

УДК 579.262

**ЕКОЛОГІЯ ФІТОСФЕРИ:
РОСЛИННО-МІКРОБНІ ВЗАЄМОВІДНОСИНИ.
1. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА
РИЗО-, ЕНДО- ТА ФІЛОСФЕРИ**

© 2010 р. О. В. Мошинець¹, І. В. Косаківська²

¹*Інститут молекулярної біології і генетики
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

²*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Проаналізовано структурно-екологічні аспекти взаємодії рослини з непатогенною мікрофлорою навколишнього середовища. Рослинно-мікробні взаємовідносини розглянуто як такі, що мають місце в єдиній екологічній ніші – фітосфері, яка структурно може бути поділена на три взаємопов'язані екониші: ризосферу, ендосферу та філосферу.

Ключові слова: *мікроорганізми, рослинно-мікробні взаємовідносини, ризосфера, ендосфера, філосфера*

Рослини та мікроорганізми співіснують впродовж усього життєвого циклу в особливій, неоднорідній екологічній ніші – фітосфері: комплексній екониші, яка складається з ризосфери (зони впливу кореневої частини рослини на субстрат), ендосфери (тканини рослини), та філосфери (сукупності усіх надземних поверхонь рослини) (Van Peer et al., 1990; Normander, Prosser, 2000; Van Elsas et al., 2003).

Мікроорганізми, асоційовані з рослиною, можуть бути шкідливими, нейтральними або корисними, впливати на процеси росту і розвитку, стійкість до негативних чинників тощо (Van Overbeek, Van Elsas, 1995). Корисні бактерії, які колонізують фітосферу, мають тісний структурний і функціональний зв'язок з рослиною. Вони стимулюють ріст, впливають на врожайність, знижують чутливість до патогенів, підвищують стійкість до біотичних та абіотичних стресорів (Compant, 2009; Lugtenberg, Kamilova, 2009). Їх використовують, як біопре-

парати, що поліпшують процеси живлення, як фітопротектори у боротьбі з фітопатогенами, а також з метою фіторемедіації забруднених ґрунтів (Sturz et al., 2000; Compant, 2009). Встановлено, що характер впливу бактерій на рослини в лабораторних умовах відрізняється від умов відкритого ґрунту. Причиною такого явища може бути недостатня колонізація ризосфери внаслідок низької конкурентоспроможності лабораторних культур (Lugtenberg et al., 2001). Позитивний вплив окремих мікроорганізмів визначається ефективністю колонізації рослин в умовах конкуренції з іншими мікроорганізмами (Мошинець та ін., 2010).

Наші уявлення щодо просторової організації, функціонування та взаємодії мікроорганізмів між собою та з рослинами залишаються обмеженими, що зумовлено як складністю мікробно-рослинних взаємовідносин і значним генетичним різноманіттям мікроорганізмів, так і відсутністю універсальних методів досліджень.

Методичні підходи, що нині застосовуються в екологічній мікробіології, можна розділити на чотири групи: мікроскопічне дослі-

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: science@botany.kiev.ua

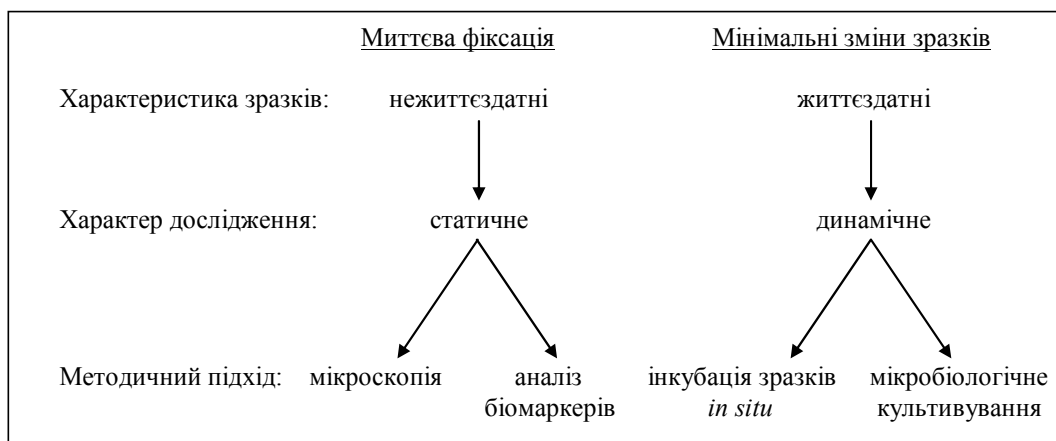


Схема інтегрованої парадигми методологічних підходів дослідження рослинно-мікробних взаємовідносин.

дження, культивування, фізіологічне інкубування та аналіз біомаркерів (рисунок).

Мікроскопічні дослідження та мікробіологічне культивування дозволяють візуально спостерігати живі та зафіксовані мікроорганізми, отримувати чисті культури і вивчати їх фізіолого-біохімічні властивості в умовах лабораторного культивування. Недоліком цих методів є те, що лише 1% мікроорганізмів залишається придатним для культивування в лабораторних умовах (Sharma et al., 2005). Немає такої впевненості, що мікроорганізми, отримані в чистій лабораторній культурі, характеризуються такими ж біологічними та фізіолого-біохімічними властивостями, як в нативній асоціації (Lindow, 2005). Відомо, що природні мікроценози містять значну кількість мікроорганізмів, які не культивуються в лабораторних умовах (Velimirov, 2001; Oliver, 2005), а також мікроорганізмів з низьким рівнем метаболізму та малою кількістю ДНК (Longnecker et al., 2005), наноорганізмів (Нікітін та ін., 1966; Uwins et al., 1998; Velimirov, 2001), які не можна дослідити методами мікроскопії та культивування на поживних середовищах. Усі існуючі мікроорганізми можна умовно розділити на групи, виходячи з характеру та особливостей їхнього культивування:

- культивовані мікроорганізми – мікроорганізми, що успішно ізолювані та очищені в лабораторних умовах, зберігаються у вигляді «чистих культур». Колекції чистих культур мікроорганізмів є у США (ATCC, American Type Culture Collection), Німеччини (DSMZ, Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen), кілька колекцій в Росії (у т.ч. VKM у м. Пушино; VKPM у Москві), Бельгії, Нідерландах, Японії, Великобританії, Франції,

Польщі, Новій Зеландії і у деяких інших країнах. В Україні Національна колекція мікроорганізмів містить понад 20000 культур та зберігається в Інституті мікробіології ім. Д.К.Заболотного НАН України (<http://www.imv.kiev.ua/>);

- некультивовані мікроорганізми – всі інші мікроорганізми. Кількість та різноманіття мікроорганізмів на Землі досі є абсолютно невизначеними (Rappe, Giovannoni, 2003). За деякими підрахунками, кількість некультивованих мікробів може бути у 10^4 разів більшою від кількості культивованих мікроорганізмів (Rappe, Giovannoni, 2003). По-іншому можна визначити некультивовані мікроорганізми як такі, до яких поки що не підібрані оптимальні умови культивування (Kaerberlein et al., 2002). Тому, згідно із потенціалом мікробів до культивування, некультивовані мікроорганізми можна розділити на культурабельні та некультурабельні;

- культурабельні мікроорганізми – ті мікроорганізми, які поки що не отримані у вигляді чистої культури, але такі чисті культури можуть бути отримані за наявності відповідного поживного середовища та фізико-хімічних умов культивування (Kaerberlein et al., 2002);

- некультурабельні мікроорганізми – мікроорганізми, чисті культури яких не можуть бути отримані, наприклад, через несприятливі умови навколишнього середовища, які не сприяють культивуванню та вводять клітини мікроорганізмів у стан із низьким рівнем метаболізму;

- голодуючі мікроорганізми впродовж тривалого часу перебувають у стані спокою, характеризуються низькою метаболічною акти-

вністю та низьким вмістом клітинних компартментів. До цієї групи відносять так званий VBNC-стан (від англ. viable but nonculturable – живі, але не культивовані), який є дуже актуальним питанням в екології мікробних патогенів людини у фітосфері (Winfield, Groisman, 2003; Oliver, 2005). До цієї групи мікроорганізмів також належать мікроорганізми у стані LNA (від англ. low nucleic acid – низький рівень нуклеїнової кислоти). Показано, що LNA-стан є можливим для культурабельних бактерій, такий стан характеризується суттєвою редуцією вмісту ДНК порівняно з культивованою формою. Тим не менше, показано, що за особливих умов LNA-стани деяких бактерій можуть культивуватися за спеціальних умов. До цієї групи належать мікробні патогени людини, знайдені у фітосфері (Winfield, Groisman, 2003; Oliver, 2005), та мікроорганізми з низьким вмістом ДНК (Longnecker et al., 2005);

- неживі мікроорганізми – ті, життєву активність яких не можна відновити. Такі мікроорганізми можна спостерігати при мікроскопічному або цитофлуорометричних дослідженнях, але їхній статус можна визначити, як «мертві», або «вмираючі» (Boulos et al., 1999; Maeda et al., 1999).

Метод фізіологічного інкубування полягає у визначенні рівня геохімічної активності мікроорганізмів безпосередньо у субстраті. Так, зокрема, визначають присутність різних фізіологічних груп мікроорганізмів шляхом аналізу газових сумішей, що випаровує субстрат із мікроорганізмами, в режимі реального часу (Wilson, Madsen, 1996). Зафіксовані зразки дозволяють проаналізувати статус мікробного ценозу. Дослідження проводять з використанням польових камер (Conrad, 1996) та польових мікроелектродів (Glud et al., 1994) при визначенні, зокрема, біодеградації забруднювачів навколишнього середовища. Іншим підходом є екстракція та аналіз активності ферментів мікроорганізмів (Ogunseitn, 1997).

