



## СОВРЕМЕННАЯ СИСТЕМАТИКА КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ

Баймиев Ан.Х., Гуменко Р.С., Матниязов Р.Т., Чубукова О.В., Баймиев Ал.Х.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра Российской академии наук  
Россия, Республика Башкортостан, 450054, г. Уфа, пр. Октября, 71, e-mail: baymiiev@anrb.ru

### Резюме

Кратко изложены основные исторические моменты возникновения и совершенствования систематики клубеньковых бактерий. Приведено современное состояние таксономии данных бактерий. Уделено определенное внимание биоварам клубеньковых бактерий. Описаны множественные случаи выявления все новых бактерий в клубеньках бобовых растений. Список цитированной литературы составил 191 публикацию.

### Оглавление

Становление систематики клубеньковых бактерий	136
Современное состояние систематики клубеньковых бактерий	140
Биовары	144
Новые ризобии	145
Литература	147

### *Становление систематики клубеньковых бактерий*

Микроорганизмы, способные вступать в азотфиксирующий симбиоз с бобовыми растениями, были впервые обнаружены в девятнадцатом веке. Характерной особенностью данного симбиоза является формирование на корнях бобовых растений особых структур – клубеньков – в которых бактерии превращаясь в бактериоиды, проводят фиксацию атмосферного азота. Впервые чистую культуру клубеньковых бактерий получил Бейеринк в 1888 году из суспензии клубеньков и назвал их *Vacillus radicola*. Данный изолят способный формировывать клубеньки на корнях *Pisum* и *Vicia* позднее был переименован в *Rhizobium leguminosarum* (Frank, 1889) и описания данных бактерий были внесены в определитель Берджи, который играл фундаментальную роль в таксономии ризобий вплоть до 1980 года, когда виды клубеньковых бактерий были официально утверждены в Международном журнале Систематической Бактериологии (International

Journal of Systematic Bacteriology, (IJSB)) и включены в список Шкермана (Skerman et al., 1980). В издании 1974 года определителя бактерий Берджи все бактерии, которые формировали клубеньки на корнях бобовых, были включены в единственный род *Rhizobium* в пределах семейства *Rhizobiaceae* (Conn, 1938). В состав данного рода входили четыре быстрорастущих вида: *R. leguminosarum* (Frank, 1889), *R. phaseoli*, *R. trifolii*, и *R. meliloti* (Dangeard, 1926) и две медленно растущих: *R. japonicum* (Buchanan, 1926) и *R. lupini* (Eckhardt et al., 1931). В данном определителе при описании бактерий было отмечено лишь небольшое количество фенотипических признаков и авторы указывали, что основополагающим фактором в классификации послужила их хозяйская специфичность (Jordan, Allen, 1974). Таким образом, *R. leguminosarum* рассматривался как микросимбионт вики, гороха и чечевицы; *R. phaseoli* - фасоли; *R. trifolii* - клевера; и *R. meliloti* - люцерны (Jordan, Allen, 1974). Медленно растущие виды *R. lupini* (Eckhardt et al., 1931) были способны к формированию клубеньков у

люпина, а *R. japonicum* (Buchanan, 1926), главным образом у сои (Jordan, Allen, 1974). Подобное малое количество видов по сравнению, например, с представителями рода *Pseudomonas*, для которых в том же самом издании определителя Берджи было зарегистрировано 29 видов, делало очевидным, что разнообразие ризобий недооценено, вероятно, из-за малого количества проанализированных видов бобовых растений и недостаточного внимания микробиологов к фенотипическим характеристикам в анализе этой группы бактерий.

С начала описания первых видов клубеньковых бактерий до существенных изменений в классификации внутри семейства *Rhizobiaceae*, когда *R. japonicum* был переведен в новый род *Bradyrhizobium* прошло почти 100 лет. Вновь описанный род включал медленно растущие виды (Jordan, 1982), которые были зарегистрированы в первом издании Определителя бактерий Берджи (Jordan, 1984).

Однако, хотя в 1982 году был описан новый вид ризобий *R. loti* (Jarvis et al., 1982), а вид *R. meliloti* был утвержден в составе данного рода, это все равно не привело к увеличению числа видов ризобий, поскольку *R. phaseoli* и *R. trifolii* были объединены с видом *R. leguminosarum* (Jordan 1984). Необходимо отметить, так как таксономические изменения, зарегистрированные в определителе Берджи не являются официальными, *R. phaseoli* и *R. trifolii* оставались отдельными видами вплоть до 2008, когда их таксономический статус был пересмотрен: *R. leguminosarum* и *R. phaseoli* были признаны как отдельные виды, а *R. trifolii* вошел в состав вида *R. leguminosarum* в качестве отдельного биовара (Ramirez-Bahena et al., 2008).

Рассматривая таксономический статус видов ризобий после столетней эволюции систематики, можно видеть, что симбиотические критерии в систематике ризобий приносили путаницу при определении видов. Тем более, было обнаружено, что симбиотические антигенные детерминанты кодируются у быстрорастущих клубеньковых бактерий на плаزمиде (Zurkowski, Lorkiewicz, 1979) и их автоконтингентный характер делает симбиотический критерий неподходящим инструментом для классификации и идентификации ризобий, хотя имеет большое значение при анализе их разнообразия. Несмотря на это симбиотические характеристики не были исключены из таксономии ризобий и применялись в течение многих десятилетий и поэтому эти критерии все еще рассматривают как минимальные стандарты для описания видов клубеньковых бактерий.

Несмотря на дефицит таксономических критериев в группе клубеньковых бактерий, с 1980

года их таксономическая схема начала изменяться. После публикации списков названий бактерий (Skerman et al., 1980) большинство видов ризобий были официально описаны в IJSB. До этого момента только описания вида *R. loti* (Jarvis et al., 1982) и рода *Bradyrhizobium* (Jordan, 1982) были официально опубликованы в этом журнале. С этого момента это стало касаться всех вновь описываемых видов бактерий. Хотя есть и исключение, например *Bradyrhizobium elkanii*, медленно растущий вид клубеньковых бактерий, формирующий клубеньки на корнях сои, не публиковался в IJSB (Kuykendall et al., 1992).

В 1984 году было обнаружено, что на сое могут формировать клубеньки наряду с медленно растущими и быстрорастущие клубеньковые бактерии. Данный вид был обозначен как *R. fredii* и был официально зарегистрирован (Scholla, Elkan, 1984). Данное событие не только показало возможность образования клубеньков на одном растении разными видами ризобий, но также привнесло нумерическую таксономию в систематику ризобий, увеличив число критериев используемых для определения видов. Это также сыграло большое значение в реклассификации *R. fredii* в новый род *Sinorhizobium* (Chen et al., 1988). С тех пор число фенотипических характеристик при описании новых таксонов увеличивалось. Таким образом были описаны *R. galegae*, изолированные из клубеньков растений рода *Galega* (Lindström, 1989), *R. huakuii*, изолированные из клубеньков астрагала (Chen et al., 1991) и род *Azorhizobium*, типовой вид которого *A. caulinodans* формирует клубеньки на стеблях *Sesbania rostrata* (Dreyfus et al., 1988).

Хотя при описании рода *Azorhizobium* уже применялись молекулярно-биологические методы, такие как рРНК-ДНК-гибридизация, фенотипические и симбиотические характеристики оставались еще главными индикаторами, используемыми в определении разнообразия ризобий.

Середина 80-х годов прошлого века ознаменовалась началом масштабного применения молекулярнобиологических методов для систематики клубеньковых бактерий. Так, С.Р. Woese и др. (1984), используя последовательности 16S рибосомного гена для классификации бактерий, поместили ризобии в пределах альфа-группы Proteobacteria. Начиная с 1991 года, минимальный стандарт для утверждения новых видов ризобий и *Agrobacterium* стал включать определение последовательностей 16S рибосомных генов, а также ДНК-ДНК или рРНК-ДНК – гибридизацию, ПДРФ - полиморфизм длины рестрикционных фрагментов (RFLP, Restriction

fragment length polymorphism) и MLEE (Multi-Locus Enzyme Electrophoresis) анализы и описание симбиотических особенностей (Graham et al., 1991).

Первым видом, описанным на основании последовательности 16S рРНК является *R. tropici* (Martinez-Romero et al., 1991). С этого времени последовательности 16S рРНК были включены во все описания или реклассификации различных таксонов в пределах семейства Rhizobiaceae и повторная классификация *R. fredii* в род *Sinorhizobium* также была подтверждена анализом последовательности фрагмента 16S рибосомного гена (Jarvis et al., 1992). В 1993 году две различные научные команды опубликовали филогенетический анализ семейства Rhizobiaceae на основе последовательностей данного гена (Willems, Collins, 1993; Yanagi, Yamasato, 1993). Хотя никакие таксономические изменения на основе полученных данных не были приняты, была подтверждена близость видов рода *Rhizobium*, описанных до 1993, филогенетическое родство *Rhizobium* с *Agrobacterium* и более явное филогенетическое расхождение *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium* и *Phyllobacterium*. Кроме того, было доказано существование двух филогенетических групп в пределах *Rhizobium* и в 1997 году некоторые виды были переведены в род *Mesorhizobium*, который включает виды ризобий имеющие промежуточный темп роста между *Rhizobium* и *Bradyrhizobium*. В новый род были переведены *R. loti*, *R. huakuii*, *R. ciceri*, *R. mediterraneum* и *R. tianshanense* (Jarvis et al., 1997).

В 1998 Velazquez E. с соавторами провели анализ профилей низкомолекулярных РНК (LMW RNA) представителей семейства Rhizobiaceae, который также подтвердил правильность разделения рода *Mesorhizobium* от *Rhizobium* и *Bradyrhizobium* (Velazquez et al., 1998). В дальнейшем эти профили низкомолекулярных РНК были предложены как генетические маркеры для дифференциации родов и видов ризобий и исследования их генетического разнообразия (Jarabo-Lorenzo et al., 2003; del Villar et al., 2008). Например, в том же самом году (1998), с использованием данного метода был обнаружен новый представитель группы клубеньковых бактерий. Им стала *Allorhizobium undicola*, изолированная из клубеньков *Neptunia natans* произрастающей в Сенегале (de Lajudie et al., 1998).

Более существенные изменения в таксономии ризобий начали происходить начиная с 2000 года, когда количество описываемых видов стало увеличиваться по экспоненте. Повторной классификации подверглись например *Agrobacterium* и *Allorhizobium*. Данные роды Young J.M. и др. в официальном издании бактериальной систематики в Международном журнале Систематической и Эволюционной Микробиологии (IJSEM) предложили

объединить с родом *Rhizobium* (Young et al., 2001). После этой реклассификации род *Rhizobium* стал самым большим родом семейства Rhizobiaceae, но многие исследователи не приняли данное новшество и название *Agrobacterium* все еще используется фитопатологами.

По мнению некоторых исследователей повторная классификация была оправдана лишь в случае вида *Agrobacterium rhizogenes* тесно связанного с видом *R. tropici* на основании последовательностей 16S рибосомных генов (Sawada et al., 1993; Young et al., 2001; Velazquez et al., 2005). Однако, так как предложение Young J.M. и соавт. было издано в IJSEM (International journal of systematic and evolutionary microbiology), эти изменения в настоящее время являются официальными и таксономический статус этих родов может быть изменен только повторной их регистрацией в том же самом журнале.

Номенклатурные изменения затронули и род *Sinorhizobium*, который был переименован в *Ensifer*. После нескольких запросов о мнении (мнение 84), посланном в IJSEM (Willems et al., 2003; Young, 2003), Судебная Комиссия Международного комитета по Систематике Прокариот (2008) решила, что *Ensifer* – более правильное название для рода (Casida, 1982), так как его представители были официально описаны раньше *Sinorhizobium*, являясь тесно связанными с этим родом на основании последовательности 16S рибосомного гена. Но Подкомитет по таксономии *Agrobacterium* и *Rhizobium* Международного комитета по систематике прокариот (ICSP) публично не согласился с этим выводом (Young, 2010). И данный вопрос пока окончательно не решен.

Эти изменения ясно показали, что после 1990 г., ген 16S рибосомной РНК стал самым важным маркерным геном. На основании сравнительного анализа данного гена роды из семейства Rhizobiaceae были переведены в другие семейства, а также был создан новый порядок "Rhizobiales", предложенный в определителе Берджи (Kuykendall et al., 2005). Однако данное название нельзя считать официальным, поскольку существует ранее утвержденное название порядка Нурфомикробiales, который включают семейство Нурфомикробiaceae, содержащий род *Azorhizobium*. Данный порядок содержит симбиотические, патогенные и сапрофитные бактерии, распределенные в нескольких семействах, включая семейство Rhizobiaceae. Это семейство официально включает роды *Rhizobium* и *Ensifer*, хотя в определителе Берджи роды *Agrobacterium* и *Allorhizobium* также все еще включены в данное

семейство, а род *Sinorhizobium* считается отличающимся от *Ensifer*.

В определителе Берджи было предложено новое семейство, названное Phyllobacteriaceae (Mergaert, Swings, 2005) которое в дальнейшем было официально утверждено (Validation list No. 107 2006). Данное семейство содержит роды *Phyllobacterium* и *Mesorhizobium* вместе с несколькими несимбиотическими родами. Род *Bradyrhizobium* был включен в новое семейство Bradyrhizobiaceae, название которого является также неправильным, поскольку существует семейство Nitrobacteraceae, которое было описано раньше и включает род *Nitrobacter*, тесно связанный с *Bradyrhizobium* (Garrity et al., 2005).

