

УДК 581.557:577.175.1:579.841.3:579.222.3

ФІТОГОРМОНИ У ФОРМУВАННІ ТА ФУНКЦІОНУВАННІ СИМБІОТИЧНИХ ВЗАЄМОВІДНОСИН БОБОВИХ РОСЛИН І БУЛЬБОЧКОВИХ БАКТЕРІЙ

С.Я. КОЦЬ, О.О. ГРИЩУК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: kots@ifrg.kiev.ua; shuminka@rambler.ru*

Узагальнено літературні дані з вивчення ролі фітогормональних рістстимулювальних і рістінгібувальних речовин при формуванні бобово-ризобіального симбіозу та його функціонуванні. Розглянуто внесок основних фітогормонів (ауксинів, цитокінінів, гіберелінів, абсцизової кислоти, етилену, брасиностероїдів, жасмонової та саліцилової кислот) у регуляцію онтогенезу кореневих бульбочок, зокрема процесів їх ініціації та розвитку.

Ключові слова: бобово-ризобіальний симбіоз, фітогормони, нодуляція, азотфіксація.

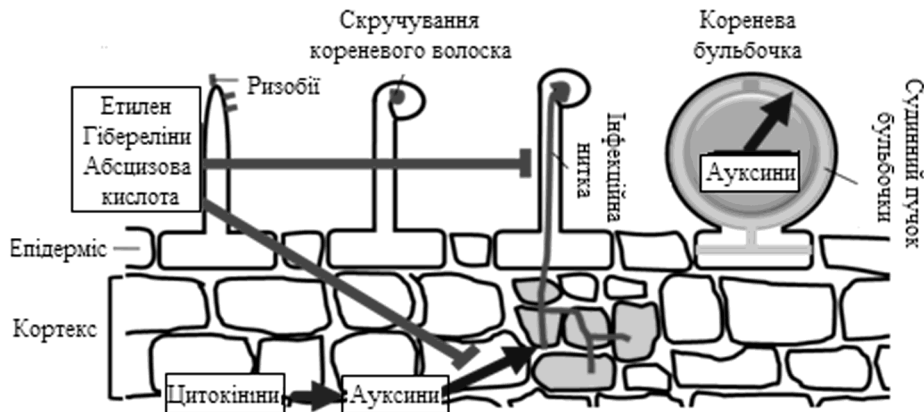
Процес становлення бобово-ризобіального симбіозу охоплює низку послідовних етапів: доконтактного (взаємодія партнерів за допомогою біохімічних медіаторів, що виділяються як рослиною, так і мікроорганізмами); адсорбції бактеріальних клітин на поверхні кореневих волосків; інфікування та утворення особливих симбіотичних форм — бактероїдів [10, 45, 100]. Специфічність цієї взаємодії потребує високого ступеня регуляції біохімічних процесів, у якій визначальне місце належить фітогормонам — групі природних сполук, відповідальних за збалансований перебіг процесів росту, розвитку та синхронне функціонування біохімічних механізмів у рослинному організмі [3, 42].

Як рослина, так і бактерії, асоційовані з нею, синтезують сполуки фітогормональної природи, що є посередниками у комунікації між цими організмами, а також змінюють гормональний статус самої рослини, визначають ефективність формування та функціонування симбіотичних взаємовідносин [11, 15].

Для глибокого розуміння особливостей функціонування симбіотичної системи необхідно чітко уявляти схеми гормональних взаємодій, що відбуваються з початку контакту макро- й мікросимбіонтів і в подальшому впливають на утворення та життєдіяльність бульбочок, які, в свою чергу, є визначальними для біологічної азотфіксації і продукційного процесу бобових рослин [11].

Розглянемо внесок деяких ключових фітогормонів, а саме ауксинів, цитокінінів, гіберелінів, абсцизової кислоти, етилену, брасиностероїдів, жасмонової та саліцилової кислот, у процеси нодуляції та азотфіксації в бобових рослинах.

Ауксини. Ауксини — рістстимулювальні фітогормони індольної природи, що виконують численні функції зі встановлення та функціону-



Вплив фітогормонів на нодуляційний процес у бобових рослин [94]

вання бобово-ризобіального симбіозу. Одним із найвідоміших представників цієї групи фітогормонів є β -індоліл-3-оцтова кислота (ІОК). Відомо також низка інших речовин ауксинової природи — індоліл-3-масляна, 4-хлоріндоліл-3-оцтова кислоти тощо, які можуть діяти самостійно або бути попередниками синтезу ІОК чи продуктами її подальших перетворень [2].

Вперше можливість участі ауксину в розвитку корневих бульбочок припустив у 1936 р. Тіменн [135]. Він висунув гіпотезу, що кореневі бульбочки *Pisum sativum* містять ауксин і його вміст підвищується під час їх розвитку. Згодом участь ауксинів у процесі нодуляції була підтверджена в різних експериментах [17, 145].

Незалежними дослідженнями доведено [18, 87], що зміна балансу ауксинів рослини-хазяїна є необхідною умовою для органогенезу корневих бульбочок. В рослинному організмі ІОК бере участь у багатьох процесах: поділі й диференціюванні клітин, утворенні судинних пучків тощо. Ці процеси також необхідні для формування бульбочок. Зокрема ауксини залучаються до поділу кортикальних клітин, беруть участь у цитокініновому даунстрім сигналіngu [127, 128] (рисунок). Втім точна роль ІОК на різних стадіях формування і функціонування бобово-ризобіального симбіозу остаточно не з'ясована [42].

Одна з гіпотез щодо інфікування коренів бобових культур ризобіями ґрунтується на припущенні, що бульбочкові бактерії проникають у кореневі тканини внаслідок синтезу ІОК з її попередника триптофану, який є продуктом екзоосмосу кореневої системи [3, 13, 15, 67]. Так, відомо, що ризобії здатні синтезувати індоліл-3-оцтову кислоту [6, 9, 26, 50, 67], виділення якої призводить до адгезії бактерій на поверхні кореня і викривлення корневих волосків [2, 3]. Однак отримано багато даних, згідно з якими кореляція між здатністю окремих штамів бульбочкових бактерій синтезувати ІОК та їхньою вірулентністю простежується не завжди [6, 26, 123]. Найявні ж експериментальні дані щодо здатності асоціативних азотфіксаторів до колонізації внутрішніх тканин небобових рослин за участю ІОК свідчать про необхідну, але водночас неспецифічну роль цієї кислоти в інфікуванні діазотрофами як бобових, так і злакових культур [1, 3, 12, 20].

Ауксини в основному синтезуються в пагоні й транспортуються до коренів за механізмом активного транспорту з використанням білкових

транспортних комплексів — білків-переносників, відповідальних за імпорт (AUX1) та експорт (PIN1, PIN2/AGR/EIR1) ауксину в клітині [90]. Додатковий контроль транспорту здійснюють негативні регулятори експорту ауксинів, а саме інгібітори їх транспорту, які зв'язують білки, що взаємодіють з експортером ауксину [90]. Отже, в рослині можливі кілька шляхів регулювання гомеостазу ауксинів, що можуть контролювати органогенез [41, 42].

Відомо [42], що Nod-фактори (штамоспецифічні ліпохітоолігосахариди, які запускають процеси розвитку бульбочок) ризобій інгібують транспорт ауксину, що необхідно для зміни співвідношення гормонів ауксини/цитокініни. Зменшення цього співвідношення на ранніх стадіях інфікування шляхом інгібування транспорту ауксину індукуює поділ кортикальних клітин, утворення примордіїв бульбочки [5, 91]. На пізніших стадіях поділ клітин інгібується супероптимальними кількостями ауксину внаслідок збільшення співвідношення між зазначеними фітогормонами [42]. Водночас застосування синтетичних інгібіторів полярного транспорту ауксину індукуює утворення псевдобульбочкових структур на коренях, експресію генів ранньої нодуляції *ENOD2* та *ENOD12* [37, 145]. У результаті дослідження транспорту ауксину з використанням міченого фітогормону встановлено, що ризобії локально інгібують його акропетальний транспорт у коренях *Vicia sativa* протягом 24 год після інокуляції [91]. В експериментах із застосуванням ауксиночутливого промотора *GH3*, сполученого з геном-репортером (*GUS*) — *GH3::gusA*, доведено, що інокуляція ризобіями або обробка Nod-факторами коренів *Trifolium repens* призводить до швидкого блокування ауксинового транспорту в нижній частині кореня, накопичення цього фітогормону в судинних і кортикальних клітинах вище від місця інокуляції [87]. Цей ефект досягався за використанням синтетичних інгібіторів транспорту ауксинів, а також флавоноїдів, які вважаються природними інгібіторами транспорту ауксинів *in vivo* [103].

Після інгібування полярного транспорту ауксину спочатку його вміст зростає в усіх шарах кортикальних клітин над місцем інокуляції, а потім локально обмежується першими поділеними клітинами чи внутрішнього кортексу у випадку *T. repens* [87] або зовнішнього кортексу у випадку *Lotus japonicus* [102, 128]. Отже, існує кореляція між накопиченням ауксинів та початком поділу клітин з утворенням примордіїв бульбочок. Доведено [91], що накопичення ауксину в цих клітинах призводить до експресії генів, які регулюють клітинний цикл. Висока концентрація ауксинів необхідна для накопичення p34^{cdc2}-подібних білків для активування клітинного циклу з G1/G0 або G2 фази до мітозу [24].

Є дані, що не лише рослинна ІОК, а й синтезована мікроорганізмами може відігравати істотну роль у симбіотичних взаємовідносинах [123]. Доведено [110], що специфічні *nod*-індуктори — флавоноїди стимулюють продукування ІОК ризобіями. Більш того, у *Rhizobium* sp. NGR234 ця індукція флавоноїдами залежить від транскрипційних регуляторів NodD1, NodD2 та наявності *nodbox* NB15 перед опероном *u4wEFG*, необхідних для синтезу ІОК [134]. Зв'язок між Nod-факторами як симбіотичними сигнальними молекулами і ризобіальним біосинтезом ІОК вказує на роль останньої у бобово-ризобіальному симбіозі. Виключення флавоноїдзалежного біосинтезу ІОК у *Rhizobium* sp. NGR234 істотно не впливало на нодуляцію у *Vigna* і *Tephrosia*, хоча попередні результати показали, що в симбіозі з рослинами *Lablab* цей штам здатний до

азотфіксації, тоді як його мутанти, що не синтезують ІОК, втрачають здатність фіксувати атмосферний азот [123].