Аналіз біомаркерів полягає у вивченні біохімічних (жирні кислоти, стероли, ліпополісахариди, ліпопротеїни, леткі метаболіти) і генетичних (геном в цілому та окремі гени) компонентів мікроорганізмів. Серед недоліків такого аналізу слід виділити неможливість екстракції усіх біомаркерів, присутніх у зразку, і залежність якості та кількості біомаркерів від методу екстрагування (Dennis et al., 2008).

У таблиці представлені відомості про методи дослідження рослинно-мікробних взаємо-

відносин. Останнім часом має місце інтеграція методичних підходів, що забезпечує комплексний аналіз і дозволяє уникнути окремих недоліків наведених вище методів (Copley, 2000; Dennis et al., 2008).

Найбільш дослідженою частиною фітосфери є ризосфера. Вперше про наявність зв'язку між ризо- та ендосферами повідомлялося ще наприкінці 19-го століття (Galippe, 1887; DiVestea, 1888). Проте, тривалий час така точка зору не визнавалася, і взаємозв'язок між ризо- та ендосферами заперечувався (Simth, 1911). І лише впродовж останнього десятиліття було встановлено, що тканини рослин колонізуються ендofітними мікроорганізмами, які мають переважно ризосферне походження і позитивно впливають на рослини (Comprant, 2009). У цьому огляді проаналізовано та узагальнено літературні відомості щодо структурно-функціональної характеристики і рослинно-мікробної взаємодії у ризо-, філо- та ендосфері. Фітосфера розглядається нами як єдина екологічна ніша для існування мікроорганізмів.

1. Мікрофлора, асоційована з рослиною: ризосфера

Грунт разом із кореневою системою рослин розглядається, як динамічна багатоконпонентна екосистема (Foster, 1988; Smiles, 1988). Виходячи з структури ґрунту та сили впливу різних домінуючих абіотичних факторів, таку систему розділяють на два компартменти: ризоплан та ризосферу (Van Elsas et al., 1991).

Термін «ризосфера» вперше було запропоновано Гілтнером (Hiltner, 1904) для визначення зони ґрунту, в якій коренева система перебуває у контакті з мікрофлорою. Ця мікрофлора, у свою чергу, впливає на рослину. Коренева система разом з ґрунтом утворює складну екологічну нішу, заселену корисними, шкідливими та нейтральними для рослин мікроорганізмами. Рослина створює відповідні умови для існування мікроорганізмів, які утворюють разом з нею міцні асоціації у середині тканин кореня, на його поверхні – ризоплані, а також у ґрунті, що безпосередньо оточує корінь. Ризосферою вважають ґрунт навколо живого кореня, на який впливають продукти кореневої життєдіяльності (Rovira, Davey, 1974; Darrah, 1993; Hinsinger, 1998).

1.1. Архітектура ризосфери. У ризосфері накопичуються і функціонують продуковані рослинами специфічні індуктори генної експресії, які є медіаторами алелопатичних взає-

МОШИНЕЦЬ, КОСАКІВСЬКА

Методи дослідження рослинно-мікробних взаємовідносин

Назва методу	Характер дослідження	Можливості методу	Недоліки	Літературні джерела
Мікроскопія	Пряме візуальне спостереження	- визначення загальної кількості мікробних клітин у зразках; - дослідження морфологічних ознак клітин; - характеристика поверхневої структури клітин	- деструктивність: при непрямій мікроскопії - руйнування архітектури мікроценозу, руйнування мікроорганізмів; - неможливість відокремити живі клітини від мертвих; - непрозорість більшості субстратів	Никитин та ін., 1966; Norries, Ribbons, 1970; Bonnell, 2001; Murphy, 2001; Braga, Ricci, 2004; Hibbs, 2004; Darby, Hewitson, 2006; Taates, Mossman, 2006
Культивування	Суспендування зразка у воді та перенесення суспензії на тверді або рідкі поживні середовища	- визначення загальної кількості культивуваних клітин у зразку; - визначення кількості окремих мікроорганізмів у зразку; - фізіологічна характеристика мікроорганізмів у чистих культурах; - класифікація мікроорганізмів	- деструктивність, руйнація архітектури мікроценозу; - обмеження кількості культивованих (не більше 1%) мікроорганізмів; - некультурабельний стан культурабельних мікробів (VBNC); - зміни фізіологічного стану та властивостей мікроорганізмів в умовах <i>in vitro</i> ; - ймовірні незворотні зміни генотипу мікроорганізмів в умовах <i>in vivo</i> ; - розбіжності між відомостями про чисельність, домінування, фізіолого-біохімічну активність мікробів, що отримані <i>in vitro</i> , та тими, які є <i>in situ</i>	Norries, Ribbons, 1970; Connon, Giovannoni, 2002; Kaeberlein, 2002; Rappe, Giovannoni, 2003; Davis et al., 2005; Oliver, 2005
Інкубація зразків <i>in situ</i>	Визначення фізіологічного потенціалу мікробного ценозу	- визначення типів біогеохімічної активності; - характеристика швидкості поглинання вуглецевих сполук	- фізіологічна активність (фізіологічні групи) мікроорганізмів визначається не прямим методом, а виходячи з величини сумарної активності; - неможливість аналізу окремих мікроорганізмів	Glud et al., 1994; Conrad, 1996; Wilson, Madsen, 1996; Ogunseitian, 1997
Аналіз біомаркерів	Виділення та аналіз прокаріот-специфічних молекулярних структур	- визначення таксономічного складу мікробного ценозу	- деструктивність; - неможливість прямого спостереження; - відсутність універсального методу виділення біомаркерів; - залежність результатів від методу виділення біомаркерів; - неможливість якісного розділення біомаркерів живих клітин та залишків клітин; екстракція всього пулу біомаркерів; - використання програмного забезпечення, можливість неконтрольованої помилки при обробці результатів	Rajendran et al., 1991; Leff et al., 1995; Овчаренко, Козирівська, 2008

модій, та метаболіти. У ґрунті, поза зоною ризосфери, ці речовини містяться в низьких концентраціях, або взагалі відсутні (Curl, Truelove, 1986). У ризосфері виявлені бактерії, актиноміцети, гриби, водорості та нематоди, кількість яких значно вища, ніж у ґрунті. Хімічні, фізичні та біохімічні процеси, що відбуваються у ризосфері, впливають на перебіг процесів росту і розвитку, поглинання коренями води і поживних речовин, дихання і запасання поживних речовин (Van Overbeek, Van Elsas, 1995; Боронін, 1998).

Процеси, що відбуваються у ризосфері, впливають на її просторову та часову організацію (Foster, 1986; Hinsinger, 2005). Здатність рослин до зміни ризосфери призводить до якісних і кількісних змін у її мікрофлорі (Schenck, 1976). Рослина впливає на ризосферу, зокрема, поглинаючи азот, фосфор, калій та інші елементи, виділяючи цукри, амінокислоти, органічні кислоти, кисень, регулятори росту, вуглекислий газ, протони, бікарбонати, етилен, ферменти, сидерофори, алелохімічні сполуки, змінюючи кислотність та лужність (Darrah, 1991; Van Overbeek, Van Elsas, 1995; Pinton et al., 2001; Ugen, 2001). Кореневі виділення стимулюють розвиток як корисної, так і патогенної мікрофлори, окислюють залізо, сірку та магній (Nelson, 1990). Біологічно активні речовини, які виділяються рослиною у ризосферну зону, фактично виступають як медіатори та модулятори усіх типів мікробно-рослинних взаємодій. Окремі метаболіти, присутні у низьких концентраціях, розглядаються як хемоатрактанти. Зокрема, бензоат у концентрації 10^{-9} - 10^{-10} М є аттрактантом для *Azospirillum* spp. (Lopez-de-Victoria, Lovell, 1993), а лютеолін у концентрації 10^{-9} М – аттрактант для *Agrobacterium tumefaciens* та *Rhizobium meliloti* (Bauer, Caetano-Anolle's, 1991; Dharmatilake, Bauer, 1992). Фенольна сполука ацетосирінгон у концентрації 10^{-7} М, а також сахароза, глюкоза і фруктоза в концентраціях 10^{-6} М є аттрактантами для *Agrobacterium tumefaciens* (Loak et al., 1988). Амінокислоти глютамін, треонін, серин, цистеїн та аргінін у концентраціях від 10^{-2} до 10^{-3} М є аттрактантами для *Pseudomonas lachrymans* (Chet et al., 1973) та *Pseudomonas aeruginosa* (Nikata et al., 1992).

Деякі автори визначають, що зміни рН ризосфери відбуваються при незадовільному живленні рослини. Зниження значень рН ризосфери має місце, якщо ріст рослини відбувається за умов дефіциту фосфору (Hedley et al.,

1983) та заліза (Marschner, 1983). Окремі рослини підтримують високий рівень лужності ризосфери за токсичних концентрацій іонів алюмінію і у відповідь на нестачу фосфатів та іонів заліза (Андріюк та ін., 2001).

1.2. Ризобактерії, які сприяють росту рослин (група PGPR). Ризобактерії, які сприяють росту рослин, (група PGPR від англ. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria) вперше були описані у 1978 році (Клоєппер, Шроут, 1978). До групи PGPR належать ризобактерії, що здатні колонізувати корені, існувати та розмножуватися в мікроеконішах, асоційованих із поверхнею кореня, в умовах конкуренції з іншою мікрофлорою щонайменше впродовж часу, необхідного для реалізації їх фітопротекторних та фітостимулюючих властивостей (Bashan, Hologum, 1998; Barea et al., 2005).

