

# МЕЖОРГАНИЗМЕННАЯ ГЕНЕТИКА

*Ann. Rev. Phytopathol.* 1978. 16:309-20  
Copyright © 1978 by Annual Reviews Inc. All rights reserved

# CURRENT CONCEPTS IN INTERORGANISMAL GENETICS

*William Q. Loegering*

Department of Plant Pathology, University of Missouri - Columbia,  
Columbia, Missouri 65211

## INTRODUCTION

Interorganismal genetics is the study of the interactions among the genes of the symbionts in a symbiotic association. It is a branch of the discipline *symbiology*. The word *symbiology* was introduced by Clark P. Read (19) who used it in the title of his book, *Parasitism and Symbiology*, and defined it as the study of symbiosis.

# МЕЖОРГАНИЗМЕННАЯ ГЕНЕТИКА

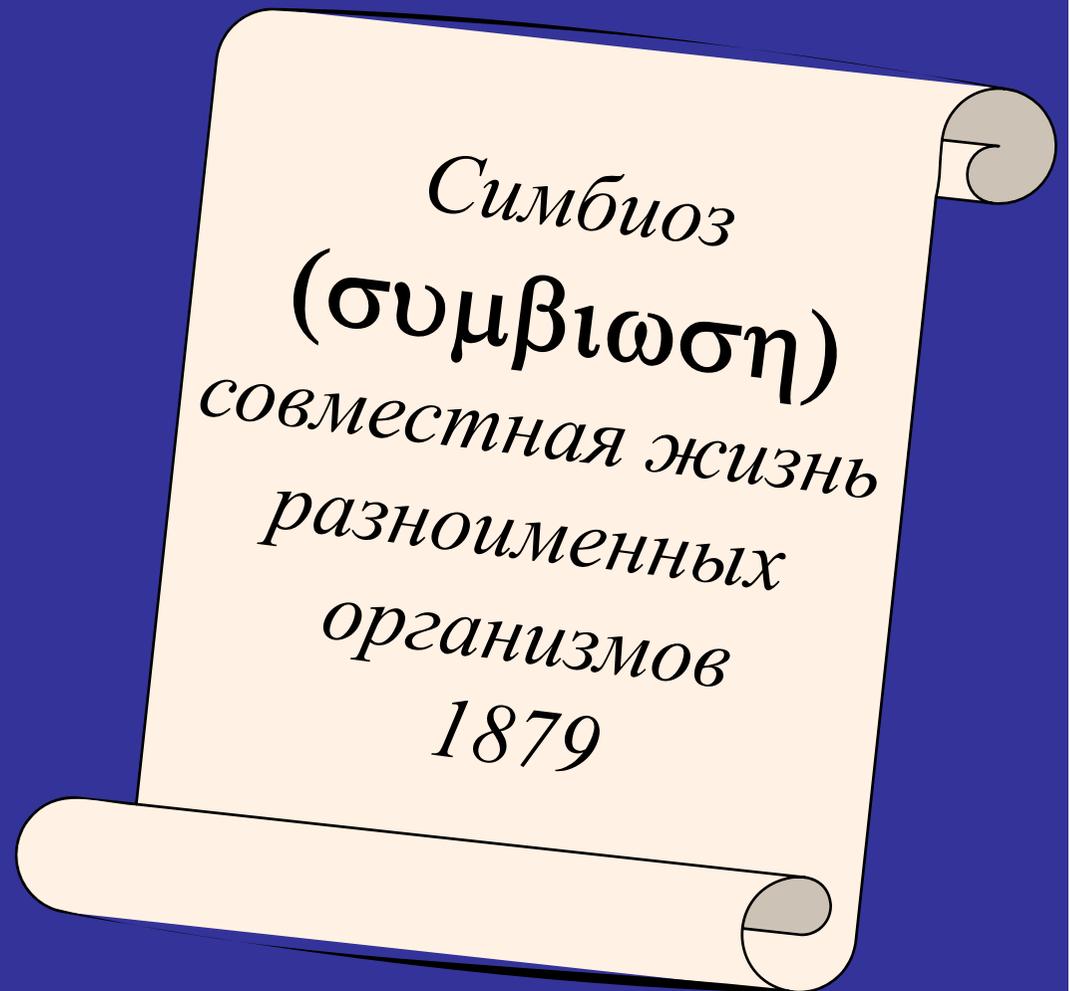
---

- 1. Симбиоз как генетически интегрированная система*
- 2. Теория симбиогенеза – катализатор развития современной биологии*
- 3. Растительно-микробные симбиозы как эволюционный континуум*

Симбиоз = мутуализм, либо антагонизм



Антон де Бари



# Типы межорганизменных отношений

## Мутуализм



Организмы живут в непосредственном обоюдновыгодном контакте

## Паразитизм или Антагонизм

Организмы живут в непосредственном контакте, и один из них развивается, причиняя ущерб другому



## Нейтрализм



Организмы живут в непосредственном контакте, не оказывая явного влияния друг на друга

# Азотфиксирующие клубеньки у гороха («дикий тип»)



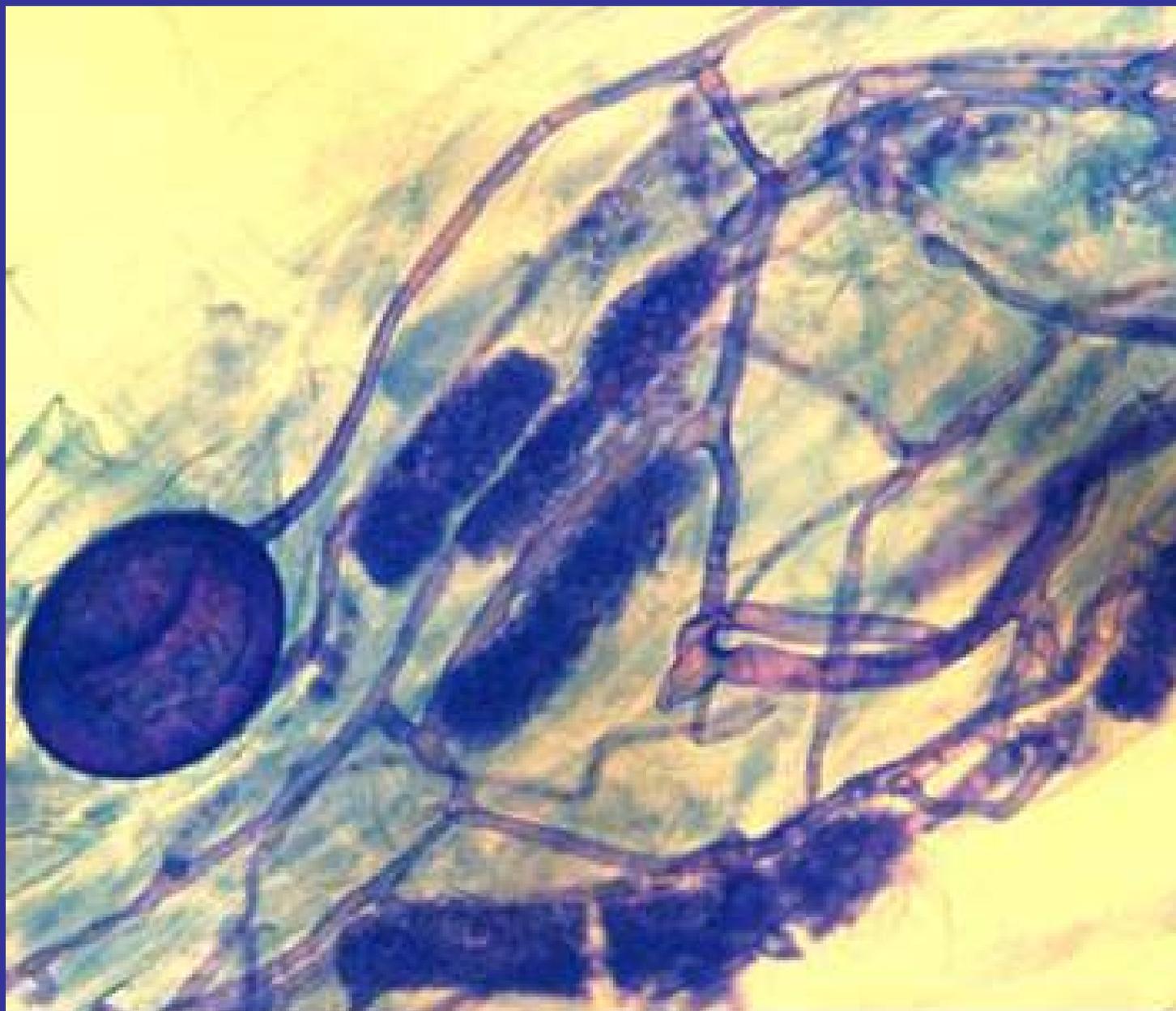
# **Биохимические механизмы развития клубеньков, сходные с фитопатогенными взаимодействиями**

- 1. Синтез флавоноидов (аналоги фитоалексинов)**
- 2. Синтез хитин-подобных сигнальных Nod-факторов**
- 3. Рецепция и передача сигналов (протеин-киназы, содержащие LRR-белки)**
- 4. Выделение активных форм кислорода ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ,  $\text{O}_2^-$ )**
- 5. Накопление фенолов и лигнификация клеточных стенок**

# Действие инокуляции *Sinorhizobium meliloti* на продуктивность люцерны

показатели	контроль без инокуляции	инокуляция ризобиями (отклонение от контроля, %)	
		штамм СХМ1 (Nod <sup>+</sup> Fix <sup>+</sup> )	штамм СХМ1- 48 (Nod <sup>+</sup> Fix <sup>-</sup> )
масса растений (г/сосуд)	14.5	+20.1	-53.9
накопление азота (мг/сосуд)	438	+22.1	-67.1
содержание азота (%)	3.05	+ 2.3	-37.8

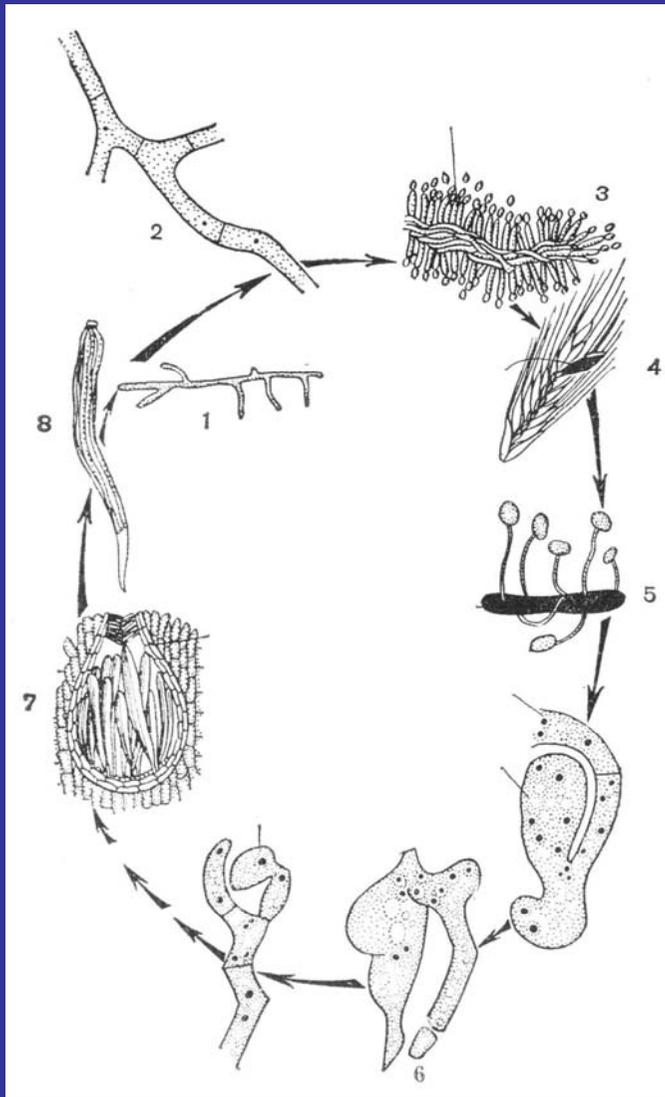
# Арбускулярная микориза



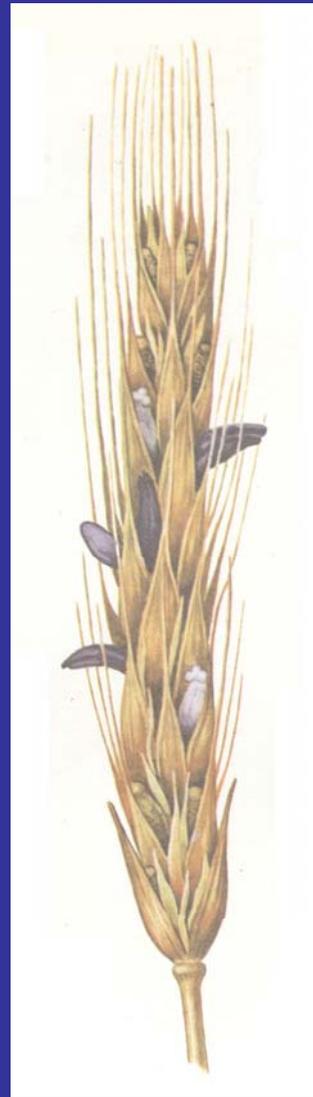
## Защитные реакции, индуцируемые симбиотическими грибами в корнях

Реакция растения	АМ-грибы ( <i>Glomus</i> )	Патогены
Модификация клеточной стенки	Слабое утолщение, фенолы не накапливаются	Сильное утолщение (папиллы), накопление фенолов
Активация фенилпропаноидного пути	Слабая и специфичная на разных стадиях инфекции	Высокая на всех стадиях взаимодействия
Пероксидазы, хитиназы, глюканазы	Только на ранних стадиях	На всех стадиях инфекции
Накопление каллозы	Слабое во время формирования арбускул	Интенсивное на всех стадиях инфекции
Патоген-регулируемый белок PR-1	Низкий уровень вблизи арбускул	Высокий уровень без специфической локализации

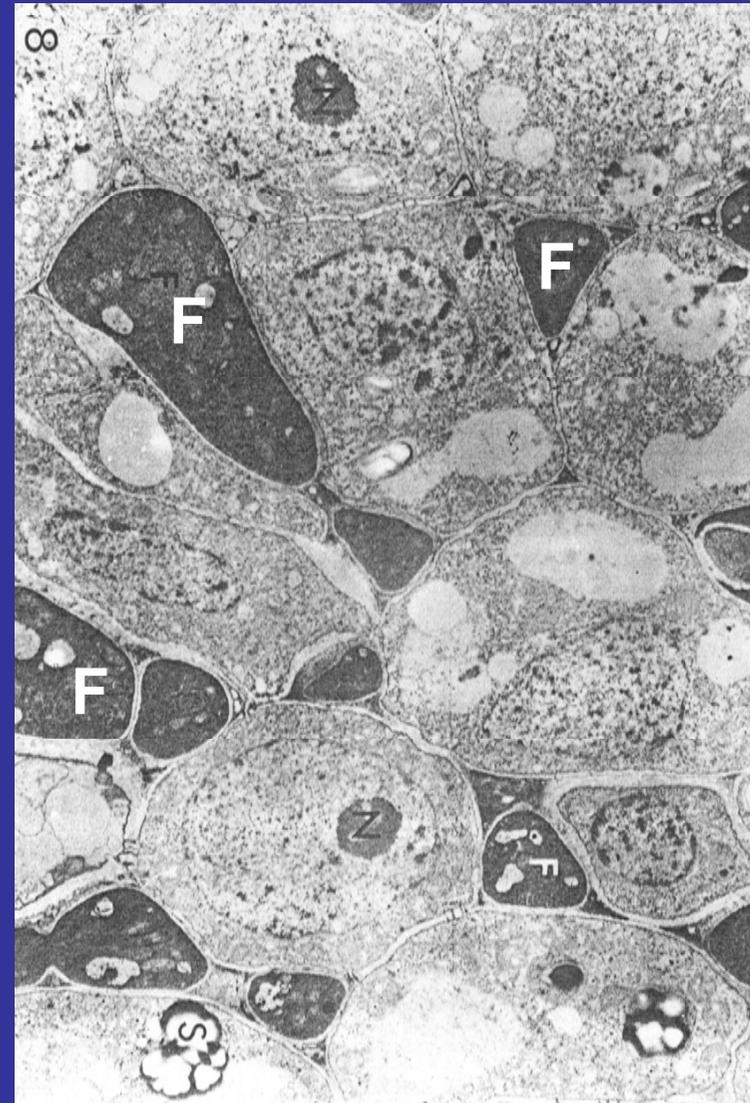
# Симбиоз злаков со спорыньей (*Claviceps*)



Жизненный цикл спорыньи

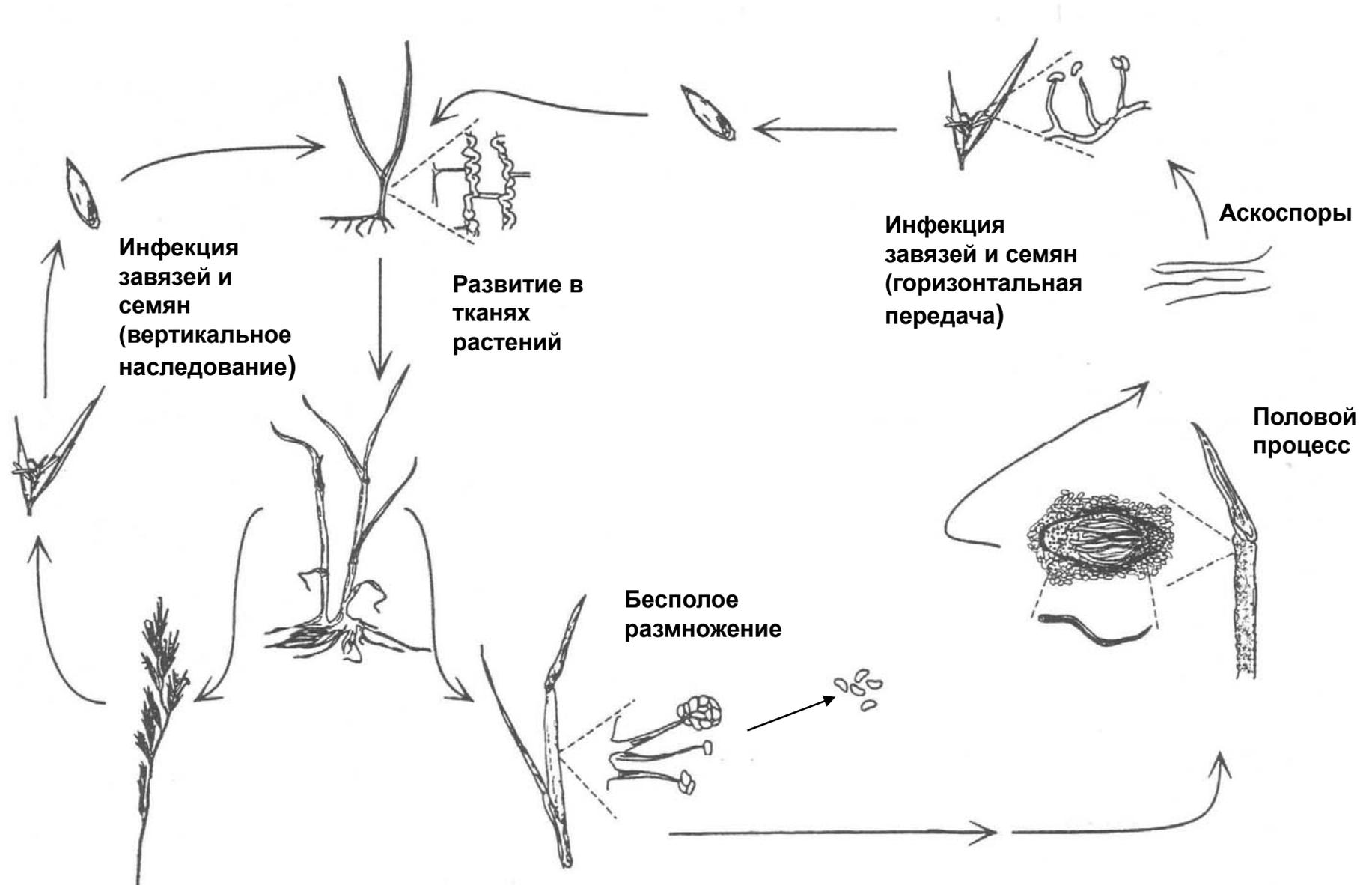


Склероции на колосе ржи



Гифы гриба (F) в тканях завязи

# Жизненные циклы эндофитных спорыньевых грибов (*Epichloë*, *Neotyphodium*=*Acremonium*)



# Мутации, превращающие патогенный гриб *Colletotricha magna*, в мутуалистический симбионт

Класс мутантов (число)	Колонизация растений (%)		Развитие патогенного штамма <i>C. magna</i> (%)
	Корень и нижняя часть стебля	Верхняя часть стебля	
А (60)	100	22	0-20
В (55)	100	22	35-90
С (61)	100	0	96-100

# Классификация межорганизменных взаимодействий

Индекс Взаимодействия (Index of Interaction):

$$I.I. = X_i / X_o$$

$X_i$  и  $X_o$  - показатели развития (репродукции) организма при взаимодействии и в свободноживущем состоянии

$I.I. < 1$  (-)     $I.I. = 1$  (0)     $I.I. > 1$  (+)

## Типы взаимодействия

+/+ мутуализм

+/- антагонизм (паразитизм)

+/0 комменсализм

-/- конкуренция

-/0 аменсализм

0/0 нейтрализм

## Основные аспекты понятия симбиоза

*Симбиоз – форма межорганизменного взаимодействия*  
(длительное взаимодействие **неродственных организмов**)

**Симбиоз ⇔ Популяция**

*Симбиоз – надорганизменная система (сверх-организм)*  
(полная или частичная утрата партнерами  
самостоятельности – **высокая целостность биосистемы**)

**Организм ⇔ Симбиоз ⇔ Биоценоз**

*Симбиоз – стратегия совместного выживания*  
(**кооперативная адаптация**)

**Симбиоз ⇔ Автобиоз**

# МЕЖОРГАНИЗМЕННАЯ ГЕНЕТИКА *(in sensu Loegering, 1978)*

---

- 1. Симбиотическая система имеет собственный фенотип**
- 2. Наследование фенотипа симбиосистемы и свободноживущего (унитарного) организма осуществляется сходным образом**

Genotype of Pathogen				Host	=	Phenotype of aegricorpus	
<i>Avr</i>	1	+	1	<i>R</i>	=	1	<i>Inf</i> <sup>-</sup>
<i>Avr</i>	1	+	0	<i>r</i>	=	0	<i>Inf</i> <sup>+</sup>
<i>avr</i>	0	+	1	<i>R</i>	=	0	<i>Inf</i> <sup>+</sup>
<i>avr</i>	0	+	0	<i>r</i>	=	0	<i>Inf</i> <sup>+</sup>

	Genotypes			
Intraorganismal (Mendelian)	aa	aA	Aa	AA
Interorganismal (gene-for-gene)	1 + 1	1 + 0	0 + 1	0 + 0

# Генетический контроль микробно-растительных взаимодействий

Генотипы симбиотических микроорганизмов	Генотипы растения-хозяина	
	<i>RR</i> или <i>Rr</i>	<i>rr</i>
Паразитизм, “квадратная сетка” (Flor, 1946-1960)		
<i>Avr/Avr</i> или <i>Avr/avr</i>	Устойчивость ( $Inf^-$ )	Болезнь ( $Inf^+$ )
<i>avr/avr</i>	Болезнь ( $Inf^+$ )	Болезнь ( $Inf^+$ )
Мутуализм, на примере симбиоза “ <i>Trifolium pratense</i> – <i>Rhizobium leguminosarum</i> bv. <i>trifolii</i> (Nutman, 1946-1968)		
Штамм А	Симбиоз ( $Nod^+Fix^+$ )	Несовместимость ( $Nod^-$ )
Мутант штамма А	Симбиоз ( $Nod^+Fix^+$ )	Симбиоз ( $Nod^+Fix^+$ )

## **Симбиогенетика изучает:**

**проявление законов изменчивости и наследственности  
в надорганизменных генетических системах**

**Надорганизменная генетическая система –  
совокупность генов тесно взаимодействующих  
организмов, определяющая фенотип симбиоза  
(симбиогеном ... микробиом ... метагеном)**

