



**Конкурс работ молодых ученых «Просто о сложном»
Научно-популярная статья призера II степени Павловой Марины
Дмитриевны (м.н.с., ФГБНУ ВНИИБЗР, г. Краснодар)**

Супер-PGPR. Стражи подземных галактик¹

Давно известно, что корневые системы растений занимают в почве огромные пространства, и формируют своеобразные уникальные местообитания, скрытые от наших глаз. Суммарная длина корней пшеницы (без учета корневых волосков), по разным данным, может достигать от 60-70 до 600 км! Если же учитывать корневые волоски (выросты клеток покровной ткани корня в зоне поглощения), которых на одном растении может быть до 14-15 млрд, то суммарная длина корней может достигнуть 10 000 км!

Суммарная поверхность корней ржи, подсчитанная в одном из исследований, опять же, без корневых волосков, составила 237 м². Это примерно площадь теннисного корта.

Учитывая, что размеры бактерий составляют в среднем 0,5-3 мкм (10⁻⁶ м), для них такая корневая система составляет, если не галактику, то практически целый континент, размером, скажем, с Австралию.

Слой почвы, непосредственно прилегающий к поверхности корней (толщиной около 2-5 мм), и обильно заселенный микроорганизмами, называется **ризосферой** (от греч. Rhiza – корень).

Естественно, что поверхность других органов растения – стеблей, листьев (филлосфера), цветов, плодов, семян (спермосфера) также населяют микроорганизмы, но такого их обилия и разнообразия, как в прикорневой зоне нет нигде.

Почва ризосферы значительно отличается по своим свойствам от «свободной» почвы. Здесь на 1-2% выше влажность, несколько отличается реакция среды (обычно, если почва кислая или щелочная, то в ризосфере реакция ближе к нейтральной), выше содержание органических веществ, увеличивается растворимость некоторых минеральных веществ, например, соединений железа и марганца.

Ризосфера – лакомая **экологическая ниша**² (вернее совокупность множества мини – экологических ниш) для любых почвенных обитателей - от микроскопических бактерий и грибов (и даже водорослей!) до червей всех типов и членистоногих. Что же так привлекает почвенных обитателей к ризосфере? Это, в первую очередь, корневые выделения - вещества, выделяемые корнями в почву в процессе жизнедеятельности.

Физиология растений такова, что до 20-25% углерода, усвоенного растением в процессе фотосинтеза, теряется с корневыми выделениями. Причем, это не только пассивные потери, а, по большей части, активная секреция веществ корнем в различных целях.

¹ Научно-популярная статья основана на материалах публикаций автора – Павловой (Жарниковой) Марины Дмитриевны https://elibrary.ru/author_items.asp?authorid=686099

² **Экологическая ниша** – место вида в природе, включающее как положение его в пространстве, так и функциональную его роль в сообществе, отношение к абиотическим условиям существования (Хрусталева, Матишов, 1996). Понятие экологической ниши описывает не столько место пребывания организмов, а скорее их «профессию». Например, в ризосфере это может быть «утилизация полимеров слизи и слищающихся клеток корневого чехлика» или «потребление субстратов на стыке ветвления корней».

Оказывается, корень – не только орган поглощения воды и минералов, но и орган синтеза и переработки веществ!

Например, органические кислоты, выделяемые корнем, повышают растворимость соединений фосфора, кальция и железа в почве, делая их более доступными для усвоения растением. Многие низкомолекулярные соединения корневых выделений могут подавлять рост других растений - конкурентов данного растения (**аллелопатия**) или фитопатогенов (**фитонциды**). Еще часть веществ, попадающих из корня в почву, выделяется при естественном отмирании корней, «слушивании» корневых чехликов и т. д.

Несмотря на кажущуюся расточительность, такие траты вполне оправдывают себя. И не только для самого растения.

Для микроорганизмов, ризосфера, благодаря корневым выделениям – источник легко усваиваемых органических веществ. Это, прежде всего, сахара - глюкоза, фруктоза, мальтоза и др., и органические кислоты - яблочная, лимонная, янтарная и др., а также аминокислоты, витамины и др. Все это очень быстро поглощается и перерабатывается для своих нужд теми представителями почвенной **микробиоты**³, которые оказались самими «расторопными» и сумели заселить прикорневые зоны быстрее всех.

