

## ВОЗМОЖНЫЕ МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ В СИСТЕМЕ «*PICEA ABIES* – ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ»

**П. Ю. Колмаков**

кандидат биологических наук, доцент

Витебский государственный университет имени П. М. Машерова

**Д. Д. Жерносеков**

доктор биологических наук, заведующий кафедрой зоологии и ботаники

Витебский государственный университет имени П. М. Машерова

*В данной работе рассматриваются облигатные эктомикоризные взаимоотношения между грибным и растительным компонентами на примере системы *Picea abies*- эктомикоризные грибы, что позволяет предложить ряд метаболитных механизмов регуляции отношений в этой системе: передача сигнала у хвойных растений посредством G-белков, возможное участие хелатных комплексов, а также влияние значений РН в молекулярных механизмах.*

**Ключевые слова:** сенсорные комплексы, трансмембранные рецепторы, сигнальные каскады, микориза, суберинизация.

### Введение

Механизмы регуляции консортивных связей в природе недостаточно изучены. В ряде работ описываются звенья различных сигнальных систем, обеспечивающие ответную реакцию живых организмов на сигналы внешних воздействий [1; 2; 3]. Ключевые моменты клеточных программ могут быть общими у разных организмов [4].

Перспектива в изучении молекулярно-генетических аспектов, определяющих возникновение симбиозов основана на данных из ряда научных работ [5; 6; 7; 8].

До конца не решенными остаются следующие моменты: – в общем для эктомикориз сигнальные молекулы до конца не выявлены [2]; – основные регуляторные гены, контролирующие морфогенез в симбиозе неизвестны; – биохимическая активность, связанная с некоторыми симбиоз-регулируемыми генами пока не обнаружена; – способы подавления защитных реакций растительного компонента при формировании эктомикоризы в целом не изучены.

Особенности регуляции облигатного симбиотрофизма основаны на «динамическом равновесии» биотических систем консолидируемых организмов. Изучение консортивных связей на молекулярно-генетическом уровне поможет пролить свет в вечном споре: какой из участников живых организмов является главным, являются ли такие взаимоотношения вынужденными в природе и создаются ли консорции только по причине выживания самих видов в природе.

Наиболее актуальна сигнальная система, осуществляющая индукцию органо-генетической программы в растительной клетке. Известно в настоящий момент, что грибной алкалоид гипафорин снижает рост корневых волосков. Триптофан-бе-

таин-гипафорин индуцирует дифференциацию клеток растительного компонента в стадии симбиоза. Индолил уксусная кислота влияет на экспрессию генов в растительном компоненте при эктомикоризе. Были обнаружены некоторые гены, экспрессия которых повышалась либо понижалась непосредственно после контакта симбионтов [6; 9]. Нужно отметить, что при внедрении микобионта происходит изменение в экспрессии генов некоторых белков, ассоциированных с клеточной стенкой [10]. Многие грибные метаболиты вызывают защитный ответ растительного компонента.

Так при микоризообразовании у *Picea abies* индуцируются хитиназы и пероксидазы. Хитиназы – часть механизма, позволяющего микобионту проникать в растение, не будучи распознанным как патоген [11; 12]. Грибной компонент постоянно выделяет хитиноподобные элиситоры. Они индуцируют быстрый каскад защитных реакций в клетках ели обыкновенной, включая вывод ионов  $K^+$  и  $Cl^-$ , ввод  $Ca^{2+}$  и  $H^+$ , фосфорилирование 63kDa белка (pp63) и синтез  $H_2O_2$ , начинающиеся через 5 мин. после добавления элиситора. Но хитиназы растительного компонента, выделяемые в апопластное пространство не наносят ущерба микобионту, а эффективно инактивируют хитиновые элиситоры, выделяемые клеточными стенками клеток грибного компонента, путем перевода их в мелкие неактивные единицы (мономеры N-ацетилглюкозамина), не являющиеся элиситорами и не связывающиеся с рецепторами. В этом случае предотвращается распознавание проникновения, не происходят защитные реакции и возможно установление симбиоза [6; 12].

