

Совместная эволюция растений и микроорганизмов

© 2008. А.А. Широких

ГУ Зональный НИИСХ Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого РАСХН

В обзоре рассмотрены эволюционные аспекты симбиоза микроорганизмов с растениями. Обсуждаются современное состояние и перспективы дальнейших исследований симбиотических взаимоотношений микроорганизмов и растений и использование их в биотехнологии растений.

The survey deals with evolutionary aspects of microorganisms and plants symbiosis. The up-to-date state and further prospects of investigation of microorganisms-and-plants symbiotic interaction, as well as their use in plant biotechnology is discussed.

Начальные этапы коэволюции растений и микроорганизмов. Формирование первых сообществ

Появление на Земле первых прокариотных организмов, как закономерный результат эволюции органических молекул, обусловило развитие различных взаимодействий их друг с другом и абиогенной средой обитания. Эти взаимодействия явились толчком к возникновению биотического круговорота химических элементов, лежащего в основе функционирования биосферы. Крупный вклад в теорию эволюции биосферы внес академик А.М. Уголев [1, 2]. Согласно предложенному им подходу, биосферу следует рассматривать как трофосферу, состоящую из разнообразных трофоценозов, сосуществующих в виде цепей или сетей (блоков), обеспечивающих круговорот вещества и энергии. Организмы, входящие в трофоценозы, сочетаются по определённым закономерностям – парагенетическим связям, в которых значение имеет не их родство, а функциональное место в круговороте веществ. В связи с этим эволюция видов лимитирована «экологическими лицензиями» в пределах экосистем (трофоценозов) и ограничена рамками последних. Иными словами, авто- и гетеротрофы в пределах трофоценозов обречены на взаимную параллельную коэволюцию. При трофоценотическом подходе микроорганизмы-гетеротрофы следует рассматривать как необходимый и равноправный с фотосинтезирующими растениями компонент биосферы.

Первые живые клетки были анаэробными гетеротрофами, использовавшими в качестве строительного материала и топливного сырья растворённые в море органические соединения. По мере роста и размножения этих

первых клеток запасы органических соединений в древних морях постепенно истощались. В таких условиях выжить могли лишь те клетки, которые приобрели способность использовать в качестве строительного материала простейшие соединения, в частности, двуокись углерода, а в качестве источника энергии – солнечный свет.

Первыми автотрофными фотосинтезирующими клетками, выделявшими кислород, были цианобактерии. До их появления кислорода в атмосфере не было вообще. Ультрафиолетовые лучи легко проходили через атмосферу и достигали поверхности Земли. Жизнь была ограничена мелководьем. Цианобактерии стали основным ядром древних сообществ микроорганизмов, в основе которых лежали трофические отношения. В палеонтологической летописи Земли сохранилось не много fossilized остатков древних цианобактерий. Ископаемые остатки цианобактериальных сообществ, называемых строматолитами, обнаруживаются в сланцах серии Фиг-Три (Южная Африка), в геологических отложениях Варравуна (Австралия). Возраст этих ископаемых остатков составляет 3,1–3,5 млрд. лет. Эти древние прокариотные сообщества, процветавшие в докембрии во внутриконтинентальных водоёмах, сформировали первую биосферу с устойчивым круговоротом биогенных элементов [3]. Современные циано-бактериальные сообщества (циано-бактериальные маты) мало изменились в течение истории Земли, и поэтому их можно рассматривать как реликтовые. Реликтовые прокариотные сообщества полноценны и устойчивы, что подтверждается временем их существования в геологической истории.

Циано-бактериальные маты представляют собой морфологически оформленные со-

общества разнородных организмов. Тесные взаимодействия и контакт трофических групп микроорганизмов в циано-бактериальных матах позволяет рассматривать их как место возникновения первых симбиотических взаимоотношений между организмами. В этих сообществах, как и в современных симбиотических системах, высока вероятность горизонтального генетического обмена между партнёрами. Экология циано-бактериальных сообществ подробно освещена в работах Г.А. Заварзина с сотрудниками [4 – 6]. Авторы рассматривают эти сообщества как центры происхождения наземной грамтрицательной микрофлоры. В этих работах показано, что грамтрицательные бактерии, большинство которых в современной классификации объединены в класс *Proteobacteria*, составляют окружение центрального ядра из цианобактерий и разлагающих их некромассу организмов.

Возникновение симбиотических связей в древних циано-бактериальных сообществах привело к новому направлению эволюции – «организм → консорция → симбиоз → организм», обусловило возникновение ряда новых форм жизни и новых типов экологических взаимоотношений. Например, большую популярность приобрела в настоящее время теория симбиогенного происхождения эукариотической клетки. Сторонники «теории серийных симбиозов» [7 – 10] полагают, что эукариотическая клетка возникла в результате интеграции организмов, близких к археям, с различными бактериями, которые дали начало митохондриям (α -протеобактерии) и пластидам (цианобактерии). Предпосылкой для возникновения внутриклеточных симбиозов, может являться сохранившийся у некоторых современных одноклеточных организмов голозойный тип питания. Древние жгутиконосцы с голозойным типом питания захватывали цианобактерий как добычу. Однако, в силу стечения благоприятных обстоятельств, цианобактериям удавалось не только сохраниться внутри клеток хозяина в неповреждённом виде, но, вступив в симбиотические отношения, превратиться в органеллы – цианеллы (цианопласты). Примером подобного эндосимбиоза являются хлоропласты жгутиконосцев (*Cyanophora paradoxa*). Клетки эндосимбионта, цианобактерии из рода *Chroococcus*, под влиянием симбиотического образа жизни несколько изменяются. Это выражается главным образом в редукции клеточной стенки: вместо четырёхслойной она становится двухслойной. Цианобактерии

принимают на себя функции хлоропластов, но ими не становятся, в пользу чего свидетельствует существенная разница в организации цианелл и пластид. Цианеллы характеризуются концентрическими тилакоидами, муреиновой клеточной стенкой, отсутствием хлорофилла *b* [11]. Деление цианелл, как и свободноживущих цианобактерий, осуществляется путём перетяжки пополам, оно автономно и не приурочено к периоду размножения клетки-хозяина. В лабораторных условиях в специально подобранной питательной среде цианеллы ведут себя как самостоятельные организмы – они успешно растут и размножаются. В цианеллах обнаружено около 70 генов, отсутствующих в пластидах высших растений [12], а для общих генов выявлена архаичная структура, позволившая поместить цианеллы в основание филогенетического древа пластид [13, 14].

На своих ранних этапах симбиогенная эволюция эукариот была частично обратимой. Приобретённые органеллы могли элиминироваться без утраты хозяином жизнеспособности. Примером такой обратимости может являться одноклеточная водоросль *Euglena*, которая при гетеротрофном питании может полностью утрачивать пластиды, сохраняя способность к нормальному развитию [15].

