СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ, 2017, том 52, № 5, с. 878-894

УДК 633.31/.37:631.461.52:577.1 doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.878rus

АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА ЗАЩИТЫ В СИМБИОТИЧЕСКИХ КЛУБЕНЬКАХ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ*

(обзор)

К.А. ИВАНОВА, В.Е. ЦЫГАНОВ

В результате взаимодействия бобовых растений с почвенными бактериями (ризобиями) на их корнях образуются азотфиксирующие клубеньки. В основе развития клубенька лежит обмен сигнальными молекулами, благодаря которому происходит скоординированная экспрессия генов обоих партнеров. Процесс сопровождается дифференцировкой как растительных клеток, так и бактериальных. Это приводит к формированию инфицированных растительных клеток, заполненных специализированными для азотфиксации формами ризобий — бактероидами. Бактероид отделен от цитоплазмы растительной клетки перибактероидной мембраной, образуя органеллоподобную структуру — симбиосому (A.V. Tsyganova с соавт., 2017). Главная функция симбиотического клубенька заключается в создании микроаэрофильных условий для функционирования в ризобиях основного фермента азотфиксации — нитрогеназы, которая крайне чувствительна к кислороду. В то же время следует отметить, что азотфиксирующие клубеньки отличаются высокой степенью продукции активных форм кислорода (АФК) и азота (АФА). Они образуются в результате автоокисления леггемоглобина в цитоплазме, окисления нитрогеназы и ферредоксина в симбиосомах, функционирования транспортных цепей электронов в митохондриях, симбиосомах, пероксисомах (C. Chang с соавт., 2009). АФК и АФА также вовлечены в различные сигнальные пути, поэтому антиоксидантная система в клубеньке должна поддерживать их концентрацию на определенном уровне (C.W. Ribeiro с соавт., 2015). Большинство антиоксидантов, присутствующих в других органах растений, обнаруживаются и в клубеньках, однако в большей концентрации, что, вероятно, связано с высокой интенсивностью процессов, ассоциированных с биологической азотфиксацией. Это ферменты супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза, глутатионпероксидаза, пероксиредоксины и ряд других, а также неферментативные элементы, в первую очередь аскорбиновая кислота и глутатион, присутствующие в клубеньке в миллимолярных концентрациях (M. Becana с соавт., 2010). Кроме того, у представителей семейства *Fabaceae* обнаружен уникальный гомолог глутатиона — гомоглутатион, способный не только выполнять сходные функции, но также проявлять специфичность действия. До сих пор не ясно, почему некоторые бобовые приобрели способность синтезировать два различных тиоловых соединения и нуждаются в двойном механизме регуляции клеточного цикла, включающем его активацию глутатионом и ингибирование цитокинеза гомоглутатионом (T. Pasternak с соавт., 2014). В настоящее время показано, что увеличение количества глутатиона приводит к повышению эффективности фиксации азота, тогда как аналогичных данных для гомоглутатиона не получено. Поскольку для функционирования клубенька необходим баланс в соотношении глутатиона и гомоглутатиона, повышение азотфиксации за счет модификации содержания этих тиолов представляется нетривиальной задачей. Более того, необходимо учитывать влияние других компонентов антиоксидантной системы. Следует отметить, что в функционировании азотфиксирующего клубенька важную роль играют и антиоксиданты ризобий (C.W. Ribeiro с соавт., 2015). В настоящем обзоре мы рассмотрели основные компоненты растительной антиоксидантной системы в клубеньке. Более глубокое понимание механизмов ее функционирования необходимо для повышения эффективности биологической азотфиксации.

Ключевые слова: симбиотический клубенек, антиоксиданты, окислительно-восстановительный потенциал, глутатион, гомоглутатион, аскорбат, аскорбат-глутатионовый цикл, тиоловые пероксидазы, редоксины, супероксиддисмутазы.

Для формирования азотфиксирующего клубенька необходима реализация двух специфических программ развития, одна из которых отвечает за его морфогенез, вторая — за образование инфекционных нитей (тубулярных структур, посредством которых ризобии проникают внутрь корня) (1, 2). В ответ на выделение бобовыми растениями флавоноидов ризобии продуцируют Nod-факторы (липохитоолигосахариды из остатков N-ацетилглюкозамина и жирной кислоты разной длины и степени ненасыщенности), которые воспринимаются LysM-рецептор-подобными киназами растений (3). Nod-факторы запускают обе программы развития, однако

* Работа финансово поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (№ 14-04-00383) и грантом Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-6759.2016.4).

для их успешной реализации нужны дополнительные компоненты (4).

Одновременно с развитием инфекционных нитей закладывается клубеньковый примордий, что связано с митотической реактивацией, дедифференцировкой и пролиферацией клеток (5). В недетерминированных клубеньках, характеризующихся наличием стабильной апикальной меристемы, деления происходят во внутренней коре, эндодерме корня и перицикле (5). Продолжительное функционирование меристемы, обеспечивающей рост и постоянное обновление азотфиксирующей ткани, ведет к формированию зональности. В недетерминированном клубеньке можно выделить меристему, зоны инфекции, азотфиксации и старения (6). Лишь ограниченное число эволюционно продвинутых бобовых растений из подсемейства мотыльковых (*Papilionoideae*), триб *Trifolieae* (клевер, люцерна) и *Vicieae* (горох, вика) формируют недетерминированные клубеньки. В то же время у многих мотыльковых, например у сои, фасоли (триба *Phaseoleae*) и лядвенца (триба *Loteae*), из клеток наружной коры образуются детерминированные клубеньки с меристемой, функционирующей ограниченное время (6). После ее исчезновения рост клубенька и обновление азотфиксирующей ткани прекращаются, в центральной части не выявляется зональность. Инфицированные ризобиями растительные клетки как в недетерминированных, так и в детерминированных клубеньках проходят несколько циклов эндоредупликации, что сопровождается значительным увеличением их размеров, в результате чего они становятся способными к заполнению многочисленными бактероидами (7). Дифференцировка бактероидов в недетерминированных клубеньках представляет собой последовательный процесс (8), сопровождается амплификацией всего генома и увеличением их размера. При этом бактерии теряют способность к размножению, то есть дифференцировка носит необратимый характер. Бактероиды в детерминированных клубеньках сопоставимы со свободноживущими бактериями по количеству геномной ДНК, размеру клеток и способности к размножению (9).

Таким образом, азотфиксирующие клубеньки формируются в результате многоступенчатой дифференцировки обоих симбиотических партнеров. На каждом из этих этапов важную роль играет окислительно-восстановительный баланс клетки. В его поддержание в клубеньке вовлечены активные формы кислорода (АФК) и азота (АФА), а также компоненты антиоксидантной защиты растительного и бактериального партнеров.

Принципиальное значение системы антиоксидантной защиты обусловлено, с одной стороны, чувствительностью основного фермента фиксации атмосферного азота, нитрогеназы, к кислороду, с другой — многочисленными процессами, способствующими образованию АФК и АФА, в азотфиксирующих системах. Так, синтез супероксид радикала ($O_2^{\bullet-}$) и пероксида водорода (H_2O_2) ассоциирован с высокой дыхательной активностью, необходимой для поддержания эффективной азотфиксации, автоокислением кислородсодержащих форм леггемоглобина и окислением некоторых белков с сильным восстановительным потенциалом (нитрогеназы, ферредоксина, гидрогеназы). Монооксид азота (NO) продуцируется в инфицированных клетках функционирующих клубеньков (10) нитратредуктазами бактериального и растительного происхождения (11, 12), а также за счет растительной NO-синтазной активности (13). Пероксинитрит ($ONOO^-$) может образовываться посредством реакции между O_2^- и NO. Антиоксиданты предотвращают развитие окислительного и нитрозирующего стрессов в клубеньке, модулируя концентрации АФК и АФА и тем самым позволяя им выполнять различные функции в метаболизме, а также в сигнальных взаи-

модействиях, в том числе при образовании клубеньков (14-16).

Предотвращение окислительного стресса в растительных клетках обеспечивается комплексным механизмом. От прооксидантов защищают многочисленные ферменты, такие как аскорбатпероксидаза, глутатионпероксидаза (glutathione peroxidase, Gpx), каталаза, пероксиредоксин (peroxiredoxin, Prx) и супероксиддисмутаза (superoxide dismutase, SOD). Редокс-контроль активности белков осуществляют тиоредоксин (thioredoxin, Trx) и глутаредоксин (glutaredoxin, Grx) (17, 18). Неферментативные молекулы, способные выступать в качестве прямых антиоксидантов, регулируют окислительно-восстановительный потенциал клетки, влияя на сигнальные каскады, клеточный цикл, синтез различных метаболитов. В отличие от животных клеток, где основным неферментативным антиоксидантом служит глутатион (glutathione, GSH), у растений функцию восстановления пероксида водорода берет на себя аскорбиновая кислота (ascorbate, ASC). Однако GSH выполняет здесь ряд уникальных функций, не позволяющих заменить его другим тиолом или антиоксидантом (19-21).

В процессе становления симбиоза микросимбионты также должны справляться с постоянно колеблющимся содержанием АФК и АФА. Ризобии используют различные стратегии, чтобы модулировать количество этих молекул, в том числе ингибирование их синтеза и детоксикацию, а также регулирование активности своих ферментов (15). Во время колонизации и бактериальной дифференцировки необходима слаженная работа антиоксидантных систем партнеров для запуска сигнального каскада, активируемого АФК и АФА. От этого баланса зависит не только успешное развитие, но и дальнейшее функционирование клубенька. Показано, что АФК участвуют также в процессах старения микро- и макросимбионта (22-25).