## **Единица наследственности в симбиозе:**

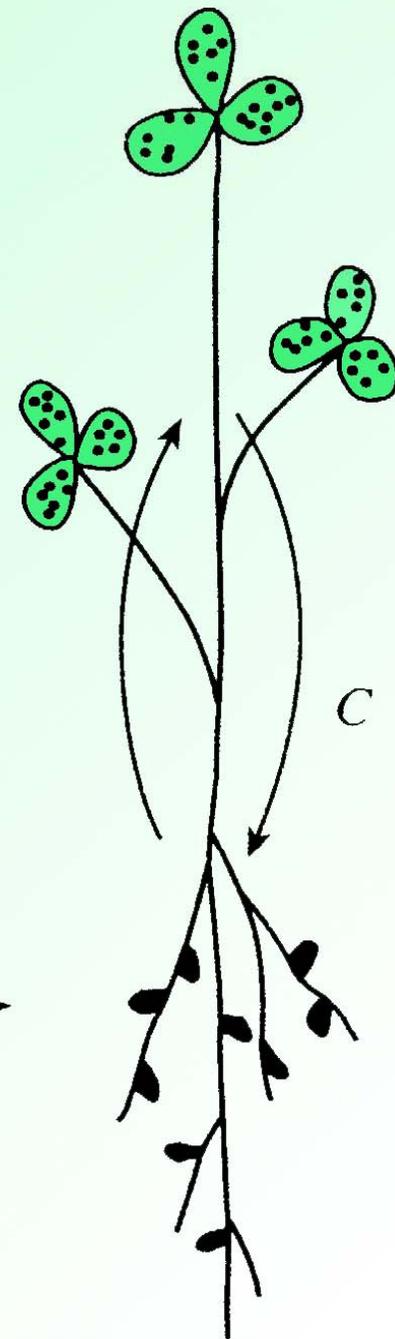
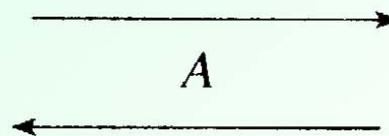
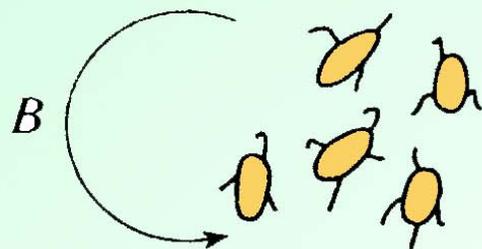
- 1. состоит из нескольких ( $\geq 2$ ) генов от разных организмов**
- 2. не всегда совпадает с единицей наследования**

Фенотипические проявления  
надорганизменных генетических  
систем (единиц наследственности):

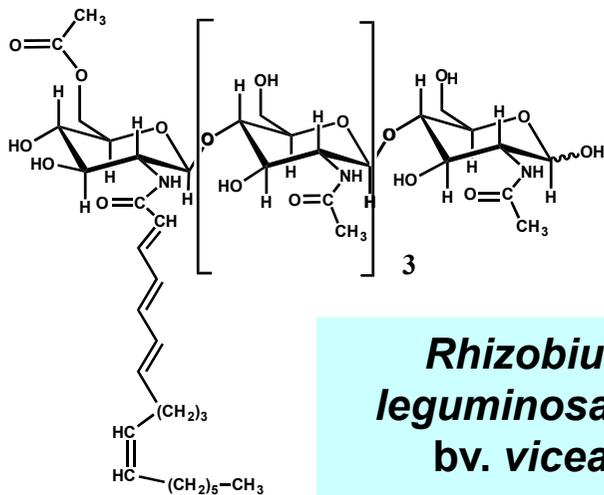
- **сигнальные взаимодействия**
- **развитие симбиотических структур**
- **метаболическая интеграция партнеров**

# СИГНАЛЬНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В СИМБИОЗЕ

- A. Обмен партнеров сигналами
- B. Авторегуляция генов микросимбионта
- C. Системная регуляция у хозяина



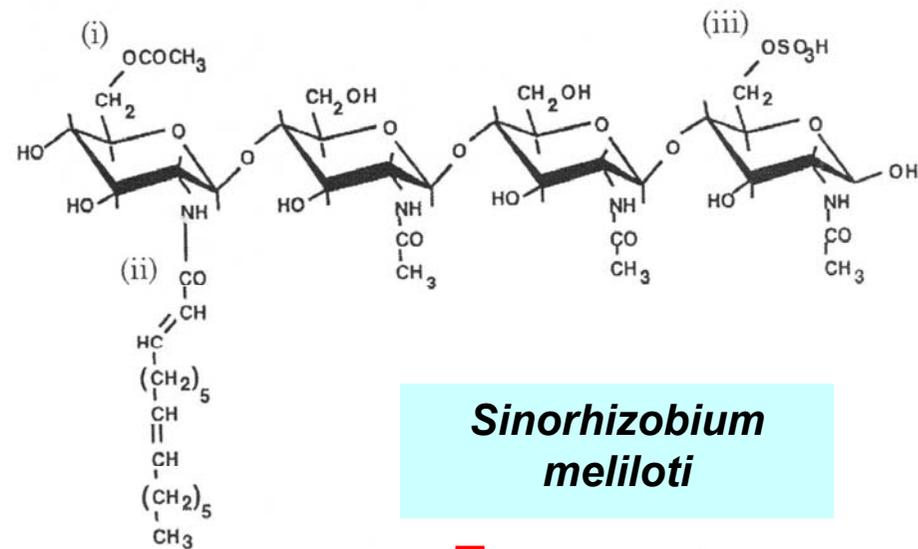
# Pod-факторы, определяющие специфичность к разным растениям



*Rhizobium  
leguminosarum  
bv. viciae*

Вика

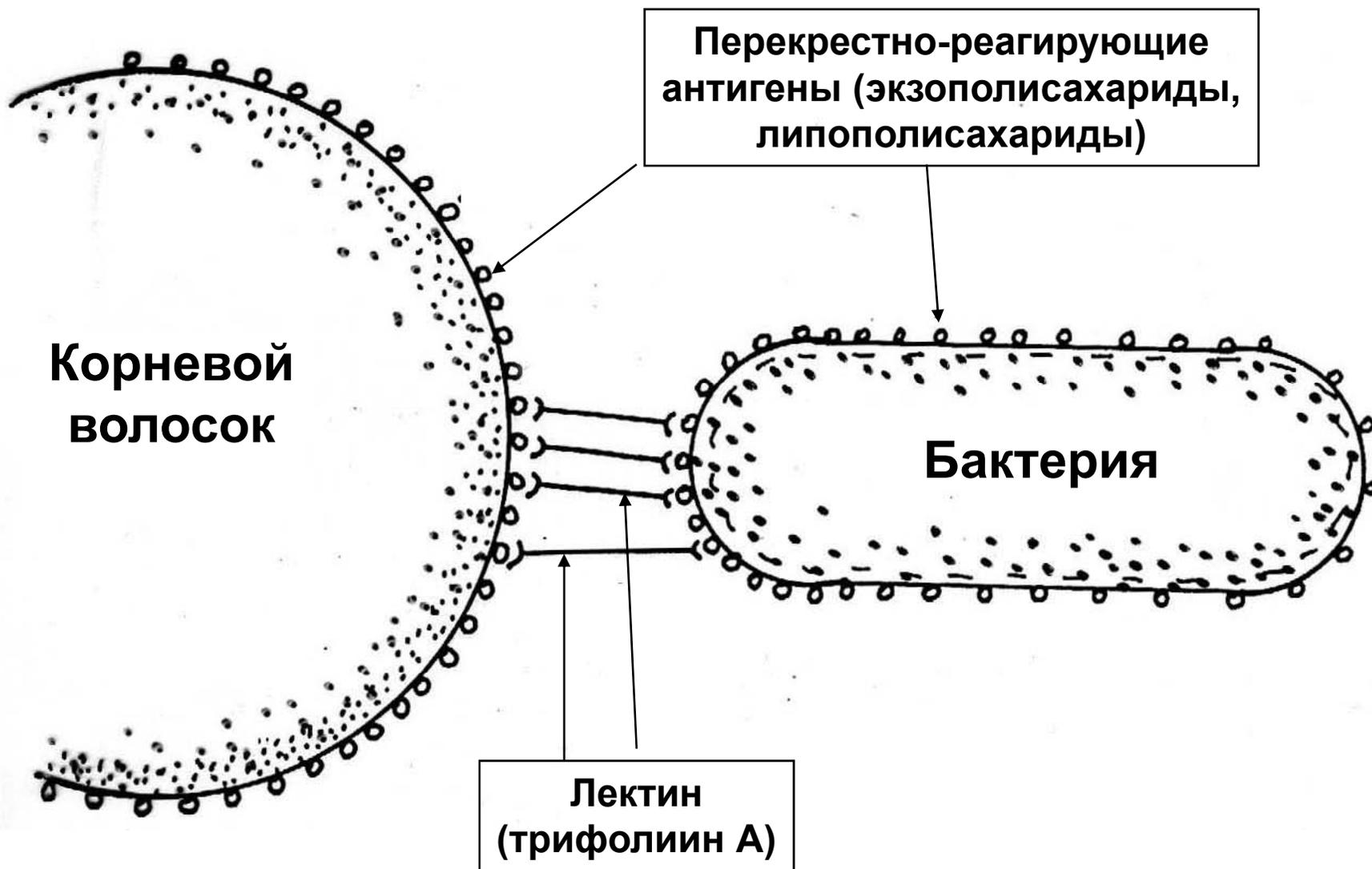
Горох

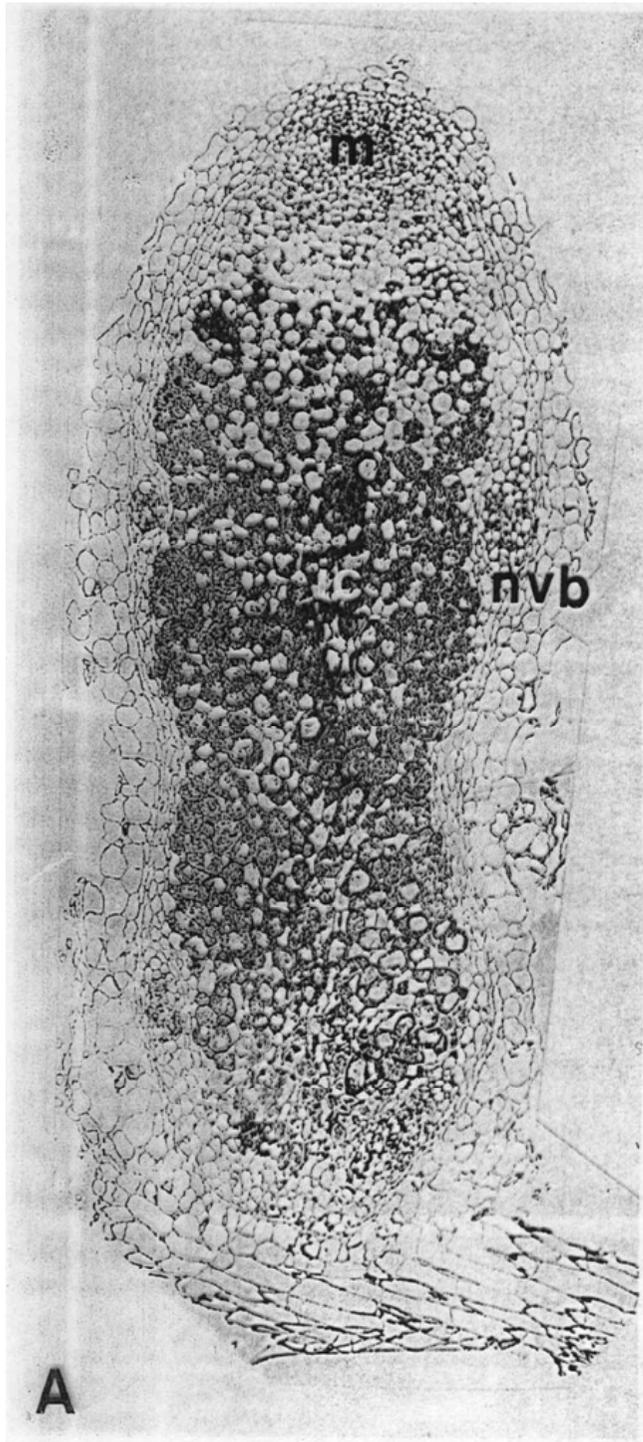


*Sinorhizobium  
meliloti*

Люцерна

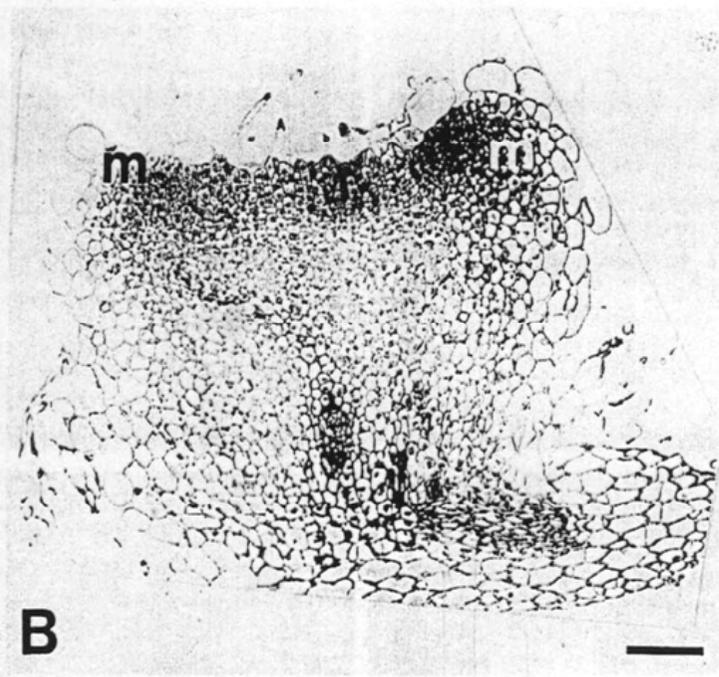
# Гипотеза лектинового контроля специфичности симбиоза (Dazzo, 1981)



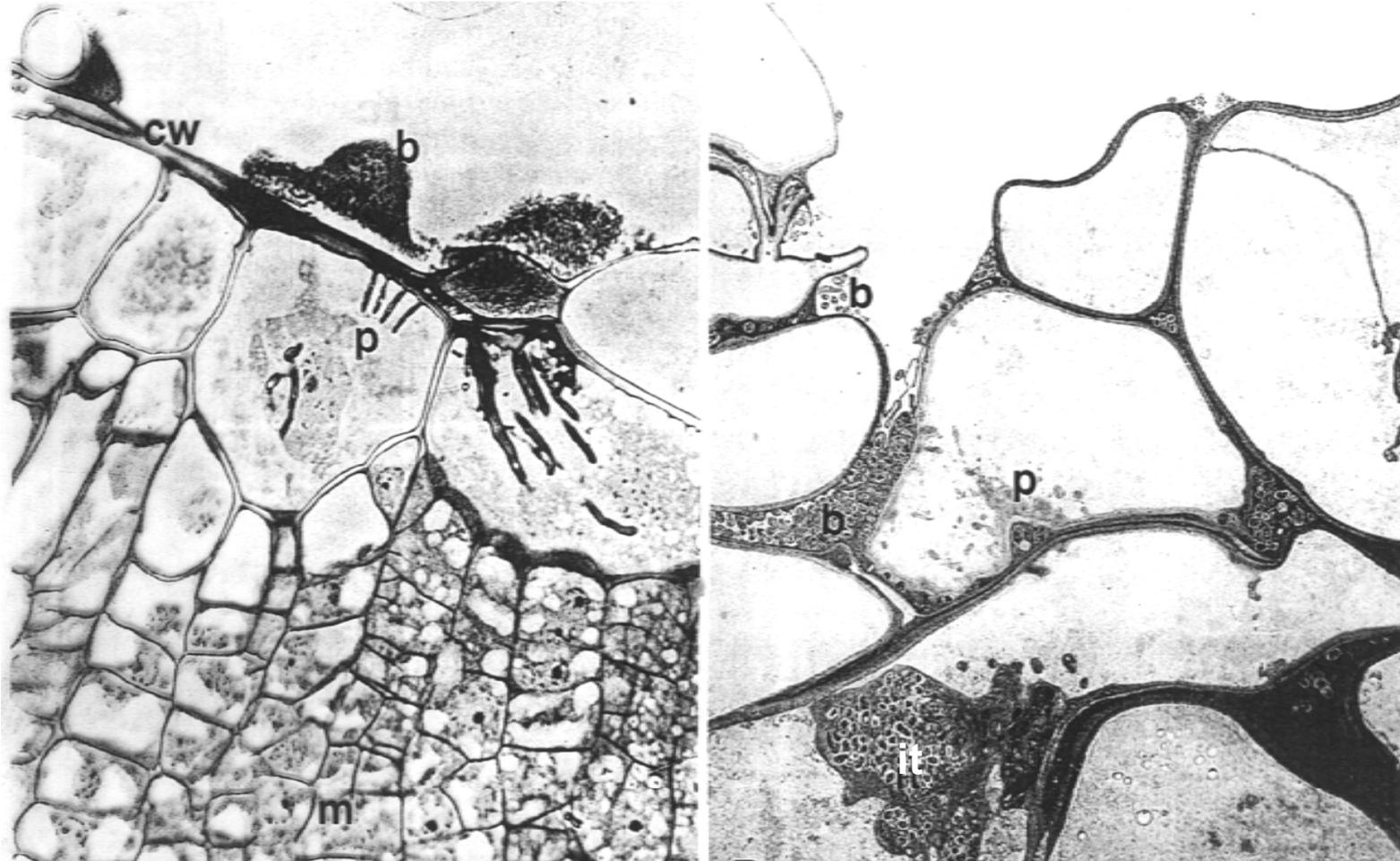


А – нормальный клубенек люцерны  
(Nod<sup>+</sup> Inf<sup>+</sup> Fix<sup>+</sup>)

В – псевдоклубенек, образованный  
ЭПС<sup>-</sup> мутантом *Sinorhizobium meliloti*  
(Nod<sup>+</sup> Inf<sup>-</sup> Fix<sup>-</sup>): отсутствует зональность,  
меристема разделена на несколько очагов

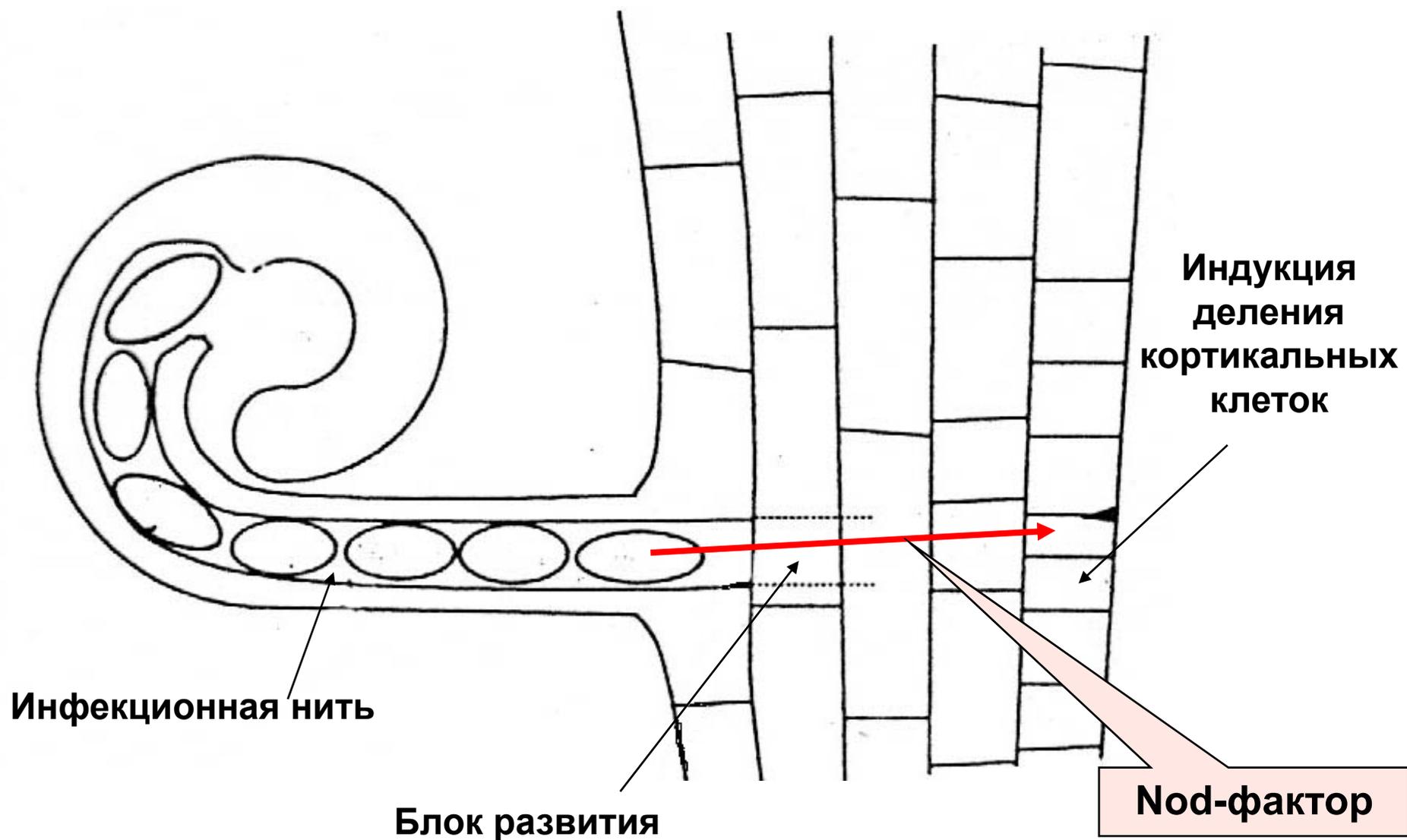


**Блокировка проникновения в клубеньки люцерны  
мутантов ризобий, дефектных по синтезу экзополисахаридов**



**b - бактерии накапливаются на поверхности корней  
p – папиллы на утолщенной клеточной стенке (cw)  
it – abortивная инфекционная нить**

# Реакция люцерны на проникновение мутанта ризобий, дефектного синтезу экзополисахаридов



# Комплементарное взаимодействие мутантов ризобий, лишенных контактного, либо дистантного сигнала

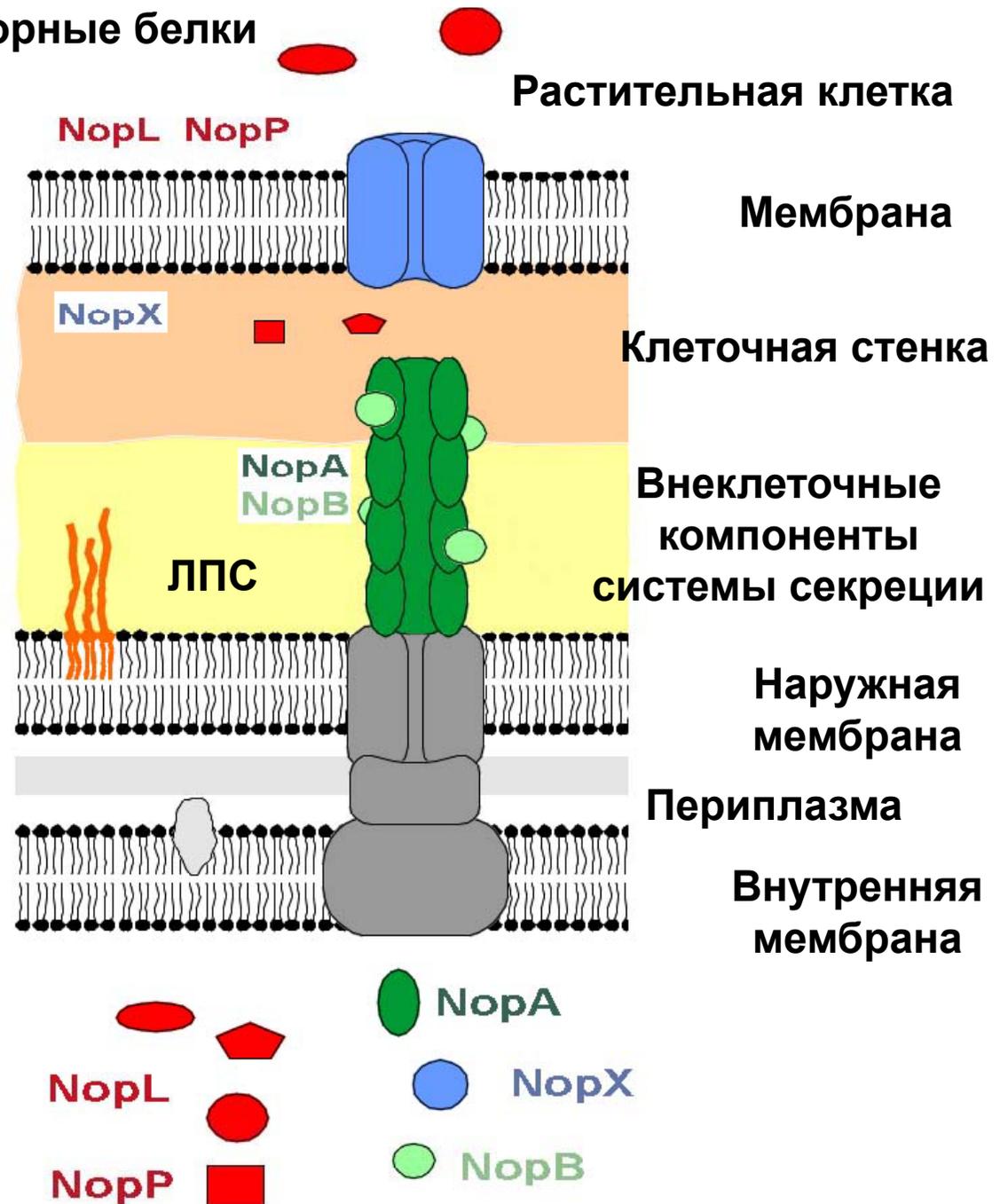


# Система секреции белков III типа у ризобий

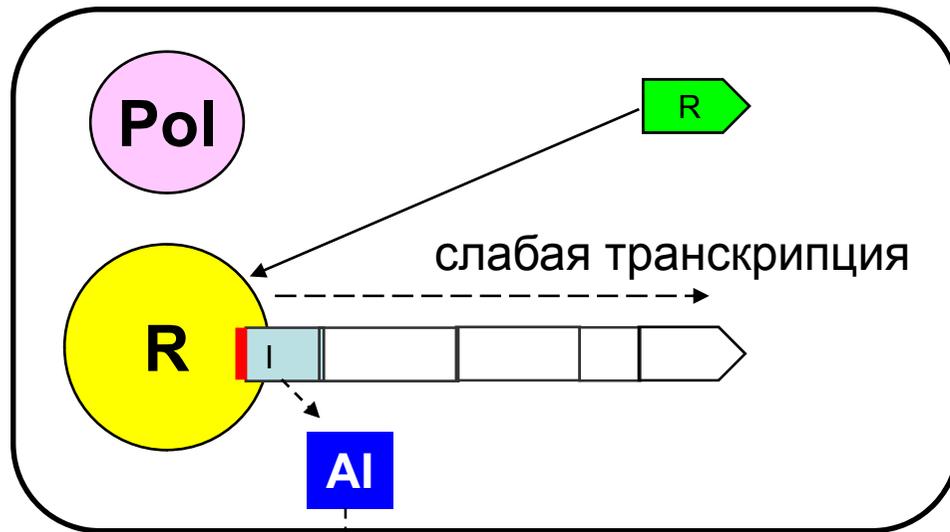
Сходна с системами секреции белков патогенных бактерий

