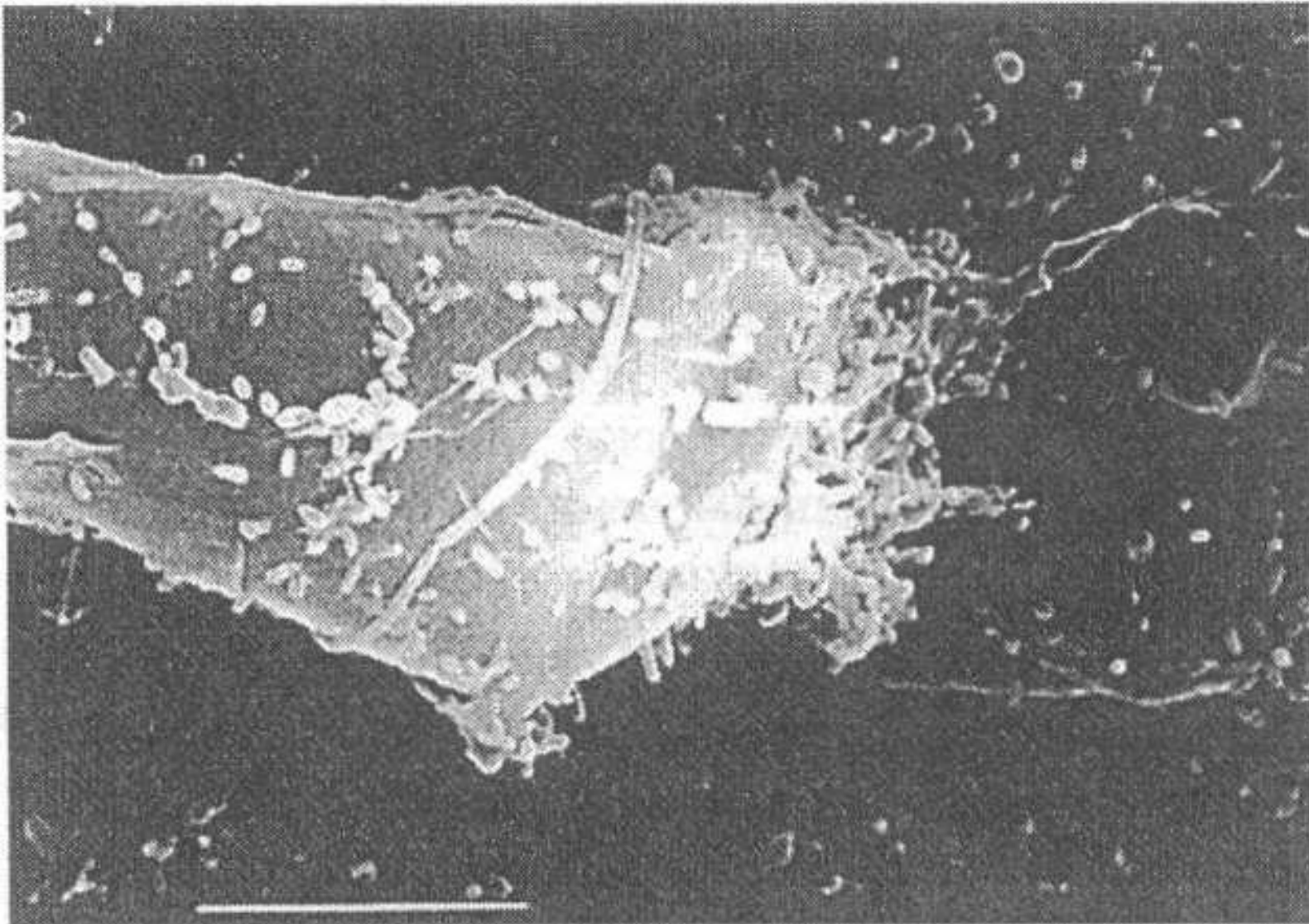


Прокариоты в сельском хозяйстве



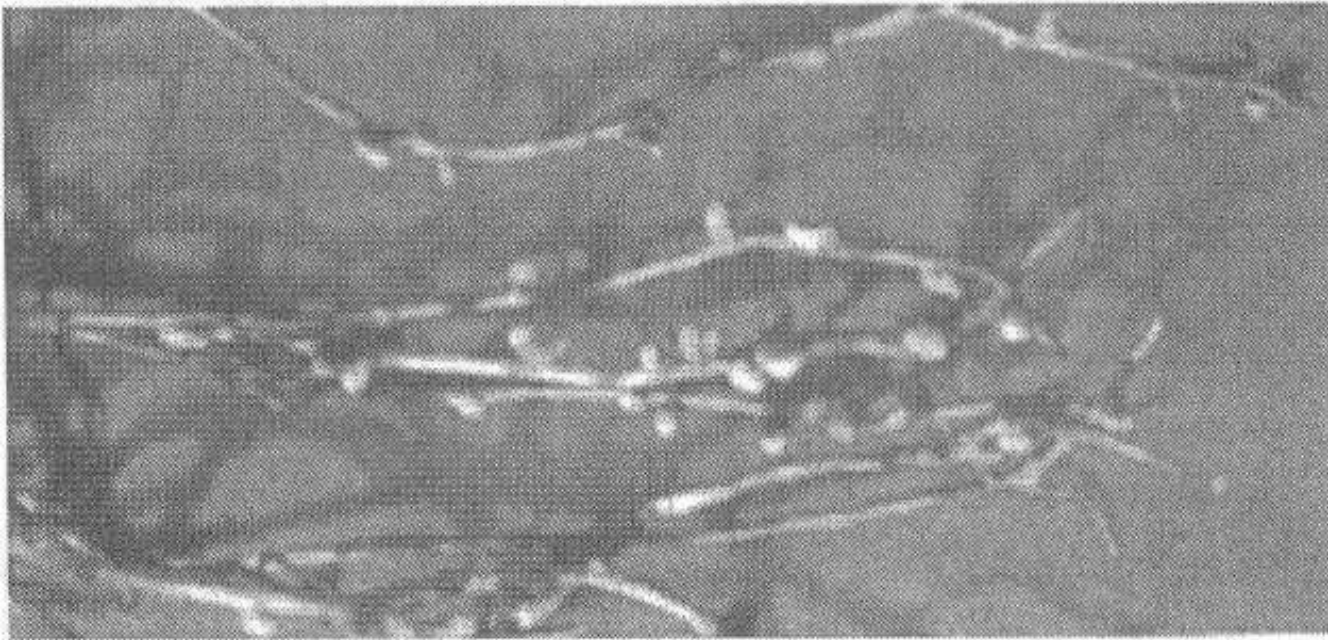
Колонизация корней растения бактериями. Особую часть ризосферы составляет ризоплана — поверхность корня, на которой бактерии остаются прочно прикрепленными после многократного отмывания. Микрофотография корня пшеницы с бактериями ризопланы. Шкала 10 мкм.

Применение микробных инокулятов для производства продуктов питания и улучшения почв

Микроорганизмы	Функция	Обрабатываемые культуры	Инокулированная площадь в среднем за год, га
<i>Anabaena</i>	Биоудобрение	Рис	$2 \cdot 10^6$
<i>Azospirillum</i>	Биоудобрение	Зерновые (в основном <i>Triticum durum</i> и <i>Zea mays</i>) и кормовые злаки	$1,5-2 \cdot 10^5$
<i>Rhizobium</i>	Биоудобрение	Кормовые бобовые и зернобобовые	$2-2,4 \cdot 10^7$
<i>Frankia</i>	Биоудобрение	Деревья не из семейства бобовых (<i>Alnus</i> , <i>Casuarina</i> , <i>Myrica</i>)	$0,5-1 \cdot 10^3$
<i>Bacillus subtilis</i> <i>B. thuringiensis</i> <i>Pseudomonas</i>	Средство биологической борьбы с вредителями	Различные сельскохозяйственные культуры и деревья	$0,5-1 \cdot 10^5$

Штаммы бактерий, генетически модифицированные для использования в сельском хозяйстве

Микроорганизм	Модификация	Цель генетической модификации
<i>Agrobacterium radiobacter</i>	Делеция генов <i>tra</i> из плазмиды pAgK84	Безопасность применения для борьбы с корончатым галлом
Виды <i>Clavibacter</i> и <i>Pseudomonas</i>	Введение гена эндотоксина из <i>Bacillus thuringiensis</i>	Предотвращение повреждения растений насекомыми (см. разд. 34.4.2)
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	Введение дополнительных копий <i>nif</i> -генов	Усиление фиксации N ₂
<i>Pseudomonas syringae</i>	Делеция <i>inaZ</i> (ген кристаллизации воды)	Борьба с повреждением растений морозом
<i>Rhizobium meliloti</i>	Введение дополнительных копий <i>nif</i> -генов или генов усиленного транспорта дикарбоновых кислот (гены <i>dct</i>)	Усиление фиксации N ₂



