

МЕХАНИЗМЫ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ВЛИЯНИЯ РИЗОБАКТЕРИЙ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Алексеева А.С., Потатуркина-Нестерова Н.И.

ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет», Ульяновск, Россия (432017, Ульяновск, ул. Л. Толстого, 42), e-mail: junau@yandex.ru

В статье обобщены данные о механизмах влияния ризосферных бактерий на растения. Приведены данные отечественных и зарубежных авторов о роли ростстимулирующих ризобактерий в сельском хозяйстве. Изучение симбиозов в настоящее время заняло одно из приоритетных мест в ряду актуальных проблем современной биологии. Многочисленные экспериментальные данные указывают на то, что симбиотические ассоциации представляют собой одну из основных форм существования организмов в биосфере. На основе ассоциативных ризобактерий разработаны многочисленные методы борьбы не только с «традиционными» облигатными фитопатогенами, но и так называемыми полиморфными группами грибов, включающими как сапротрофные, так и паразитические формы, многие из которых известны как биоразрушители, патогены культурных и дикорастущих растений. Антагонистическая активность также используется для разработки методов роста стимулирования растений, так как ризобактерии обладают различными механизмами положительного влияния на растения.

Ключевые слова: антагонизм, ризобактерии, бактерии-ассоцианты.

MECHANISMS OF POSITIVE INFLUENCE OF RHIZOBACTERIA ON THE LIFE OF PLANTS

Alekseeva A.S., Potaturkina-Nesterova N.I.

Ulyanovsk State University, Ulyanovsk, Russia (432017, Ulyanovsk, Leo Tolstoy street, 42), e-mail: junau@yandex.ru

This article summarizes the data on the mechanisms of influence of rhizosphere bacteria to plants. Are the data of the Russian and foreign authors on the role of growth stimulating rhizobacteria in agriculture. The study of symbioses currently occupied a priority in a number of topical problems in modern biology. Numerous experimental data indicate that the symbiotic associations represent one of the primary forms of existence of the organisms in the biosphere. On the basis of associative rhizobacteria developed many methods of struggle not only with «traditional» obligate phytopathogens, but also the so-called polymorphic groups of fungi, including as saprophytic and parasitic forms, many of which are known as biodestructor, pathogens cultural and wild plants. Antagonistic activity is also used for the development of methods of growth stimulating plants have rhizobacteria different mechanisms of positive influence on plants.

Keywords: antagonism, rhizobacteria, bacteria-associates.

В последнее десятилетие происходит изменение парадигмы симбиоза. На смену представлениям о симбиозе как о двухкомпонентной системе приходит понимание его как многокомпонентной системы, в которой помимо доминантного микросимбионта существует несколько ассоциативных симбионтов. В современной трактовке ассоциативные системы, или ассоциации, предложено определять как взаимодействие между организмами, не предполагающие высокоспециализированных, облигатных связей между партнерами, принадлежащими в том числе и к разным царствам, и оказывающие положительное действие друг на друга [10].

В настоящее время в рамках науки о симбиозах – симбиологии сложилось новое направление исследований – ассоциативная симбиология, которая занимается изучением симбиоза как многокомпонентной системы [1]. По мнению О.В. Бухарина, ассоциативный

симбиоз – это многокомпонентная интегральная система, включающая хозяина в качестве макропартнера, стабильный микросимбионт и ассоциированные микросимбионты с разнонаправленными воздействиями, определяющими формирование, стабильность существования и продуктивность симбиоза в целом [2].

Микроорганизмы, ассоциированные с растениями, стали объектом активных исследований только с середины 1970-х годов. Таксономически эти бактерии чрезвычайно разнообразны, наиболее изучены представители родов *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Pseudomonas* *Bacillus* [3, 5]. Для обозначения бактерий ризосферы, оказывающих положительное многофункциональное воздействие на растения и повышающих их продуктивность, предложено использовать термин PGPR (plantgrowthpromotingrhizobacteria) [3].