Кодирует хозяйскую специфичность

Эффекторные белки

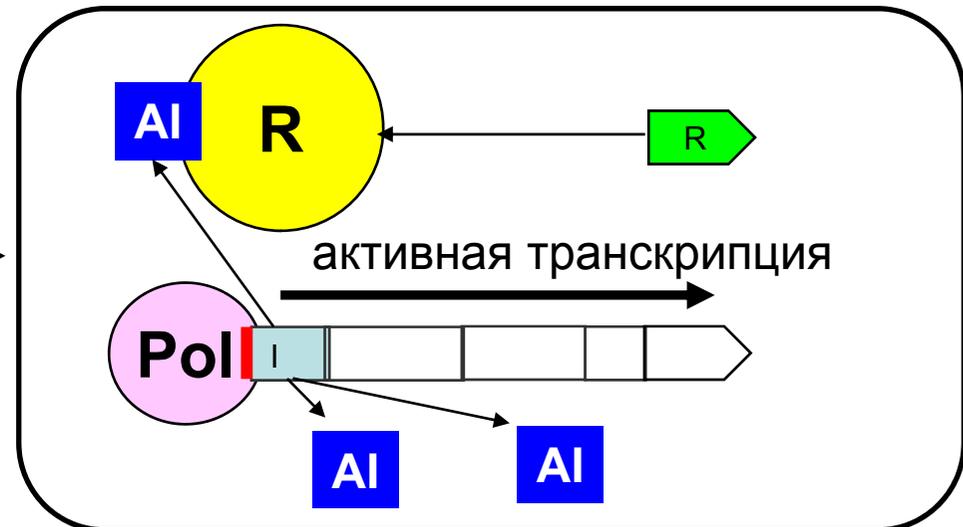


# Регуляция симбиотических генов бактерий по механизму “quorum sensing”



повышение плотности популяции

накопление AI в клетке



# Нарушение системной регуляции числа клубеньков у гороха

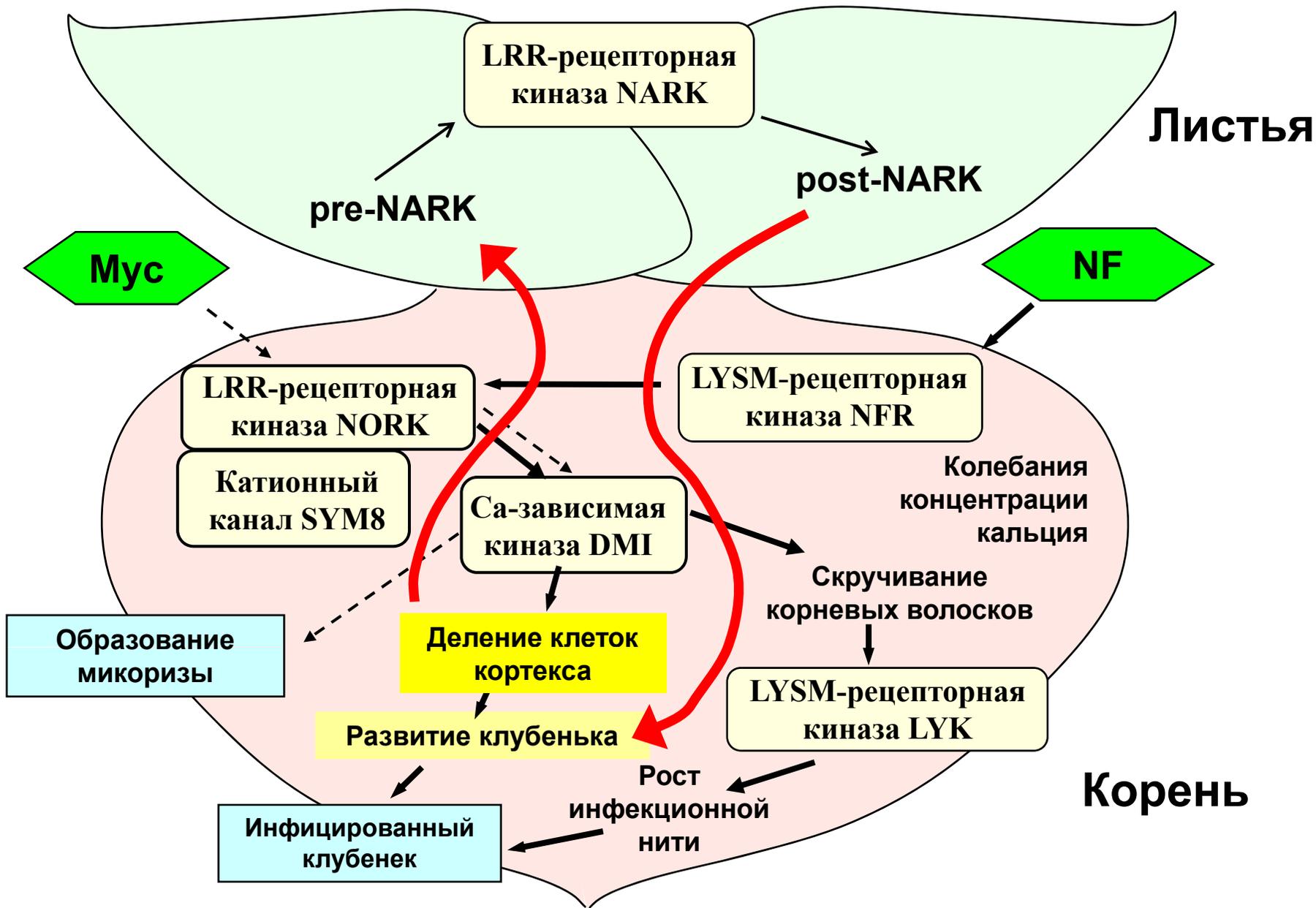
**Дикий тип**



**Мутант Nod<sup>++</sup>NTS**



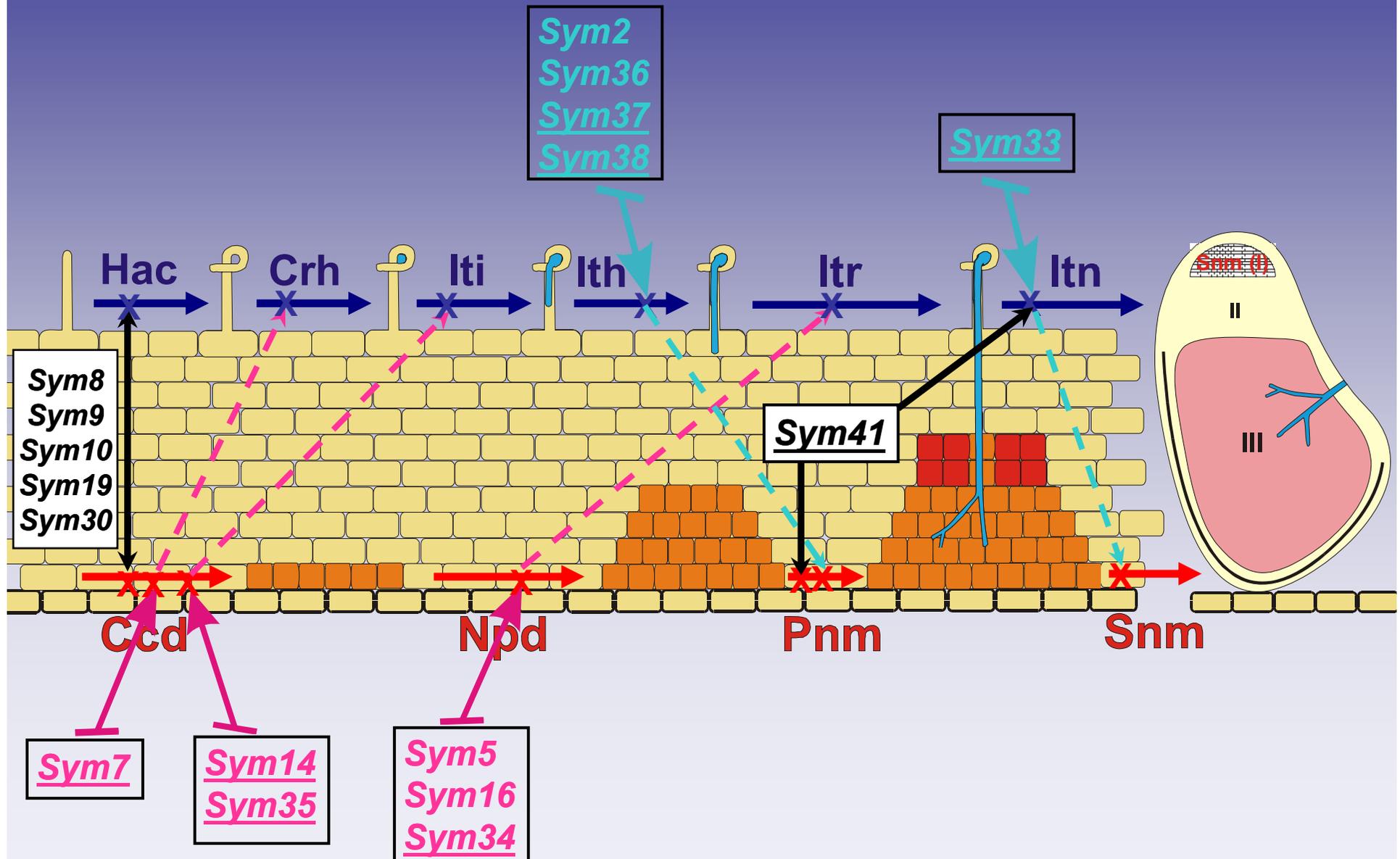
# Передача сигналов в растении при развитии симбиозов (Тихонович и др., 2005)



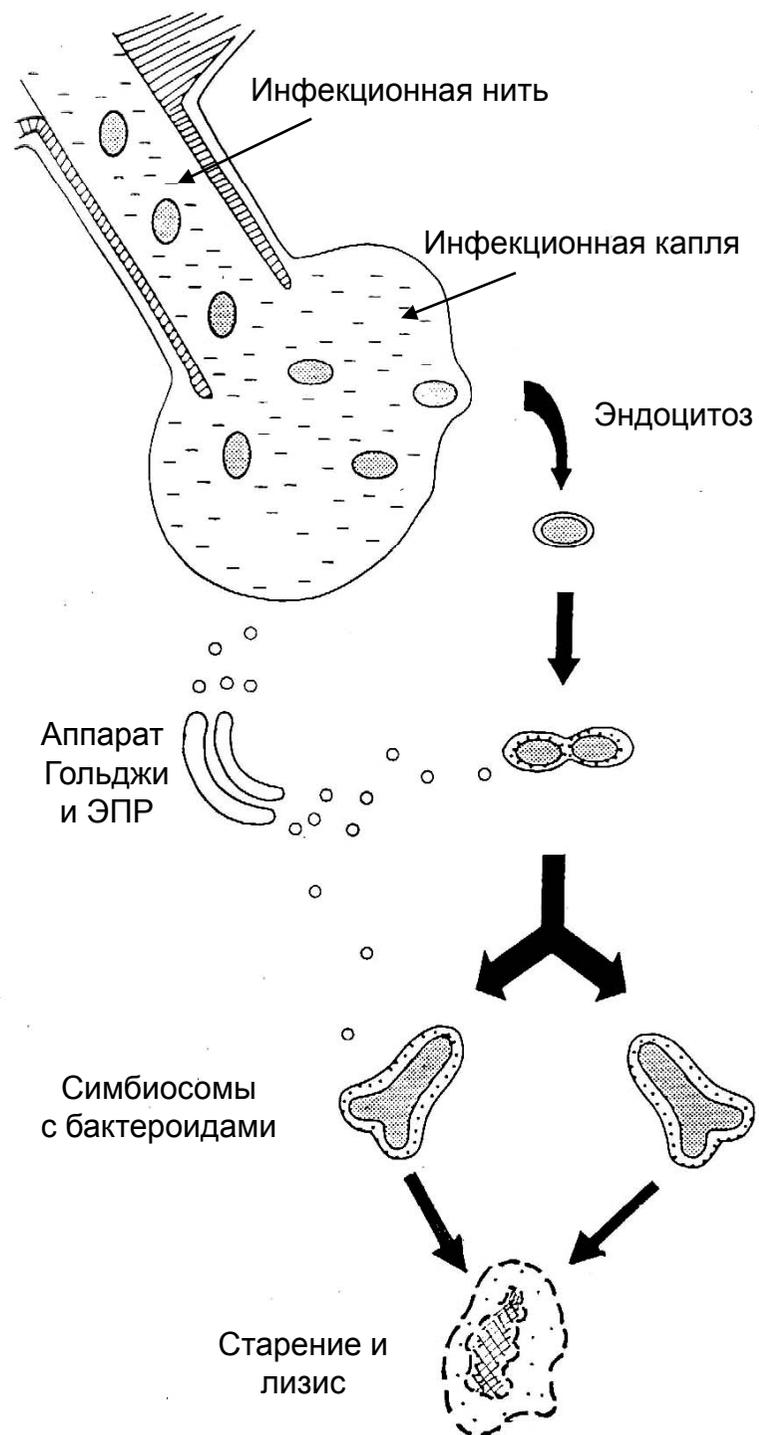
# Симбиотические органы

Органы	Хозяева	Симбионты
<i>Растения</i>		
<b>N<sub>2</sub>-фиксирующие клубеньки</b>	<b>Двудольные (Rosid-1: 10 семейств)</b>	<b><i>Rhizobium, Frankia</i></b>
<b>Полости в листьях</b>	<b><i>Azolla</i></b>	<b><i>Anabaena</i></b>
<b>Опухоли, бородачатые корни</b>	<b>Разные двудольные</b>	<b><i>Agrobacterium</i></b>
<i>Животные</i>		
<b>Световые органы</b>	<b>Кальмар <i>Euprymna</i></b>	<b><i>Vibrio fischeri</i></b>
<b>Мицетомы</b>	<b>Тли</b>	<b><i>Buchnera</i></b>
<b>Рубец</b>	<b>Жвачные</b>	<b>Целлюлозолитические микробы</b>

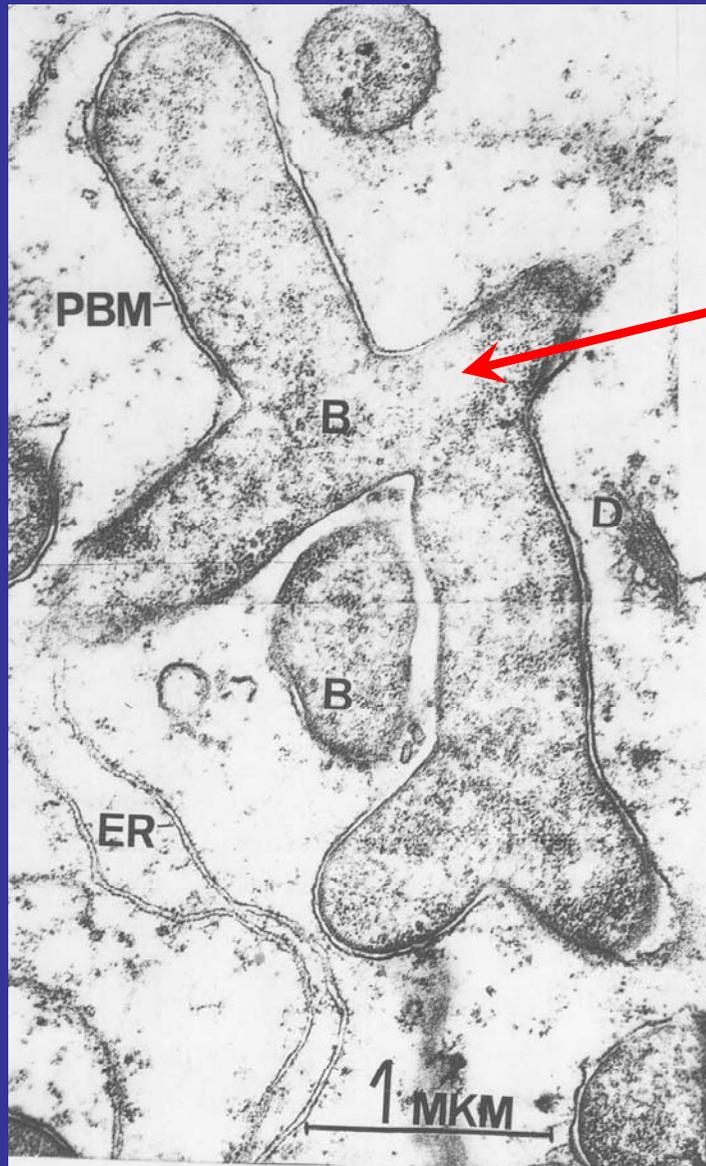
# Функционирование симбиотических генов гороха (*Pisum sativum* L.) в процессе развития клубенька



# РАЗВИТИЕ ВНУТРИКЛЕТОЧНОГО СИМБИОЗА В КЛУБЕНЬКАХ БОБОВЫХ

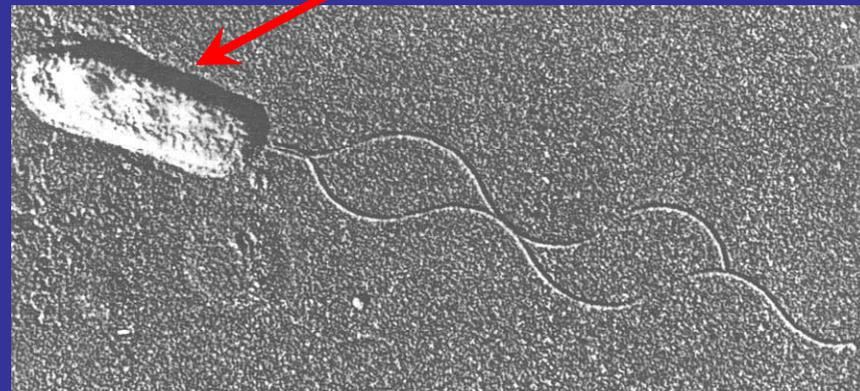


# МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ ГОРОХА

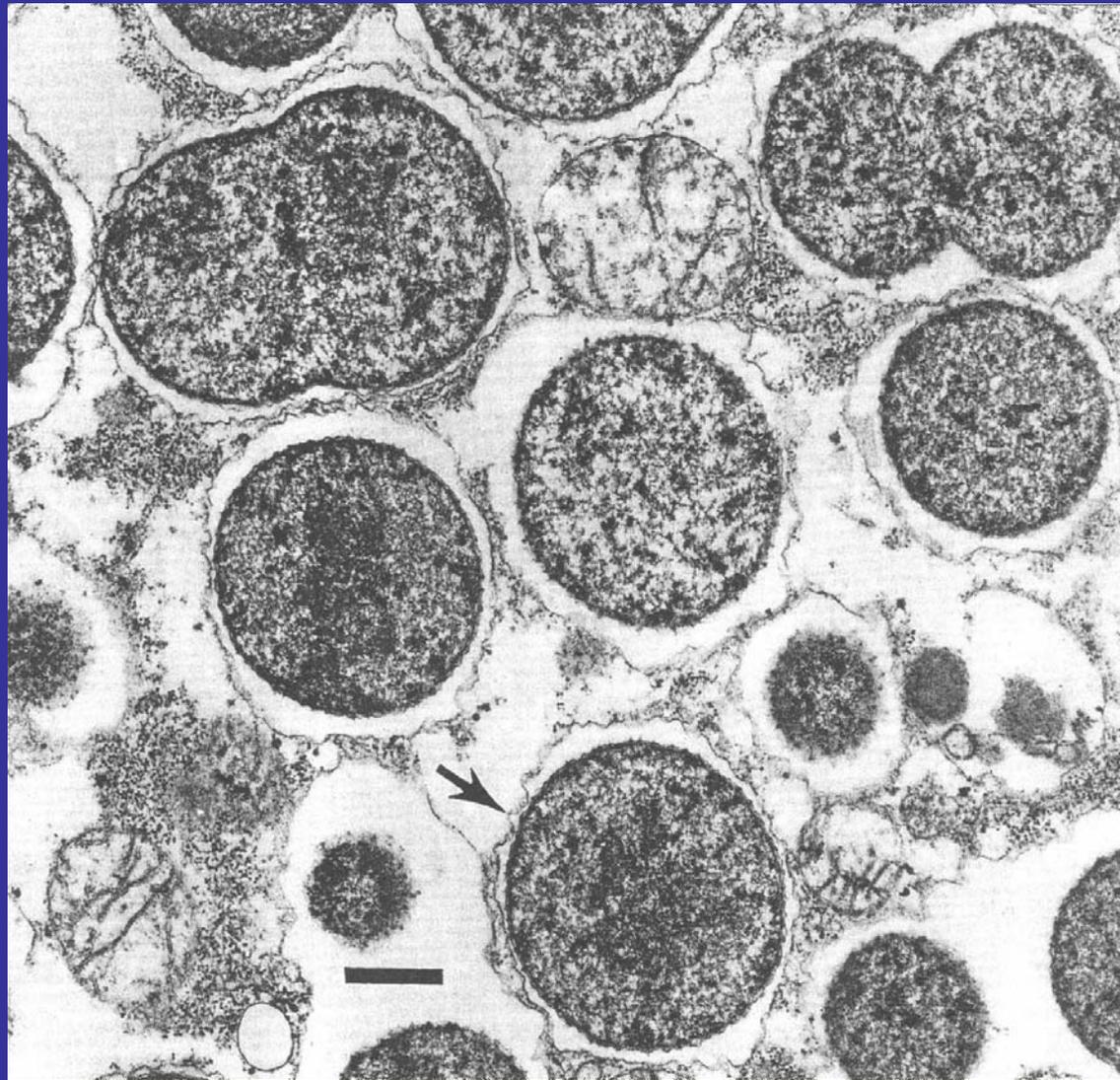
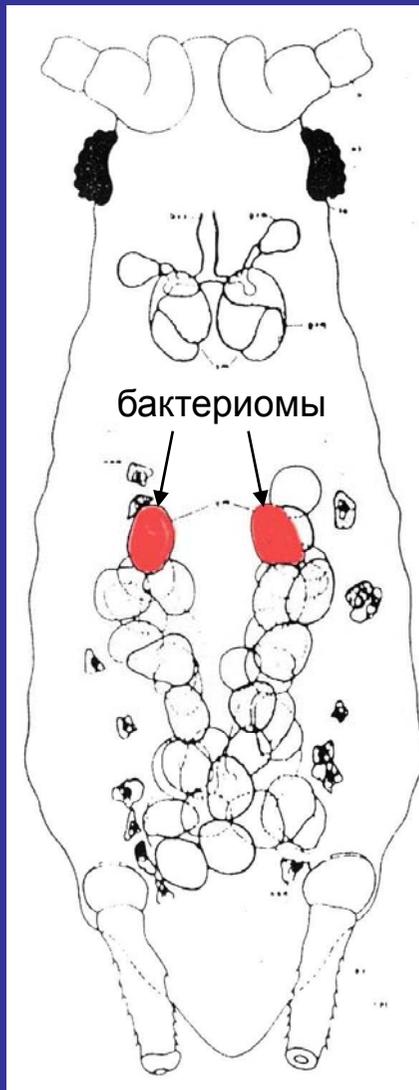