Если в почве невысокий **инфекционный фон** (небольшое содержание спор и клеток болезнетворных грибов и бактерий), а также благоприятные для растения погодные условия, то ризосфера его заселяется преимущественно «дружественными» микроорганизмами. Теми, которые не агрессивны к растению, не претендуют на его клетки и ткани, а, наоборот, в обмен на «стол и дом», оказываются ему полезными в меру своих, не таких и малых, как может показаться, сил.

Такие микроорганизмы, которые, заселив ризосферу, оказывают положительное влияние на растение, объединяют под именем **PGPR – Plant Growth Promoting Bacteria**, бактерии, стимулирующие рост растений.

Наиболее часто встречаются **штаммы**⁴ PGPR среди родов *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Enterobacter*, *Klebsiella* и др.

Агенты PGPR, как и любые другие суперагенты обладают суперспособностями:

1. Быстрое и эффективное заселение – колонизация ризосферы.
2. Интенсивное размножение и быстрое увеличение своей численности в ризосфере.
3. Устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды - колебаниям температуры, pH почвы, влажности и т. д.
4. Способность усваивать разнообразные питательные субстраты, кроме легко доступных корневых выделений.
5. Способность взаимодействовать с растением-хозяином путем улучшения его минерального питания, стимуляции роста и защиты от патогенных микроорганизмов.

³ **Микробиота** – совокупность микроорганизмов того или иного местообитания. То же, что и «микрофлора», однако многие считают этот термин устаревшим и неправомерным из-за того, что бактерии и другие микроорганизмы уже давно не рассматриваются в курсе ботаники и не относятся к «флоре». Однако в данной статье мы все же будем употреблять оба термина в равнозначных значениях, так как пока что, сочетание, например, «кишечная микробиота» вместо «кишечная микрофлора» звучит непривычно.

⁴ **Штамм** – чистая культура вирусов, бактерий, других микроорганизмов или культура клеток, изолированная в определенное время и в определенном месте. Той или иной совокупностью свойств PGPR обладают именно определенные штаммы, например, *Bacillus subtilis*, а не весь вид целиком.

PGPR не только быстро заселяют ризосферу, но и успешно удерживают завоеванные позиции от посягательств других колонизаторов. Например, фитопатогенных грибов, которые при контакте с корнем разрушают его покровы, проникают во внутренние ткани (паренхиму), поражают проводящую систему (сосуды и ситовидные трубки) и способны распространяться выше по стеблю вплоть до генеративных органов (цветов и плодов).

Фитопатогенные грибы повинны, например, в таких заболеваниях корней растений, как корневые гнили, «черная ножка», «снежная плесень», полегание сеянцев, увядание и т. д.

Корни, пораженные фитопатогенными грибами, темнеют, становятся склизкими, скользкими, легко разрушаются, приобретают неприятный запах. Все это объясняется действием ферментов и токсинов фитопатогенных грибов, разрушающих клеточные стенки и клеточные мембраны растительных клеток. Высвобождающееся содержимое клеток является субстратом для развития и жизнедеятельности патогенов. За это их еще называют зловещими словом некроторфы, т.е. питающиеся «мертвым».

Интересно, что при выращивании на искусственных питательных средах фитопатогенные грибы выглядят очень красиво! Например, возбудители корневых гнилей пшеницы – грибы рода *Fusarium* на искусственной питательной среде (картофельно- глюкозный агар) в чашке Петри выглядят как пушистый бело-розовый мех.



Рис. 1. Культура фитопатогенного гриба *Fusarium graminearum* на искусственной питательной среде.

Если же в чашку Петри совместно с грибом высеять культуру каких-либо бактерий, то зачастую, мицелий гриба даже «не заметит» ее и полностью зарастет чашку, как будто там никого и не было.

