

СИМБІОТИЧНА АЗОТФІКСАЦІЯ В УМОВАХ СТРЕСОВИХ ВПЛИВІВ АБІОТИЧНОЇ ПРИРОДИ

На ефективність симбіотичної азотфіксації впливають вологість ґрунту, аерація, температура, рівень рН, вміст пестицидів, вміст рухомих форм азоту, фосфору, калію, наявність у ґрунті кальцію, магнію, бору, молібдену, кобальту тощо. Вивчення впливу цих факторів на ефективність симбіозу бобових рослин і бульбочкових бактерій дає змогу визначити їхнє оптимальне значення і розробити заходи для ефективного функціонування симбіотичних систем.

Фізіологічні наслідки стресу від чинників зовнішнього середовища у бобових залежать від специфіки цих рослин, яка полягає в їх здатності у симбіозі з бульбочковими бактеріями засвоювати молекулярний азот атмосфери. Тому фізіологічні процеси, що відбуваються у представників цієї родини, тісно пов'язані з формуванням і функціонуванням симбіозу з ризобіями, який дуже чутливий до зовнішніх впливів. Пошук шляхів підвищення урожайності бобових за несприятливих умов докільця потребує кращого розуміння механізмів, які включаються у відповідь на абіотичний стрес, а також змін, що відбуваються за цих умов у симбіотичному апараті.

Незважаючи на велику кількість даних щодо впливу водного стресу на бобово-ризобіальний симбіоз, досі остаточно не з'ясований механізм цього явища. Висувались різні припущення та пояснення негативного впливу водного стресу на азотфіксацію. Виявлено, що за посухи прискорюється старіння бульбочок [6], спостерігаються певні структурно-функціональні зміни в організації азотфіксувальних симбіотичних систем [1] як на рівні макросимбіонта (зменшується кількість рибосом, везикулюється гранулярний ендоплазматичний ретикулум і диктіосоми апарату Гольджі, набухають мітохондрії, прояснюється нуклеоплазма), так і мікросимбіонта (збільшується об'єм перибактероїдного простору, зливаються симбіосоми, відбувається лізис бактероїдів). Це, в свою чергу, порушує нормальний перебіг процесу симбіотичної азотфіксації у бобових рослин. Так, у квасолі [7] внаслідок дії водного стресу поряд зі зниженням маси стебел і бульбочок, а також їхньої азотфіксувальної активності виявлено пошкодження бактероїдної мембрани та інфікованих тканин, зокрема вакуолей рослини-хазяїна, деградацію рослинної цитоплазми, старіння бактероїдів з їхнім виділенням у міжклітинний простір після 8–

добової посухи.

Абіотичні стреси, зокрема посуха, взаємопов'язані із вторинними стресами, такими як осмотичний та оксидний. Як зазначалось вище, посуха є важливим стресовим чинником для рослинних тканин, призводить до передчасного старіння бульбочок і порушує тонкі механізми кисневого контролю, що є істотною умовою для активної азотфіксації [8]. Внаслідок дії цього стресу зменшується проникність бар'єра дифузії кисню в кортексі бульбочок, і тим самим знижується доступ кисню до бактероїдів [10]. Проте є мало відомостей щодо впливу посухи на метаболізм активного кисню. Відомо [5], що бульбочка характеризується високою здатністю накопичувати активний кисень і потребує антиоксидантного захисту для збереження функціональної активності. Очевидно, що посуха змінює баланс між продукуванням і видаленням активного кисню, що призводить до оксидного стресу.

Реакція рослин на посуху надзвичайно багатогранна і включає зміни потоку іонів, їх розподілу, гормонального балансу, модифікації мембран, білків та ін. [3]. Останнім часом активно досліджують вплив водного стресу на рослини на рівні генної експресії та трансдукції сигналів [9, 11, 12], що в майбутньому дасть змогу прояснити механізми цього явища.