В общем виде преодоление защитных реакций растения при формировании микоризного симбиоза можно представить следующим образом: маскировка или распад элиситоров (деградация хитиновых элиситоров микобионта растительными хитиназами); создание путем транспорта веществ к микобионту дефицита питательных веществ в инфицированной клетке (в отсутствие достаточной ассимиляции, гены количественной устойчивости не экспрессируются); собственно подавление защитных реакций хозяина (физиологическое подавление грибами неизвестно; у паразитов отмечено выделение гликопептидов – супрессивов) [11]. Образование симбиоза требует контролируемых во времени и пространстве генной активности и наличия белков, участвующих в процессах морфогенеза.

### Материалы и методы исследования

В данной работе рассматриваются облигатные эктомикоризные взаимоотношения между грибным и растительным компонентами, что дает предпосылку для установления определенных моментов в схеме сигнальной системы. Немаловажно учитывать косвенные доказательства существования тех или иных взаимосвязей в схемах молекулярных взаимодействий.

В исследованиях нужно учитывать то, что нет специфичных для эктомикоризы генов: все гены одинаковы как для симбиотических, так и для не симбиотических отношений. Но наблюдаются заметные изменения генной экспрессии у обоих партнеров, что предполагает участие генов вегетативного развития в формировании симбиоза [13].

Возможна ситуация, когда меняется трофический статус симбиотических организмов при определенных условиях, что может повлечь за собой изменения в сигнальных системах ответа.

**Цель.** Предложить возможный механизм передачи сигнала от грибного компонента через систему сигнальных каскадов данной клетки в геном для активации ответных реакций растительного компонента.

**Задача.** Рассмотреть возможные молекулярно-генетические аспекты регуляции консортивных связей на модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы».

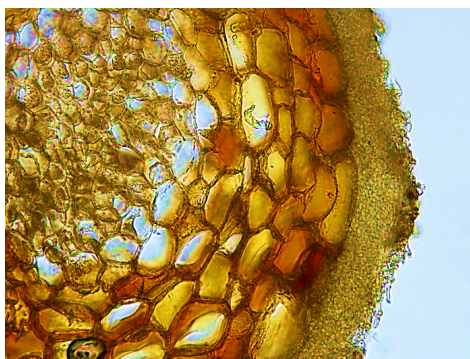
**Объектом** исследований являются эктомикоризные консортивные связи между *Picea abies* и агарикоидными базидиомицетами из трофической группы «облигатные микоризообразователи». Имеются ввиду сбалансированные взаимоотношения между ассоциированными организмами.

Наиболее распространенное определение эндوفитизма – «бессимптомные» ассоциации растений с другими организмами. Наиболее изученной группой эндوفитов являются грибы. Эндофитная активность микоризообразующих грибов характеризуется: контактной зоной, синхронностью развития грибного и растительного организмов, недостаточностью транспорта веществ в направлении растения [2]. Эндофитная активность микоризообразующих грибов многогранна и влечет за собой прямые либо косвенные изменения в анатомии, морфологии, физиологии и биохимии. Никакие ассоциации, образующие биоконплексы, не проходят бессимптомно. Изменения могут быть разного уровня, в том числе в виде экспрессии ранее молчащих генов, и как следствие – значительные анатомические изменения у растительного и грибного компонентов.

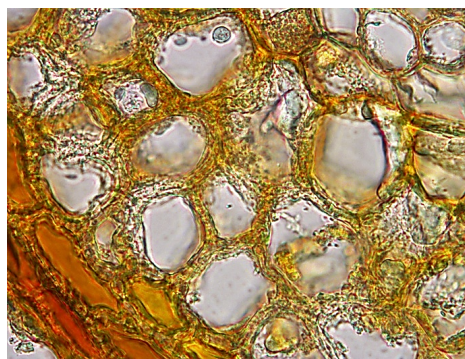
### Результаты исследований

#### *Анатомические доказательства наличия молекулярной регуляции*

На рисунке 1 показана постепенная суберинизация микоризного корневого окончания с течением времени при проникновении грибного компонента. Гидролазы растительного компонента приводят к разрыхлению суберина и его гидролизу (кутиназная реакция) до олигомеров: свободных оксигенированных жирных кислот и спиртов. Пелотоны и арбускулы на рисунке 2 в паренхиме первичной коры увеличивают площадь контакта элиситоров с клеточной мембраной.