Встановлено, що кореневі бульбочки містять більше ІОК, ніж корені без бульбочок [17, 21, 49]. Це вказує на те, що ауксини важливі для функціонального підтримання корневих бульбочок [17]. У бульбочках, індукованих мутантами *Rhizobium* sp. NGR234 з низьким ІОК-синтезом, вміст ІОК був нижчим, ніж у бульбочках, індукованих штамом дикого типу. Це означає, що принаймні частина ІОК у бульбочках бактеріального походження [123]. У рослин, бактеризованих мутантними штамми *Bradyrhizobium japonicum* із гіперпродукцією ІОК, бактерії містили більшу кількість ІОК порівняно з бактеріями дикого типу [64], чим підтверджували гіпотезу, що біосинтез ІОК у бульбочках посилюється за рахунок внеску ІОК ризобіального походження. Крім того, залучення додаткового шляху синтезу ауксину в ризобій призводило до утворення бульбочок більших розмірів, підвищення їх ацетиленвідновлювальної активності та затримання старіння бульбочок [123]. Мутант *B. japonicum*, що синтезував у 30 разів більше ІОК порівняно зі штамом дикого типу, характеризувався вищою нодуляційною активністю [70].

Азотфіксувальні бульбочки, сформовані ефективними штамми, накопичували більше ауксину, транспортованого з пагона, ніж сформовані неефективними, проте швидкість деградації ІОК в обох видах бульбочок була однаковою [17]. Зроблено припущення, що основну роль у синтезі ауксинів відіграє рослина-хазяїн [14], що підтверджується зниженням вмісту ауксинів у бульбочках у процесі старіння. Оскільки рівень цього гормону в зрілих бульбочках гороху такий же, як і в кінчиках неінфікованих коренів, деяке підвищення вмісту ауксинів у молодих бульбочках можливо пов'язане з діяльністю їх меристеми, а не із синтезом ауксинів бактеріями [31], інакше максимальна кількість ауксинів містилася б у старих бульбочках, повністю заповнених інфікованою тканиною з численними бактеріями [14].

Незважаючи на отримані дані про позитивну кореляцію між вмістом ауксинів у бульбочках та азотфіксувальною активністю [32], висловлена думка, що функціональна активність цих органів швидше за все опосередкована їх функціональним станом, що, у свою чергу, пов'язано з вмістом ауксинів [17]. Отже, безпосередній зв'язок між вмістом ІОК та здатністю бульбочки до азотфіксації ймовірно відсутній [17].

Цитокініни. Серед відомих на сьогодні класів гормонів рослин важливе місце у встановленні симбіотичних взаємозв'язків посідають цитокініни (ЦК), які є похідними аденіну. Відомо [42], що основний вплив фітогормонів цитокінінової природи виявляється в регуляції поділу та диференціації клітин.

У коренях бобових цитокінінам належить основна роль у реактивації клітинного циклу, що ініціює утворення примордіїв бульбочок. Для процесу нодуляції важливий не вміст ЦК, а співвідношення цитокініни/ауксини [44]. Так, ЦК разом із ауксинами комплексно впливають на поділ клітин кори кореня [3, 77], а також можуть слугувати медіаторами змін їх клітинних стінок, пов'язаних з утворенням інфекційної нитки всередині деформованого кореневого волоска і наступним проникненням бактерій у кору кореня [14].

Чимало вчених вважає, що в регуляції процесів клітинного поділу, який ініціює утворення корневих бульбочок, поряд із рослинними беруть участь і ризобіальні ЦК [31, 42]. Так, ми встановили прямий зв'язок

між вмістом ЦК, зокрема зеатинрибозиду, утвореного ризобіями в чистій культурі, та азотфіксувальною активністю сформованого за їх участю симбіозу [6].

Доведено, що ризобії індукують зміни балансу ЦК як у коренях, так і в бульбочках. Рівень бульбочкових цитокінінів порівняно з кореневими може підвищуватись у багатьох видів рослин — *P. sativum*, *Phaseolus mungo*, *Myrica gale*, *Vicia faba* [16, 61, 65, 116]. Найвищі рівні ЦК виявлено у молодих бульбочках, що розвиваються, найнижчі — у старіючих, при цьому максимальні концентрації гормону зафіксовано в меристемі [98, 131].

У *Medicago polymorpha* під дією синтетичного цитокініну 6-бензиламінопурину (БАП) істотно збільшувалась кількість корневих бульбочок [147]. Крім того, БАП чинив дозозалежний ефект на бульбочкоутворення в *P. sativum*. Високі рівні БАП призводили до утворення плоских, блідих бульбочок та атипичних інфекційних ниток [80].

Як уже зазначалось, цитокініни беруть участь у процесах утворення та росту корневих бульбочок унаслідок активування клітинного циклу й генів, асоційованих із ним [66]. Наприклад, у клітинах люцерни, що діляться, в тому числі й у примордіях бульбочок, ЦК індукують експресію гена *Msgbl*, який залучається до клітинного поділу [88]. ЦК активують також низку генів ранньої нодуляції. Зокрема, експресія гена *ENOD2* у бульбочках і примордіях бульбочок може бути індукована цитокінінами у *Sesbania rostrata* і *Medicago sativa* [22, 31, 33]. *ENOD12A*, що кодує багатий на гідроксипролін глікопротеїн, який експресується під час органогенезу бульбочки, також може бути індукований цитокінінами у *M. sativa* [22]. Крім того, ген ранньої нодуляції *ENOD40* теж індукується як ризобіями, так і цитокінінами у *M. sativa*, що може свідчити про участь бактерій у синтезі ЦК [37, 88, 122]. У результаті скринінгу молекулярних маркерів у *M. sativa* встановлено, що ЦК регулюють сім генів нодуляції, чотири з яких також індукуються ауксинами, що свідчить про часткове перекривання ауксин- та цитокінінрегульованих шляхів процесу бульбочкоутворення [68].

Значення ЦК у процесі нодуляції підтверджене генетичними дослідженнями з *L. japonicus* і *Medicago truncatula*. Мутації у гістидинкіназі (LHK1), що є рецептором цитокінінів, у спонтанно нодуючого мутанта *L. japonicus* [137] або в мРНК-опосередкованій даунрегуляції його ортолога в *M. truncatula* [53, 107] призводили до істотного зменшення кількості корневих бульбочок. При цьому *lhk1*-мутанти втрачали здатність утворювати примордії бульбочок, проте ініціація бактеріальної інфекції не змінювалась [93]. На основі отриманих даних Олдройд і Дауні [100] припустили, що ЦК відіграють важливу роль в органогенезі бульбочок у кортикальних клітинах і не беруть участі при бактеріальній інфекції в епідермальних клітинах (при утворенні інфекційної нитки).

Важливу роль фітогормонів цитокінінової природи в ініціації утворення корневих бульбочок продемонстровано при використанні мікроорганізмів, нездатних до синтезу Nod-факторів, яким перенесли ген секреції *транс*-зеатину, а також показано, що синтез зеатину індукував утворення неколонізованих мікроорганізмами бульбочкоподібних структур на коренях *M. sativa* [31]. Доведено, що ЦК імітують деякі морфогенетичні ефекти Nod-факторів. У дослідях із використанням екзогенних ЦК встановлено здатність останніх до стимуляції утворення псевдобуль-

бочкових структур на коренях як бобових, так і небобових рослин, зокрема *Nicotiana tabacum* [42], *Alnus glutinosa* [115], *P. sativum* [77], *Macroptilium atropurpureum* [98], *M. sativa* [31].

Доведено, що ЦК беруть участь на ранніх етапах даунстрім Nod-фактор-сигналіngu, навіть раніше за транскрипційні фактори NSP1, NSP2 та NIN, що необхідні для нодуляції, й опосередковано впливають на формування бульбочок [53, 58, 93, 94, 137]. Тому ЦК можуть бути найважливішим сигналом для поділу і диференціації кортикальних клітин і органогенезу кореневих бульбочок (див. рисунок) [94].

Встановлено, що екзогенне застосування ЦК підвищує нітрогеназну активність у корневих бульбочках на всіх етапах їх розвитку [38].

У результаті досліджень вмісту ЦК у корневих бульбочках, утворених ефективними й неефективними штамами ризобій [7], ми виявили прямий зв'язок між рівнем зеатину в бульбочках сої та ефективністю штаму-інокулянта у фазі першого трійчастого листка та бутонізації, що ймовірно свідчить про прямий зв'язок між азотфіксувальною активністю бульбочок та вмістом у них цього фітогормону.

В інших експериментах [4] також підтверджено залежність вмісту цитокінінів у бульбочках сої від азотфіксувальної активності симбіотичних систем зі штамами-інокулянтами ($r = 0,86$). Визначено, що в корневих бульбочках за використання штаму *B. japonicum* 646 та його високоактивних Tn5-мутантів вміст зеатину зростає у 3–10 разів порівняно з варіантами використання неактивного штаму *B. japonicum* 604к та малоактивних Tn5-мутантів *B. japonicum* [4]. Отримані результати доповнили наявні літературні дані щодо змін фітогормонального балансу рослин за їх інокуляції штамами бульбочкових бактерій [13, 15].

Гібереліни. Гібереліни є одними з найважливіших регуляторів росту, що підтвердили результати досліджень із використанням рослин, мутантних за їх біосинтезом. У цих мутантів виявляються фенотипи, пов'язані з карликовістю [59, 63]. Близько 130 різних сполук гіберелінової природи виділено з рослин, грибів і бактерій. Втім лише деякі з гіберелінів, такі як ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₇, як відомо, є біологічно активними речовинами, тоді як, наприклад, ГК₉ і ГК₂₀ — неактивні [59, 112].