Появление в результате симбиогенной эволюции клеток эукариотных водорослей на протяжении геологической истории привело к постепенному заселению ими множества различных, в том числе и наземных, местообитаний. Существенную роль в распространении эукариотных водорослей играли их взаимодействия с прокариотными организмами. В основе таких взаимодействий лежат трофические связи, обусловленные экскрецией водорослями внеклеточных метаболитов. Вокруг клеток водорослей формируется специфическая экониша, определяемая в гидробиологии термином «фикосфера». Предполагается, что экскреция водорослями органических соединений возникла в ходе эволюции и была в значительной мере направлена на установление симбиотических отношений между водорослями и гетеротрофными микроорганизмами [16, 17]. В составе экзометаболических водорослей преобладают углеводы, органические кислоты, азотсодержащие вещества и липиды. В морских и пресноводных водоёмах 10–40% общей первичной продукции фитопланктона выделяется в среду и ассимилируется гетеротрофными организмами. Одним из самых распространённых экзометаболических

водорослей является гликолевая кислота. Например, бактерии-спутники, изолированные из культуры *Chlorella vulgaris*, утилизируют только гликолат, являющийся регулятором роста водорослей [19]. Удаляя избытки гликолевой кислоты, бактерии способствовали развитию альгобактериального сообщества в целом.

Взаимодействие водорослей и бактерий определяется также обменом витаминами и фитогормонами, стимуляцией процесса азотфиксации у цианобактерий бактериями-спутниками [20]. В модельных системах с лабораторными культурами водорослей и азотфиксирующих бактерий было показано усиление азотфиксирующей активности ассоциации и замедление процессов старения водоросли [21, 22]. В ассоциации *Chlamydomonas reinhardtii* и *Rhizobium leguminosarum* водоросль полностью сохраняла хлорофилл, а аксеничная культура желтела и лизировалась на 30 сутки. Возможно, что бактерии разлагают аутоингибиторы роста водорослей, накапливающиеся в стационарной фазе их роста [16].

Бактериальный компонент в альгобактериальных сообществах представлен в основном граммотрицательными бактериями. Такая структура бактериального компонента определяется образованием водорослями антибиотических и других ингибирующих веществ, которые избирательно подавляют рост грамположительных бактерий [23]. Бактерицидную активность водорослей связывают также с выделением ими в среду свободных жирных кислот [24] и хлорофиллидов – предшественников синтеза хлорофилла [25]. По мнению Т.Г. Добровольской [23], ингибирующее воздействие водорослей именно на грамположительные бактерии связано с тем, что многие из них обладают гидролитическими экзоферментами и являются нежелательными компонентами сообщества. В водных экосистемах деструкторами биомассы водорослей являются граммотрицательные бактерии [26 – 28]. Появление грамположительных бактерий, участвующих в деструкции биомассы водорослей, отмечают в пограничном биотопе – прибрежной зоне морей [29].

Выход растений на сушу

Важнейшим событием в эволюции биосферы и всех наземных экосистем, произошедшим в ордовике-силуре, является выход растений на сушу. Поскольку функционирование любой экосистемы определяется взаимоотношениями

автотрофного блока (продуценты) с микробным сообществом (редуценты), то заселение суши высшими растениями могло произойти только при условии, что на суше уже действовала система микробной деградации биомассы [30]. Продуктивность растительных сообществ определяется не столько скоростью фотосинтеза органического вещества, сколько интенсивностью деструкции растительных остатков. Таким образом, освоение суши растениями происходило совместно с микроорганизмами, одни из которых являлись симбиотрофными компонентами растительных симбиозов и ассоциаций, а другие выступали в роли редуцентов растительной некромы.

Одними из первых поселенцев суши, вероятно, были водоросли. Они и сейчас являются пионерами при заселении нарушенных почв, вулканических выбросов, выходов скальных пород, техногенных отвалов, выработанных торфяников и других субстратов, где начинается почвообразовательный процесс. Массовое разрастание водорослей на поверхности почвы или «цветение» ведёт к формированию специфической экониши, которая была названа Б.В. Громовым (1956) «альгосферой». Формирование альгоценозов на вновь осваиваемых субстратах и техногенно нарушенных биоценозах, начинается заносимыми с пылью зелёными водорослями и проходит этапы аэрофитона, эпилитофитона и примитивного эдафона [31]. Закономерностям развития «цветения» почвы и вопросам взаимоотношений почвенных водорослей с бактериями, актиномицетами и грибами посвящены обзоры и монографии [32 – 35]. Некоторые микробиологические аспекты формирования альгобактериальных ассоциаций изложены в работах автора [36 – 40].

В наземных альгобактериальных сообществах сохраняется ярусная структура (но не таксономический состав ассоциантов), как и в альго-бактериальных матах [41, 42]. Вследствие этого в «цветущей» почве формируется специфический бактериальный комплекс, резко отличающийся по составу от почвенного микробного комплекса. В альго-бактериальных ассоциациях, как и в ризосфере высших растений, доминируют протеобактерии родов: *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Methylobacterium*, *Caulobacter*. Из водорослевых разрастаний с выработанных торфяников нам удалось изолировать штаммы *Methylobacterium mesophilicum*, которые способствовали регенерации растений из каллусных культур на среде без фитогормонов [43].

В отличие от циано-бактериальных матов, в альгосфере обнаружены представители грамположительных прокариот – стрептомицеты. В результате исследований, проведённых Г.М. Зеновой с сотрудниками [34], была обнаружена способность стрептомицетов вступать в симбиоз с зелёными водорослями с образованием лишайникоподобного таллома, который был назван автором «актинолишайником». Такие симбиозы складываются обычно в местах, где начинается первичный почвообразовательный процесс. Возможно, что актиномицеты, образовавшие симбиоз с водорослями, сыграли существенную роль в коэволюции автотрофов и гетеротрофов и в образовании первичных примитивных почв.

Анализ прокариотного компонента альгосферы позволяет считать, что уже первые наземные водорослевые ассоциации объединяли в себе черты ризосферы и филлопланы будущих высших растений [44, 45].

Особое значение в освоении суши растениями придаётся мутуалистическим отношениям между организмами. Самым ярким примером являются лишайники, получившие в результате объединения гриба с водорослью своеобразную морфологию, физиологию и образ жизни. Образцы наиболее древнего и полно описанного цианолишайника, которому дано родовое название *Winfrenatia*, обнаружены в Райниевых чертах девона Шотландии [46].