А вот, если в одной чашке Петри выращивать мицелий фитопатогенного гриба и культуру PGPR-бактерий, то рост гриба в какой-то момент останавливается и между культурой бактерий и мицелием гриба образуется «зона отчуждения» – полоса питательной среды, пока не занятая не одним из противников. Ее еще называют антифунгальной зоной.

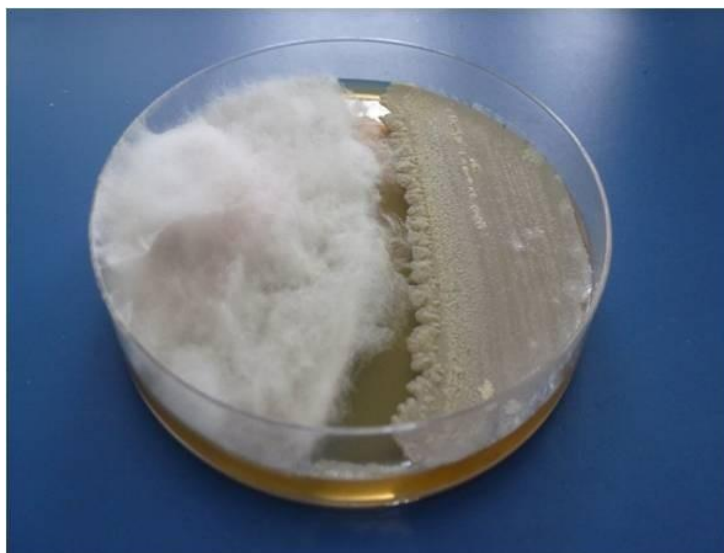


Рис. 2. Двойные культуры фитопатогенного гриба *Fusarium graminearum* и PGPR- штамма *Bacillus subtilis*.

Дело в том, что PGPR-агенты выделяют вещества, разрушающие гифы фитопатогенных грибов, причем, изначально стратегия PGPR направлена на «изгнание» конкурентов. Если рассмотреть под микроскопом гифы грибов в этот момент совместного культивирования, то можно наблюдать явное повреждение мембран и растворение внутреннего содержимого гиф. Иногда можно увидеть разрыв кончика гифы с выходом содержимого наружу.



Рис. 3. Гифы *Fusarium graminearum* на 5-е сутки совместного культивирования с PGPR-штаммом *Bacillus subtilis*. увеличение x400.

Все это – результат действия антибиотиков PGPR, имеющих различную химическую природу, но обладающих в большинстве своем сходным действием. А именно – свойствами **биосурфактантов**, т.е., веществ, снижающих поверхностное натяжение на границе раздела фаз, в том числе на поверхности мембран, в связи с чем нарушается стабильность грибной плазмалеммы (клеточной мембраны). Известно также, что многие антибиотики PGPR негативно воздействуют на **эргостерол** – основной компонент грибных мембран, что обуславливает избирательность их действия, т. к. у животных, например, основной компонент мембран – **холестерол**.

Большинство PGPR – не облигатные (не обязательные) симбионты высших растений, поэтому, помимо корневых выделений и отмерших частиц корней, они способны поглощать и перерабатывать большое количество различных субстратов. В том числе и своих конкурентов за ризосферу. Т. е., PGPR способны просто съесть мицелий фитопатогенных грибов, если уж он осмелился-таки «подрасти» слишком близко!

Так, на 7-10-е сутки совместного культивирования фитопатогена и PGPR, можно увидеть скопление бактериальных клеток на поверхности гиф с последующим их полным разрушением.

