахариды, которые взаимодействуют на плазмалемме эпидермальных клеток с растительными рецепторами (рецептор-подобными киназами, LysM-RLK, LRR-RLK) и инициируют активность сигнальных систем растения-хозяина (Глянько, 2014). Считается, что NF являются первоначальным триггером запуска физиологических, биохимических, генетических и других процессов, изменяющим направленность метаболизма растения-хозяина и ведущим к созданию симбиотрофного организма (Ferguson et al., 2010).

Nod-фактор, локализованный на поверхности клеток эпидермиса, индуцирует транскрипционный фактор NIN (nodule inception) и запускает через активацию рецептора (гистидинкиназы) CRE1 цитокининовый сигналинг. В результате блокируется транспорт ауксина через ингибирование транспортных белков (PINs, PGP, NPA), что ведет к накоплению цитокинина, инициирующего морфогенез клубенька. Схематически это можно представить следующим образом (рис. 1).

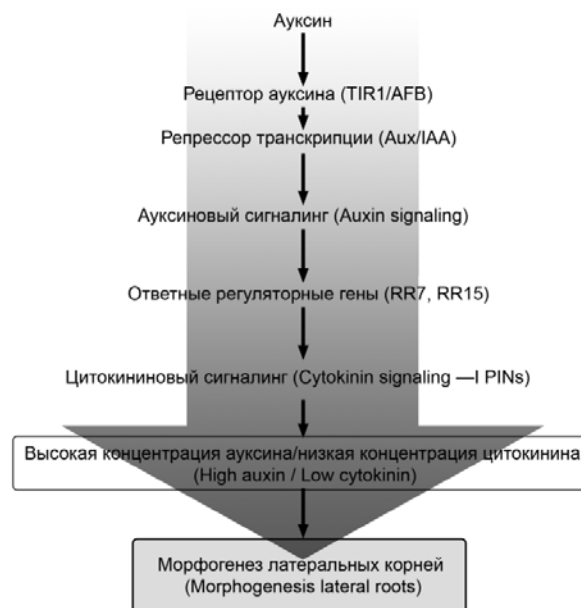


Рис. 2. Участие цитокининов и ауксинов в морфогенезе латеральных корней.

Инициация образования латеральных и придаточных корней, связана с ингибированием цитокининового сигналинга путем индукции супрессоров этого процесса *RR7* и *RR15* (Response Regulator genes) (рис. 2). При этом ингибируется супрессор транспортера ауксина PIN, что ведет к уменьшению содержания цитокинина и увеличению количества ауксина, локализованного в местах появления латеральных корней (ткани перицикла). Потеря функции *RR7* и *RR15* приводит к нарушению раннего эмбриогенеза в корневой «stem-cells» системе (Muller, Sheen, 2008). Этим событиям предшествует экспрессия «ауксиновых» генов, инициированная взаимодействием ауксина с рецептором TIR1/AFB (Transport Inhibitor Response1/Auxin Signaling F-Box) и инактивированием репрессора AUX/IAA (Auxin/Indole-3-Acetic acid).

Возникает вопрос о происхождении цитокинина в клетках симбиотрофного организма – растительного или бактериального (ризобиального). Считают, что это растительный цитокинин, хотя установлена способность фотосинтетических видов *Bradyrhizobium*, не продуцирующих Nod-фактор, непосредственно влиять на гормональный уровень. Предполагается, что эта бактерия может индуцировать нодуляцию

путем снабжения растения интермедиатами для синтеза цитокинина. Бобовое растение *Aeschynomene sensitive*, инокулированное мутантами *Bradyrhizobium*, неспособными к синтезу Nod-фактора, не теряет способности к образованию корневых клубеньков (Giraud et al., 2007). Эти генетические модели говорят о двух механизмах инициации органогенеза клубенька: с активацией Nod-фактором и индукцией цитокинином (Oldroyd, 2007). Проникновение *Bradyrhizobium* ssp. в кортикальные клетки корня через трещины в эпидермисе, минуя корневые волоски, может быть важным доказательством использования цитокининового сигнала в инициации деления кортикальных клеток и органогенеза клубенька вместо Nod-фактора (Downie, 2007).

Роль гормонов в образовании клубеньков первоначально основывалась на результатах опытов с изменением уровня цитокинина и применением ингибиторов транспорта ауксина в корнях (Cooper, Long, 1994). В дальнейшем эксперименты с мутантами *L. japonicus* по рецептору цитокинина LHK1 и мутантами люцерны по его ортологу CRE1 подтвердили необходимость цитокинина для индукции морфогенеза клубенька (Trichine et al., 2007).

Цитокининовый сигналинг локализуется во внутренних тканях корня (кортекс, перцикл) и не связан с эпидермисом. Непосредственным результатом цитокининового сигналинга является CRE1-зависимое изменение в полярном транспорте ауксина, который ингибируется ризобиями и очищенным Nod-фактором (Plet et al., 2011). Ингибирование полярного транспорта ауксина, ведущего к снижению уровня ауксина, и ответная реакция в меристеме клубенька ауксин-чувствительного гена *GH3* – это исходные факторы органогенеза клубенька, которые наблюдаются при обработке зон корня очищенным Nod-фактором или ризобиями (Mathesius et al., 1998). Супрессия цитокининового сигналинга через рецептор цитокинина CRE1 снижает количество клубеньков и увеличивает число латеральных корней (Gonzalez-Rizzo et al., 2006). В то же время при ингибировании ауксинового сигналинга наблюдается обратное – увеличивается количество клубеньков и снижается образование латеральных корней (Kurpusamy et al., 2009; Champion et al., 2015). Так, по данным Champion et al. (2015) ингибирование ауксинового сигналинга посредством ауксин-сигнального регулятора (I-3-AA7) при актиноризальном мутуалистическом симбиозе ведет к

увеличению нодуляции и N₂-фиксации у древесного вида *Casuarina glauca*, инокулированного почвенной азотфиксирующей бактерией *Frankia*.