Есть гипотезы, что огромная группа морских водорослей багрянок – морские лишайники, у которых древние аскомицетоподобные грибы приобрели в качестве внутриклеточных симбионтов цианобактерии. На роль древнего представителя таких организмов выдвигают широко распространённые в раннем девоне растения рода *Prototaxites*. Виды *Prototaxites* относили к бурым водорослям [47] и обычно рассматривали как одних из первопоселенцев суши – связующее звено между водорослями и высшими сосудистыми растениями. Изучив микроскопическое строение таллома *Prototaxites* более детально, чем это было сделано ранее, Ф.М. Хуберт [48, 49] пришёл к выводу, что этот организм представляет собой многолетний спорофор гомобазидиомицета с сапротрофным способом питания и развитым наземным мицелием. Современная симбиогенная гипотеза о природе представителей рода *Prototaxites*, заключается в том, что данный организм, помимо сапротрофного питания, обладает также фотосинтетическими функциями [50] и имеет лишайниковую природу. Эта гипотеза отражает клю-

чевое значение процесса коэволюции грибов и растений в освоении суши и их дальнейшей совместной эволюционной судьбе.

Мутуалистические ассоциации грибов с водорослями – лишайники возникали в ходе эволюции много раз [44]. Если в отложениях перми, триаса и карбона лишайники не обнаружены, то в третичном периоде обнаруживаются фоссилизированные остатки лишайников хорошей сохранности [51]. В лишайнике присутствует и третий компонент симбиоза – бактерии. В результате микробиологических исследований из талломов лишайников были изолированы целлюлозолитические (род *Cellvibrio*) и азотфиксирующие бактерии (роды *Azotobacter* и *Beijerinckia*) [52, 23]. Целлюлозолитические и азотфиксирующие бактерии обычно находятся в ассоциациях, в основе которых лежат синтрофные взаимоотношения. Поэтому обнаружение в талломах лишайников этих ассоциаций позволяет говорить о лишайнике как сложном синтрофном микробном ценозе, являющимся продуктом симбиогенной эволюции. Лишайники, осваивая новую эконишу – сушу, положили начало почвообразовательному процессу. Наземное реликтовое сообщество, практически полностью лишённое высших растений, сейчас можно наблюдать в Антарктиде – континенте лишайников.

Выход растений на сушу и формирование первых наземных растительных сообществ в девоне осуществился благодаря симбиозу грибов и предковых форм сосудистых растений. Полагают, что мицелий симбиотических грибов-оомицетов дал начало сосудам. Произошло усложнение организации растений и их экологической пластичности через согласование путей метаболизма кобионтов – автотрофов и гетеротрофов. Можно говорить о качественно новых образованиях, своего рода двойных организмах – микофитах, которые освоили сушу и обеспечили стабилизацию первых наземных растительных сообществ. За период в 50 млн. лет сложилась исключительно разнообразная наземная растительность, и девонские растения за сравнительно короткий срок приобрели сложную организацию. Вопросы совместной эволюции высших растений и грибов хорошо освещены в книге И.В. Каратыгина «Коэволюция грибов и растений» [53]. По мнению автора, в бедных минеральными солями субстратах ордовика и силура, где многие биогенные элементы находились в минимуме, осмотрофные грибы в растениях без корневой системы играли роль поставщиков

и распределителей дефицитных элементов (в основном фосфора). Таким образом, расцвет биоразнообразия сосудистых растений в девоне и последующая стабилизация первых, хрупких и непрочных наземных экосистем обязаны симбиозу мико- и фитобионтов.

Микориза и формирование наземных фитоценозов

Первые арбускулярные эндомикоризы найдены в тканях подземных частей древнейших наземных растений (*Rhynia*, *Asteroxylon*, *Horneophyton*) из Райниевых черт в Шотландии [54]. Последующие авторы неоднократно подчёркивали сходство этих ископаемых грибов с современными эндомикоризными грибами рода *Glomus* [55 – 57]. Роду ископаемого возбудителя эндомикоризы дано название *Glomites* [58]. При арбускулярной эндомикоризе грибной мицелий располагается в межклеточном пространстве корня и образует в его клетках трофические органы – сильно разветвленные выросты – арбускулы. Отсюда и название этого типа микоризы. Наличие арбускул и у видов рода *Glomites* свидетельствует о том, что эндомикориза активно функционировала в раннем девоне и имела широкое распространение. Эти грибы уже обладали набором сигнальных механизмов, давшим им возможность длительно сосуществовать с фотобионтами [51]. Сейчас микоризы обнаружены у 90% наземных растений [59].

У растений, имеющих на корнях микоризу, улучшается корневое питание, поскольку увеличивается объём почвы, охватываемой всасывающей поверхностью. Радиус грибной гифы на два порядка меньше радиуса корневого волоска, поэтому поверхность корня на единицу объёма (или веса) в 100 раз меньше поверхности гифы, т. е. для продукции одинаковой всасывающей зоны растению требуется в 100 раз больше материала, чем грибу [60]. Возникла способность к межклеточной регуляции развития микроорганизмов в кортексе корня, к образованию внутриклеточных симбиотических структур, а также к усвоению хитиноподобных метаболитов микросимбионта.

Эктотрофная микориза – эволюционно более молодая форма симбиоза, формирование которой вызывается агариковыми базидиальными грибами, получила первоначальное развитие в триасе одновременно с голосеменными [51]. Заражение клеток грибами вызвало эволюцию защитных механизмов растений и привело к формированию лигни-

на – трёхмерного сложного полимера ароматических спиртов, второго по распространению в природе (после целлюлозы) полимера. В свою очередь, у грибов возникли ферментативные системы, разлагающие лигнин. Продукты разложения лигнина – гуминовые соединения являются основой почвенного гумуса. Таким образом, эктотрофная микориза вносит свой вклад в почвообразовательные процессы [60].

Эктотрофная микориза оказывает влияние на эволюцию растительных сообществ. В книге Дж. Харли и С. Смит [61] для оценки характера отношений между организмами в экосистемах предложена концепция «социального комплекса организмов». Центральным звеном этой концепции является новое представление о роли микоризы в экосистемах. В растительных сообществах растения многих видов разных возрастов и различных вегетационных слоёв оказываются взаимосвязанными посредством мицелия микоризных грибов, по которому минеральные вещества и углеводы способны перераспределяться в пределах сообщества от одних растений к другим. Микориза в таком сообществе выступает как некий интегрирующий механизм, определяющий его физиологическую целостность. В этой ситуации микориза, участвуя в перераспределении биогенных элементов, оказывает определённое воздействие на конкурентные отношения между растениями в сообществе. Успех в этой конкуренции в большей степени зависит от эффективности связей растений с микоризными грибами, чем от отношения растений между собой и, следовательно, обеспечивает эволюцию видов в направлении укрепления симбиотических связей с микосимбионтом.