Эти новые таксономические перестановки ризобий были основаны на анализе единственного гена, у которого, несмотря на их важность в бактериальной классификации, есть ограничения при разделении близкородственных видов ризобий (Rivas et al., 2004; Valverde et al., 2006; Ramirez-Bahena et al., 2008). Поэтому для идентификации микроорганизмов на уровне видов в различных группах бактерий были выбраны несколько так называемых генов домашнего хозяйства (ГДХ) (housekeeping genes) (Maiden, 2006). При анализе клубеньковых бактерий первыми такими генами были *recA* и *atpD* (Gaunt et al., 2001). В настоящее время они секвенированы у большинства исследованных ризобий, что показало их пригодность для использования в систематике многих видов клубеньковых бактерий, у которых последовательности 16S рибосомного гена имеют незначительные различия (Valverde et al., 2006; Ramirez-Bahena et al., 2008). Анализ подобных генов сделал возможным создание новых схем для идентификации и филогенетического анализа бактерий, одними из которых являются MLSA (multilocus sequence analysis) и MLST (multilocus sequence typing). С применением данных методик были проведены филогенетические исследования конкретных групп ризобий, таких как *Ensifer* (Martens et al., 2007, 2008; van Berkum et al., 2006), *Bradyrhizobium* (Vinueza et al., 2008; Rivas et al., 2009), и *Rhizobium* (Ribeiro et al., 2009).

Специальным комитетом по переоценке определения видов было предложено, что "виды должны быть идентифицируемы легкодоступными методами (фенотипическими, геномными)" и что одним из таких многообещающих подходов является определение минимума генов домашнего хозяйства (Stackebrandt et al., 2002). Предполагается, что анализ около пяти подходящих генов домашнего хозяйства могло бы быть достаточным для надежной классификации. Поэтому в последних

описаниях новых видов ризобий, проводится анализ, по крайней мере, двух генов домашнего хозяйства, чтобы определить вид бактерии с наибольшей степенью родства, прежде чем выполнить ДНК-ДНК гибридационный анализ (Zeigler, 2003). Хотя нет никаких исчерпывающих таксономических исследований в анализе идентичности генов домашнего хозяйства штаммов внутри одного вида и видов внутри одного рода, но результаты, полученные на сегодняшний день, показывают, что штаммы с идентичностью генов домашнего хозяйства меньше 95% относятся к разным видам. Поэтому для описания видов ризобий в настоящее время требуется анализ нескольких ГДХ, хотя никаких прямых указаний по этому поводу последним собранием Подкомиссии по таксономии *Agrobacterium* и *Rhizobium* дано не было (Lindstrom, Young, 2008). Кроме того анализ ГДХ очень полезный инструмент для исследований филогении, биологической вариабельности и биогеографии бактерий (Alexandre et al., 2008; Zhang et al., 2008; Alvarez-Martinez et al., 2009; Lu et al., 2009).

В настоящее время, в таксономических исследованиях многих групп бактерий, включая ризобии, широкое применение начал находить анализ 23S-16S межгенного транскрибируемого спейсера (МТС) (Kwon et al., 2005). Было показано, что идентичность последовательностей МТС у видов ризобий меньше 95% (Willems et al., 2001; Valverde et al., 2006) и, поэтому, они часто используются в описании видов (Rivas et al., 2004; Gu et al., 2008; Han et al., 2008; Ramirez-Bahena et al., 2008; 2009). Различия в последовательностях и присутствие вставок в пределах некодирующих областей в МТС являются хорошим инструментальным средством для анализа разнообразия (Laguerre et al., 2003; Iglesias et al., 2007; Safronova et al., 2007; Menna et al., 2009).

Анализ различных филогенетических маркерных генов (16S рРНК, МТС, ГДХ) выявил одно из самых важных находок в таксономии ризобий, а именно существование штаммов типичных видов ризобий, которые неспособны к формированию клубеньков на корнях бобовых растений. Первым описанным видом "ризобии", неспособной к клубенькообразованию, стал *Sinorhizobium morelense* (Wang et al., 2002). Впоследствии было выделено много других видов, например, такие как *R. daejeonense* (Quan et al., 2005) и *R. selenitireducens* (Hunter et al., 2007), которые были выделены из биореактора обработки цианидом и из биореактора для восстановления селенатов до элементного красного селена, соответственно. *R. skierniewicense* были изолированы из опухолевых образований

хризантем, *R. alarii* (Berge et al. 2009) и *R. pseudoryzae* (Zhang et al., 2011a) - из ризосферы растений, *R. oryzae* из тканей корней растений (Peng et al., 2008), *R. soli* – из почвы (Yoon et al., 2010). Эти результаты показывают, что разнообразие ризобий выше, чем когда-либо предполагалось и что эти микроорганизмы присутствуют в очень разнообразных экосистемах (Velazquez et al., 2010).

**Современное состояние систематики клубеньковых бактерий**

Учитывая все таксономические преобразования в систематике ризобий, на сегодняшний день она включает несколько семейств и родов. Полный список видов ризобий постоянно обновляется и регистрируется согласно положений в номенклатуре в списке прокариотических названий,

куруемого доктором Euzéby J.P. (<http://www.bacterio.cict.fr>), а также на Новозеландском сайте современной таксономии ризобий, куратором которого является доктор Weir B.S. (<http://www.rhizobia.co.nz/taxonomy/rhizobia.html>).

**Класс альфа-Протеобактерии**

Порядок Rhizobiales

Семейство Rhizobiaceae

Род *Rhizobium*

Род *Rhizobium* (Frank, 1889) (из латинского «живущий в корне») в течение многих лет включал в себя все известные клубеньковые бактерии. В дальнейшем на основании филогенетического анализа некоторые виды были переведены в другие таксоны. В настоящее время род содержит 31 вид клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Род и вид растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>R. alarii</i>		Berge et. al., 2009
<i>R. alkalisoli</i>	<i>Caragana</i>	Lu et al., 2009a
<i>R. cellulosityticum</i>	<i>Medicago</i>	Garcia-Fraile et al., 2007
<i>R. daejeonense</i>		Quan et al., 2005
<i>R. endophyticum</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Lopez-Lopez et al., 2010
<i>R. etli</i>	<i>Phaseolus</i>	Segovia et al., 1993
<i>R. galegae</i>	<i>Galegae</i>	Lindstrom, 1989
<i>R. gallicum</i>	<i>Phaseolus</i>	Amarger et al., 1997
<i>R. giardinii</i>	<i>Phaseolus</i>	Amarger et al., 1997
<i>R. hainanense</i>	<i>Desmodium</i>	Chen et al., 1997
<i>R. herbae</i>	<i>Sesbania</i>	Ren et al., 2011a
<i>R. huautlense</i>	<i>Sesbania herbacea</i>	Wang et al., 1998
<i>R. indigoferae</i>	<i>Indigofera</i>	Wei et al., 2002
<i>R. leguminosarum (trifolii)</i>	<i>Pisum</i>	Ramirez-Bahena et al., 2008
<i>R. loessense (huanglingense)</i>	<i>Astragalus</i>	Wei et al., 2003
<i>R. lusitanum</i>	<i>Phaseolus</i>	Valverde et al., 2006
<i>R. mesosinicum</i>	<i>Chinese legumes</i>	Lin et al., 2009
<i>R. miluonense</i>	<i>Lespedeza</i>	Gu et al., 2008
<i>R. mongolense</i>	<i>Medicago</i>	van Berkum et al., 1998
<i>R. multihospitium</i>	<i>Chinese legumes</i>	Han et al., 2008
<i>R. oryzae</i>	<i>Oryza alta</i> ,	Peng et. al., 2008
<i>R. phaseoli</i>	<i>Phaseolus</i>	Ramirez-Bahena et al., 2008
<i>R. pisi</i>	<i>Pisum</i>	Ramirez-Bahena et al., 2008
<i>R. sullae (hedysari)</i>	<i>Hedysarum</i>	Squartini et al., 2002
<i>R. tibeticum</i>	<i>Medicago</i>	Hou et al., 2009b
<i>R. tropici</i>	<i>Phaseolus</i>	Martinez-Romero et al., 1991
<i>R. tubonense</i>		Zhang et al., 2011b
<i>R. undicola (Allorhizobium undicola)</i>	<i>Neptunia</i>	Young et al., 2001
<i>R. vignae</i>		Ren et al., 2011b
<i>R. yanglingense</i>	<i>Amphicarpea</i>	Tan et al., 2001b
<i>R. sphaerophysae</i>	<i>Sphaerophysa salsula</i>	Xu et al., 2011

Род *Ensifer* (прежде *Sinorhizobium*)

Род *Sinorhizobium* был описан Chen *et al.* в 1988 году. Однако некоторые последние работы показали, что род *Sinorhizobium* и род *Ensifer* (Casida, 1982) принадлежат одному таксону. Род *Ensifer* официально был описан раньше и поэтому при обозначении таксона имеет приоритет (Young, 2003). Таким образом, все *Sinorhizobium* spp. должны быть переименованы в *Ensifer* spp. в соответствии с Бактериологическим кодом, хотя до сих пор в литературе ведутся дискуссии которое из названий все же должно быть оставлено (Young *et al.* 2010). Род на сегодняшний день содержит 16 видов.

Вид бактерий	Род растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>E. abri</i>	<i>Abrus precatorius</i>	Ogasawara <i>et. al.</i> , 2003
<i>E. adhaerens (morelense)</i>		Young, 2003
<i>E. arboris</i>	<i>Acacia</i>	Nick, 1999
<i>E. fredii (xinjiangensis (Rhizobium fredii))</i>	<i>Glycine</i>	Young, 2003
<i>E. garamanticus</i>		Merabet <i>et al.</i> , 2010
<i>E. indiaense</i>	<i>Sesbania rostrata</i>	Ogasawara, <i>et. al.</i> , 2003
<i>E. kostiense</i>	<i>Acacia</i>	Nick, 1999
<i>E. kummerowiae</i>	<i>Kummerowia</i>	Wei <i>et al.</i> , 2002
<i>E. meliloti (Rhizobium meliloti)</i>	<i>Medicago</i>	de Lajudie, 1994
<i>E. medicae</i>	<i>Medicago</i>	Young, 2003
<i>E. mexicanus</i>	<i>Acacia angustissima</i>	Lloret <i>et. al.</i> , 2007
<i>E. numidicus</i>		Merabet <i>et al.</i> , 2010
<i>E. saheli</i>	<i>Acacia</i>	de Lajudie, 1994
<i>E. sojae</i>	<i>Glycine max</i>	Li <i>et al.</i> , 2011
<i>E. terangaе</i>	<i>Acacia</i>	de Lajudie, 1994
<i>Sinorhizobium americanum</i>	<i>Acacia</i>	Toledo <i>et al.</i> , 2004

Род *Shinella*

Род *Shinella* содержит один вид клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Вид растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>S. kummerowiae</i>	<i>Kummerowia stipulacea</i>	Lin <i>et. al.</i> , 2008

Семейство Phyllobacteriaceae

Род *Phyllobacterium*

Род *Phyllobacterium* на сегодняшний день содержит 3 вида клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Род и вид растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>P. trifolii</i>	<i>Trifolium, Lupinus</i>	Valverde <i>et al.</i> , 2005
<i>P. ifriqiyense</i>	<i>Argyrolobium uniflorum, Astragalus algerianus, Lathyrus numidicus</i>	Mantelin <i>et. al.</i> , 2006
<i>P. leguminum</i>	<i>Argyrolobium uniflorum, Astragalus algerianus, Lathyrus numidicus</i>	Mantelin <i>et. al.</i> , 2006

Род *Mesorhizobium*

Род *Mesorhizobium* впервые был описан Jarvis *et al.* в 1997 году. В состав данного рода были переведены некоторые виды из рода *Rhizobium*. В настоящее время содержит 23 вида клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Род и вид растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>M. albiziae</i>	<i>Albizia</i>	Wang <i>et al.</i> , 2007
<i>M. alhagi</i>	<i>Alhagi sparsifolia</i>	Chen <i>et al.</i> , 2010
<i>M. amorphae</i>	<i>Amorpha</i>	Wang <i>et al.</i> , 1999
<i>M. australicum</i>	<i>Biserrula</i>	Nandasena <i>et al.</i> , 2009
<i>M. camelthorni</i>	<i>Alhagi sparsifolia</i>	Chen <i>et al.</i> , 2011
<i>M. caraganae</i>	<i>Caragana</i>	Guan <i>et al.</i> , 2008
<i>M. chacoense</i>	<i>Prosopis</i>	Velazquez <i>et al.</i> , 2001
<i>M. ciceri (R. ciceri)</i>	<i>Cicer</i>	Jarvis <i>et al.</i> , 1997
<i>M. gobiense</i>	<i>Chinese legumes</i>	Han <i>et al.</i> , 2008
<i>M. huakuii (R. huakuii)</i>	<i>Astragalus</i>	Jarvis <i>et al.</i> , 1997
<i>M. loti (R. loti)</i>	<i>Lotus</i>	Jarvis <i>et al.</i> , 1997
<i>M. mediterraneum (R. mediterraneum)</i>	<i>Cicer</i>	Jarvis <i>et al.</i> , 1997
<i>M. metallidurans</i>	<i>Anthyllis</i>	Vidal <i>et al.</i> , 2009
<i>M. opportunistum</i>	<i>Biserrula</i>	Nandasena <i>et al.</i> , 2009
<i>M. plurifarium</i>	<i>Acacia</i>	de Lajudie <i>et al.</i> , 1998
<i>M. robiniae</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>	Zhou <i>et al.</i> , 2010
<i>M. shangrilense</i>	<i>Caragana</i>	Lu <i>et al.</i> , 2009b
<i>M. septentrionale</i>	<i>Astragalus</i>	Gao <i>et al.</i> , 2004
<i>M. tarimense</i>	<i>Chinese legumes</i>	Han <i>et al.</i> , 2008a
<i>M. temperatum</i>	<i>Astragalus</i>	Gao <i>et al.</i> , 2004
<i>M. tianshanense (R. tianshanense)</i>	<i>Sophora</i>	Jarvis <i>et al.</i> , 1997
<i>M. silamurunense</i>	<i>Astragalus</i>	Zhao <i>et al.</i> , 2011
<i>M. muleiense</i>	<i>Cicer arietinum</i>	Zhang <i>et al.</i> 2012

Семейство Нурфомикробиацеае

Род *Azorhizobium*

Род *Azorhizobium* был описан Dreyfus *et al.* в 1988. На сегодняшний день содержит 2 вида

Вид бактерий	Род растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>A. caulinodans</i>	<i>Sesbania</i>	Dreyfus <i>et al.</i> , 1988
<i>A. dobereinereae (johannae)</i>	<i>Sesbania</i>	Souza Moreira <i>et al.</i> , 2006

Род *Devosia*

Род *Devosia* на сегодняшний день содержит один вид клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Вид растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>D. neptuniae</i>	<i>Neptunia natans</i>	Rivas <i>et al.</i> , 2003

Семейство Nitrobacteraceae

Род *Bradyrhizobium*

Род *Bradyrhizobium* был описан Jordan в 1982. На сегодняшний день состоит из 13 видов.