В других опытах изучалось влияние ризобияльной инфекции на уровень ИУК и цитокининов (зеатин+зеатинрибозид) в чувствительной к ризобиям зоне корня (0-20 мм) этиолированных проростков гороха (Глянько и др., 2007; Акимова, Соколова, 2012). Показано, что спустя сутки после инокуляции в указанной зоне корня наблюдалось повышение содержания как ИУК, так и цитокининов. Причем активность ферментов, окисляющих ИУК – пероксидазы и ИУК-оксидазы, снижалась. Эти данные можно, вероятно, объяснить длительностью экспериментов (1 сут), когда зачаточные клетки примордия клубенька вступили в активную фазу деления и размножения, что, по видимому, требует для этих процессов повышенных доз ауксина и изменения соотношения между гормонами. Это подтверждается данными, которые свидетельствуют о сильной активации ауксин-чувствительного гена *GH3.1* (Gretchen Hagen3.1) в меристеме зачаточного клубенька (Grunewald et al., 2009). Другие данные (Penmetza, Cook, 1997; Olah et al., 2005) свидетельствуют о стимуляции очищенным Nod-фактором образования латеральных корней у бобовых. Таким образом, возможен альтернативный взгляд на роль ауксина в инициации формирования клубенька. Можно говорить о супрессивной роли ауксина на ранней стадии развития примордия клубенька с последующей положительной функцией на более поздних стадиях органогенеза клубенька. В связи с этим целесообразно изучение сигнальной роли ауксина и цитокинина на различных стадиях развития клубенька относительно его начальной стадии – инициации образования примордия клубенька (Timmers, 2008). С другой стороны, имеются данные об участии ауксинового сигналинга также в ризобияльном инфекционном процессе, в частности, в образовании инфекционной нити в корневых волосках (Breakspear et al., 2014; Laplaze et al., 2015). По некоторым данным, ауксиновый сигналинг может быть частью механизма, подавляющего иммунитет растения при патогенезе, а также при симбиотической инфекции (Gourion et al., 2015).

Фитогормоны с негативным эффектом на процессы нодуляции

Защитные (стрессовые) растительные гормоны – этилен, абсцизовая, жасмоновая и салициловая кислоты играют важную роль в

регуляции многочисленных ответов эпидермальных клеток корня на бактериальное вторжение, в том числе и на ризобии (Oldroyd, Downie, 2008). При этом инвазия растительных патогенов и мутуалистических бактерий в клетки осуществляется сходными путями с преодолением защитных систем растения, в которых задействованы эти гормоны (Кругова 2009). Одна из основных функций этих гормонов – предотвращение бактериального заражения клеток и тканей растения. Это касается и ризобиальной инфекции, которая может подавляться с участием этих фитогормонов. Следует отметить, что хотя негативное влияние указанных гормонов на ризобиальную инфекцию доказано, механизмы, благодаря которым микросимбионт обходит защитные системы растения-хозяина (макросимбионта), до конца не понятны (Gourion et al., 2015). С другой стороны, *in planta* эти гормоны несомненно взаимодействуют с ауксином и цитокинином (Ding, Oldroyd, 2009).

Наиболее изученным в этом плане является этилен. Установлено, что этилен при ризобиальной инфекции ингибирует в эпидермисе клеток корневых волосков такие процессы как деформация корневого волоска, образование Ca^{2+} -спайков, экспрессия синтеза ранних белков-нодулинов и образование инфекционных нитей (Heidstra et al., 1997; Oldroyd et al., 2001). В опытах с этиленнечувствительными мутантами люцерны показана гиперинфекция корней *Sinorhizobium meliloti* с образованием избыточного количества клубеньков – в 10 раз больше по сравнению с диким типом люцерны (Permetts, Cook, 1997). Ингибирующее влияние этилена как на ризобиальную инфекцию, так и на образование клубеньков, снимается ингибиторами синтеза этилена (Peters, Crist-Estes, 1989). Этилен оказывает отрицательное влияние на индуцированный Nod-фактором Ca^{2+} -сигналинг в корневых волосках люцерны и ингибирует индукцию двух генов белков-нодулинов (Oldroyd et al., 2001), но не действует на рост корневых волосков у проростков люцерны, который также индуцируется NF-сигналингом (Heidstra et al., 1997). Вывод, который следует из этих результатов, состоит в том, что этилен подавляет отдельные этапы сигнальной трансдукции ризобиального Nod-факторного каскада в эпидермисе и кортексе и таким образом отрицательно влияет на уровень инфекции и нодуляции (Oldroyd et al., 2001). Но в то же время в опытах с корнями полуводного растения *Sesbania rastrata* показано, что этилен и активные формы кислорода (АФК) задей-

ствованы в NF-сигналинге в реализации симбиотического пути, который ведет к образованию преинфекционных нитей во внешних кортикальных клетках и инициации образования примордия клубенька (D'Haese et al., 2003). Этилен ингибирует латеральный и базипетальный транспорт ауксина, но экзогенный ауксин стимулирует синтез этилена (Woodward, Bartel, 2005).

Синергическое действие по отношению к этилену проявляет жасмоновая кислота (ЖАК), основной эффект которой связан с повышением устойчивости растений к экстремальным воздействиям (Колупаев, Карпец, 2010). При бобово-ризобиальном симбиозе экзогенная ЖАК ингибирует транскрипцию белка-нодулина ENOD11 и RIP1, которые индуцируются в эпидермальных клетках при функционировании NF-сигналинга. Ингибирование Ca^{2+} -спайков под действием ЖАК отрицательно влияет на инфекцию и нодуляцию (Sun et al., 2006). Однако активация защитных реакций в корневых волосках люцерны при ризобиальной инфекции быстро подавляется с участием жасмоната и ауксинового сигналинга (Breakspear et al., 2014).