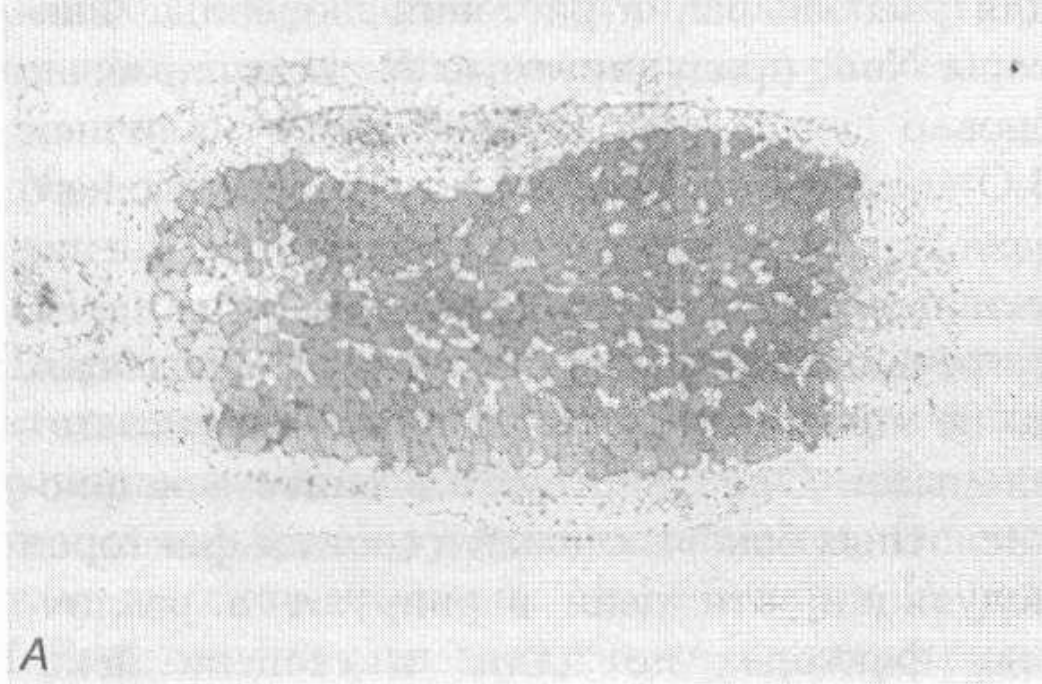
Симбиоз *Rhizobium* и бобового растения. Показана корневая система растения *Vicia faba* (боб конский) с клубеньками, образованными соответствующим микросимбионтом *Rhizobium leguminosarum* биовар *viciae*. Биовары различаются рядом физиологических свойств.

Виды *Rhizobium* и их растения-хозяева.

Таксономическая классификация внутри сем. Rhizobiaceae постоянно совершенствуется. Например, некоторые ризобии из фасолевой группы, вызывающие образование клубеньков у *Phaseolus vulgaris* и *Leucaena* sp., отнесены в настоящее время к новому виду — *Rhizobium tropici*.

Для фотосинтезирующих ризобиев, выделенных из стеблевых клубеньков *Aeschynomene*, предложен новый род *Photorhizobium*. Приведенный список видов *Rhizobium* и их растений-хозяев неполный

Род/вид	Растения-хозяева	Русские названия растений
<i>Rhizobium leguminosarum</i> биовар <i>viciae</i> биовар <i>phaseoli</i> биовар <i>trifolii</i>	<i>Pisum, Lens, Vicia</i> <i>Phaseolus</i> <i>Trifolium</i>	Горох, чечевица, вика Фасоль Клевер
<i>Rhizobium meliloti</i> (= <i>Sinorhizobium meliloti</i>)	<i>Medicago, Melilotus, Trigonella</i>	Люцерна, донник
<i>Rhizobium loti</i>	<i>Lotus</i>	Лядвенец
<i>Rhizobium galegae</i>	<i>Galega</i>	
<i>Rhizobium</i> spp.	<i>Leucaena, Acacia, Robinia</i>	Акация
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	<i>Glycine</i>	Соя
<i>Bradyrhizobium</i> spp.	<i>Cajanus, Vigna, Arachis, Macroptilium</i>	Вигна, арахис
<i>Azorhizobium caulinodans</i>	Стеблевые и корневые клубеньки <i>Sesbania</i>	Сесбания
<i>Sinorhizobium fredii</i>	<i>Glycine</i>	Соя



A

Внутренняя структура клубенька.

А. Продольный срез 21-суточного клубенька, индуцированного *Rhizobium leguminosarum* биовар *viciae* на растении *Vicia hirsuta*.

Инфицированные клетки растения (видны как темные) целиком заполнены бактериями (окрашены толуидиновым синим); немногие клетки растения (видны как белые) не инфицированы. Внутри инфицированной ткани видны зоны, схематически представленные в части

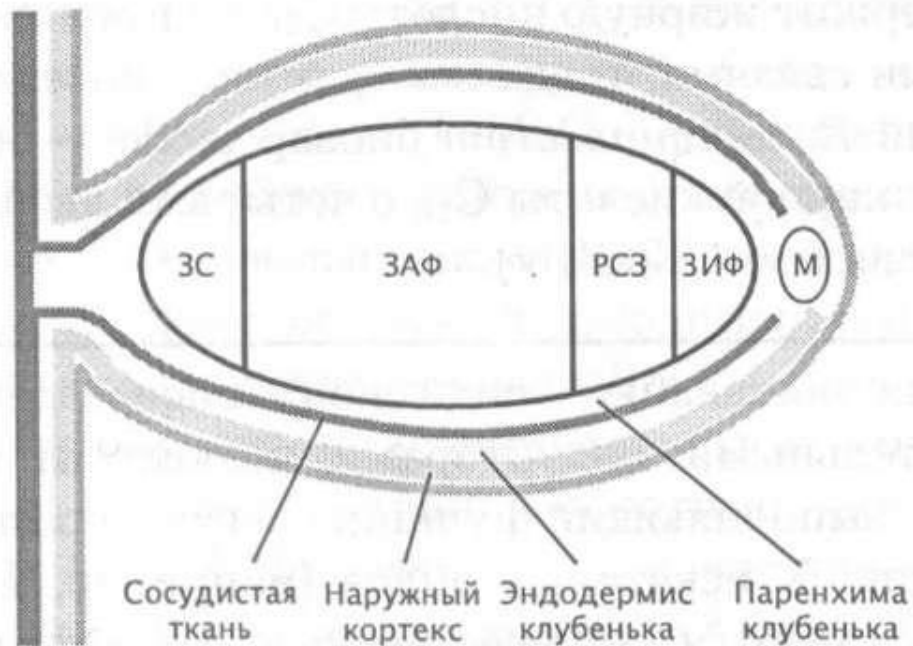
Б. М — меристематическая зона;