Микоризные грибы взаимодействуют с широким спектром почвенных прокариотических организмов, образуя специфическую эконишу «микоризосферу» [62]. Взаимоотношения микоризных грибов с бактериями могут быть самыми разнообразными – от конкуренции до мутуализма. Анализ этих связей приводится в обзорах: Р. Линдерман [63]; А. Фиттер и Дж. Гарбай [64]. Микоризные грибы оказывают влияние на характер взаимоотношений с фитонематодами, фитопатогенными грибами, бактериями. Особое значение имеет симбиоз микоризных грибов с азотфиксирующими бактериями. Эндомикоризные грибы бобовых растений стимулируют фиксацию азота, осуществляемую клубеньковыми бактериями р. *Rhizobium* [65, 66].

С поверхности спор микоризных грибов рода *Glomus* изолируются азотфиксирующие бактерии *Azospirillum* [67]. Микоризация растений позволяет повысить численность азоспирилл в ризоплане в 10–100 раз [68].

Кроме грибов микоризообразователей, в тканях растений присутствуют эндофитные грибы. Эндофиты – это организмы, живущие внутри растений, но не вызывающие симптомов заболеваний и находящиеся с хозяином в мутуалистических отношениях. Эндофиты усиливают устойчивость растений к различным биотическим и абиотическим стрессам, что повышает их конкурентоспособность и даёт преимущество в борьбе за выживание [69]. Эндофитные грибы могут вызывать половую стерилизацию растения-хозяина, что вынуждает их размножаться вегетативно и ведёт к формированию клональной структуры популяции [70].

Растения как среда обитания микроорганизмов

Земная поверхность является более гетерогенной средой обитания, чем вода. Поэтому выход растений на сушу обусловил дифференциацию растительных организмов на различные по своему назначению органы и ткани. В процессе эволюционного развития у растений сформировались корни, стебли, листья, цветки, почки, семена, плоды. Эти органы растений представляют для микроорганизмов специфические экониши, которые пространственно значительно удалены друг от друга. Для обозначения этих экониш были предложены специфические термины. Филлосфера и филлоплана – надземные части растений и непосредственно поверхность листьев, ризосфера и ризоплана – зона вокруг корней и их поверхность, геммисфера – почки растений, спермосфера – семена. Освоение этих экониш бактериями происходило путём поселения на поверхности различных органов растений и внедрения непосредственно в растительные ткани. Анализ таксономического состава бактерий в различных эконишах, формируемых растениями, подробно изложен в книге Т.Г. Добровольской [23]. Автор отмечает, что большинство видов протеобактерий перешло вместе с растениями из водных в наземные экосистемы. В растительных сообществах они представлены различными экологическими группами: эккрисотрофы, факультативные и облигатные эндосимбионты, фитопатогены. Большинство этих бактерий являются актив-

ными фиксаторами азота – diaзотрофами [71]. Наиболее интересной в практическом отношении группой протеобактерий являются бактерии, получившие название PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria), которые стимулируют рост и развитие растений [72].

Экологические ниши, предоставляемые растениями, также колонизировались и грамположительными бактериями, которые, попадая с растительным опадом в почву, участвуют в процессах его разложения. Большинство грамположительных бактерий являются одновременно обитателями ризосферы и почвы (*Arthrobacter*, *Bacillus*, *Rhodococcus*, *Promicromonospora*, *Cellulomonas*) [23]. Грамположительные бактерии доминируют в фитосфере растений, произрастающих в аридном климате, поскольку они способны выживать в условиях повышенной инсоляции и высушивания.

Рассмотрим основные особенности ризосферы, ризопланы и филлопланы как среды обитания, в которых взаимоотношения микроорганизмов и растений строятся на основе трофических связей. В ризосфере корни как сами по себе являются источником органического углерода, так и источником экссудатов, выделяемых молодыми тканями вблизи корневых чехликов [73 – 76]. Корневой опад является производным корней: отмирающие клетки, секреты, лизаты и слизи. Они содержат различные органические и неорганические вещества в гораздо большем количестве, чем в листьях. Корнями может быть экссудировано около 25% или даже больше органического вещества от фиксированного углерода, и поэтому уровень бактериальной популяции в ризосфере в 10–1000 раз больше, чем в окружающей почве [75 – 77]. Результаты отдельного определения корневого и ризомикробного дыхания показали, что только около 40% ризосферного CO₂ составляет корневое дыхание, а около 60% – дыхание ризосферных микроорганизмов, разлагающих корневые выделения [78]. Ризосфера, по меньшей мере, должна рассматриваться как энергетически богатая среда, в которой многие бактериальные клетки запасают резерв в виде полибетагидрооксибутирата [79, 80]. Дистальная часть корня покрыта «муцигелем», имеющим растительное и микробное происхождение [81], который является веществом, сохраняющим влагу и резервные питательные вещества. Микробы активно колонизируют муцигель, но после развития на поверхности корня бактерии могут десорбироваться, что позволяет им заселять новые участки корня. Электрон-

но-микроскопическими исследованиями было показано, что после десорбции на поверхности корня остаются слизистые отпечатки, указывающие бывшее место прикрепления бактерий [82]. Несмотря на неравномерное распределение питательных веществ, в ризоплане были обнаружены десятки мест прикрепления микробных клеток [74].

В отличие от ризосферы и ризопланы, филлоплана является для микроорганизмов менее стабильной средой обитания. Обычные питательные вещества эндогенного и экзогенного происхождения в филлоплане, по сравнению с ризосферой, менее разнообразны химически и имеют большую амплитуду колебаний своих концентраций [74, 83]. В исследованиях с использованием изотопа ^{14}C показано, что в листовых экссудатах содержится менее 1% синтезированного углерода [84]. Главными факторами вариации очагов питательных веществ в филлоплане являются спорадичность событий и локальное выделение, ассоциированное с гидатодами или трещинами в кутикуле, которые связаны с состоянием погоды или ранениями растений.

Для филлопланы, находящейся под лучами солнца, характерны пигментированные формы бактерий, устойчивые к УФ-радиации и высушиванию. Одними из постоянных обитателей филлосферы являются розовоокрашенные факультативные метилотрофные бактерии (РОФМ) [85, 86]. Широкое распространение метилотрофов в филлосфере обусловлено функционированием в растительных сообществах метанольного цикла, поскольку метанол – естественный продукт метаболизма растений [87]. Сравнительно высокая плотность метиловых бактерий на единицу листовой поверхности (до 600 КОЕ/см²) свидетельствует об образовании ими своеобразного катаболического экрана, препятствующего поступлению в атмосферу C_1 – продуктов метаболизма растений, прежде всего метанола.

Бактерии на поверхности листьев располагаются вокруг устьиц и трещин в кутикуле, образуя своеобразные агрегаты. Распределение бактерий по поверхности листьев носит ярко выраженный микроразнообразный характер. Наряду с участками, полностью свободными от клеток, можно встретить зоны, заселённые как единичными клетками, так и микроколониями чистых культур и смешанными скоплениями, имеющими сложную организацию, получившими название «биоплёнки» [88]. В свете новой парадигмы, микроорганизмы как компоненты совместно эволюционирующих систем,

особенно прокариоты, формируют ассоциации с другими микробными клетками, которые позволяют найти защиту от вредных воздействий среды. Таким образом, микробная колонизация филлопланы, вариабельна и довольно редка. Тем не менее, на некоторых участках филлопланы может поддерживаться высокая плотность микробных популяций.