**Рисунок 1** – Постепенная суберинизация микоризного корневого окончания с течением времени.  
№ образца 33-08-08-2016



**Рисунок 2** – Пелотоны и арбускулы в паренхиме первичной коры микоризного корневого окончания.  
№ образца 33-08-08-2016

Грибной компонент влияет на формирование проводящей системы и стимулирует деление клеток паренхимы первичной коры корневого окончания. Реакция на внедрение – изменение размеров стелы корня, формирование флоэмы максимально близко к мантии [14].

*Возможная схема передачи сигнала у хвойных растений посредством G-белков*

При рассмотрении микоризных взаимоотношений важным является молекулярный механизм, с помощью которого гриб оказывает воздействие на регуляцию синтеза определенных белков в растении. Основываясь на литературных данных, можно представить следующую последовательность событий.

Первый этап – поступление сигнала от грибного компонента. В ответ на поступивший сигнал происходит выделение растительным компонентом в окружающую среду хитиназы. Результатом действия хитиназы является появление олигомеров N-ацетилглюкозамина. С другой стороны, сигнал может запускаться благодаря действию грибной целлюлазы и появлению олигосахаридов. В свою очередь, было показано, что N-ацетилглюкозамин и олигосахариды могут выполнять элиситорную функцию и связываться со специфическим рецептором на поверхности растительной клетки [15]. Нековалентное взаимодействие внешнего участка рецептора с сигнальной молекулой, поступающей из среды, может приводить к изменению конформации рецепторного белка, которое передается на внутренний, цитоплазматический участок [1]. В свою очередь, сигнал с цитоплазматического участка будет передаваться на G-белок. Этот белок служит преобразователем сигнала и передает сигнальный конформационный импульс на стартовый фермент, специфичный для данной сигнальной системы [16; 17]. Одним из унифицированных звеньев сигнальных систем являются протеинкиназы, которые активируются продуктами стартовых сигнальных реакций или их производными [18]. Белки, фосфорилированные протеинкиназами, передают сигнал на белковые факторы регуляции транскрипции. Таким образом, благодаря протеинкиназам сигнал может передаваться в ядро, где будет регулироваться экспрессия определенных генов [19].

В пользу существования такой схемы у хвойных растений свидетельствуют следующие факты: – полный репертуар субъединиц G-белка у нескольких видов хвойных был идентифицирован *in silico*; – полноразмерные кодирующие области *P. abies* одной G $\alpha$ -, одной G $\beta$ - и четырех G $\gamma$ -субъединиц были клонированы и секвенированы [18]; – для хвойных растений показано выделение хитиназ во внешнюю среду, по мнению авторов работы [20], продуцируются хитиназы I, II и IV класса.

Следует отметить, что подобную схему для передачи сигнала используют и фитопатогенные грибы, например, *Cryphonectria parasitica*. Этот гриб является раневым паразитом, его споры инфицируют ветви и стволы через различные повреждения растительных тканей, после чего распространяясь по лубу, камбиальному слою и затем по внешним слоям заболони, гриб образует на поверхности повреждения в виде язв. Участки дерева выше точки инвазии погибают из-за блокирования обмена веществ между органами растения. У *Cryphonectria parasitica* клонированы два гена, кодирующие  $\alpha$ -субъединицу G-белка gpg-1 и gpg-2. Продукт первого гена – белок GPG-1. При заражении гиповирусом уровень белка GPG-1 снижался, что вызывало редукцию мицелиального роста, снижение активности лакказы, а также нарушалась секреция целлюлазы. Авторы работы [21] полагают, что фосфорилированный белок G $\alpha$  активирует аденилатциклазу, в результате чего

образуется цАМФ, которая, в свою очередь, приводит к индукции экспрессии генов, необходимых для патогенеза.