Позитивное воздействие ассоциативных симбионтов на развитие растения-хозяина и симбиоз в целом имеет место и в мире растений. В образуемом эктосимбиозе корневые экссудаты растений являются субстратом и факторами роста некоторых групп микробных сообществ, которые выполняют роль антифитопатогенов, утилизаторов нежелательных продуктов метаболизма растений, регуляторов общей концентрации микроорганизмов в почве, регуляторов подвижности и кругооборота минеральных веществ в агроэкосистеме. Это проявляется в улучшении минерального питания растений, интенсификации партнерства хозяина с доминантным симбионтом за счет локальной продукции фитогормонов; в поддержании в почве пула потенциальных микросимбионтов при высвобождении спор доминантного симбионта и, наконец, прямой защите растений от фитопатогенов [14].

Механизмы положительного влияния ризобактерий на жизнедеятельность растений можно разделить на прямые и опосредованные. К прямым способам воздействия на растения предлагают относить: ассоциативную азотфиксацию, образование ростстимулирующих веществ, обеспечение легкоусвояемыми формами железа, фосфора и/или поглощение их из почвы и доставку в растения, формирование специфических трофических связей, уменьшение уровня этилена. К непрямым способам относят предотвращение или уменьшение роста фитопатогенных почвенных микроорганизмов за счет выделения бактерицидных и антифунгальных метаболитов [3].

К важнейшим механизмам взаимодействия в растительно-бактериальных ассоциациях относится продуцирование бактериями фитогормонов (ауксинов, цитокининов и гиббереллинов), витаминов и других биологически активных веществ. Ауксины, как известно, инициируют удлинение корней, развитие боковых корней и корневых волосков, что может иметь значение для ускоренного роста, потребления питательных элементов и устойчивости растения к стрессам. Наблюдается значительное изменение морфологии

корневых волосков – происходит их изгибание, скручивание и ветвление. Цитокинины повышают всхожесть семян, благотворно влияют на растение, находящееся в неблагоприятных для роста и развития условиях (повышение концентрации солей, гербицидов, отрицательные температуры, засуха). Гиббереллины синтезируются в основном в листьях и стимулируют вегетативный рост, активизируя процессы растяжения и деления клеток, ускоряют прорастание семян [13].

Способность ризосферных бактерий растворять труднодоступные почвенные фосфаты давно рассматривается как важный механизм положительного действия на фосфорное питание растения. Почти весь фосфор, необходимый растениям, находится в недоступной для корней форме в виде соединений с минералами, нерастворимых солей и органических соединений. Эти соединения поддаются разложению под воздействием почвенных микроорганизмов [15]. При недостатке фосфора растения становятся тонкостебельчатыми, мелколистными, уменьшается их ветвление, преждевременно опадают листья, ухудшается завязывание плодов и уменьшается их величина. Как правило, уменьшается устойчивость растений к болезням, понижается их зимостойкость и засухоустойчивость, резко снижается урожай и его качество [7].

Биоконтрольная функция ассоциативных бактерий в отношении патогенной микрофлоры корней растений осуществляется, с одной стороны, за счет улучшения жизненного статуса растения (увеличение поступления минеральных элементов азота, фосфора, калия), с другой – за счет выделения антифунгальных веществ и вытеснения фитопатогенных бактерий или грибов из ризосферы в результате подавления их роста [12]. Многие ассоциативные микроорганизмы способны выделять в процессе роста антибиотические вещества, которые при низких концентрациях могут подавлять активность других микроорганизмов [14].

Другим механизмом конкурентных взаимоотношений ассоциативных бактерий с патогенной микрофлорой является их способность обеспечивать себя железом – элементом, необходимым для жизнедеятельности не только бактерий, но и растений. Железо в силу своей малорастворимости труднодоступно. Бактериальные сидерофоры играют важную роль в повышении доступности питательных элементов. Это низкомолекулярные вещества, хелатирующие железо и другие металлы с образованием устойчивых комплексов. Образующийся сидерофор-ионный комплекс недоступен посторонним микроорганизмам, так как утилизируется только при наличии специфического рецепторного белка на наружной мембране. В большей степени изучены сидерофоры, синтезируемые бактериями рода *Pseudomonas* [16]. Продукция сидерофоров ризобактериями связана с удовлетворением

их потребностей в железе и ингибированием конкурентной микрофлоры за счет образования недоступных для нее Fe-сидерофорных комплексов [3].