Заселение микроорганизмами растительных поверхностей, как специфических экониш, имеет определённое значение для хода эволюции растительных сообществ. Во-первых, на корнях и листьях растений, растущих в контролируемых и полевых условиях, был продемонстрирован горизонтальный перенос генов [89, 90]. Растительная поверхность представляет значительные возможности для переноса ключевых генов, оказывающих влияние на микробные признаки (вирулентность, устойчивость к антибиотикам). Во-вторых, вероятно агрегаты помогают выживать микроорганизмам и растениям, защищая индивидуальные клетки от высыхания, особенно если клетки находятся в матриксе [91, 92]. Группирование может так же способствовать устойчивости бактерий к антибиотикам, используемым в сельском хозяйстве. Наконец, локализация клеточных микробных пакетов на растительной поверхности может способствовать координации коллективных действий группы через клеточные сигналы. Например, через использование репортёрных генных конструкций [93].

Совместная эволюция бактерий и растений привела не только к освоению растительных экониш, но и формированию взаимовыгодных для растений и микроорганизмов симбиотических, а также и антагонистических связей, которые обусловили появление фитопатогенных микроорганизмов. Все современные симбиотические и ассоциативные системы являются результатом совместной эволюции микроорганизмов и растений. На первом этапе развития этих систем микросимбионты выступали как паразитирующие организмы. Поэтому не всегда просто распознать тип взаимодействия растения и микроорганизма [94, 95]. Например, «полезные» симбионты могут быть не всегда полезными, а предположительно вредные патогены могут некоторое время совершенно безвредно существовать на листьях эпифитно или эндофитно и проявить себя только в патогенной фазе [96 – 98]. Например, агробактерии, являясь типичными обитателями почвы, могут существовать не только в виде патогена, но и ассоциативного партнёра [99].

За пределами внимания исследователей до последнего времени оставались микроорганизмы, колонизирующие внешние и внутренние органы растений, но не образующие каких-либо специальных структур (клубеньки, арбускулы). Эти микроорганизмы живут в условиях ассоциации с растениями, формируя своеобразную микробную экосистему. В настоящее время известно много примеров положительного влияния микробов, живущих в ассоциации с растениями. Эти взаимовыгодные, но морфологически не очень очерченные отношения, получили название ассоциативного симбиоза, а микроорганизмы, живущие в ассоциации, – ассоциативными. Большинство ассоциативных бактерий (особенно ризосферных) относятся к группе PGPR, например, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*. Они являются факультативными, малоспециализированными эктосимбионтами растений. Развитие симбиоза этих бактерий с растениями является многостадийным процессом, который включает: преинфекционные взаимодействия, инфицирование хозяина и онтогенез системы, функционирование симбиоза (метаболическая интеграция партнёров), и завершается выходом бактерий из симбиотической фазы жизненного цикла. Бактерии, обладающие свойствами PGPR, взаимодействуют с растениями путём использования тех же клеточных продуктов и функций, что и для адаптации к условиям почвы: поверхностные полисахариды важны для адгезии на корнях, сидерофоры и антибиотики – для исключения конкурирующих организмов из ризосферы, фиксация азота – для снабжения растений азотом. У PGPR имеются разнообразные пути метаболизма фитогормонов, включая синтез ауксинов, цитокининов и гиббереллинов, а также деградацию предшественников этилена, благодаря чему эти бактерии стимулируют рост корней и экскрецию ими С-соединений [100 – 102].

Заключение

Таким образом, эволюция растений представляется как совместная эволюция микробно-растительных сообществ (биоценозов), в которых взаимная адаптация организмов основана на передаче между ними питательных веществ и энергии. Эволюция таких сообществ шла в направлении от усиления взаимной адаптации партнёров на основе пространственных и трофических связей до совместной регуляции взаимодействующих генов и интеграции геномов партнёров. В результате такой эволюции выработалась особая (инте-

ративная) стратегия адаптации – симбиоз, которая принципиально отличается от индивидуальных адаптаций, обусловленных морфофизиологическими или поведенческими реакциями свободноживущих организмов. По степени зависимости от хозяина выделяют [102] три формы симбиоза: а) факультативный – симбиоз осуществляется благодаря тем же генам и функциям микроорганизмов, что и для адаптации к внешней среде; б) экологически облигатный – колонизация хозяина с использованием функций/генов, не используемых вне симбиоза (симбиоз является адаптивно значимой стадией жизненного цикла); в) генетически облигатный – хозяин является единственно возможной средой обитания, а автономное существование микросимбионта не возможно в связи с утратой генов, кодирующих обязательные функции.

Эволюция биоценоза (экологическая сукцессия) является первым этапом развития сообществ. В ходе её изменяется состав сообщества, его тип и характер трофических связей, заселяются новые экониши, но степень интегрированности компонентов системы остаётся прежней. В результате биоценоз превращается в климаксную экосистему, в которой все экониши заполнены. Второй, принципиально новый, этап эволюции – это эволюция симбиотических отношений. В отличие от эволюции биоценоза, она основывается на повышении интегрированности партнёров, усилении их взаимной зависимости, что в итоге может приводить к преобразованию надорганизменной системы в единый организм (эукариотическая клетка, лишайники). Необходимо отметить, что эти два этапа эволюции не следовали друг за другом, а проходили параллельно.

Изучение феномена симбиотических взаимоотношений микроорганизмов и растений, сложившихся в ходе их совместной эволюции, позволит существенно расширить представления о механизмах формирования надорганизменных систем, а также наметить пути их направленного улучшения. Современные методы биотехнологии и геной инженерии, основанные на знаниях молекулярных механизмов формирования симбиозов, открывают широкие перспективы для направленного конструирования и селекции новых микробно-растительных систем с заранее заданными полезными свойствами. Для существенно го повышения эффективности микробно-растительных взаимодействий необходимо сделать объектом селекционной работы симбио-

тическую систему как единое целое. Повышенная активность симбиоза с микроорганизмами у дикорастущих форм растений, а также совместный контроль партнёрами эффективности симбиоза были показаны при изучении как бобовых, так и не бобовых культур [103]. Это говорит о возможности разработки универсальной стратегии селекции растений, которая позволит создавать принципиально новые сорта, способные полностью развиваться не только за счёт использования агрохимикатов, но и благодаря взаимодействию с симбиотическими микроорганизмами.