В тоже время рядом авторов для растений предлагается видоизмененная схема передачи сигнала с участием G-белков. Эта модель предполагает, что *Gα* субъединица связана с ГТФ по умолчанию [22]. Считают, что G-белки растений, связанные с ГТФ, не являются по своей природе активными, а функциональная активация достигается за счет фосфорилирования, опосредованного протеинкиназами.

В классической модели ГТФ-связанные G-белки являются активными, однако, по мнению авторов гипотезы, конститутивно активный G-белок не является идеальным кандидатом на роль сигнальной молекулы. Согласно их модели, связывание ГТФ с субъединицей *Gα* приводит к изменению конформации гетеротримера таким образом, что взаимодействующие молекулярные поверхности двух функциональных модулей (*Gα* и *Gβγ*) подвергаются воздействию нижестоящих эффекторов. Вероятными кандидатами на осуществление этого фосфорилирования является ряд рецептороподобных киназ, которые, как было показано, физически или генетически взаимодействуют с субъединицами G-белка [23; 24; 25; 26]. Прекращение передачи сигналов в данной модели контролируется не гидролизом ГТФ до ГДФ, а дефосфорилированием, опосредованным протеинфосфатазами. Хотя в растениях фосфатазы не так распространены, как киназы, их уровень достаточно высокий. Следует отметить, что последовательности каталитических субъединиц фосфатазы, идентифицированы в протеоме арабидопсиса [27]. Первоначально считалось, что протеинфосфатазы не обладают специфичностью и просто уравнивают фосфорилирование в режиме «домашнего хозяйства», однако, в некоторых исследованиях было показано, что многие фосфатазы весьма специфичны [28]. Кроме того, в литературе имеются данные о прямом взаимодействии между *Gβ*-субъединицей арабидопсиса и протеинфосфатазой PP2C52 [29]. Очевидно, для создания точной модели передачи сигнала в растениях понадобится ряд дополнительных исследований.

#### *Возможная схема работы хелатных комплексов*

Скорее всего, помимо механизма сигнальной системы, в консортивных связях существует и барьерная функция у эктомикоризы. В консортивных взаимоотношениях могут быть особенности с поступлением тяжелых металлов в клетку. Хотя известно, что специфических механизмов транспорта тяжелых металлов в клетку не выявлено [30]. Тяжелые металлы могут хелатироваться под воздействием низкомолекулярных веществ (сахаров, аминокислот и органических кислот). С другой стороны, грибным компонентом (возможно гломалин) связываются ионы тяжелых металлов в почве [31]. Этим можно объяснить высокое содержание ионов свинца в почвенных горизонтах с микоризными корневыми окончаниями.

Внеклеточные хелатированные комплексы тяжелых металлов в том числе и свинца осаждаются на поверхности микоризных корневых окончаний под действием метаболитов грибного и растительного компонентов. Кроме того, полисахариды клеточной стенки могут также образовывать внутренние хелатированные комплексы с тяжелыми металлами. Эти эффекты создают условия гипераккумулятора, вызывая разность потенциалов по разные стороны плазмалеммы. Эта величина, вероятно, более-менее одинаковая, учитывая стабильность концентрации содержания соединений свинца в почвенных горизонтах с наибольшей биомассой микоризных корневых окончаний. В итоге хелатированные свинцовые комплексы

могут обеспечивать стабильность работы сигнальных рецепторов и молекул переносчиков в активном транспорте через плазмалемму.

*Возможное значение рН в молекулярных механизмах*

Величина рН является управляющей переменной при связывании металла органическим веществом.

Результаты химических анализов корневых окончаний *Picea abies* представлены в таблице 1. Подвижность хелатных комплексов свинца возрастает с понижением рН почвенных горизонтов. В условиях низкого рН (<6) при концентрации свинца, равной 1 мкг/л, доминирующей формой является свободный ион  $Pb^{2+}$ , который в последующем легко образует хелатные комплексы. Осаждение свинца в почвах может происходить в тех случаях, когда его концентрация в растворе превышает 4 мг/л при рН 4 и приблизительно 0,2 мг/л при рН 8.