Целью настоящего обзора стало обобщение современных представлений о работе растительной антиоксидантной системы на различных этапах становления и развития бобово-ризобиального симбиоза, описание новых компонентов этой системы. Особое внимание уделено выявленным к настоящему моменту различиям в функциях глутатиона и гомоглутатиона.

Неферментативные антиоксиданты. Положительная корреляция между содержанием GSH и ASC, активностью ферментов, участвующих в аскорбат-глутатионовом цикле, и эффективностью фиксации азота в клубеньках позволила предположить важность этих антиоксидантов для азотфиксирующего симбиоза (14, 23, 26-29).

(*Гомо*)*глутатион*. Тиоловый трипептид GSH — водорастворимый антиоксидант и окислительно-восстановительный буфер растений, вовлеченный в процессы регуляции клеточного цикла и развития, в транспорт и хранение серы, в реакции на стресс и детоксикацию тяжелых металлов (30). Глутатион существует в клетке в двух основных стабильных формах: восстановленной GSH и окисленной, представляющей собой дисульфид (glutathione disulfide, GSSG). В оптимальных условиях соотношение восстановленной и окисленной форм GSH:GSSG в большинстве клеточных компартментов растения довольно высокое. Субоптимальные внешние условия приводят к сдвигу этого соотношения за счет накопления GSSG, что может вызывать изменения в восприятии или передаче стрессовых сигналов. В отличие от многих других редокс-пар (например, $NADP^+$/NADPH), в случае GSH и GSSG окислительно-восстановительный потенциал GSH зависит не только от изменения соотношения этих форм, но и от абсолютной концентрации GSH. Так, даже если значение GSH:GSSG остается неизменным, уменьшение концентрации GSH приводит к увеличению окислительно-восстановительного потенциала (31).

Синтез GSH включает две АТФ-зависимые стадии. Первая лимитирующая реакция образования γ-Глу-Цис из глутамата и цистеина катализируется γ-глутамилцистеинсинтетазой (γ-glutamylcysteine synthase, γ-ECS), которая кодируется геном *GSH1*. Вторая стадия синтеза GSH из γ-Глу-Цис и глицина катализируется глутатионсинтетазой (glutathione synthetase, GSHS; ген *GSHS*). У представителей семейства *Fabaceae* обнаружен гомолог GSH — гомоглутатион (homoglutathione, hGSH), у которого глицин заменен на β-аланин (27, 32, 33). Синтез hGSH осуществляет гомоглутатионсинтетаза (homoglutathione synthetase, hGSHS), кодируемая геном *hGSHS*. Мутант *Arabidopsis*, нокаутированный по гену *GSH1*, летален на стадии эмбриона (34), по гену *GSHS* — на стадии проростка (35). Исследования методами внутриклеточного фракционирования и иммунолокализации в клубеньках показали, что γ-ECS находится в пластидах, в то время как GSHS и hGSHS — преимущественно в цитозоле (36, 37). Однако до сих пор не были получены мутанты бобовых, нокаутированные только по одному из генов — *hGSHS* или *GSHS*, что позволило бы определить степень взаимозаменяемости этих тиолов и, возможно, различия в их функциях.

Существенная роль GSH и (или) hGSH в клубенькообразовании была продемонстрирована для люцерны (*Medicago truncatula*) с использованием антисмысловых конструкций к *GSHS* и *hGSHS*, а также транскриптомного анализа растений с пониженным содержанием (h)GSH в результате обработки L-бутионин-[S-R]-сульфоксимином, специфически ингибирующим биосинтез (h)GSH. На начальных стадиях клубенькообразования у растений с пониженным синтезом обоих тиолов наблюдалось увеличение степени экспрессии генов, регулируемых салициловой кислотой (38). Активация этих генов, вероятно, опосредована редокс-чувствительным белком NPR1, подавляющим деформацию корневых волосков и экспрессию нодулинов. Неактивный NPR1 локализуется в цитоплазме и представляет собой олигомерную форму, образующуюся за счет реакции с S-нитрозоглутатионом. Мономеризация NPR1, катализируемая Trx, демаскирует сигнальный мотив ядерной локализации, позволяя этому белку транспортироваться в ядро, где он взаимодействует с редокс-чувствительными транскрипционными факторами (39). Следовательно, на ранних этапах взаимодействия необходимым условием становится наличие определенного пула (h)GSH в растительных клетках для ингибирования салицилат-индуцируемых защитных механизмов и колонизации ризобиями растения-хозяина (40). Снижение синтеза (h)GSH заметно сокращало число клубеньков и снижало экспрессию генов ранних нодулинов *MtENOD12* и *MtENOD40*, которые служат генными маркерами формирования клубеньков. В то же время как в контроле, так и в растениях со сниженным содержанием тиолов не наблюдалось изменений в количестве сайтов инфекции в корнях, что подтверждалось сходной степенью экспрессии маркерного гена инфекционного процесса *Rip1*.

Ингибирование процесса формирования клубеньков сопровождалось уменьшением числа боковых корней (41). Было показано, что GSH необходим для деления клеток в кончике корня (42), а его количество регулирует переход клеток из G_1- в S-фазу клеточного цикла. Перемещение GSH в ядро в фазу G_1 сильно влияет на окислительно-восстановительное состояние цитоплазмы и экспрессию редокс-чувствительных генов. Последующее увеличение тотального клеточного пула GSH выше уровня, наблюдаемого в G_1, необходимо для продвижения клетки к S-фазе цикла (43, 44). Вероятно, именно GSH стимулирует меристематическую активность и в клубеньках, что коррелирует с максимумом концентрации GSH в клу-

беньке в меристеме и зоне инфекции (45). Возможно, что в зоне инфекции флуктуации пула GSH в цитоплазме и ядре могут регулировать повторяющиеся раунды эндоредупликации инфицированных клеток, а также необратимую дифференцировку бактероидов.

С использованием специфичного для зоны азотфиксации клубенька промотора гена, кодирующего цистеин-богатый пептид (NCR001), была исследована роль (h)GSH в зрелых клубеньках *M. truncatula* (46). Показано, что сверхэкспрессия *GSH1* в зоне азотфиксации приводила к увеличению содержания GSH, но не hGSH, что коррелировало с повышением эффективности фиксации азота. Снижение экспрессии гена *GSH1* с помощью РНК-интерференции приводило к уменьшению эффективности фиксации азота, содержания (h)GSH, размера клубеньков и экспрессии генов *TrxS1* (кодирует Trx) и *LEG* (кодирует леггемоглобин). В таких клубеньках количество транскриптов гена *GSHS* резко повышалось по сравнению с контролем, в то время как экспрессия гена *hGSHS* не изменялась. Недавно было показано, что *TrxS1* контролирует дифференцировку бактероидов через окислительно-восстановительное состояние цистеин-богатого пептида NCR335 (47). При анализе пространственной локализации транскриптов экспрессия гена *GSH1* наблюдалась в меристеме, зоне инфекции и начале зоны азотфиксации, *hGSHS* — в коре и проводящих пучках, *GSHS* — в коре и зоне азотфиксации. Это служит еще одним подтверждением важной роли GSH для функционирования меристематических и азотфиксирующих клеток и дифференцировки клеток в зоне инфекции. Также вероятно, что в клетках коры оба тиола играют важную роль в поддержании кислородного барьера клубенька (46).

На 73 видах, представляющих 3 подсемейства, было изучено распространение (h)GSH в семействе *Fabaceae* (48). Показано, что hGSH отсутствует у представителей подсемейств *Caesalpinioideae*, встречается у двух видов *Mimosoideae*, а в подсемействе *Papilionoideae* присутствует у представителей клады Старого Света. (h)GSH характеризовались тканеспецифичным распределением. Содержание hGSH чаще всего было выше в листьях и корнях, GSH — в семенах, что может отражать разницу в функциях обоих тиолов. В то же время у видов, формирующих и не формирующих азотфиксирующие клубеньки, распределение hGSH не различалось, то есть накопление hGSH в корнях не связано с клубенькообразованием (48).

Ранее при изучении *M. sativa* было показано, что GSH ассоциирован с меристематическими клетками, активацией клеточного цикла и индукцией соматического эмбриогенеза, тогда как hGSH — с дифференцированными клетками и пролиферацией эмбриона. Так, соотношение hGSH:GSH оказалось самым низким в корневой меристеме и наибольшим — в полностью дифференцированных органах (зрелые листья и зона растяжения корня). Предполагалось, что изменения в hGSH/GSH происходят во время дедифференцировки и (или) активации клеточного цикла, что приводит к переходу от дифференцированных клеток к делящимся (49). Как уже отмечалось, именно эти процессы запускаются при образовании клубенькового примордия. У *M. sativa* в формируемых клубеньках (по сравнению с листьями и корнями) GSH становится основным тиольным соединением. При этом изменения соотношения тиолов обратимы: в культуре клеток после развития соматических эмбрионов и дифференцировки соотношение hGSH:GSH снова увеличивалось, а в клубеньках содержание hGSH росло по мере дифференцировки тканей (45). Вероятно, локальные изменения количества фитогормонов, связанные с программами развития и (или) влиянием окружающей среды, могут регулировать экспрессию *hGSHS* или ак-

тивность GSHS и, следовательно, приводить к наблюдаемым закономерностям распределения hGSH и GSH.