Вид бактерий	Род и вид растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>B. canariense</i>	<i>Genisteae</i>	Vinuesa et al., 2005
<i>B. denitrificans</i> ( <i>Blastobacter denitrificans</i> )	<i>Aeschynomene indica</i>	van Berkum et al., 2006b
<i>B. elkanii</i>	<i>Glycine</i>	Kuykendall et al., 1992
<i>B. iriomotense</i>	<i>Entada kosunensis</i>	Islam et. al., 2008
<i>B. japonicum</i> ( <i>R. japonicum</i> )	<i>Glycine</i>	Jordan, 1982
<i>B. jicamae</i>	<i>Pachyrhizus</i>	Ramirez-Bahena et al., 2009
<i>B. liaoningense</i>	<i>Glycine</i>	Xu et al., 1995
<i>B. pachyrhizi</i>	<i>Pachyrhizus</i>	Ramirez-Bahena et al., 2009
<i>B. yuanmingense</i>	<i>Lespedeza</i>	Yao et al., 2002
<i>B. betae</i>	<i>Beta vulgaris</i>	Rivas et. al., 2004
<i>B. cytisi</i>	<i>Cytisus villosus</i>	Chahboune et al., 2011
<i>B. huanghuaihaiense</i>	<i>Glycine max</i>	Zhang et al, 2011
<i>B. lablabi</i>	<i>Lablab purpureus</i> , <i>Arachis hypogaea</i>	Chang et al., 2011

Семейство Brucellaceae

Род *Ochrobactrum*

Род *Ochrobactrum* на сегодняшний день содержит 2 вида клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Род растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>O. cytisi</i>	<i>Cytisus</i>	Zurdo-Pineiro et. al., 2007
<i>O. lupine</i>	<i>Acacia</i>	Trujillo et al., 2005

Семейство Methylobacteriaceae

Род *Methylobacterium*

Род *Methylobacterium* на сегодняшний день содержит только 1 вид - *M. nodulans* (Jourand et al., 2004).

### Класс Бета-протеобактерии

Порядок Burkholderiales

Семейство Burkholderiaceae

Род *Burkholderia*

Род *Burkholderia* на сегодняшний день содержит 7 видов клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Род растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>B. caribensis</i>		Achouak et al., 1999
<i>B. cepacia</i>		Vandamme, Dawyndt, 2011
<i>B. mimosarum</i>	<i>Mimosa</i>	Chen et al., 2006
<i>B. nodosa</i>	<i>Mimosa</i>	Chen et al., 2007
<i>B. phymatum</i>	<i>Mimosa</i>	Vandamme et al., 2002
<i>B. sabiae</i>	<i>Mimosa</i>	Chen et al., 2008
<i>B. tuberum</i>	<i>Cyclopia</i>	Vandamme et al., 2002



Род *Cupriavidus* (*Ralstonia/Wautersia*)

Род *Cupriavidus*

Род *Cupriavidus* до этого *Wautersia*, еще до этого *Ralstonia*, подвергался нескольким таксономическим пересмотрам. Данный род на сегодняшний день содержит один единственный вид клубеньковых бактерий.

Вид бактерий	Род растения-хозяина, в клубеньках которого был впервые обнаружен вид бактерий	Ссылка
<i>C. taiwanensis</i>	<i>Mimosa</i>	Chen et al., 2001

### Биовары

Биовар - физиологический тип, внутриподвидовая категория для обозначения штамма или совокупности штаммов бактерий со сходными биохимическими или физиологическими признаками; рекомендована Международным кодексом номенклатуры бактерий.

В 1970 было обнаружено, что симбиотические гены и гены патогенности локализованы на плаزمиде, которые в большинстве случаев являются автоконтингуативными. Эти виды плазмид были обнаружены как у рода *Agrobacterium* (Ledeboger et al., 1976), так и *Rhizobium* (Zurkowski, Lorkiewicz, 1979). Симбиотические гены включают в себя гены, ответственные за формирование клубенька (*nod*) и участвующие в процессе азотфиксации (*nif*). *Nod*-гены ответственны за синтез Nod-факторов (липохитоолигосахаридов), которые являются рецепторами для растительных сигнальных молекул - флаваноидов (Downie, 1994; Denarie et al., 1996; Broughton et al., 2000). *Nif* гены вовлечены в процесс связывания азота и присутствуют не только у ризобий, но также у свободноживущих азотфиксирующих бактерий (Fischer, 1994; Zehr et al., 2003).

У быстрорастущих ризобий симбиотические гены находятся в составе плазмид (pSym), тогда как у медленно растущих клубеньковых бактерий они находятся на хромосоме в составе симбиотических островков (Barnett et al., 2001; Sullivan et al., 2002; Uchiumi et al., 2004; Flores et al., 2005; Young et al., 2006; Nandasena et al., 2007a; Crossman et al., 2008). Симбиотические гены, которые также называют "вспомогательными" или "акцессорными" генами, являются обычными элементами в описании видов ризобий, а иногда включают MLST анализ, сравнивая их филогению с данными генного анализа ГДХ (Vinuesa et al., 2005). Акцессорными генами обычно в исследованиях являются *nodD*, *nodA*, *nodC*, и *nifH* (Laguerre et al., 2001; Laranjo et al., 2008; Steenkamp et al., 2008). Однако эти гены не могут быть использованы в таксономии из-за их способности передаваться в природе (Finan, 2002) из

плазмид на генные островки в составе хромосомы (Nakatsukasa et al., 2008), от бактерий к растениям (Broothaerts et al., 2005) и среди бактерий (Rogel et al., 2001). Но зато анализ симбиотических генов может быть полезен в идентификации новых ризобияльных видов, способных к азотфиксации и в биогеографических исследованиях эндосимбионтов бобовых растений (Steenkamp et al., 2008; Wei et al., 2009). Особенно симбиотические гены полезны в определении биоваров в пределах видов ризобий (Villegas et al., 2006; Mnasri et al., 2007; Rivas et al., 2007; Leon-Barrios et al., 2009).

В пределах классификации клубеньковых бактерий понятие биовара непосредственно связано с понятием специфичности бобового растения. Давно известно, что у бобовых наблюдается различная степень специфичности и тогда как некоторые из них могут быть нодулированы несколькими видами ризобий, такие как *Macroptilium* (Perret et al., 2000); другие ограничены в выборе микросимбионтов, например *Cicer* (Broughton, Perret, 1999). Таким же образом и штаммы ризобий могут иметь широкий или узкий круг хозяев. Например *R. leguminosarum* *bv. trifolii* может только нодулировать растения рода *Trifolium*, тогда как *Rhizobium* sp. NGR234 нодулирует более чем 100 видов бобовых растений, и даже небобовое растение *Parasponia* (Puerpke, Broughton, 1999). Однако, необходимо быть осторожным, оперируя понятием специфичности, так как эта особенность бобового растения не должна быть основана на количестве таксономических видов, которые в состоянии нодулировать его, а в различных симбиотических генах, которые в состоянии вызвать процесс образования клубеньков (Rivas et al., 2007). В пределах данных генов в штаммах ризобий более широко был проанализирован ген *nodC* и выявлена связь между кругом хозяев ризобий и степенью специфичности растений-хозяев (Roche et al., 1996; Perret et al., 2000; Laguerre et al., 2001; Rivas et al., 2007; Iglesias et al., 2008; Zurdo-Pineiro et al., 2009). В 2006 году был описан биовар *ciceri* в пределах видов *M. amorphae* и *M. tianshanense* основанный на

анализе генов *nodC* (Rivas et al., 2007), из которого было сделано заключение, что *Cicer arietinum* - очень специфичный хозяин, потому что, хотя он может быть нодулирован несколькими видами *Mesorhizobium*, все они несут почти идентичные *nodC* гены (Rivas et al., 2007). В отличие от него *Phaseolus vulgaris* является очень неразборчивым бобовым растением, так как он нодулируется самым большим количеством таксономических видов клубеньковых бактерий, которые несут очень разнородные симбиотические гены (Michiels et al., 1998; Zurdo-Pineiro et al., 2009).

Первые биовары ризобий были предложены Jordan D.C. (1984) у вида *R. leguminosarum*. Согласно данному предложению, два прежних вида *R. leguminosarum* и *R. phaseoli* были объединены в один вид *R. leguminosarum* как отдельные биовары. Эта реклассификация была сделана в то время, когда секвенирование генов еще не проводилось и поэтому она была основана на нескольких фенотипических и молекулярных признаках с учетом возможности передачи инфекционной способности через плазмиды.

Хотя первоначально для идентификации биовара *phaseoli* в составе *R. leguminosarum* был предложен ген *nifH* (Martinez et al., 1985; Aguilar et al., 1998), более соответствующими этой цели оказались гены, ответственные за нодуляцию. Laquerre G. и др. (2001) показали, что биовары, такие как *phaseoli*, *gallicum*, и *giardinii*, филогенетически родственных штаммов, способных формировать клубеньки на корнях *P. vulgaris*, могут быть дифференцированы методом анализа последовательностей генов *nodC*. Позже, был предложен новый биовар *mediterranense*, чтобы разделить штаммы *Sinorhizobium*, которые способны нодулировать *Phaseolus*, но не способны формировать клубеньки у *Medicago* (Mnasri et al., 2007).

Также биовары были предложены и для другого вида ризобий *R. etli*, обозначенные как *phaseoli* и *mimosae*, которые отличаются по способности биовара *mimosae* к нодуляции *Leucaena* (Wang et al., 1999). В случае *R. galegae*, различные симбиотические свойства также легли в определение двух биоваров - *officinalis* и *orientalis* - в зависимости какой из видов козлятника (*Galega officinalis*, *G. orientalis*) данные штаммы способны нодулировать (Radeva et al., 2001). В случае рода *Sinorhizobium* биовар *medicaginis* был описан на основании анализа гена *nodA* (Villegas et al., 2006) который в дальнейшем был подтвержден еще и анализом гена *nodC* (Bailly et al., 2007). Ранее упомянутый биовар *mediterranense* был описан как у *S. meliloti*, так и *S. fredii* в связи наличием у обоих

видов штаммов, содержащих идентичные *nodC* гены (Mnasri et al., 2007). Наконец, новый биовар, который был обозначен как *lancerottense*, был недавно описан в пределах вида *S. meliloti*, чтобы разделить штаммы, которые в состоянии нодулировать эндемичный для Канарских островов вид *Lotus* (Leon-Barríos et al. 2009). Данные штаммы несут *nodC* гены филогенетически не связанные с аналогичными генами других биоваров *S. meliloti* и *Mesorhizobium loti*, являющегося основным симбионтом растений рода *Lotus*. Внутри вида *M. ciceri* после биовара *ciceri* был описан новый биовар, обозначенный как *biserrulae*, чтобы разделить штаммы ризобий, нодулирующие *Biserrula pelecinus*. Данный биовар был дифференцирован от биовара *ciceri* по последовательности *nodA* генов (Nandasena et al. 2007). У медленно растущего вида клубеньковых бактерий *B. japonicum* были выделены два биовара *glycinearum* и *genistearum* с филогенетически отличающимися *nodC* генами для обозначения штаммов нодулирующих сою или *Genistea legumes*, соответственно (Vinuesa et al., 2005).

Все эти данные свидетельствуют о существовании различных комбинаций между хромосомами и симбиотическими элементами, которые одновременно эволюционировали вместе с соответствующими растениями-хозяевами (Aguilar et al., 2004; Moulin et al., 2004; Alvarez-Martinez et al., 2009). Совместное исследование хромосомных и симбиотических генов делает возможным исследование географического распределения микроорганизмов, способных к нодуляции бобовых растений (Steenkamp et al., 2008; Lu et al., 2009a, b; Velazquez, 2010).