ЗИФ — зона инфицирования, содержащая инфекционные нити;

РСЗ — ранняя симбиотическая зона, в которой бактерии дифференцируются в бактериоиды;

ЗАФ — зона азотфиксации, в которой бактерии фиксируют азот;

ЗС — зона старения.



Б

Сосудистая
ткань

Наружный
кортекс

Эндодермис
клубенька

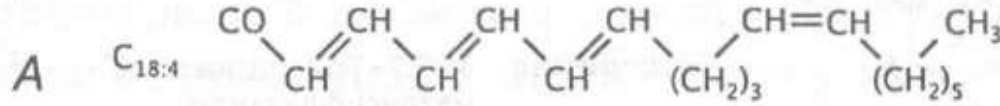
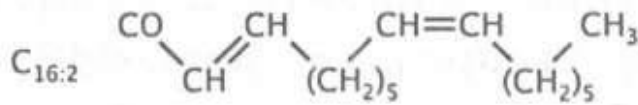
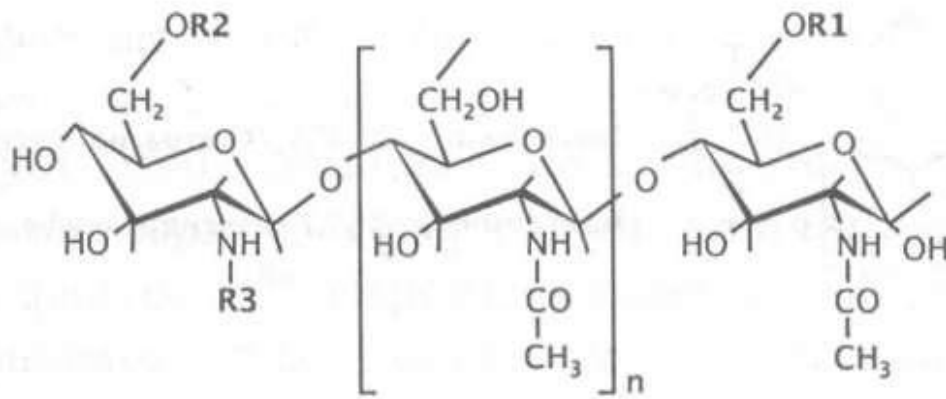
Паренхима
клубенька

Химическое строение факторов образования клубеньков у *Rhizobium*.

А. Основная структура хитоолигосахаридной цепи из β -1,4-связанных остатков N-ацетилглюкозамина. А,

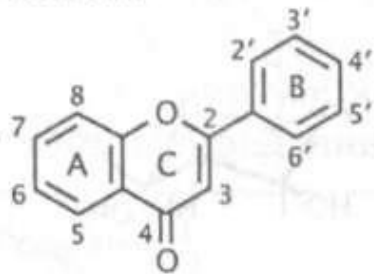
Б. Специфичность этой молекулы в отношении хозяина обеспечивают специфические модификации остатков R1 (SO₃⁻ или H), R2 (H или Ac) и боковых жирно-кислотных цепей (R3), которые могут различаться длиной и степенью ненасыщенности. Поскольку из данного вида или биовара могут быть выделены различные факторы Nod, предложена унифицированная номенклатура,

согласно которой NodRm1 теперь обозначают как NodRm-IV(S), причем Rm означает *R. meliloti*, IV —четыре остатка глюкозамина и S — наличие сульфатной группы на редуцирующем конце молекулы. У *R. leguminosarum* биовар *viciae* (Rlv) факторами нодуляции могут быть либо тетра-(IV), либо пента-(V)-олигосахариды, состоящие из остатков глюкозамина. Последние ацетилированы (Ac) на нередуцирующем конце и не несут сульфатной группы.



	n	R1	R2	R3	Обозначение
<i>Rhizobium meliloti</i>	2	SO ₃ ⁻	H	C _{16:2}	NodRm1 NodRm-IV(S)
	2	SO ₃ ⁻	Ac	C _{16:2}	NodRm-IV(Ac, S)
<i>Rhizobium leguminosarum</i>	2	H	Ac	C _{18:4}	NodRlv-IV(Ac)
биовар <i>viciae</i>	3	H	Ac	C _{18:4}	NodRlv-V(Ac)