Действительно, экспрессия генов *GSHS* и *hGSHS* не только сильно варьирует в зависимости от вида бобового растения и ткани, но и поразному регулируется в ответ на различные сигнальные молекулы или стрессовые условия. Например, у *M. truncatula* экспрессия *hGSHS* может быть детектирована в корнях и клубеньках, *GSHS* — во всех тканях растения (50). При этом в корнях *M. truncatula* экспрессия *GSH1* и *GSHS*, но не *hGSHS* индуцируется окисью азота (51). У лядвенца (*Lotus japonicus*) GSHS обнаруживается только в клубеньках, а hGSHS — также в листьях и корнях (33). В корнях *L. japonicus GSHS* активируется ауксинами, цитокининами и полиаминами, тогда как экспрессия *hGSHS* остается неизменной (14). При добавлении экзогенного пероксида водорода в клубеньках фасоли увеличивалась экспрессия генов *GSH1* и *hGSHS*, в то время как $CdCl_2$, NaCl или жасмоновая кислота не вызывали такого эффекта (52). При длительной обработке хлоридом кадмия мутанта гороха (*Pisum sativum*) $SGECd^t$ (53), устойчивого к кадмию, наблюдалось небольшое снижение экспрессии генов *GSH1* и *GSHS*, тогда как экспрессия *hGSHS* увеличивалась в корнях растений как мутантного, так и дикого фенотипа типа (54). Анализ полученных данных позволил предположить наличие специфических цис-регуляторных элементов в промоторной области *GSHS* и *hGSHS* и (или) различные регуляторные механизмы для генов *GSHS* и *hGSHS* (14).

Синергизм фитогормонов и окислительного стресса играет важную роль в контроле роста и развития растений (55), а GSH и hGSH могут опосредовать такой контроль у бобовых. Клубенькообразование — энергозатратный процесс. Интеграция метаболизма окислительного стресса и клеточного цикла позволяет избежать нежелательного расхода энергии, отделяя защитные механизмы от процессов деления и дифференцировки клеток.

Таким образом, выявлена важная роль (h)GSH в развитии и функционировании симбиотических клубеньков. Тем не менее, остается недостаточно изученной специфичность действия GSH и hGSH в различных тканях клубенька и на разных стадиях его развития. Многие данные получены на основе анализа единичных видов растений. Кроме того, существенная разница наблюдается между видами, формирующими недетерминированные (табл. 1) и детерминированные (табл. 2) клубеньки.

1. Синтез и распределение глутатиона GSH и гомоглутатиона (h)GSH в органах и тканях клубенька у бобовых растений, формирующих недетерминированные клубеньки (36, 45, 46, 48, 50, 89)

Тиол, ген, фермент	Семена	Листья	Корни	Клубеньки						
				целый	зоны				К	ПП
					М (I)	И (II)	I + II	А	С		
Распределение тиолов											
GSH	+	+	+	+	?	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?
hGSH	–[1]	–[1]	+[2]	+[2]	?	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?
Экспрессия генов тиолового синтеза и локализация транскриптов											
GSH1	?	+	+	+	+[a]	+[a]	?	+[a]	?	–*	+[a]
GSHS	?	+	+	+	+[a]	+[a]	?	+[a]	?	+[a]	+[a]
hGSHS	?	+	+	+	+[a]	–*	?	+[a]	?	+[a]	+[a]
Активность ферментов тиолового синтеза											
γ-ECS	?	+	+	+	?	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?
GSHS	?	+	+	+	?	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?
hGSHS	?	–	+	+[2]	?	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?

Примечание. М — меристема, И — зона инфекции, А — зона азотфиксации, С — зона старения, К — кора, ПП — проводящие пучки; «+» — детектируется, «–» — не детектируется, «?» — нет данных, [1] — может присутствовать в следовых количествах или быть основным тиолом у видов из трибы *Trifolieae*, [2] — не обнаружен у *Vicia faba* и *Lupinus albus*, [a] — данные получены для растений только одного вида. Описание генов и ферментов см. в тексте статьи.

2. Синтез и распределение глутатиона GSH и гомоглутатиона (h)GSH в органах и тканях клубенька у бобовых растений, формирующих детерминированные клубеньки (27, 36, 45, 48, 89, 91)

Тиол, ген, фермент	Семена	Листья	Корни	Клубеньки							
				ЦК	АТ	К	ПП	Ц	П	М	Б
Распределение тиолов											
GSH	+/–	–[2]	+/–[2]	+[1, 2]	+[a]	+[a]	?	+[a]	?	+[a]	+[a]
hGSH	+	+[2]	+	+	+[a]	+[a]	?	+[a]	?	+[a]	+[2, a]
Экспрессия генов тиолового синтеза и локализация транскриптов											
GSH1	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?	?	?	?	?	?
GSHS	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?	?	?	?	?	?
hGSHS	?	+[a]	+[a]	+[a]	?	?	?	?	?	?	?
Активность ферментов тиолового синтеза											
γ-ECS	?	?	?	+	+	+	?	+/–	+	–[2]	+
GSHS	?	–[2]	+	+[3]	+	+	?	–[2]	+[4]	–[2]	+
hGSHS	?	+[2]	+	+[2]	+	+	?	+[2]	–	–	–

Примечание. ЦК — целый клубенек, АТ — азотфиксирующая ткань, К — кора, ПП — проводящие пучки, Ц — цитозоль, П — пластиды, М — митохондрии, Б — бактероиды; «+» — детектируется, «–» — не детектируется, «+/–» — следовые количества, «?» — нет данных. [1] — GSH бактериального происхождения, [2] — исключение *Vigna unguiculata*, [3] — исключение *Vigna radiata*, [4] — контаминация из бактероидов, [a] — данные получены для растений только одного вида. Описание генов и ферментов см. в тексте статьи.

3. Синтез и распределение глутатиона GSH и гомоглутатиона (h)GSH в органах и митохондриях у *Vigna unguiculata*, формирующей детерминированные клубеньки (36, 45)

Тиол, фермент	Листья	Корни	Клубеньки	Митохондрии
Распределение тиолов				
GSH	+	+	+	?
hGSH	–	+	+/–	?
Активность ферментов тиолового синтеза				
γ-ECS	?	?	+	+
GSHS	+	+	+	+
hGSHS	–	+	–	–

Примечание. «+» — детектируется, «–» — не детектируется, «+/–» — следовые количества, «?» — нет данных. Описание ферментов см. в тексте статьи.

Различия имеются и между видами, образующими один тип клубеньков (см. табл. 2, 3). Тем не менее, можно заметить некоторые тенденции. Так, недетерминированные клубеньки обычно содержат GSH как основной растворимый трипептид, тогда как hGSH — наиболее распространенный трипептид в детерминированных клубеньках (45).

Аскорбиновая кислота. Это мощный водорастворимый антиоксидант, действующий напрямую и как часть аскорбат-глутатионового цикла. Она присутствует в концентрации 1-2 мМ в клубеньках (56), 5-25 мМ — в листьях и 25-50 мМ — в хлоропластах (57), что согласуется с ее многочисленными важными функциями. Окислительно-восстановительное состояние ASC (ASC + дегидроаскорбиновая кислота) регулирует клеточный цикл (58), играет важную роль в восприятии стрессовых сигналов в апопласте и их передаче в цитоплазму. ASC также служит косубстратом для нескольких диоксигеназ, участвующих в гидроксилировании пролина и биосинтезе флавоноидов и гормонов — этилена, гиббереллoвой и абсцизовой кислот (59). Важность ASC для растений подтверждается отсутствием известных мутантов, полностью дефектных по синтезу ASC (60). ASC синтезируется главным образом через D-маннозный/L-галактозный путь Смирнова-Уилера, включающий многочисленные и сложные последовательные ферментативные реакции, из которых завершающая катализируется митохондриальной L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназой (61).

При исследовании клубеньков *P. sativum* было показано, что с возрастом содержание ASC в них падает, при этом коррелируя с уменьшением количества GSH и нитрогеназной активности (23). Предполагалось, что ASC не синтезируется de novo в клубеньках, а импортируется из побегов или корней через проводящую систему (23), но позднее было показано, что в клубеньках *L. japonicus* экспрессируются гены, кодирующие фермен-

ты биосинтеза ASC, включая ген *GalLDH*, кодирующий L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназу. Активный фермент локализуется в митохондриях фасоли (*Phaseolus vulgaris*). При исследовании клубеньков четырех видов бобовых — люцерны (*M. sativa*), гороха (*P. sativum*), фасоли (*P. vulgaris*) и лядвенца (*L. japonicus*) была выявлена повышенная активность L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназы и цитозольной аскорбатпероксидазы, но пониженное содержание ASC в клубеньках по сравнению с другими частями растений (62). С использованием FISH показано, что мРНК *GalLDH* преимущественно локализуется в клетках из зоны азотфиксации в клубеньках *M. sativa* и в азотфиксирующих клетках центральной части клубенька у *L. japonicus.* В этих клетках также отмечали максимальное содержание L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназы и ASC. В то же время активность фермента была одинакова в апексе (меристеме и зоне инфекции) и зоне азотфиксации при различиях в количестве мРНК, что указывает на посттрансляционную регуляцию (62). О наличии посттранскрипционной регуляции свидетельствует тот факт, что при влиянии различных стрессовых факторов на клубеньки фасоли (обработка солями кадмия, NaCl, пероксидом водорода и жасмоновой кислотой) изменялось содержание ASC, однако активность L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназы оставалась неизменной (52). Старение симбиотических клубеньков, вероятно, сопровождается выключением пути биосинтеза ASC, что подтверждается снижением активности L-галактоно-1,4-лактон дегидрогеназы и содержания ASC.