**ЗРЕЛЫЙ БАКТЕРОИД**

**СВОБОДНОЖИВУЩАЯ  
КЛЕТКА**

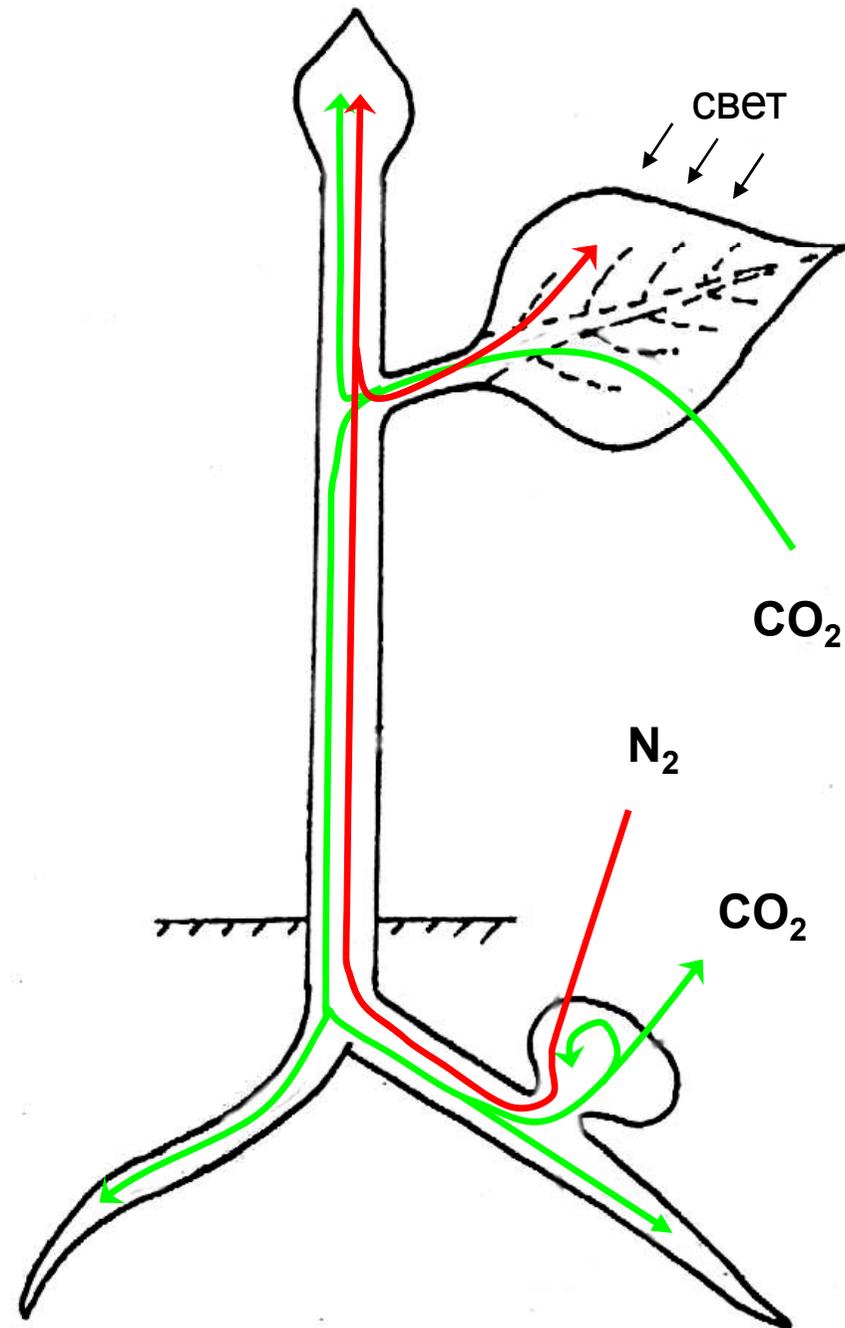


# Симбиоз тлей с бактериями *Buchnera*

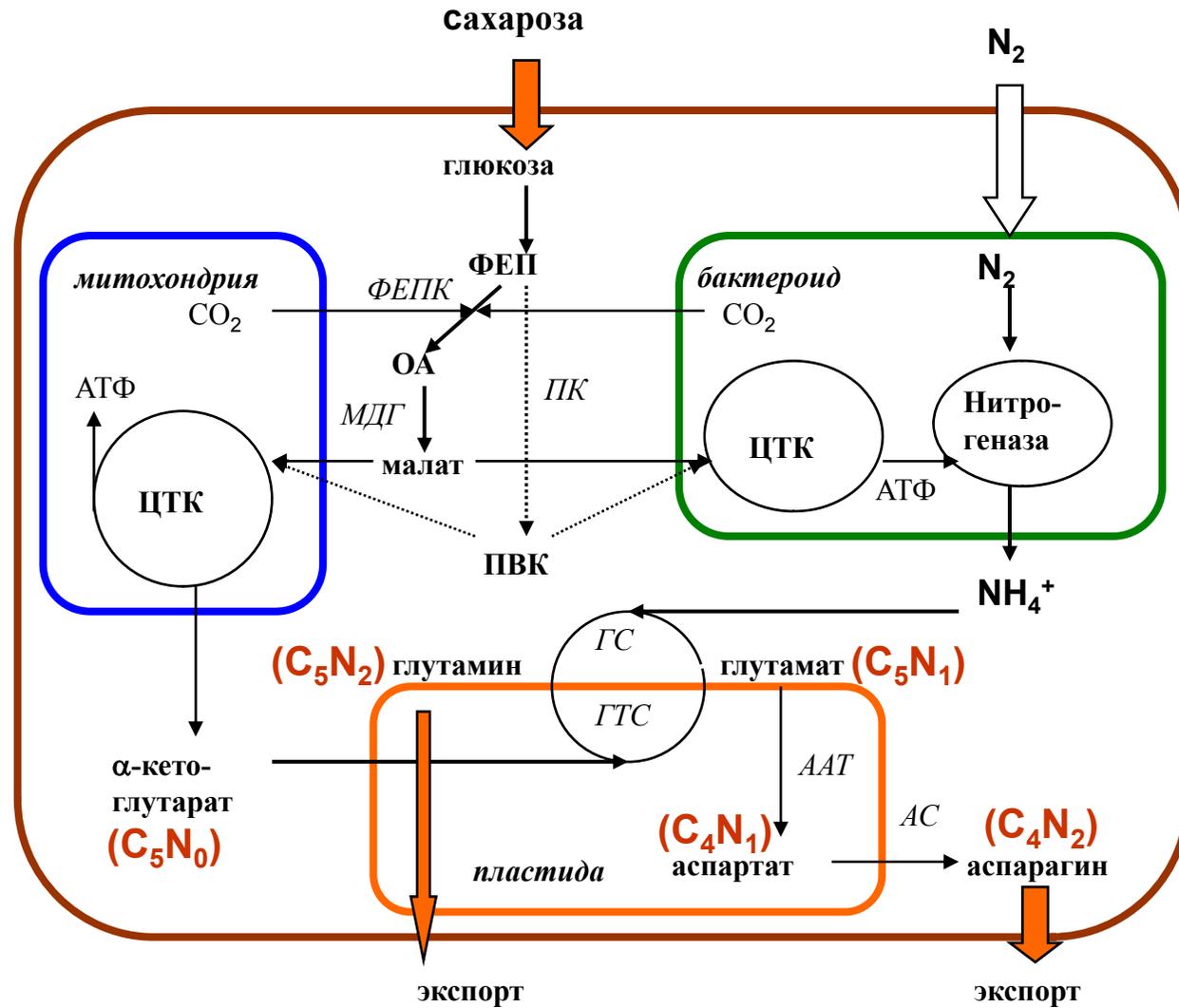


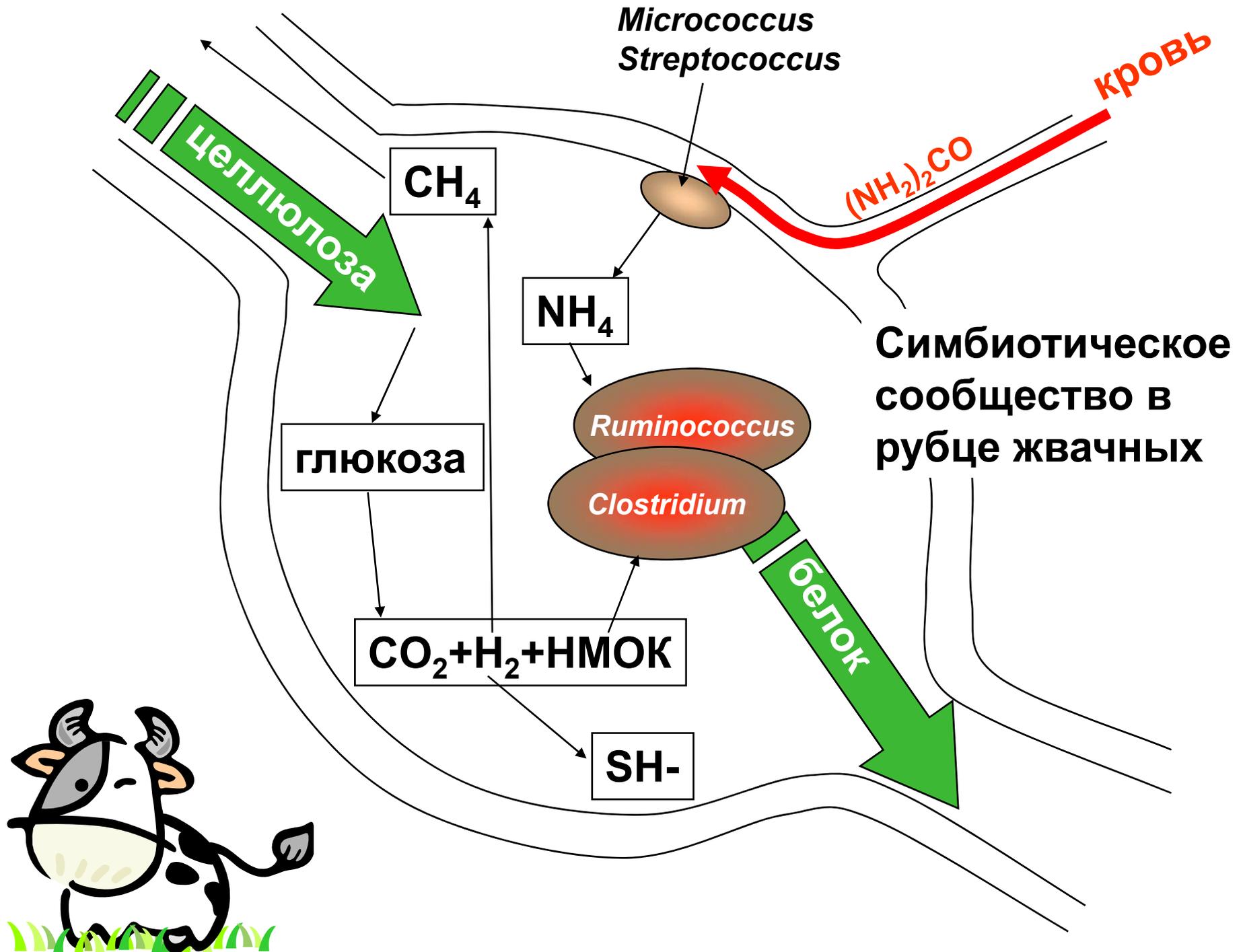
Ультраструктура бактериоцита с симбиосомами

# Сопряжение азотфиксации и фотосинтеза в растительно-микробном симбиозе



# Объединение путей С и N метаболизма в клубеньках

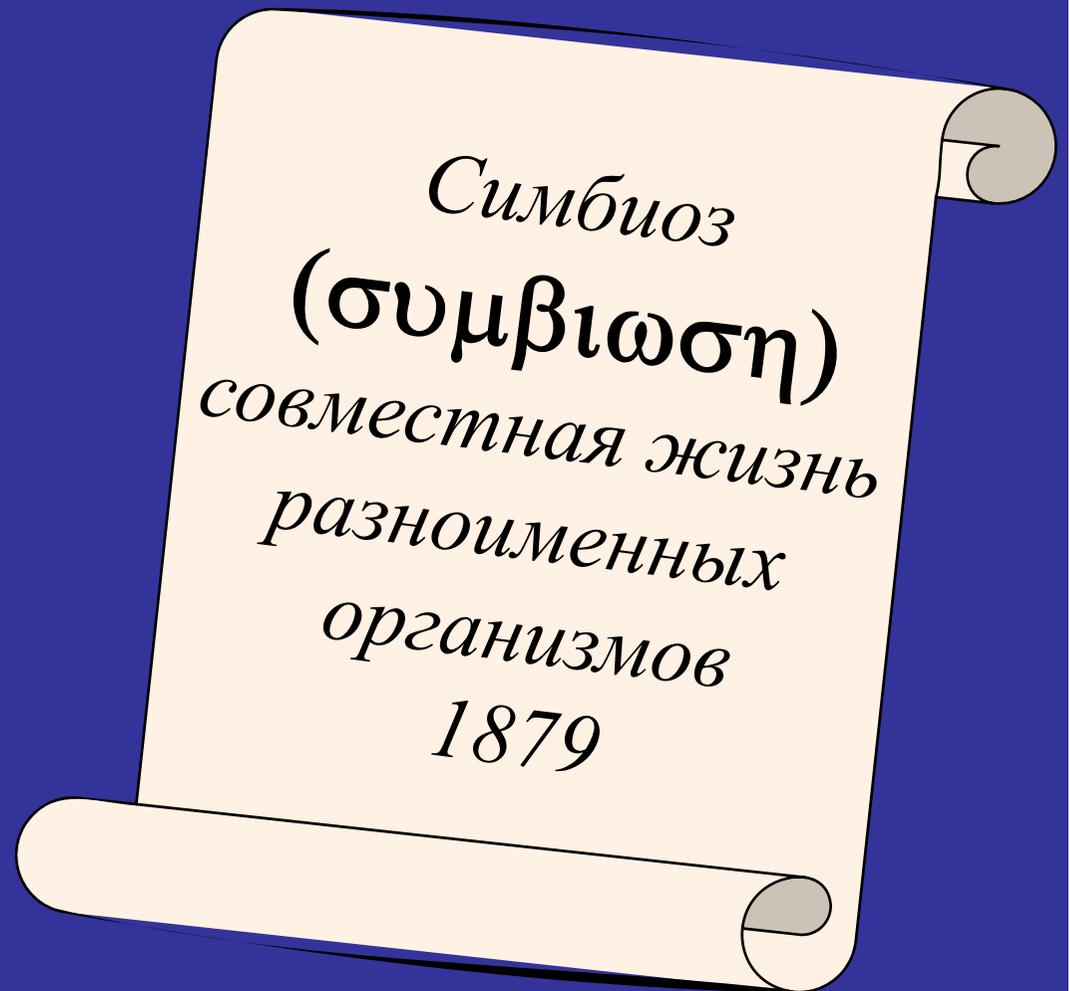




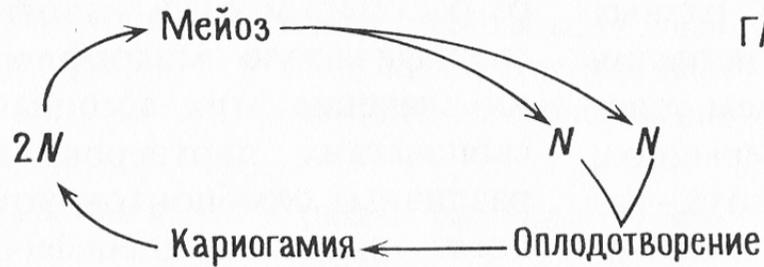
Симбиоз = мутуализм, либо антагонизм



Антон де Бари

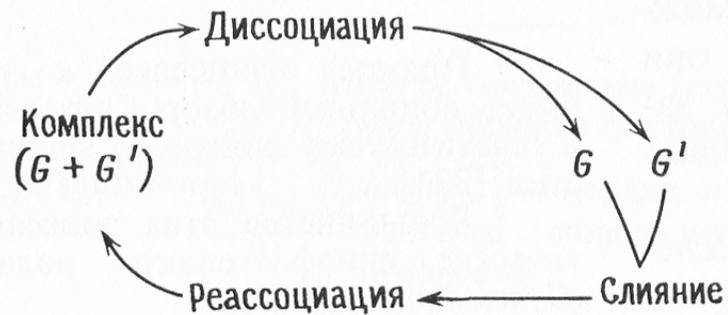


ДИПЛОИДНАЯ  
ФАЗА



ГАПЛОИДНАЯ  
ФАЗА

СИМБИОЗ



РАЗДЕЛЕНИЕ  
ПАРТНЕРОВ

Рис. 7.1. Чередование поколений с мейозом и его аналог – симбиоз как парасексуальность.  $N$  – гаплоидное число хромосом;  $G$ ,  $G'$  – гетерологичные геномы.

**Жизненный цикл свободноживущего  
организма и симбиотической системы  
L. Margulis. Symbiosis in cell evolution. 1981.**

# Симбиоз и половой процесс: основные формы генетической интеграции организмов

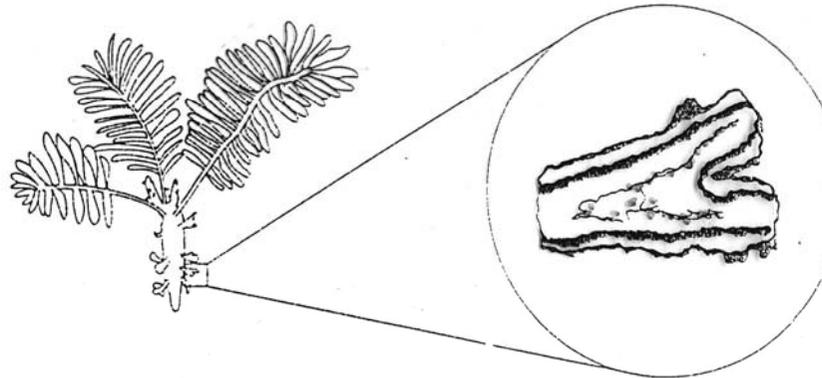
<b>Сравнения</b>	<b>Симбиоз</b>	<b>Половой процесс</b>
Родство партнеров	Неродственные формы	Один (близкие) виды
Субъекты интеграции	Целые организмы	Специализированные клетки (целые организмы у одноклеточных)
Рекомбинация генов партнеров	Обычно отсутствует (возможен спорадический перенос генов)	Обязательная (обычно объединение целых геномов)
Организмы, у которых повышается адаптивный потенциал	Симбиотические партнеры	Мейотические потомки партнеров
Механизмы повышения адаптивного потенциала	Приобретение принципиально новых признаков (экспрессия генов, имеющих у партнера)	Появление новых генотипов путем гомологичной рекомбинации
Основные эволюционные последствия	Сальтации (включая возникновение новых жизненных форм)	Градуальные изменения (в пределах экологической амплитуды родительских форм)

# Симбиоз и парасексуальные процессы у прокариот

<b>Сравнения</b>	<b>Симбиоз</b>	<b>Парасексуальные процессы</b>
<b>Родство партнеров</b>	<b>Неродственные формы</b>	<b>Варьирует</b>
<b>Субъекты интеграции</b>	<b>Целые организмы</b>	<b>Геномы или их части</b>
<b>Рекомбинация генов партнеров</b>	<b>Обычно отсутствует (возможен спорадический перенос генов)</b>	<b>Обязательная (обычно перенос небольшого фрагмента ДНК донора в геном реципиента)</b>
<b>Организмы, у которых повышается адаптивный потенциал</b>	<b>Симбиотические партнеры</b>	<b>Реципиенты генов</b>
<b>Механизмы повышения адаптивного потенциала</b>	<b>Приобретение принципиально новых признаков (экспрессия генов, имеющихся у партнера)</b>	<b>Приобретение принципиально новых признаков (экспрессия генов, полученных от донора)</b>
<b>Основные эволюционные последствия</b>	<b>Сальтации (включая возникновение новых жизненных форм)</b>	<b>Сальтации (реципиент генов может приникать в новые ниши, доступные донору)</b>

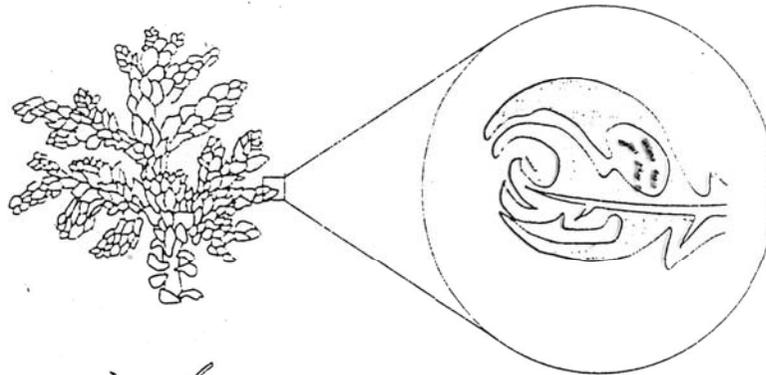
# Симбиозы растений с азотфиксирующими цианобактериями (*Nostoc*, *Anabaena*)

Голосемянные  
(*Cycas*)



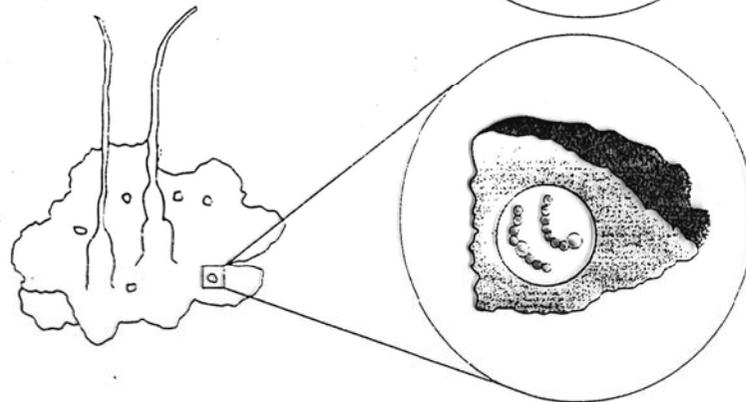
Коралловидные  
корни

Папоротники  
(*Azolla*)



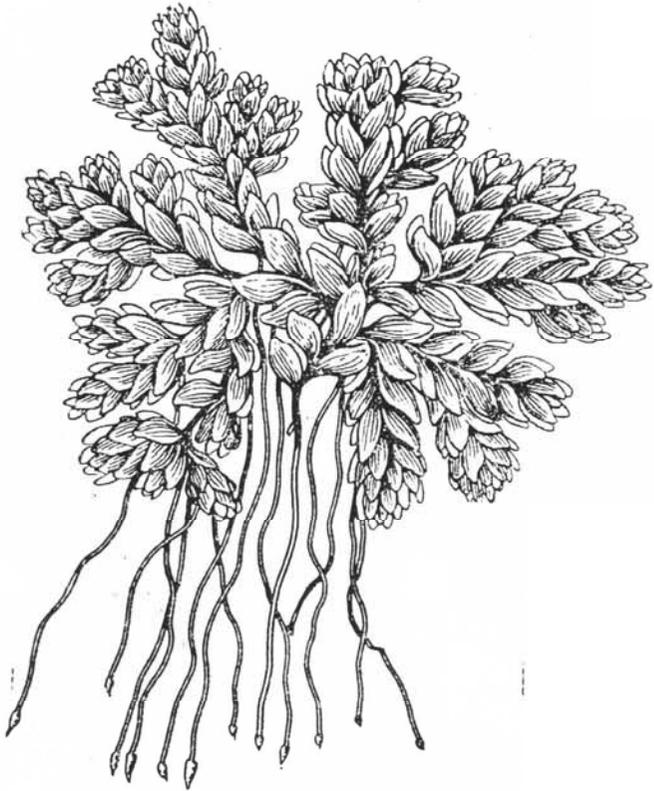
Листья

Печеночники  
(*Anthoceros*)

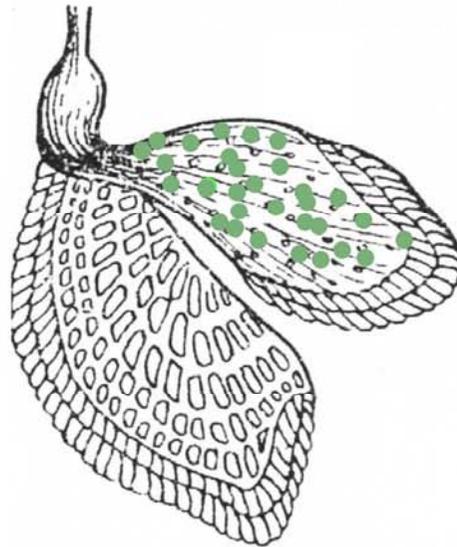


Полости в  
талломе

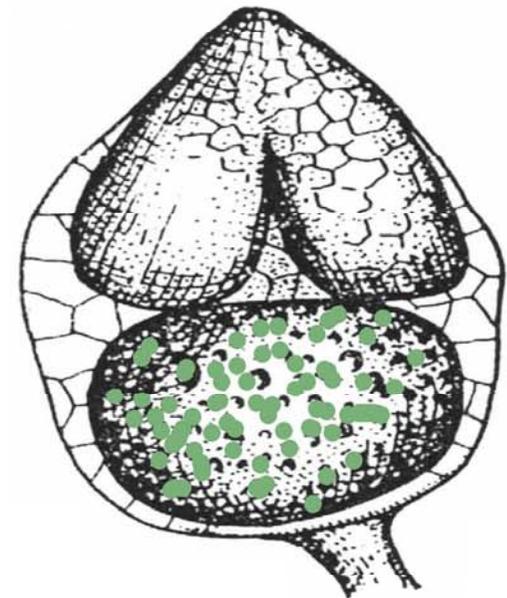
# Симбиотрофный водный папоротник *Azolla*