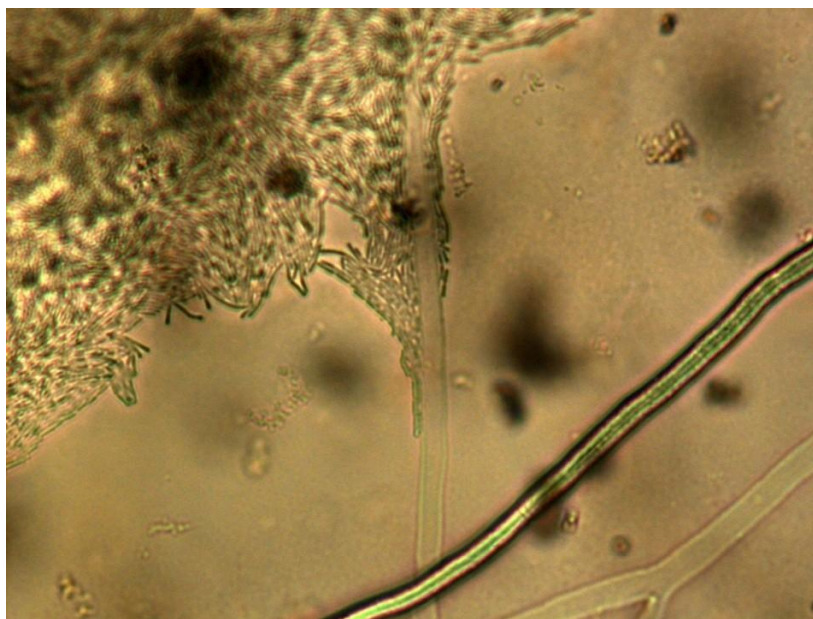


Рис. 4 Гифы *Fusarium graminearum* на 10-е сутки совместного культивирования с PGPR-штаммом *Bacillus subtilis*, увеличение x 400.



Рис. 5 Полное разрушение гифы *Fusarium graminearum* на 10-е сутки совместного культивирования с PGPR-штаммом *Bacillus subtilis*, увеличение x400.

Установлено, что помимо антибиотиков, большинство PGPR-бактерий синтезируют также ферменты, расщепляющие компоненты грибной клеточной стенки – хитин в комплексе с β -

глюканами и белковый матрикс (из гликопротеинов). Расщепление остальных компонентов грибных клеток не составляет труда для широкого круга ферментов PGPR.

Лабораторное наблюдение такого поедания гиф вызывает удивление и восхищение, однако, трудно сказать, происходит ли это в реальных природных условиях? Как жалко, что невозможно (ну, или пока невозможно) установить на корнях микроскопическую видеокамеру и понаблюдать за взаимоотношениями ризосферных жителей, подобно тому, как мы можем наблюдать жизнь животных во влажных тропических лесах!

Вообще, микробные сообщества ризосферы очень динамичны, состав их меняется по мере роста и развития растения. Так, например, в период активного роста растения в ризосфере могут доминировать представители рода *Pseudomonas*, хорошо усваивающие органические кислоты в выделениях молодых корней, а по мере старения растения начинают преобладать бактерии рода *Bacillus*, более эффективно утилизирующие полимеры отмирающих корешков.

Однако, даже если PGPR-агенты функционировали в ризосфере лишь непродолжительное время, они все равно, так или иначе, оставляют свой след в жизни растения. Особенно интересно, что помимо прямого подавления конкурентов в ризосфере, PGPR могут достаточно тонко воздействовать на них опосредованно.

Например, путем повышения иммунитета растения. Дело в том, что большинство PGPR, как мы могли убедиться, довольно агрессивны в смысле завоевания жизненного пространства и использования пищевых субстратов. Заболевания у растения они не вызовут, но могут быть им распознаны, как потенциальные патогены. Т.е, повлияют на растение подобно тому, как действуют на человека прививки.

У растений это называется **индуцированная системная устойчивость**. Проявляется она в усиленной лигнификации (одревеснении) тканей корня и в синтезе фитоалексинов – соединений, выделяемых растением при заражении и запускающих каскад реакций, направленных на уничтожение патогенов. Таким образом, растение, заселенное PGPR, становится как бы вооруженным и готовым к возможному нападению.

Помимо этого, практически все PGPR, оправдывая свое имя, в той или иной мере стимулируют рост растений за счет выделения растительных гормонов: ауксинов, цитокининов, гиббереллинов и подобных им веществ. В небольших, но значимых количествах! Благодаря этому растение быстрее «проскакивает» ювенильный (юношеский) период, в который оно наиболее уязвимо для патогенов. Надо отметить, что сами патогены также часто синтезируют фитогормоны, причем, причем в огромных дозах, с целью выращивания растительной биомассы, так сказать, на убой. Это уже растению не полезно, а наоборот, выражается в формировании уродливых наростов, галлов, курчавостей, «ведьминых метел» и т. д.