До групи PGPR належать представники родів *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Azoarcus*, *Klebsiella*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Enterobacter*, *Burkholderia*, *Serratia* та *Rhizobium*. Представники родів *Bacillus* та *Pseudomonas* є одними з найбільш поширених (Barea et al., 2005). Встановлено, що один грам ризосферного ґрунту містить близько 10^7 - 10^9 колоній-утворюючих одиниць (КУО) (Benizgi et al., 2001), тоді як щільність бактеріальної популяції, яка міститься в одному грамі ризоплану, складає 10^5 - 10^7 КУО (Benizgi et al., 2001; Bais et al., 2006).

1.3. Колонізація ризосфери. Бактерії групи PGPR здатні колонізувати ризосферу та ризоплан впродовж всього життя рослини (Whipps, 2001; Complant et al., 2005). Окремі зони кореня характеризуються різною щільністю бактеріальних популяцій (Gamalero et al., 2004).

На процеси формування ризосферної та ризопланової бактеріальних зон впливають метаболіти, які рослини виділяють у ґрунт, а також ексудатний градієнт. Важливу роль відіграє позитивний хемотаксис бактерій щодо кореневих ексудатів (Lugtenberg et al., 2001; Lugtenberg, Kamilova, 2009). Встановлено, що здатність мікроорганізмів до позитивного хемотаксису детермінована генетично (De Weert et al., 2002; Mark et al., 2005). Хемотропізм та схильність до колективної поведінки, наявність бактеріальних джгутиків, синтез специфічних речовин та ферментів також важливі для процесів колонізації. Завдяки джгутикам і фімбріям відбувається рух до коренів та контакт із поверхнею коренів (Turnbull et al., 2001). Колек-

тивна поведінка бактерій сприяє регулюванню таких функцій, як продукування антибіотиків, фіксація азоту та колонізації ризосфери в цілому (Soto et al., 2006). Синтез бактеріями амінокислот, вітамінів групи В та NADH дегідрогенази I (Simons et al., 1997; Camacho Carvajal et al., 2001), ліпополісахаридів (De Weger et al., 1989; Dekkers et al., 1998) та фімбрій (Vesper, 1987) також важливі при колонізації кореневої зони. У процесах колонізації задіяні мембранні протеїни (De Mot et al., 1992), аглютиніни (Anderson et al., 1988), пілі IV типу (Dörr et al., 1998) та сайт-специфічні рекомбінази (Dekkers et al., 1998).

Таким чином, рослина модифікує субстрат, в якому міститься, перетворюючи ґрунт на екологічну нішу – ризосферу. До складу ризосфери входять ризоплан, а також тканини кореня, що розглядаються як ендодермальний бар'єр (Compant et al., 2009). Ризосфера населена великою кількістю ризобактерій, які сприяють процесам росту та розвитку рослини, а саме, покращують мінеральне живлення, стимулюють ріст і захищають рослину від колонізації та впливу фітопатогенів.

2. Мікрофлора ендосфери

Ендосфера – унікальна екологічна ніша, до складу якої входять внутрішні тканини рослини. Ендосфера перебуває у структурно-функціональному зв'язку з ризосферою. Взаємодія ендофітних мікроорганізмів з рослиною більш щільна порівняно з ризосферною та філосферною (Weyens et al., 2009). Ендофітні мікроорганізми знайдені в тканинах коренів, стебел, листків, насінні, плодах, бульбах, а також у симбіотичних утвореннях бобових – бульбочках (Hallmann et al., 1997; Benhizia et al., 2004; Sturz, Kimpinski, 2004). Загалом щільність ендофітної популяції в рослині значно менша, ніж щільність ризосферного мікроценозу, а корені рослин містять більше ендофітів, ніж надземна частина (Hallmann et al., 1997; Rosenblueth, Martínez-Romero, 2004).

2.1. Ендофітні мікроорганізми. Ендофітні мікроорганізми колонізують внутрішні тканини, але при цьому не викликають симптомів захворювання і не чинять негативного впливу на рослину (Schulz, Boyle, 2006). Ендофітні мікроорганізми знайдені у багатьох рослинах: диких і культурних трав'янистих, деревах і чагарниках, у різних кліматичних зонах від північної тундри до тропічних лісів (Lodewyckx et al., 2001; Malinowski et al., 2004; Mastretta et al., 2009). Поширена думка, що мікроорганізми не

здатні колонізувати вегетативні клітини рослини (James, Olivares, 1997; Reinhold-Hurek, Hurek, 1998). Ендофіти локалізуються переважно у міжклітинному просторі, кореневому кортексі та судинах ксилеми (Sprent, James, 1995; Reinhold-Hurek, Hurek, 1998) або інфікують рослину, рухаючись судинною системою та апопластом (Sprent, James, 1995; Mahaffee et al., 1997). Ендофітні мікроорганізми потрапляють у рослину з насіння, це так звані насінневі ендофіти, або, що трапляється значно частіше, з зони ризосфери через корінь (Pan et al., 1997; Germaine et al., 2004).

2.2. Колонізація ендосфери. Процес проникнення у рослину мікроорганізмів – колонізація ендосфери – не обов'язково відбувається активним шляхом. Тому всі ризосферні бактерії на певному етапі життєвого циклу розглядаються як потенційні ендофіти (Hardoim et al., 2008). Пасивне проникнення відбувається через щілини, що утворюються під час росту бічних коренів, або внаслідок життєдіяльності шкідливих мікроорганізмів (Reinhold-Hurek, Hurek, 1998; Dong et al., 2001). В окремих рослинно-ризобіальних асоціаціях інфікування проходить через кореневі волоски (Garg, Geetanjali, 2007). Активна колонізація рослин відбувається за участю різних пристосувань та речовин (Hardoim et al., 2008). Ліпополісахариди, джгутіки, пілі та здатність до різких рухів сприяють колонізації ендосфери рослин (Duijff et al., 1997; Dorr et al., 1998; Bohm et al., 2007). Целюлозолітичні та пектинолітичні ферменти (CWDE від Cell-Wall Degrading Enzymes), які розчиняють клітинну стінку, є учасниками процесу колонізації (Hallmann et al., 1997). Так, пектинліаза *Klebsiella* бере участь у проникненні мікроорганізмів у рослини (Kovtunovych et al., 1999). А такі екзоферменти *Burkholderia* sp., як ендоглюконаза та полігалактураназа, відповідальні за інфекцію *Vitis vinifera* (Compant et al., 2005).

Вважають, що початкові етапи колонізації рослин відрізняються за кількістю ендофітів, тоді як пізні характеризуються приблизно однаковими показниками (Pillay, Nowak, 1997). Активний та пасивний шляхи колонізації призводять до транслокації ендофітних бактерій з ризоплану до кортексу кореня – місця розташування ендодермісу, який виступає як ендодермальна перешкода на шляху проникнення мікроорганізмів. Лише незначна кількість ендофітів здатна його подолати (Gregory, 2006). Серед них ті, що продукують екзоферменти проникнення (James et al., 2002).

Оскільки при проростанні бічного кореня з перичиклу цілісність ендодерми порушується, окремі бактерії можуть пасивно проникати через ендодермальний бар'єр, концентруючись безпосередньо перед ендодермою (Gregory, 2006). Деякі патогенні гриби та бактерії порушують цілісність ендодерми, що сприяє наступній колонізації ендофітами (Агауїо et al., 2001). Ендофітні бактерії проникають у перичикл, де заселяють ксилемні судини (James et al., 2002; Complant et al., 2005; 2008).

Після проникнення ендофіту у транспортні компартменти клітин він колонізує всю надземну частину. Деякі ендофіти займають багаті на поживні речовини міжклітинні простори, звідки відбувається наступна колонізація всієї рослини (Cavalcante, Dobereiner, 1988; Dong et al., 1994). Бактерії розповсюджуються по всій рослині, використовуючи для цього ксилему або флоему (James et al., 2002; Complant et al., 2005; 2008). Необхідно зазначити, що розповсюдження бактерій з використанням транспортних тканин відбувається частіше, ніж через міжклітинні простори (Complant et al., 2009). Колонізувати ендосферу надземної частини рослин здатні лише окремі бактерії (Hallmann, 1997). Встановлено, що, *P. fluorescens*, яка належить до групи PGPR, колонізує не лише ризоплан та зону ризосфери, а й ендосферу рослини (Surette et al., 2003). В наших дослідженнях було продемонстровано наявність маркованих клітин *P. fluorescens* SBW25 в ендосфері та філосфері листків ріпаку (Мошинець та ін., 2010).

Встановлено, що кількість окремих ендофітів в природних умовах варіює в межах 10^5 - 10^7 КУО у корені та 10^3 - 10^4 КУО у надземній частині на 1 г сирової речовини (Hallmann, 2001; Hardoim et al., 2008).