Адсорбция  $Pb^{2+}$  происходит по механизму ионного обмена при рН ниже 6 с образованием устойчивых внутрисферных хелатных комплексов. Так, при рН 3 концентрация свободного иона  $Pb^{2+}$  составляет около 70%.

Таблица 1 – Результаты химических анализов корневых окончаний *Picea abies*

Пробная площадь	Почвенный горизонт	Биомасса корневых окончаний, среднее значение, г на почвенную пробу	Результаты химических анализов		
			Органическое вещество, %	рН	Содержание свинца и его соединений, мг/кг
Фоновая зона, пробная площадь № 1	Ad	1,03	81,53	4,01	10,7807
	A <sub>1</sub>	0,75	5,12	7,09	11,8242
	A <sub>2</sub> B	0,31	4,59	3,47	6,9349
Импактная зона, пробная площадь № 2	A <sub>1</sub>	1,04	33,73	3,50	12,2706
	A <sub>2</sub> B	0,79	8,14	6,74	14,5419

Содержание свинца в почвенных горизонтах с высокой биомассой микоризных корневых окончаний варьирует в пределах 10–15 мг/кг. Из литературных источников известно, что концентрация свинца в земной коре и даже однотипных породах сильно варьирует [32].

При высоких рН свинец осаждается в почве в виде гидроксидов, фосфатов, карбонатов. При низких рН возможен переход его в более растворимую форму и участие в образовании хелатных комплексов [30].