Концентрация ASC в клетках регулируется степенью его окисления и деградации. ASC окисляется до монодегидроаскорбиновой кислоты или дегидроаскорбиновой кислоты во время удаления пероксида водорода в аскорбат-глутатионовом цикле в цитозоле, хлоропластах и некоторых других органеллах. В апопласте ASC окисляется до монодегидроаскорбиновой кислоты аскорбатоксидазой (63). Обработка растений фасоли жасмоновой кислотой (известноое стресс-ассоциированное соединение) приводила к трансляционной активации аскорбатоксидазы и посттрансляционному ингибированию дегидроаскорбатредуктазы в клубеньках, что, вероятно, усиливает окисления в апопласте и инициирует сигнал, с помощью которого клубеньки могут воспринимать и отвечать на стресс (52).

Ферментативные антиоксиданты. *Аскорбат-глутатионовый цикл.* В этом цикле участвуют аскорбатпероксидаза, монодегидроаскорбатредуктаза, дегидроаскорбатредуктаза и глутатионредуктаза. Регуляция субклеточных изоформ каждого из этих ферментов, которые обнаружены в цитозоле, пластидах, митохондриях и пероксисомах, осуществляется с учетом содержания и интенсивности синтеза ASC и GSH в этих органеллах в норме и при стрессе. Каждая изоформа может дифференцированно реагировать на сигналы, ассоциированные со стрессом или процессом развития. Регуляция различных изоформ ферментов аскорбат-глутатионового цикла крайне важна для поддержания окислительно-восстановительного баланса в растении при абиотических и биотических стрессах (64).

В клубеньках аскорбат-глутатионовый путь выявлен 30 лет назад (56). Позднее было проведено сравнение активности вовлеченных в него ферментов в клубеньках сои (*Glycine max*), сформированных эффективными и неэффективными штаммами у трех различных генотипов, а также в клубеньках у исходного эффективного и мутантного неэффективного генотипов *M. sativa* (26). Более высокую активность в эффективных клубеньках показали для всех четырех ферментов (аскорбатпероксидазы, монодегидроаскорбатредуктазы, дегидроаскорбатредуктазы и глутатионредуктазы) у обоих изученных видов. Также в эффективных клубеньках по сравнению с неэффективными наблю-

далось повышенное содержание GSH и hGSH. В то же время для ASC такой корреляции не наблюдали. Транскриптомный анализ выявил высокий уровень экспрессии генов, кодирующих компоненты аскорбат-глутатионового пути в клубеньках (65). Следовательно, аскорбат-глутатионовый путь — один из основных механизмов их антиоксидантной защиты (26).

В аскорбат-глутатионовом цикле из GSH образуется GSSG, что изменяет соотношение GSH:GSSG. Некоторые другие метаболические пути также могут связывать доступность оксидантов и изменения в соотношении GSH:GSSG, влияя на сигналинг через регуляцию тиол-дисульфидного статуса белков. Ключевые участники этих реакций — Prx, Gpx, Trx и Grx. Некоторые глутатион-S-трансферазы (glutathione S-transferase, GST) тоже могут использовать GSH для восстановления органических гидропероксидов, другие — генерировать GSSG, катализируя, вероятно, деглутатионилирование цистеиновых остатков белков (66). Роль этих процессов в формировании и функционировании азотфиксирующего клубенька до сих пор недостаточно изучена.

Тиоловые пероксидазы и редоксины. Тиоловые пероксидазы (Gpx и Prx) — небольшие белки, не имеющие гема и катализирующие восстановление H_2O_2 или гидроперекисей алкила (ROOH) до воды или соответствующих спиртов (ROH) с использованием преимущественно Trx в качестве донора электронов. Trx содержат консервативный сайт взаимодействия (Три-Цис-Гли-Про-Цис), который способен восстанавливать дисульфидные мостики белков-мишеней (67). В качестве донора электронов также могут выступать Grx, имеющие сходные с Trx функции; их восстановление происходит за счет GSH (21). Gpx, Prx и Trx кодируются мультигенными семействами, а соответствующие изоформы имеют различную субклеточную локализацию (цитозоль, пластиды и митохондрии) (14).

У *L. japonicus* идентифицированы шесть генов, кодирующих Gpx. Два из них, *LjGpx1* и *LjGpx3*, кодирующие Trx-зависимые фосфолипидные гидропероксидазы, активно экспрессируются в клубеньках. Иммунолокализация выявила присутствие Gpx вокруг гранул крахмала в амилопластах в инфицированных и неинфицированных клетках клубеньков *L. japonicus*, а также при инфицировании *M. sativa*, что может указывать на образование пероксида водорода и в амилопластах (68). Позднее с использованием in situ гибридизации показали высокое содержание мРНК *LjGpx1* и *LjGpx3* в зоне инфекции, а для *LjGpx3* — и в клетках коры клубенька. Иммунолокализация выявила LjGpx1 в амилопластах и ядрах инфицированных клеток, в клетках коры и проводящих пучках. LjGpx3 преимущественно локализовалась в эндоплазматическом ретикулуме (ЭПР), цитозоле и ядрах (69). На основании комплементационных экспериментов с дрожжами был сделан вывод, что LjGpx1 и LjGpx3 защищают клетки от окислительного и солевого стресса и повреждения мембран.

В клубеньках *P. sativum* выявлены цитозольная изоформа Prx (PrxIIA), количество которой снижалось с возрастом клубенька, и митохондриальная изоформа (PrxIIF), содержание которой не изменялось. Количество PrxIIA уменьшалось при экзогенной обработке ASC молодых клубеньков и увеличивалось — при обработке старых, при этом содержание PrxIIF оставалось неизменным в обоих случаях (70). Протеомный анализ позволил идентифицировать в клубеньках *M. truncatula*, *L. japonicus* и *P. vulgaris* изоформы PrxIIB, PrxIIE и PrxIIF (B — в цитозоле, E — в пластидах, F — в митохондриях), цитозольную изоформу Trxh1, а также GrxC2 и GrxC4, которые предположительно могут служить донорами электронов для Prx. Кроме того, в клубеньках этих бобовых выявлены NADPH-тиоредоксинре-

дуктазы (NTRA/B/C). Большинство изоформ Prx эффективно восстанавливаются с помощью Trx, в свою очередь, непластидные Trx регенерируются NTRA и NTRB. Полученные данные подтверждают наличие в клубеньках этой редокс-регуляторной сети в цитозоле, пластидах и митохондриях (наиболее активны цитозольные формы PrxIIB, Trxh1 и NTRA).

У *M. truncatula* выявлены две новые изоформы Trx — Trxs, функционирующие при симбиотических взаимодействиях (71). Эти ЭПР-адресованные Trx схожи с классическими, но имеют атипичные каталитические сайты. In silico с использованием атласа экспрессии генов *M. truncatula* в разных органах и при различных условиях роста показано, что *Trxs1* в основном экспрессируется при клубенькообразовании, в то время как экспрессия *Trxs2*, видимо, менее специфична (65, 72). Анализ пространственной локализации *Trxs1* и экспрессии *Trxs2* с использованием ресурса https://iant.toulouse.inra.fr/symbimics/, который предоставляет доступ к результатам лазерной микродиссекции клубеньков *M. truncatula*, совмещенной с РНК-секвенированием, показал, что эти *Trx* в основном экспрессируются в меристеме и зоне инфекции (73). Экспрессионный паттерн *Trxs* указывает на их участие в развитии клубенька и клеточной дифференцировке в зоне инфекции. In situ гибридизация выявила присутствие мРНК *GmTrx* в перицикле корня *G. max* через 2 сут после инокуляции и в инфицированных клетках зрелых (27-суточных) клубеньков. Трансформация Trx-дефектного дрожжевого мутанта геном *GmTrx* восстанавливала толерантность к экзогенной H_2O_2. РНК-интерференция *GmTrx* приводила к отсутствию или формированию недоразвитых клубеньков, что свидетельствует о значении этого гена в их развитии (74).

Глутатион-S-трансферазы. Это широко распространенные ферменты, участвующие в детоксикации ксенобиотиков, особенно гербицидов. GST действуют и как антиоксиданты, непосредственно улавливая перекиси подобно Gpx. Конечные продукты перекисного окисления липидов — алкенали, 4-гидроксиноненал и другие α-, β-ненасыщенные альдегиды могут удаляться после конъюгации с GSH (75, 76). У сои GST кодируются мультигенным семейством из 25 генов (77). В клубеньках выявлена экспрессия 14 изоформ GST, наибольшая — у гена, кодирующего изоформу GST9 (76). Подавление экспрессии GST9 при РНК-интерференции существенно снижало нитрогеназную активность в клубеньках (76).