Серед життєво важливих ендофітів окремо слід відзначити арбускулярну мікоризу – внутрішньоклітинний облігатний симбіонт, що є найдавнішим партнером рослин (Simon et al., 1993). При утворенні мікоризного симбіозу гриб колонізує тканини кори кореня, даючи місце «внутрішньому міцелію», модифікує клітини, з якими контактує, формує в них арбускули – дуже розгалужені структурні утворення, які за своєю формою нагадують дерево. Колонізація спостерігається тільки в епідермісі та коровій паренхімі кореня. Арбускулярний гриб ніколи не проникає в судинний циліндр і у зону меристеми (Barea, Olivares, 1998). Крім того, відбувається розвиток позакореневих гіф, що

простираються в ґрунті й уловлюють поживні елементи. Час існування арбускул (розгалужених гаусторій) є коротким – від 4 до 10 днів. Після цього арбускули дегенерують і перетравлюються клітиною–живителем (Гуральчук, 2004). Позитивний вплив мікоризи на рослини добре відомий, хоча є різні відомості щодо застосування цього ендофіту для покращення врожайності сільськогосподарських культур. Встановлено, що окремі дерева не можуть розвиватися без мікоризи, в той час як мікориза також не розвивається без рослини (Гуральчук, 2004; Rosenblueth, Martinez-Romero, 2006).

Таким чином, ендосфера тісно пов'язана з ризосферою, а бактерії групи PGPR є джерелом ендофітних колонізаторів. Ендофіти колонізують рослину переважно через тканини кореня, а також існують насінневі ендофіти. Процес колонізації ендосфери рослини може бути активним або пасивним, але в обох випадках ендофітні спільноти впливають на рослину позитивно, а саме покращують її розвиток та підвищують стійкість до фітопатогенів.

3. Мікрофлора, асоційована з рослиною: філосфера

Надземні поверхні рослини заселяє велика кількість різних мікроорганізмів, серед яких є бактерії, міцеліальні гриби, дріжджі, водорості, найпростіші та нематоди (Lindow, Brandl, 2003). Сукупність усіх надземних поверхонь рослини об'єднується поняттям філосфери. Самі поверхні називаються філопланом, а мікробіота, що їх населяє, – мікроепіфітами, або епіфітами (Wilson et al., 1999; Yang et al., 2001; Lindow, Brandl, 2003). Філосфера відокремлена від ендосфери кількома міліметрами товщі поверхневого шару клітин епідермісу. Умови існування мікроорганізмів, мікробний склад та екологічна форма існування мікроспільнот філосфери відрізняється від ендосфери (Lindow, Leveau, 2002; Lindow, Brandl, 2003; Santamaria, Bayman, 2005).

3.1. Поверхня листка, як мікроеконіша.

Поверхня листка – філоплан – унікальна, багатоконпонентна, екстремальна екологічна ніша існування мікроорганізмів (Yang et al., 2001; Lindow, Brandl, 2003). На поверхні листка рівень температури може становити від 40-55°C під прямим сонячним промінням до відносно низьких 5-10°C вночі. Дощі та посуха впливають на рівень відносної вологості, який часто змінюється. Надземна частина рослини зазнає дії ультрафіолетового та видимого спектра сонячного світла. Поверхня листка характеризу-

ється низьким вмістом поживних речовин, склад та кількість яких, включаючи вуглеводи, органічні кислоти та амінокислоти, залежать від виду рослини, віку та фізіологічного стану листка, наявності мікротравм поверхневої тканини тощо (Lindow, Brandl, 2003). Все це зумовлює екстремальність філоплану як екологічної мікроніші та спонукає епіфітну мікрофлору до розвитку адаптивних механізмів подолання стресових факторів і успішної колонізації листка.

Доступність вологи є важливим фактором під час колонізації надземної поверхні рослин. Певну роль у забезпеченні водою мікроніші відіграє філоплан. В епідермісі листка містяться продири, через які здійснюється транспірація та вивільнення вологи, яка пом'якшує дію стресу, спричиненого посухою. Встановлено, що продири та незначні ушкодження виростів епідермісу листка, такі як трихоми, є місцями локалізації епіфітів у період посухи (Lindow, Brandl, 2003). Оскільки поверхня кутикули є досить нерівною, на листках формуються водяні краплі. Такі краплі накопичуються в окремих місцях, внаслідок чого відбувається нерівномірна колонізація поверхні листка (Mechaber et al., 1996).

Потужне ультрафіолетове випромінювання разом із видимим спектром світла є одним із найвпливовіших абіотичних факторів. Встановлено, що переважна більшість епіфітів у мікроспільнотах пігментована (Stout, 1960; Fokkema, Schippers, 1986; Jacobs, Sundin, 2001). Завдяки пігментації відбувається захист від впливу сонячної радіації. Показано, що епіфіти достатньо стійкі до дії високих доз ультрафіолетового опромінення (Sundin, Jacobs, 1999).

Головною умовою колонізації вважають наявність вуглецевих поживних речовин на поверхні листків. Існування епіфітного угруповання здорової рослини переважно залежить від наявності вуглецевих сполук, і лише у другу чергу від азотних (Tukey, 1970; Wilson, Lindow, 1994a; 1994b). Встановлено, що філоплан містить невелику кількість вуглецевих органічних сполук; серед цукрів листкової поверхні домінують глюкоза, фруктоза та сахароза (Tukey, 1970; Mercier, Lindow, 2000). Характер розміщення поживних речовин на філоплані досить неоднорідний. Так, хімічний аналіз показав, що з різних листків однієї рослини, що виростає у гнотобіотичних умовах та не була колонізована епіфітами, може бути змито від 0,2 до 10 мкг цукрів, що є цілком достатнім для росту 10^7 - 10^8

клітин мікроорганізмів на листку. У разі епіфітної колонізації із листків змиваються залишкові цукри, які не були використані мікроорганізмами, що свідчить про часткову недоступність їх для мікрофлори (Tukey, 1970). Дослідження, проведені з застосуванням біосенсорів – трансгенних мікроорганізмів, показали, що сахароза нерівномірно розміщується на поверхні листків (Leveau, Lindow, 2001; Miller et al., 2001). Після 24 год культивування бактерії нерівномірно розміщувались на філоплані, що вказує на локальну концентрацію цукрів на поверхні листків. Оскільки поживні речовини концентруються на окремих ділянках листкової поверхні, переважна більшість епіфітної мікрофлори перебуває в оліготрофних умовах, що лімітує її метаболізм та мультиплікацію. Водночас окремі представники філосферних мікроспільнот перебувають в умовах так званого «оазису», з великою кількістю поживних речовин. Поява таких «оазисів» спричинена мікротравмами листків і в цілому не змінює оліготрофності філосфери.

3.2. Мікробні ценози листків. Серед епіфітів зустрічаються представники майже всіх таксономічних груп мікроорганізмів. Проте найчисельнішу групу утворюють бактерії. Епіфітні бактеріальні угруповання різняться за розміром навіть в одного виду рослин (Hirano, Uppger, 1989). Кількісний та якісний склад ценозів змінюється як протягом короткого часу (Hirano, Uppger, 1989), так і впродовж сезону (Ercolani, 1978; 1991; Thompson et al., 1993). Варіації у складі та розмірі епіфітних популяцій провокуються змінами фізико-хімічних характеристик еконіши (Lindow, Brandl, 2003). Різниця екологічних умов філо-, ризо- та ендосфер призводить до значних відмінностей у філосферній та ризосферній мікрофлорі. Відзначається, що більш різноманітною та чисельною філофорою буває у прохолодні вологі місяці, особливо філофорою молодих листків. Аеробні культивовані бактерії вважаються найбільш чисельними. До них належать грам-негативні *Pseudomonas seringae* та *Erwinia (Pantoea) spp.*, поведінка яких досліджена досить детально (Lilley et al., 1996; Lilley, Bailey, 1997). Водночас серед представників філофори є багато некультивованих та некультурабельних бактерій (Lindow, Brandl, 2003). Молекулярно-генетичний аналіз виявив значно більшу чисельність та різноманітність філофори, ніж вважалося раніше (Yang et al., 2001). У філосфері також виявлені деякі патогенні для людини мікроорганізми. Зокрема, *Salmonella spp.* та *Shigella spp.* виявлені у 4% рослинних зразків

(Lindow, Brandl, 2003). Встановлено, що у вологих умовах *Salmonella enterica* та *Escherichia coli* колонізують кукурудзу, бобові та коріандр, хоча і в меншій кількості порівняно з іншими епіфітами (O'Brien, Lindow, 1989; Brandl, Mandrell, 2002).

3.3. Мікробні модифікації поверхні листка. На процеси колонізації листової поверхні впливає зміна фізико-хімічних характеристик філоплану (Lindow, Brandl, 2003). Тому особливе значення має скринінг мікробного фенотипу, спроможного ефективно адаптуватися до умов філосфери. Такий фенотип передбачає здатність до модифікації мікросередовища з наступним збільшенням кількості доступних поживних речовин і формуванням захисних реакцій від негативних впливів довкілля (Lindow, Brandl, 2003).

3.3.1. Продуктування біосурфактантів. Одним з дієвих механізмів впливу на екологічні умови, в яких перебувають епіфітні угруповання, вважається збільшення зволоженості (гідрофільності) філоплану. Встановлено, що бактерії підвищують гідрофільність філоплану завдяки секреції поверхнево активних речовин біосурфактантів (Bunster et al., 1989; Neu et al., 1990; Hutchison, Johnstone, 1993). Біосурфактаннти, зменшуючи гідрофобність листової кутикули, підвищують зволоження філоплану та вміст доступних для рослини поживних речовин. Біосурфактаннти сприяють переміщенню бактерій по філоплану, як, наприклад, толасин допомагає руху *Pseudomonas tolaasi* (Neu et al., 1990). На філоплані, вкритому біосурфактантами, утворюється водна плівка, якою бактерії переміщуються у багаті поживними речовинами зони (Lindow, Brandl, 2003). Таким чином, продукція біосурфактантів є одним із шляхів спрямованої зміни умов мікроеконіші.