Абсцизовая кислота (АБК) стрессовый гормон и ингибитор широкого действия. Особенно много ее синтезируется в растениях при неблагоприятных внешних воздействиях (Шакирова, 2001). В большинстве случаев АБК тормозит рост растений и выступает как антагонист ауксинов, цитокининов, ГБ, БС. Как негативный регулятор ризобиально-бобовых взаимодействий, АБК (наряду с этиленом и ЖАК) блокирует трансдукцию NF-сигнала, что проявляется в нарушениях Ca^{2+} -спайков, деформации корневых волосков, образования инфекционных нитей, синтеза ранних белков-нодулинов и количестве образованных клубеньков (Suzuki et al., 2004; Ding et al., 2008). Однако, несмотря на схожесть действия АБК и этилена при установлении бобово-ризобиального симбиоза, их влияние на нодуляцию может быть независимым (Ding et al., 2008; Ding, Oldroyd, 2009). Так, при супрессированном у люцерны АБК-сигналинге наблюдается увеличенная индукция гена *ENOD11* в эпидермальных клетках и повышенный уровень образования клубеньков (Ding et al., 2008).

АБК является антагонистом цитокинина: в отличие от цитокинина, иницирующего образование примордия клубенька в кортексе, АБК способствует образованию примордия латеральных корней в перицикле, что говорит об

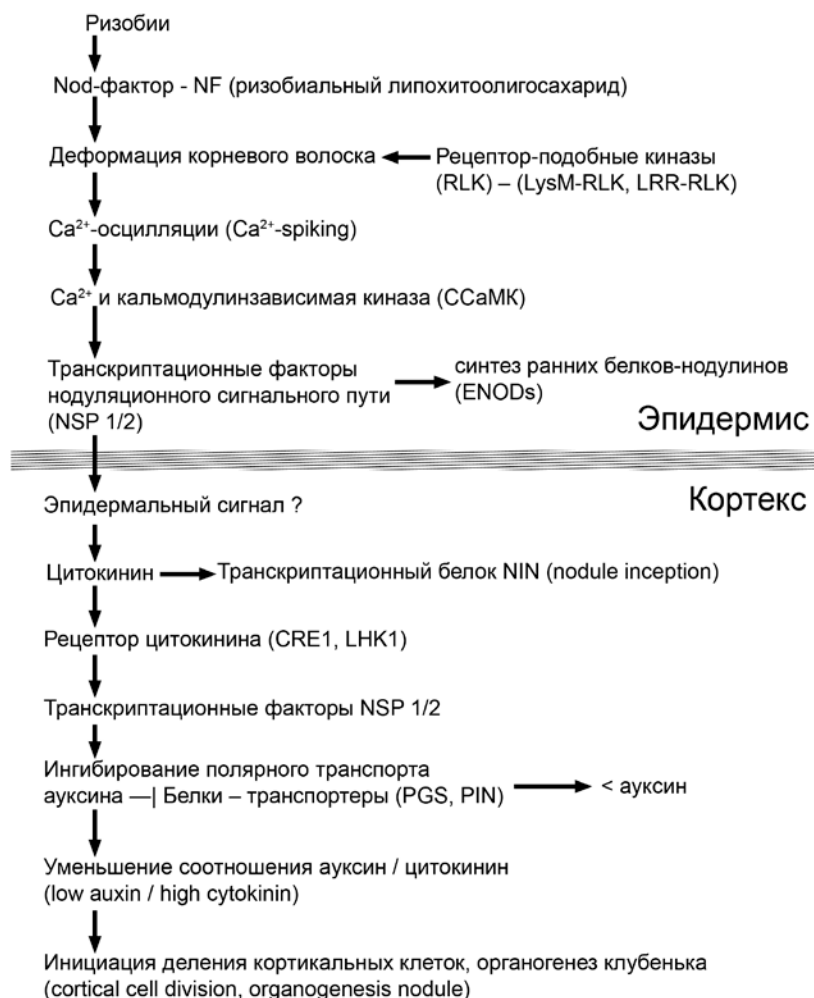


Рис 3. Схема передачи сигналов из эпидермиса в кортекс при инициации органогенеза корневого клубенька.

определенном соотношении АБК/цитокинин для этих процессов (Suzuki et al., 2004; Liang, Harris, 2005; Ding et al., 2008). В целом, АБК является гормоном, функционирующим как в эпидермальных, так и кортикальных клетках корня. Он регулирует Nod-факторный сигналинг в эпидермисе и цитокининовый сигналинг в кортексе. По мнению Ding et al. (2008) модуляция АБК может определять характер процессов в эпидермальных клетках (действуя на NF-сигналинг) и в кортикальных клетках (действуя на цитокининовый сигналинг). Иными словами, от баланса цитокинина, ауксина и АБК в клетках кортекса и перицикла зависит образование клубеньков или латеральных корней. По некоторым данным экзогенная АБК ингибирует образование латеральных корней у *Arabidopsis* (De Smet et al., 2003) и уменьшает уровень сво-

бодного ауксина в цветках дыни (Dunlap, Robacker, 1990).