**Общий вид**

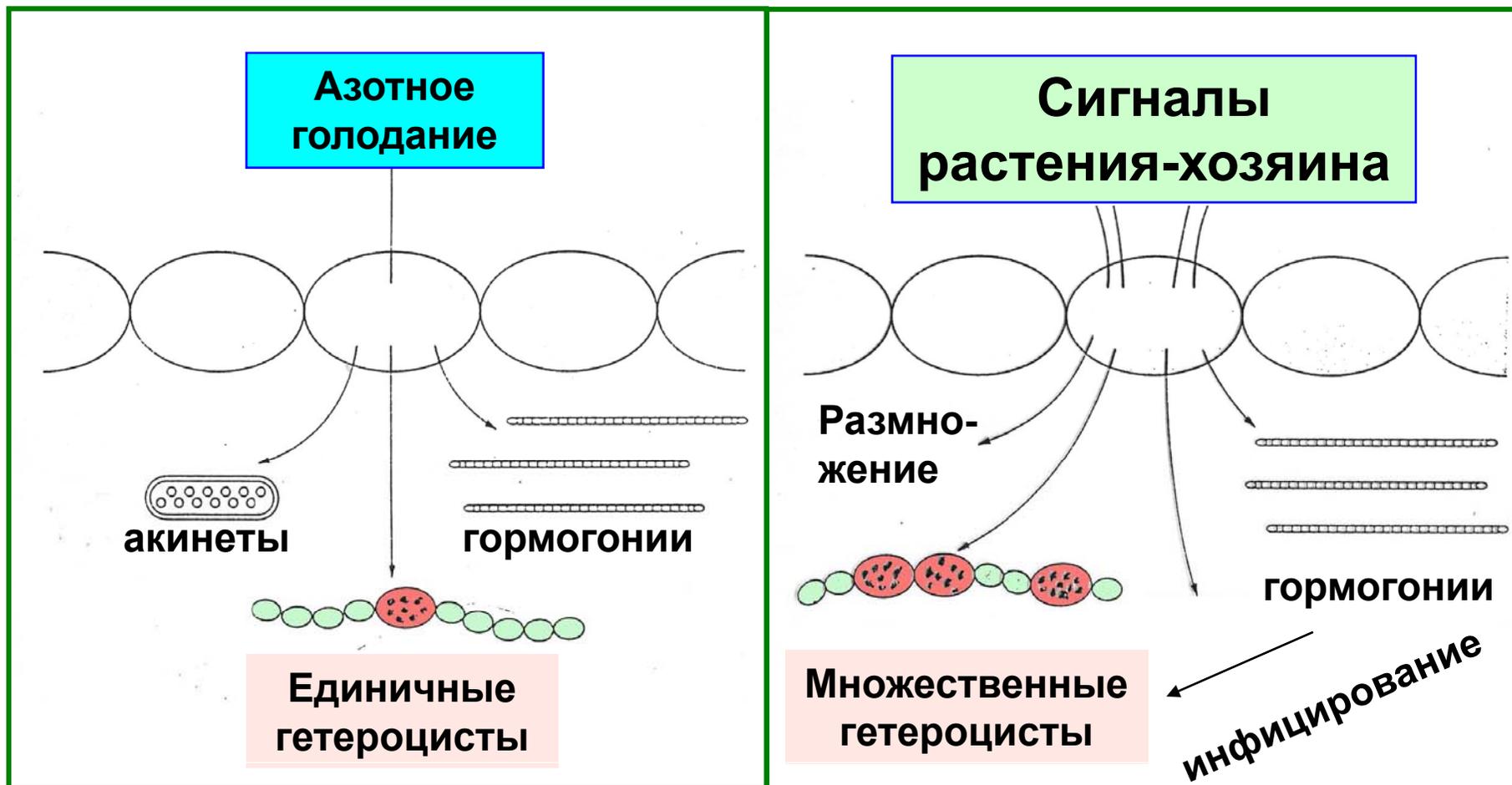


**Лист с  
цианобактериями**



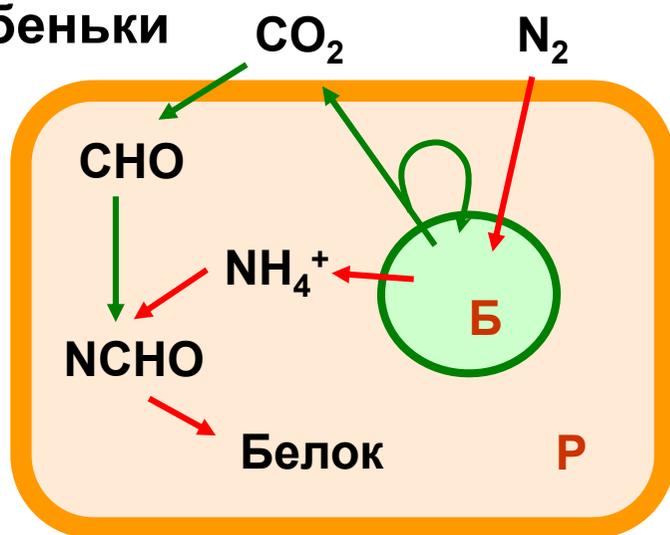
**Мегаспора с  
цианобактериями**

# Клеточная дифференцировка азотфиксирующих цианобактерий

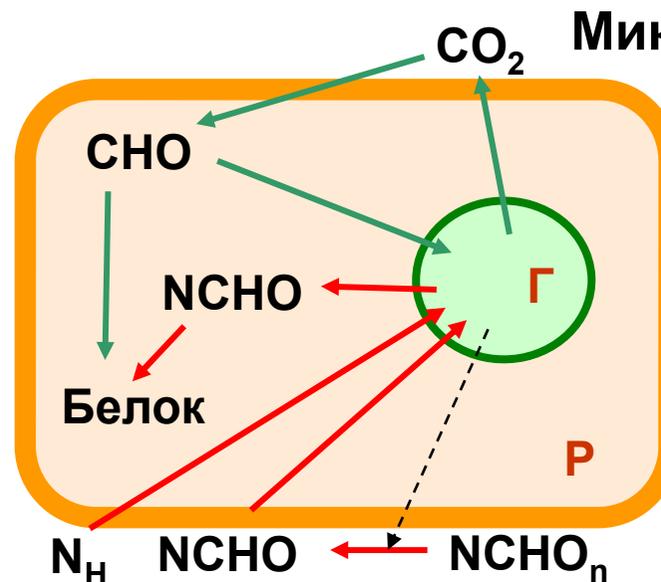


# Объединенные пути C и N метаболизма в симбиозах

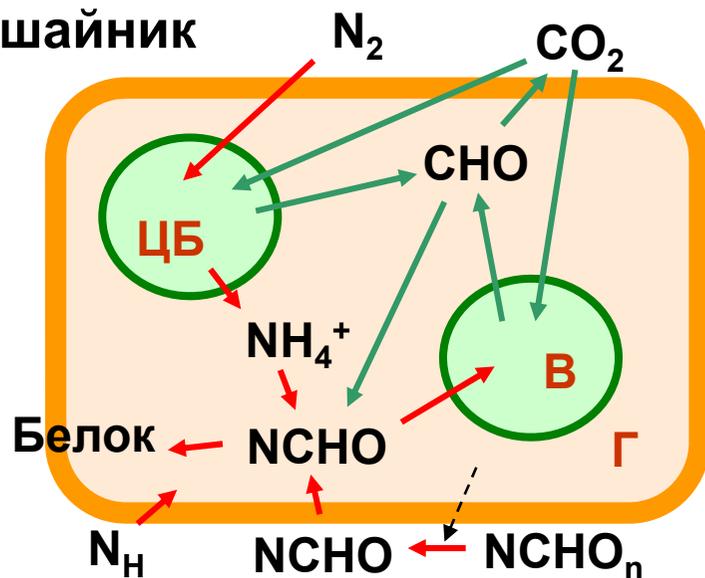
Клубеньки



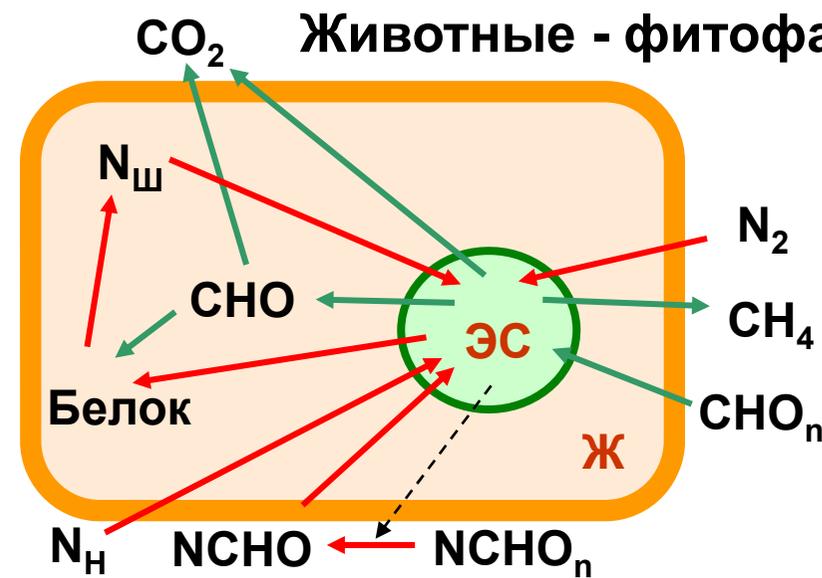
Микориза



Лишайник



Животные - фитофаги



## Основные типы микроорганизмов, взаимодействующих с растениями

Ключевые свойства микросимбионтов		Действие на жизнеспособность хозяина	
Зависимость от хозяина	Генетические основы адаптации при симбиозе	Положительное: мутуализм	Отрицательное: паразитизм
Факультативная	Взаимодействуют с хозяином, используя те же функции/гены, что и при адаптации во внешней среде	Ризосферные бактерии, бессимптомные и амбивалентные эндофиты и эпифиты	
Экологически облигатная	Взаимодействуют с хозяином за счет функций/генов, не используемых вне симбиоза	Ризобии, <i>Frankia</i> , азотфиксирующие эндофиты ( <i>Acetobacter</i> , <i>Azoarcus</i> ), эктомикоризные грибы	Большинство фитопатогенных грибов и бактерий
Генетически облигатная	Хозяин – единственно возможная среда для развития и размножения (утрата функций/генов, необходимых для осуществления этих функций во внешней среде)	Гломусовые грибы	Микоплазмы, вирусы

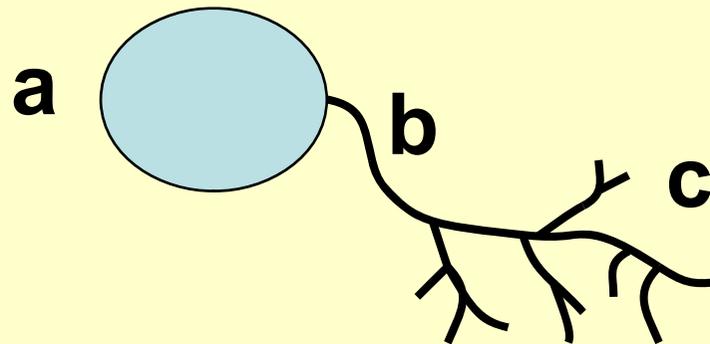
# Стадии развития арбускулярной микоризы

---

**a) Прорастание споры**

**b) Преинфекционный рост**

**c) Преинфекционное ветвление**



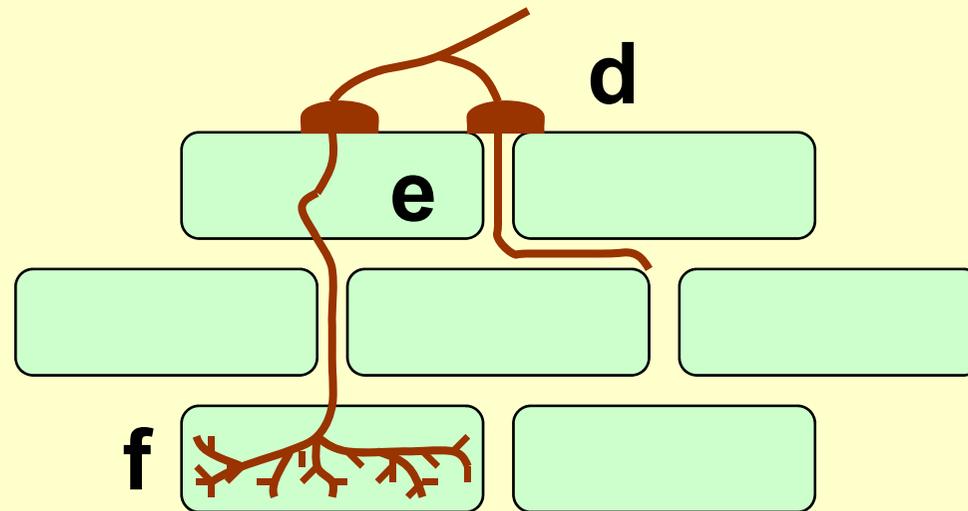
# Стадии развития арбускулярной микоризы

---

d) Формирование апрессориев

e) Развитие инфицирующих гифов

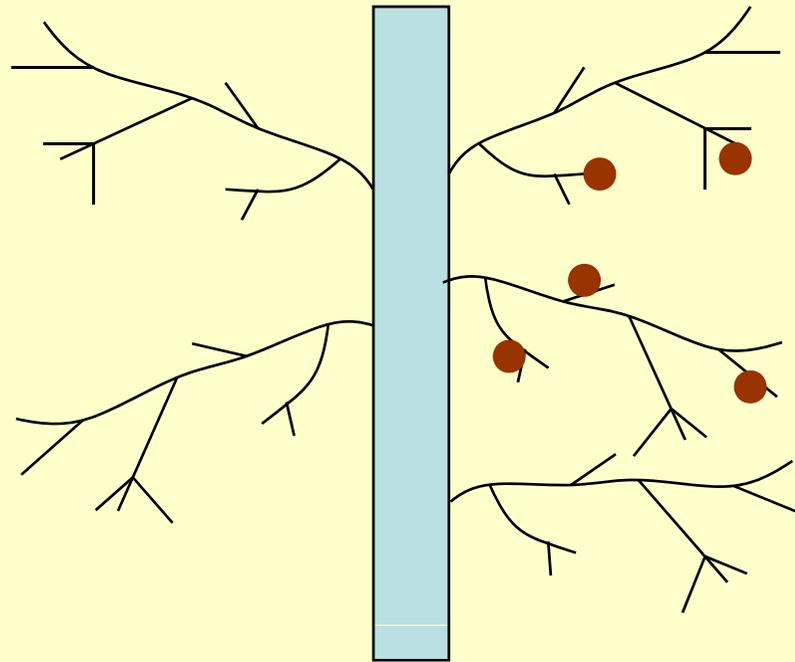
f) Формирование арбускулы



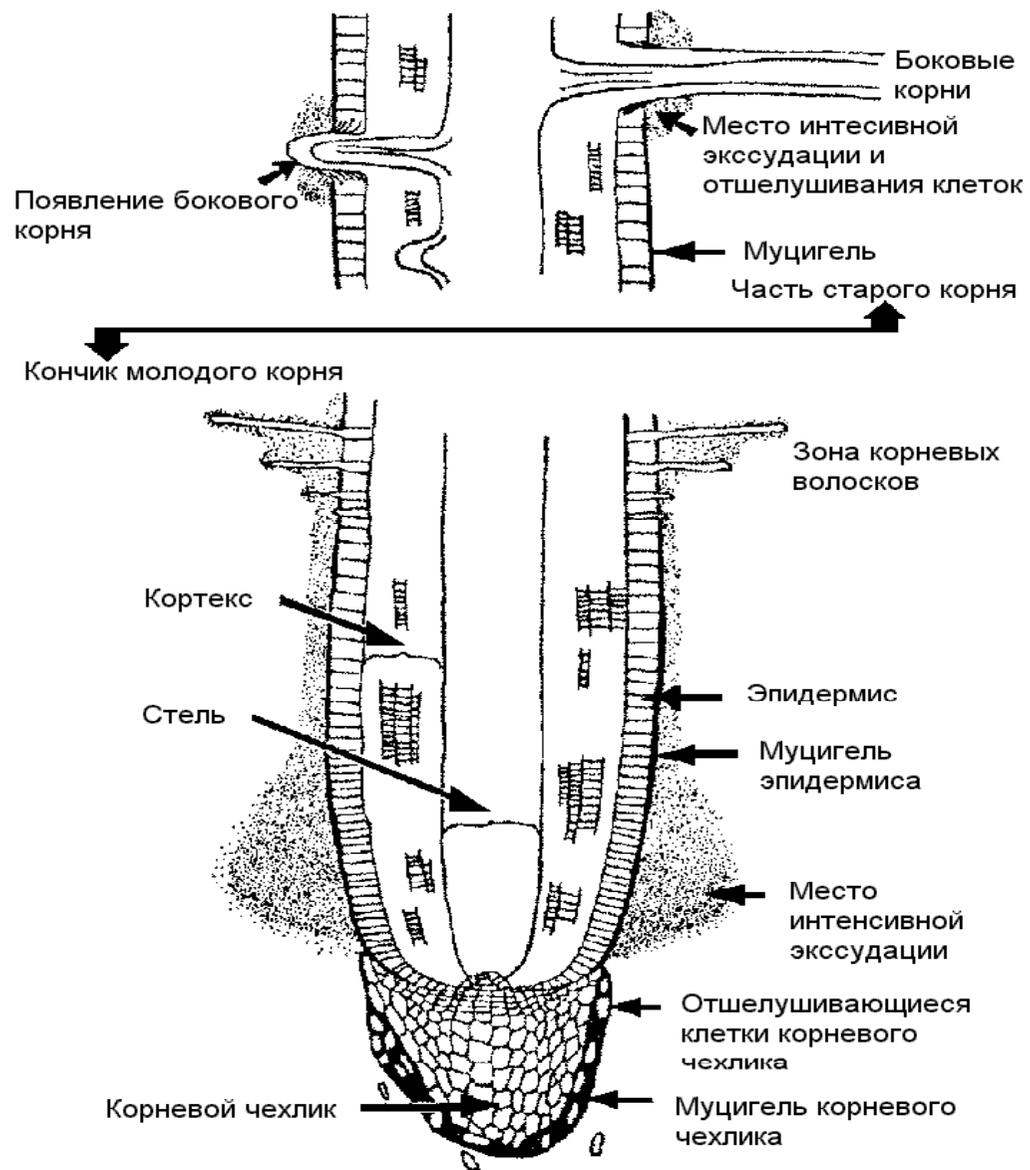
# Стадии развития арбускулярной микоризы

---

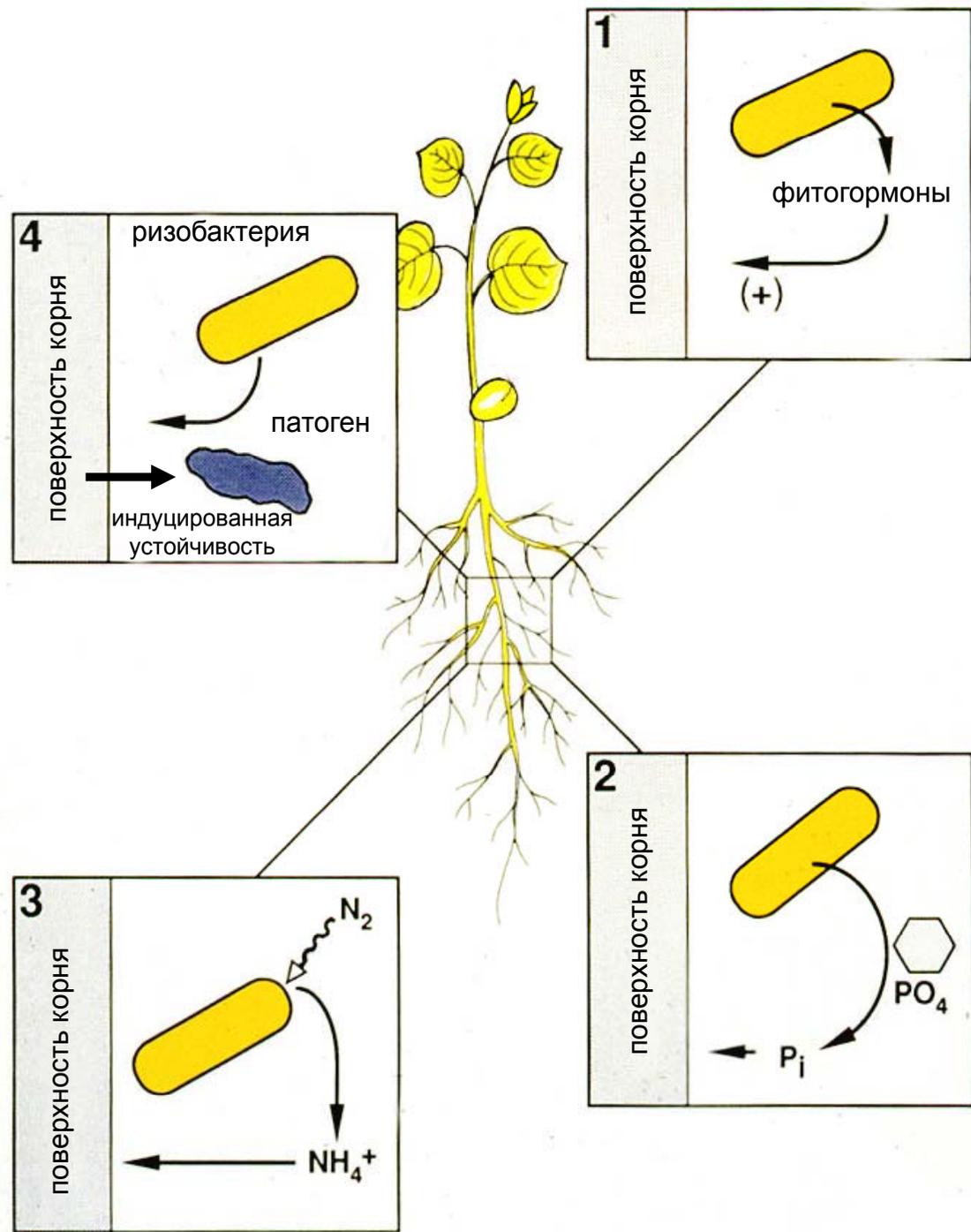
## g) Развитие наружных гифов и формирование спор



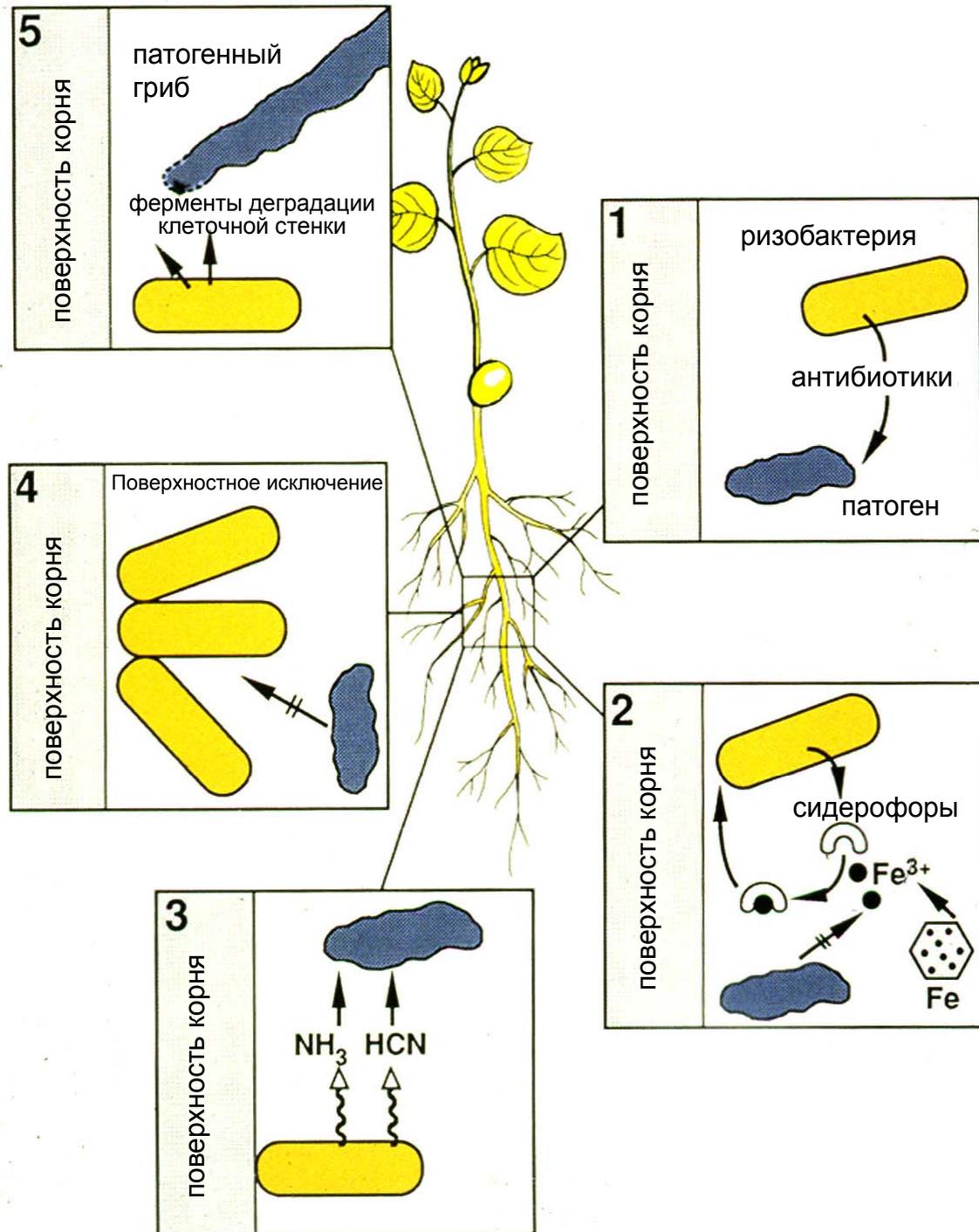
# Схема корневой зоны и мест интенсивного поступления корневых экзометаболитов