Супероксиддисмутазы (SOD). SOD относятся к группе металлоферментов, катализирующих дисмутацию супероксидного радикала в пероксид водорода и молекулярный кислород. В зависимости от металла, входящего в состав кофактора, выделяют Fe-, Mn- CuZn-зависимые SOD (соответственно FeSOD, MnSOD и CuZnSOD). Все эти типы присутствуют в клубеньках, хотя имеют разную субклеточную локализацию (14).

У недетерминированных клубеньков *M. sativa* и *P. sativum* транскрипты цитозольной CuZnSOD, как и сам фермент, находятся преимущественно в меристеме, зоне инфекции и дистальной части зоны азотфиксации (78). При этом CuZnSOD локализовалась в цитозоле в участках, примыкающих к клеточным стенкам, к стенкам инфекционных нитей, а также в матриксе инфекционных нитей. Кроме того, фермент обнаружен в межклеточных пространствах клеток коры и клеток в зоне азотфиксации. Транскрипты MnSOD и сам фермент локализовались преимущественно в зоне азотфиксации. Фермент присутствовал в бактериях внутри инфекционных нитей, в бактероидах и митохондриях. В клубеньках выявлена колокализация H_2O_2 с CuZnSOD, но не с MnSOD, то есть именно CuZnSOD служит одним из важнейших источников H_2O_2 в клубеньках (56) и, веро-

ятно, играет важную роль в формировании матрикса инфекционных нитей и их росте (79). Позднее транскриптомный анализ клубеньков *M. truncatula* показал, что гены, кодирующие изоформы CuZnSOD и митохондриальную MnSOD, активно экспрессируются в клубеньках, тогда как экспрессия гена цитозольной FeSOD остается относительно низкой (65).

В детерминированных клубеньках *L. japonicus* экспрессия генов цитозольной CuZnSOD и митохондриальной MnSOD, количество и активность ферментов снижались с возрастом. В молодых клубеньках CuZnSOD локализовалась в делящихся клетках, в инфекционных нитях и в инфицированных клетках. Транскрипция *FeSOD2* (кодирует цитозольную FeSOD) активировалась, а *FeSOD1* (кодирует пластидную FeSOD) — не изменялась. С возрастом клубенька количество и активность FeSOD возрастали. На всех стадиях развития клубеньков этот фермент находится преимущественно в амилопластах в клетках коры, неинфицированных и инфицированных клетках. Предполагалось, что два цитозольных фермента, CuZnSOD и FeSOD2, способны функционально компенсировать друг друга на поздних стадиях развития клубенька. Индукция FeSOD2, возможно, связана с увеличением доступности Fe в стареющих клубеньках (вероятно, в результате деградации леггемоглобина) (80).

При солевом стрессе общая активность SOD в клубеньках *P. vulgaris* возрастала (81), активность FeSOD также увеличивалась, а активность CuZnSOD и MnSOD не изменялась (82). У растений арахиса в условиях засухи в клубеньках повышалось количество транскриптов CuZnSOD, в то время как активность SOD, MnSOD I и MnSOD II не изменялась (83). Противоположные результаты получены в отношении активности SOD в клубеньках *P. sativum* и *G. max* при засухе. В первом случае выявлено общее снижение активности SOD, во втором — увеличение (84, 85). Такая изменчивость ответов у разных видов подчеркивает необходимость изучения экспрессии генов и регуляции активности ферментов более детально.

Каталазы. Это тетрамерные гемопротеины, катализирующие распад пероксида водорода до молекулярного кислорода и воды, которые преимущественно локализуются в пероксисомах и глиоксисомах (86). Показана важная роль ризобиальных каталаз для развития эффективного симбиоза (87), однако ферменты растительного происхождения изучены недостаточно. В клубеньках белого люпина (*Lupinus albus*), каталаза была локализована в пероксисомах инфицированных клеток, и ее концентрация снижалась в процессе старения, вызванного нитратом (88). Также активность фермента уменьшалась в клубеньках фасоли при солевом стрессе (82).

Таким образом, за 30 лет изучения антиоксидантной системы в азотфиксирующих клубеньках бобовых достигнут значительный прогресс. Проанализированы принципы работы и взаимодействия антиоксидантных молекул, ферментов и редокс-регуляторных путей в процессе становления, развития и функционирования бобово-ризобиального симбиоза. Выявлена многокомпонентность и неоднозначность функционирования антиоксидантной системы. К настоящему моменту показано, что GSSH участвует в передаче сигналов через изменение окислительно-восстановительного состояния клетки и ее компартментов. Это, в свою очередь, может регулировать тиол-дисульфидный статус белков, то есть конформацию и активность ферментов и транскрипционных факторов напрямую или через тиолзависимые пероксидазы. Кроме того, окисление некоторых тиолзависимых пероксидаз само по себе может служить сигналом или переключателем сигнала. В 1988 году было проанализировано распределение GSH и hGSH в тканях 13 видов *Fabaceae* из различных триб (89). В последующие годы накоп-

лено множество данных, свидетельствующих о специфичности в функционировании этих тиолов, в том числе среди видов, формирующих детерминированные и недетерминированные клубеньки. В 2015 году распределение GSH и hGSH проанализировали уже у 73 видов из трех подсемейств *Fabaceae* (48), но вопрос о специфике функций GSH и hGSH все еще остается открытым. Вместе с тем доказана роль GSH в развитии и функционировании клеток меристемы и азотфиксирующих клеток. Кроме того, продемонстрировано, что соотношение hGSH и GSH может активировать дифференцировку и дедифференцировку клеток (49). Продолжают появляться данные о новых компонентах антиоксидантной защиты в клубеньках. Например, описаны полиамины — поликатионные соединения, способные модулировать концентрации АФК и АФА. Однако роль этих молекул в развитии и функционирования клубенька требует дальнейшего изучения (90).

Итак, окислительно-восстановительное состояние клетки и ее компартментов, которое определяется соотношением и взаимодействием про- и антиоксидантов, регулирует множество процессов, изменяясь под действием сигналов окружающей среды и участвуя в их передаче и последующих ответах растения. Антиоксидантная система играет ключевую роль в формировании и функционировании такой чувствительной системы, как азотфиксирующий клубенек бобовых, характеризующийся активным метаболизмом и постоянным обменом сигнальными молекулами между партнерами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Guinel F.C., Geil R.D. A model for the development of the rhizobial and arbuscular mycorrhizal symbioses in legumes and its use to understand the roles of ethylene in the establishment of these two symbioses. Can. J. Bot., 2002, 80(7): 695-720 (doi: 10.1139/b02-066).
2. Tsyganov V.E., Voroshilova V.A., Priefer U.B., Borisov A.Y., Tikhonovich I.A. Genetic dissection of the initiation of the infection process and nodule tissue development in the *Rhizobium*-pea (*Pisum sativum* L.) symbiosis. Ann. Bot., 2002, 89(4): 357-366 (doi: 10.1093/aob/mcf051).
3. Popp C., Ott T. Regulation of signal transduction and bacterial infection during root nodule symbiosis. Curr. Opin. Plant Biol., 2011, 14(4): 458-467 (doi: 10.1016/j.pbi.2011.03.016).
4. Kawaharada Y., Kelly S., Nielsen M.W., Hjuler C.T., Gysel K., Muszyński A., Carlson R.W., Thygesen M.B., Sandal N., Asmussen M.H., Vinther M., Andersen S.U., Krusell L., Thirup S., Jensen K.J., Ronson C.W., Blaise M., Radutoiu S., Stougaard J. Receptor-mediated exopolysaccharide perception controls bacterial infection. Nature, 2015, 523: 308-312 (doi: 10.1038/nature14611).
5. Цыганова А.В., Китаева А.Б., Бревин Н.Дж., Цыганов В.Е. Клеточные механизмы развития симбиотических клубеньков у бобовых растений. Сельскохозяйственная биология, 2011, 3: 34-40.
6. Guinel F.C. Getting around the legume nodule: I. The structure of the peripheral zone in four nodule types. Botany, 2009, 87: 1117-1138 (doi: 10.1139/B09-074).
7. Tsyganova A.V., Kitaeva A.B., Tsyganov V.E. Cell differentiation in nitrogen-fixing nodules hosting symbiosomes. Funct. Plant Biol., 2017 (doi: 10.1071/FP16377).
8. Tsyganov V.E., Voroshilova V.A., Herrera-Cervera J.A., Sanjuan-Pinilla J.M., Borisov A.Y., Tikhonovich I.A., Priefer U.B., Olivares J., Sanjuan J. Developmental downregulation of rhizobial genes as a function of symbiosome differentiation in symbiotic root nodules of *Pisum sativum*. New Phytol., 2003, 159: 521-530 (doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00823.x).
9. Mergaert P., Uchiumi T., Alunni B., Evanno G., Cheron A., Catrice O., Mausset A.E., Barloy-Hubler F., Galibert F., Kondorosi A., Kondorosi E. Eukaryotic control on bacterial cell cycle and differentiation in the *Rhizobium*—legume symbiosis. PNAS USA, 2006, 103(13): 5230-5235 (doi: 10.1073/pnas.0600912103).
10. Baudouin E., Pieuchot L., Engler G., Pauly N., Puppo A. Nitric oxide is formed in *Medicago truncatula-Sinorhizobium meliloti* functional nodules. Mol. Plant-Microbe Interact., 2006, 19: 970-975 (doi: 10.1094/MPMI-19-0970).
11. Meakin G.E., Bueno E., Jepson B., Bedmar E.J., Richardson D.J., Delgado M.J. The contribution of bacteroidal nitrate and nitrite reduction to the formation of nitrosylleghaemoglobin complexes in soybean root nodules. Microbiology, 2007, 153: 411-419 (doi: 10.1099/mic.0.2006/000059-0).