Системная приобретенная устойчивость у растений формируется с участием салициловой кислоты (СК) (Молодченкова, 2001, 2008; Колупаев, Карпец, 2010). Возможность участия этого фитогормона в бобово-ризобийном симбиозе была исследована рядом авторов (Martinez-Abarka et al., 1998; Blilou et al., 1999; Garcia-Garrido, Ocampo, 2002; Глянько и др., 2005; Stacey et al., 2006). Показано, что обработки бобовых растений экзогенной СК отрицательно влияла на формирование и функционирование бобово-ризобийного симбиоза (Martinez-Abarka et al., 1998). Но в то же время обнаружено, что при нормальных физиологических условиях инокуляция проростков гороха ризобиями способствует уменьшению содер-

жания СК в корнях (Глянько и др., 2005). Исходя из того, что СК является компонентом иммунной системы растений, а инвазия ризобий в ткани корня связана с подавлением защитных реакций, то с таких позиций этот факт вполне объясним. Однако механизм влияния ризобий на уровень СК не известен, но можно предполагать, что этот механизм также связан с Nod-факторным сигналингом (Blilou et al., 1999; Stacey et al., 2006). Несомненно, что ризобии модулируют защитную систему симбиотического растения путем включения или подавления тех или иных защитных реакций, связанных с действием фитогормонов (Naseem et al., 2015; Gourion et al., 2015). Остается не выясненным вопрос о механизмах подавления указанными фитогормонами Nod-факторного сигналинга, что оказывает негативное влияние на формирование симбиоза (Ding, Oldroyd, 2009).

Заклучение

Проанализированные экспериментальные данные указывают на то, что цитокинин и ауксин – ключевые регуляторы в инициации органогенеза клубенька в кортексе корня. Однако, в отличие от образования корневой апикальной меристемы или меристемы латерального корня, для инициации клубенька необходим высокий уровень цитокинина и низкий – ауксина. Модуляция этих гормонов происходит под первоначальным влиянием ризобияльных Nod-факторов, которые активируются на плазмалемме эпидермальных клеток корня рецептор-подобными киназами (RLK). Наблюдаемый после этого каскад реакций, включающий, в частности, активацию сигнальных систем растения, экспрессию симбиотических генов, синтез ранних белков-нодулинов (ENODs) и белков-транскрипционных факторов (NIN, NSP1/2), приводит к инфицированию тканей корня ризобиями и образованию корневых клубеньков (рис. 3). Доказано положительное или отрицательное влияние других фитогормонов на клубенькообразование, но механизмы их влияния еще малопонятны.

Как уже отмечалось, некоторые виды ризобий (например, *Bradyrhizobium*) не нуждаются в Nod-факторах для инициации морфогенеза клубеньков, что, по-видимому, свидетельствует о прямом регулировании уровня цитокинина в клетках растения-хозяина (макросимбионта). Однако большинство ризобий используют Nod-фактор как эволюционно закрепленный путь образования симбиотических структур. Есть вопросы: как восприятие ризобияльного Nod-фактора эпидермальными клетками корневого

волоска ведет к накоплению цитокинина и последующему формированию примордия клубенька в клетках кортекса; каким образом Nod-фактор координирует два развивающихся процесса в двух различных тканях – эпидермисе и кортексе. Не исключено, что координация реакций в эпидермисе и кортексе в течение нодуляции может быть связана с еще не известными сигналами, которые регулируют поток гормонов. В этом плане представляют интерес флавоноиды, а также другие биологически активные соединения (например, NO, АФК), локальное изменение содержания которых в корне может изменять баланс гормонов, инициирующих формирование латеральных корней в перицикле или клубеньков – в кортексе. Предполагают, что роль мобильного сигнала между клетками эпидермиса, кортекса и перицикла выполняет АБК (Ding, Oldroyd, 2009). Несомненно, что на различных этапах формирования клубеньковой меристемы концентрация, соотношение и физиологическая роль этих гормонов изменяется (Libbenga et al., 1973). С другой стороны, не до конца понятны механизмы отрицательного влияния защитных и стрессовых гормонов на образование клубеньков. В связи с этим предполагается, что поскольку все эти фитогормоны прямо или косвенно увеличивают продукцию АФК (Schaw, Long, 2003; Ramu et al., 2002; Oldroyd, Downie, 2004), то есть основание рассматривать АФК как ключевые медиаторы в гормональной регуляции трансдукции NF-сигналинга (Ding, Oldroyd, 2009). Следует обратить внимание на взаимодействие этилена как ингибитора ризобияльной инвазии в корневых волосках с ауксином и цитокинином, что оказывает влияние на концентрацию и соотношение этих гормонов (Liu et al., 2015). В подтверждение этих предположений имеется достаточное количество научных фактов, но недостаточно раскрыты механизмы таких взаимодействий.

В настоящее время большой интерес вызывает изучение процессов генной регуляции ауксинового ответа, вызывающего экспрессию генов и как результат изменения в различных физиологических процессах под влиянием ауксина (Gray et al., 2001). Как уже отмечалось, у *Arabidopsis* выделены рецепторы ауксина (белки F-бокса): TIR1 (Transport Inhibitor Response 1) и AFB (Auxin Signaling F-Box), а также репрессоры транскрипции – белки Aux/IAA (Auxin/Indole-3-Acetic Acid). Связывание ауксина с рецептором способствует инактивации репрессора и экспрессии соответствующих ге-

нов (Terrili et al., 2012). В отношении ризобийной инфекции эти вопросы пока не изучены.