За последнее десятилетие учеными обнаружены и выделены новые метаболиты бактерий рода *Pseudomonas*, обладающие фунгицидной активностью, такие как фураноны, аеругин, меркапто-4-формилкарбостирил и др., что в какой-то мере можно связать с привлечением новых физико-химических методов анализа [18]. Эти антигрибные метаболиты имеют различную химическую структуру и некоторые из них обладают способностью к комплексообразованию с экзометаболитами растений, образуя с ними стабильные комплексы, недоступные для использования фитопатогенами, что приводит к ограничению их роста. Однако эта способность для метаболитов бактерий рода *Pseudomonas* практически не изучена [2, 8].

О применении этих бактерий для обработки (инокуляции) сельскохозяйственных культур накоплен огромный материал, убедительно подтверждающий эффективность такого приема получения высокого и качественного урожая [6]. Многие из этих описанных свойств бактерий и механизмов их положительного влияния на растения могут играть важную роль в защите последних от неблагоприятных условий среды и абиотических стрессов. Это обусловлено потенциальной направленностью действия ризобактерий против негативных эффектов и последствий воздействия стрессоров [7].

Одной из актуальных проблем овощеводства является выращивание высококачественного посадочного материала и получение максимального количества урожая. Её можно разрешить путём внедрения в существующую технологию выращивания стимуляторов роста. Задачей научных исследований в направлении изучения новых препаратов является поиск экологически безопасных соединений, способных в низких концентрациях оказывать влияние на метаболизм растений, увеличивая их биологическую продуктивность, не нарушая жизненно важных функций, и характеризующихся малой токсичностью для человека и теплокровных животных [11].

Экологизация сельскохозяйственного производства приобретает все большее значение в связи с усиливающимся загрязнением окружающей среды продуктами антропогенной деятельности, дефицитом доступной энергии, падением плодородия почв и необходимостью повышения продуктивности сельскохозяйственных культур [2].

Биопрепараты – препараты, содержащие живые культуры специально отобранных полезных микроорганизмов с заданными контролируемыми свойствами. Благодаря им прибавки урожая основных сельскохозяйственных культур могут составлять от 15 до 30 %. Эффективность биопрепаратов особенно возрастает при использовании на средне- и малопродуктивных почвах, где растения испытывают дефицит минерального питания. В

настоящее время известно большое количество препаратов химического, растительного и микробного происхождения, характеризующихся рострегулирующим действием [19]. Многие из этих препаратов созданы на основе химических и гормональных веществ, неблагоприятно действующих на окружающую среду и, как следствие, на человека. Поэтому приоритетнее для обработки семян использовать экологически безопасные стимуляторы роста [6].

Вместе с тем имеющиеся сведения об эффективности того или иного бактериального препарата часто относятся к конкретной культуре или даже сорту, что не гарантирует получения положительного эффекта на других культурах и сортах. Максимальный эффект от применения ассоциативных штаммов бактерий можно получить на основе тщательного выявления тех штаммов, которые в большей степени соответствуют биологическим свойствам исследуемых видов и сортов растений. Известно, что формирование эффективной растительно-бактериальной ассоциации определяется не только количеством выделяемых растением в ризосферное пространство растворимых органических соединений (экссудатов), но и их качественным составом, влияющим на приживаемость и размножение штамма в ризосфере. По этой причине можно говорить об относительной приуроченности штаммов PGPR к определенным видам и даже сортам растений, имеющим специфические характеристики химических корневых выделений. Крайне актуальным остается выявление наибольшего соответствия сорта и штамма, что очень важно для получения максимального положительного результата. Вместе с тем успех инокуляции зависит и от многих других факторов, в том числе от почвенно-климатических и агротехнических условий, особенно от доз и форм минеральных удобрений [2].