12. Horchani F., Prévot M., Boscari A., Evangelisti E., Meilhoc E., Bruand C., Raymond P., Boncompagni E., Aschi-Smiti S., Puppo A., Brouquisse R. Both plant and bacterial nitrate reductases contribute to nitric oxide production in *Medicago truncatula* nitrogen-fixing nodules. Plant Physiol., 2011, 155(2): 1023-1036 (doi: 10.1104/pp.110.166140).
13. Cueto M., Hernández-Perera O., Martín R., Bentura M.L., Rodrigo J., Lamas S., Golvano M.P. Presence of nitric oxide synthase activity in roots and nodules of *Lupinus albus*. FEBS Lett., 1996, 398(2-3): 159-164 (doi: 10.1016/s0014-5793(96)01232-x).
14. Becana M., Matamoros M.A., Udvardi M., Dalton D.A. Recent insights into antioxidant defenses of legume root nodules. New Phytol., 2010, 188(4): 960-976 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03512.x).
15. Ribeiro C.W., Alloing G., Mandon K., Frendo P. Redox regulation of differentiation in symbiotic nitrogen fixation. Biochim. Biophys. Acta, 2015, 1850(8): 1469-1478 (doi: 10.1016/j.bbagen.2014.11.018).
16. Damiani I., Pauly N., Puppo A., Brouquisse R., Boscari A. Reactive oxygen species and nitric oxide control early steps of the Legume — *Rhizobium* symbiotic interaction. Front. Plant Sci., 2016, 7 (doi: 10.3389/fpls.2016.00454).
17. Meyer Y., Buchanan B.B., Vignols F., Reichheld J.P. Thioredoxins and glutaredoxins: unifying elements in redox biology. Annu. Rev. Genet., 2009, 43: 335-367 (doi: 10.1146/annurev-genet-102108-134201).
18. Meyer Y., Belin C., Delorme-Hinoux V., Reichheld J.P., Riondet C. Thioredoxin and glutaredoxin systems in plants: molecular mechanisms, crosstalks, and functional significance. Antiox. Redox. Signal., 2012, 17: 1124-1160 (doi: 10.1089/ars.2011.4327).
19. Gest N., Gautier H., Stevens R. Ascorbate as seen through plant evolution: the rise of a successful molecule? J. Exp. Bot., 2013, 64: 33-53 (doi: 10.1093/jxb/ers297).
20. Foyer C.H., Noctor G. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub. Plant Physiol., 2012, 155: 2-18 (doi: 10.1104/pp.110.167569).
21. Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S., Han Y., Neukermans J., Marquez-Garcia B., Queval G., Foyer C.H. Glutathione in plants: an integrated overview. Plant Cell Environ., 2012, 35: 454-484 (doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x).
22. Harrison J., Jamet A., Muglia C.I., Van de Sype G., Aguilar O.M., Puppo A., Frendo P. Glutathione plays a functional role in growth and symbiotic capacity of *Sinorhizobium meliloti*. J. Bacteriol., 2005, 187: 168-174 (doi: 10.1128/JB.187.1.168-174.2005).
23. Groten K., Vanacker H., Dutilleul C., Bastian F., Bernard S., Carzaniga R., Foyer C.H. The roles of redox processes in pea nodule development and senescence. Plant Cell Environ., 2005, 28: 1293-1304 (doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01376.x).
24. Muglia C., Comai G., Spegazzini E., Riccillo P.M., Aguilar O.M. Glutathione produced by *Rhizobium tropici* is important to prevent early senescence in common bean nodules. FEMS Microbiol. Lett., 2008, 286: 191-198 (doi: 10.1111/j.1574-6968.2008.01285.x).
25. Цыганова А.В., Цыганов В.Е., Борисов А.Ю., Тихонович И.А., Бревин Н.Дж. Сравнительный цитохимический анализ распределения перекиси водорода у неэффективного мутанта гороха SGEFix⁻-1 (*sym40*) и исходной линии SGE. Экологическая генетика, 2009, 7(3): 3-9.
26. Dalton D.A., Langeberg L., Treneman N. Correlations between the ascorbate-glutathione pathway and effectiveness in legume root nodules. Physiologia Plantarum, 1993, 87: 365-370 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1993.tb01743.x).
27. Matamoros M.A., Dalton D.A., Clemente M.R., Rubio M.C., Ramos J., Becana M. Biochemistry and molecular biology of antioxidants in the Rhizobia-Legume symbiosis. Plant Physiol., 2003, 133(2): 499-509 (doi: 10.1104/pp.103.025619).
28. Chang C., Damiani I., Puppo A., Frendo P. Redox changes during the Legume—*Rhizobium* symbiosis. Mol. Plant, 2009, 2: 370-377 (doi: 10.1093/mp/ssn090).
29. Marino D., Pucciariello C., Puppo A., Frendo P. The redox state, a referee of the legume—*Rhizobia* symbiotic game. Adv. Bot. Res., 2009, 52: 115-151 (doi: 10.1016/S0065-2296(10)52005-6).
30. Maughan S., Foyer C.H. Engineering and genetic approaches to modulating the glutathione network in plants. Physiol. Plant., 2006, 126: 382-397 (doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00684.x).
31. Mullineaux P.M., Rausch T. Glutathione, photosynthesis and the redox regulation of stress-responsive gene expression. Photosynth. Res., 2005, 86(3): 459-474 (doi: 10.1007/s11120-005-8811-8).
32. Frendo P., Hernández-Jiménez M.J., Mathieu C., Duret L., Gallesi D., Van de Sype G., Hérouart D., Puppo A.A. *Medicago truncatula* homoglutathione synthetase is derived from glutathione synthetase by gene duplication. Plant Physiol., 2001, 126: 1706-1715 (doi: 10.1104/pp.126.4.1706).
33. Matamoros M.A., Clemente M.R., Sato S., Asamizu E., Tabata S., Ramos J., Moran J.F., Stiller J., Gresshoff P.M., Becana M. Molecular analysis of the pathway for the synthesis of thiol tripeptides in the model legume *Lotus japonicus*. Mol. Plant-Microbe Interact., 2003, 16(11): 1039-1046 (doi: 10.1094/MPMI.2003.16.11.1039).
34. Cairns N.G., Pasternak M., Wachter A., Cobbett C.S., Meyer A.J. Matura-