3.3.2. Продуктування токсинів. Серед непатогенних для рослин штамів епіфіту *Pseudomonas syringae*, знайденого на багатьох видах рослин, зустрічаються штами, здатні до продукції токсину сірінгоміцину (Quigley, Gross, 1994). Цей токсин бере участь у транспорті іонів із цитоплазматичної мембрани через іонні канали та у вивільненні поживних речовин із клітини (Hutchison et al., 1995). Сірінгоміцин вважається фактором вірулентності, однак епіфітні штами продукують його у малих кількостях, які не є шкідливими для рослинних тканин. Показано, що кількість токсину, який синтезує *Pseudomonas syringae*, не викликає клітинний некроз, але її достатньо для вивіль-

нення рослинних метаболітів, які є поживними речовинами для епіфітів (Hutchison et al., 1995). Встановлено, що сірінгоміцин є біосурфактантом (Hutchison et al., 1995).

3.3.3. Продуктування фітогормонів. Синтез фітогормону індол-3-оцтової кислоти (ІОК) є достатньо поширеним серед епіфітів явищем (Fett et al., 1987; Glickmann et al., 1988; Lindow et al., 1998; Brandl et al., 2001). Впродовж тривалого часу утворення мікроорганізмами ауксинів, які викликають гіперплазію рослин, розглядалось як паразитична активність (Yamada, 1993). Здатність до синтезу ІОК спостерігається як для фітопатогенів, так і для сапрофітних ендодфітів (Lindow, Brandl, 2003). Вважається, що утворення епіфітами помірної кількості ІОК за умов екзогенного впливу стимулює руйнування клітинної стінки, що призводить до вивільнення полісахаридів. Структурні полісахариди суттєво збагачують філоплан, що сприяє колонізації поверхні листка епіфітами (Fry, 1989; Goldberg, 1980). Показано, що мутантний штам *Pantoea agglomerans* не здатний до синтезу ІОК вдвічі менш ефективно колонізує філоплан, ніж вихідний штам – продуцент фітогормону (Brandl, Lindow, 1998). Встановлено, що *Methylobacterium* spp. синтезують цитокініни (Holland et al., 2002).

3.3.4. Щільність угруповань епіфітів. При дослідженні характеру розташування бактерій на поверхні листка було встановлено, що вони розміщуються нерівномірно, причому не більше 30% всіх епіфітних бактерій утворюють окремі популяції (Lindow, Brandl, 2003). Більшість бактерій локалізовано в окремих зонах колонізації, а саме: в основі трихомів, біля продихів та на епідермальних клітинах поблизу жилок листка (Mew, Cruz, 1986; Mansvelt, Hattingh, 1987). Епіфітні бактеріальні угруповання часто утворюють агрегати, структура яких суттєво відрізняється від структури біоплівок – розповсюдженого типу архітектури мікробних ценозів (Lindow, Brandl, 2003; Monier, Lindow, 2004). В агрегатах бактерії вбудовуються в екзополімерний матрикс, який синтезується переважно самими епіфітами. Екстрацелюлярні полісахариди (ЕПС), що синтезуються багатьма бактеріями, є будівельним матеріалом більшості агрегатів (Costerton et al., 1995). Вважається, що ЕПС матрикс виконує захисні функції. Він запобігає створенню хімічного градієнта, завдяки якому поживні речовини накопичуються в агрегаті, що важливо при адаптації до умов оліготрофної еконіші. ЕПС матрикс захищає від паразитів, літичних

ферментів, антибіотиків та інших екзоінгібіторів (Lindow, Brandl, 2003; Monier, Lindow, 2004). Така колокалізація клітин призводить до збільшення щільності, що сприяє інтенсифікації метаболічного та генетичного обмінів (Monier, Lindow, 2004). Бактерії, вбудовані у гідратований екзополімерний матрикс, відрізняються стійкістю до посухи та нестачі вологи порівняно з неагрегованими формами бактерій. ЕПС агрегати суттєво пом'якшують дію оксидативного стресу (Lindow, Brandl, 2003).

Таким чином, філосфера належить до екстремальних екологічних ніш і характеризується жорсткими умовами існування мікроорганізмів, зокрема, щодо доступності вологи та температурного режиму. За складом мікроорганізмів філосфера відрізняється від ризо- та ендосфери. Філосфера зазнає прямого та непрямого впливу ризо- та ендосфери. Зокрема, на якісний та кількісний склад філосфери впливають ризо- та ендосферні колонізатори, що детально вивчено на прикладі міцеліальних грибів та інших мікроорганізмів (Lindow, Brandl, 2003; Santamaria, Bayman, 2005). Водночас, ризомікроорганізми та ендофіти впливають на фізіологічний стан рослин та фізико-хімічні характеристики філоплану (Yang et al., 2001).

Висновки

У фітосфері, єдиній неоднорідній екологічній системі, до складу якої входять ризо-, ендо- та філосфери, постійно відбуваються контактні та дистанційні взаємодії фізичної, хімічної і біологічної природи між рослиною та мікроорганізмами. Значний спектр одночасно діючих фізичних та хімічних факторів та широке різноманіття біологічних учасників рослинно-мікробного ценозу перетворюють фітосферу на складну мультифакторну екологічну нішу. Умови існування мікроорганізмів у різних компонентах фітосфери характеризуються специфічними ознаками як всередині однієї рослини, так і між різними видами рослин. Вони залежать від багатьох біотичних та абіотичних чинників. Комплексність та гетерогенність фітосфери зумовлена взаємодією і взаємовпливом її складових та екзогенних факторів. Організація і функціонування мікробних ценозів у фітосфері визначаються умовами екологічної мікроніші. Склад і біологічна активність мікрофлори, перебуваючи у залежності від екологічних умов фітосфери, впливають на процеси росту та розвитку рослин, їх фізіологічний стан.

Дослідження динаміки гетерогенності у структурі фітосфери та умов існування мікро-

організмів, асоційованих із рослиною, є актуальним завданням для фізіологів і біохіміків рослин, мікробіологів та екологів, розв'язання якого, окрім фундаментального значення, має вплинути на вирішення проблем урожайності та стійкості сільськогосподарських культур.

ЛІТЕРАТУРА

- Андріюк К.І., Іушинська Г.О., Антипчук А.Ф. та ін. Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження. – К.: Обереги, 2001. – 240 с.
- Боронін А.М. Ризосферні бактерії роду *Pseudomonas* // Соросовский образоват. журн. – 1998. – № 10. – С. 25-32.
- Гуральчук Ж.З. Значення арбускулярної мікоризи для забезпечення рослин фосфором та іншими елементами живлення // Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації. Міжнар. наук.-практ. конф. – Чернігів; Харків, 2004. – 246 с.
- Мошинець О.В., Шпильова С.П., Снайрс Е.Д., Косаківська І.В. Фітосфера *Brassica napus* L. як екологічна ніша для *Pseudomonas fluorescens* SBW25 // Доп. НАН України. – 2010. (у друці).
- Никитин Д. И., Васильева Л.В., Лохмачева Р.А. Новые и редкие формы почвенных микроорганизмов (Методы и результаты исследований). – М.: Наука, 1966. – 70 с.
- Овчаренко Л.П., Козировська Н.О. Метагеномний аналіз мікроорганізмів довкілля. – К.: Спринт Принт, 2008. – 256 с.
- Anderson A.J., Habibzadegah-Tari P., Tepper C.S. Molecular studies on the role of a root surface agglutinin in adherence and colonization by *Pseudomonas putida* // Appl. Environ. Microbiol. – 1988. – V. 54. – P. 375-380.
- Araujo W.L., Maccheroni W.J., Aguilar-Vildoso C.I. et al. Variability and interactions between endophytic bacteria and fungi isolated from leaf tissues of citrus rootstocks // Can. J. Microbiol. – 2001. – V. 47. – P. 229-236.
- Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G. et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms // Ann. Rev. Plant Biol. – 2006. – V. 57. – P. 233-266.
- Barea J.M., Olivares J. Manejo de las propiedades biológicas del suelo // Agricultura sostenible / Eds. R. Jimenez-Dhaz, R. Lamo de Espinosa. – Madrid: Editorial Mundi Prensa, 1998. – P. 173-193.
- Barea J.M., Pozo M.J., Azcon R., Azcon-Aguilar C. Microbial co-operation in the rhizosphere // J. Exp. Bot. – 2005. – V. 56. – P. 1761-1778.