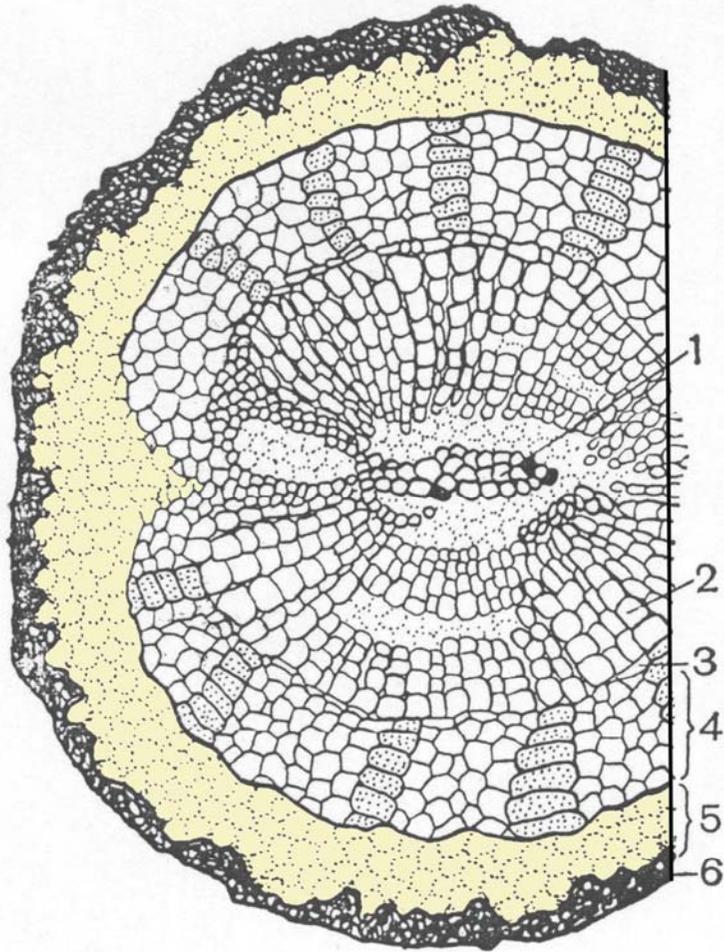
# Рост-стимулирующие ризобактерии: прямое действие на растение



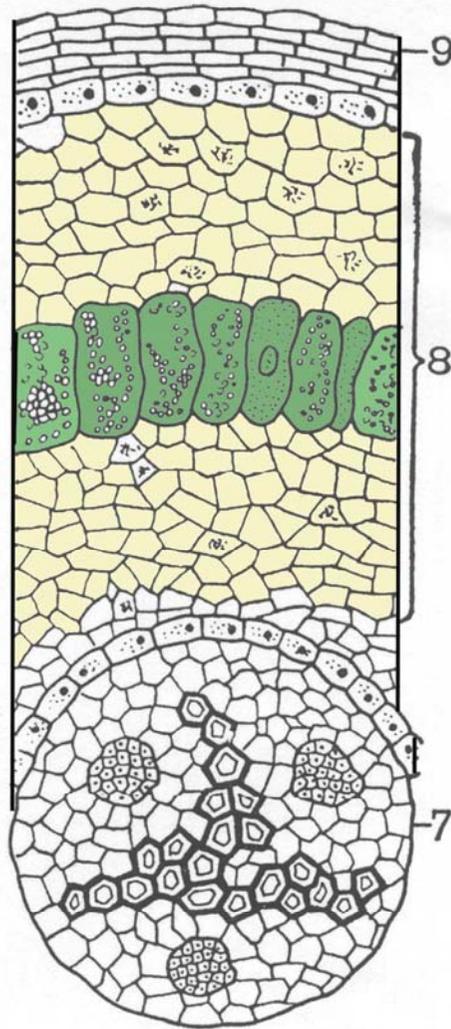
# Рост-стимулирующие ризобактерии: не прямое действие на растение



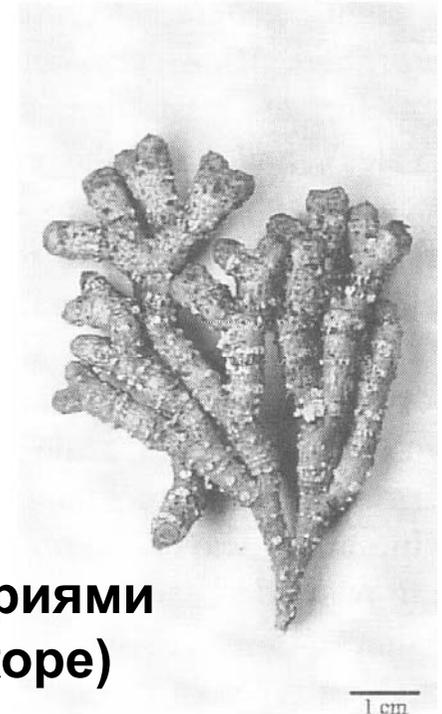
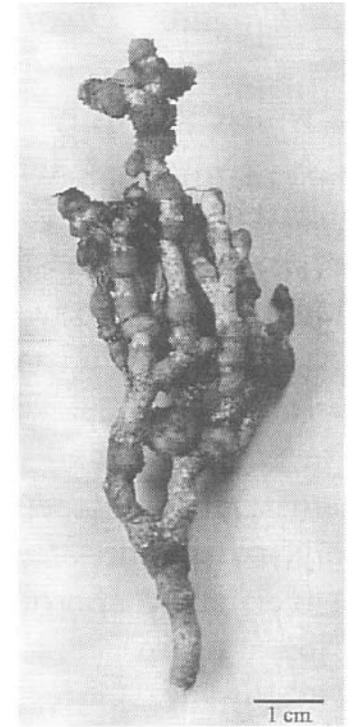
# Строение корней саговника (*Cycas*)



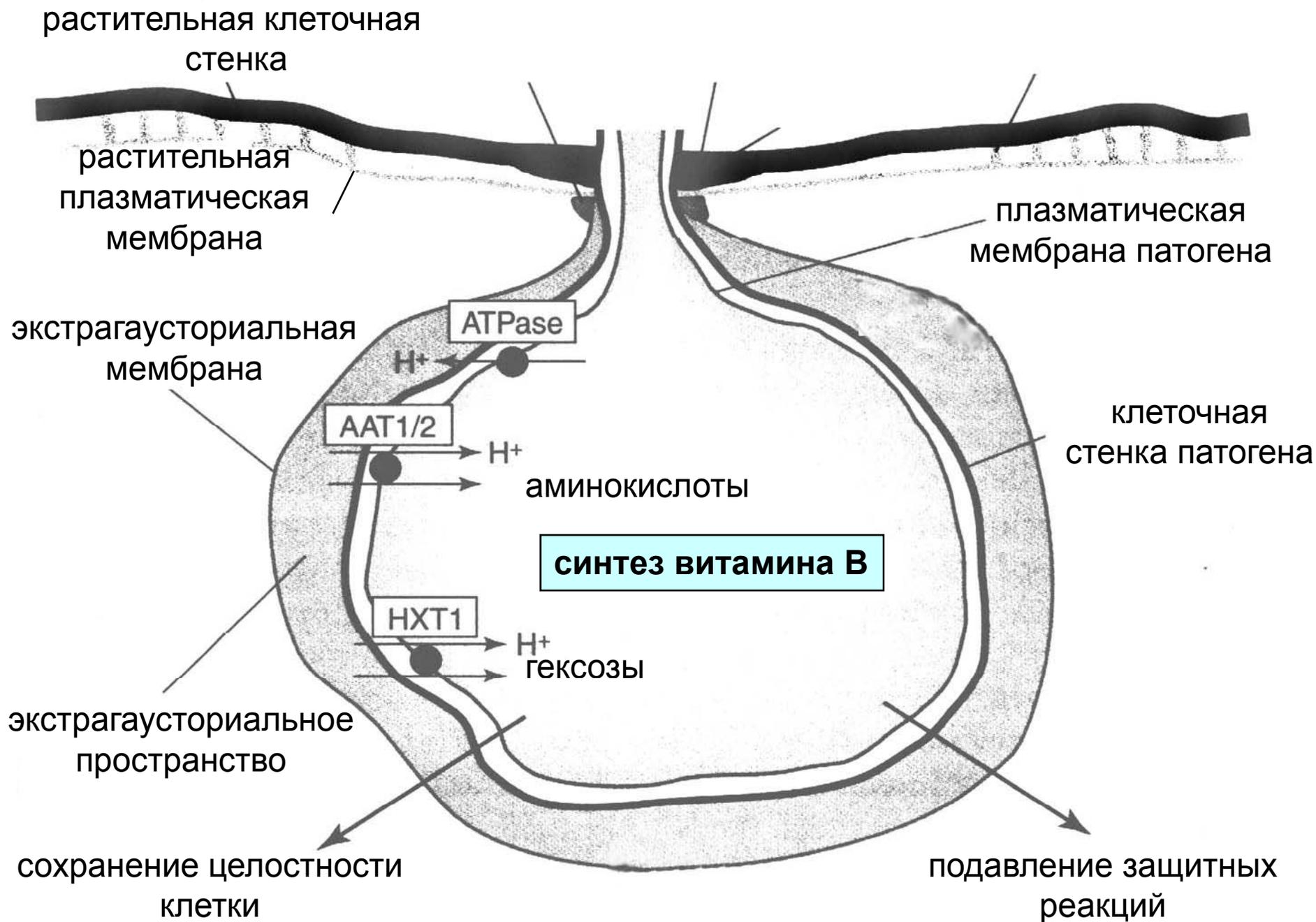
Центральный корень



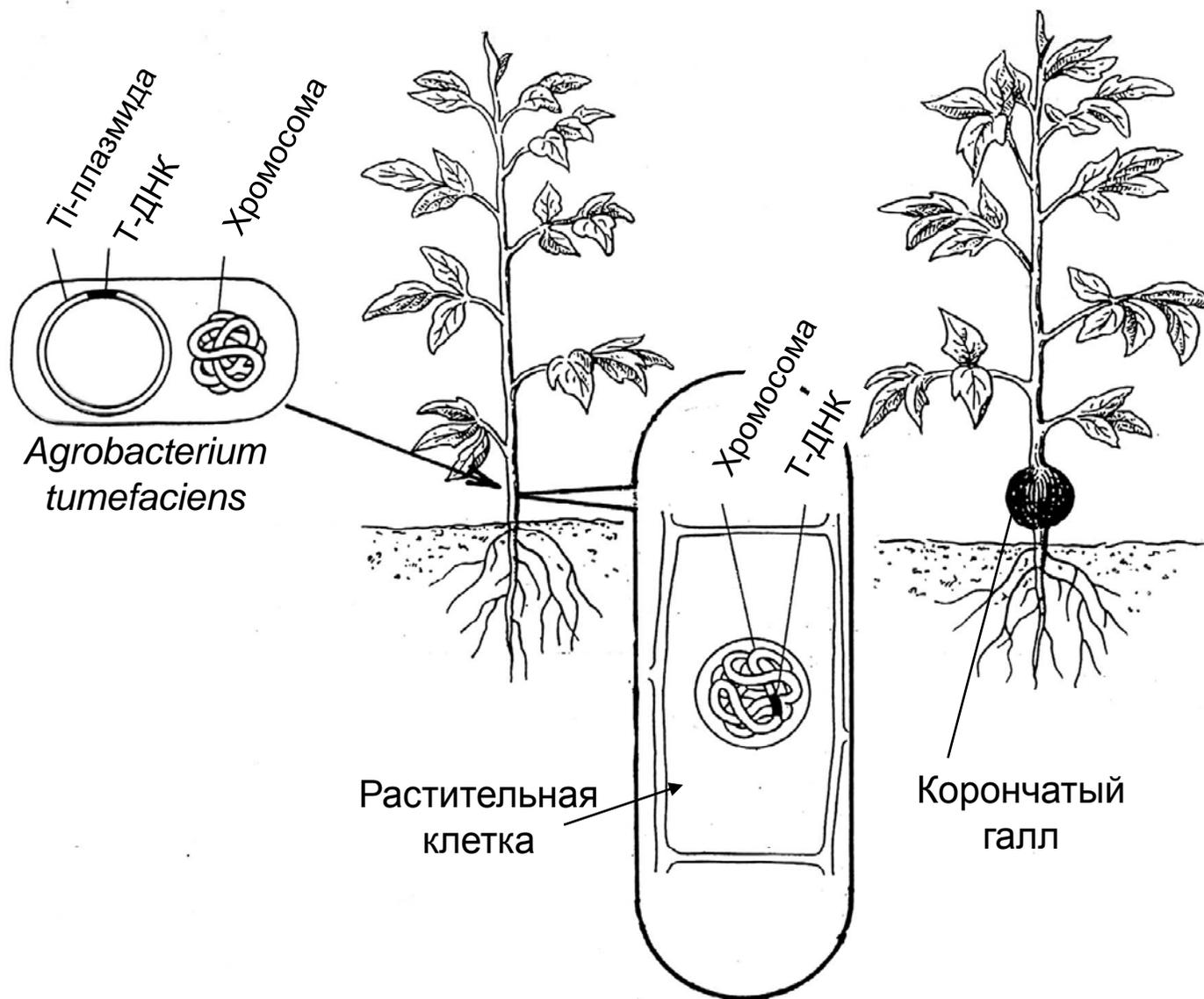
Коралловидный корень  
(слой клеток с цианобактериями  
расположен в первичной коре)



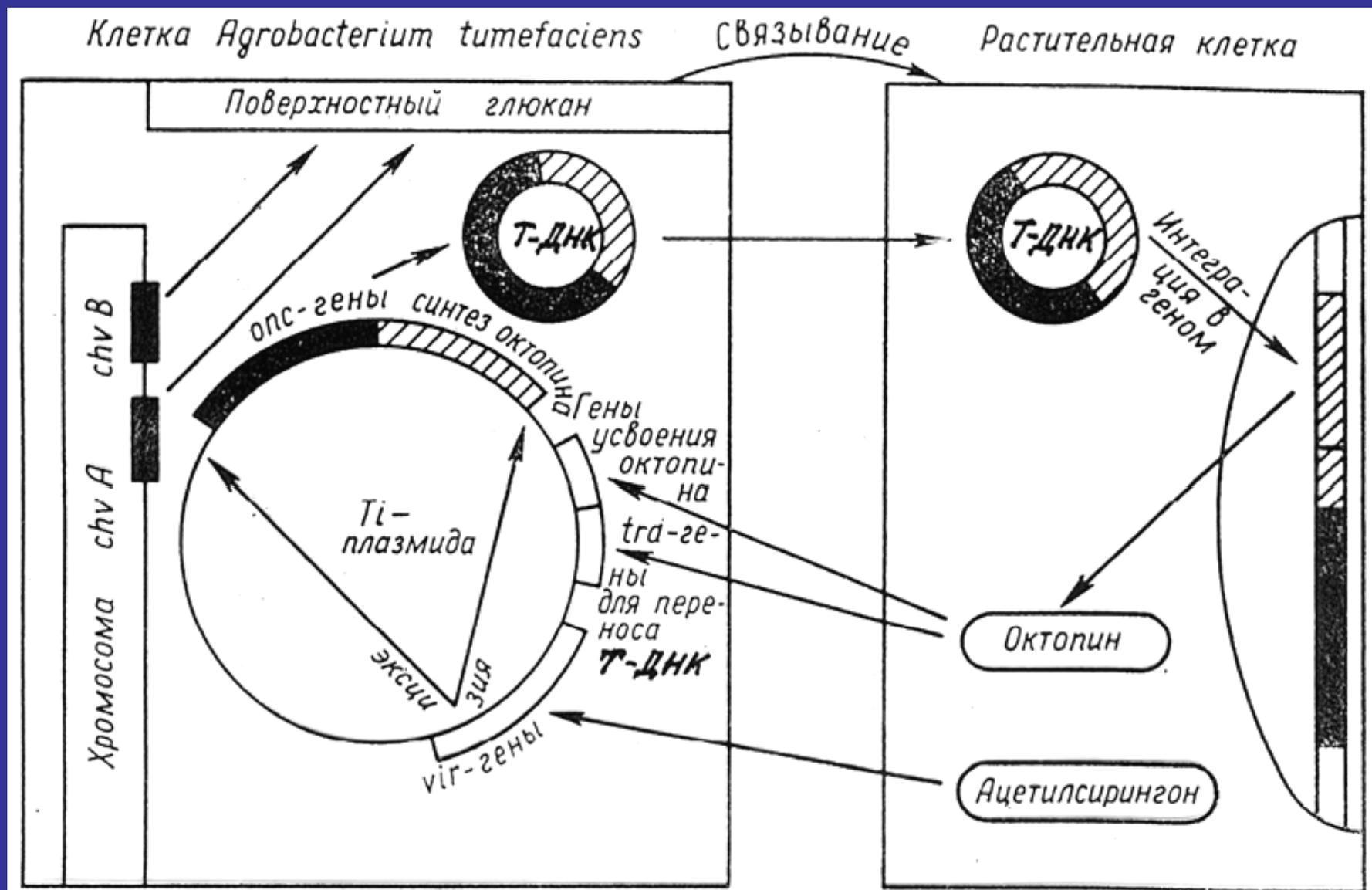
# Гаустория, образованная биотрофным патогенным грибом



# Генетическая трансформация растений агробактериями

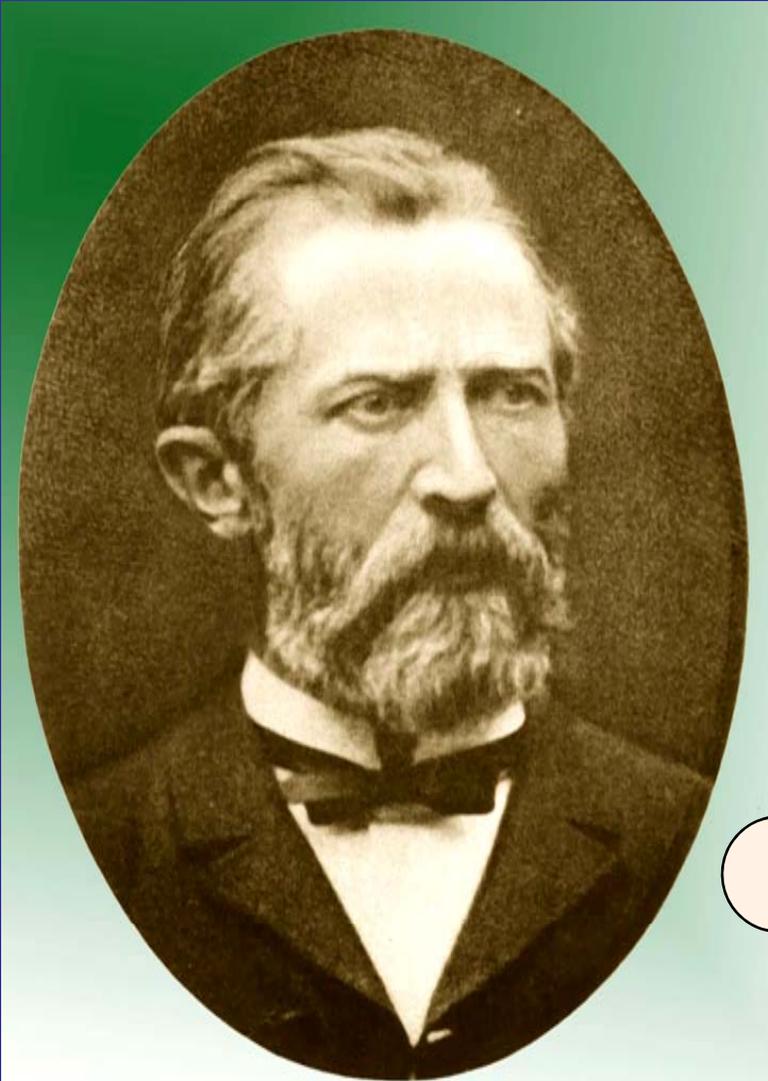


# Генетическая трансформация растений агробактериями



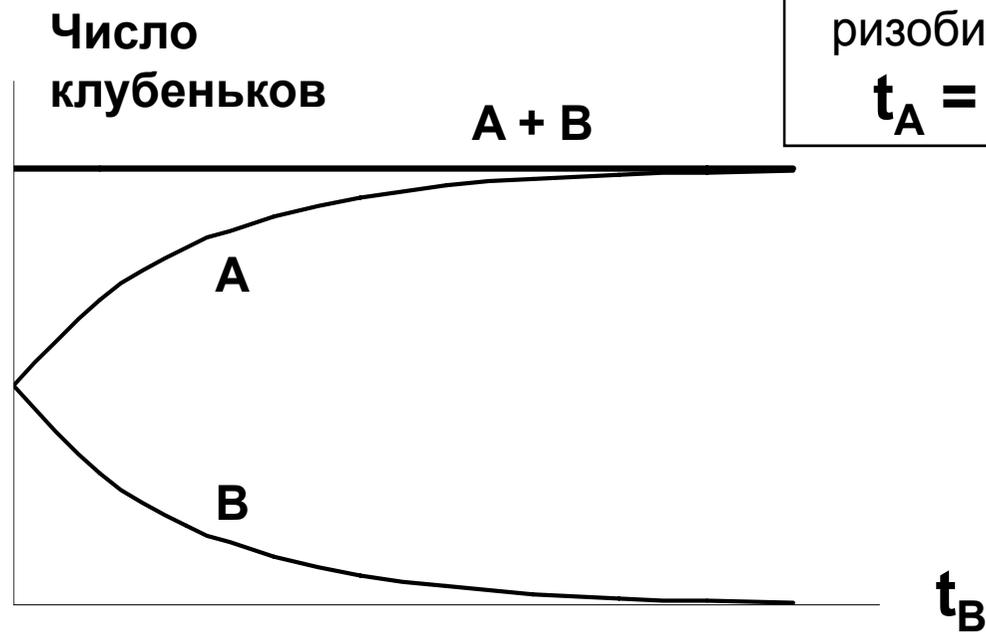
БАРИ

АНТОН де



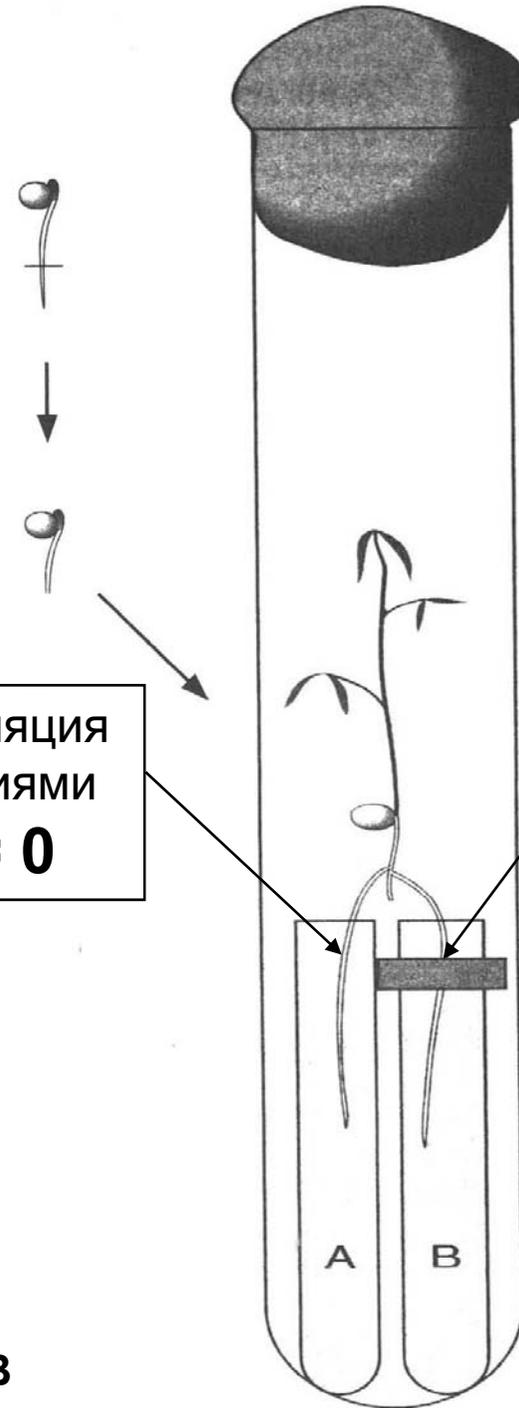
*Симбиоз  
(συμβίωσις)  
совместная жизнь  
разноименных  
организмов  
1879*