tion of *Arabidopsis* seeds is dependent on glutathione biosynthesis within the embryo. Plant Physiol., 2006, 141: 446-455 (doi: 10.1104/pp.106.077982).
35. Pasternak M., Lim B., Wirtz M., Hell R., Cobbett C.S., Meyer A.J. Restricting glutathione biosynthesis to the cytosol is sufficient for normal plant development. The Plant J., 2008, 53(6): 999-1012 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03389.x).
36. Moran J.F., Iturbe-Ormaetxe I., Matamoros M.A., Rubio M.C., Clemente M.R., Brewin N.J. Glutathione and homoglutathione synthetases of legume nodules. Cloning, expression, and subcellular localization. Plant Physiol., 2000, 124: 1381-1392 (doi: 10.1104/pp.124.3.1381).
37. Clemente M.R., Bustos-Sanmamed P., Loscos J., James E.K., Pérez-Rontomé C., Navascués J. Thiol synthetases of legumes: immunogold localization and differential gene regulation by phytohormones. J. Exp. Bot., 2012, 63: 3923-3934 (doi: 10.1093/jxb/ers083).
38. Pucciariello C., Innocenti G., Van de Velde W., Lambert A., Hopkins J., Clément M., Ponchet M., Pauly N., Goormachtig S., Holsters M., Puppo A. (Homo)glutathione depletion modulates host gene expression during the symbiotic interaction between *Medicago truncatula* and *Sinorhizobium meliloti*. Plant Physiol., 2009, 151(3): 1186-1196 (doi: 10.1104/pp.109.142034).
39. Tada Y., Spoel S.H., Pajerowska-Mukhtar K., Mou Z., Song J., Wang C., Zuo J., Dong X. Plant immunity requires conformational charges of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins. Science, 2008, 321(5891): 952-956 (doi: 10.1126/science.1156970).
40. Peleg-Grossman S., Golani Y., Kaye Y., Melamed-Book N., Levine A. NPR1 protein regulates pathogenic and symbiotic interactions between *Rhizobium* and legumes and non-legumes. PLoS ONE, 2009, 4(12): 83-99 (doi: 10.1371/journal.pone.0008399).
41. Frendo P., Harrison J., Norman C., Hernández-Jiménez M.J., Van de Sype G., Gilabert A., Puppo A. Glutathione and homoglutathione play a critical role in the nodulation process of *Medicago truncatula*. Mol. Plant-Microbe Interact., 2005, 18: 254-259 (doi: 10.1094/MPMI-18-0254).
42. Vernoux T., Wilson R.C., Seeley K.A., Reichheld J.P., Muroy S., Brown S., Maughan S.C., Cobbett C.S., van Montagu M., Inzé D. The *ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2* gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development. Plant Cell, 2000, 12: 97-109 (doi: 10.2307/3871032).
43. Diaz-Vivancos P., Dong Y.P., Ziegler K., Markovic J., Pallardy F., Pellny T.K., Verrier P., Foyer C.H. Recruitment of glutathione into the nucleus during cell proliferation adjusts whole cell redox homeostasis in *Arabidopsis thaliana* and lowers the oxidative defence shield. Plant J., 2010, 64: 825-838 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04371.x).
44. Diaz-Vivancos P., Wolff T., Markovic J., Pallard O.F.V., Foyer C.H. A nuclear glutathione cycle within the cell cycle. Biochem. J., 2010, 431: 169-178 (doi: 10.1042/BJ20100409).
45. Matamoros M.A., Moran J.F., Iturbe-Ormaetxe I., Rubio M.C., Becana M. Glutathione and homoglutathione synthesis in legume root nodules. Plant Physiol., 1999, 121: 879-888 (doi: 10.1104/pp.121.3.879).
46. El Msehli S., Lambert A., Baldacci-Cresp F., Hopkins J., Boncompagni E., Smiti S.A., Hérouart D., Frendo P. Crucial role of (homo)glutathione in nitrogen fixation in *Medicago truncatula* nodules. New Phytol., 2011, 192(2): 496-506 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03810.x).
47. Ribeiro C.W., Baldacci-Cresp F., Pierre O., Larousse M., Benyamina S., Lambert A., Hopkins J., Castella C., Cazareth J., Alloing G., Boncompagni E. Regulation of differentiation of nitrogen-fixing bacteria by microsymbiont targeting of plant thioredoxin s1. Curr. Biol., 2017, 27(2):250-256 (doi: 10.1016/j.cub.2016.11.013).
48. Colville L., Sáez C.M.B., Lewis G.P., Kranner I. The distribution of glutathione and homoglutathione in leaf, root and seed tissue of 73 species across the three sub-families of the *Leguminosae*. Phytochemistry, 2015, 115: 175-183 (doi: 10.1016/j.phytochem.2015.01.011).
49. Pasternak T., Asard H., Potters G., Jansen M.A. The thiol compounds glutathione and homoglutathione differentially affect cell development in alfalfa (*Medicago sativa* L.). Plant Physiol. Biochem., 2014, 74: 16-23 (doi: 10.1016/j.plaphy.2013.10.028).
50. Frendo P., Gallesi D., Turnbull R., Van de Sype G., Hérouart D., Puppo A. Localisation of glutathione and homoglutathione in *Medicago truncatula* is correlated to a differential expression of genes involved in their synthesis. Plant J., 1999, 17: 215-219 (doi: 10.1046/j.1365-313X.1999.00367.x).
51. Innocenti G., Pucciariello C., Le Gleuher M., Hopkins J., de Stefano M., Delledonne M., Puppo A., Baudouin E., Frendo P. Glutathione synthesis is regulated by nitric oxide in *Medicago truncatula* roots. Planta, 2007, 225: 1597-1602 (doi: 10.1007/s00425-006-0461-3).
52. Loscos J., Matamoros M.A., Becana M. Ascorbate and homoglutathione metabolism in common bean nodules under stress conditions and during natural senescence. Plant Physiol., 2008, 146: 1282-1292 (doi: 10.1104/pp.107.114066).
53. Tsyganov V.E., Belimov A.A., Borisov A.Y., Safronova V.I., Georgi M., Dietz K.J., Tikhonovich I.A. A chemically induced new pea (*Pisum sativum*) mutant

SGECd^t with increased tolerance to, and accumulation of, cadmium. Ann. Bot., 2007, 99(2): 227-237 (doi: 10.1093/aob/mcl261).
54. Kulayeva O.A., Tsyganov V.E. Gene expression analysis of genes coding key enzymes of cadmium detoxification in garden pea symbiotic nodules. Rus. J. Genet.: Appl. Res., 2015, 5(5): 479-485 (doi: 10.1134/s207905971505007x).
55. Zhao F.Y., Hu F., Han M.M., Zhang S.Y., Liu W. Superoxide radical and auxin are implicated in redistribution of root growth and the expression of auxin and cell-cycle genes in cadmium-stressed rice. Russ. J. Plant Physiol., 2011, 58: 851-863 (doi: 10.1134/S102144371105027X).
56. Dalton D.A., Russell S.A., Hanus F.J., Pascoe G.A., Evans H.J. Enzymatic reactions of ascorbate and glutathione that prevent peroxide damage in soybean root nodules. PNAS USA, 1986, 83: 3811-3815 (doi: 10.1073/pnas.83.11.3811).
57. Smirnoff N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule. Curr. Opin. Plant Biol., 2000, 3: 229-235 (doi: 10.1016/S1369-5266(00)80070-9).
58. Potters G., Horemans N., Caubergs R.J., Asard H. Ascorbate and dehydroascorbate influence cell cycle progression in a tobacco cell suspension. Plant Physiol., 2000, 124: 17-20 (doi: 10.1104/pp.124.1.17).
59. Arrigoni O., De Tullio M.C. Ascorbic acid: much more than just an antioxidant. Biochim. Biophys. Acta, 2002, 1569: 1-9 (doi: 10.1016/S0304-4165(01)00235-5).
60. De Tullio M.C., Arrigoni O. Hopes, disillusions and more hopes from vitamin C. Cell Mol. Life Sci., 2004, 61: 209-219 (doi: 10.1007/s00018-003-3203-8).
61. Wheeler G.L., Jones M.A., Smirnoff N. The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants. Nature, 1998, 393: 365-369 (doi: 10.1038/30728).
62. Matamoros M.A., Loscos J., Coronado M.J., Ramos J., Sato S., Testillano P.S., Tabata S., Becana M. Biosynthesis of ascorbic acid in legume root nodules. Plant Physiol., 2006, 141: 1068-1077 (doi: 10.1104/pp.106.081463).
63. Pignocchi C., Foyer C.H. Apoplastic ascorbate metabolism and its role in the regulation of cell signalling. Curr. Opin. Plant Biol., 2003, 6: 379-389 (doi: 10.1016/S1369-5266(03)00069-4).
64. Pandey P., Singh J., Achary V., Reddy M.K. Redox homeostasis via gene families of ascorbate-glutathione pathway. Front. Environ. Sci., 2015, 3: 25 (doi: 10.3389/fenvs.2015.00025).
65. Benedito V.A., Torres-Jerez I., Murray J.D., Andirankaja A., Allen S., Kakar K., Wandrey M., Verdier J., Zuber H., Ott T. A gene expression atlas of the model legume *Medicago truncatula*. Plant J., 2008, 55: 504-513 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03519.x).
66. Rahantaniaina M.S., Tuzet A., Mhamdi A., Noctor G. Missing links in understanding redox signaling via thiol/disulfide modulation: how is glutathione oxidized in plants? Front. Plant Sci., 2013, 4: 477 (doi: 10.3389/fpls.2013.00477).
67. Meyer Y., Reichheld J.P., Vignois F. Thioredoxins in *Arabidopsis* and other plants. Photosynth. Res., 2005, 86: 419-433 (doi: 10.1007/s11120-005-5220-y).
68. Ramos J., Matamoros M.A., Naya L., James E.K., Rouhier N., Sato S., Tabata S., Becana M. The glutathione peroxidase gene family of *Lotus japonicus*: characterization of genomic clones, expression analyses and immunolocalization in legumes. New Phytol., 2009, 181: 103-114 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02629.x).
69. Matamoros M.A., Saiz A., Pecuelas M., Bustos-Sanmamed P., Mulet J.M., Barja M.V., Rouhier N., Moore M., James E.K., Dietz K.J., Becana, M. Function of glutathione peroxidases in legume root nodules. J. Exp. Bot., 2015, 66(10): 2979-2990 (doi: 10.1093/jxb/erv066).
70. Groten K., Dutilleul C., van Heerden P.D.R., Vanacker H., Bernard S., Finkemeier I., Dietz K.-J., Foyer C.H. Redox regulation of peroxiredoxin and proteinases by ascorbate and thiols during pea root nodule senescence. FEBS Lett., 2006, 580: 1269-1276 (doi: 10.1016/j.febslet.2006.01.043).
71. Alkhalfioui F., Renard M., Frendo P., Keichinger C., Myer Y., Gelhaye E., Hirasawa M., Knaff D.B., Ritzenhaler C., Montrichard F. A novel type of thioredoxin dedicated to symbiosis in legumes. Plant Physiol., 2008, 148: 424-435 (doi: 10.1104/pp.108.123778).
72. He J., Benedito V.A., Wang M., Murray J.D., Zhao P.X., Tang Y., Udvardi M.K. The *Medicago truncatula* gene expression atlas web server. BMC Bioinformatics, 2009, 10(1): 441-456 (doi: 10.1186/1471-2105-10-441).
73. Roux B., Rodde N., Jardinaud M.F., Timmers T., Sauviac L., Cottret L., Carrère S., Sallet E., Courcelle E., Moreau S., Debellé F. An integrated analysis of plant and bacterial gene expression in symbiotic root nodules using laser-capture microdissection coupled to RNA sequencing. Plant J., 2014, 77(6): 817-837 (doi: 10.1111/tpj.12442).
74. Lee M.-Y., Shin K.-H., Kim Y.-K., Suh J.-Y., Gu Y.-Y., Kim M.-R., Hur Y.-S., Son O., Kim J.-S., Song E. Induction of thioredoxin is required for nodule development to reduce reactive oxygen species levels in soybean roots. Plant Physiol., 2005, 139: 1881-1889 (doi: 10.1104/pp.105.067884).
75. Edwards E., Dixon D.P., Walbot V. Plant glutathione S-transferases: enzymes with multiple functions in sickness and in health. Trends Plant Sci., 2000, 5: 193-198 (doi: 10.1016/S1360-1385(00)01601-0).