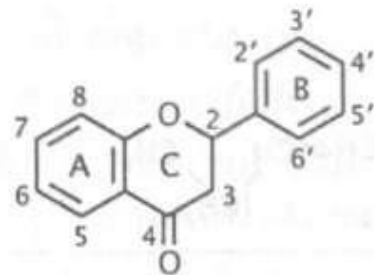
Флавоны



Лютеолин: 3',4',5,7-Тетрагидроксифлавоны

Апигенин: 4',5,7-Тригидроксифлавоны

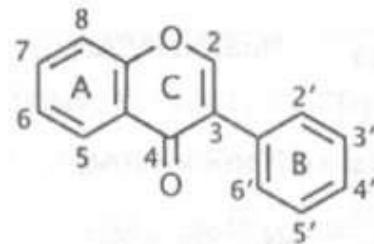
Флаваноны



Нарингенин: 4',5,7-Тригидроксифлаванон

Гесперитин: 3',5,7-Тригидрокси-4'-метоксифлаванон

Изофлавоны



Даидзеин: 4',7-Дигидроксиизофлавоны

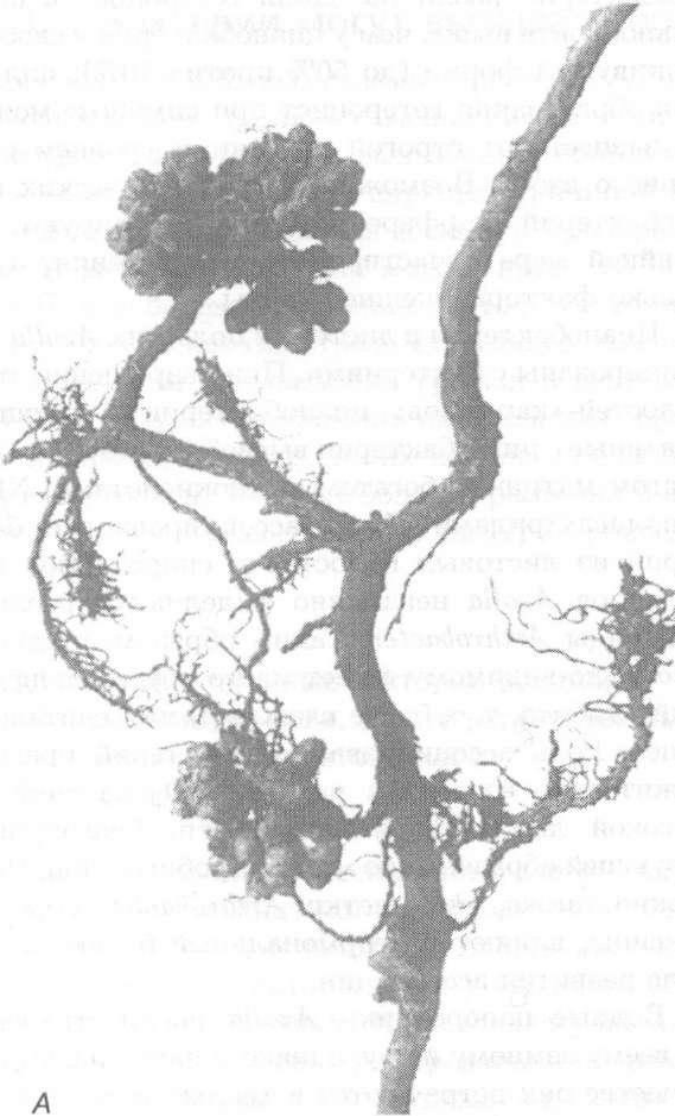
Генестеин: 4',5,7-Тригидроксиизофлавоны

Флавоноиды и изофлавоноиды из корней бобовых, активирующие транскрипцию генов *nod*. Наиболее активные индукторы содержат гидроксильные группы при С3'- или С4'-атомах В-кольца и гидроксильную группу или гликозидную связь при С7-атоме А-кольца. Флавоны и флаваноны наиболее эффективны при индукции генов *nod* у *Rhizobium*; изофлавоноиды индуцируют экспрессию генов *nod* у *Bradyrhizobium* и действуют как антагонисты в отношении экспрессии генов *nod* у *Rhizobium meliloti* и *R. leguminosarum*.

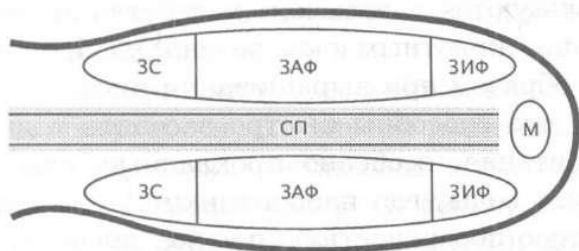
Клубеньки, образованные на корнях ольхи актиномицетом из рода *Frankia*.

А. Типичные кораллоподобные клубеньковые структуры, или актинориза.

Б. Внутренняя структура одной из лопастей этих клубеньков. Показаны зоны от апикальной до базальной части: М — меристема; ЗИФ — зона инфицирования, содержащая гифы; ЗАФ — зона азотфиксации с активными везикулами; ЗС — зона старения; СП — центральный сосудистый пучок.