Гібереліни також беруть участь у формуванні та функціонуванні бобово-ризобіального симбіозу [42, 43, 100]. У мутантів *P. sativum*, дефіцитних за ГК, переривалось утворення корневих бульбочок, а застосування екзогенних ГК відновлювало цей процес [43]. Фергюсон та співавт. [40] продемонстрували, що мутації в гені *na*, який відповідає за біосинтез ГК₁, призводять до значного зменшення кількості бульбочок у *P. sativum*. Сформовані кореневі бульбочки виявились морфологічно аберантними, дрібними, білого кольору та функціонально неактивними. Кількість і зовнішній вигляд *na*-бульбочок відновлювалися за типом вихідних рослин після застосування ГК₃.

Показано [71], що ГК₃ і ГК₄ індукували утворення псевдобульбочкових структур на коренях *L. japonicus*, що підтверджує необхідність гіберелінів для органогенезу бульбочок. Ці утворення ініційовані поділом клітин перициклу і можуть пригнічуватись нітратами.

Безпосередню роль ГК у процесі нодуляції продемонстрували Лівенс та співавт. [78] на рослині *S. rostrata*. Вони виявили, що гібереліни залучаються в процес утворення інфекційної кишені та інфекційної нитки — двох структур, необхідних для колонізації рослини ризобіями. Встановлено також, що ГК беруть участь в індукуванні поділу

кортикальних клітин і примордіїв бульбочок у *S. rostrata* [78]. Більш того, процес нодуляції в *S. rostrata* можна зупинити застосуванням інгібіторів біосинтезу ГК.

Разом із тим виявлено негативну роль фітогормонів гіберелінової природи на ранніх стадіях розвитку бульбочок у рослин *L. japonicus* — застосування екзогенної біологічно активної ГК пригнічувало утворення інфекційних ниток і бульбочок [83]. Проте в дослідженнях із мутантами гороху з гіперпродукцією гіберелінів доведено [43], що як низькі, так і надмірні концентрації ГК пригнічують нодуляційні процеси. У зв'язку з цим було висунуто припущення, що для формування корневих бульбочок необхідна оптимальна концентрація цього гормону, а його концентрація значно вища або нижча за оптимальну інгібує процес [43].

Обробка мутантів *snf1* та *snf2* ГК₃ призводила до значного зниження кількості спонтанних корневих бульбочок. Цитокінінзалежна індукція гена *NIN* пригнічувалась внесенням ГК₃. Отримані результати дають підставу припустити, що ГК₃ залучається у цитокініновий сигнальний шлях процесу нодуляції в *L. japonicus* [83] (див. рисунок).

Можливо гібереліни слугують сигналами до посилення гідролізу вуглеводів у бульбочках за для забезпечення потреб ризобій субстратом для дихання. ГК сприяють утворенню α -амілази [54] — ферменту, залученого в процес метаболізму крохмалю.

Даних про зв'язок між вмістом гіберелінів і функціональною активністю бульбочок мало, наявні — суперечливі [11]. На рослинах *Vigna radiata* показано [14], що вміст гіберелінів у зрілих бульбочках вищий, ніж у молодих і старих. Між нітрогеназною активністю й рівнем ГК у бульбочках кореляція негативна [14]. Внесення екзогенних гіберелінів не приводить до зростання азотфіксувальної активності, але дещо збільшує кількість і масу бульбочок [130]. Проте однозначний вплив гіберелінів на активність азотфіксації точно не встановлений.

У *Glycine max* за низьких температур ґрунту бульбочкоутворення і фіксація азоту при обробці їх ГК₃ на ранніх етапах розвитку рослин знижуються, але зростають на пізніших етапах. Застосування ГК₃ посилює нодуляцію й накопичення азоту у фазу початку формування бобів. Згідно з цими результатами, обробка ГК₃ насіння сої перед висіванням не впливає на кінцеву зернову продуктивність і урожайність білка [149].

Гібереліни також можуть синтезуватись ризобіями, хоча їх вплив на процес нодуляції вивчений недостатньо і може залежати від чинників навколишнього середовища. Доведено, що ген, який кодує ферменти біосинтезу ент-каурену (попередник біосинтезу ГК), міститься тільки в ризобіях, які інфікують бобові з детермінованим типом бульбочок [62].

Абсцизова кислота. Абсцизова кислота (АБК) — фітогормон ізопреноїдного ряду, який відіграє важливу роль на різних етапах росту й розвитку рослин та в їх реакції на різні стресові чинники (холод, посуха, висока засоленість тощо). Доведено, що АБК інгібує всі фази бульбочкоутворення — ініціацію, розвиток, функціонування бульбочки [19, 42]. Так, добавляння АБК у концентраціях, які не впливають на ріст рослин, інгібує розвиток корневих бульбочок у бобових, зокрема у *G. max* [19, 30], *T. repens* [129], *L. japonicus* [129, 138], *M. truncatula* [36, 76], *Phaseolus vulgaris* [72].

Застосування АБК пригнічує формування інфекційної нитки у *M. truncatula*, *L. japonicus* [36, 96].

Під впливом АБК у *T. repens* і *L. japonicus*, які утворюють відповідно недетерміновані й детерміновані бульбочки, кількість бульбочок на коренях рослин зменшується [129]. Крім того, АБК блокує етапи скручування кореневих волосків. У разі застосування абаміну — інгібітора біосинтезу АБК азотфіксувальна активність і кількість бульбочок збільшувались, це дало підставу припустити, що АБК контролює утворення і функціонування корневих бульбочок [129, 139].

Обробка рослин *G. max* дикого типу та його супернодулюючого мутанту *NOD1-3* абсцизовою кислотою призводила до зниження як кількості бульбочок, так і рівня ізофлавоноїдів [30]. Як відомо [34, 69], флавоноїди відповідають за активування процесу нодуляції та розвиток бульбочкоутворення. Отже, інгібувальний вплив АБК на розвиток бульбочок може бути як прямим, так і опосередкованим через ізофлавоноїди.

Дінг та співавт. [36] виявили, що екзогенне застосування АБК пригнічує вивільнення іонів кальцію, а також експресію генів, що індукуються Nod-факторами. Цікаво, що внаслідок інгібування дуже високими концентраціями АБК вміст Nod-факторів підвищується — це дає змогу відновити вивільнення іонів кальцію. Звідси можна припустити, що Nod-фактор-сигналінг регулюється співвідношенням концентрацій АБК і Nod-фактора. Причому АБК інгібує сигналінг Nod-фактора під час або перед вивільненням іонів кальцію. Крім того, автори праці [36] продемонстрували, що в *Arabidopsis* з алелем *abi1-1*, який відповідає за супресію сигнального шляху абсцизової кислоти, блокування АБК-сигналіngu приводило до посилення Nod-фактор-індукованої експресії генів.

Філіпс [106] довів, що екзогенна АБК інгібує утворення корневих бульбочок пригніченням цитокінініндукованого поділу кортикальних клітин, необхідного для ініціації бульбочок. Ці результати підтвердили, що АБК контролює процес нодуляції шляхом регулювання деформації кореневого волоска, утворення інфекційної нитки та цитокінініндукованого поділу клітин у бобових рослин (див. рисунок) [94].

АБК, як і інші фітогормони, впливає комплексно з іншими регуляторами росту, зокрема з цитокінінами. Баланс цих двох класів фітогормонів позитивно корелює з супресією й ауторегуляцією корневих бульбочок [106]. Так, співвідношення АБК/зеатинрибозид вище у дикого типу *G. max* порівняно із супернодулюючим мутантом *nts382* [28]. Бано та співавт. [18] запропонували модель, що пояснювала можливий вплив співвідношення АБК/зеатинрибозид у рослині за ауторегуляції бульбочкоутворення. При цьому інокуляція індукувала початкове зниження у ксилемі балансу АБК/зеатинрибозид, що ініціює синтез АБК у листках. Синтезована АБК переміщується флоемою до коренів для ауторегуляції розвитку бульбочкоутворення. У супернодулюючого мутанта цей шлях функціонує неефективно, оскільки початкове співвідношення АБК/зеатинрибозид у ксилемі не зменшується й тому кількість бульбочок не регулюється [18]. Із цією моделлю узгоджуються результати досліджень [28], що демонструють відсутність кінцевого підвищення концентрації АБК. Бісвас та співавт. [23] заперечили залучення абсцизової кислоти у системну ауторегуляцію нодуляції і припустили, що АБК гальмує утворення бульбочок локально, а не системно.

Результати подальших досліджень підтвердили негативну роль АБК у розвитку бульбочок. Так, рослини *M. truncatula* з гіперекспресією гена *abi1-1*, який кодує мутований білок фосфатази, супресуючи АБК-сиг-

нальний шлях [46, 146], резистентні до дії АБК і мають гіпернодулюючий фенотип [36]. Воттс та співавт. [144] проаналізували вміст ендогенної АБК у бульбочках, що формуються на *A. glutinosa*, інфікованій актиноміцетом *Frankia*. Рівень у бульбочках був вищим, ніж у тканинах кореня, що до них прилягали. Проте автори, незважаючи на ці дані, не виявили жодних очевидних кореляцій між кількістю АБК у бульбочках та швидкістю їх росту.

Доведено [92], що абсцизова кислота активує накопичення вуглеводів під час наливання зерна сої, а також висунуто припущення, що збільшення вмісту АБК у бульбочках може бути сигналом індукування аналогічного накопичення вуглеводів. Отже, разом з інгібувальною дією АБК може брати участь і в перерозподілі продуктів фотосинтезу в бульбочки, де вони використовуються як джерело енергії для росту, розвитку, азотфіксації та дихання рослин і ризобій [42, 92]. У коренях бактеризованих рослин концентрація АБК підвищується двічі із проміжним плато. Перше зростання вмісту АБК пов'язують із початком нодуляційних процесів [11], зменшення і вихід на плато відповідає періоду активування азотфіксації, друге збільшення концентрації АБК асоціюють зі старінням бульбочок [42].