### Новые ризобии

Как упомянуто выше, анализ 16S рибосомного гена изменил ризобиальную концепцию и, следовательно, систематика бактерий, которые способны формировать клубеньки на корнях бобовых растений была пересмотрена. Больше столетия ризобии, как предполагалось, были уникальными бактериями, способными инициировать образование клубеньков на корнях бобовых растений. Однако в 2001 году сообщение о двух нетипичных бактериях, нодулирующих бобовые растения, открыли страницу появления в систематике клубеньковых бактерий «неризобиальных» видов принадлежащих к альфа- и бета- группам протеобактерий.

Первой "неризобиальной" бактерией, нодулирующей бобовые растения, (например *Crotalaria*) был вид *Methylobacterium* (Sy et al., 2001), который позже назвали *M. nodulans* и

принадлежал семейству Methylobacteriaceae в пределах порядка Rhizobiales  $\alpha$ -протеобактерий (Jourand et al., 2004). Данный вид содержал общие для всех клубеньковых бактерий *nodABC* гены и *nifH* (Sy et al., 2001; Jourand et al., 2004). В том же самом году появилось сообщение, что в клубеньках мимозы были обнаружены два штамма бактерий (STM678 и STM815) рода *Burkholderia* принадлежащие к  $\beta$ -протеобактериям (Moulin et al. 2001). Хотя ни один из штаммов не был проверен на возможность повторного образования симбиоза с первоначальным растением-хозяином, было показано, что они способны к образованию нефиксирующих азот клубеньков на *Macropitium atropurpureum* и *Aspalathus carnosus* и что для этого необходимо наличие у них общих генов нодуляции (Gyaneshwar, 2011). При анализе данных генов (*nodABC*) было обнаружено что они филогенетически близки с аналогичными генами, найденными у «классических» ризобияльных видов, что подтверждает гипотезу о горизонтальном переносе симбиотических генов в ризосфере. В дальнейшем было показано, что данные штаммы, которые впоследствии были описаны как *B. tuberum* STM678T и *B. phymatum* STM815T (Vandamme et al., 2002), также способны к образованию эффективного симбиоза, но, что интересно, не с растением, в клубеньках которого они были первоначально обнаружены. Так *B. phymatum* STM815T способен образовывать клубеньки на 29 видах мимоз, из которых 20 образуют азотфиксирующие клубеньки (Elliott et al., 2007b). Это явилось первым доказательством, что *B. phymatum* на самом деле является симбиотической клубеньковой бактерией, по крайней мере, у видов мимоз.

С тех пор было обнаружено еще несколько видов бактерий рода *Burkholderia*, способных образовывать клубеньки на корнях бобовых растений: *B. mimosarum* (Vandamme et al., 2002; Chen et al., 2006), *B. phymatum* (Vandamme et al., 2002), *B. nodosa* (Chen et al., 2007), и *B. sabiae* (Chen et al., 2008), нодулирующие мимозу и *B. Tuberum*, нодулирующий *Cyclopia* (Elliott et al., 2007a). Все эти виды были выделены из клубеньков различных бобовых растений, но главным образом видов мимозы, например, *B. mimosarum*, несущий *nod* и *nif* гены, был изолирован из клубеньков *M. pigra* и *M. scabrella* в Тайване, Бразилии и Венесуэле (Chen et al., 2005). *B. nodosa* был изолирован из клубеньков *M. bimucronata* и *M. scabrella* в Бразилии и способен образовывать азотфиксирующие клубеньки на корнях *M. pudica*, *M. diplotricha*, и *M. pigra*. Мимоза также нодулируется *B. phymatum* (Elliott et al., 2007b).

Тем не менее, хотя виды *Burkholderia* нодулируют, прежде всего мимозовые бобовые растения, некоторые из них могут также нодулировать и мотыльковые бобовые. Например, было обнаружено, что *Cyclopia* нодулируется *B. tuberum* (Elliott et al., 2007a), а *Dalbergia louveli* штаммами, принадлежащими виду *Burkholderia cepacia* (Rasolomampianina et al., 2005). Вывод из всех этих работ можно сделать такой, что  $\beta$ -протеобактерии широко распространены в клубеньках бобовых растений, а в некоторых случаях, например у мимозы, являются главными эндосимбионтами (Barrett, Parker, 2005; Chen et al., 2003b). Хотя данное растение вступает в симбиоз и с *R. tropici*, но некоторые штаммы *Burkholderia* являются более конкурентоспособными при образовании на нем клубеньков (Elliott et al., 2009).

Виды мимозы также нодулируются другой  $\beta$ -протеобактерией, первоначально названной *Ralstonia taiwanensis*, которая нодулирует *M. pudica* и *M. diplotricha* (Chen et al., 2003a). Этот вид был ошибочно классифицирован, и позже был обозначен как *Cupriavidus taiwanensis*,  $\beta$  протеобактерией, принадлежащей семейству Burkholderiaceae в пределах порядка Burkholderiales (Vandamme, Coenye, 2004). *C. taiwanensis* несет десять генов отвечающих за образование клубеньков *nod* и один регуляторный ген *nodD* на плазмиде *pRalta*. Рядом с *nod* генами *C. taiwanensis* несет 19 генов, по-видимому, организованных в пять оперонов размером 25 тпн, которые ответственны за процесс азотфиксации (Amadou et al., 2008).

Образование клубеньков на бобовых может осуществляться  $\beta$ -протеобактериями, но такая способность известна только для двух родов, тогда как существуют много родов  $\alpha$ -протеобактерий, являющихся нетипичными симбионтами. В 2003 году вышло сообщение об образовании клубеньков *Neptunia natans* новым видом бактерий рода *Devosia* - *D. neptuniae*, принадлежащим семейству Nuythomicrobiaceae порядка Rhizobiales в пределах альфа группы протеобактерий (Rivas et al., 2003), которые содержат *nodD* и *nifH* гены, филогенетически близкие с таковыми *R. tropici* CIAT899T. Высокая идентичность данных генов, дает возможность предположить, что они были переданы *D. neptuniae* от *R. tropici*, (Martinez-Romero et al., 1991; Zurdo-Pineiro et al., 2004). Несколько лет спустя в клубеньках *Acacia mangium* были найдены два штамма, принадлежащие к роду *Ochrobactrum* из семейства Brucellaceae в пределах альфы группы Proteobacteria, но никакой информации об их симбиотических генах опубликовано не было (Ngom et al. 2004). В 2005 году появилось сообщение о новом виде этого рода,

способным нодулировать *Lupinus*, содержащим *nifH* и *nodD* гены, гомологичные таковым бактерий рода *Rhizobium* (Trujillo et al., 2005). Изолированные штаммы содержали мегаплазмиды размерами 150, 200 и 1500 тпн на которых и были обнаружены симбиотические гены. Другой новый вид рода *Ochrobactrum*, *O. cytisi*, был выделен из клубеньков *Cytisus scoparius* в Испании, который также содержал симбиотические гены филогенетически близкие таковыми из *Rhizobium* (Zurdo-Pineiro et al., 2007). В том же самом году появилась новая информация об обнаружении бактерии из рода *Methylobacterium* относящегося к  $\alpha$ -Proteobacteria способных формировать клубеньки на корнях *Lupinus* в Америке (Andam, Parker, 2007a).

Хотя род *Phyllobacterium* был первоначально включен в семейство Rhizobiaceae, он никогда не рассматривался как «классических» ризобий и первоначально включал лишь бактерии, изолированные из листовых клубеньков тропических растений Rubiaceae и Myrsinaceae (Knosel, 1984). Но в последнее время данные бактерии стали обнаруживаться в клубеньках широкого круга видов бобовых растений. Вначале способность к нодуляции была показана у бактерий, обнаруженных в клубеньках клевера *Trifolium pratense* и поэтому обозначенных *Phyllobacterium trifolii*. Было обнаружено, что данные бактерии способны формировать клубеньки и на корнях растения *Lupinus albus* (Valverde et al., 2005). Хотя типовой штамм *P. trifolii* содержит симбиотические плазмиды, клубеньки, формируемые им на обоих растениях, являются малоэффективными.

Как упоминалось ранее, с появлением в систематике бактерий молекулярно-биологических методов стало возможным легко определять родовую и видовую принадлежность ризобий независимо от источника их изоляции, что позволило значительно расширить видовой состав клубеньковых бактерий. Благодаря данным методикам стал возможен поиск ризобий также вне клубеньков растений. Идентификация симбиотических генов в свою очередь дает возможность судить о принадлежности тех или иных бактерий к кругу клубеньковых бактерий. Пока симбиотические гены не обнаружены или полным секвенированием генома или другими подходами, такие рода рассматриваются как "неризобиальные", в которых большинство штаммов неспособно к нодуляции бобовых (Velazquez, 2010).

В любом случае существуют многочисленные публикации, подтверждающие присутствие в клубеньках некоторых бобовых представителей  $\beta$ -Proteobacteria, а также нетипичных  $\alpha$ -

протеобактерий (Liu et al. 2007; Yan et al. 2007; Benata et al. 2008). Более того, некоторыми исследователями обнаружены в клубеньках и  $\gamma$ -протеобактерии, хотя симбиотические гены у них еще не выявлены (Muresu et al. 2008; Ibanez et al. 2009). Однако, как считает Benhizia Y. и др. (2004), они могут нодулировать бобовые растения, так как недавно было обнаружено, что симбиоз может произойти и в отсутствие генов нодуляции, как, например, в случае фотосинтезирующих *Bradyrhizobium* (Giraud et al. 2007).

Несмотря на огромный прогресс в последние годы, в молекулярном исследовании клубеньковых бактерий включая геномику и протеомику, до проникновения в суть и полного понимания становления симбиоза между ризобиями и бобовыми растениями остается еще долгий путь, особенно когда остается еще много неисследованных в этом плане бобовых растений. Проводящиеся исследования разнообразия ризобий дикорастущих бобовых, произрастающих в различных регионах во всем мире, составят более полную картину об особенностях данного симбиоза.

Статья была написана при частичной финансовой поддержке ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (соглашения №№ 8115, 8046).

#### Литература

1. Abd-Alla M.H. Use of organic phosphorous by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* phosphatases. // Biol. Fert. Soils. - 1994. – V. 8. – P. 216–218.
2. Aguilar O.M., Riva O., Peltzer E. Analysis of *Rhizobium etli* and of its symbiosis with wild *Phaseolus vulgaris* supports coevolution in centers of host diversification // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2004. – V.101. – P. 13548–13553
3. Alexandre A., Laranjo M., Young J.P., Oliveira S. *dnaJ* is a useful phylogenetic marker for alphaproteobacteria // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2008. – V. 58. – P. 2839–2849
4. Alvarez-Martinez E.R., Valverde A., Ramirez-Bahena M.H., Garcia-Fraile P., Tejedor C., Mateos P.F., Santillana N., Zuniga D., Peix A., Velazquez E. The analysis of core and symbiotic genes of rhizobia nodulating *Vicia* from different continents reveals their common phylogenetic origin and suggests the distribution of *Rhizobium leguminosarum* strains together with *Vicia* seeds // Arch Microbiol. - 2009. – V. 191. – P. 659–668
5. Amadou C., Pascal G., Mangenot S., Glew M., Bontemps C., Capela D., Carrere S., Cruveiller S.,