# Схема опыта по изучению авторегуляции образования клубеньков



Инокуляция ризобиями  
 $t_A = 0$

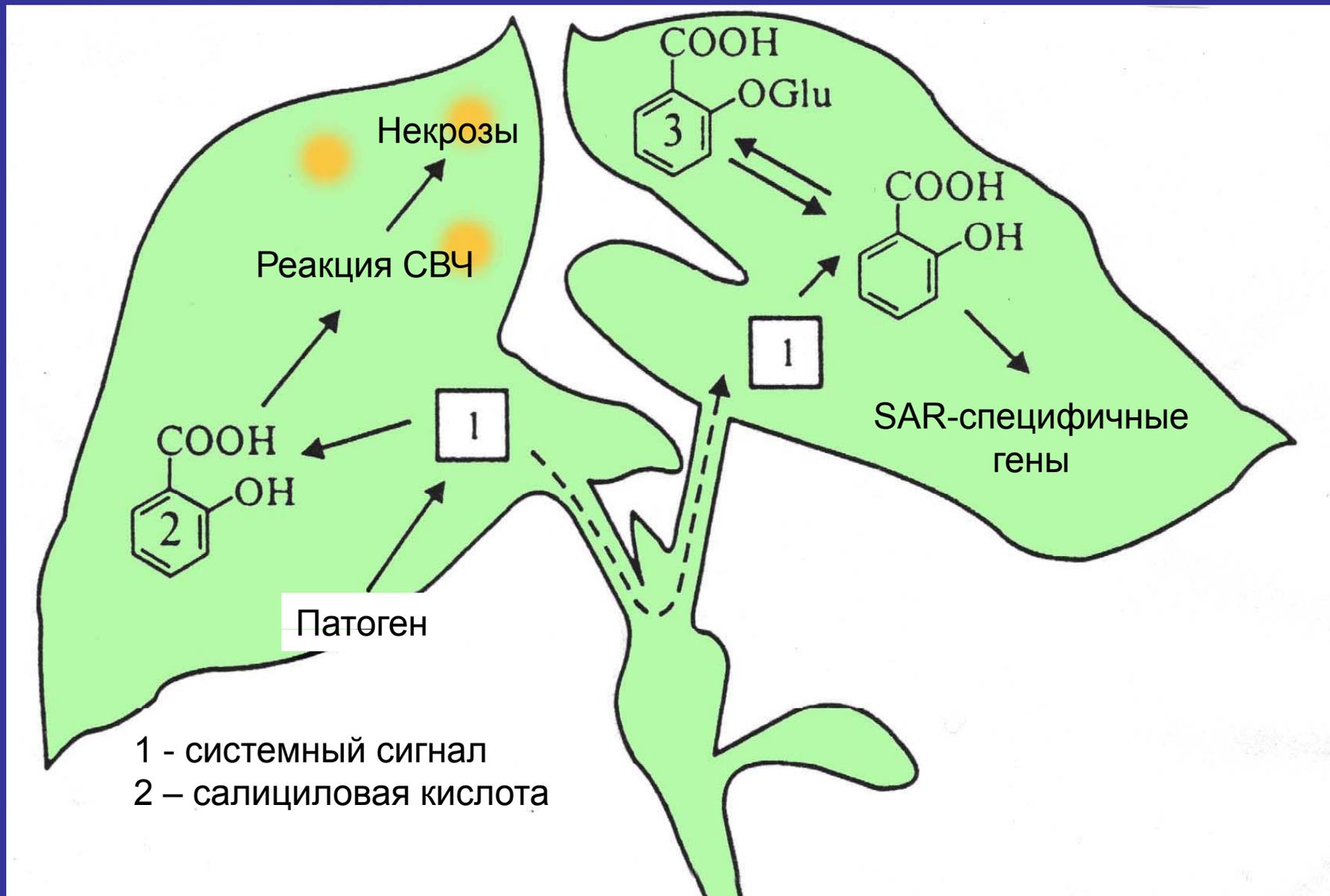
Инокуляция ризобиями  
 $t_B \geq 0$



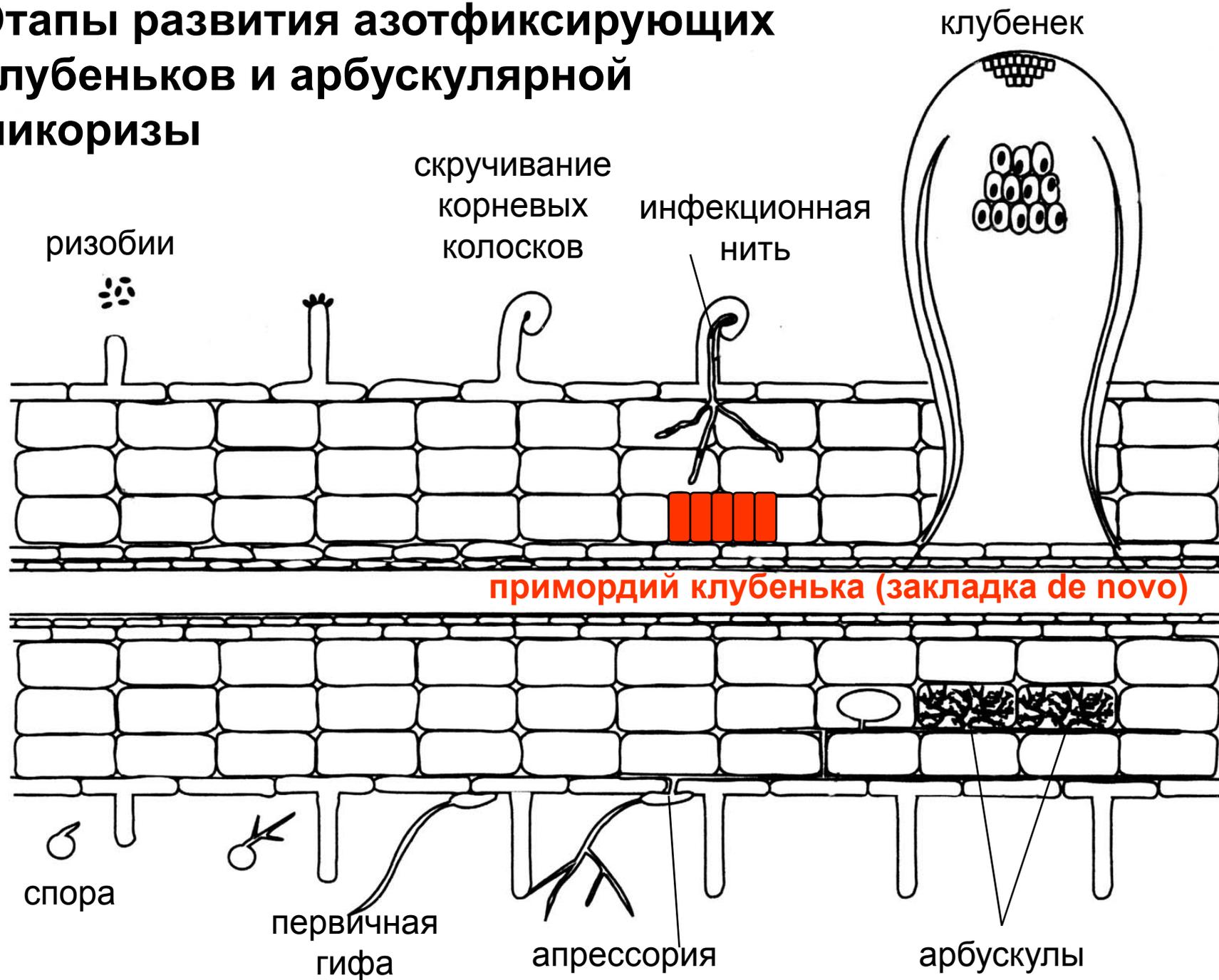
## Взаимодействие гидры и *Chlorella* при различных условиях (Douglas, 1994)

симбионты ( <i>Chlorella</i> ) в гидре	голодание на свету (выживаемость)	питание на свету	питание в темноте
		появление новых особей, шт./сут.	
имеются	> 10 недель	0.10 $\pm$ 0.004	0.07 $\pm$ 0.003
отсутствуют	< 2 недель	0.09 $\pm$ 0.002	0.09 $\pm$ 0.003
эффект симбиоза для гидры	положительный	нейтральный	отрицательный

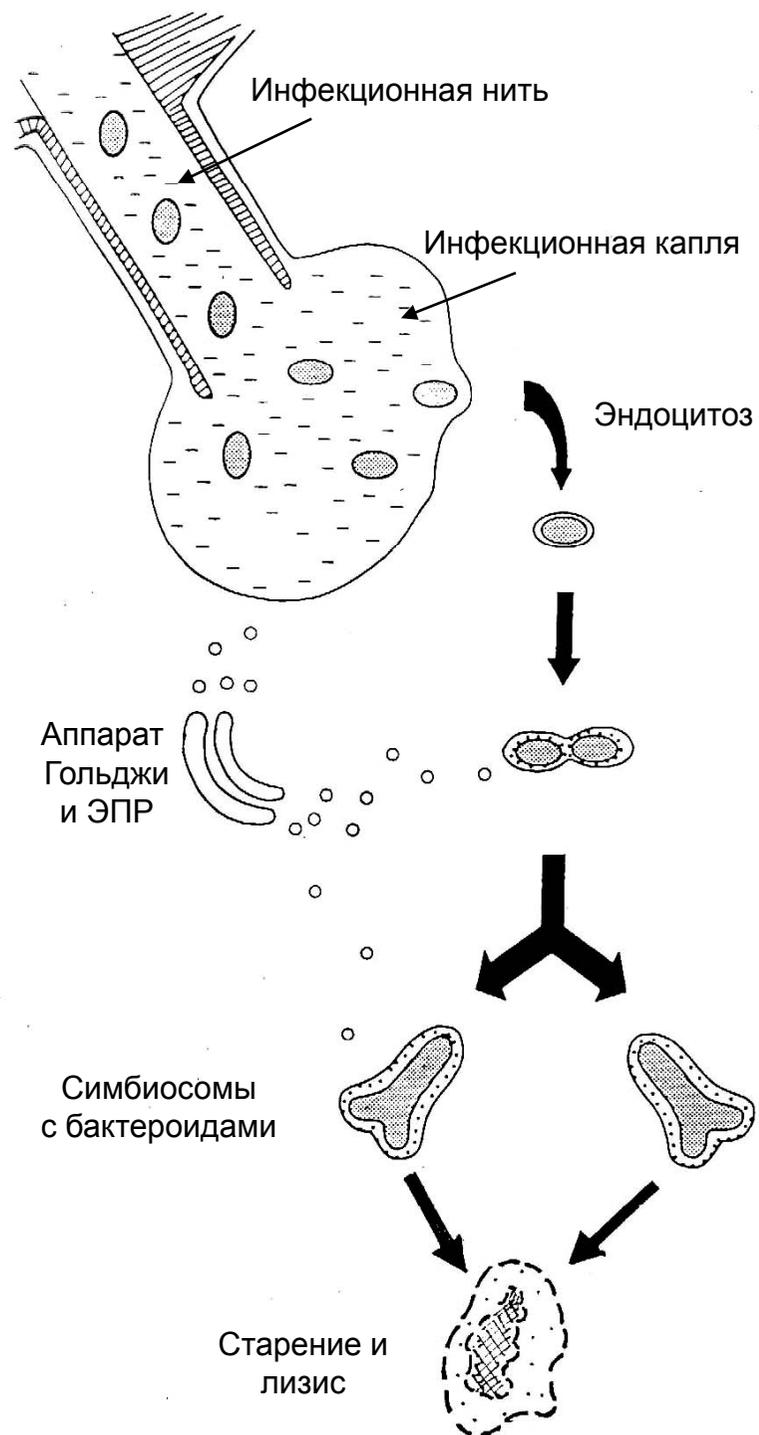
# Системная индуцированная устойчивость (SAR) у растений



# Этапы развития азотфиксирующих клубеньков и арбускулярной микоризы



# РАЗВИТИЕ ВНУТРИКЛЕТОЧНОГО СИМБИОЗА В КЛУБЕНЬКАХ БОБОВЫХ



# Световые органы кальмара *Euprymna*

A. Общий вид кальмара

B. Функционально активные органы

C. Разрез светового органа:

S – симбиотическая зона

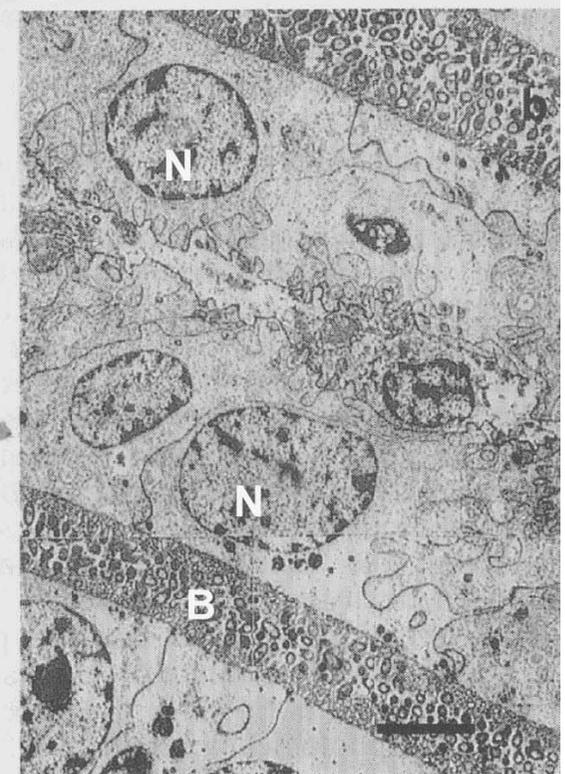
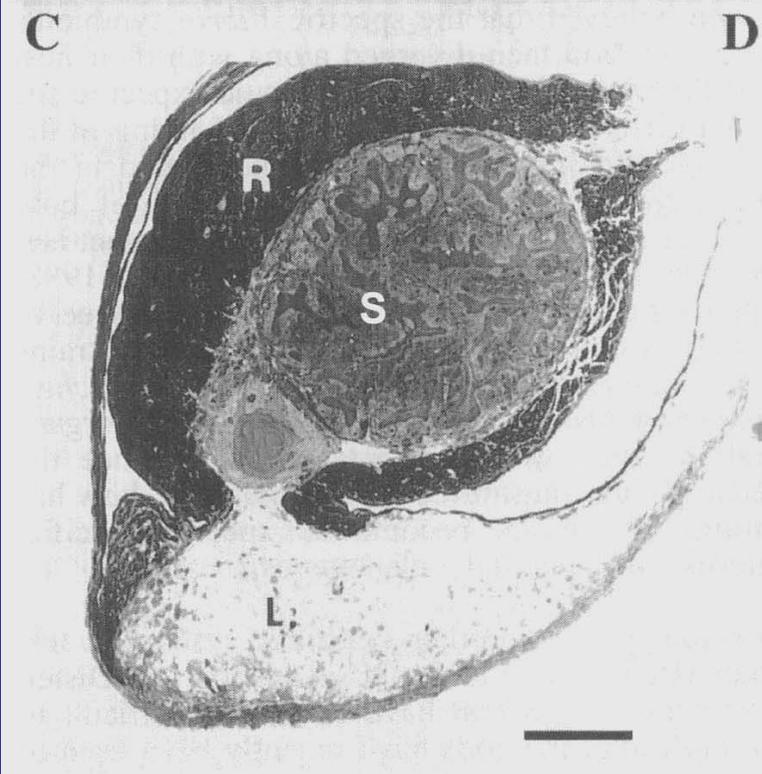
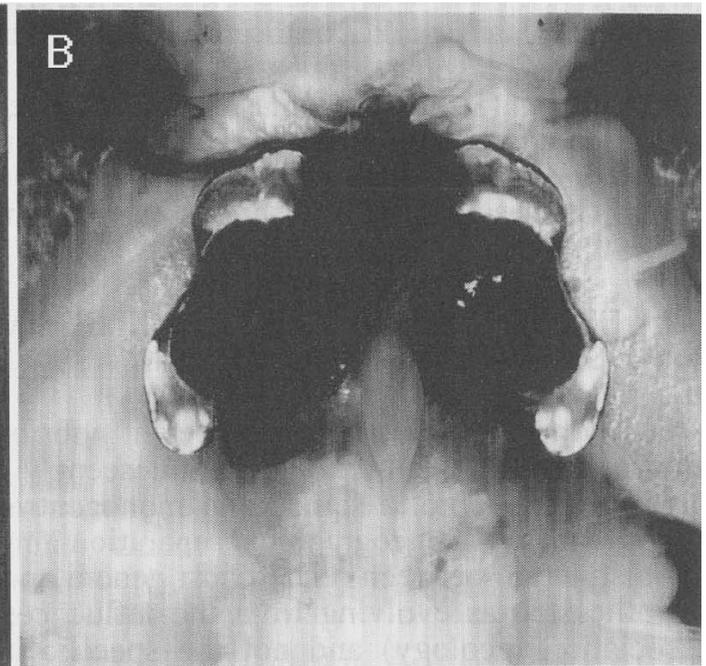
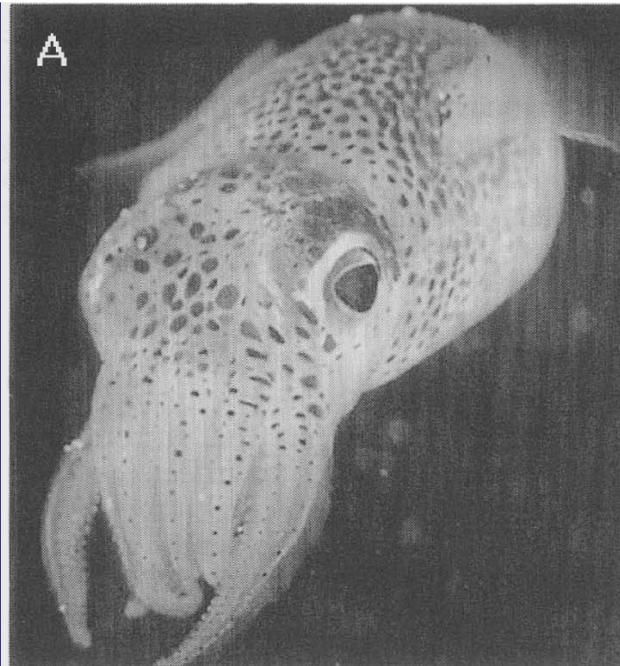
R – рефлектор

L – линза

D. Ультраструктура симбиотической зоны:

N – ядра клеток эпителия

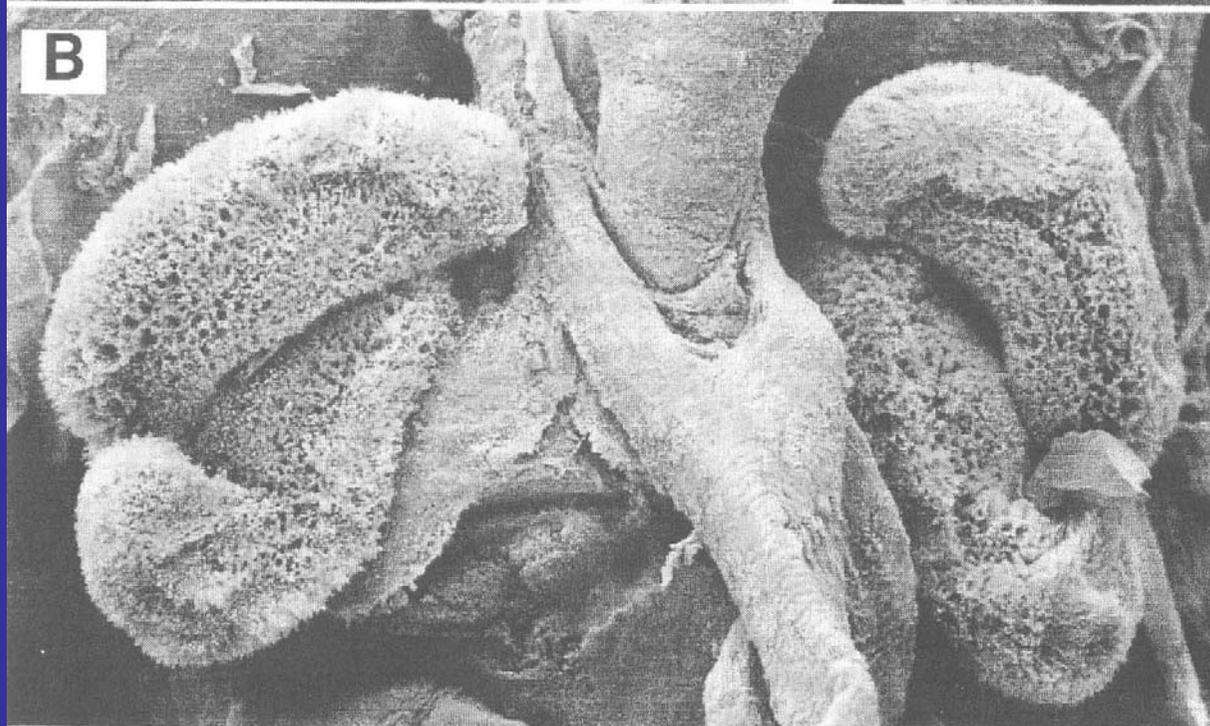
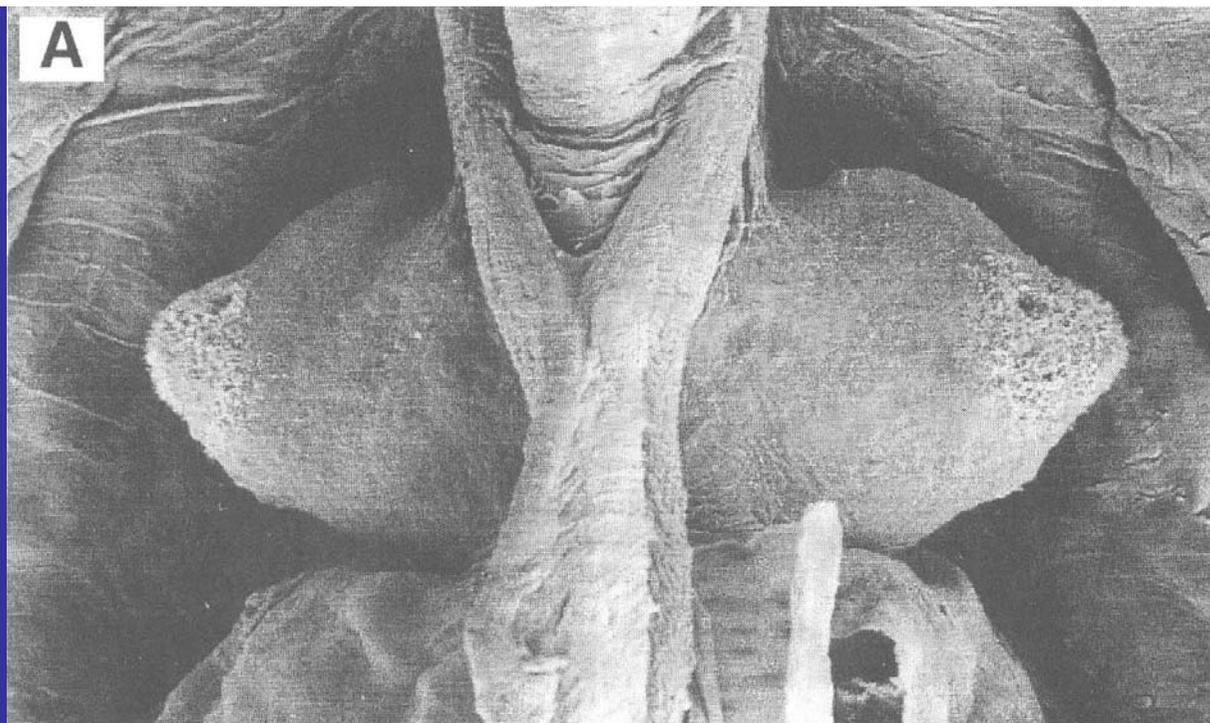
B – бактерии



# Световые органы кальмара *Euprymna*

А. Содержат симбиотические бактерии *Vibrio fischeri*

В. Не содержат бактерии



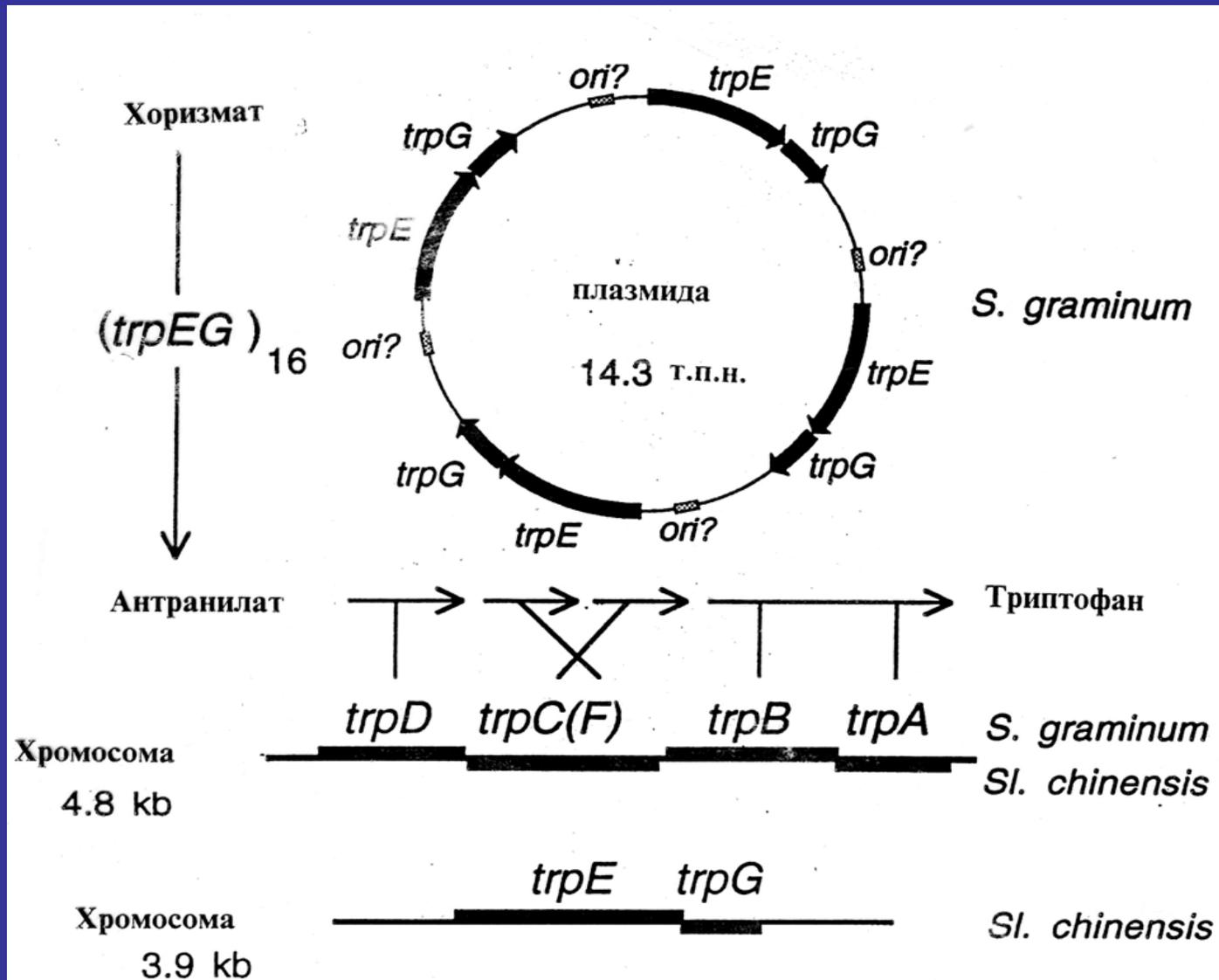
# Метаболическая интеграция партнеров симбиоза