Роль абсцизової кислоти полягає в регуляції не тільки бульбочкоутворення, а й фіксації азоту [51, 138, 139]. АБК значно інгібувала азотфіксацію у гороху [51], хоча її концентрації могли бути вищими за оптимально необхідні для функціонування бульбочок. Ослаблення азотфіксації відбувалось паралельно зі зменшенням кількості леггемоглобіну в бульбочці, що призводило до обмеження доступного кисню, необхідного бактероїдам для клітинного дихання, і тим самим до зниження ефективності азотфіксації [52]. Встановлено [139], що зменшення вмісту ендогенної АБК корелює з підвищенням азотфіксувальної активності та зниженням продукції NO у кореневих бульбочках. NO відомий як сильний інгібітор азотфіксації [140] та як сигнальний компонент АБК-сигнального шляху [47, 97].

Етилен. Етилен також належить до фітогормонів інгібіторної дії. Зокрема, він є негативним регулятором процесу нодуляції, діє на різних фазах бульбочкоутворення і регулює загальну кількість бульбочок, формування інфекційної нитки, морфологію та визначає положення бульбочки [41, 55].

Етилен пригнічує утворення бульбочок у більшості бобових рослин, зокрема у *P. sativum*, *M. truncatula* та *M. sativa*, що формують недетерміновані кореневі бульбочки, та в *L. japonicus*, *Ph. vulgaris*, які мають детерміновані бульбочки [60, 74, 99]. Попередники етилену, наприклад 1-аміноциклопропан-1-карбоксилова кислота (АЦК), та інгібітори етилену, такі як *L-α*-(2-аміноетоксивініл)гліцин (АВГ), Ag⁺, Co²⁺ широко використовують для вивчення ролі цього гормону в процесі нодуляції [91].

Негативна роль етилену підтверджена результатами, де нечутливий до цього *skl*-мутант *M. truncatula* із супернодулюючим фенотипом утворював у 10 разів більше бульбочок порівняно з рослинами дикого типу [104]. Водночас надчутливий до етилену мутант гороху *Pssym 16* (R50) практично не утворював бульбочок [39, 57], проте в разі застосування інгібіторів етилену їх кількість зростала.

За дії інгібіторів синтезу етилену (наприклад, АВГ або Ag⁺) кількість бульбочок у *P. sativum* [75], *M. sativa* [29], *L. japonicus*, *M. atro-*

purpureum збільшувалась [99]. Ці сполуки також частково або повністю відновлювали нодуляційний фенотип у мутантів гороху, які утворюють малу кількість бульбочок, включаючи *sym5* [39], *brz* [56], *sym21* [84], *sym16* [57]. Цікаво, що нодуляційний фенотип мутанта гороху, який продукує велику кількість етилену, не змінювався в разі застосування його інгібіторів [75]. За даними Юхаші та співавт. [148], ризобіотоксин, що продукується *Bradyrhizobium elkanii* і діє як інгібітор синтезу етилену, також підвищував нодуляцію у *M. atropurpureum*, можливо, допомагаючи бактеріям долати інгібувальну дію етилену на бульбочкоутворення. Крім того, роль етилену в нодуляції може залежати від ризобій, оскільки доведено [114], що в разі пригнічення синтезу цього фітогормону в *Trifolium subterraneum* підвищувалась нодуляційна активність тільки окремих штамів *Rhizobium leguminosarum*.

Залучення етилену в регуляцію транспорту ауксину під час розвитку корневих бульбочок може впливати на їх загальну кількість. Після інокуляції ризобіями *skl*-мутантів *M. truncatula* продемонстровано зростання експресії транспортерів ауксину PIN1, PIN2 та накопичення ІОК над місцем інфекції [109]. Проте на відміну від рослин дикого типу транспорт ауксину з пагона до коренів, що асоційований з ауторегуляцією процесу нодуляції у *M. truncatula* [141], був нечутливий до інокуляції ризобіями *skl*-мутанта [109]. Водночас відомо, що етилен може бути інгібітором транспорту ауксину [11], однак механізм його дії залишається нез'ясованим [41]. Можливо, етилен діє через індукцію флавоноїдів, які потім регулюють транспорт ІОК [27]. Водночас етилен здійснює апстрім регуляцію транспорту ауксину, що підтверджує його необхідність для зміни транспорту ауксину [79, 113].

Етилен регулює процес бульбочкоутворення на різних рівнях. Він впливає на чутливість рослин до Nod-факторів, що безпосередньо визначають кількість клітин кореневого волоска, здатних індукувати вивільнення іонів кальцію [101]. Наведені дані вказують на те, що етилен діє на компоненти сигнальної трансдукції Nod-фактора апстрім вивільнення іонів кальцію, цього достатньо, щоб пояснити негативну регуляцію етиленом індукції експресії гена *ENOD* в епідермісі [101, 105]. У *M. truncatula* етилен регулює експресію ранніх генів нодуляції *ENOD11*, *RIP1* і, таким чином, може впливати на процеси даунстрім вивільнення іонів кальцію [101].

Крім того, висловлено припущення, що етилен індукує синтез рослинних літіназ, які в подальшому руйнують Nod-фактори і в такий спосіб лімітують ініціацію бульбочок [89, 124].

Було запропоновано модель, згідно з якою ризобії не можуть вступати в контакт з етиленом у коренях до проходження епідермісу, оскільки цей клітинний шар не містить ферменту, який каталізує перетворення АЦК на етилен [55]. З цією моделлю узгоджуються результати низки досліджень, з яких випливає, що в гороху етилен блокує потрапляння ризобій у кортекс кореня, а не кількість інфікувань [74]. Крім того, в мутантів гороху *brz* кількість інфікувань утричі менша, ніж у його дикого типу. Проте нодуляція у *brz*-мутанта частково відновлювалась інгібіторами етилену, число інфікувань при цьому практично не збільшувалось [56].

Етилен також позитивно впливає на розвиток інфекційних ниток, оскільки кількість абортівних інфекційних ниток у *skl*-мутантів дуже мала [101, 104]. Цей гормон може впливати на цитоскелет, формування

преінфекційних та інфекційних ниток [101]. Виявлено [60], що етилен, можливо, залучається в визначення місця ініціації примордіїв бульбочок навколо стели. Крім того, він спричинює формування інфекційної кишені та утворення примордіїв бульбочок у *S. rostrata* [35].

У бобових рослин ранні стадії процесу нодуляції, включаючи формування інфекційної нитки і появу примордіїв бульбочок, швидше за все негативно регулюються за допомогою етиленсигналіngu (див. рисунок) [94]. У *snf* мутантів етилен пригнічує спонтанну нодуляцію. Він також бере участь у формуванні бульбочок за даунстрім сигнальним шляхом цитокінінів [136], однак впливає на утворення корневих бульбочок не у всіх видів рослин. Так, у рослин сої, які формують бульбочки детермінованого типу, екзогенний етилен не пригнічує нодуляцію, а в разі обробки АВГ або Ag^+ їх кількість не збільшується [119, 125].

Брасиностероїди. Брасиностероїди (БР) — група рослинних стероїдних гормонів, які регулюють широкий спектр фізіологічних реакцій, у тому числі видовження клітин, фотоморфогенез рослин, диференціацію ксилеми, проростання насіння [132].

Обробка брасиностероїдами впливає на процеси нодуляції та активність фіксації азоту в *Arachis hypogaea*, *G. max*, *P. sativum* [121, 133, 143]. Екзогенні БР посилюють процеси нодуляції. Листкова обробка ними, крім того, ще й підвищує азотфіксувальну активність [143].

Ендогенні БР також впливають на формування бульбочок. Так, встановлено, що у брасиностероїдефіцитних мутантів гороху бульбочок значно менше, ніж у рослин дикого типу [43].

У гіпернодулюючого мутанта сої обробка БР листків не лише індукувала подовження стебла, а й пригнічувала формування корневих бульбочок та азотфіксувальну активність залежно від дози нанесеного препарату. Однак на рослини дикого типу БР не діяли. Водночас за обробки листків брасиназолом — інгібітором біосинтезу брасиностероїдів — кількість бульбочок збільшувалась і значно сповільнювалось подовження стебла в рослин дикого типу [133]. Із цих результатів чітко видно, що БР залучаються в процеси нодуляції й азотфіксації. Втім роль брасиностероїдів у процесах бульбочкоутворення остаточно не з'ясована досі.

Жасмонова кислота. Жасмонова кислота (ЖК) та її похідні беруть участь у захисті рослин від патогенних мікроорганізмів, загоєнні механічних ушкоджень. ЖК вважають негативним регулятором процесу нодуляції [94]. Багато авторів розглядає жасмонати як клас фітогормонів, хоча не всі погоджуються з таким поглядом, оскільки фізіологічні концентрації ЖК значно вищі, ніж класичних рослинних гормонів [8, 48].

Обробка метилжасмонатом *L. japonicus* сильно супресує бульбочкоутворення, включаючи формування інфекційної нитки та експресію гена *NIN* у рослин дикого типу і навіть у гіпернодулюючого мутанта *har1* [95]. Крім цього, чимало авторів вважає, що ЖК бере участь в ауторегуляції процесу нодуляції [73, 120].

Висока концентрація ЖК значно знижує чутливість рослин до Nod-факторів, що призводить до зменшення кількості корневих волосків, у яких відбувається активний викид іонів кальцію. Крім того, ЖК інгібує експресію генів ранньої нодуляції — *RIP1* та *ENOD11* [126].

Доведено, що експресія генів біосинтезу ЖК та жасмонатчутливих генів у рослин дикого типу *G. max* як правило супресується при інокуляції ризобіями, але не пригнічується у гіпернодулюючого мутанта *nts*.

Крім того, у разі листкового підживлення *n*-пропілгалатом (інгібітор біосинтезу ЖК) бульбочкоутворення у рослин сої пригнічується, особливо в гіпернодулюючого мутанта *nts* [73].

