

УДК 579.262

UDC 579.262

03.00.00 Биологические науки

Biological sciences

**К ВОПРОСУ СТАНОВЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ АСПЕКТОВ МИКРОБНО-РАСТИТЕЛЬНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ (ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ)**

**TO THE QUESTION OF FORMATION OF SOME ASPECTS OF MICROBIAL-PLANT RELATIONSHIPS IN EVOLUTION (A REVIEW ARTICLE)**

Коптева Татьяна Сергеевна

Kopteva Tatiana Sergeevna

Ерина Надежда Викторовна  
ФГАОУ ВПО Северо-Кавказский федеральный университет, Россия

Erina Nadezhda Viktorovna  
Northern Caucasus Federal University, Russia

В статье раскрывается исторический аспект становления микробно-растительных взаимоотношений. Изучаются особенности появления отдельных звеньев системы «Микроорганизмы-растение» в процессе эволюции. В основе исследования лежит исторический анализ взаимодействий со стороны и микроорганизмов и растений. В результате взаимодействий возникает микробно-растительный комплекс. Приводятся некоторые типы взаимодействий между микроорганизмами и растениями. В целом, различные формы симбиоза являются компонентами единого эволюционного континуума

The article deals with the historical aspect of the formation of microbial-plant relationships. We study the details of the way the separate form components of the system "Microorganisms-plant" in the course of evolution. The research is based on the historical analysis of the interactions between microorganisms and plants. As a result of interactions a microbial-plant complex is formed. The article describes some types of interactions between microorganisms and plants. In general, various forms of symbiosis are components of a single evolutionary continuum

Ключевые слова: ЭВОЛЮЦИЯ, СИМБИОЗ, МИКРООРГАНИЗМЫ, РАСТЕНИЯ, ЭПИФИТНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ

Keywords: EVOLUTION, SYMBIOSIS, MICRO-ORGANISMS, PLANTS, EPIPHYTIC BACTERIA

Анализ микробно-растительных взаимодействий оказывает мощное стимулирующее влияние на развитие ряда областей фундаментальной и прикладной биологии. Это воздействие проявляется в развитии учения о симбиозе, в становлении новых направлений генетики и в вопросах практического использования растений [7].

Для лучшего понимания взаимодействий в системе «Микроорганизмы-растение», оценки отдельных компонентов системы, а также выявления микроорганизмов, потенциально перспективных в биотехнологии региона, необходимо проследить возникновение отдельных ее звеньев в процессе эволюции. Поэтому эволюционный анализ становления взаимоотношений микроорганизмов и растений представляется **актуальным**.

**Цель исследования:** изучение становления функциональных отношений в системе «Микроорганизмы-растение» в процессе эволюции.

В последнее время прошло осознание огромной роли в функционировании и развитии биосферы ее бактериальной (микробной) составляющей. В результате Г. А. Заварзинным было сделано предположение о «двухъярусном» строении биосферы, состоящей из бактериального основания и эукариотической надстройки. При этом оказалось, что основа крайне консервативна и устойчива, в то время как надстройка гораздо менее устойчива и изменяется достаточно быстро [8].

Эволюционно микроорганизмы являются более древними живыми существами, чем растения. Считается, что бактерии возникли ранее 3,5 млрд. лет назад (архей), одноклеточные растения и водоросли появились в протерозое (1,6 млрд. лет назад), а первые микроскопические наземные водоросли возникли, вероятно, на границе протерозоя и палеозоя (0,6-0,5 млрд. лет назад) [11].

Бактерии существовали на протяжении практически всей геологической летописи. Они принимали участие в образовании пород и минералов, в их разрушении и преобразовании. Они обитали и в море, и на суше. Среди микробиальных остатков встречаются нитчатые, коккоидные, овальные и палочковидные формы. Они встречаются не только в одиночном положении, но часто образуют скопления-колонии [8].

Эволюция прокариот прослежена на основе молекулярных исследований. Авторы реконструировали эволюцию прокариот на основе последовательностей 32 белков, общих для 72 видов прокариот, относящихся ко всем основным группам. Выбраны были такие белки, для которых вероятность горизонтального переноса минимальна. Полученные результаты подтвердили "правильность" выделения большинства высших таксонов прокариот. Установлен возраст многих микроорганизмов, в том числе бактерий рода *Bacillus* [12].