А

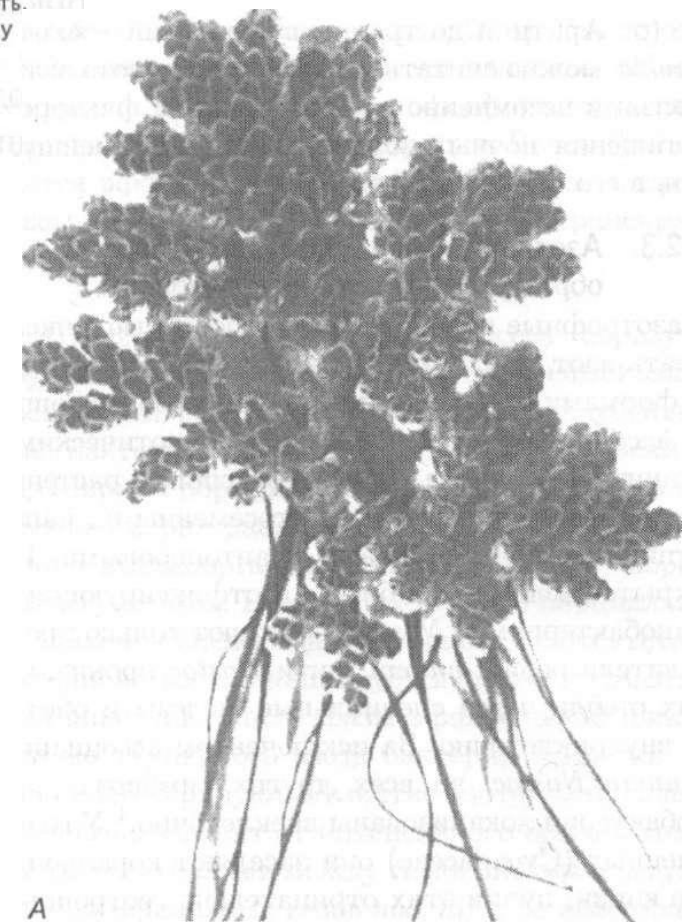
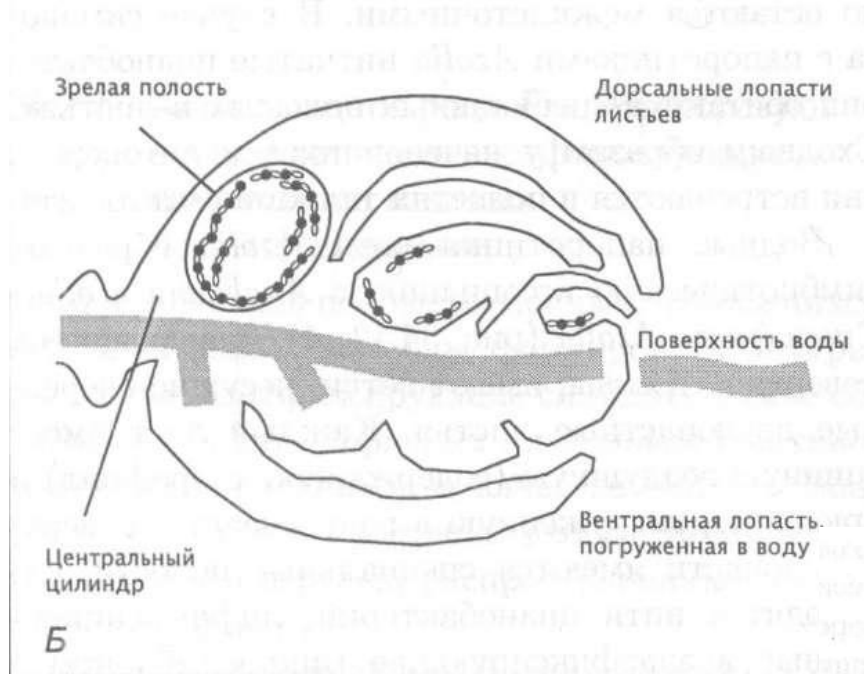


Б

Симбиотическая ассоциация между *Anabaena azollae* и водным папоротником *Azolla*.

А. Плавающий на поверхности воды спорофит *Azolla*, в симбиозе с которой обитает азотфиксирующая цианобактерия *Anabaena azollae*.

Б. Строение листа папоротника. Показаны дорсальные и вентральная лопасти листа и развитие симбиоза. Нити *Anabaena* проникают в открытые поры листа, и их вегетативные клетки дифференцируются в гетероцисты. В зрелых полостях до 50% цианобактериальных клеток дифференцированы в гетероцисты и фиксируют азот.