Попередніми дослідженнями стосовно позитивної ролі ЖК у процесі нодуляції виявлено, що вона може слугувати сигнальною молекулою на ранніх стадіях розвитку бобово-ризобіального симбіозу, наприклад, індукувати експресію *nod*-генів у *B. japonicum* [81], *R. leguminosarum* [117], стимулювати продукцію Nod-факторів у *B. japonicum* [82]. Преінокуляція *B. japonicum* чи *R. leguminosarum* із жасмонатом також посилювала бульбочкоутворення та азотфіксувальну активність відповідно рослин сої і квасолі [81, 108].

Отже, ЖК може діяти як позитивний і негативний регулятор процесів нодуляції й азотфіксації залежно від виду бобових, типу використаної ЖК, місця та умов застосування гормону [41]. Проте остаточно не з'ясовано, що конкретно — реакція рослин, реакція ризобій чи комбінація обох партнерів — відповідає за позитивні ефекти ЖК на процеси бульбочкоутворення. Тому необхідні додаткові дослідження для чіткого з'ясування ролі ЖК при встановленні симбіотичних взаємовідносин [94].

Саліцилова кислота. Саліцилова кислота (СК) — ендогенна сполука фенольної природи, відома своєю здатністю індукувати системну набуту стійкість рослин до збудників хвороб різноманітної природи. Стосовно взаємодії рослин і ризобій доведено, що СК сильно інгібує утворення й розвиток бульбочок, унаслідок чого знижується активність азотфіксації [94].

В разі інокуляції *M. sativa* сумісним штамом *Rhizobium meliloti* рівень саліцилової кислоти в коренях рослин або знижувався, або не змінювався. Інокуляція *M. sativa* несумісним штамом *R. leguminosarum* або мутантом *R. meliloti*, дефектним за біосинтезом Nod-факторів, призводила до накопичення СК у коренях. Отже, Nod-фактори, синтезовані сумісними ризобіями, брали участь у пригніченні СК-опосередкованого захисту бобових рослин [85].

Згідно з результатами інших досліджень, за інокуляції мутанта (*nod*⁻) гороху *Pssym30* сумісним штамом *R. leguminosarum* рівень СК у коренях рослин підвищувався. Накопичувалась СК і в коренях *P. sativum*, інокульованого мутантом *NodC*. Однак її рівень або залишався початковим, або знижувався у коренях рослин *P. sativum*, бактеризованих сумісним *R. leguminosarum*. Це означає, що ген *sym30* може залучатись у загальний шлях, який веде до супресії СК-залежного захисного механізму в бобових рослин при інокуляції сумісними ризобіями, що сприяє встановленню симбіотичних взаємовідносин [25, 94].

За попередньої обробки насіння саліциловою кислотою перед висіванням зменшувались кількість бульбочок, вміст білка і нітрогеназна активність рослин *Vigna mungo* [111]. У разі додавання СК перед інокуляцією бульбочковими бактеріями або очищеними Nod-факторами також зменшувались кількість і маса сухої речовини бульбочок та затримувалась їх поява у люцерни [85]. Обробка 0,1 мМ розчином СК повністю інгібувала утворення недетермінованих бульбочок і мітогенний ефект, індукований Nod-факторами, у вики, гороху, люцерни, конюшини повзучої, але не впливала на формування детермінованих бульбочок у *Ph. vulgaris*, *Glycine soya*, *L. japonicus* [142].

Після обробки розчином СК сої зменшувались кількість, маса сухої речовини бульбочок та азотфіксувальна активність [118]. Під дією СК зменшувались кількість і маса сухої речовини бульбочок також у супернодулюючих мутантів сої, але менш виражено, ніж у рослин дикого типу. Сато та співавт. [118] припустили, що СК або системна набута стійкість, індукована СК, можуть бути залучені в ауторегуляцію процесу нодуляції.

Отже, наведені факти свідчать про негативну роль саліцилової кислоти в бульбочкоутворенні, а також про можливу потребу сумісних ризобій та (або) сигналу їх Nod-фактора для інгібування СК-залежного механізму захисту для полегшення проникнення бактерій у рослину й успішного встановлення симбіотичних взаємовідносин із бобовими.

Для встановлення бобово-ризобіального симбіозу необхідна участь усіх фітогормонів, зокрема ауксинів, цитокінінів, етилену, абсцизової кислоти, а також гіберелінів і нещодавно визнаних регуляторів росту — брасиностероїдів, жасмонової та саліцилової кислот, хоча роль останніх у формуванні й функціонуванні симбіотичних систем остаточно не з'ясовано. Доведено, що саме ауксини і цитокініни залучені в контроль початкових клітинних поділів, які приводять до утворення корневих бульбочок та їх органогенезу. Водночас гормони, пов'язані зі стресом (АБК, ЖК, етилен, СК), негативно впливають на регуляцію утворення бульбочок, що може бути зумовлено потребою в обмеженні процесів нодуляції за стресових умов або стимуляції захисних механізмів рослини проти будь-якої інфекції.

Отже, фітогормональні сполуки, безперечно, беруть участь у регулюванні, формуванні та функціонуванні симбіотичних взаємовідносин. Подальші дослідження гормонального статусу різних бобових рослин надзвичайно актуальні і важливі як у фундаментальному, так і прикладному аспектах.

1. Волкогон В.В. Влияние стимуляторов роста растений на активность процесса ассоциативной азотфиксации // Микробиол. журн. — 1997. — 59, № 4. — С. 70—78.
2. Волкогон В.В., Волкогон М.В., Димова С.Б. Рістстимулювальні мікроорганізми // Експериментальна ґрунтова мікробіологія / За ред. В.В. Волкогона. — К.: Аграрна наука, 2010. — С. 383—416.
3. Волкогон В.В., Сальник В.П. Значення регуляторів росту рослин у формуванні активних азотфіксувальних симбіозів та асоціацій // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — 37, № 3. — С. 187—197.
4. Волкогон М.В., Маменко П.М., Коць С.Я. Баланс ІОК та зеатину в рослинах сої за інокуляції насіння різними штамми й мутантами *Bradyrhizobium japonicum* // Там само. — 2009. — 41, № 5. — С. 408—415.
5. Глянько А.К., Митанова Н.Б. Физиологические механизмы отрицательного влияния высоких доз минерального азота на бобово-ризобияльный симбиоз // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2008. — Вип. 2 (14). — С. 26—41.
6. Гришук О.О., Волкогон М.В., Коць С.Я. Здатність штамів та Tn5-мутантів *Bradyrhizobium japonicum* різної ефективності до синтезу фітогормонів в умовах *in vitro* // Сільськогосподарська мікробіологія: здобутки та перспективи. Зб. наук. праць. — Чернігів: ЦНІТІ, 2011. — С. 168—173.
7. Гришук О.О., Гришук В.І., Коць С.Я. Вплив симбіотичних властивостей *Bradyrhizobium japonicum* на цитокініновий статус рослин сої // Наук. зап. Тернопіль. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. — 2014. — 3, № 60. — С. 65—68.
8. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов. — Киев: Основа, 2010. — 352 с.
9. Коць С.Я., Волкогон М.В., Гришук Е.А. Способность штаммов и Tn5-мутантов *Bradyrhizobium japonicum* к синтезу ИУК и АБК *in vitro* // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 6. — С. 491—496.

10. Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф. и др. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобияльный симбиоз. — Киев: Логос, 2010. — Т. 1. — 508 с.
11. Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф. и др. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобияльный симбиоз. — Киев: Логос, 2011. — Т. 2. — 523 с.
12. Моргун В.В., Коць С.Я., Кириченко Е.В. Ростстимулирующие ризобактерии и их практическое применение // Физиология и биохимия культ. растений. — 2009. — **41**, № 3. — С. 187—207.
13. Сабельникова В.И. Основные закономерности стимулирующего действия *Rhizobium* на процессы роста бобовых растений и эффективность бактеризации в агроэкологических условиях Молдавской ССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Киев, 1983. — 48 с.
14. Федорова Е.Э., Жизневская Г.Я., Альжаппарова Ж.К., Измайлов С.Ф. Фитогормоны в азотфиксирующих клубеньках бобовых растений // Физиология и биохимия культ. растений. — 1991. — **23**, № 5. — С. 426—438.
15. Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцева Т.А., Нетрусов А.И. Микроорганизмы — продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение // Прикл. биохимия и микробиология. — 2006. — **42**, № 2. — С. 133—143.
16. Badenoch-Jones J., Parker C.W., Letham D.S. Phytohormones, *Rhizobium* mutants, and nodulation in legumes. VII. Identification and quantification of cytokinins in effective and ineffective pea root nodules using radioimmunoassay // J. Plant Growth Regul. — 1987. — **6**. — P. 97—111.
17. Badenoch-Jones J., Rolfe B.G., Letham D.S. Phytohormones, *Rhizobium* mutants, and nodulation in legumes. 3. Auxin metabolism in effective and ineffective pea root nodules // Plant Physiol. — 1983. — **73**. — P. 347—352.
18. Bano A., Harper J.E., Auge R.M., Neuman D.S. Changes in phytohormone levels following inoculation of two soybean lines differing in nodulation // Funct. Plant Biol. — 2002. — **29**. — P. 965—974.
19. Bano A., Harper J.E. Plant growth regulators and phloem exudates modulate root nodulation of soybean // Ibid. — 2002. — **29**. — P. 1299—1307.
20. Bashan Y., Holduin G. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB // Soil Biol. Biochem. — 1998. — **30**, N 8—9. — P. 1225—1228.
21. Basu P.S., Ghosh A.C. Indole acetic acid and its metabolism in root nodules of a monocotyledonous tree *Roystonea regia* // Curr. Microbiol. — 1998. — **37**. — P. 137—140.
22. Bauer P., Ratet P., Crespi M.D. et al. Nod-factors and cytokinins induce similar cortical cell divisions, amyloplast deposition and MsENOD12A expression patterns in alfalfa roots // Plant J. — 1996. — **10**. — P. 91—105.
23. Biswas B., Chan P.K., Gresshoff P.M. A novel ABA insensitive mutant of *Lotus japonicus* with a wilty phenotype displays unaltered nodulation regulation // Mol. Plant. — 2009. — **2**. — P. 487—499.
24. Bladergroen M.R., Spaink H.P. Genes and signal molecules involved in the rhizobia-Leguminosae symbiosis // Plant Biol. — 1998. — **1**, N 4. — P. 353—359.
25. Blilou I., Ocampo J.A., Garcia-Garrido J.M. Resistance of pea roots to endomycorrhizal fungus or *Rhizobium* correlates with enhanced levels of endogenous salicylic acid // J. Exp. Bot. — 1999. — **50**. — P. 1663—1668.
26. Boiero L., Perrig D., Masciarelli O. et al. Phytohormone production by three strains of *Bradyrhizobium japonicum* and possible physiological and technological implications // Appl. Microbiol. Biotechnol. — 2007. — **74**, N 4. — P. 874—880.
27. Buer C.S., Sukumar P., Muday G.K. Ethylene modulated flavonoid accumulation and gravitropic responses in roots of *Arabidopsis* // Plant Physiol. — 2006. — **140**. — P. 1384—1396.
28. Caba J.M., Centeno M.L., Fernandez B. et al. Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type // Planta. — 2000. — **211**. — P. 98—104.
29. Caba J.M., Recalde L., Ligerio F. Nitrate-induced ethylene biosynthesis and the control of nodulation in alfalfa // Plant Cell Environ. — 1998. — **21**. — P. 87—93.
30. Cho M.J., Harper J.E. Effect of abscisic acid application on root isoflavonoid concentration and nodulation of wild-type and nodulation mutant soybean plants // Plant Soil. — 1993. — **153**. — P. 145—149.
31. Cooper J.B., Long S.R. Morphogenetic rescue of *Rhizobium meliloti* nodulation mutants by trans-zeatin secretion // Plant Cell. — 1994. — **6**. — P. 215—225.
32. Dangar T.K., Basu P.S. Studies on plant growth substances, IAA metabolism and nitrogenase activity in root nodules of *Phaseolus aureus* Roxb. var *mungo* // Biol. Plant. — 1987. — **29**. — P. 350—354.
33. Dehio C., de Bruijn F.J. The early nodulin gene SrEnod2 from *Sesbania rostrata* is inducible by cytokinin // Plant J. — 1992. — **2**. — P. 117—128.