- Dossat C., Lajus A., Marchetti M., Poinso V., Rouy Z., Servin B., Saad M., Schenowitz C., Barbe V., Batut J., Medigue C., Masson-Boivin C. Genome sequence of the betarhizobium *Cupriavidus taiwanensis* and comparative genomics of rhizobia // *Genome Res.* - 2008. - V. 18. - P. 1472-1483
6. Amarger N., Macheret V., Laguerre G. *Rhizobium gallicum* sp. nov. and *Rhizobium giardinii* sp. nov., from *Phaseolus vulgaris* nodules // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1997. - V. 47. - P. 996-1006.
  7. Andam C.P., Parker M.A. Novel alphaproteobacterial root nodule symbiont associated with *Lupinus texensis* // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2007a. - V. 73, - N. 17. - P. 5687-5691
  8. Bailly X., Olivieri I., Brunel B., Cleyet-Marel J.C., Bena G. Horizontal gene transfer and homologous recombination drive the evolution of the nitrogen-fixing symbionts of *Medicago* species. // *J. Bacteriol.* - 2007. - V. 189. - P. 5223-5236
  9. Barnett M.J., Fisher R.F., Jones T., Komp C., Abola A.P. et al. Nucleotide sequence and predicted functions of the entire *Sinorhizobium meliloti* pSymA megaplasmid. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* - 2001. - V. 98. - P. 9883-9888
  10. Barrett C.F., Parker M.A. Prevalence of *Burkholderia* sp. nodule symbionts on four mimosoid legumes from Barro Colorado Island, Panama. // *Syst Appl Microbiol.* - 2005. - V. 28. - P. 57-65
  11. Benata H., Mohammed O., Noureddine B., Abdelbasset B., Abdelmoumen H., Muresu R., Squartini A., El Idrissi M.M. Diversity of bacteria that nodulate *Prosopis juliflora* in the eastern area of Morocco. // *Syst Appl Microbiol.* - 2008. - V. 31. - P. 378-386
  12. Benhizia Y., Benhizia H., Benguedouar A., Muresu R., Giacomini A., Squartini A. Gamma proteobacteria can nodulate legumes of the genus *Hedysarum*. // *Syst Appl Microbiol.* - 2004. - V. 27. - P. 462-468
  13. Berge O., Lodhi A., Brandelet G., Santaella C., Roncato M.A., Christen R., Heulin T., Achouak W. *Rhizobium alamii* sp. nov., an exopolysaccharide-producing species isolated from legume and non-legume rhizospheres. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009. - V. 59. - P. 367-372
  14. Broothaerts W., Mitchell H.J., Weir B., Kaines S., Smith L.M., Yang W., Mayer J.E., Roa-Rodriguez C., Jefferson R.A. Gene transfer to plants by diverse species of bacteria // *Nature.* - 2005. - V. 433. - P. 629-633
  15. Broughton W.J., Perret X. Genealogy of legume-Rhizobium symbioses // *Curr Opin Plant Biol.* - 1999. - V. 2. - P. 305-311
  16. Broughton W.J., Jabbouri S., Perret X. Keys to symbiotic harmony // *J Bacteriol.* - 2000. - V. 182. - P. 5641-5652
  17. Brown J. R. Ancient horizontal gene transfer // *Nature Rev. Genet.* - 2003. - V. 4. - P. 121-132.
  18. Buchanan R.E. What names should be used for the organisms producing nodules on the roots of leguminous plants? // *Proc Iowa Acad Sci.* - 1926. - V. 33. - P. 81-90
  19. Casida L.E. *Ensifer adhaerens* gen. nov., sp. nov.: a bacterial predator of bacteria in soil // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1982. - V. 32. - P. 339-345
  20. Chahboune R., Carro L., Peix A., Barrijal S., Velázquez E., Bedmar E.J. *Bradyrhizobium cytisi* sp. nov., isolated from effective nodules of *Cytisus villosus* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2011. - V. 61, - N. 12. - P. 2922-2927
  21. Chang Y.L., Wang J.Y., Wang E.T., Liu H.C., Sui X.H., Chen W.X. *Bradyrhizobium lablabi* sp. nov., isolated from effective nodules of *Lablab purpureus* and *Arachis hypogaea* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2011. - V. 61, - N. 10. - P. 2496-502.
  22. Chen W.X., Yan G.H., Li J.L. Numerical taxonomy study of fast-growing soybean rhizobia and a proposal that *Rhizobium fredii* be assigned to *Sinorhizobium* gen. nov. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1988. - V. 38. - P. 392-397
  23. Chen W.X., Li G.S., Qi Y.L., Wang E.T., Yuan H.L., Li J.L. *Rhizobium huakuii* sp. nov., isolated from the root nodules of *Astragalus sinicus* // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1991. - V. 41. - P. 275-280
  24. Chen W., Xie Y., Chen T. Studies on para-nodulation of wheat and nitrogen fixation // 10 Int. Congr. on Nitrogen fixation: Abst. St.-Petersburg, 1995. - P. 358.
  25. Chen W.X., Tan Z.Y., Gao J.L., Li Y., Wang E.T. *Rhizobium hainanense* sp. nov., isolated from tropical legumes // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1997. - V. 47. - N. 3. P. 870-873.
  26. Chen W.M., Laevens S., Lee T.M., Coenye T., de Vos P., Mergeay M., Vandamme P. *Ralstonia taiwanensis* sp. nov., isolated from root nodules of *Mimosa* species and sputum of a cystic fibrosis patient // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2001. - V. 51. - P. 1729-1735
  27. Chen W.M., James E.K., Prescott A.R., Kierans M., Sprent J.I. Nodulation of *Mimosa* spp. by the beta-proteobacterium *Ralstonia taiwanensis*. // *Mol. Plant Microbe Interact.* - 2003a. - V. 16. - P. 1051-1061

28. Chen W.M., Moulin L., Bontemps C., Vandamme P., Bena G., Boivin-Masson C. Legume symbiotic nitrogen fixation by beta-proteobacteria is widespread in nature // *J. Bacteriol.* - 2003b. - V. 185. - P. 7266-7272
29. Chen W.M., James E.K., Chou J.H., Sheu S.Y., Yang S.Z., Sprent J.I. Beta-rhizobia from *Mimosa pigra*, a newly discovered invasive plant in Taiwan // *New Phytol.* - 2005. - V. 168. - P. 661-675
30. Chen W.M., James E.K., Coenye T., Chou J.H., Barrios E., de Faria S.M., Elliott G.N., Sheu S.Y., Sprent J.I., Vandamme P. *Burkholderia mimosarum* sp. nov., isolated from root nodules of *Mimosa* spp. from Taiwan and South America // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2006. - V. 56. - P. 1847-1851
31. Chen W.M., de Faria S.M., James E.K., Elliott G.N., Lin K.Y., Chou J.H., Sheu S.Y., Cnockaert M., Sprent J.I., Vandamme P. *Burkholderia nodosa* sp. nov., isolated from root nodules of the woody Brazilian legumes *Mimosa bimucronata* and *Mimosa scabrella* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2007. - V. 57. - P. 1055-1059.
32. Chen W.M., de Faria S.M., Chou J.H., James E.K., Elliott G.N., Sprent J.I., Bontemps C., Young J.P., Vandamme P. *Burkholderia sabiae* sp. nov., isolated from root nodules of *Mimosa caesalpiniiifolia* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2008. - V. 58. - P. 2174-2179
33. Chen W.M., Zhu W.F., Bontemps C., Young J.P.W., Wei G.H. *Mesorhizobium alhagi* sp. nov., isolated from wild *Alhagi sparsifolia* in north-western China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2010. - V. 60. - P. 958-962
34. Chen W.M., Zhu W.F., Bontemps C., Young J.P., Wei G.H. *Mesorhizobium camelthorni* sp. nov., isolated from *Alhagi sparsifolia* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2011. - V. 61. - P. 574-9.
35. Conn H.J. Taxonomic relationships of certain non-sporeforming rods in soil // *J. Bacteriol.* - 1938. - V. 36. - P. 320-321
36. Crossman L.C., Castillo-Ramirez S., McAnnula C., Lozano L., Vernikos G.S., Acosta J.L., Ghazoui Z.F., Hernandez-Gonzalez I., Meakin G., Walker A.W., Hynes M.F., Young J.P.W., Downie J.A., Romero D., Johnston A.W.B., Davila G., Parkhill J., Gonzalez V. A common genomic framework for a diverse assembly of plasmids in the symbiotic nitrogen fixing bacteria // *PLoS ONE.* - 2008. - V. 2-3. - e2567
37. Dangeard P.A. Recherches sur les tubercles radicaux des Legumineuses // *Botaniste (Paris).* - 1926. - V. 16. - P. 1-275
38. de Lajudie P., Willems A., Nick G., Moreira F., Molouba F., Hoste B., Torck U., Neyra M., Collins M.D., Lindstrom K., Dreyfus B., Gillis M. Characterization of tropical tree rhizobia and description of *Mesorhizobium plurifarum* sp. nov. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1998. - V. 48. - P. 369-382
39. del Villar M., Rivas R., Peix A., Mateos P.F., Martinez-Molina E., van Berkum P., Willems A., Velazquez E. Stable low molecular weight RNA profiling showed variations within *Sinorhizobium meliloti* and *Sinorhizobium medicae* nodulating different legumes from the alfalfa cross-inoculation group // *FEMS Microbiol. Lett.* - 2008. - V. 282. - P. 273-281
40. Denarie J., Debbelle F., Prome J.C. Rhizobium lipo-chitin-oligosaccharide nodulation factors: signaling molecules mediating recognition and morphogenesis // *Ann. Rev. Biochem.* - 1996. - V. 65. - P. 503-535.
41. Downie J.A. Signalling strategies for nodulation of legumes by rhizobia // *Trends Microbiol.* - 1994. - V. 2. - P. 318-324
42. Dreyfus B., Garcia J.L., Gillis M. Characterization of *Azorhizobium caulinodans* gen. nov., sp. nov., a stem-nodulating nitrogen-fixing bacterium isolated from *Sesbania rostrata* // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1988. - V. 38. - P. 89-98
43. Eckhardt M.M., Baldwin I.R., Fred E.B. Studies on the root-nodule bacteria of *Lupinus* // *J. Bacteriol.* - 1931. - V. 21. - P. 273-285.
44. Elliott G.N., Chen W.M., Bontemps C., Chou J.H., Young J.P., Sprent J.I., James E.K. Nodulation of *Cyclopia* spp. (Leguminosae, Papilionoideae) by *Burkholderia tuberum* // *Ann. Bot. (Lond).* - 2007a. - V. 100. - P. 1403-1411.
45. Elliott G.N., Chen W.M., Chou J.H. et al. *Burkholderia phymatum* is a highly effective nitrogen-fixing symbiont of *Mimosa* spp. and fixes nitrogen ex planta // *New Phytol.* - 2007b. - V. 173. - P. 168-180.
46. Elliott G.N., Chou J.H., Chen W.M., Bloemberg G.V., Bontemps C., Martinez-Romero E., Velazquez E., Young J.P., Sprent J.I., James E.K. *Burkholderia* spp. are the most competitive symbionts of *Mimosa*, particularly under N-limited conditions // *Environ. Microbiol.* - 2009. - V. 11. - P. 762-778.
47. Finan T.M. Evolving insights: symbiosis islands and horizontal gene transfer // *J. Bacteriol.* - V. 184. - P. 2855-2856.
48. Fisher R.F., Long S.R. Rhizobium - plant signal exchange // *Nature.* - 1992. - V. 357. - P. 655-660.
49. Flores M., Morales L., Avila A., Gonzalez V., Bustos P., Garcia D., Mora Y., Guo X., Collado-Vides J., Pinero D., Davila G., Mora J., Palacios R. Diversification of DNA sequences in the symbiotic

- genome of *Rhizobium etli* // J. Bacteriol. - 2005. - V. 187. - P. 7185-7192
50. Frank B. Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen // Bet. Dtsch Bot. Ges. - 1889. - V. 7. - P. 332-346.
  51. Gao J.L., Turner S.L., Kan F.L., Wang E.T., Tan Z.Y., Qiu Y.H., Gu J., Terefework Z., Young J.P., Lindstrom K., Chen W.X. *Mesorhizobium septentrionale* sp. nov. and *Mesorhizobium temperatum* sp. nov., isolated from *Astragalus adsurgens* growing in the northern regions of China // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2004. - V. 54. - P. 2003-2012.
  52. Garcia-Fraile P., Rivas R., Willems A., Peix A., Martens M., Martinez-Molina E., Mateos P.F., Velazquez E. *Rhizobium cellulosityticum* sp. nov., isolated from sawdust of *Populus alba* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2007. - V. 57. - P. 844-848
  53. Garrity G.M., Bell J.A., Liburn T. Class I. Alphaproteobacteria class. nov. / In: Bergey's manual of systematic bacteriology, part C. 2nd edn. (Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.T., Garrity G.M., Eds.). Springer, New York. - 2005. - V. 2.
  54. Gaunt M.W., Turner S.L., Rigottier-Gois L., Lloyd-Macgilp S.A., Young J.P.W. Phylogenies of *atpD* and *recA* support the small subunit rRNA-based classification of rhizobia // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2001. - V. 51. - P. 2037-2048
  55. Giraud E., Moulin L., Vallenet D., Barbe V., Cytryn E. et al. Legumes symbioses: absence of nod genes in photosynthetic bradyrhizobia // Science. - 2007. - V. 316. - P. 1307-1312
  56. Gu C.T., Wang E.T., Tian C.F., Han T.X., Chen W.F., Sui X.H., Chen W.X. *Rhizobium miluonense* sp. nov., a symbiotic bacterium isolated from *Lespedeza* root nodules. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2008. - V. 58. - P. 1364-1368
  57. Guan S.H., Chen W.F., Wang E.T., Lu Y.L., Yan X.R., Zhang X.X., Chen W.X. *Mesorhizobium caraganae* sp. nov., a novel rhizobial species nodulated with *Caragana* spp. in China // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2008. - V. 58. - P. 2646-2653.
  58. Gyaneshwar P., Hirsch A. M., Moulin L. et al. Legume-Nodulating Betaproteobacteria: Diversity, Host Range and Future Prospects // MPMI. - 2011. - V. 24, - N. 11. - P. 1276-1288.
  59. Han T.X., Wang E.T., Wu L.J., Chen W.F., Gu J.G., Gu C.T., Tian C.F., Chen W.X. *Rhizobium multihospitium* sp. nov., isolated from multiple legume species native of Xinjiang, China. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2008. - V. 58. - P. 1693-1699
  60. Hou B.C., Wang E.T., Li Y., Jr, Jia R.Z., Chen W.F., Gao Y., Dong R.J., Chen W.X. *Rhizobium tibeticum* sp. nov., a symbiotic bacterium isolated from *Trigonella archiducis-nicolai* (Sirj.) Vassilcz. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. - 2009b. - V. 59. - P. 3051-7.
  61. Hunter W.J., Kuykendall L.D., Manter D.K. *Rhizobium selenireducens* sp. nov.: a selenitereducing alpha-Proteobacteria isolated from a bioreactor. // Curr Microbiol. - 2007. - V. 55. - P. 455-460
  62. Ibanez F., Angelini J., Taurian T., Tonelli M.L., Fabra A. Endophytic occupation of peanut root nodules by opportunistic Gammaproteobacteria. // Syst Appl Microbiol. - 2009. - V. 32. - P. 49-55
  63. Iglesias O., Rivas R., Garcia-Fraile P., Abril A., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Velazquez E. Genetic characterization of fast-growing rhizobia able to nodulate *Prosopis alba* in North Spain. // FEMS Microbiol Lett. - 2007. - V. 277. -P. 210-216
  64. Iglesias O., Rivas R., Garcia-Fraile P., Abril A., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Velazquez E. Genetic characterization of fast-growing rhizobia able to nodulate *Prosopis alba* in North Spain. // FEMS Microbiol Lett. - 2008. - V. 277. - P. 210-216
  65. Islam M.S., Kawasaki H., Muramatsu Y., Nakagawa Y., Seki T. *Bradyrhizobium iriomotense* sp. nov., isolated from a tumor-like root of the legume *Entada koshunensis* from Iriomote Island in Japan // Biosci Biotechnol Biochem. - 2008. - V. 72. - P. 1416-1429.
  66. Jarabo-Lorenzo A., Perez-Galdona R., Donate-Correa J., Rivas R., Velazquez E., Hernandez M., Temprano F., Martinez-Molina E., Ruiz-Argueso T., Leon-Barrios M. Genetic diversity of bradyrhizobial populations from diverse geographic origins that nodulate *Lupinus* spp. and *Ornithopus* spp. // Syst Appl Microbiol. - 2003. - V. 26. - P. 611-623
  67. Jarvis B.D.W., Pankhurst C.E., Patel J.J. *Rhizobium loti*, a new species of legume root nodule bacteria. // Int. J. Syst. Bacteriol. - 1982. - V. 32. - P. 378-380
  68. Jarvis B.D.W., van Berkum P., Chen W.X., Nour S.M., Fernandez M.P., Cleyet-Marel J.C., Gillis M. Transfer of *Rhizobium loti*, *Rhizobium huakuii*, *Rhizobium ciceri*, *Rhizobium mediterraneum*, and *Rhizobium tianshanense* to *Mesorhizobium* gen. nov. // Int. J. Syst. Bacteriol. - 1997. - V. 47. - P. 895-898
  69. Jordan D.C., Allen O.N. Family I, Rhizobiaceae Conn, 1938 / In: Bergey's manual of