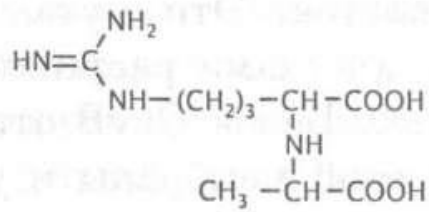


Важные болезни растений, вызываемые бактериями

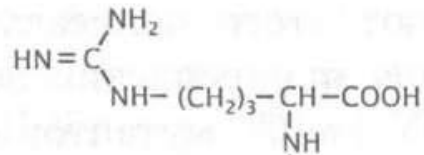
Симптомы	Примеры болезней	Возбудители
Пятнистость и ожог	Рябуха бактериальная (табак) Бактериоз угловатый (фасоль) Ожог бактериальный citrusовых Пятнистость листовая (фасоль) Ожог бактериальный (рис) Ожог бактериальный (зерновые) Пятнистость черная бактериальная (томат, стручковый перец)	<i>Pseudomonas syringae</i> патовар <i>tabaci</i> ¹ <i>Pseudomonas syringae</i> патовар <i>phaseolica</i> <i>Pseudomonas</i> патовар <i>syringae</i> <i>Pseudomonas syringae</i> патовар <i>syringae</i> <i>Xanthomonas campestris</i> патовар <i>oryzae</i> <i>Xanthomonas campestris</i> патовар <i>translucens</i> <i>Xanthomonas campestris</i> патовар <i>vesicatoria</i>
Сосудистое увядание (вертициллез)	Гниль клубней кольцевая (картофель) Увядание вертициллезное (томат) Увядание бактериальное (кукуруза) Ожог бактериальный (семечковые) Болезнь «Мокко» (банан) Сосудистый бактериоз (гниль черная бактериальная; крестоцветные)	<i>Clavibacter michiganensis</i> патовар <i>sepedonicum</i> <i>Clavibacter michiganensis</i> патовар <i>michiganensis</i> <i>Erwinia stewartii</i> <i>Erwinia amylovora</i> <i>Pseudomonas solanacearum</i> <i>Pseudomonas solanacearum</i> <i>Xanthomonas campestris</i> патовар <i>campestris</i>
Мягкая гниль	Мягкие гнили (многочисленные болезни) «Черная ножка» бактериальная (картофель) Гниль клубней бактериальная (картофель) Гниль наружных пленок бактериальная (лук)	<i>Erwinia carotovora</i> патовар <i>carotovora</i> <i>Erwinia carotovora</i> патовар <i>atroseptica</i> <i>Pseudomonas marginalis</i> <i>Pseudomonas cepacia</i>
Рак	Рак бактериальный (косточковые) Рак бактериальный (citrusовые)	<i>Pseudomonas syringae</i> патовар <i>syringae</i> <i>Xanthomonas campestris</i> патовар <i>citri</i>
Галлы	Галл корончатый бактериальный (многочисленные болезни) Косматый (волосяной) корень Туберкулез (зубоватость) (маслина)	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> <i>Agrobacterium rhizogenes</i> <i>Pseudomonas syringae</i> патовар <i>savastanoi</i>

¹ Патовар — разновидность фитопатогенного микроорганизма.

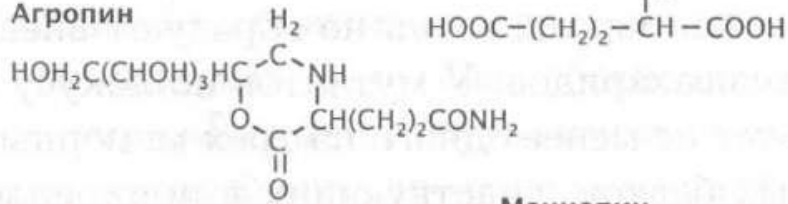
Октопин



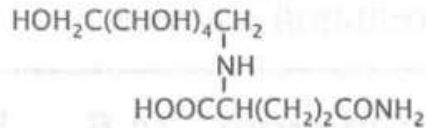
Нопалин



Агропин



Маннопин



Структура некоторых важных опинов — производных аминокислот, замещенных по α-N-остатку либо пируватом (например, в случае октопина), либо α-кетоглутаратом (например, в случае нопалина). Агропин и маннопин образует *Agrobacterium rhizogenes*.

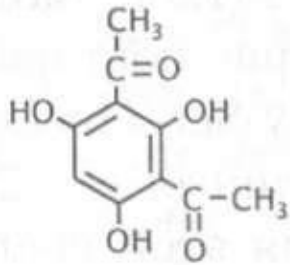
Описанные эффекты инокуляции *Azospirillum* в почву под растениями

Влияние на корни	Культуры
Увеличение диаметра корня и длины и густоты корневых волосков	Томат
Увеличение числа и длины корневых волосков	Пшеницы твердых сортов
Увеличение общей корневой поверхности на ранних фазах роста	Кукуруза
Увеличение ассимиляции питательных веществ, образования биомассы (в пересчете на сухое вещество) и содержания Fe	Сорго, пшеница твердых сортов
Повышение скорости дыхания и ферментативной активности	Кукуруза

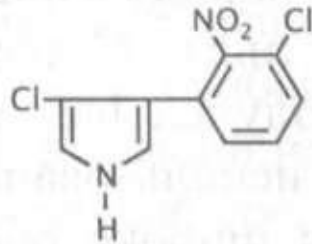
Некоторые примеры специфических микробных метаболитов, препятствующих развитию болезней сельскохозяйственных культур