Застосування азотних добрив у системах землеробства за посухи є ризикованим заходом у зв'язку з нестійкими погодними умовами, а використання літнього пару для збереження вологості й забезпечення мінеральним азотом виробництва зерна зазвичай призводить до збільшення деградації ґрунтів [2]. Оскільки бобові здатні рости на малородючих ґрунтах, їх використання важливе для ведення сільськогосподарського виробництва на цих землях [4]. Тому доцільними є дослідження можливостей вирощування рослин цієї родини в умовах недостатнього зволоження і пошук шляхів підвищення їх продуктивності.

Встановлено, що формування симбіотичного апарату у сої значною мірою визначається гідротермічними умовами року та генотиповими особливостями. Виявлений сортовий поліморфізм за кількістю бульбочок, їх масою, а також за величиною активного симбіотичного потенціалу.

Незважаючи на те, що реакція рослин на дію стресорів детермінована генетично, механізм адаптації рослин до несприятливих факторів являє складну ієрархічну систему динамічних процесів, одночасно функціонуючих на різних рівнях біологічної організації: клітинному, організменному, популяційному. Еколого-генетичне вивчення рослин різних сортів сої з метою виявлення особливостей їх взаємодії із середовищем є одним із актуальних завдань сучасних фізіології, селекції та рослинництва. Подібні дослідження на сортах сої нечисленні, їх

розширення і поглиблення є важливим аспектом у підвищенні ефективності вирощування цієї культури.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Андреева И.Н., Кожаринова Г.М., Измайлов С.Ф. Старение клубеньков бобовых // Физиология растений. – 1998. – 45, № 1. – С. 117–130.
2. Biederbeck V.O. Nitrogen benefits from four green-manure legumes in dry land cropping systems / Biederbeck V.O., Bouman O.T., Campbell C.A. et al. // Can. J. Plant Sci. – 1996. – 76. – P. 307–315.
3. Bohner H.J. Adaptations to environmental stresses / Bohner H.J. // Plant Cell. – 1995. – 7. – P. 1099–1111.
4. Crespi M. Molecular mechanisms in root nodule development / Crespi M., Galvez S. // J. Plant Grow. Reg. – 2000. – 19. – P. 155–166.
5. Matamoros M.A. Biochemistry and molecular biology of antioxidants in the rhizobia-legume symbiosis / Matamoros M.A., Dalton D.A., Ramos J. et al. // Plant Physiol. – 2003. – 133. – P. 499–509.
6. Ramos M.L.G. Effect of water stress on nodule physiology and biochemistry of a drought tolerant cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) / Ramos M.L.G., Gordon A.J., Minchin F.R. et al. // Ann. Bot. (USA). – 1999. – 83, N 1. – P. 57–63.
7. Ramos M.L.G. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean / Ramos M.L.G., Parsons R., Sprent J.I., James E.K. // Pesq. Agropec. Bras. Brasilia. – 2003. – 38, N 3. – P. 339–347.
8. Sprent J.I. Nitrogen fixation / Sprent J.I. // The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. – Sidney: Acad. Press, 1981. – P. 131–143.
9. Tripathy J.N. QTLs for cell–membrane stability mapped in rice (*Oryza sativa* L.) under drought stress / Tripathy J.N., Zhang J., Robin S. et al. // Theor. Appl. Genet. – 2000. – 100. – P. 1197–1202.
10. Witty J.F. Nitrogen fixation and oxygen in legume root nodules / Witty J.F., Minchin F.R., Scot L., Sheehy J.E. // Oxf. Surv. Plant Mol. Cell Biol. – 1986. – 3. – P. 275–314.
11. Xiong L. Abiotic stress signal transduction in plants: molecular and genetic perspectives / Xiong L., Zhu J.K. // Physiol. Plant. – 2001. – 112. – P. 152–166.
12. Zhang J. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants / Zhang J., Nguen H.T., Blum A. // J. Exp. Bot. – 1999. – 50. – P. 291–302.