- determinative bacteriology, 8th edn. (Buchanan R.E., Gibbons N.E., Eds.). The Williams & Wilkins Co, Baltimore. – 1974. – P. 261–264
70. Jordan D.C. Transfer of *Rhizobium japonicum* Buchanan 1980 to *Bradyrhizobium* gen. nov., a genus of slow-growing, root nodule bacteria from leguminous plants. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1982. – V. 32. – P. 136–139
71. Jordan D.C. Family III Rhizobiaceae / In: Bergeys manual of systematic bacteriology. (Krieg N.R., Holt J.G., Eds.). Williams and Wilkins Co., Baltimore. – 1984. – V. 1. - P. 234–242
72. Jourand P., Giraud E., Bena G., Sy A., Willems A., Gillis M., Dreyfus B., de Lajudie P. *Methylobacterium nodulans* sp. nov., for a group of aerobic, facultatively methylotrophic, legume rootnodule-forming and nitrogen-fixing bacteria // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2004. - V. 54. - P. 2269–2273.
73. Kuykendall L.D., Saxena B., Devine T.E., Udell S.E. Genetic diversity in *Bradyrhizobium japonicum* Jordan 1982 and a proposal for *Bradyrhizobium elkanii* sp. nov. // *Can J Microbiol.* - 1992. – V. 38. – P. 501–505
74. Kuykendall L.D., Young J.M., Martinez-Romero E., Kerr A., Sawada H. Order Rhizobiales (new) family Rhizobiaceae genus *Rhizobium* / In: The alpha-, beta-, delta-, and Epsilonproteobacteria, the Proteobacteria, Part C. Bergey's manual of systematic bacteriology. 2nd edn. (Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.T., Garrity G.M., Eds). Springer, New York. – 2005. – V. 2, - P. 324–340
75. Kwon S.W., Park J.Y., Kim J.S., Kang J.W., Cho Y.H., Lim C.K., Parker M.A., Lee G.B. Phylogenetic analysis of the genera *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium*, *Rhizobium* and *Sinorhizobium* on the basis of 16S rRNA gene and internally transcribed spacer region sequences. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2005. – V. 55. – P. 263–270
76. Laguerre G., Nour S.M., Macheret V., Sanjuan J., Drouin P., Amarger N. Classification of rhizobia based on *nodC* and *nifH* gene analysis reveals a close phylogenetic relationship among *Phaseolus vulgaris* symbionts. // *Microbiology.* -2001. – V. 147. – P. 981–993
77. Laguerre G., Louvrier P., Allard M.R., Amarger N. Compatibility of rhizobial genotypes within natural populations of *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* for nodulation of host legumes. // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2003. – V. 69. – P. 2276–2283
78. Laranjo M., Alexandre A., Rivas R., Velazquez E., Young J.P., Oliveira S. Chickpea rhizobia symbiosis genes are highly conserved across multiple *Mesorhizobium* species. // *FEMS Microbiol Ecol.* - 2008. – V. 66. – P. 391–400
79. Ledebouer A.M., Krol A.J.M., Dons J.J.M., Spier F., Schilperoort R.A., Zaenen I., van Larebeke N., Schell J. On the isolation of TI-plasmid from *Agrobacterium tumefaciens*. // *Nucleic Acids Res.* - 1976. – V. 3. – P. 449–464
80. Leon-Barrios M., Lorite M.J., Donate-Correa J., Sanjuan J. *Ensifer meliloti* bv. *lancerottense* establishes nitrogen-fixing symbiosis with *Lotus* endemic to the Canary Islands and shows distinctive symbiotic genotypes and host range. // *Syst Appl Microbiol.* - 2009. – V. 32. – P. 413–420
81. Li Q.Q., Wang E.T., Chang Y.L., Zhang Y.Z., Zhang Y.M., Sui X.H., Chen W.F., Chen W.X. *Ensifer sojae* sp. nov., isolated from root nodules of *Glycine max* grown in saline-alkaline soils // *Internl. J. System. Evol. Microbiol.* - 2011. - V. 61. - P.1981–1988.
82. Lin J-J. Electrotransformation of *Agrobacterium* / In: *Methods in molecular biology.* (Nickoloff J.A., Ed.). Totowa: Humana Press. - 1995. – P. 171–178.
83. Lin D.X., Chen W.F., Wang F.Q., Hu D., Wang E.T., Sui X.H., Chen W.X. *Rhizobium mesosinicum* sp. nov., isolated from root nodules of three different legumes // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2009. – V. 59. – P. 1919–1923
84. Lindstrom K. *Rhizobium galegae*, a new species of legume root nodule bacteria. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* -1989. –V. 39. –P. 365–367
85. Lindstrom K., Young J.P.W. International committee on systematics of prokaryotes; subcommittee on the taxonomy of *Agrobacterium* and *Rhizobium*: minutes of the meetings. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2008. – V. 59. – P. 921–922
86. Liu X.Y., Wang E.T., Li Y., Chen W.X. Diverse bacteria isolated from root nodules of *Trifolium*, *Crotalaria* and *Mimosa* grown in the subtropical regions of China. // *Arch Microbiol.* - 2007. – V. 188. –P. 1–14
87. Lloret L., Ormeno-Orrillo E., Rincon R., Martinez-Romero J., Rogel-Hernandez M.A., Martinez-Romero E. *Ensifer mexicanus* sp. nov. a new species nodulating *Acacia angustissima* (Mill.) Kuntze in Mexico // *Syst. Appl. Microbiol.* - 2007. - V.30. - P. 280-90.
88. Lopez-Lopez A., Rogel M.A., Ormeno-Orrillo E., Martinez-Romero J., Martinez-Romero E. *Phaseolus vulgaris* seed-borne endophytic community with novel bacterial species such as *Rhizobium endophyticum* sp. nov. *Syst. Appl. Microbiol.* - 2010. - V. 33, - N. 6. P. 322-327.



89. Lu Y.L., Chen W.F., Han L.L., Wang E.T., Chen W.X. *Rhizobium alkalisoli* sp. nov., isolated from the legume *Caragana intermedia* growing in saline-alkaline soils. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009a. - V. 59. - P. 3006-3011
90. Lu Y.L., Chen W.F., Han L.L., Wang E.T., Zhang X.X., Chen W.X., Han S.Z. *Mesorhizobium shangrilense* sp. nov., isolated from root nodules of *Caragana* spp. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009b. - V. 59. - P. 3012-3018.
91. Lu Y.L., Chen W.F., Wang E.T., Guan S.H., Yan X.R., Chen W.X. Genetic diversity and biogeography of rhizobia associated with *Caragana* species in three ecological regions of China. // *Syst Appl Microbiol.* - 2009c. - V. 32. - P. 351-361
92. Maiden M.C. Multilocus sequence typing of bacteria. // *Annu Rev Microbiol.* - 2006. - V. 60. - P. 561-88
93. Mantelin S., Saux M. F., Zakhia F. et al. Emended description of the genus *Phyllobacterium* and description of four novel species associated with plant roots: *Phyllobacterium bourgognense* sp. nov., *Phyllobacterium ifriqiyense* sp. nov., *Phyllobacterium leguminum* sp. nov. and *Phyllobacterium brassicacearum* sp. nov. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2006. - V. 56. - P.827-839.
94. Martens M., Delaere M., Coopman R., De Vos P., Gillis M., Willems A. Multilocus sequence analysis of *Ensifer* and related taxa. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2007. - V. 57. - P. 489-503
95. Martinez-Romero E., Segovia L., Mercante F.M., Franco A.A., Graham P., Pardo M.A. *Rhizobium tropici*: a novel species nodulating *Phaseolus vulgaris* L. beans and *Leucaena* sp. trees. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1991. - V. 41. - P. 417-426
96. Menna P., Barcellos F.G., Hungria M. Phylogeny and taxonomy of a diverse collection of *Bradyrhizobium* strains based on multilocus sequence analysis of 16S rRNA genes, ITS regions and *glnII*, *recA*, *atpD* and *dnaK* genes. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009. - V.59. - P. 2934-2950
97. Merabet C., Martens M., Mahdhi M., Zakhia F., Sy A., Le Roux C., Domergue O., Coopman R., Bekki A., Mars M., Willems A., de Lajudie P. Multilocus sequence analysis of root nodule isolates from *Lotus arabicus* (Senegal), *Lotus creticus*, *Argyrolobium uniflorum* and *Medicago sativa* (Tunisia) and description of *Ensifer numidicus* sp. nov. and *Ensifer garamanticus* sp. nov. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2010. - V. 60. - P. 664-74.
98. Mergaert J., Swings J. Genus I. *Phyllobacterium* (ex Knosel 1962) Knosel 1984, 356VP (Effective publication: Knosel 1984, 254) / In: *Bergey's manual of systematic bacteriology*, Part C, 2nd edn. (Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.T., Garrity G.M., Eds.). Springer, New York - 2005. - V. 2. - P. 394-396
99. Michiels J., Dombrecht B., Vermeiren N., Xi C., Luyten E., Vanderleyden J. *Phaseolus vulgaris* is a non-selective host for nodulation. // *FEMS Microbiol Ecol.* - 1998. - V. 26. - P. 193-205
100. Mnasri B., Mrabet M., Laguerre G., Aouani M.E., Mhamdi R. Salt-tolerant rhizobia isolated from a Tunisian oasis that are highly effective for symbiotic N<sub>2</sub>-fixation with *Phaseolus vulgaris* constitute a novel biovar (bv. *mediterraneuse*) of *Sinorhizobium meliloti*. // *Arch Microbiol.* - 2007. - V. 187. - P. 79-85
101. Moulin L., Munive A., Dreyfus B., Boivin-Masson C. Nodulation of legumes by members of the beta-subclass of proteobacteria. // *Nature.* - 2001. - V. 411. - P. 948-950
102. Moulin L., Bena G., Boivin-Masson C., Stepkowski T. Phylogenetic analyses of symbiotic nodulation genes support vertical and lateral gene co-transfer within the *Bradyrhizobium* genus. // *Mol Phylogenet Evol.* - 2004. - V. 30. - P. 720-732
103. Muresu R., Polone E., Sulas L., Baldan B., Tondello A., Delogu G., Cappuccinelli P., Alberghini S., Benhizia Y., Benhizia H., Benguedouar A., Mori B., Calamassi R., Dazzo F.B., Squartini A. Coexistence of predominantly nonculturable rhizobia with diverse, endophytic bacterial taxa within nodules of wild legumes. // *FEMS Microbiol Ecol.* - 2008. - V. 63. - P. 383-400
104. Nakatsukasa H., Uchiumi T., Kucho K., Suzuki A., Higashi S., Abe M. Transposon mediation allows a symbiotic plasmid of *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* to become a symbiosis island in *Agrobacterium* and *Rhizobium*. // *J Gen Appl Microbiol.* - 2008. - V. 54. - P. 107-118
105. Nandasena K.G., O'Hara G.W., Tiwari R.P., Sezmis E., Howieson J.G. In situ lateral transfer of symbiosis islands results in rapid evolution of diverse competitive strains of mesorhizobia suboptimal in symbiotic nitrogen fixation on the pasture legume *Biserrula pelecinus* L. // *Environ Microbiol.* - 2007. - V. 9. - P. 2496-2511
106. Nandasena K.G., Ohara G.W., Tiwari R.P., Willems A., Howieson J.G. *Mesorhizobium australicum* sp. nov. and *Mesorhizobium opportunistum* sp. nov., isolated from *Biserrula pelecinus* L. in Australia // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009. - V. 59. - P. 2140-2147.