- Bashan Y., Holguin G.* Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB // *Soil Biol. Biochem.* – 1998. – V. 30. – P. 1225–1228.
- Bauer W.D., Caetano-Anolle's G.* Chemotaxis, induced gene expression and competitiveness in the rhizosphere // *The rhizosphere and plant growth* / Eds. D.L. Kleister, P.B. Cregan. – Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1991. – P. 155-162.
- Benhizia Y., Benhizia H., Benguedouar A. et al.* Gamma proteobacteria can nodulate legumes of the genus *Hedysarum* // *Syst. Appl. Microbiol.* – 2004. – V. 27. – P. 462-468.
- Benizri E., Baudoin E., Guckert A.* Root colonization by inoculated plant growth promoting rhizobacteria // *Biocontrol Sci. Technol.* – 2001. – V. 11. – P. 557-574.
- Bohm M., Hurek T., Reinhold-Hurek B.* Twitching motility is essential for endophytic rice colonization by the N₂-fixing endophyte *Azoarcus* sp. Strain BH72 // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2007. – V. 20. – P. 526-533.
- Bonnell A.D.* (ed.). Scanning probe microscopy and spectroscopy: theory, techniques, and applications, 2nd ed. – N.Y.: Wiley-VCH, 2001. – 203 p.
- Boulos L., Prevost M., Barbeau B. et al.* LIVE/DEAD[®] BacLight[™]: application of a new rapid staining method for direct enumeration of viable and total bacteria in drinking water // *J. Microbiol. Methods.* – 1999. – V. 37. – P. 77-86.
- Braga P.C., Ricci D.* (eds). Atomic force microscopy: biomedical methods and applications. – N.J.: Humana Press, Totowa, 2004. – 386 p.
- Brandl M.T., Lindow S.E.* Contribution of indole-3-acetic acid production to the epiphytic fitness of *Erwinia herbicola* // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1998. – V. 64. – P. 3256-3263.
- Brandl M.T., Quinones B., Lindow S.E.* Heterogeneous transcription of an indoleacetic acid biosynthetic gene in *Erwinia herbicola* on plant surfaces // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2001. – V. 98. – P. 3454-3459.
- Brandl, M.T., Mandrell R.E.* Fitness of *Salmonella enterica* serovar Thompson in the cilantro phyllosphere // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2002. – V. 68. – P. 3614-3621.
- Bunster L., Fokkema H.J., Schippers B.* Effect of surface activity of *Pseudomonas* spp. on leaf wettability // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1989. – V. 55. – P. 1340-1345.
- Camacho Carvajal M.M., Wijffes A.H.M., Mulders I.H.M. et al.* Characterization of NADH dehydrogenases of *Pseudomonas fluorescens* WCS365 and their role in competitive root colonization // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2002. – V. 15. – P. 662-671.
- Cavalcante V.A., Dobereiner J.* A new acid-tolerant nitrogen-fixing bacterium associated with sugarcane // *Plant Soil.* – 1988. – V. 108. – P. 23-31.
- Chet I., Zilberstein Y., Henis Y.* Chemotaxis of *Pseudomonas lachrymans* to plant extracts and to water droplets collected from the leaf surfaces of resistant and susceptible plants // *Physiol. Plant Pathol.* – 1973. – V. 3. – P. 473–479.
- Compant S., Clement C., Sessitsch A.* Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization // *Soil Biol. Biochem.* – 2009. – doi:10.1016/j.soilbio.2009.11.024
- Compant S., Duffy B., Nowak J. et al.* Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – V. 71. – P. 4951-4959.
- Connon S.A., Giovannoni S.J.* High-throughput methods for culturing microorganisms in very-low-nutrient media yield diverse new marine isolates // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2002. – V. 68. – P. 3878-3885.
- Conrad R.* Soil microorganisms as controllers of atmospheric trace gases (H₂, CO, CH₄, N₂O, and NO) // *Microbiol. Rev.* – 1996. – V. 60. – P. 609-640.
- Copley J.* Ecology goes underground // *Nature.* – 2000. – V. 406. – P. 452-454.
- Costerton J.W., Lewandowski Z., Caldwell D.E. et al.* Microbial biofilms // *Annu. Rev. Microbiol.* – 1995. – V. 49. – P. 711-745.
- Curl A.E., Truelove B.* The rhizosphere. – Berlin: Springer-Verlag, 1986.
- Darby I.A., Hewitson T.D.* In situ hybridization protocols, 3rd ed. – N.J.: Humana Press, Totowa, 2006. – 346 p.
- Darrah P.R.* Models of the rhizosphere. II. A quasi three-dimensional simulation of the microbial population dynamics around a growing root releasing soluble exudates // *Plant Soil.* – 1991. – V. 138. – P. 147-158.
- Darrah P.R.* The rhizosphere and plant nutrition: a quantitative approach // *Plant Soil.* – 1993. – V. 155/156. – P. 1-20.
- Davis K.E.R., Joseph S.J., Janssen P.H.* Effects of growth medium, inoculum size, and incubation time

- on culturability and isolation of soil bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – V. 71. – P. 826-834.
- De Mot R., Proost P., Van Damme J., Van der Leyden J.* Homology of the root adhesin of *Pseudomonas fluorescens* OE 28.3 with porin F of *P. aeruginosa* and *P. syringae* // *Mol. Gen. Genet.* – 1992. – V. 231. – P. 489-493.
- De Weert S., Vermeiren H., Mulders I.H.M. et al.* Flagella-driven chemotaxis towards exudate components is an important trait for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens* // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2002. – V. 15. – P. 1173-1180.
- De Weger L.A., Bakker P.A.H.M., Schippers B. et al.* *Pseudomonas* spp. with mutational changes in the O-antigenic side chain of their lipopolysaccharide are affected in their ability to colonize potato roots // *Signal Molecules in Plants and Plant-Microbe Interactions* / Ed. B.J.J. Lugtenberg. – Berlin: Springer-Verlag, 1989. – P. 197-202.
- Dekkers L.C., Phoelich C.C., Van der Fits L., Lugtenberg B.J.J.* A site-specific recombinase is required for competitive root colonization by *Pseudomonas fluorescens* WCS365 // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1998. – V. 95. – P. 7051-7056.
- Dekkers L.C., Van der Bij A.J., Mulders I.H.M. et al.* Role of the O-antigen of lipopolysaccharide, and possible roles of growth rate and of NADH: ubiquinone oxidoreductase (nuo) in competitive tomato root-tip colonization by *Pseudomonas fluorescens* WCS365 // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 1998. – V. 11. – P. 763-771.
- Dennis P.G., Miller A.J., Clark I.M. et al.* A novel method for sampling bacteria on plant root and soil surfaces at the microhabitat scale // *J. Microbiol. Methods.* – 2008. – V. 75. – P. 12-18.
- Dharmatilake A.J., Bauer W.D.* Chemotaxis of *Rhizobium meliloti* towards nodulation gene-inducing compounds from alfalfa roots // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1992. – V. 58. – P. 1153-1158.
- Di Vestea A.* De l'absence des microbes dans les tissus végétaux // *Annales de l'Institut Pasteur.* – 1888. – P. 670-671.
- Dong Y., Glasner J.D., Blattner F.R., Triplett E.W.* Genomic interspecies microarray hybridization: Rapid discovery of three thousand genes in the maize endophyte, *Klebsiella pneumoniae* 342, by microarray hybridization with *Escherichia coli* K-12 open reading frames // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2001. – V. 67. – P. 1911-1921.
- Dong Z.M., Canny M.J., McCully M.E. et al.* A nitrogen-fixing endophyte of sugarcane stems. A new role for the apoplast // *Plant Physiol.* – 1994. – V. 105. – P. 1139-1147.
- Dorr J., Hurek T., Reinhold-Hurek B.* Type IV pili are involved in plant-microbe and fungus-microbe interactions // *Mol. Microbiol.* – 1998. – V. 30. – P. 7-17.
- Duijff B.J., Gianinazzi-Pearson V., Lemanceau P.* Involvement of the outer membrane lipopolysaccharides in the endophytic colonization of tomato roots by biocontrol *Pseudomonas fluorescens* strain WCS417r // *New Phytologist.* – 1997. – V. 135. – P. 325-334.
- Ercolani G.L.* Distribution of epiphytic bacteria on olive leaves and the influence of leaf age and sampling time // *Microbiol. Ecol.* – 1991. – V. 21. – P. 35-48.
- Ercolani G.L.* *Pseudomonas savastanoi* and other bacteria colonizing the surface of olive leaves in the field // *J. Gen. Microbiol.* – 1978. – V. 109. – P. 245-257.
- Fett W.F., Osman S.F., Dunn M.F.* Auxin production by plant-pathogenic pseudomonads and xanthomonads // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1987. – V. 53. – P. 1839-1845.
- Fokkema N.J., Schippers B.* Phyllosphere vs rhizosphere as environments for saprophytic colonization // *Microbiology of the phyllosphere* / Eds. N.J. Fokkema, J. Van den Heuvel. – London, UK: Cambridge Univ. Press, 1986. – P. 137-159.
- Foster R.C.* Microenvironments of soil microorganisms // *Biol. Fertil. Soils.* – 1988. – V. 6. – P. 189-203.
- Foster R.C.* The ultrastructure of the rhizoplane and rhizosphere // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 1986. – V. 24. – P. 211-234.
- Fry S.C.* Cellulases, hemicelluloses and auxin-stimulated growth: a possible relationship // *Physiol. Plant.* – 1989. – V. 75. – P. 532-536.
- Galippe V.* Note sur la présence de microorganismes dans les tissus végétaux // *Comptes Rendus Hebdomadaires de la Société de Biologie.* – Paris, 1887. – P. 410-416.
- Gamalero E., Lingua G., Capri F.G. et al.* Colonization pattern of primary tomato roots by *Pseudomonas fluorescens* A6RI characterized by dilution plating, flow cytometry, fluorescence, confocal and scanning electron microscopy // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2004. – V. 48. – P. 79-87.
- Garg N., Geetanjali M.* Symbiotic nitrogen fixation in legume nodules: process and signaling. A review // *Agronomy for Sustainable Development.* – 2007. – V. 27. – P. 59-68.
- Germaine K., Keogh E., Borremans B. et al.* Colonisation of poplar trees by gfp expressing endophytes // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2004. – V. 48. – P. 109-118.