Болезнь	Возбудитель	Эффективный метаболит
Гниль корней пшеницы	<i>Gaeumannomyces graminis</i> var. <i>tritici</i>	Феназины 2,4-Диацетилфлороглюцинол
Бурая пятнистость пшеницы	<i>Pyrenophora tritici</i>	Пирролнитрин
Полегание сахарной свеклы, хлопчатника и др.	<i>Pythium</i> sp.	Аммиак Пиолютеорин 2,4-Диацетилфлороглюцинол
Черная гниль корней табака	<i>Thielaviopsis basicola</i>	HCN 2,4-Диацетилфлороглюцинол
Галл корончатый плодовых деревьев	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Агроцин 84
Фузариозное увядание льна	<i>Fusarium oxysporum</i>	Псевдобактин В10

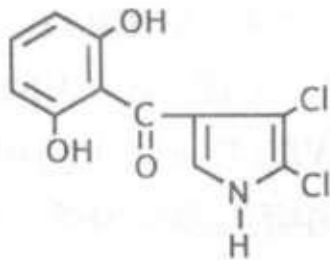
2,4-Диацетилфлороглюцинол



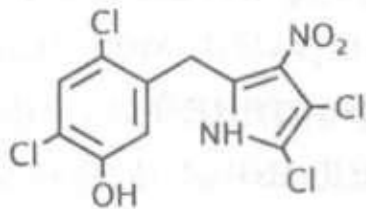
Пирролинитрин



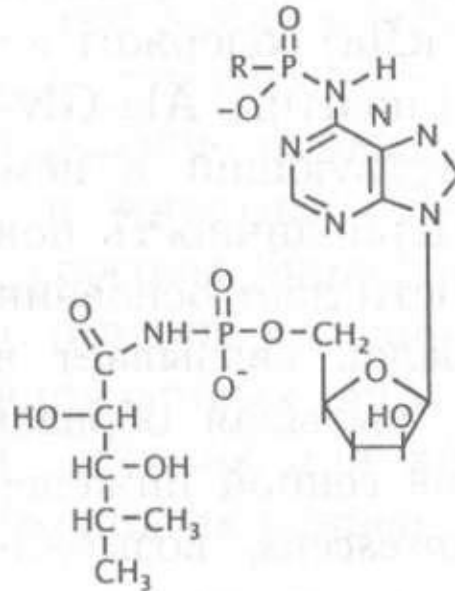
Пиолютеорин



Пирроломицин



Агроцин-84

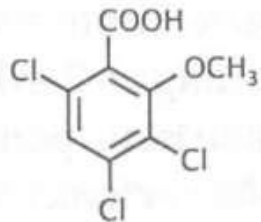
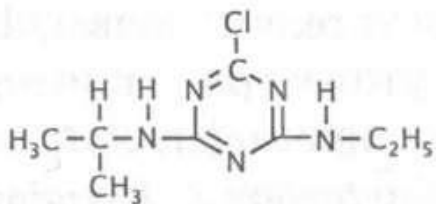
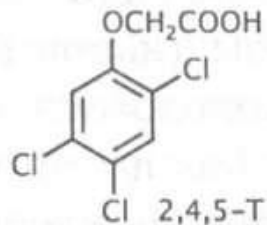
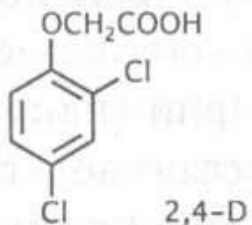


Структуры бактериальных метаболитов, обладающих активностью против насекомых-вредителей и фитопатогенных микроорганизмов.

Продуцируемые псевдомонадами метаболиты 2,4-диацетилфлороглюцинол, пирролинитрин и пиолютеорин подавляют рост фитопатогенных грибов.

Синтезируемый *Agrobacterium radiobacter* агроцин-84 специфически подавляет рост фитопатогенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens*. Пирроломицин — инсектицид, продуцируемый *Streptomyces fumanus*.

Гербициды

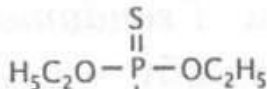
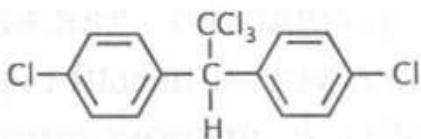


А

Атразин

Дикамба

Инсектициды



Б

Паратион

Химические структуры некоторых важных гербицидов (А) и инсектицидов (Б). Примеры галогенированных соединений (А) гербициды 2,4-D (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота), 2,4,5-T (2,4,5-трихлорфенолуксусная кислота), атразин (2-хлор-4-этиламин-б-изопропиламинотриазин) и дикамба (3,6-дихлор-2-метоксибензойная кислота) и (Б) инсектицид ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтан). Инсектицид паратион (О,О-диэтил-О-р-нитрофенилфосфотионат) (Б) — пример фосфорорганического пестицида.

Биодеградация хлорированных бифенилов. Показаны пути разложения хлорбифенилов, осуществляемого рядом бактерий, в том числе *Pseudomonas pseudoalcaligenes*. Общие размеры оперона *bph* у *P. pseudoalcaligenes* KF707 составляют примерно 10 т.п.н. Гены приведены не в масштабе