Глобальное загрязнение окружающей среды затронуло все сферы обитания живых организмов. Растительно-микробные ассоциации и симбиозы в силу взаимовыгодного сосуществования партнёров имеют большие преимущества при выживании в неблагоприятных условиях окружающей среды. При этом их выживание обусловлено не только повышением толерантности к ксенобиотикам, но активным удалением токсикантов из сферы обитания [104]. Это свойство нашло практическое применение для восстановления загрязнённых объектов в виде технологий фиторемедиации, основанных на эффективности ризосферных процессов. Основной особенностью использования в биоремедиации микробно-растительных систем является их универсальность, т. е. возможность их применения для очистки природной среды от самых различных загрязнителей. Способность микроорганизмов положительно влиять на очистку почв с помощью растений определяется синтезом биологически активных веществ, улучшением минерального питания растений, их защитой от фитопатогенов. Исследования роли микробно-растительных ассоциаций и симбиозов в процессах деградации поллютантов и создание на их основе новых биотехнологий очистки окружающей среды представляют огромный интерес, поскольку, затрагивают такие серьёзные вопросы, как миграция загрязнителей по пищевым цепям, проблема качества продуктов питания, медицинские и санитарно-эпидемиологические аспекты.

Литература

1. Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного полифункционализма. Л., 1985. 544 с.
2. Уголев А.М. Трофологические проблемы биосферы // В.И. Вернадский и современная наука. Л., 1988. С. 19-22.

3. Заварзин Г.А. Становление биосферы // Микробиология. 1997. Т. 66, № 6. С. 725-734.
4. Заварзин Г.А. Протеобактерии: Экологический принцип в систематике прокариот // Природа. 1990. № 5. С. 8-17.
5. Заварзин Г.А. Эпиконтинентальные содовые водоёмы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиология. 1993. Т. 62, № 5. С.789-800.
6. Заварзин Г.А., Жилина Т.Н., Кевбрин В.В. Алкалофильное микробное сообщество и его функциональное разнообразие // Микробиология. 1999. Т. 68, № 5. С. 579-599.
7. Margulis L. Origin of eukaryotic cells. New Haven: Yale Univ. Press. 1970. 349 p.
8. Margulis L. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukaryota: phylogenetic classification of life // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 1071-1076.
9. Sogin M.L. Early evolution and origin of eukaryotes // Curr. Opin. Genet. Devel. 1991. V. 1. P. 457-563.
10. Zerges W. Does complexity constrain organelle evolution? // Trends in Plant Sci. 2002. V. 7. № 4. P. 175-182.
11. Kurgens P. Structure and phylogeny of *Cyanophora* species // Symbiosis: Mechanisms and Model Systems / Ed. Seckbach J. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ. P. 259-272.
12. Loffelhardt W., Bohnert H.J. The cyanelle (muroplast) of *Cyanophora paradoxa*: a paradigm for endosymbiotic organelle evolution // Symbiosis: Mechanisms and Model Systems / Ed. Seckbach J. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ. P. 113-130.
13. Martin W., Stoebe B., Goremykin V., Hansmann S., Hasegawa M., Kawallik K.V. Gene transfer to the nucleus and the evolution of chloroplasts // Nature. 1998. V. 393. № 6681. P. 162-165.
14. Martin W., Rujan T., Richly E., Hansen A., Cornelsen S., Lins T., Leister D., Stoebe B., Hasegawa M., Penny D. Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial and chloroplast genomes reveals plasmid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. № 19. P. 12246-12251.
15. Krajcovic J., Ebringer L., Schwartzbach S.D. Reversion of endosymbiosis? The case of bleaching in *Euglena* // Symbiosis: Mechanisms and Model Systems / Ed. Seckbach J. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ. P. 187-206.
16. Вольберг М.М. Взаимодействие популяций микроводорослей и бактерий в модельной системе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 26 с.
17. Глаголева О.Б. Экофизиология почвенных альгобактериальных ассоциаций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 27 с.
18. Hellebust J.A. Extracellular product: Algal physiology and biochemistry // Botany Monogr. 1974. V. 10. P. 838-864.