Автор выражает признательность к.б.н. Т.О. Ястреб за техническую помощь при подготовке рукописи статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимова Г.П., Соколова М.Г. Содержание цитокинина в течение ранних стадий бобово-ризобийного симбиоза и влияние гипотермии // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 5. – С. 694-700.
- Глянько А.К., Макарова Л.Е., Миронова Н.В., Васильева Г.Г. Возможное участие перекиси водорода и салициловой кислоты в бобово-ризобийном симбиозе // Известия РАН. Серия биологическая. – 2005. – Т. 32, № 3. – С. 300-305.
- Глянько А.К., Акимова Г.П., Соколова М.Г., Макарова Л.Е., Васильева Г.Г. Защитно-регуляторные механизмы при развитии бобово-ризобийного симбиоза // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43, № 3. – С. 289-297.
- Глянько А.К. Роль Nod-фактора *Rhizobium* в индукции сигнальных систем растения при формировании бобово-ризобийного симбиоза // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Серія Біологія. – 2014. – Вип. 3 (33). – С. 6-14.
- Киселева А.А., Тараховская Е.Р., Шишова М.Ф. Биосинтез фитогормонов у водорослей // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 5. – С. 643-659.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. – Киев: Основа, 2010. – 350 с.
- Кругова Е.Д. Специфические стратегии клубеньковых и фитопатогенных бактерий при инфицировании растений // Физиология и биохимия культур растений. – 2009. – Т. 41, № 1. – С. 3-15.
- Кулаева О.Н. Цитокинины, их структура и функции. – М.: Наука, 1973. – 264 с.
- Молодченкова О.О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях // Физиология и биохимия культур растений. – 2001. – Т. 33, № 6. – С. 463-473.
- Молодченкова О.О. Влияние салициловой кислоты на ответные реакции проростков кукурузы при абиотических стрессах // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Серія Біологія. – 2008. – Вип. 3 (15). – С. 24-32.
- Полевой В.В. Фитогормоны. – Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1982. – 248 с.
- Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем. – 160 с.
- Adamowski M., Friml J. PIN-dependent auxin transport: action, regulation, and evolution // Plant Cell. – 2015. – V. 27. – P. 20-32.
- Bauer P., Ratet P., Crespi M.D., Kondorosi A. Nod factors and cytokinins induce similar cortical cell division, amyloplast deposition and MsEnod12A expression patterns in alfalfa roots // Plant J. – 1996. – V. 10. – P. 91-106.
- Blilou I., Ocampo J., Garcia-Garrido J.M. Resistance of pea roots to endomycorrhizal fungus or *Rhizobium* correlates with enhanced levels of endogenous salicylic acid // J. Exp. Bot. – 1999. – V. 50. – P. 1663-1668.
- Breakspear A., Liu C., Roy S., Stacey N., Rogers C., Trick M., Morien G., Mysore K.S., Wen J., Oldroyd G.E.D., Downie J.A., Murray J.D. The root hair «Infectome» of *Medicago truncatula* uncovers changes in cell cycle genes and reveals a requirement for auxin signaling in rhizobial infection // Plant Cell. – 2014. – V. 26. – P. 4680-4701.
- Champion A., Lucas M., Tromas A., Vaissayre V., Crabos A., Diedhiou I., Prodjinoto H., Moukouanga D., Pirlles E., Cissoko M., Bonneau J., Gherbi H., Franche C., Hoher V., Svistoonoff S., Laplaze L. Inhibition of auxin signaling in *Frankia* species-infected cells in *Casuarina glauca* nodules leads to increased nodulation // Plant Physiol. – 2015. – V. 167. – P. 1149-1157.
- Chandler J.W., Werr W. Cytokinin-auxin crosstalk in cell type specification // Trends Plant Sci. – 2015. – V. 20. – P. 292-300.
- Cooper J.B., Long S.R. Morphogenetic rescue of *Rhizobium meliloti* nodulation mutants by trans-zeatin secretion // Plant Cell. – 1994. – V. 6. – P. 215-225.
- D'Haese W., De Rycke R., Mathis R., Goormachtig S., Pagnotta S., Verplancke C., Capoen W., Holsters M. Reactive oxygen species and ethylene play opposite role in lateral root base nodulation of a semiaquatic legume // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2003. – V. 100. – P. 11789-11794.
- De Long A., Mockaitis K., Christensen S. Protein phosphorylation in the delivery of and response to auxin signals // Plant Mol. Biol. – 2002. – V. 49. – P. 285-303.
- De Smet I., Signora L., Beekman T., Inze D., Foyer C.H., Zhang H. An abscisic acid – sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis* // Plant J. – 2003. – V. 39. – P. 543-555.
- Ding Y.L., Kalo P., Yendrek C., Sun J.H., Liang Y., Marsh J.F., Harris J.M., Oldroyd G.E.D. Abscisic acid coordinates Nod factor and cytokinin signaling during the regulation of nodulation in *Medicago truncatula* // Plant Cell. – 2008. – V. 20. – P. 2681-2685.
- Ding Y., Oldroyd G.E.D. Positioning the nodule, the hormone dictum // Plant Signaling Behavior. – 2009. – V. 4. – P. 89-93.
- Downie J.A. Infectious heresy // Science. – 2007. – V. 316. – P. 1296-1297.
- Dunlap J.R., Robacker K.M. Abscisic acid alters the metabolism of indole-3-acetic acid in senescing