107. Nick G., de Lajudie P., Eardly B.D., Suomalainen S., Paulin L., Zhang X., Gillis M., Lindstrom K. *Sinorhizobium arboris* sp. nov. and *Sinorhizobium kostiense* sp. nov., isolated from leguminous trees in Sudan and Kenya // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1999. - V. 49. - P. 1359–68.
108. Ngom A., Nakagawa Y., Sawada H., Tsukahara J., Wakabayashi S., Uchiumi T., Nuntagij A., Kotepong S., Suzuki A., Higashi S., Abe M. A novel symbiotic nitrogen-fixing member of the *Ochrobactrum* clade isolated from root nodules of *Acacia mangium*. // *J Gen Appl Microbiol.* - 2004. - V. 50. - P. 17–27
109. Ogasawara M., Suzuki T., Mutoh I., Annapurna K., Arora N.K., Nishimura Y., Maheshwari D.K. *Sinorhizobium indiaense* sp. nov. and *Sinorhizobium abri* sp. nov. isolated from tropical legumes, *Sesbania rostrata* and *Abrus precatorius*, respectively // *Symbiosis.* - 2003. - V. 34. - P. 53–68.
110. Peng G., Yuan Q., Li H., Zhang W., Tan Z. *Rhizobium oryzae* sp. nov., isolated from the wild rice *Oryza alta*. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2008. - V. 58. - P. 2158–2163
111. Perret X., Staehelin C., Broughton W.J. Molecular basis of symbiotic promiscuity. // *Microbiol Mol Biol Rev.* - 2000. - V. 64. - P. 80–201
112. Pueppke S.G., Broughton W.J. *Rhizobium* sp. strain NGR234 and *R. fredii* USDA257 share exceptionally broad, nested host ranges. // *Mol Plant-Microbe Interact.* - 1999. - V. 12. - P. 293–318
113. Quan Z.X., Bae H.S., Baek J.H., Chen W.F., Im W.T., Lee S.T. *Rhizobium daejeonense* sp. nov. isolated from a cyanide treatment bioreactor. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2005. - V. 55. - P. 2543–2549
114. Radeva G., Jurgens G., Niemi M., Nick G., Suominen L., Lindstrom K. Description of two biovars in the *Rhizobium galegae* species: biovar *orientalis* and biovar *officinalis*. // *Syst Appl Microbiol.* - 2001. - V. 24. - P. 192–205
115. Ramirez-Bahena M.H., Garcia-Fraile P., Peix A., Valverde A., Rivas R., Iguar J.M., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Velazquez E. Revision of the taxonomic status of the species *Rhizobium leguminosarum* (Frank 1879) Frank 1889AL, *Rhizobium phaseoli* Dangeard 1926AL and *Rhizobium trifolii* Dangeard 1926AL. *R. trifolii* is a later synonym of *R. leguminosarum*. Reclassification of the strain *R. leguminosarum* DSM 30132 (1/4NCIMB 11478) as *Rhizobium pisi* sp. nov. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2008. - V. 58. - P. 2484–2490
116. Ramirez-Bahena M.H., Peix A., Rivas R., Camacho M., Rodriguez-Navarro D.N., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Willems A., Velazquez E. *Bradyrhizobium pachyrhizi* sp. nov. and *Bradyrhizobium jicamae* sp. nov., isolated from effective nodules of *Pachyrhizus erosus*. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009. - V. 59. - P. 1929–1934
117. Rasolomampianina R., Bailly X., Fetiarison R., Rabevohitra R., Bena G., Ramarason L., Raherimandimby M., Moulin L., De Lajudie P., Dreyfus B., Avarre J.C. Nitrogen-fixing nodules from rose wood legume trees (*Dalbergia* spp.) endemic to Madagascar host seven different genera belonging to alpha- and beta-Proteobacteria. // *Mol Ecol.* - 2005. - V. 14. - P. 4135–4146
118. Relic B., Talmont F., Korsinska J., Golinowski W., Prome J.-C., Broughton W. J. Biological activity of *Rhizobium* sp. NGR234 Nod factors on macroptilium atropurpureum. // *Mol. Plant-Microbe Interact.* - 1993. - V. 6. - P. 764–774.
119. Ren D.A.W., Wang E.T., Chen W.F., Sui X.H., Zhang X.X., Liu H.C., Chen W.X. *Rhizobium herbae* sp. nov. and *Rhizobium giardinii*-related bacteria, minor microsymbionts of various wild legumes in China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2011a. V. 61. P. 1912-20.
120. Ren D.W., Chen W.F., Sui X.H., Wang E.T., Chen W.X. *Rhizobium vignae* sp. nov., a symbiotic bacterium isolated from multiple legume species // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2011b. - V. 61. - P. 580-586.
121. Ribeiro R.A., Barcellos F.G., Thompson F.L., Hungria M. Multilocus sequence analysis of Brazilian *Rhizobium* microsymbionts of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) reveals unexpected taxonomic diversity. // *Res Microbiol.* - 2009. - V. 160. - P. 297–306
122. Rivas R., Willems A., Subba-Rao N.S., Mateos P.F., Dazzo F.B., Kroppenstedt R.M., Martinez-Molina E., Gillis M., Velazquez E. Description of *Devosia neptuniae* sp. nov. that nodulates and fixes nitrogen in symbiosis with *Neptunia natans*, an aquatic legume from India. // *Syst Appl Microbiol.* - 2003. - V. 26. - P. 47–53
123. Rivas R., Willems A., Palomo J.L., Garcia-Benavides P., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Gillis M., Velazquez E. *Bradyrhizobium betae* sp. nov., isolated from roots of *Beta vulgaris* affected by tumour-like deformations. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2004. - V. 54. - P. 1271–1275
124. Rivas R., Laranjo M., Mateos P.F., Oliveira S., Martinez-Molina E., Velazquez E. Strains of *Mesorhizobium amorphae* and *Mesorhizobium tianshanense*, carrying symbiotic genes of common

- chickpea endosymbiotic species, constitute a novel biovar (*ciceri*) capable of nodulating *Cicer arietinum*. // *Lett Appl Microbiol.* - 2007. - V. 44. - P. 412-418
125. Rivas R., Martens M., de Lajudie P., Willems A. Multilocus sequence analysis of the genus *Bradyrhizobium*. // *Syst Appl Microbiol.* - 2009. - V. 32. - P. 101-110
126. Roche P., Maillet F., Plazanet C., Debelle F., Ferro M., Truchet G., Prome J.C., Denarie J. The common nodABC genes of *Rhizobium meliloti* are host-range determinants. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* - 1996. - V. 93. - P. 15305-15310
127. Rogel M.A., Hernandez-Lucas I., Kuykendall L.D., Balkwill D.L., Martinez-Romero E. Nitrogen-fixing nodules with *Ensifer adhaerens* harboring *Rhizobium tropici* symbiotic plasmids. // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2001. - V. 67. - P. 3264-3268.
128. Safronova V., Chizhevskaya E., Bullitta S., Andronov E., Belimov A., Charles T.C., Lindstrom K. Presence of a novel 16S-23S rRNA gene intergenic spacer insert in *Bradyrhizobium canariense* strains. // *FEMS Microbiol Lett.* - 2007. - V. 269. - P. 207-212
129. Sawada H., Ieki H., Oyaizu H., Matsumoto S. Proposal for rejection of *Agrobacterium tumefaciens* and revised descriptions for the genus *Agrobacterium* and for *Agrobacterium radiobacter* and *Agrobacterium rhizogenes*. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1993. - V. 43. - P. 694-702.
130. Scholla M.H., Elkan G.H. *Rhizobium fredii* sp. nov., a fast-growing species that effectively nodulates soybeans. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1984. - V. 34. - P. 484-486
131. Segovia L, Young JP, Martínez-Romero E. Reclassification of American *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* type I strains as *Rhizobium etli* sp. nov. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1993. - V. 43, - N. 2. - P. 374-377.
132. Skerman V.B.D., McGowan V., Sneath P.H.A. Approved lists of bacterial names. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1980. - V. 30. - P. 225-420
133. Souza Moreira M.F., Cruz L., de Faria M.S., Marsh T., Martinez-Romero E., Pedrosa O.F., Pitard M.R., Peter W., Young J. *Azorhizobium doebereineriae* sp. Nov. Microsymbiont of *Sesbania virgata* (Caz.) Pers // *Syst. Appl. Microbiol.* - 2006. - V. 29. - P. 197-206.
134. Squartini A., Struffi P., Doring H., Selenska-Pobell S., Tola E., Giacomini A., Vendramin E., Velazquez E., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Dazzo F.B., Casella S., Nuti M.P. *Rhizobium sullae* sp. nov. (formerly '*Rhizobium hedysari*'), the root-nodule microsymbiont of *Hedysarum coronarium* L. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2002. - V. 52. - P. 1267-76.
135. Stackebrandt E., Frederiksen W., Garrity G.M., Grimont P.A., Kampfer P., Maiden M.C., Nesme X., Rossello-Mora R., Swings J., Truper H.G., Vauterin L., Ward A.C., Whitman W.B. Report of the ad hoc committee for the re-evaluation of the species definition in bacteriology. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2002. - V. 52. - P. 1043-1047
136. Steenkamp E.T., Stepkowski T., Przymusiak A., Botha W.J., Law I.J. Cowpea and peanut in southern Africa are nodulated by diverse *Bradyrhizobium* strains harboring nodulation genes that belong to the large pantropical clade common in Africa. // *Mol Phylogenet Evol.* - 2008. - V. 48. - P. 1131-1144
137. Sullivan J.T., Trzebiatowski J.R., Cruickshank R.W., Gouzy J., Brown S.D., Elliot R.M., Fleetwood D.J., McCallum N.G., Rossbach U., Stuart G.S., Weaver J.E., Webby R.J., De Bruijn F.J., Ronson C.W. Comparative sequence analysis of the symbiosis island of *Mesorhizobium loti* strain R7A. // *J Bacteriol.* - 2002. - V. 184. - P. 3086-3095
138. Sy A., Giraud E., Jourand P., Garcia N., Willems A., de Lajudie P., Prin Y., Neyra M., Gillis M., Boivin-Masson C., Dreyfus B. Methylophilic *Methylobacterium* bacteria nodulate and fix nitrogen in symbiosis with legumes. // *J Bacteriol.* - 2001. - V. 183. - P. 214-220
139. Tan Z.Y., Kan F.L., Peng G.X., Wang E.T., Reinhold-Hurek B., Chen W.X. *Rhizobium yanglingense* sp. nov., isolated from arid and semi-arid regions in China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2001b. - V. 51. - P. 909-14.
140. Trujillo M.E., Willems A., Abril A., Planchuelo A.M., Rivas R., Ludena D., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Velazquez E. Nodulation of *Lupinus albus* by strains of *Ochrobactrum lupine* sp. nov. // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2005. - V. 71. - P. 1318-1327
141. Toledo I, Lloret L., Martinez-Romero E. *Sinorhizobium americanus* sp. nov., a new *Sinorhizobium* species nodulating native *Acacia* spp. in Mexico // *Syst. Appl. Microbiol.* - 2003. - V. 26.. - P. 54-64.
142. Uchiumi T., Ohwada T., Itakura M., Mitsui H., Nukui N., Dawadi P., Kaneko T., Tabata S., Yokoyama T., Tejima K., Saeki K., Omori H., Hayashi M., Maekawa T., Sriprang R., Murooka Y., Tajima S., Simomura K., Nomura M., Suzuki A., Shimoda Y., Sioya K., Abe M., Minamisawa K. Expression islands clustered on the symbiosis