Кстати, растительные гормоны гиббереллины были впервые выделены не из растений, а как раз из фитопатогенных грибов – *Gibberella fujikuroi*, вызывающих заболевание «бешеный рис» – чрезмерное удлинение стеблей риса и практически полное отсутствие зерна. Еще одна важная характеристика PGPR состоит в том, что, как и любые другие **прокариоты**⁵, они

⁵ **Прокариоты** – одноклеточные живые организмы, не обладающие (в отличие от эукариот) оформленным клеточным ядром и другими внутренними мембранными органоидами (хлоропласты, митохондрии, эндоплазматическая сеть и др.)

гораздо «круче» **эукариот**⁶ по разнообразию выделяемых ферментов и биологически активных веществ. Поэтому они способны переводить многие элементы минерального питания растений в доступную для них форму. Например, фосфор или железо.

Также многие PGPR обладают способностью к азотфиксации – усваиванию атмосферного азота и включению его в органические вещества – аминокислоты и белки. Частью этих соединений PGPR делятся с растением-хозяином. Этот процесс называется **ассоциативной азотфиксацией**. Интересно, что, в настоящее время способность к азотфиксации обнаружена у большинства прокариот, а не только у широко известных клубеньковых бактерий – *Rhizobium*.

Итак, PGPR обладают огромным количеством потенциально полезных качеств для растений. Однако, все же, нельзя рассматривать их как абсолютных супергероев, всю свою жизнь посвящающих борьбе с фитопатогенами и самоотверженной защите растений. Просто для них наиболее выгодная экологическая стратегия – это формирование дружественной ассоциации с растением и поддержание его сильным, здоровым и производящим корневые выделения в течение как можно более продолжительного времени.

По своей значимости для растения сообщества PGPR в ризосфере можно сравнить со значимостью микрофлоры здорового кишечника для человека. Точно также, как и PGPR, обитатели кишечника (в основном, бифидо и лактобактерии), оберегают свое жилище от посягательств других микроорганизмов, в том числе болезнетворных, участвуют в переваривании сложных органических веществ, особенно, целлюлозы (клетчатки), синтезируют витамины, незаменимые аминокислоты и др.

В последние годы, подобно тому, как медицина уделяет большое внимание нормализации кишечной микрофлоры человека, так и в сельском хозяйстве, множество исследований направлены на поддержание «здоровой микрофлоры» в почве. Такую почву еще называют **супрессивной**, т.е. подавляющей развитие патогенных для растений микроорганизмов естественным образом.

PGPR-агенты активно используются в биологической защите растений для производства **микробиопестицидов**. В России среди них наиболее известны «Фитоспорин» на основе *Bacillus subtilis*, штамм 26 Д, «Псевдобактерин» на основе *Pseudomonas aureofaciens*, «Ризоплан» на основе *Pseudomonas fluorescens*, штамм AP-33 и др.

По существу такие препараты - это **жидкие культуры** PGPR-бактерий (бактериальные клетки в растворе питательной среды), которыми обрабатывают, например, семена перед посевом (вместо препаратов под страшным наименованием «протравители»). С поверхности семян PGPR-агенты распространяются на корни прорастающего семени, где и успешно функционируют, как описано выше, с обоюдной пользой для себя и для растения. Однако «работают» такие препараты только при соблюдении севооборотов, низком инфекционном фоне в почве, благоприятных погодных условиях и правильном применении. Пока что, в большинстве хозяйств это – недостижимые идеалы, микробиопестициды используются редко и считаются малоэффективными.

Все же представления о PGPR и технологиях их применения, возможно, станут основой «природного земледелия» будущего.

⁶ Эукариоты – [домен \(надцарство\)](#) живых [организмов](#), [клетки](#) которых содержат [ядро](#).