- flowers of *Cucumis melo* // Plant Physiol. – 1990. – V. 94. – P. 870-874.
- Fang Y., Hirsh A.M. Studying early nodulin gene ENOD40 expression and induction by nodulation factor and cytokinin in transgenic alfalfa // Plant Physiol. – 1998. – V. 116. – P. 53-68.
- Ferreira F.J., Kieber J.J. Cytokinin signaling // Curr. Opin. Plant Biol. – 2005. – V. 8. – P. 518-525.
- Ferguson B.J., Ross J.J., Reid J.B. Nodulation phenotypes of gibberellin and brassinosteroid mutants of pea // Plant Physiol. – 2005. – V.138. – P. 2396-2405.
- Ferguson B.J., Indrasumunar A., Hayashi S., Lin Y-H., Reid D.E., Gresshoff P.M. Molecular analysis of legume nodule development and autoregulation // J. Integr. Plant Biol. – 2010. – V. 52. – P. 61-76.
- Fernandez-Marcos M., Sanza L., Lewis D.R., Muday G.K., Lorenzo O. Nitric oxide causes root apical meristem defects and growth inhibition while reducing PIN-Formed 1 (PIN1)-dependent acropetal auxin transport // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2011. – V. 108. – P. 18506-18511.
- Gage D.J., Margolin W. Hanging by a thread: invasion of legume plants by rhizobia // Curr. Opin. Microbiol. – 2000. – V. 3. – P. 613-617.
- Garcia-Garrido J.M., Ocampo J.A. Regulation of the plant defense response in arbuscular mycorrhizal symbiosis // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. – P. 1377-1386.
- Giraud E., Moulin L., Vallenet D., Barbe V., Cytryn E., Avarre J.C., Jaubert M., Simon D., Cartieaux F., Prin Y., Bena G., Hannibal L., Fardoux J., Kojadinovic M., Vuillet L., Lajus A., Cruveiller S., Rouy Z., Mangenot S., Segurens B., Dossat C., Franck W.L., Chang W.S., Saunders E., Bruce D., Richardson P., Normand P., Dreyfus B., Pignol D., Stacey G., Emerich D., Verméglio A., Médigue C., Sadowsky M. Legumes symbioses: absence of Nod genes in photosynthetic *Bradyrhizobia* // Science. – 2007. – V. 316. – P. 1307-1312.
- Gonzalez-Rizzo S., Crespi M., Frugier F. The *Medicago truncatula* CRE1 cytokinin receptor regulates lateral root development and early symbiotic interaction with *Sinorhizobium meliloti* // Plant Cell. – 2006. – V. 18. – P. 2680-2693.
- Gourion B., Berrabah F., Ratet P., Stacey G. Rhizobium-legume symbioses: the crucial role of plant immunity // Trends Plant Sci. – 2015. – V. 20. – P. 186-194.
- Gray W.M., Kepinski S., Rouse D., Leyser O., Estelle M. Auxin regulates SCF (TIR1)-dependent degradation of AUX/IAA proteins // Nature. – 2001. – V. 414. – P. 271-276.
- Heidstra R., Yang W.C., Yalcin Y., Peck S., Emons A.M., van Kammen A., Bisseling T. Ethylene provides positional information on cortical cell division but is not involved in Nod factor-induced root hair tip growth in *Rhizobium*-legume interaction // Development. – 1997. – V. 124. – P. 1781-1787.
- Hirsch A.M., Bhuvanewari T.V., Torrey J.G., Bisseling T. Early nodule genes are induced in alfalfa root outgrowths elicited by auxin transport inhibitors // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1989. – V. 86. – P. 1244-1248.
- Hirsch A.M. Developmental biology of legume nodulation // New Phytol. – 1992. – V. 122. – P. 211-237.
- Hirsch A.M., Fang Y. Plant hormones and nodulation: what's the connection? // Plant Mol. Biol. – 1994. – V. 26. – P. 5-9.
- Hirsch A.M., Fang Y., Asad S., Kapulnik Y. The role of phytohormones in plant-microbe symbioses // Plant Soil. – 1997. – V. 194. – P. 171-184.
- Ioio R.D., Linhares F.S., Scacchi E., Casamitjana-Martinez E., Heidstra R., Costantino P., Sabatini S. Cytokinins determine *Arabidopsis* root-meristem size by controlling cell differentiation // Curr. Biol. – 2007. – V. 17. – P. 678-682.
- Jacobs M., Rubery P.H. Naturally occurring auxin transport regulators // Science. – 1988. – V. 241. – P. 346-349.
- Kim S.K., Chang S.C., Lee E.J., Chung W.S., Kim Y.S., Hwang S., Lee J.S. Involvement of brassinosteroids in the gravitropic response of primary root of maize // Plant Physiol. – 2000. – V.123. – P. 997-1004.
- Kuppusamy K.T., Ivashuta S., Bucciarelli B., Vance C.P., Gantt J.S., VandenBosch K.A. Knockdown of cell division cycle16 reveals an inverse relationship between lateral root and nodule numbers and a link to auxin in *Medicago truncatula* // Plant Physiol. – 2009. – V. 151. – P. 1155-1166.
- Liang Y., Mitchell D.M., Harris J.M. Abscisic acid rescues the root meristem defects of the *Medicago truncatula* lard mutant // Dev. Biol. – 2007. – V. 304. – P. 297-307.
- Laplaze L., Lucas M., Champion A. Rhizobial root hair infection requires auxin signaling // Trends Plant Sci. – 2015. – V. 20. – P.332-334.
- Leyser O. Dynamic integration of auxin transport and signaling // Curr. Biol. – 2006. – V. 16. – P. R424-433.
- Libbenga K.R., van Iren F., Bogera R.J., Schraag-Lamera M.F. The role of hormones and gradients in the initiation of cortex proliferation and nodule formation in *Pisum sativum* L. // Planta. – 1973. – V. 114. – P. 29-39.
- Liu C.W., Breakspear A., Roy S., Murray J.D. Cytokinin responses counterpoint auxin signaling during rhizobial infection // Plant Signal. Behavior. – 2015. – V. 10. e1019982.
- Liu W-Z, Kong D-D., Gu X-X., Gao H-B., Wang J-Z., Xia M., Gao Q., Tian L-L., Xu Z-H., Bao F., Hu Y., Ye N-S., Pei Z-M., He Y-K. Cytokinins can act as suppressors of nitric oxide in *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2013. – V. 110. – P. 1548-1553.