1. Установление тесных трофических связей
2. Приобретение новых биохимических функций
3. Формирование межорганизменных метаболических путей

# Приобретение новых метаболических функций при симбиозе

функции	доноры	реципиенты
фототрофность	зеленые водоросли ( <i>Chlorella</i> )	кишечнополостные (пресноводные - <i>Hydra</i> )
	жгутиконосцы ( <i>Symbiodinium</i> )	кишечнополостные
	зеленые водоросли, цианобактерии	лишайниковые грибы
	высшие растения	микоризные грибы
азотфиксация	клубеньковые бактерии	бобовые растения
	актиномицеты ( <i>Frankia</i> )	двудольные растения
	цианобактерии ( <i>Nostoc, Anabaena</i> )	разные растения
	энтеробактерии ( <i>Enterobacter</i> )	низшие термиты
синтез незаменимых метаболитов (аминокислоты, витамины, гормоны)	разные бактерии и грибы	животные, растения
деградация растительных полимеров	бактерии, грибы, простейшие	растительноядные животные
рециклизация отходов N-метаболизма	бактерии	растительноядные животные
хемотрофность	бактерии	глубоководные животные (моллюски, погонофоры)

# Амплификация генов синтеза триптофана у *Vishnera*



# Генетические стратегии интеграции партнеров симбиоза

1. Дифференциальная экспрессия генов партнеров

2. Изменение генетического материала

- полиплоидизация
- амплификация
- генетические перестройки

3. Перенос генов между партнерами

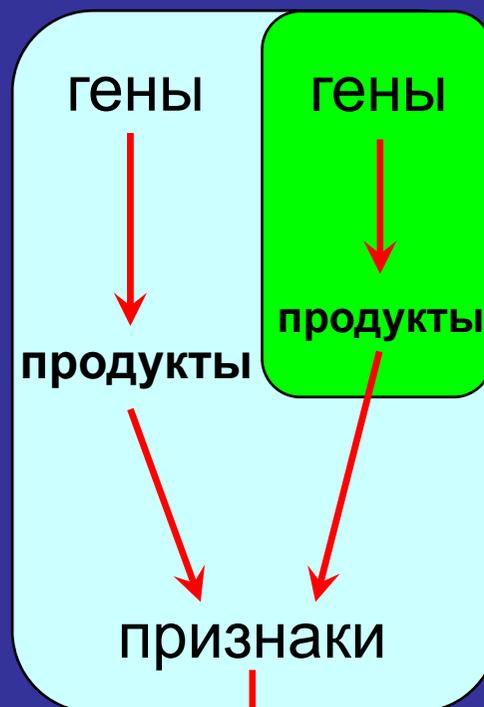
# Соотношение «ген-признак»

у свободноживущего  
организма



АДАПТАЦИИ

при симбиозе



АДАПТАЦИИ



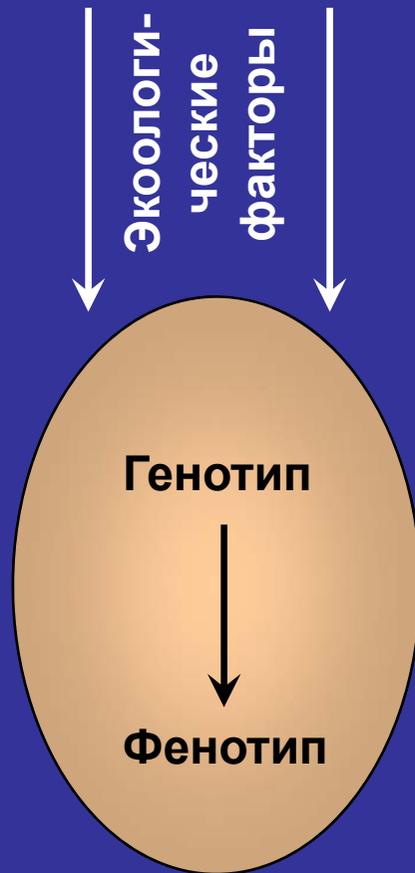
АДАПТАЦИИ

# Связь генотипа и фенотипа

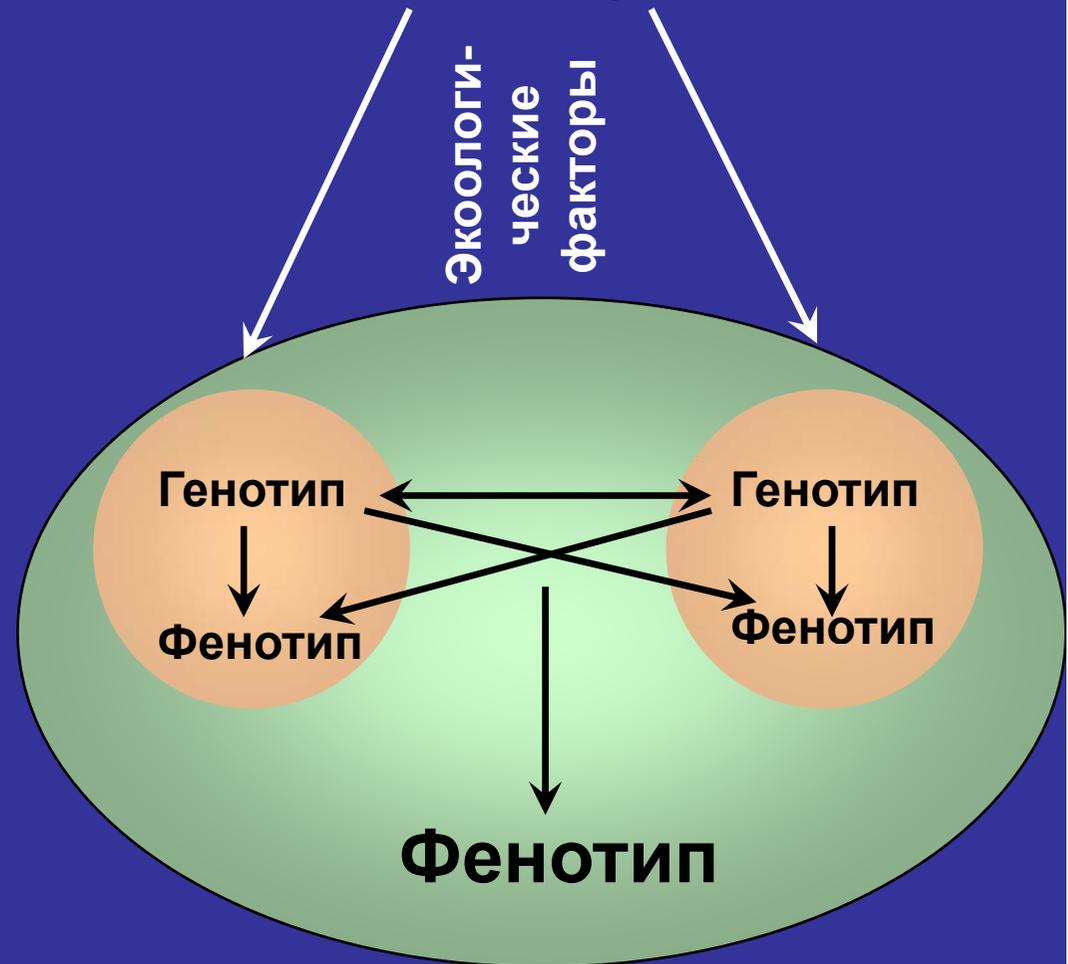
у свободноживущего  
организма

при симбиозе

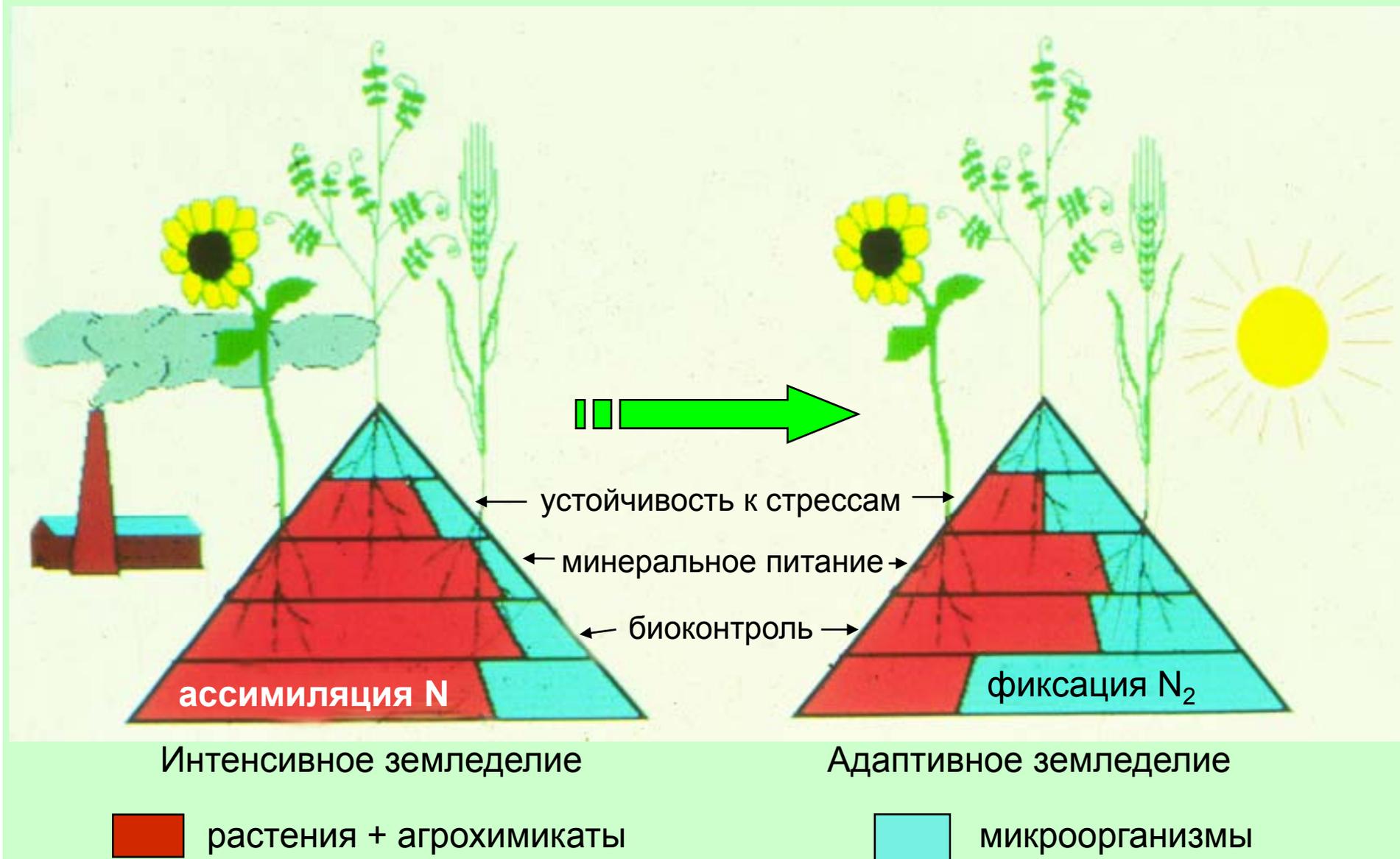
Внешняя среда



Внешняя среда



# СТРАТЕГИЯ АДАПТИВНОГО ЗЕМЛЕДЕЛИЯ



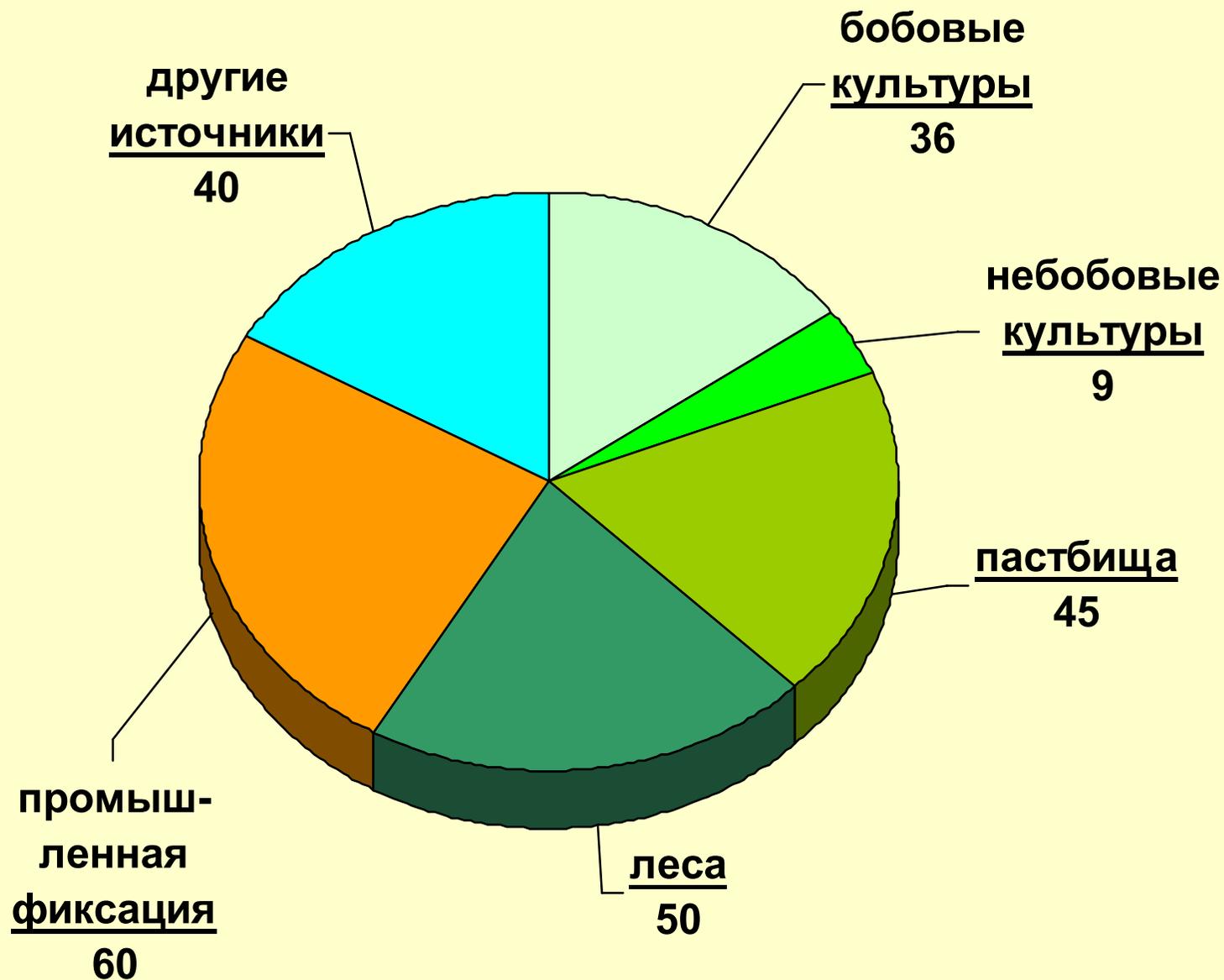
# Основные микробно-растительные взаимодействия

Роль в жизни растений	Механизмы	Микроорганизмы
минеральное питание	фиксация N <sub>2</sub>	ризобии, <i>Frankia</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Azoarcus</i> , <i>Acetobacter</i> , PGPR
	мобилизация питательных веществ из почвы	микоризные грибы, фосфатрастворяющие бактерии
защита от патогенов	ингибирование патогенов, активация защитных систем растений	эндосимбиотические и ассоциативные бактерии и грибы
защита от животных-фитофагов	синтез токсинов	эндофитные грибы ( <i>Clavicipitaceae</i> ) или бактерии ( <i>Clavibacter</i> )
регуляция развития и синтез фитогормонов	образование новых органов	ризобии, <i>Frankia</i> , <i>Anabaena</i>
	модификация развития корней	микоризные грибы, PGPR
	эмбриогенез (орхидные)	микоризные грибы
	вегетативное развитие ( <i>Azolla</i> )	<i>Anabaena</i>
	образование опухолей	<i>Agrobacterium</i> , <i>Pseudomonas</i>

# Классификация симбиозов

<b>классификационный критерий</b>	<b>типы симбиоза</b>
<b>биологический эффект</b>	<b>мутуалистические - антагонистические</b>
<b>обязательность</b>	<b>факультативный - облигатный (экологически или генетически)</b>
<b>относительное расположение партнеров</b>	<b>эндосимбиозы - эктосимбиозы</b>
<b>относительный размер партнеров</b>	<b>изосимбиозы - анизосимбиозы</b>

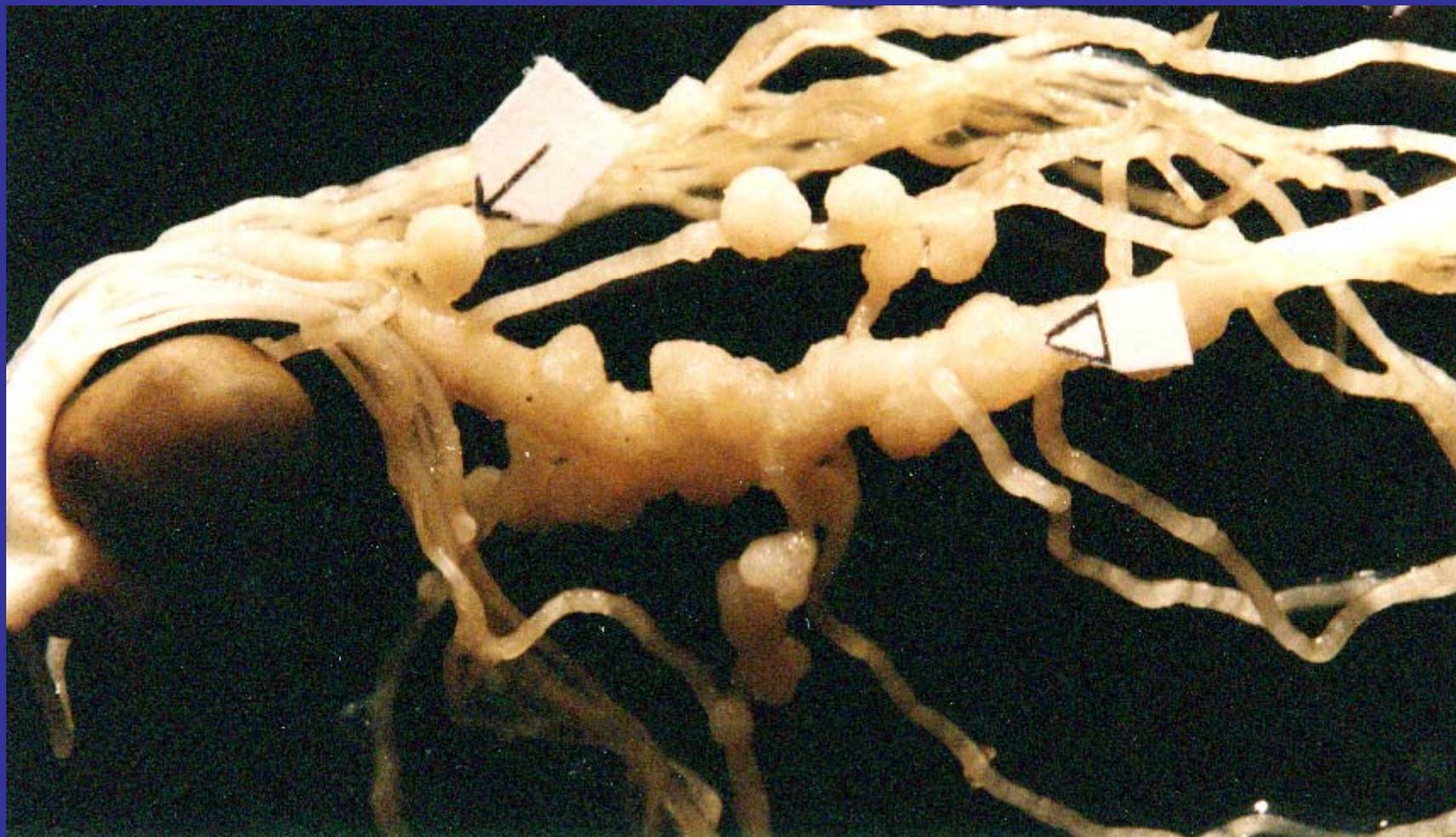
# Размеры фиксации атмосферного азота ( $10^6$ тонн за один год)



## Эффективность симбиотической азотфиксации у различных бобовых

Бобовые	Количество фиксируемого азота (кг/га в год)		Ndfa*	Прибавки урожая %
	Потенциальное	Обычное		
Горох	135	40-60	0.66	10
Вика	157	40-65	0.70	18
Соя	390	60-90	0.88	24
Люпин	220	80-120	0.81	15
Эспарцет	270	130-160	0.80	17
Люцерна	550	140-210	0.88	25
Козлятник	480	130-220	0.91	35

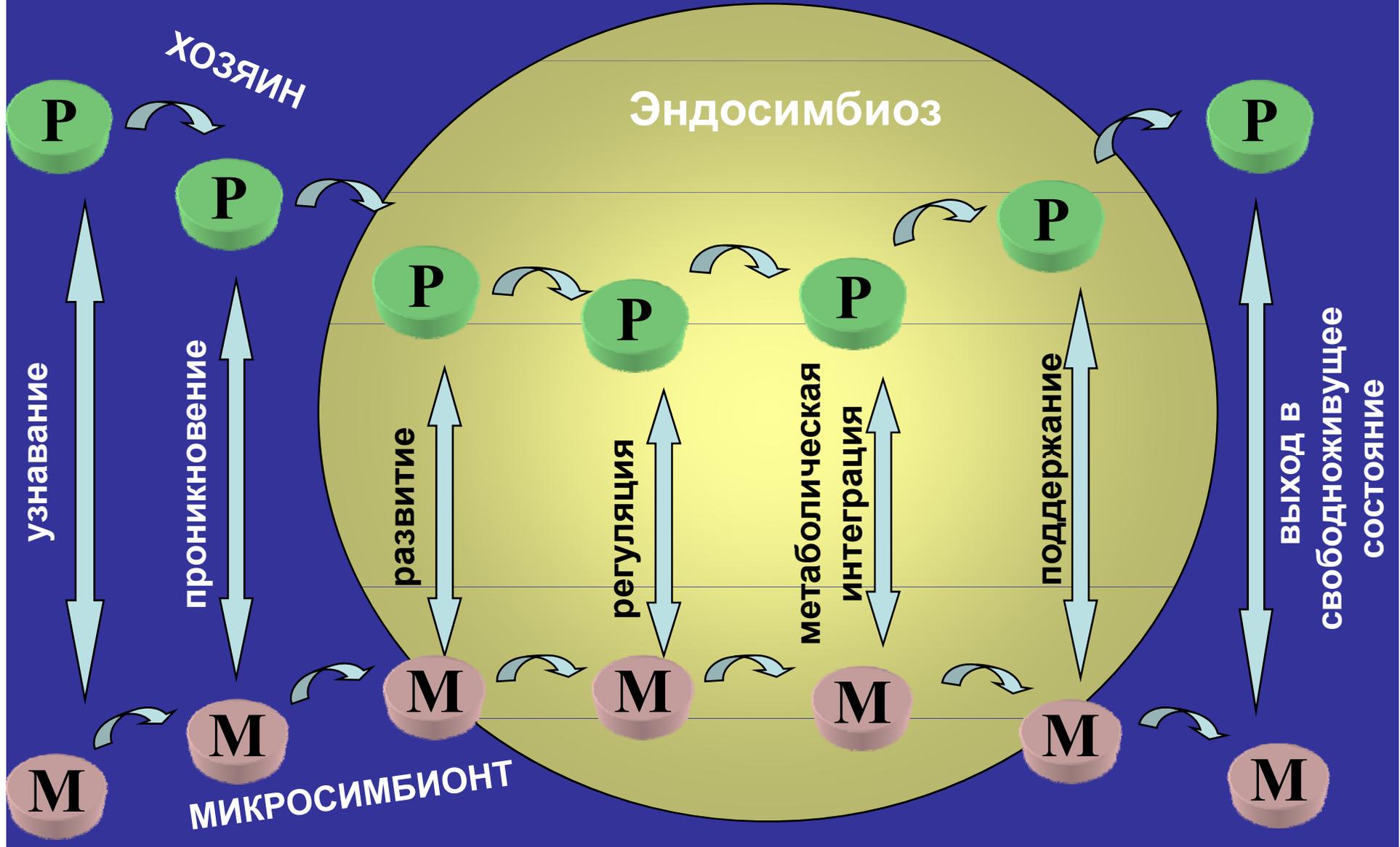
# Неактивные клубеньки гороха (Fix<sup>-</sup> мутант или полная норма азота)



# Утрата клубенькообразования у гороха (Nod<sup>-</sup> мутант или избыток азота)



# Основные этапы становления симбиоза



## Ранние функции (гены) клубенькообразования бобовых, общие с патогенными взаимодействиями

1. Флавоноиды (индукция pod-генов)
2. Белки, сходные с хитиназами  
(рецепция и процессинг Nod-факторов)
3. Рецептор-подобные протеин-киназы  
(участие в передаче сигналов)
4. Экстенсины в инфекционных нитях
5. Активные формы кислорода в тканях клубенька