- Glickmann E., Gardan L., Jacquet S. et al. Auxin production is a common feature of most pathovars of *Pseudomonas syringae* // Mol. Plant-Microbe Interact. – 1988. – V. 11. – P. 156-162.
- Glud R.N., Gundersen J.K., Revsbech N.P., Jorgensen B.B. Effects on the benthic diffusive boundary layer imposed by microelectrodes // Limnol. Oceanogr. – 1994. – V. 39. – P. 462-467.
- Goldberg R. Cell wall polysaccharidase activities and growth processes: a possible relationship // Physiol. Plant. – 1980. – V. 50. – P. 261-264.
- Gregory P.J. Plant roots: growth, activity and interaction with soils. – Oxford: Blackwell Publishing, 2006. – 318 p.
- Hallmann J., Quadt-Hallmann A., Mahaffee W.F., Klopper J.W. Bacterial endophytes in agricultural crops // Can. J. Microbiol. – 1997. – V. 43. – P. 895-914.
- Hardoim P.R., Van Overbeek L.S., Elsas J.D. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth // Trends Microbiol. – 2008. – V. 16. – P. 463-471.
- Hedley M.J., White R.E., Nye P.H. Plant induced changes in rhizosphere of rape seedlings. IV. The effects of rhizosphere phosphorus status on the pH, phosphatase activity and depletion of soil phosphorus fractions in the rhizosphere and on the cation-anion balance in the plants // New Phytol. – 1983. – V. 95. – P. 69-82.
- Hibbs A.R. Confocal microscopy for biologist. – N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Press, 2004 – 466 p.
- Hiltner L. Über neuerer Erfahrungen und Problem auf dem Gebiet der Bodenbacteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Grundung und Brache // Arb. Dtisch. Lamwirt. Ges. – 1904. – V. 98. – P. 59-78.
- Hinsinger P. How do plant roots acquire mineral nutrients? Chemical processes involved in the rhizosphere // Adv. Agron. – 1998. – V. 64. – P. 225-265.
- Hinsinger P., Gobran G.R., Gregory P.J., Wenzel W.W. Rhizosphere geometry and heterogeneity arising from rootmediated physical and chemical processes // New Phytologist. – 2005. – V. 168. – P. 293-303.
- Hirano S.S., Upper C.D. Diel variation in population size and ice nucleation activity of *Pseudomonas syringae* on snap bean leaflets // Appl. Environ. Microbiol. – 1989. – V. 55. – P. 623-630.
- Holland M.A., Long R.L.G., Polacco J.C. *Methylobacterium* spp.: phylloplane bacteria involved in cross-talk with the plant host? // Phyllosphere microbiology. / Eds. S.E. Lindow, E.I. Hecht-Poinar, V.J. Elliot. – APS Press, St. Paul, Minn, 2002. – P. 125-135.
- Hutchison M.L., Johnstone K. Evidence for the involvement of the surface active properties of the extracellular toxin tolaasin in the manifestation of brown blotch disease symptoms by *Pseudomonas tolaasii* on *Agaricus bisporus* // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 1993. – V. 42. – P. 373-384.
- Hutchison M.L., Tester M.A., Gross D.C. Role of biosurfactant and ion channel-forming activities of syringomycin in transmembrane ion flux: a model for the mechanism of action in the plant-pathogen interaction // Mol. Plant-Microbe Interact. – 1995. – V. 8. – P. 610-620.
- Jacobs J., Sundin G.W. Effect of solar UV-B radiation on a phyllosphere bacterial community // Appl. Environ. Microbiol. – 2001. – V. 67. – P. 5488-5496.
- James E.K., Gyaneshwar P., Manthan N. et al. Infection and colonization of rice seedlings by the plant growth-promoting bacterium *Herbaspirillum seropedicae* Z67 // Mol. Plant-Microbe Interact. – 2002. – V. 15. – P. 894-906.
- James E.K., Olivares F.B. Infection and colonization of sugar cane and other graminaceous plants by endophytic diazotrophs // Crit. Rev. Plant Sci. – 1997. – V. 17. – P. 77-119.
- Kaerberlein T., Lewis K., Epstein S.S. Isolating “uncultivable” microorganisms in pure culture in a simulated natural environment // Science. – 2002. – V. 296. – P. 1127-1129.
- Klopper J.W., Schroth M.N. Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes // Proc. of the 4th Internat. Conf. on Plant Pathogenic Bacter. – V. 2. Station de Pathologie Vegetale et Phytobacteriologie. – INRA, Angers, France, 1978. – P. 879-882.
- Kovtunovych G., Lar O., Kamalova S. et al. Correlation between pectate lyase activity and ability of diazotrophic *Klebsiella oxytoca* VN 13 to penetrate into plant tissues // Plant Soil. – 1999. – V. 215. – P. 1-6.
- Leff L.G., Dana J.R., McArthur V., Shimkets J. Comparison of methods of DNA extraction for stream sediments // Appl. Environ. Microbiol. – 1995. – V. 61. – P. 1141-1143.
- Leveau J.H.J., Lindow S.E. Appetite of an epiphyte: quantitative monitoring of bacterial sugar consumption in the phyllosphere // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – V. 98. – P. 3446-3453.
- Lilley A.K., Bailey M.J., Day M.J., Fry J.C. Diversity of mercury resistance plasmids obtained by exogenous isolation from the bacteria of sugar beet in three successive years // FEMS Microbiol. Ecol. – 1996. – V. 20. – P. 211-227.
- Lilley A.K., Bailey M.J. The acquisition of indigenous plasmids by a genetically marked pseudomonad population colonizing the sugar beet phytosphere is

- related to local environment conditions // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1997. – V. 63. – P. 1577-1583.
- Lindow S.E.* The use of reporter genes in the study of microbial ecology // *Mol. Ecol.* – 2005. – V. 4. – P. 555-566.
- Lindow S.E., Brandl M.T.* Microbiology of the phyllosphere // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2003. – V. 69. – P. 1875-1883.
- Lindow S.E., Desurmont C., Elkins R. et al.* Occurrence of indole-3-acetic acid-producing bacteria on pear trees and their association with fruit russet // *Phytopathology.* – 1998. – V. 88. – P. 1149-1157.
- Lindow S.E., Leveau J.H.J.* Phyllosphere microbiology // *Curr. Opin. Biotechnol.* – 2002. – V. 13. – P. 238-243.
- Loak, G.J., Ashby M.A., Shaw C.H.* Attraction of *Agrobacterium tumefaciens* C58C towards sugars involves a highly sensitive chemotaxis system // *J. Gen. Microbiol.* – 1988. – V. 134. – P. 1427-1432.
- Lodewyckx C., Taghavi S., Mergeay M. et al.* The effect of recombinant heavy metal resistant endophytic bacteria on heavy metal uptake by their host plant // *Int. J. Phytorem.* – 2001. – V. 3. – P. 173-187.
- Longnecker K., Sherr B.F., Sherr E.B.* Activity and phylogenetic diversity of bacterial cells with high and low nucleic acid content and electron transport system activity in an upwelling ecosystem // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – V. 71. – P. 7737-7749.
- Lopez-de-Victoria G., Lovell C.R.* Chemotaxis of *Azospirillum* species to aromatic compounds // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1993. – V. 59. – P. 2951-2955.
- Lugtenberg B., Kamilova F.* Plant-growth-promoting rhizobacteria // *Annu. Rev. Microbiol.* – 2009. – V. 63. – P. 541-556.
- Lugtenberg B.J.J., Dekkers L., Bloemberg G.V.* Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas* // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 2001. – V. 38. – P. 461-490.
- Maeda C., Tanaka U., Sonoda M., Kosaki T.* Applicability of a combined staining method with fluorochromes for the visualization of microbial cells in a soil thin section // *Soil Sci. Plant Nutr.* – 1999. – V. 45. – P. 745-750.
- Mahaffee W.F., Klopper J.W., Van Vuurde J.W.L. et al.* Endophytic colonization of *Phaseolus vulgaris* by *Pseudomonas fluorescens* strain 89B-27 and *Enterobacter asburiae* strain JM22 // *Improving Plant Productivity in Rhizosphere Bacteria* / Eds. M.H.R. Ryder, P.M. Stevens, G.D. Bowen. – 1997. – P. 180.
- Malinowski D.P., Zuo H., Belesky D.P., Alloush G.A.* Evidence for copper binding by extracellular root exudates of tall fescue but not perennial ryegrass infected with *Neotyphodium* spp. Endophytes // *Plant Soil.* – 2004. – V. 267. – P. 1-12.
- Mansvelt E.L., Hattings M.J.* Scanning electron microscopy of colonization of pear leaves by *Pseudomonas syringae* pv. *Syringae* // *Can. J. Bot.* – 1987. – V. 65. – P. 2517-2522.
- Mark G.L., Dow J.M., Kiely P.D. et al.* Transcriptome profiling of bacterial responses to root exudates identifies genes involved in microbe-plant interactions // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2005. – V. 102. – P. 17454-17459.
- Marschner H.* General introduction to the mineral nutrition of plants // *Inorganic Plant Nutrition. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series* / Eds. A. Lauchli, R.L. Bielecki. – Berlin/New York: Springer-Verlag, 1983. – V. 12. – P. 5-60.
- Mastretta C., Taghavi S., Van der Lelie D. et al.* Endophytic bacteria from seeds of *Nicotiana tabacum* can reduce Cd phytotoxicity // *Int. J. Phytorem.* – 2009. – V. 11. – P. 251-267.
- Mechaber W.L., Marshall D.B., Mechaber R.A. et al.* Mapping leaf surface landscapes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1996. – V. 93. – P. 4600-4603.
- Mercier J., Lindow S.E.* Role of leaf surface sugars in colonization of plants by bacterial epiphytes // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2000. – V. 66. – P. 369-374.
- Mew T.W., Cruz V.C.M.* Epiphytic colonization of host and non-host plants by phytopathogenic bacteria // *Microbiology of the Phyllosphere* / Eds. N.J. Fokkema, J. Van den Heuvel. – N.Y.: Cambridge Univ. Press, 1986. – P. 269-282.
- Miller W.G., Brandl M.T., Quinones B., Lindow S.E.* Biological sensor for sucrose availability: relative sensitivities of various reporter genes // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2001. – V. 67. – P. 1308-1317.
- Monier J.M., Lindow S.E.* Frequency, size, and localization of bacterial aggregates on bean leaf surfaces // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2004. – V. 70. – P. 346-355.
- Murphy D.B.* Fundamentals of light microscopy and electron imaging. – N.Y.: Wiley-VCH, 2001. – 368 p.
- Nelson E.B.* Exudates molecules initiating fungal responses to seeds and roots // *Plant Soil.* – 1990. – V. 129. – P. 61-73.
- Neu T. R., Nartner T., Poralla K.* Surface active properties of viscosin: a peptidolipid antibiotic // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 1990. – V. 32. – P. 518-520.
- Nikata T., Sumida K., Kato J., Ohtake H.* Rapid method for analyzing bacterial behavioral responses to chemical stimuli // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1992. – V. 58. – P. 2250-2254.