- Ljung K., Bhalerao R.P., Sandberg G. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth // *Plant J.* – 2001. – V. 21. – P. 465-474.
- Lohar D.P., Schaff J.E., Laskey J.G., Kieber J.J., Bilyeu K.D., Bird D.M. Cytokinins play opposite roles in lateral root formation, and nematode and rhizobial symbioses // *Plant J.* – 2004. – V. 38. – P. 203-214.
- Lomax T.L., Muday G.K., Rubery P.H. Auxin transport // *Plant Hormones.* – Dordrecht: Kluwer, 1995. – P. 509-530.
- Martinez-Abarka F., Herrera-Cervera J.A., Bueno P., Sanjuan J., Bisseling T., Olivares J. Involvement of salicylic acid in the establishment of the *Rhizobium meliloti*-Alfalfa symbiosis // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 1998. – V. 11. – P. 153-155.
- Mathesius U., Schlaman H.R.M., Spaink H.P., Sautter C., Rolfe B.G., Djordjevic M.A. Auxin transport inhibition precedes root nodule formation in white clover roots and is regulated by flavonoids and derivatives of chitin oligosaccharides // *Plant J.* – 1998. – V. 14. – P. 23-34.
- Mathesius U., Charon C., Rolfe B.G., Kondorosi A., Crespi M. Temporal and spatial order of events during the induction of cortical cell divisions in white clover by *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* inoculation or localized cytokinin addition // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 2000. – V. 13. – P. 617-628.
- Mathesius U. Flavonoids induced in cells undergoing nodule organogenesis in white clover are regulators of auxin breakdown by peroxidase // *J. Exp. Bot.* – 2001. – V. 52. – P. 419-426.
- Moubayidin L., Mambro R., Sabatini S. Cytokinin-auxin crosstalk // *Trends Plant Sci.* – 2009. – V. 14. – P. 557-562.
- Muller B., Sheen J. Cytokinin and auxin interaction in root stem-cell specification during early embryogenesis // *Nature.* – 2008. – V. 453. – P. 1094-1097.
- Mulligan J.T., Long S.K. A family of activator genes regulates expression of *Rhizobium meliloti* nodulation genes // *Genetics.* – 1989. – V. 122. – P. 7-18.
- Murray J.D., Karas B.J., Sato S., Tabata S., Amyot L., Sczyczyglowski K. A cytokinin perception mutant colonized by *Rhizobium* in the absence of nodule organogenesis // *Science.* – 2007. – V. 315. – P. 101-104.
- Murray J.D. Invasion by invitation: rhizobial infection in legumes // *Mol. Plant-Microbe Interac.* – 2011. – V. 24. – P. 631-639.
- Naseem M., Kaldorf M., Dandekar T. The nexus between growth and defence signaling: auxin and cytokinin modulate plant immune response pathways // *J. Exp. Bot.* – 2015. – V. 66. – P. 4885-4896.
- Nomura T., Nakayama M., Reid J.B., Takeuchi Y., Yokota T. Blockage of brassinosteroid biosynthesis and sensitivity causes dwarfism in garden pea // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 113. – P. 31-37.
- Nordström A., Tarkowski P., Tarkowska D., Norbaek R., Astot C., Dolezal K., Sanberg G. Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: a factor of potential importance for auxin-cytokinin –regulated development // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2004. – V. 101. – P. 8039-8044.
- Olah B., Briere C., Becard G., Denarie J., Gough C. Nod factors and a diffusible factor from arbuscular mycorrhizal fungi stimulate lateral root formation in *Medicago truncatula* // *Plant J.* – 2005. – V. 44. – P.195-207.
- Oldroyd G.E., Engstrom E.M., Long S.R. Ethylene inhibits the Nod factor signal transduction pathway of *Medicago truncatula* // *Plant Cell.* – 2001. – V. 13. – P. 1835-1849.
- Oldroyd G.E., Downie J.A. Calcium, kinases and nodulation signaling in legumes // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* – 2004. – V. 5. – P. 566-576.
- Oldroyd G.E. Nodules and hormones // *Science.* – 2007. – V. 315. – P. 52-53.
- Oldroyd G.E., Downie J.A. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2008. – V. 59. – P. 519-546.
- Oldroyd G.E., Murray J.D., Poole P.S., Downie J.A. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis // *Annu. Rev. Genet.* – 2011. – V. 45. – P. 119-144.
- Penmetsa R.V., Cook D.R. A legume ethylene-insensitive mutant hyperinfected by its rhizobial symbiont // *Science.* – 1997. – V. 275. – P. 527-530.
- Peters N.K., Crist-Estes D.K. Nodule formation is stimulated by the ethylene inhibitor aminoethoxyvinylglycine // *Plant Physiol.* – 1989. – V. 91. – P. 690-693.
- Peer W.A., Murphy A.S. Flavonoids and auxin transport: modulators or regulators? // *Trends Plant Sci.* – 2007. – V. 12. – P. 556-563.
- Plet J., Wasson A., Ariel F., Le Signor C., Baker D. MtCRE1-dependent cytokinin signaling integrates bacterial and plant cues to coordinate symbiotic nodule organogenesis in *Medicago truncatula* // *Plant J.* – 2011. – V. 65. – P. 622-633.
- Ramu S.K., Peng H.M., Cook D.R. Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the early nodulin gene *rip1* in *Medicago truncatula* // *Mol. Plant Microbe Interac.* – 2002. – V. 15. – P. 522-528.
- Ross J.J., O'Neill D.P., Smith J.J., Kerckhoffs L.H.J., Elliott R.C. Evidence that auxin promotes gibberellin A1 biosynthesis in pea // *Plant J.* – 2000. – V. 21. – P. 547-552.
- Sakakibara H. Cytokinin biosynthesis and regulation // *Vitam. Horm.* – 2005. – V. 72. – P. 271-287.