76. Dalton D.A., Boniface C., Turner Z., Lindahl A., Kim H.J., Jelinek L., Govindarajulu M., Finger R.E., Taylor C.G. Physiological roles of glutathione S-transferases in soybean root nodules. Plant Physiol., 2009, 150: 521-530 (doi: 10.1104/pp.109.136630).
77. McGonigle B., Keeler S.J., Lau S.-M.C., Koeppe M.K., O'Keefe D.P. A genomics approach to the comprehensive analysis of glutathione S-transferase gene family in soybean and maize. Plant Physiol., 2000, 124: 1105-1120 (doi: 10.1104/pp.124.3.1105).
78. Rubio M.C., James E.K., Clemente M.R., Bucciarelli B., Fedorova M., Vance C.P., Becana M. Localization of superoxide dismutases and hydrogen peroxide in legume root nodules. Mol. Plant-Microbe Interact., 2004, 17: 1294-1305 (doi: 10.1094/MPMI.2004.17.12.1294).
79. Wisniewski J.P., Rathbun E.A., Knox J.P., Brewin N.J. Involvement of diamine oxidase and peroxidase in insolubilization of the extracellular matrix: implications for pea nodule initiation by *Rhizobium leguminosarum*. Mol. Plant-Microbe Interact., 2000, 13: 413-420 (doi: 10.1094/MPMI.2000.13.4.413).
80. Rubio M.C., Becana M., Sato S., James E.K., Tabata S., Spaink H.P. Characterization of genomic clones and expression analysis of the three types of superoxide dismutases during nodule development in *Lotus japonicus*. Mol. Plant-Microbe Interact., 2007, 20: 262-275 (doi: 10.1094/MPMI-20-3-0262).
81. Tejera N.A., Campos R., Sanjuán J., Lluch C. Nitrogenase and antioxidant enzyme activities in *Phaseolus vulgaris* nodules formed by *Rhizobium tropici* isogenic strains with varying tolerance to salt stress. J. Plant Physiol., 2004, 161: 329-338 (doi: 10.1078/0176-1617-01050).
82. Jebara S., Jebara M., Limam F., Aouani M.E. Changes in ascorbate peroxidase, catalase, guaiacol peroxidase and superoxide dismutase activities in common bean (*Phaseolus vulgaris*) nodules under salt stress. J. Plant Physiol., 2005, 162: 929-936 (doi: 10.1016/j.jplph.2004.10.005).
83. Furlan A.L., Bianucci E., del Carmen Tordable M., Castro S., Dietz K.J. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in peanut nodules during a drought and rehydration cycle. Funct. Plant Biol., 2014, 41(7): 704-713 (doi: 10.1071/FP13311).
84. Gogorcena Y., Iturbe-Ormaetxe I., Escuredo P.R., Becana M. Antioxidant defenses against activated oxygen in pea nodules subjected to water stress. Plant Physiol., 1995, 108: 753-759 (doi: 10.1104/pp.108.2.753).
85. Porcel R., Barea J.M., Ruiz-Lozano J.M. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. New Phytol., 2003, 157: 135-143 (doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00658.x).
86. Scandalios J.G., Guan L., Polidoros A.N. Catalases in plants: gene structure, properties, regulation, and expression. In: Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defense /J.G. Scandalios (ed.). Cold Spring Harbor Press, NY: 343-406.
87. Jamet A., Sigaud S., Van de Sype G., Puppo A., Hérouart D. Expression of the bacterial catalase genes during *Sinorhizobium meliloti-Medicago sativa* symbiosis and their crucial role during the infection process. Mol. Plant-Microbe Interact., 2003, 16(3): 217-225 (doi: 10.1094/MPMI.2003.16.3.217).
88. De Lorenzo C., Lucas M.M., Vivo A., de Felipe M.R. Effect of nitrate on peroxisome ultrastructure and catalase activity in nodules of *Lupinus albus* L. cv. Multolupa. J. Exp. Bot., 1990, 41: 1573-1578 (doi: 10.1093/jxb/41.12.1573).
89. Klapheck S. Homoglutathione: isolation, quantification and occurrence in legumes. Physiol. Plant., 1988, 74(4): 727-732 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1988.tb02044.x).
90. Jiménez-Bremont J.F., Marina M., de la Luz Guerrero-González M., Rossi F.R., Sánchez-Rangel D., Rodríguez-Kessler M., Ruiz O.A., Gárriz A. Physiological and molecular implications of plant polyamine metabolism during biotic interactions. Front. Plant. Sci., 2014, 5: 95 (doi: 10.3389/fpls.2014.00095).
91. Iturbe-Ormaetxe I., Matamoros M.A., Rubio M.C., Dalton D.A., Becana M. The antioxidants of legume nodule mitochondria. Mol. Plant-Microbe Interact., 2001, 14(10): 1189-1196 (doi: 10.1094/MPMI.2001.14.10.1189).

ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,
e-mail: tsyganov@arriam.spb.ru

Поступила в редакцию 22 декабря 2015 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2017, V. 52, № 5, pp. 878-894

ANTIOXIDANT DEFENSE SYSTEM IN SYMBIOTIC NODULES OF LEGUMES
(review)

K.A. Ivanova, V.E. Tsyganov

All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, Federal Agency of Scientific Organizations, 3, sh. Pod-

bel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, e-mail tsyganov@arriam.spb.ru (corresponding author)
ORCID:
Ivanova K.A. orcid.org/0000-0002-9119-065X Tsyganov V.E. orcid.org/0000-0003-3105-8689
The authors declare no conflict of interests
Acknowledgements:
Supported financially by Russian Science Foundation (№ 14-04-00383) and by grant from President of the Russian Federation for leading scientific schools (НШ-6759.2016.4)
Received December 22, 2015 doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.878eng

Abstract

Nitrogen-fixing nodules are formed on the roots of leguminous plants as a result of their interaction with soil bacteria, called rhizobia. Nodule development is based on the exchange of signaling molecules that leads to coordinated gene expression in both partners. This process is accompanied by differentiation of both plant and bacterial cells leading to formation of infected plant cells, filled with nitrogen-fixing forms of rhizobia, called bacteroids. The bacteroid is separated from the plant cell cytoplasm by the peribacteroid membrane and forms an organelle-like structure called the symbiosome (A.V. Tsyganova et al., 2017). The main function of the symbiotic nodule is to maintain the microaerophilic conditions required for working of the rhizobial nitrogen fixation enzyme — nitrogenase, which is extremely sensitive to oxygen. Nitrogen-fixing nodules produce an abundance of reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS). These are formed due to auto-oxidation of leghemoglobin in the cytoplasm, oxidation of nitrogenase and ferredoxin in symbiosomes, and functioning of electron transport chains in mitochondria, symbiosomes, and peroxisomes (C. Chang et al., 2009). ROS and RNS molecules are involved in different signal transduction pathways; therefore, the nodule antioxidant system cannot simply eliminate ROS and RNS, but must maintain their concentration in the cell at the certain level (C.W. Ribeiro et al., 2015). Most antioxidants presented in plant organs are also found in the nodule, however, at a higher concentration, which is probably due to the high intensity of the processes associated with biological nitrogen fixation. These are enzymes superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, glutathione peroxidase, and peroxiredoxins, as well as millimolar concentrations of non-enzymatic elements (primarily ascorbic acid and glutathione) (M. Becana et al., 2010). It has been discovered that Legumes harbor a unique homologue of glutathione, homoglutathione, both of which exhibit similar functions and specificity. However, it is still not clear why some Legumes evolved the ability to synthesize two different thiol compounds and require a double regulatory mechanism of the cell cycle including activation by glutathione and inhibition of cytokinesis by homoglutathione (T. Pasternak et al., 2014). It has now been shown that an increase in the level of glutathione leads to an increase in the efficiency of nitrogen fixation, while there is no similar data for homoglutathione. Considering that for the functioning of the nodule a balance in the ratio of glutathione and homoglutathione is necessary, it is evident that increasing the level of nitrogen fixation by modifying the levels of these thiols is a non-trivial task. Moreover, it is necessary to account for the influence of other components of the antioxidant system. It should be noted that the rhizobial antioxidants play an important role in the functioning of the nitrogen fixing nodule (C.W. Ribeiro et al., 2015). In this review, we will consider the main components of the plant antioxidant system in the nodule. A deeper understanding of its functioning is necessary to develop conditions for increasing the efficiency of biological nitrogen fixation.

Keywords: symbiotic nodule, antioxidants, redox potential, glutathione, homoglutathione, ascorbate, ascorbate-glutathione cycle, thiol peroxidases, redoxins, superoxide dismutase.

Адрес сайта журнала в Интернете — www.agrobiology.ru
Статьи, события, информация — 10500 просмотров за месяц