34. Desbrosses G.J., Stougaard J. Root nodulation: a paradigm for how plant-microbe symbiosis influences host developmental pathways // *Cell Host Microbe*. — 2011. — **10**, N 4. — P. 348—358.
35. D'Haese W., Rycke R.D., Mathis R et al. Reactive oxygen species and ethylene play a positive role in lateral root base nodulation of a semiaquatic legume // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 2003. — **100**. — P. 11789—11794.
36. Ding Y., Kalo P., Yendrek C. et al. Abscisic acid coordinates Nod factor and cytokinin signaling during the regulation of nodulation in *Medicago truncatula* // *Plant Cell*. — 2008. — **20**. — P. 2681—2695.
37. Fang Y., Hirsch A.M. Studying early nodulin gene ENOD40 expression and induction by nodulation factor and cytokinin in transgenic alfalfa // *Plant Physiol.* — 1998. — **116**, N 1. — P. 53—68.
38. Fatima Z., Bano A., Sial R., Aslam M. Response of chickpea to plant growth regulators on nitrogen fixation and yield // *Pakistan J. Bot.* — 2008. — **40**. — P. 2005—2008.
39. Fearn J.C., LaRue T.A. Ethylene inhibitors restore nodulation to sym 5 mutants of *Pisum sativum* L. cv. *Sparkle* // *Plant Physiol.* — 1991. — **96**. — P. 239—244.
40. Ferguson B.J., Foo E., Ross J.J., Reid J.B. Relationship between gibberellin, ethylene and nodulation in *Pisum sativum* // *New Phytol.* — 2011. — **189**, N 3. — P. 829—842.
41. Ferguson B.J., Mathesius U. Phytohormone regulation of legume-rhizobia interactions // *J. Chem. Ecol.* — 2014. — **40**. — P. 770—790.
42. Ferguson B.J., Mathesius U. Signaling interactions during nodule development // *J. Plant Growth Regul.* — 2003. — **22**, N 1. — P. 47—72.
43. Ferguson B.J., Ross J.J., Reid J.B. Nodulation phenotypes of gibberellin and brassinosteroid mutants of *Pisum sativum* // *Plant Physiol.* — 2005. — **138**. — P. 2396—2405.
44. Foucher F., Kondorosi E. Cell cycle regulation in the course of nodule organogenesis in *Medicago* // *Plant Mol. Biol.* — 2000. — **43**, N 5—6. — P. 773—786.
45. Gage D.J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* — 2004. — **68**. — P. 280—300.
46. Gampala S.S., Hagenbeek D., Rock C.D. Functional interactions of lanthanum and phospholipase D with the abscisic acid signaling effectors VP1 and AB1-1 in rice protoplasts // *J. Biol. Chem.* — 2001. — **276**. — P. 9855—9860.
47. Garcia-Mata C., Lamattina L. Nitric oxide and abscisic acid cross talk in guard cells // *Plant Physiol.* — 2002. — **128**. — P. 790—792.
48. Gaspar Th., Kevers C., Faivre-Rampant O. et al. Changing concepts in plant hormone action // *In vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* — 2003. — **39**, N 2. — P. 85—106.
49. Ghosh S., Basu P.S. Production and metabolism of indole acetic acid in roots and root nodules of *Phaseolus mungo* // *Microbiol. Res.* — 2006. — **161**. — P. 362—366.
50. Ghosh S., Sengupta C., Maiti T.K., Basu P.S. Production of 3-indolylacetic acid in root nodules and culture by a *Rhizobium* species isolated from root nodules of the leguminous pulse *Phaseolus mungo* // *Folia Microbiol.* — 2008. — **53**, N 4. — P. 351—355.
51. Gonzalez E.M., Galvez L., Arrese-Igor C. Abscisic acid induces a decline in nitrogen fixation that involves leghaemoglobin, but is independent of sucrose synthase activity // *J. Exp. Bot.* — 2001. — **52**. — P. 285—293.
52. Gonzalez E.M., Galvez L., Royuela M. et al. Insights into the regulation of nitrogen fixation in pea nodules: lessons from drought, abscisic acid and increased photoassimilate availability // *Agronomic.* — 2001. — **21**. — P. 607—613.
53. Gonzalez-Rizzo S., Crespi M., Frugier F. The *Medicago truncatula* CRE1 cytokinin receptor regulates lateral root development and early symbiotic interaction with *Sinorhizobium meliloti* // *Plant Cell*. — 2006. — **18**, N 10. — P. 2680—2693.
54. Gubler F., Kalla R., Roberts J.K., Jacobsen J.V. Gibberellinregulated expression of a *myb* gene in barley aleurone cells: evidence for Myb transactions of a high-p1 α -amylase gene promoter // *Ibid.* — 1995. — **7**. — P. 1879—1891.
55. 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**, N 7. — P. 695—720.
56. Guinel F.C., LaRue T.A. Ethylene inhibitors partly restore nodulation to pea mutant E107 (brz) // *Plant Physiol.* — 1992. — **99**. — P. 515—518.
57. Guinel F.C., Sloetjes L.L. Ethylene is involved in the nodulation phenotype of *Pisum sativum* R50 (sym 16), a pleiotropic mutant that nodulates poorly and has pale green leaves // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**. — P. 885—894.
58. Heckmann A.B.B., Sandal N., Bek A.S. et al. Cytokinin induction of root nodule primordia in *Lotus japonicus* is regulated by a mechanism operating in the root cortex // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2011. — **24**. — P. 1385—1395.