19. Chrost R.J., Siuda W. Some factors affecting the heterotrophic activity of bacteria in lake // *Acta Microbiol. Polon.* 1978. V. 27, № 2. P. 129-136.
20. Зенова Г.М., Штина Э.А., Дедыш С.Н. и др. Экологические связи водорослей в биоценозах // *Микробиология.* 1995. Т. 64, № 2. С. 149-164.
21. Nicolov N.N., Kostova K.P., Vaklinova St.G. Relationship of symbiosis between unicellular green algae and nitrogen fixation bacteria // *Endocytobiol.* 1983. V. 2. P. 623-630.
22. Dryanovska O.A., Zakova N.S. Combined cultivation of *Rhizobium leguminosarum* with *Chlamidomonas reinhardi* // Докл. Болгарской АН. 1985. Т. 38, № 10. С. 1383-1385.
23. Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. 282 с.
24. Таутс М.И. Фенольные соединения бактериальной культуры хлореллы и некоторая их характеристика // *Физиология растений.* 1983. Т. 30, № 2. С. 332-340.
25. Максимова И.В., Сидорова О.А. Светозависимый антибактериальный эффект водорослей и его экологическое значение // *Гидробиол. журн.* 1986. Т. 22, № 6. С. 3-11.
26. Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М.: Наука, 1977. 264 с.
27. Мишустина И.Е. Экологический аспект в изучении таксономического положения морских микроорганизмов // *Успехи микробиологии.* М.: Наука, 1978. Т. 13. С. 106-116.
28. Михайлов В.В., Кузнецова Т.А., Еляков Г.Б. Морские микроорганизмы и их вторичные биологически активные метаболиты. Владивосток: Дальнаука, 1999. 131 с.
29. Кондратьева Л.М., Тен Хак Мун А. Микробное население штормовых выбросов макрофитов // *Морская микробиология.* Владивосток: Изд-во Дальневосточ. ун-та, 1995. С. 88-96.
30. Заварзин Г.А. Особенности эволюции прокариот // *Эволюция и биоценотические кризисы.* М.: Наука, 1987. С. 144-158.
31. Штина Э.А. Динамика развития водорослей в техногенно нарушенных землях / *Биодинамика почв.* III Всесоюз. Симпоз. Таллин, 1988. С. 7.
32. Зенова Г.М. Актиномицеты в биогеоценозах // *Почвенные микроорганизмы как компоненты биогеоценоза.* 1984. М.: Наука, С.162-170.
33. Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. Актиномицеты в наземных экосистемах // *Журн. общ. биологии.* 1994. Т. 55, № 2. С. 198-210.
34. Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: Геос, 2001. 257 с.
35. Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2005. 336 с.
36. Широких А.А. Микрофлора и биологическая активность выработанных торфяников в процессе их рекультивации: Дис. ...канд. биол. наук. Минск: ИМ АН БССР, 1990. 153 с.
37. Широких А.А. Комплекс эпифитно-сапротрофных бактерий выработанного торфяника в условиях естественного зарастания / *Луга на болотах: Сб. науч. тр. КЛОС. Киров, 1993. С. 53-60.*
38. Широких А.А. Бактерии – спутники почвенных водорослей. / *На торфяных почвах: Сб. науч. тр. КЛОС. Киров, 1993. С. 84-88.*
39. Широких А.А., Широких И.Г., Полянская Л.М. Профильное распределение численности и биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистых почвах Кировской области // *Почвоведение.* 2001. № 7. С. 845-851.
40. Широких И.Г., Широких А.А. Микробные сообщества кислых почв Кировской области. Киров, 2004. 328 с.
41. Дедыш С.Н. Специфика микробного комплекса напочвенных разрастаний водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.
42. Дедыш С.Н., Зенова Г.М., Добровольская Т.Г., Грачёва Т.А. Структура альгоценозов, формирующихся в период «цветения» почвы // *Альгология.* 1992. Т. 2, № 2. С. 63-69.
43. Широких А.А., Широких И.Г., Шуплецова О.Н. Ассоциативные мегилобактерии и их влияние на растение in vitro // *Вестник РАСХН,* 2005. № 6. С. 74-77.
44. Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Растения как центры формирования бактериальных сообществ // *Журн. общ. биологии.* 1993. Т. 54, № 2. С. 183-199.
45. Широких И.Г., Широких А.А. Микробно-растительные взаимодействия в фитоценозах // *Мат. науч. сессии Росс. Акад. Естествознания. Киров, 2004. С. 215-217.*
46. Taylor T.N., Hass H., Kerp H. A cyanolichen from the Lower Devonian Rhynie Chert // *Amer. J. Bot.* 1997. V. 84. № 7. P. 992-1004.
47. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987. 404 с.
48. Hueber F.M. Rotted wood-alga-fungus: history and life of *Prototaxites* // *Abstr. XVI Intern. Bot. Congr.* 1999. P. 2844.
49. Hueber F.M. Rotted wood-alga-fungus: history and life of *Prototaxites* Dawson 1859 // *Rev. Paleobot. Palynol.* 2001. V. 116. P. 123-158.
50. Selosse M.A. *Prototaxites*: a 400 myr old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or lichen? // *Mycol. Res.* 2002. V. 106. Pt 6. P. 642-644.
51. Каратыгин И.В. Грибы как компоненты экосистем прошлого // *Бот. журн.* 2005. Т. 90, № 9. С. 1297-1318.
52. Новогрудский Д.М. Лишайники и целлюлозоразрушающие микроорганизмы // *Микробиология.* 1949. Т. 18, № 6. С. 519-524.
53. Каратыгин И.В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 116 с.
54. Kidston R., Lang W.H. On old red Sandstoneplants showings structure from the Rhynie chert bed (Aberdeenshire). Part 5 // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh.* 1921. V. 52. P. 855-902.

55. Pirozynski K.A., Dalpe Y. Geological history of the Glomaceae with particular reference to mycorrhizal symbiosis // *Symbiosis*. 1989. V. 7. P. 1-36.
56. Taylor T.N. Fungal associations in the terrestrial palaeoecosystems // *TREE*. 1990. V. 5. № 1. P. 21-25.
57. Simon L. Phylogeny of the *Glomales* – deciphering the past to understand the present // *New Phytologist*. 1993. V. 133, № 1. P. 95-101.
58. Taylor T.N., Hass H., Remy W., Kerp H. The oldest fossil lichen // *Nature*. 1995. V. 378. № 6554. P. 244.
59. Генетика развития растений / Л.А. Лутова, Н.А. Проворов, О.Н. Тиходеев И.А. Тихонович. СПб.: Наука, 2000. С. 344-384.
60. Дьяков Ю.Т. Грибы и растения // *Природа*, 2003. № 5. С. 73-78.
61. Harley J.L., Smith S.E. Mycorrhizal symbioses. London – N.Y., 1983. 484 p.
62. Rambelli A. The rhizosphere of mycorrhizae // *Ectomycorrhizae* / Eds. G.L. Marks, T.T. Koslowski. N.Y.: Academy Press, 1973. P. 299-343.
63. Linderman R.G. Mycorrhizal interactions with the Rhizosphere microflora: The mycorrhizosphere effect // *Phytopathology*. 1988. V. 78, № 3. P. 366-371.
64. Fitter A.H., Garbaye J. Interaction between mycorrhizal fungi and other soil organisms // *Plant and Soil*. 1994. V. 159, № 1. P. 123-132.
65. Проворов Н.А., Борисов А.Ю., Тихонович И.А. Сравнительная генетика и эволюционная морфология симбиозов растений с микробами-азотфиксаторами и эндомикоризными грибами // *Журн. общ. биол.* 2002. Т. 63, № 6. С.451-472.
66. Daft M.J., Clelland D.M., Gardner I.C. Symbiosis with endomycorrhizas and nitrogen-fixing organisms // *Proc. Roy. Soc. Edinburg. Sect. B*. 1985. V. 85, № 3-4. P. 283-298.
67. Tilak K.V., Li C.Y., Ho I. Occurrence of nitrogen-fixing *Azospirillum* in vesicular arbuscular mycorrhizal fungi // *Plant and Soil*. 1989. V. 116, № 2. P. 286-288.
68. Ключников А.А., Кожевин П.А. Динамика популяции *Pseudomonas fluorescens* и *Azospirillum brasilense* при формировании везикулярно-азбускалярной микоризы // *Микробиология*. 1990. Т. 59, № 4. С. 651-655.
69. Благовещенская Е.Ю., Дьяков Ю.Т. Эндофитные грибы злаков // *Микология и фитопатология*. 2005. Т. 39, № 3. С. 1-15.
70. White J.F., jr. Endophyte-host association in grasses. IX. A proposal concerning origin and evolution // *Mycologia*. 1988. V. 80. P. 442-446.
71. John H.A., Robin F.H. The Ecology and Biogeography of Microorganisms on Plant Surfaces // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2000. V. 38. P. 145-180.
72. Bashan Y., Holguin G. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB// *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30, № 8/9. P. 1225-1228.
73. Bowen G.D., Rovira A.D. The rhizosphere: the hidden half of the hidden half. // *Plant Roots: The Hidden Half* / Ed. by Y. Waisel, A. Eshel, U. Kafkafi. 1991. 29. P. 641-669. New York: Dekker. 948 p.
74. Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. *Plant Roots: The Hidden Half*. New York: Dekker. 1996. 1002 p.
75. McCully M.E. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1999. V. 50. P. 695-718.
76. Olsson S., Persson P. The composition of bacterial populations in soil fractions differing in their degree of adherence to barley roots. // *Appl. Soil Ecol.* 1999. V. 12. P. 205-215.
77. Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 175 с.
78. Кузьяков Я.В., Ларионова А.А. Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO₂ из почвы (обзор) // *Почвоведение*. 2006. № 7. С. 842-854.
79. Maloney P.E., van Bruggen A.H.C., Hu S. Bacterial community structure in relation to the carbon environments in lettuce and tomato rhizospheres and in bulk soil. // *Microb. Ecol.* 1997. V. 34. P. 109-117.
80. Semenov A.M., van Bruggen A.H.C., Zelenev V.V. Moving waves of bacterial populations and total organic carbon along roots of wheat. // *Microb. Ecol.* 1999. 37. P. 116-128.
81. Foster R.C., Rovira A.D., Cock T.W. *Ultrastructure of the Root-Soil Interface*. St Paul, MN: Am. Phytopathol. Soc., 1983. P. 8-9.
82. Гузев В.С., Куличевская И.С., Звягинцев Д.Г. Сканирующая электронная микроскопия при изучении взаимодействия микроорганизмов с растениями // *Микроорганизмы как компоненты биогеоценоза*. М.: Наука, 1984. С. 92-107.
83. Mechaber W.L., Marshall D.B., Mechaber R.A., Jobe R.T., Chew F.S. Mapping leaf surface landscapes. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1996. V. 93. P. 4600-4603.
84. Frossard R., Fokkema N.J., Tietma T. Influence of *Sporobolomyces roseus* and *Cladosporium clado-sporioideas* on leaching of ¹⁴C-labelled assimilates from wheat leaves. // *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1983. V. 80. P. 289-296.
85. Романовская В.А., Столяр С.М., Малащенко Ю.Р. Распространение бактерий рода METHYLOBACTERIUM в различных экосистемах Украины // *Микробиол. журн.* 1996. Т. 58, № 3. С. 3-10.
86. Austin B., Goodfellow M. *Pseudomonas mesophilica*, a new species of pink bacteria isolated from leaf surfaces // *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1979. V. 29. № 1. P. 373-378.
87. Fall R. Cycling of methanol between plants, methylotrophs and the atmosphere // *Microbial growth on C1 compounds* / Eds. Lidstrom M.E., Tabita F.R. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1996. P. 343-350.
88. Заварзин Г.А. Микробная география // *Журн. общ. биол.* 1994. Т. 55. № 1. С. 5-12.