### Заключение

Регуляция консортивных связей в природе – это комплексный процесс, в основе которого лежат молекулярные механизмы анатомических, физиологических и биохимических изменений грибного и растительного компонентов. Эти изменения базируются на метаболической модели молекулярной регуляции, которая имеет общие подходы и черты, но отличаются в зависимости от типа консортивных взаимодействий в биоконкомплексах: эктомикоризные консортивные взаимодействия, от видов организмов, вступающих во взаимодействие. Это звено промежуточное для возникновения совершенно нового организма, у которого все консортивные взаимодействия дают новые свойства, обеспечивающие выживание в экстремальных условиях.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. **Тарчевский, И. А.** Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – М. : Наука. – 2002. – 294 с.
2. **Воронина, Е. Ю.** Микоризы в наземных экосистемах: экологические физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов / Е. Ю. Воронина // Микология сегодня / Ю. Т. Дьякова; под общ. ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеевой. – Т. 1. – М. : Национальная академия микологии, 2007. – 376 с.
3. **Sebastiana, M.** Metabolomics and transcriptomics to decipher molecular mechanisms underlying ectomycorrhizal root colonization of an oak tree / M. Sebastiana, A. Gargallo-Garriga, J. Sardans, M. Pérez-Trujillo, F. Monteiro, A. Figueiredo, M. Maia, R. Nascimento, M. Sousa Silva, A. N. Ferreira, C. Cordeiro, A. P. Marques, L. Sousa, R. Malhó, J. Peñuelas // Scientific Reports. – 2021. – Vol. 11. – P. 1–16.
4. **Koide, R. T.** Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis / R. T. Koide, R. P. Schreiner // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1992. – Vol. 43. – P. 557–581.
5. **Bècard, G.** Partner communication in the arbuscular mycorrhizal interaction / G. Bècard, S. Kosuta, M. Tamasloukht, N. Séjalon-Delmas, C. Roux // Canadian journal of botany. – 2004. – Vol. 82. – P. 1186–1197.
6. **Martin, F.** Developmental cross talking in the ectomycorrhizal symbiosis: signals and communication genes / F. Martin, S. Duplessis, F. Ditengou, H. Lagrange, C. Voiblet, F. Lapeyrie // New Phytologist. – 2001. – Vol. 151. – P. 145–154.
7. **Gianinazzi-Pearson, V.** Molecular dialogue in arbuscular mycorrhiza: exploring the symbiotic cell programmer / V. Gianinazzi-Pearson, L. Brechenmacher, S. Weidmann, L. Sanchez // Biology of plant-microbe interactions. – 2004. – Vol. 4. – P. 453–459.
8. **Kosuta, S.** Diffusible factors from arbuscular mycorrhizal fungi elicit early nodulin gene expression in *Medicago truncatula* / S. Kosuta, M. Chabaud, G. Lougnon, C. Gough, J. Denarie, D. G. Barker, G. Becard // Biology of plant-microbe interactions. – 2004. – Vol. 4. – P. 347–350.
9. **Gay, G.** Role of fungal auxin in the ectomycorrhizal symbiosis / G. Gay, M. S. Reddy, A. K. Pandey, D. Melayah, C. Raffier, V. Charvet-Candela, S. Hitchin, J. C. Debaud, R. Marmeisse // Biology of plant-microbe interactions. – 2004. – Vol. 4. – P. 398–401.
10. **Martin, F.** Cell wall proteins of the ectomycorrhizal Basidiomycetes *Pisolithus tinctorius*: identification, function and expression in symbiosis / F. Martin, P. Laurent, D. de Carvalho, C. Voiblet, R. Balestrini, P. Bonfante, D. Tagu // Fungal Genetics and Biology. – 1999. – Vol. 27. – P. 161–174.
11. **Hahn, M.** Signal and nutrient exchange at biotrophic plant-fungus interfaces / M. Hahn, K. Mendgen // Current opinion in plant biology. – 2001. – Vol. 4 (4). – P. 322–327.
12. **Harrison, M. A.** Helical interactions and membrane disposition of the 16-kDa proteolipid subunit of the vacuolar H (+)-ATPase analyzed by cysteine replacement mutagenesis / M. A. Harrison, J. Murray, B. Powell, Y. I. Kim, M. E. Finbow, J. B. Findlay // Biological chemistry. – 1999. – Vol. 274 (36). – P. 25461–25470.
13. **Voiblet, C.** Identification of symbiosis-regulated genes in *Eucalyptus globulus* – *Pisolithus tinctorius* ectomycorrhiza by differential hybridization of arrayed cDNAs / C. Voiblet, S. Duplessis, N. Encelot, F. Martin // Plant Journal. – 2001. – Vol. 25. – P. 181–191.
14. **Колмаков, П. Ю.** Формирование и развитие эндоассоциаций / П. Ю. Колмаков, Е. В. Антонова // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2021. – № 4. – С. 45–52.
15. **Hebe, G.** Initial signaling processes induced by elicitors of ectomycorrhiza-forming fungi in spruce cells can also be triggered by G-protein-activating mastoparan and protein phosphatase-inhibiting cantharidin / G. Hebe, A. Hager, P. Salzer // Plantae. – 1999. – Vol. 207. – P. 418–425.
16. **Hackenberg, D.** G-alpha and regulator of G-protein signaling (RGS) protein pairs maintain functional compatibility and conserved interaction interfaces throughout evolution despite frequent loss of RGS proteins in plants / D. Hackenberg, M. R. McKain, S. G. Lee, S. Roy Choudhury, T. McCann, S. Schreier, A. Harkess, J. C. Pires, G. K. Wong, J. M. Jez, et al. // New Phytology. – 2016. – Vol. 216. – P. 562–575.
17. **Pandey, S.** Heterotrimeric G-protein regulatory circuits in plants: Conserved and novel mechanisms / S. Pandey // Plant Signal Behavior. – 2017. – Vol. 12 (6). – P. 1–3.
18. **Vries, S.** Heterotrimeric G-proteins in *Picea abies* and their regulation in response to Heterobasidion annosum s.l. infection. / S. de Vries, M. Nemesio-Gorrioz, P. B. Blair, et al. // BMC Plant Biology. – 2015. – Vol. 15. – 287 p.
19. **Bender, K. W.** Plant G-protein activation: connecting to plant receptor kinases / K. W. Bender, C. Zipfel // Cell Research. – 2018. – Vol. 28 (7). – P. 697–698.
20. **Islam, M. A.** Conifer chitinases / M. A. Islam, R. N. Sturrock, A. K. M. Erkamodoullah // The American Journal of plant science and biotechnology. – 2011. – Vol. 5 (1). – P. 22–36.