Позже, в раннем девоне (около 0,4 млрд. лет назад), высшие растения были уже весьма разнообразны и имели корни и зачатки сосудов. По причине того, что растения появились позже бактерий, их взаимодействие развивалось постепенно, растения внедрялись в занятые бактериями экониши. Следовательно, растения обладают такими особенностями, которые позволяют им конкурировать с микроорганизмами, уверенно занимать заселённые микроорганизмами экониши и использовать микроорганизмы. В свою очередь, микроорганизмы также приобрели способность использовать растения в своей жизнедеятельности [11].

Взаимодействие микроорганизмов и растений рассматривают как со стороны микроорганизмов, так и со стороны растений, не забывая о том, что в результате возникает микробно-растительный комплекс. Рассмотрение проблемы с этих двух позиций не совсем равнозначно, так как взгляд со стороны микроорганизмов является более историческим, эволюционным, чем со стороны растений [11].

Первичным звеном любых биоценозов и экосистем являются не отдельные микроорганизмы, а устойчивое микробное сообщество [5].

Подавляющее большинство микробных биоценозов представляют собой сложившиеся симбиотические ассоциации, в которых между микроорганизмами складываются сложные и неоднозначные связи [11].

Устойчивость свойственна изначальному прасообществу, поэтому дальнейшая эволюция может идти только таким образом, чтобы эту устойчивость не нарушить. Эволюция органического мира должна быть согласована с экосистемой, сформированной бактериями. Бактериальный «базис» остается постоянным, а изменения происходят в «надстройке», влияющей на базис лишь опосредованно [3].

Популяции микроорганизмов, вступая в сложные взаимоотношения - конкурентные или кооперативные, при заселении различных частей

органов, тканей макроорганизма формируют специфический его «микросимбиоценоз» [6, 9, 10].

В современной литературе предложено рассматривать растения как центры формирования специализированных сообществ микроорганизмов [5]. В процессе роста растения выделяют в окружающую среду различные комбинации органических соединений, которые создают специфический статус филло- и ризосферы каждого растения и селективные условия для взаимодействия с окружающими микроорганизмами, занимающими ту же экологическую, пишу, определяют их таксономический состав и пространственно-функциональную организацию [4].

Растения обладают универсальными системами взаимодействия с микроорганизмами, однако они могут быть мутуалистическими или антагонистическими в зависимости от типа микросимбионта, условий среды, генотипа конкретных особей [14].

Для обозначения микробно-растительных взаимодействий, которые включают элементы, как мутуализма, так и антагонизма, было предложено использовать термины «симпатогенез» или «плейотропный симбиоз» [15]. Изучение вопросов симбиоза необходимо рассматривать в совокупности с влиянием антропогенных факторов, климатических условий, морфо-физиологических особенностей растений, что наиболее полно будет отражать специфику данного явления.

Предковой формой симбиозов является арбускулярная микориза, возникшая на заре эволюции наземной флоры и явившаяся одним из основных факторов колонизации растениями суши. В процессе эволюции у растений сформировались генные системы, регулирующие жизнедеятельность микроорганизмов в корнях. Впоследствии эти системы перестраивались по мере вовлечения в орбиту взаимодействий новых мутуалистических симбионтов, включая эндофитов и эпифитов [9].

Существуют некоторые сложности в идентификации микробно-растительных взаимоотношений. В настоящее время нет единого мнения не только в отношении термина «симбиоз», и четких критериев, по которым ассоциации можно было бы отнести к симбиотическим. Также часто бывает трудно определить меру пользы или вреда, получаемой партнерами симбиоза от взаимодействия.

В 1879 году Антоном де Бари был введен термин «симбиоз». А. Де Бари определил симбиоз как «совместное существование организмов, принадлежащих к разным видам» [11]. Это предполагает, что к симбиозу можно отнести все виды ассоциаций, в которых партнеры или хотя бы один из них получает выгоду от взаимодействия, даже за счет нанесения вреда другому. Впоследствии, термин симбиоз стал употребляться как синоним термина «мутуализм», предполагающего взаимовыгодное существование партнеров. В некоторых источниках термин «симбиоз» относят только к мутуалистическим облигатным ассоциациям, без формирования которых организмы не могут существовать. Не исключено, что характер взаимодействия партнеров в ассоциациях часто меняется на протяжении жизненного цикла или с изменением условий существования [13].