59. Hedden P., Phillips A.L. Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes // Trends Plant Sci. — 2000. — 5. — P. 523–530.
60. Heidstra R., Yang W.C., Yalcin Y. et al. Ethylene provides positional information on cortical cell division but is not involved in Nod factor-induced root hair tip growth in Rhizobium-legume interaction // Development. — 1997. — 124. — P. 1781–1787.
61. Henson I.E., Wheeler C.T. Hormones in plants bearing nitrogen-fixing root nodules: the distribution of cytokinins in *Vicia faba* L. // New Phytol. — 1976. — 76. — P. 433–439.
62. Hershey D.M., Lu X., Zi J., Peters R.J. Functional conservation of the capacity for ent-kaurene biosynthesis and an associated operon in certain rhizobia // J. Bacteriol. — 2014. — 196. — P. 100–106.
63. Hooley R. Gibberellins: perception, transduction and responses // Plant Mol. Biol. — 1998. — 26. — P. 1529–1555.
64. Hunter W.J. Indole-3-acetic acid production by bacteroids from soybean root nodules // Physiol. Plant. — 1989. — 76. — P. 31–36.
65. Jaiswal V., Rizvi S.J.H., Mukerji D., Mature S.N. Cytokinins in root nodules of *Phaseolus mungo* // Ann. Bot. — 1981. — 48. — P. 301–305.
66. Jelenska J., Deckert J., Kondorosi E., Legocki A.B. Mitotic B-type cyclins are differentially regulated by photohormones and during yellow lupine nodule development // Plant Sci. — 2000. — 150. — P. 29–39.
67. Jensen J.B., Egsgaard H., Van Onckelen H., Jochimsen B.U. Catabolism of indole-3-acetic acid and 4- and 5-chloroindole-3-acetic acid in *Bradyrhizobium japonicum* // J. Bacteriol. — 1995. — 177. — P. 5762–5766.
68. Jimenez-Zurdo J.I., Frugier F., Crespi M.D., Kondorosi A. Expression profiles of 22 novel molecular markers for organogenetic pathways acting in alfalfa nodule development // Mol. Plant-Microbe Interact. — 2000. — 13. — P. 96–106.
69. Jones K.M., Kobayashi H., Davies B.W. et al. How rhizobial symbionts invade plants: the *Sinorhizobium-Medicago* model // Natl. Rev. Microbiol. — 2007. — 5, N 8. — P. 619–633.
70. Kaneshiro T., Kwolek W.F. Stimulated nodulation of soybeans by *Rhizobium japonicum* mutant (B-14075) that catabolizes the conversion of tryptophan to indolyl-3-acetic acid // Plant Sci. — 1985. — 42. — P. 141–146.
71. Kawaguchi M., Imaizumi-Anraku H., Fukai S., Syono K. Unusual branching in the seedlings of *Lotus japonicus*-gibberellins reveal the nitrogen-sensitive cell divisions within the pericycle on roots // Plant Cell Physiol. — 1996. — 37. — P. 461–470.
72. Khadri M., Tejera N.A., Lluch C. Alleviation of salt stress in common bean (*Phaseolus vulgaris*) by exogenous abscisic acid supply // J. Plant Growth Regul. — 2006. — 25. — P. 110–119.
73. Kinkema M., Gresshoff P.M. Investigation of downstream signals of the soybean autoregulation of nodulation receptor kinase GmNARK // Mol. Plant-Microbe Interact. — 2008. — 21. — P. 1337–1348.
74. Lee K.H., LaRue T.A. Exogenous ethylene inhibits nodulation of *Pisum sativum* L. cv. Sparkle // Plant Physiol. — 1992. — 100. — P. 1759–1763.
75. Lee K.H., LaRue T.A. Pleiotropic effects of sym-17: a mutation in *Pisum sativum* L. cv. Sparkle causes decreased nodulation, altered root and shoot growth, and increased ethylene production // Ibid. — P. 1326–1333.
76. Liang Y.J., Mitchell D.M., Harris J.M. Abscisic acid rescues the root meristem defects of the *Medicago truncatula latd* mutant // Dev. Biol. — 2007. — 304. — P. 297–307.
77. Libbenga K.P., Harkes P.A.A. Initial proliferation of cortical cells in the formation of root nodules in *Pisum sativum* L. // Planta. — 1973. — 114. — P. 17–29.
78. Lievens S., Goormachtig S., Herder J.D. et al. Gibberellins are involved in nodulation of *Sesbania rostrata* // Plant Physiol. — 2005. — 139. — P. 1366–1379.
79. Li X., Lei M., Yan Z. et al. The REL3-mediated TAS3 ta-siRNA pathway integrates auxin and ethylene signaling to regulate nodulation in *Lotus japonicus* // New Phytol. — 2014. — 201. — P. 531–544.
80. Lorteau M.A., Ferguson B.J., Guinel F.C. Effects of cytokinin on ethylene production and nodulation in pea (*Pisum sativum*) cv. Sparkle // Physiol. Plant. — 2001. — 112. — P. 421–428.
81. Mabood F., Smith D.L. Pre-inoculation of *Bradyrhizobium japonicum* with jasmonates accelerates nodulation and nitrogen fixation in soybean (*Glycine max*) at optimal and suboptimal root zone temperatures // Ibid. — 2005. — 125. — P. 311–323.
82. Mabood F., Souleimanov A., Khan W., Smith D.L. Jasmonates induce Nod factor production by *Bradyrhizobium japonicum* // Plant Physiol. Biochem. — 2006. — 44. — P. 759–765.
83. Maekawa T., Maekawa-Yoshikawa M., Takeda N. et al. Gibberellin controls the nodulation signaling pathway in *Lotus japonicus* // Plant J. — 2009. — 58. — P. 183–194.

84. Markwei C.M., LaRue T.A. Phenotypic characterization of *sym 21*, a gene conditioning shoot-controlled inhibition of nodulation in *Pisum sativum* cv. *Sparkle* // *Physiol. Plant.* — 1997. — **100**. — P. 927–932.
85. Martinez-Abarca F., Herrera-Cervera J.A., Bueno P. et al. Involvement of salicylic acid in the establishment of the *Rhizobium meliloti*-alfalfa symbiosis // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 1998. — **11**. — P. 153–155.
86. Mathesius U., Charon C., Rolfe B.G. et al. Temporal and spatial order of events during the induction of cortical cell divisions in white clover by *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* inoculation or localized cytokinin addition // *Ibid.* — 2000. — **13**. — P. 617–628.
87. Mathesius U., Schlaman H.R.M., Spaink H.P. et al. Auxin transport inhibition precedes root nodule formation in white clover roots and is regulated by flavonoids and derivatives of chitin oligosaccharides // *Plant J.* — 1998. — **14**. — P. 23–34.
88. McKhann H.L., Frugier F., Petrovics G. et al. Cloning of a WD-repeat-containing gene from alfalfa (*Medicago sativa*): a role in hormone-mediated cell division? // *Plant Mol. Biol.* — 1997. — **34**. — P. 771–780.
89. Mellor R.B., Collinge D.B. A simple model based on known plant defence reactions is sufficient to explain most aspects of nodulation // *J. Exp. Bot.* — 1995. — **46**. — P. 1–18.
90. Muday G.K., DeLong A. Polar auxin transport: controlling where and how much // *Trends Plant Sci.* — 2001. — **6**. — P. 535–542.
91. Mulder L., Hogg B., Bersoult A., Cullimore J.V. Integration of signalling pathway in the establishment of the legume-rhizobia symbiosis // *Physiol. Plant.* — 2005. — **123**, N 2. — P. 207–218.
92. Murakami-Mizukami Y., Yamamoto Y., Yamaki S. Analyses of IAA and abscisic acid contents in nodules of soybean plants bearing VA mycorrhizas // *Soil Sci. Plant Nutr.* — 1991. — **37**. — P. 291–298.
93. Murray J.D., Karas B.J., Sato S. et al. A cytokinin perception mutant colonized by *Rhizobium* in the absence of nodule organogenesis // *Science.* — 2007. — **315**, N 5808. — P. 101–104.
94. Nagata M., Suzuki A. Effects of phytohormones on nodulation and nitrogen fixation in leguminous plants // *Advances in biology and ecology of nitrogen fixation* / Ed. T. Ohyama. — InTech, 2014. — P. 111–128.
95. Nakagawa T., Kawaguchi M. Shoot-applied MeJA suppresses root nodulation in *Lotus japonicus* // *Plant Cell Physiol.* — 2006. — **47**. — P. 176–180.
96. Nakatsukasa-Akune M., Yamashita K., Shimoda Y. et al. Suppression of root nodule formation by artificial expression of the TrEnodDR1 (coat protein of white clover cryptic virus 1) gene in *Lotus japonicus* // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2005. — **18**. — P. 1069–1080.
97. Neill S.J., Desikan R., Clarke A., Hancock J.T. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells // *Plant Physiol.* — 2002. — **128**. — P. 13–16.
98. Newcomb W., Syono K., Torrey J.G. Development of an ineffective pea root nodule: morphogenesis, fine structure, and cytokinin biosynthesis // *Can. J. Bot.* — 1976. — **55**. — P. 1891–1907.
99. Nukui N., Ezura H., Yuhashi K.I. et al. Effects of ethylene precursor and inhibitors for ethylene biosynthesis and perception on nodulation in *Lotus japonicus* and *Macropitium atropurpureum* // *Plant Cell Physiol.* — 2000. — **41**. — P. 893–897.
100. Oldroyd G.E., Downie J.A. Coordinating nodule morphogenesis with rhizobial infection in legumes // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2008. — **59**. — P. 519–546.
101. Oldroyd G.E., Engstrom E.M., Long S.R. Ethylene inhibits the Nod factor signal transduction pathway of *Medicago truncatula* // *Plant Cell.* — 2001. — **13**, N 8. — P. 1835–1849.
102. Pacios-Bras C., Schlaman H.R.M., Boot K. et al. Auxin distribution in *Lotus japonicus* during root nodule development // *Plant Mol. Biol.* — 2003. — **52**. — P. 1169–1180.
103. Peer W.A., Murphy A.S. Flavonoids and auxin transport: modulators or regulators? // *Trends Plant Sci.* — 2007. — **12**. — P. 556–563.
104. Pennetsa R.V., Cook D.R. A legume ethylene-insensitive mutant hyperinfected by its rhizobial symbiont // *Science.* — 1997. — **275**. — P. 527–530.
105. Pennetsa R.V., Frugoli J.A., Smith L.S. et al. Dual genetic pathways controlling nodule number in *Medicago truncatula* // *Plant Physiol.* — 2003. — **131**, N 3. — P. 998–1008.
106. Phillips D.A. Abscisic acid inhibition of root nodule initiation in *Pisum sativum* // *Planta.* — 1971. — **100**. — P. 181–190.
107. Plet J., Wasson A., Ariel F. et al. MrCRE1-dependent cytokinin signaling integrates bacterial and plant cues to coordinate symbiotic nodule organogenesis in *Medicago truncatula* // *Plant J.* — 2011. — **65**. — P. 622–633.
108. Poustini K., Mabood F., Smith D.L. Low root zone temperature effects on bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants inoculated with *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* pre-incubated with methyl jasmonate and/or genistein // *Acta Agr. Scand. Sect. B Soil Plant Sci.* — 2005. — **55**. — P. 293–298.