- island of the *Mesorhizobium loti* genome. // *J. Bacteriol.* - 2004. - V. 186. - P. 2439-2448
143. Validation List no. 107. List of new names and new combinations previously effectively, but not validly, published // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2006. - V. 56. - P. 1-6.
144. Valverde A., Velazquez E., Fernandez-Santos F., Vizcano N., Rivas R., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Igual J.M., Willems A. *Phyllobacterium trifolii* sp. nov., nodulating *Trifolium* and *Lupinus* in Spanish soils. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2005. - V. 55. - P. 1985-1989
145. Valverde A., Igual J.M., Peix A., Cervantes E., Velazquez E. *Rhizobium lusitanum* sp. nov. a bacterium that nodulates *Phaseolus vulgaris*. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2006. - V. 56. - P. 2631-2637
146. van Berkum P., Elia P., Eardly B.D. Multilocus sequence typing as an approach for population analysis of Medicago-nodulating rhizobia. // *J. Bacteriol.* - 2006a. - V. 188. - P. 5570-5577
147. van Berkum P., Leibold JM, Eardly BD. Proposal for combining *Bradyrhizobium* spp. (*Aeschynomene indica*) with *Blastobacter denitrificans* and to transfer *Blastobacter denitrificans* (Hirsch and Muller, 1985) to the genus *Bradyrhizobium* as *Bradyrhizobium denitrificans* (comb. nov.). // *Syst Appl Microbiol.* - 2006b. - V. 29. - P. 207-215.
148. Vandamme P., Goris J., Chen W.M., de Vos P., Willems A. *Burkholderia tuberum* sp. nov. and *Burkholderia phymatum* sp. nov., nodulate the roots of tropical legumes. // *Syst Appl Microbiol.* - 2002. - V. 25. - P. 507-512
149. Vandamme P., Coenye T. Taxonomy of the genus *Cupriavidus*: a tale of lost and found. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2004. - V. 54. - P. 2285-2289
150. Vandamme P., Dawyndt P. Classification and identification of the *Burkholderia cepacia* complex: Past, present and future // *Syst Appl Microbiol.* - 2011. - V. 34. - P. 87-95.
151. Velazquez E., Cruz-Sanchez J.M., Mateos P.F., Martinez-Molina E. Analysis of stable lowmolecular weight RNA profiles of members of the family Rhizobiaceae. // *Appl. Environ. Microbiol.* - 1998. - V. 64. - P. 1555-1559
152. Velazquez E, Igual JM, Willems A, Fernández MP, Muñoz E, Mateos PF, Abril A, Toro N, Normand P, Cervantes E, Gillis M, Martínez-Molina E. *Mesorhizobium chacoense* sp. nov., a novel species that nodulates *Prosopis alba* in the Chaco Arido region (Argentina) // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2001. - V. 51. - P. 1011-21.
153. Velazquez E., Peix A., Zurdo-Pineiro J.L., Palomo J.L., Mateos P.F., Rivas R., Munoz-Adelantado E., Toro N., Garcia-Benavides P., Martinez-Molina E. The coexistence of symbiosis and pathogenicity-determining genes in *Rhizobium rhizogenes* strains enables them to induce nodules and tumours or hairy roots in plants. // *Mol Plant Microbe Interact.* - 2005. - V. 18. - P. 1325-1332
154. Velazquez E., Garcia-Fraile P., Ramirez-Bahena M.-H., Rivas R., Martinez-Molina E. Bacteria Involved in Nitrogen-Fixing Legume Symbiosis: Current Taxonomic Perspective / In: *Microbes for Legume Improvement* (Saghir Khan M., Zaidi A., Musarrat J., Eds.). Springer Wien NY. - 2010. - P. 1-14.
155. Vidal C., Chantreuil C., Berge O., Mauré L., Escarré J., Béna G., Brunel B., Cleyet-Marel J.C. *Mesorhizobium metallidurans* sp. nov., a metal-resistant symbiont of *Anthyllis vulneraria* growing on metalcolous soil in Languedoc, France // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2009. - V. 59. - P. 850-855.
156. Villegas M.C., Rome S., Maure L., Domergue O., Gardan L., Bailly X., Cleyet-Marel J.C., Brunel B. Nitrogen-fixing sinorhizobia with *Medicago laciniata* constitute a novel biovar (bv. *medicaginis*) of *S. meliloti*. // *Syst Appl Microbiol.* - 2006. - V. 29. - P. 526-538
157. Vinuesa P., Leon-Barrios M., Silva C., Willems A., Jarabo-Lorenzo A., Perez-Galdona R., Werner D., Martinez-Romero E. *Bradyrhizobium canariense* sp. nov., an acid-tolerant endosymbiont that nodulates endemic genistoid legumes (Papilionoideae: Genisteeae) from the Canary Islands, along with *Bradyrhizobium japonicum* bv. *genistearum*, *Bradyrhizobium* genospecies alpha and *Bradyrhizobium* genospecies beta. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2005. - V. 55. - P. 569-575
158. Vinuesa P., Rojas-Jimenez K., Contreras-Moreira B., Mahn S.K., Prasad B.N., Moe H., Selvaraju S.B., Thierfelder H., Werner D. Multilocus sequence analysis for assessment of the biogeography and evolutionary genetics of Four *Bradyrhizobium* species that nodulate soybeans on the asiatic continent. // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2008. - V. 74. - P. 6987-6996
159. Wang E.T., van Berkum P., Beyene D., Sui X.H., Dorado O., Chen W.X., Martinez-Romero E. *Rhizobium huautlense* sp. nov., a symbiont of *Sesbania herbacea* that has a close phylogenetic relationship with *Rhizobium galegae* // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1998. - V. 48. - P. 687-99.
160. Wang E.T., Rogel M.A., Garcia-de los Santos A., Martinez-Romero J., Cevallos M.A., Martinez-

- Romero E. *Rhizobium etli* bv. *mimosae*, a novel biovar isolated from *Mimosa affinis*. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1999. - V. 49. - P. 1479–1491
161. Wang E.T., Tan Z.Y., Willems A., Fernandez-Lopez M., Reinhold-Hurek B., Martinez-Romero E. *Sinorhizobium morelense* sp. nov., a *Leucaena leucocephala*-associated bacterium that is highly resistant to multiple antibiotics. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2002. - V. 52. - P. 1687–1693
162. Wang F.Q., Wang E.T., Liu J., Chen Q., Sui X.H., Chen W.F., Chen W.X. *Mesorhizobium albiziae* sp. nov., a novel bacterium that nodulates *Albizia kalkora* in a subtropical region of China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2007. - V. 57. - P. 1192–1199.
163. Wei G.H., Wang E.T., Tan Z.Y., Zhu M.E., Chen W.X. *Rhizobium indigoferae* sp. nov. and *Sinorhizobium kummerowiae* sp. nov., respectively isolated from *Indigofera* spp. and *Kummerowia stipulacea* // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2002. - V. 52. - P. 2231–9.
164. Wei G.H., Tan Z.Y., Zhu M.E., Wang E.T., Han S.Z., Chen W.X. Characterization of rhizobia isolated from legume species within the genera *Astragalus* and *Lespedeza* grown in the Loess Plateau of China and description of *Rhizobium loessense* sp. nov. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2003. - V. 53. - P. 1575–83.
165. Wei G., Chen W., Zhu W., Chen C., Young J.P., Bontemps C. Invasive *Robinia pseudoacacia* in China is nodulated by *Mesorhizobium* and *Sinorhizobium* species that share similar nodulation genes with native American symbionts. // *FEMS Microbiol Ecol.* - 2009. - V. 68. - P. 320–328
166. Willems A., Collins M.D. Phylogenetic analysis of rhizobia and agrobacteria based on 16S rRNA gene sequences. // *Int. J. Syst. Bacteriol.* - 1993. - V. 43. - P. 305–313
167. Willems A., Coopman R., Gillis M. Comparison of sequence analysis of 16S–23S rDNA spacer regions, AFLP analysis and DNA-DNA hybridization in *Bradyrhizobium*. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2001. - V. 51. - P. 623–632
168. Willems A., Fernandez-Lopez M., Munoz-Adelantado E., Goris J., De Vos P., Martinez-Romero E., Toro N., Gillis M. Description of new *Ensifer* strains from nodules and proposal to transfer *Ensifer adhaerens* Casida 1982 to *Sinorhizobium* as *Sinorhizobium adhaerens* comb. nov. Request for an Opinion. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2003. - V. 53. - P. 1207–1217
169. Woese C.R., Stackebrandt E., Weisburg W.G., Paster B.J., Madigan M.T., Fowler V.J., Hahn C.M., Blanz P., Gupta R., Nealson K.H., Fox G.E. The phylogeny of purple bacteria: the alpha subdivision. // *Syst Appl Microbiol.* - 1984. - V. 5. - P. 315–326
170. Xu L., Shi J.F., Zhao P., Chen W.M., Qin W., Tang M., Wei G. H. *Rhizobium sphaerophysae* sp. nov., a novel species isolated from root nodules of *Sphaerophysa salsula* in China // *Antonie van Leeuwenhoek.* - 2011. - V. 99. - P. 845–854
171. Yan X.R., Chen W.F., Fu J.F., Lu Y.L., Xue C.Y., Sui X.H., Li Y., Wang E.T., Chen W.X. *Mesorhizobium* spp. are the main microsymbionts of *Caragana* spp. grown in Liaoning Province of China. // *FEMS Microbiol Lett.* - 2007. - V. 271. - P. 265–273
172. Yanagi M., Yamasato K. Phylogenetic analysis of the family Rhizobiaceae and related bacteria by sequencing of 16S rRNA gene using PCR and DNA sequencer. // *FEMS Microbiol Lett.* - 1993. - V. 107. - P. 115–120
173. Yao Z.Y., Kan F.L., Wang E.T., Wei G.H., Chen W.X. Characterization of rhizobia that nodulate legume species of the genus *Lespedeza* and description of *Bradyrhizobium yuanmingense* sp. nov. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2002. - V. 52. - P. 2219–30.
174. Yoon J.H., Kang S.J., Yi H.S., Oh T.K., Ryu C.M. *Rhizobium soli* sp. nov., isolated from soil // *Int. J. System. Evol. Microbiol.* - 2010. - V. 60. - P. 1387–1393
175. Young J.M., Kuykendall L.D., Martinez-Romero E., Kerr A., Sawada H. A revision of *Rhizobium* Frank 1889, with an emended description of the genus, and the inclusion of all species of *Agrobacterium* Conn 1942 and *Allorhizobium undicola* de Lajudie et al. 1998 as new combinations: *Rhizobium radiobacter*, *R. rhizogenes*, *R. rubi*, *R. undicola* and *R. vitis*. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2001. - V. 51. - P. 89–103
176. Young J.M. The genus name *Ensifer* Casida 1982 takes priority over *Sinorhizobium* Chen et al. 1988, and *Sinorhizobium morelense* Wang et al. 2002 is a later synonym of *Ensifer adhaerens* Casida 1982. Is the combination “*Sinorhizobium adhaerens*” Casida 1982 Willems et al. 2003 legitimate? Request for an Opinion. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2003. - V. 53. - P. 2107–2110
177. Young J.P., Crossman L.C., Johnston A.W., et al. The genome of *Rhizobium leguminosarum* has recognizable core and accessory components. // *Genome Biol.* - 2006. - V. 7. - R34
178. Young JM. *Sinorhizobium* versus *Ensifer*: may a taxonomy subcommittee of the ICSP contradict

- the Judicial Commission? // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2010. – V. 60. – P. 1711-1713
179. Zehr J.P., Jenkins B.D., Short S.M., Steward G.F. Nitrogenase gene diversity and microbial community structure: a cross-system comparison. // *Environ Microbiol.* - 2003. – V. 5. – P. 539–554
180. Zeigler D.R. Gene sequences useful for predicting relatedness of whole genomes in bacteria. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2003. – V. 53. – P. 1893–1900
181. Zhang Y.F., Wang E.T., Tian C.F., Wang F.Q., Han L.L., Chen W.F., Chen W.X. Bradyrhizobium elkanii, Bradyrhizobium yuanmingense and Bradyrhizobium japonicum are the main rhizobia associated with Vigna unguiculata and Vigna radiata in the subtropical region of China. // *FEMS Microbiol Lett.* - 2008. – V. 285. – P. 146–154
182. Zhang X., Sun L., Ma X., Sui X. H., Jiang R. Rhizobium pseudoryzae sp. nov., isolated from the rhizosphere of rice // *Int. J. System. Evol. Microbiol.* – 2011a. – V. 61. – P. 2425–2429
183. Zhang R.J., Hou B.C., Wang E.T., Li Y., Jr, Zhang X.X., Chen W.X. Rhizobium tubonense sp. nov., isolated from root nodules of Oxytropis glabra // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* – 2011b. - V. 61. - P. 512–7.
184. Zhang Y., Li Y., Chen W.F., Wang E., Sui X., Li Q., Zhang Y., Zhou Y., Chen W.X. Bradyrhizobium huanghuaihaiense sp. nov., an effective symbiotic bacterium isolated from soybean (*Glycine max* L.) nodules in Northern (Huang-Huai-Hai) Plain of China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2011c. – V. 14. [Epub ahead of print]
185. Zhang J.J., Liu T.Y., Chen W.F., Wang E.T., Sui X.H., Zhang X.X., Li Y., Li Y., Chen W.X. Mesorhizobium muleiense sp. nov., nodulating with *Cicer arietinum* L. in Xinjiang, China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2012. – V. 6. [Epub ahead of print]
186. Zhao C.T., Wang E.T., Zhang Y.M., Chen W.F., Sui X.H., Chen W.X., Liu H.C., Zhang X.X. Mesorhizobium silamurunense sp. nov., a novel species nodulated with Astragalus species in China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2011. – V. 4. [Epub ahead of print]
187. Zhou PF, Chen WM, Wei GH. Mesorhizobium robiniae sp. nov., isolated from root nodules of Robinia pseudoacacia // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2010. – V. 60. – P. 2552-2556.
188. Zurdo-Pineiro J.L., Velazquez E., Lorite M.J., Brelles-Marino G., Schroder E.C., Bedmar E.J., Mateos P.F., Martinez-Molina E. Identification of fast-growing rhizobia nodulating tropical legumes from Puerto Rico as Rhizobium gallicum and Rhizobium tropici. // *Syst Appl Microbiol.* - 2004. – V. 27. – P. 469–477
189. Zurdo-Pineiro J.L., Rivas R., Trujillo M.E., Vizcaino N., Carrasco J.A., Chamber M., Palomares A., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Velazquez E. Ochrobactrum cytisi sp. nov., isolated from nodules of Cytisus scoparius in Spain. // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* - 2007. – V. 57. – P. 784–788
190. Zurdo-Pineiro J.L., Garcia-Fraile P., Rivas R., Peix A., Leon-Barrios M., Willems A., Mateos P.F., Martinez-Molina E., Velazquez E., van Berkum P. Rhizobia from Lanzarote, the Canary Islands, that nodulate Phaseolus vulgaris have characteristics in common with Sinorhizobium meliloti from mainland Spain. // *Appl. Environ. Microbiol.* - 2009. – V. 75. – P. 2354–2359
191. Zurkowski W., Lorkiewicz Z. Plasmid-mediated control of nodulation in Rhizobium trifolii. // *Arch Microbiol.* – 1979. – V. 123. – P. 195–201.

## MODERN SYSTEMATICS OF NODULE BACTERIA

Baymiev An.K., Gumenko R.S., Matniyazov R.T., Chubukova O.V., Baymiev Al.K.

Institute of Biochemistry and Genetics of Ufa Science Centre of Russian Academy of Sciences,  
Ufa, Russia, e-mail: baymiev@anrb.ru

### Resume

Main historical moments of appearance and improvement of systematics of root nodule bacteria are briefly elucidated. The current state of taxonomy of these bacteria is shown. Some attention paid to biovars nodule bacteria. Several cases of revealing of new bacteria in nodules of leguminous plants are described. The list of references consists of 191 papers.