В последнее десятилетие симбиозы рассматривают как многокомпонентные ассоциации, в которых существуют доминантный микросимбионт и несколько минорных, часто присутствующие на всех стадиях развития растения-хозяина, играющие значительную роль в формировании, стабильном существовании и продуктивности симбиоза в целом [2, 7].

Ассоциативные системы (ассоциации) - взаимодействие между организмами, не предполагающее высоко специализированных, облигатных связей между партнерами, принадлежащими, в том числе, и к разным царствам и оказывающие положительное действие друг на друга.

Однако ассоциативные системы складываются и в рамках отдельных мутуалистических симбиозов. В качестве макросимбионта в конкретном симбиозе и ассоциативной системе выступает один и тот же организм, а в качестве мутуалистического и ассоциативных микросимбионтов - разные организмы. Для обозначения сложной системы организмов, участвующих в формировании конкретного многокомпонентного симбиоза, используют термин «ассоциативный симбиоз». Современными исследователями выдвигается новое направление исследований в рамках симбиологии - ассоциативную симбиологию, предполагающее изучение симбиоза как многокомпонентной системы [7].

В симбиозах наблюдается значительное возрастание экологической пластичности составляющих организмов. При этом стабильность монотипных растительных сообществ достигается снижением внутривидовой борьбы за счет взаимодействия с микрофлорой и формированием многокомпонентных симбиозов растений с различными группами микроорганизмов [7, 13]. Таким образом, возрастание экологических возможностей организмов в симбиозе является движущей силой их формирования, а образование метаболического единства служит ключевым механизмом их взаимодействия.

Взаимоотношения между растениями и эпифитными микроорганизмами строятся на основе отдельного симбиотрофизма. Эпифитные микроорганизмы усваивают питательные вещества, содержащиеся в филлосфере, выполняют защитную функцию, проявляя антагонистические свойства к некоторым сапротрофным плесневым грибам и фитопатогенным видам бактерий, появляющихся в результате ухудшения экологической обстановки [1].

Эпифитные микроорганизмы отнесены экологами к важнейшим компонентам биогеоценозов и выделяются в особую функциональную группу консортов - симбиотрофов [5].

Таким образом, в современной литературе предложено рассматривать симбиозы как надорганизменные системы, свойства которых не являются простой суммой свойств отдельных организмов, а каждый партнер в системе приобретает новые функции, которые не может осуществлять самостоятельно [9, 13].

Несмотря на разнообразие микробно-растительных взаимодействий, их характеризует историческая преемственность, позволяющая рассматривать разные формы симбиоза как компоненты единого эволюционного континуума.

Данный исторический анализ взаимодействий необходим при изучении различного рода взаимоотношений между растениями и микроорганизмами.

### Литература

1. Головкин, Э.А. Микроорганизмы в аллелопатии высших растений / Э.А. Головкин. - Киев: Наукова думка, 1984. - 200 с.
2. Горелова, О.А. Растительные синцианозы: изучение роли макропартнера на модельных системах : дис. ... д-ра биол. наук / О.А. Горелова. - Москва, 2005. - 289 с.
3. Заварзин, Г.А. Развитие микробных сообществ в истории Земли / Г.А. Заварзин // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 212-222.
4. Заикина, И.А. Экологическая роль бактериального сообщества эпифитов филлосферы в жизнедеятельности растений : дис. ... канд. Биол. наук : / Заикина И.А. - Ставрополь, 2008. - 150 с.
5. Звягинцев, Д.Н., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Растения как центры формирования бактериальных сообществ // Ж. Общ. Биол. 1993. Т. 54. С. 183-199.
6. Красноперова, Ю.Ю. Характеристика изменений патогенного потенциала микроорганизмов-симбионтов в протозойно-бактериальных ассоциациях : дис. ... д-ра биол. наук / Ю.Ю. Красноперова. – Оренбург, 2009. - 289 с.
7. Лобакова, Е.С. Ассоциативные микроорганизмы растительных симбиозов : дис. ... д-ра биол. наук / Е.С. Лобакова. - Москва, 2004. - 287 с.
8. Проблемы доантропогенной эволюции биосферы : кн. / под ред. А. Ю. Розанова. – Москва : Наука, 1993. - 320 с.
9. Проворов, Н.А. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 1. С. 10–34.
10. Тихонович, И. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего / И. А. Тихонович, Н. А. Проворов. - СПб. : Изд-во СПбГУ, 2009. 210 с.