89. Kroer N., Barkay t., Sorensen S., Weber D. Effect of root exudates and bacterial metabolic activity on conjugal gene transfer in the rhizosphere of marsh plant. // FEMS Microbiol. Ecol., 1998. V. 25. P. 375-384.
90. Normander B., Christensen B.B., Molin S., Kroer N. Effect of bacterial distribution and activity on conjugal gene transfer on the phylloplane of the bush bean (*Phaseolus vulgaris*). Appl. Environ. Microbiol., 1998. V. 64. P. 1902-1909.
91. Denny T.P. Involvement of bacterial polysaccharides in plant pathogenesis. // Annu. Rev. Phytopathol., 1995. V. 33, P. 173-197.
92. Reinhold-Hurek B., Hurek T. Life in grasses: diazotrophic endophytes // Trends Microbiol., 1998. № 6. P. 139-144.
93. Costerton J.W., Lewandowski Z., Caldwell D.E., Korber D.R., Lappin-Scott H.M. Microbial biofilms. // Annu. Rev. Microbiol., 1995. № 49. P. 711-745.
94. Pawlowski K., Bisseling T. Rhizobial and actinorhizobial symbioses: What are the shared features? // Plant Cell, 1996. V. 8. P. 1899-1913.
95. Preston G.M., Haubold B., Rainey P.B. Bacterial genomics and adaptation to life on plants: implications for the evolution of pathogenicity and symbiosis // Curr. Opin. Microbiol., 1998. 1. P. 589-597.
96. Dangel J.L. Bacterial Pathogenesis of Plants and Animals. 1994. Berlin: Springer-Verlag. 343 p.
97. Douglas A.E. Symbiotic interactions. Oxford N.Y.; Toronto: Oxford Univ. Press, 1994. 148 p.
98. Beattie G.A., Lindow S.E. Bacterial colonization of leaves: a spectrum of strategies // Phytopathology, 1999. V. 89. P. 353-359.
99. Чумаков М.И. Оценка эффективности ассоциативного взаимодействия *Agrobacterium radiobacter* 5Д-1 с пшеницей // Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. М.: Наука, 2005. С. 160-179.
100. Costacurta A., Vanderleyden J. Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria // Crit. Rev. Microbiol., 1995. V. 21, № 8. P. 1-8.
101. Bloumberg G., Lugtenberg B.J.J. Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria // Curr. Opin. Plant Biol., 2001. V. 4. P. 343-350.
102. Проворов Н.А. Молекулярные основы симбиогенной эволюции: от свободноживущих бактерий к оргanelлам // Журн. общ. биол. 2005. Т. 66, № 5. С. 371-388.
103. Tikhanovich I.A., Kozhemyakov A.P., Provorov N.A. et al. Genetic potential of plants for improving the beneficial microbe interaction // Biological Fixation of Nitrogen for Ecology and Sustainable Agriculture. Berlin; Heidelberg, 1997. P. 191-194.
104. Назаров А.В., Иларионов С.А. Потенциал использования микробно-растительного взаимодействия для биоремедиации // Биотехнология, 2005. № 5. С. 54-62.

УДК 542.65:576.8.093

Экологический аспект феномена микроорганизм-ассоциированного кристаллогенеза

© 2008. А. К. Мартусевич¹, О. Б. Жданова²

¹Нижегородский научно-исследовательский институт травматологии и ортопедии

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия

Наряду с уже установленным фактом кристаллообразования как производной исходных растворов солей и органических соединений совершенно неизученной проблемой является гипотетическая роль микроорганизмов как инициаторов кристаллогенеза. Статья включает данные об участии в кристаллогенезе бактерий, вирусов, грибов. Современное состояние этой проблемы позволяет сделать вывод о том, что медико-биологическая значимость микробной инициации кристаллогенеза практически не описана.

The fact of crystallogenesis initiation by means of salt connections and organic connections has already been stated. But the hypothetic role of microorganisms in crystallogenesis initiation has not been studied. The article includes the data dealing with bacteria, viruses, fungi participation in crystallogenesis. Modern state of the problem shows that medicine-biological importance of microbial crystallogenesis initiation has not yet been scrutinized.

Значение кристаллографии, как науки, вытекает из чрезвычайной распространенности кристаллического состояния вещества. Так как с кристаллами приходится иметь дело практически во всех сферах человечес-

кой деятельности, то развитие почти каждой отрасли народного хозяйства выдвигает целый ряд важных кристаллографических задач. Сюда относится, прежде всего, задача получения высококачественных кристалли-