109. Prayitno J., Rolfe B.G., Mathesius U. The ethylene insensitive sickle mutant of *Medicago truncatula* shows altered auxin transport regulation during nodulation // *Plant Physiol.* — 2006. — **142**. — P. 168–180.
110. Prinsen E., Chauvaux N., Schmidt J. et al. Stimulation of indole-3-acetic acid production in *Rhizobium* by flavonoids // *FEBS Lett.* — 1991. — **282**. — P. 53–55.
111. Ramanujam M.P., Abdul Jaleel V., Kumaravelu G. Effect of salicylic acid on nodulation, nitrogenous compounds and related enzymes of *Vigna mungo* // *Biol. Plant.* — 1998. — **41**. — P. 307–311.
112. Richards D.E., King K.E., Ait-Ali T., Harberd N.P. How gibberellin regulates plant growth and development: a molecular genetic analysis of gibberellin signaling // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 2001. — **52**. — P. 67–88.
113. Rightmyer A.P., Long S.R. Pseudonodule formation by wild-type and symbiotic mutant of *Medicago truncatula* in response to auxin transport inhibitors // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2011. — **24**. — P. 1372–1384.
114. Roddam L.F., Lewis-Henderson W.R., Djordjevic M.A. Two novel chromosomal loci influence cultivar-specific nodulation failure in the interaction between strain ANU794 and subterranean clover cv. Woogenellup // *Funct. Plant Biol.* — 2002. — **29**. — P. 473–483.
115. Rodriguez-Barrueco C., Bermudez de Castro F. Cytokinin-induced pseudonodules on *Alnus glutinosa* // *Physiol. Plant.* — 1973. — **29**. — P. 277–280.
116. Rodriguez-Barrueco C., Miguel C., Palni L.M.S. Cytokinins in root nodules of the nitrogen-fixing non-legume *Myrica gale* L. // *Z. Pflanzenphysiol.* — 1979. — **95**. — P. 275–278.
117. Rosas S., Soria R., Correa N., Abdala G. Jasmonic acid stimulates the expression of nod genes in *Rhizobium* // *Plant Mol. Biol.* — 1998. — **38**. — P. 1161–1168.
118. Sato T., Fujikake H., Ohtake N. et al. Effect of exogenous salicylic acid supply on nodule formation of hypernodulating mutant and wild type of soybean // *Soil Sci. Plant Nutr.* — 2002. — **48**. — P. 413–420.
119. Schmidt J.S., Harper J.E., Hoffman T.K., Bent A.F. Regulation of soybean nodulation independent of ethylene signaling // *Plant Physiol.* — 1999. — **119**. — P. 951–959.
120. Seo H.S., Li J., Lee S.-Y. et al. The hypernodulating *nts* mutation induces jasmonate synthetic pathway in soybean leaves // *Mol. Cell.* — 2007. — **24**. — P. 185–193.
121. Shahid M.A., Pervez M.A., Balal R.M. et al. Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.) // *Aust. J. Crop. Sci.* — 2011. — **5**. — P. 500–510.
122. Sinvany G., Kapulnik Y., Wininger S. et al. The early nodulin enod40 is induced by, and also promotes arbuscular mycorrhizal root colonization // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* — 2002. — **60**. — P. 103–109.
123. Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling // *FEMS Microbiol. Rev.* — 2007. — **31**. — P. 425–448.
124. Staehelin C., Granado J., Muller J. et al. Perception of *Rhizobium* nodulation factors by tomato cells and inactivation by root chitinases // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 1994. — **91**. — P. 2196–2200.
125. Suganuma N., Yamauchi H., Yamamoto K. Enhanced production of ethylene by soybean roots after inoculation with *Bradyrhizobium japonicum* // *Plant Sci.* — 1995. — **111**. — P. 163–168.
126. Sun J., Cardoza V., Mitchell D.M. et al. Crosstalk between jasmonic acid, ethylene and Nod factor signaling allow integration of diverse inputs for regulation of nodulation // *Plant J.* — 2006. — **46**. — P. 961–970.
127. Suzaki T., Ito M., Kawaguchi M. Genetic basis of cytokinin and auxin functions during root nodule development // *Front. Plant Sci.* — 2013. — **4**. — P. 1–6.
128. Suzaki T., Yano K., Ito M. et al. Positive and negative regulation of cortical cell division during root nodule development in *Lotus japonicus* is accompanied by auxin response // *Development.* — 2012. — **139**. — P. 3997–4006.
129. Suzuki A., Akune M., Kogiso M. et al. Control of nodule number by the phytohormone abscisic acid in the roots of two leguminous species // *Plant Cell Physiol.* — 2004. — **45**. — P. 914–922.
130. Swaraj K., Garg O.P. The effect of gibberellic acid when applied to the rooting medium on nodulation and nitrogen fixation in gram (*Cicer arietinum*) // *Physiol. Plant.* — 1970. — **23**. — P. 747–754.
131. Syono K., Newcomb W., Torrey J.G. Cytokinin production in relation to the development of pea root nodules // *Can. J. Bot.* — 1976. — **54**. — P. 2155–2162.
132. Takatsuto S., Yazawa N., Ikekawa N. et al. Structure activity relationship of brassinosteroids // *Phytochemistry.* — 1983. — **22**. — P. 2437–2441.
133. Terakado J., Fujihara S., Goto S. et al. Systemic effect of a brassinosteroid on root nodule formation in soybean as revealed by the application of brassinolide and brassinazole // *Soil Sci. Plant Nutr.* — 2005. — **51**. — P. 389–395.

134. *Theunis M., Kobayashi H., Broughton W.J., Prinsen E.* Flavonoids, NodD1, NodD2, and nod-box NB15 modulate expression of the *y4wEFG* locus that is required for indole-3-acetic acid synthesis in *Rhizobium* sp. strain NGR234 // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2004. — **17**. — P. 1153—1161.
135. *Thimann K.V.* On the physiology of the formation of nodules on legumes roots // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 1936. — **22**. — P. 511—514.
136. *Tirichine L., James E.K., Sandal N., Stougaard J.* Spontaneous root-nodule formation in the model legume *Lotus japonicus*: A novel class of mutants nodulates in the absence of rhizobia // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2006. — **19**. — P. 373—382.
137. *Tirichine L., Sandal N., Madsen L.H. et al.* A gain-of-function mutation in a cytokinin receptor triggers spontaneous root nodule organogenesis // *Science.* — 2007. — **315**, N 5808. — P. 104—107.
138. *Tominaga A., Nalata M., Futsuki K. et al.* Effect of abscisic acid on symbiotic nitrogen fixation activity in the root nodules of *Lotus japonicus* // *Plant Signal. Behav.* — 2010. — **5**, N 4. — P. 440—443.
139. *Tominaga A., Nagata M., Futsuki K. et al.* Enhanced nodulation and nitrogen fixation in the abscisic acid low-sensitive mutant enhanced nitrogen fixation1 of *Lotus japonicus* // *Plant Physiol.* — 2009. — **151**, N 4. — P. 1965—1976.
140. *Trinchant J.C., Rigaud J.* Nitrate and nitric oxide as inhibitors of nitrogenase from soybean bacteroids // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1982. — **44**. — P. 1385—1388.
141. *van Noorden G.E., Ross J.J., Reid J.B. et al.* Defective long distance auxin transport regulation in the *Medicago truncatula* super numeric nodulation mutant // *Plant Physiol.* — 2006. — **140**. — P. 1494—1506.
142. *van Spronsen P.C., Tak T., Rood A.M.M. et al.* Salicylic acid inhibits indeterminate-type nodulation but not determinant-type nodulation // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2003. — **16**. — P. 83—91.
143. *Vardhini B.V., Rao S.S.R.* Effect of brassinosteroids on nodulation and nitrogenase activity in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) // *Plant Grow. Regul.* — 1999. — **28**. — P. 165—167.
144. *Watts S.H., Wheeler C.T., Hillman J.R. et al.* Abscisic acid in the nodulated root system of *Alnus glutinosa* // *New Phytol.* — 1983. — **95**. — P. 203—208.
145. *Wu C.F., Dickstein R., Cary A.J., Norris J.H.* The auxin transport inhibitor N-(1-naphthyl)phthalamic acid elicits pseudonodules on nonnodulating mutants of white sweetclover // *Plant Physiol.* — 1996. — **110**. — P. 501—510.
146. *Wu Y., Sanchez J.P., Lopez-Molina L. et al.* The *abi1-1* mutation blocks ABA signaling downstream of cADPR action // *Plant J.* — 2003. — **34**. — P. 307—315.
147. *Yahalom E., Okon Y., Dovrat A.* Possible mode of action of *Azospirillum brasilense* strain Cd on the root morphology and nodule formation in burr medic (*Medicago polymorpha*) // *Can. J. Microbiol.* — 1990. — **36**. — P. 10—14.
148. *Yuhashi K.-I., Ichikawa N., Ezura H. et al.* Rhizobitoxine production by *Bradyrhizobium elkanii* enhances nodulation and competitiveness on *Macropitilium atropurpureum* // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2000. — **66**. — P. 2658—2663.
149. *Zhang F., Pan B., Smith D.L.* Application of gibberellic acid to the surface of soybean seed (*Glycine max* (L.) Merr.) and symbiotic nodulation, plant development, final grain and protein yield under short season conditions // *Plant Soil.* — 1997. — **188**. — P. 329—335.

Отримано 30.03.2015

ФИТОГОРМОНЫ В ФОРМИРОВАНИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ
СИМБИОТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ И
КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ

С.Я. Коць, Е.А. Гришук

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Обобщены литературные данные по изучению роли фитогормональных ростстимулирующих и ростингибирующих веществ в формировании бобово-ризобияльного симбиоза и его функционировании. Рассмотрен вклад основных фитогормонов (ауксинов, цитокининов, гиббереллинов, абсцизовой кислоты, этилена, брассиностероидов, жасмоновой и салициловой кислот) в регуляцию онтогенеза корневых клубеньков, в частности процессов их инициации и развития.

PHYTOHORMONES IN THE FORMATION AND FUNCTIONING OF SYMBIOTIC
RELATIONSHIPS OF LEGUMINOUS PLANTS AND NODULE BACTERIA

S.Ya. Kots, O.O. Gryshchuk

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The data on the role of growth promoting and growth inhibiting phytohormones in the formation and functioning of legume-Rhizobium symbiosis are summarized. The contribution of the major phytohormones (auxins, cytokinins, gibberellins, abscisic acid, ethylene, brassinosteroids, jasmonic acid and salicylic acid) in the regulation of nodules ontogenesis, particularly the processes of their initiation and development is discussed.

Key words: legume-Rhizobium symbiosis, phytohormones, nodulation, nitrogen fixation.