11. Экология микроорганизмов : учеб. / под ред. А.И. Нетрусова. – Москва : Издательский центр «Академия», 2004 г. - 272 с.
12. Battistuzzi F.U., Feijao A., Hedges S.B. A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land [Электронный ресурс] // BMC Evol Biol. 2004. - 4-44
13. Douglas, A. E. Symbiotic Interactions. Oxford; NY; Toronto: Oxford Univ. Press, 1994. 148 p.
14. Ruinen, J. The phyllosphere / J. Ruinen // IV. Cuticle decomposition by microorganisms in the phyllosphere. Annal Inst. Pasteur, 1966. - v. 3. - № 3, Suppl.
15. Varma, A. Plant Surface Microbiology / A. Varma, L. Abbott, D. Werner, R. Hampp. - Springer, 2007. – 628 p.

### References

1. Golovko, Je.A. Mikroorganizmy v allelopatii vysshih rastenij / Je.A. Golovko. - Kiev: Naukova dumka, 1984. - 200 s.
2. Gorelova, O.A. Rastitel'nye sincianozy: izuchenie roli makropartnera na model'nyh sistemah : dis. ... d-ra biol. nauk / O.A. Gorelova. - Moskva, 2005. - 289 s.
3. Zavarzin, G.A. Razvitie mikrobnih soobshhestv v istorii Zemli / G.A. Zavarzin // Problemy doantropogennoj jevoljucii biosfery. M.: Nauka, 1993. S. 212-222.
4. Zaikina, I.A. Jekologicheskaja rol' bakterial'nogo soobshhestva jepifitov fillosfery v zhiznedejatel'nosti rastenij : dis. ... kand. Biol. nauk : / Zaikina I.A. - Stavropol', 2008. - 150 s.
5. Zvjaginev, D.N., Dobrovolskaja T.G., Lysak L.V. Rastenija kak centry formirovanija bakterial'nyh soobshhestv // Zh. Obshh. Biol. 1993. T. 54. S. 183-199.
6. Krasnoperova, Ju.Ju. Harakteristika izmenenij patogennogo potenciala mikroorganizmov-simbiontov v protozoino-bakterial'nyh asociacijah : dis. ... d-ra biol. nauk / Ju.Ju. Krasnoperova. – Orenburg, 2009. - 289 s.
7. Lobakova, E.S. Associativnye mikroorganizmy rastitel'nyh simbiozov : dis. ... d-ra biol. nauk / E.S. Lobakova. - Moskva, 2004. - 287 s.
8. Problemy doantropogennoj jevoljucii biosfery : kn. / pod red. A. Ju. Rozanova. – Moskva : Nauka, 1993. - 320 s.
9. Provorov, N.A. Rastitel'no-mikrobnye simbiozy kak jevoljucionnyj kontinuum // Zhurnal obshhej biologii. 2009. T. 70. № 1. S. 10–34.
10. Tihonovich, I. A. Simbiozy rastenij i mikroorganizmov: molekularnaja genetika agrosistem budushhego / I. A. Tihonovich, N. A. Provorov. - SPb. : Izd-vo SPbGU, 2009. 210 s.
11. Jekologija mikroorganizmov : ucheb. / pod red. A.I. Netrusova. – Moskva : Izdatel'skij centr «Akademija», 2004 g. - 272 s.
12. Battistuzzi F.U., Feijao A., Hedges S.B. A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land [Elektronnyj resurs] // BMC Evol Biol. 2004. - 4-44
13. Douglas, A. E. Symbiotic Interactions. Oxford; NY; Toronto: Oxford Univ. Press, 1994. 148 p.
14. Ruinen, J. The phyllosphere / J. Ruinen // IV. Cuticle decomposition by microorganisms in the phyllosphere. Annal Inst. Pasteur, 1966. - v. 3. - № 3, Suppl.
15. Varma, A. Plant Surface Microbiology / A. Varma, L. Abbott, D. Werner, R. Hampp. - Springer, 2007. – 628 p.