ФИТОГОРМОНЫ И КЛУБЕНЬКООБРАЗОВАНИЕ

- Shaw S.L., Long S.R. Nod factor inhibition of reactive oxygen efflux in a host legume // *Plant Physiol.* – 2003. – V. 132. – P. 2196-2204.
- Skoog F., Miller C.O. Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue cultured in vitro // *Symp. Soc. Exp. Biol.* – 1957. – V. 54. – P. 118-131.
- Stacey G., McAlvin C.B., Sung-Yong Kim, Olivares J., Sato M.J. Effects of endogenous salicylic acid on nodulation in the model legumes *Lotus japonicus* and *Medicago truncatula* // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 1473-1481.
- Sun J., Cardoza V., Mitchell D.M., Bright L., Olroyd G., Harris J.M. Crosstalk between jasmonic acid, ethylene and Nod factor signaling allows integration of diverse inputs for regulation of nodulation // *Plant J.* – 2006. – V. 46. – P. 961-970.
- Suzuki A., Akune M., Kogiso M., Imagama Y., Osuki K., Uchium T., Higashi S., Han S.Y., Yoshida S., Asami T., Abe M. Control of nodule number by the phytohormone abscisic acid in the roots of two leguminous species // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V. 45. – P. 914-922.
- Terrile M.C., Paris R., Calderon L.I.A., Inglesias M.J., Lamattina L., Estelle M., Casalongue C.A. Nitric oxide influences auxin signaling through S-nitrosylation of the *Arabidopsis* Transport inhibitor response1 auxin receptor // *Plant J.* – 2012. – V. 70. – P. 492-500.
- Thimann K.V. On the physiology of the formation of nodules on legume roots // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1936. – V. 22. – P. 511-514.
- Timmers A.C.J. The role of the plant cytoskeleton in the interaction between legumes and rhizobia // *J. Microsc.* – 2008. – V. 231. – P. 247-256.
- Tirichine L., Sandal N., Madsen L.H., Radutoiu S., Albrektsen A.S. A gain-of-function mutation in a cytokinin receptor triggers spontaneous root nodule organogenesis // *Science.* – 2007. – V. 315. – P. 104-107.
- Truchet G., Barker D.G., Camut S., de Billy F., Vasse J., Huguet T. Alfalfa nodulation in the absence of *Rhizobium* // *Mol. Gen. Genet.* – 1989. – V. 219. – P. 65-68.
- Wasson A.P., Pellerone F.I., Mathesius U. Silencing the flavonoid pathway in *Medicago truncatula* inhibits root nodule formation and prevents auxin transport regulation by rhizobia // *Plant Cell.* – 2006. – V. 18. – P. 1617-1629.
- Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmuelling T. Cytokinin-deficient transgenic *Arabidopsis* plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity // *Plant Cell.* – 2003. – V. 15. – P. 2532-2550.
- Woodward A.W., Bartel B. Auxin: regulation, action, and interaction // *Ann. Bot.* – 2005. – V. 95. – P. 707-735.
- Zhang J., Subramanian S., Stacey G., Yu O. Flavones and flavonols play distinct critical roles during nodulation of *Medicago truncatula* by *Sinorhizobium meliloti* // *Plant J.* – 2009. – V. 57. – P. 171-183.
- Zhao Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2010. – V. 61. – P. 49-64.

Поступила в редакцию
04.09.2015 г.

PHYTOHORMONES AND NODULATION AT LEGUMINOUS PLANTS

A. K. Glyan'ko

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

The data on physiological role of phytohormones, mainly cytokinin and auxin, in initiation of root cortical cells division, formation of root nodule primordium and its further organogenesis are summarized. The necessity of a high cytokinin and low auxin levels for this process has been demonstrated. The mechanism resulting in the increase cytokinin/auxin proportion is related to inhibition of auxin transport from shoot to the root with cytokinin signaling involved. Decrease in cytokinin/auxin proportion at the background of inhibition of cytokinin signaling initiates formation of lateral roots. The role of others phytohormones, as well as flavonoids producing positive (gibberellins,

brassinosteroids) or negative (ethylene, abscisic acid, jasmonic acid, salicylic acids) impact on the process of root nodule formation. Key role of rhizobial Nod factor signaling in nodule organogenesis is stressed. Algorithms of reactions and signaling processes participating in initiating of nodule primordium and lateral roots formation are presented.

Key words: *rhizobia, legume-rhizobial symbiosis, nodulation, phytohormones, auxin, cytokinin, Nod factor, flavonoids, root nodule organogenesis, lateral roots*

ФІТОГОРМОНИ І УТВОРЕННЯ БУЛЬБОЧОК У БОБОВИХ РОСЛИН

А. К. Глянько

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

Узагальнено дані про фізіологічну роль фітогормонів, насамперед цитокиніну і ауксину, в ініціації поділу кортикальних клітин кореня, утворенні примордію кореневої бульбочки і її подальшому органогенезі. Показано необхідність для цього процесу високого рівня цитокиніна і низького – ауксину. Механізм, що призводить до підвищення співвідношення цитокиніни/ауксин, пов'язаний з інгібуванням транспорту ауксину з надземних органів в корінь за участю цитокинінового сигналіngu. Зниження співвідношення цитокиніни/ауксин на тлі інгібування цитокинінового сигналіngu ініціює утворення латеральних коренів. Обговорюється роль інших фітогормонів, а також флавоноїдів, що чинять позитивний (гібереліни, брасиностероїди) або негативний (етилен, абсцизова, жасмонова, саліцилова кислоти) вплив на формування кореневої бульбочки. Підкреслюється ключова роль ризобіального Nod-факторного сигналіngu в органогенезі бульбочки. Наводяться схеми реакцій і сигнальних процесів, що беруть участь в ініціації утворення примордію бульбочки і латеральних коренів.

Ключові слова: *ризобії, бобово-ризобіальний симбіоз, утворення бульбочок, фітогормони, ауксин, цитокиніни, Nod-фактор, флавоноїди, органогенез кореневої бульбочки, латеральні корені*