С другой стороны, широкомасштабное использование в сельском хозяйстве биопрепаратов на основе ризосферных бактерий сдерживается отсутствием стандартных технологий их производства. Кроме того, при производстве биопрепаратов на основе бактерий для практического использования в агробиотехнологии одной из главных проблем является высокая стоимость питательной среды [6].

Учитывая, что потребность сельского хозяйства в средствах защиты растений увеличивается с каждым годом, проблема совершенствования технологии биологической защиты растений представляется чрезвычайно актуальной [11].

Список литературы

1. Артамонова М.Н., Потатуркина-Нестерова Н.И. Характеристика микробного сообщества ризосферы и ризопланы *CucurbitareroL.* // *Фундаментальные исследования.* – 2013. – № 10. – 3067-3070 с.
2. Боронин А.М., Кочетков В.В. Биологические препараты на основе псевдомонад // *АГРО XXI.* – 2000. – 140 с.
3. Бухарин О.В. Ассоциативный симбиоз / О. В. Бухарин, Е. С. Лобакова, Н. В. Немцева, С. В. Черкасов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2006. – 264 с.
4. Глушанова Н.А., Блинов А.И., Бахаев В.В. Об антагонизме пробиотических лактобацилл // *Эпидемиология и инфекционные болезни.* – 2004. – № 6.
5. Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв / Т. Г. Добровольская. – М.: Наука, 2002. – 282 с.
6. Завалин А. А. Биопрепараты, удобрения и урожай. – М.: Изд-во ВНИИА, 2005. – 302 с.
7. Звягинцев Д. Н. Растения как центры формирования бактериальных сообществ / Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак // *Журн. общей биологии.* – 1993. – Т. 54. – С. 183-199.
8. Кравченко Л.В., Макарова Н.М., Азарова Т.С. и др. Выделение и фенотипическая характеристика ростстимулирующих ризобактерий (PGPR), сочетающих высокую активность колонизации корней и ингибирования фитопатогенных грибов // *Микробиология.* – 2002. – 71(4): 521-525.
9. Кравченко Л.В. Роль корневых экзометаболитов в интеграции микроорганизмов с растениями: Автореф. докт. дис. – М., 2000.
10. Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // *Журн. общ. биологии.* – 2001. – Т. 62. – С. 472-495.
11. Рыбальский Н.Г., Лях С.П. Экобиотехнологический потенциал консорциумов микроорганизмов: В 3 т. – М.: ВНИИПИ, 1990. – Т. 1. – С. 3-25.
12. Умаров М.М. Микробиологическая трансформация азота в почве / М.М. Умаров, А.В. Кураков, А.Л. Степанов. – М.: Геос, 2007. – 137 с.
13. Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцева Т.А. и др. Микробные продуценты стимуляторов роста растений и их практическое использование: обзор // *Прикл. биохим. микробиол.* – 2006. – 2: 133-143.
14. Kuiper I., Legendijk E.L., Bloemberg G.V. e.a Rhizoremediation: a beneficial plant-microbeinteraction. *MPMI*, 2004, 17(1): 6-15.
15. Mantelin S., Touraine B. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: impacts on root development and nitrate uptake. *J. Exp. Bot.*, 2004, 55: 27-34.
16. Neilands J.B. Siderophores: structure and function of microbial iron transport compounds. *J. Biol. Chem.*, 1995, 45: 26723-26726.

17. Rodriguez H., Fraga R. Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotech. Adv.*, 1999, 17: 319-339.
18. Weller D.M., Raaijmakers J.M., McSpadden Gardener B.B. e.a. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 2002, 40: 309-348.
19. Whipps J.M. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J. Exp. Bot.*, 2001, 52: 487-511.

Рецензенты:

Золотухин В.В., д.б.н., профессор кафедры зоологии ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова», г. Ульяновск.

Артемьева Е.А., д.б.н., профессор кафедры зоологии ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный педагогический университет им. И. Н. Ульянова», г. Ульяновск.