21. **Tudzynski, B.** Genetics of Phytopathology: Pathogenicity Factors and Signal Transduction in Plant-pathogenic Fungi / B. Tudzynski, P. Tudzynski // Progress in Botany. – 2002. – Vol. 63. – P. 163–188.
22. **Trusov, Y.** Plant G-Proteins Come of Age: Breaking the Bond with Animal Models / Y. Trusov, J. R. Botella. // Frontiers in chemistry. – 2016. – Vol. 4 (24). – P. 1–9.
23. **Choudhury, S. R.** Specific subunits of heterotrimeric G proteins play important roles during nodulation in soybean / S. R. Choudhury, S. Pandey // Plant physiology. – 2013. – Vol. 162 (1). – P. 522–533.
24. **Liu, J.** Reducing sphingolipid synthesis orchestrates global changes to extend yeast lifespan / J. Liu, X. Huang, B. R. Withers, E. Blalock, K. Liu, R. C. Dickson // Aging cell. – 2013. – Vol. 12 (15). – P. 833–874.
25. **Aranda-Sicilia, M. N.** Heterotrimeric G proteins interact with defense-related receptor-like kinases in Arabidopsis / M. N. Aranda-Sicilia, Y. Trusov, N. Maruta, D. Chakravorty, Y. Zhang, J. R. Botella // Plant Physiology. – 2015. – Vol. 188. – P. 44–48.
26. **Maruta, N.** Membrane-localized extra-large G proteins and G $\beta\gamma$  of the heterotrimeric G proteins from functional complexes engaged in plant immunity in Arabidopsis / N. Maruta, Y. Trusov, E. Brenya, U. Parekh, J. R. Botella // Plant Physiology. – 2015. – Vol. 167 (3). – P. 1004–1016.
27. **Kerk, D.** The complement of protein phosphatase catalytic subunits encoded in the genome of Arabidopsis / D. Kerk, J. Bulgrien, D. W. Smith, B. Barsam, S. Veretnik, M. Gribskov // Plant Physiology. – 2002. – Vol. 129 (2). – P. 908–933.
28. **Uhrig, R. G.** Arabidopsis PPP family of serine/threonine protein phosphatases: many targets but few engines / R. G. Uhrig, A. M. Labandera, G. B. Moorhead // Trends plant science. – 2013. – Vol. 18. – P. 505–513.
29. **Tsugama, D.** Arabidopsis heterotrimeric G protein  $\beta$  subunit, AGB $_1$ , regulates brassinosteroid signaling independently of BZR $_1$  / D. Tsugama, L. Shenkui, T. Takano // Experimental Botany. – 2013. – Vol. 64 (11). – P. 3213–3223.
30. **Титов, А. Ф.** Тяжелые металлы и растения / А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН. – 2014. – 194 с.
31. **Gonzalez-Chavez, M. C.** The role of glomalin, a protein produced by arbuscular mycorrhizal fungi, in sequestering potentially toxic elements / M. C. Gonzalez-Chavez // Environmental Pollution. – 2004. – Vol. 130 (3). – P. 317–323.
32. **Рязанов, С. С.** Пространственно-статистический анализ содержания и подвижности тяжелых металлов в гумусовых горизонтах почв Республики Татарстан : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.13 / С. С. Рязанов ; Башкирский государственный аграрный университет. – Казань, 2019. – 23 с.

Поступила в редакцию 15.12.2022 г.

Контакты: ravel\_kolmakov@list.ru (Колмаков Павел Юрьевич, Жерносеков Дмитрий Данилович)

**Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. POSSIBLE MOLECULAR MECHANISMS OF REGULATION OF CONSORTIVE RELATIONS IN THE SYSTEM “*PICEA ABIES* – ECTOMYCORRHIZAL FUNGI”**

*In the paper obligate ectomycorrhizal relationships between fungal and plant components have been considered using the system “Picea abies – ectomycorrhizal fungi”. A number of metabolic mechanisms for regulation of these relations in the system have been proposed: signal transmission in coniferous plants through G-proteins, possible involvement of chelate complexes, and the influence of pH values in molecular mechanisms.*

**Keywords:** sensory complexes, transmembrane receptors, signal cascades, mycorrhiza, suberinization.