- Normander B., Prosser J.L.* Bacterail origin and community composition in the barley phytosphere as a function of habitat and presowing conditions // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2000. – V. 66. – P. 4372-4377.
- Norries J.R., Ribbons D.W.* (eds). *Methods in microbiology.* – Surrey: Adlard and Son Limited Dorking, 1970. – 344 p.
- O'Brien R.D., Lindow S.E.* Effect of plant species and environmental conditions on epiphytic population sizes of *Pseudomonas syringae* and other bacteria // *Phytopathology.* – 1989. – V. 79. – P. 619-627.
- Ogunseitain O.A.* Direct extraction of catalytic proteins from microbial communities // *J. Microbiol. Methods.* – 1997. – V. 28. – P. 55-63.
- Oliver J.D.* The viable but noncultivable state in bacteria // *J. Microbiol.* – 2005. – V. 43. – P. 93-100.
- Pan M.J., Rademan S., Kuner K., Hastings J.W.* Ultrastructural studies on the colonization of banana tissue and *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* race 4 by the endophytic bacterium *Burkholderia cepacia* // *J. Phytopathol.* – 1997. – V. 145. – P. 479-486.
- Pillay V.K., Nowak J.* Inoculum density, temperature, and genotype effects on in vitro growth promotion and epiphytic and endophytic colonization of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) seedlings inoculated with a pseudomonad bacterium // *Can. J. Microbiol.* – 1997. – V. 43. – P. 354-361.
- Pinton R., Varanini Z., Nannipieri P.* The rhizosphere as a site of biochemical interactions among soil components, plants, and microorganisms // *The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface* / Eds. R. Pinton, Z. Varanini, P. Nannipieri. – N.Y.: Marcel Dekker, 2001. – P. 19-40.
- Quigley N.B., Gross D.C.* Syringomycin production among strains of *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*: conservation of the *syrB* and *syrD* genes and activation of phytotoxin production by plant signal molecules // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 1994. – V. 7. – P. 78-90.
- Rajendran N., Matsuda O., Urushgawa Y.* Microbial biomarker fatty acid composition in coastal sediments // *J. Fac. Appl. Biol. Sci.* – 1991. – V. 30. – P. 31-42.
- Rappe M.S., Giovannoni S.J.* The uncultured microbial majority // *Annu. Rev. Microbiol.* – 2003. – V. 57. – P. 369-394.
- Reinhold-Hurek B., Hurek T.* Interactions of gramineous plants with *Azoarcus* spp. and other diazotrophs: Identification, localization, and perspectives to study their function // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 1998. – V. 17. – P. 29-54.
- Rosenblueth M., Martinez Romero E.* *Rhizobium etli* maize populations and their competitiveness for root colonization // *Arch. Microbiol.* – 2004. – V. 181. – P. 337-344.
- Rosenblueth M., Martinez-Romero E.* Bacterial endophytes and their interactions with hosts // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2006. – V. 19. – P. 827-837.
- Rovira A.D., Davey C.B.* Biology of the rhizosphere // *The Plant Root and its Environment* / Ed. E.W. Carson. – Charlottesville, Univer. Press of Virginia, 1974. – P. 158-213.
- Santamaria J., Bayman P.* Fungal epiphytes and endophytes of coffee leaves (*Coffea arabica*) // *Microbial Ecol.* – 2005. – V. 50. – P. 1-8.
- Schenck N.G.* Microorganisms and root development and function // *Soil Crop Sci. Soc.* – Madison, FL. – 1976.
- Schulz B., Boyle C.* What are endophytes? // *Microbial Root Endophytes* / Eds. B.J.E. Schulz, C.J.C. Boyle, T.N. Sieber. – Berlin/Heidelberg: Springer, 2006. – P. 1-13.
- Sharma R., Ranjan R., Kapardar R.K., Grover A.* “Unculturable” bacteria diversity: an untapped resource // *Curr. Sci.* – 2005. – V. 89. – P. 72-77.
- Simon L., Bousquet J., Levesque R.C., Lalonde M.* Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants // *Nature.* – 1993. – V. 363. – P. 67-69.
- Simons M., Permentier H.P., De Weger L.A. et al.* Amino acid synthesis is necessary for tomato root colonization by *Pseudomonas fluorescens* strain WCS365 // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 1997. – V. 10. – P. 102-106.
- Smiles D.E.* Aspects of the physical environment of soil organisms // *Biol. Fertil. Soils.* – 1988. – V. 6. – P. 204-215.
- Smith E.F.* *Bacteria in Relation to Plant Diseases.* – Carnegie Institute, Washington, USA, 1911. – V. 2.
- Soto M.J., Sanjuán J., Olivares J.* Rhizobia and plant-pathogenic bacteria: common infection weapons // *Microbiology.* – 2006. – V. 152. – P. 3167-3174.
- Sprent J.I., James E.K.* N₂-fixation by endophytic bacteria: Questions of entry and operation // *Azospirillum VI and Related Microorganisms* / Eds. I. Fendrik, M. Del Gallo, J. Vanderleyden, M. De Zamaroczy. – Berlin: Springer-Verlag, 1995. – P. 15-30.
- Stout J.D.* Bacteria of soil and pasture leaves at Claudelands showgrounds // *N. Z. J. Agric. Res.* – 1960. – V. 3. – P. 413-430.
- Sturz A.V., Christie B.R., Nowak J.* Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 2000. – V. 19. – P. 1-30.

- Sturz A., Kimpinski J.* Endoroot bacteria derived from marigolds (*Tagetes* spp.) can decrease soil population densities of rootlesion nematodes in the potato root zone // *Plant Soil*. – 2004. – V. 262. – P. 241-249.
- Sundin G.W., Jacobs J.L.* Ultraviolet radiation (UVR) sensitivity analysis and UVR survival strategies of a bacterial community from the phyllosphere of field-grown peanut (*Arachis hypogaeae* L.) // *Microb. Ecol.* – 1999. – V. 38. – P. 27-38.
- Surette M.A., Sturz A.V., Lada R.R., Nowak J.* Bacterial endophytes in processing carrots (*Daucus carota* L. var. *sativus*): their localization, population density, biodiversity and their effects on plant growth // *Plant Soil*. – 2003. – V. 253. – P. 381-390.
- Taatjes D.J., Mossman B.T.* (eds). Cell imaging techniques: methods and protocols. – N.J.: Humana Press, Totowa, 2006. – 490 p.
- Thompson I.P., Bailey M.J., Fenlon J.S. et al.* Quantitative and qualitative seasonal changes in the microbial community from the phyllosphere of sugar beet (*Beta vulgaris*) // *Plant Soil*. – 1993. – V. 150. – P. 177-191.
- Tukey H.B.* The leaching of substances from plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1970. – V. 21. – P. 305-324.
- Turnbull G.A., Morgan J.A.W., Whipps J.M., Saunders J.R.* The role of bacterial motility in the survival and spread of *Pseudomonas fluorescens* in soil and in the attachment and colonization of wheat roots // *FEMS Microbiology Ecology*. – 2001. – V. 36. – P. 21-31.
- Uren N.C.* Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants // *The Rhizosphere: Biochemistry and Organic Substances at the Soil-Plant Interface* / Eds. P. Pinton, Z. Varanini, P. Nannipieri. – N.Y.: Marcel Dekker, 2001. – P. 1-17.
- Uwins P.J.R., Webb R.I., Taylor A.P.* Novel nano-organisms from Australian sandstones // *Amer. Miner.* – 1998. – V. 83. – P. 1541-1550.
- Van Elsas J.D., Trevors J.T., Van Overbeek L.S.* Influence of soil properties on the vertical movement of genetically-marked *Pseudomonas fluorescens* through large soil microcosms // *Biol. Fertil. Soils*. – 1991. – V. 10. – P. 249-255.
- Van Elsas J.D., Tumer S., Bailey M.J.* Horizontal gene transfer in the phytosphere // *New Phytologist*. – 2003. – V. 157. – P. 525-537.
- Van Overbeek L.S., Van Elsas J.D.* Root exudate-induced promoter activity in *Pseudomonas fluorescens* mutants in the wheat rhizosphere // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1995. – V. 61. – P. 890-898.
- Van Peer P., Punte H.L.M., De Weger L.A., Schippers B.* Characterization of root surface and endorhizosphere *Pseudomonas* in relation to their colonization of roots // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1990. – V. 56. – P. 2462-2470.
- Velimirov B.* Nanobacteria, ultramicrobacteria and starvation forms: a search for the smallest metabolizing bacterium // *Microb. Environ.* – 2001. – V. 16. – P. 67-77.
- Vesper S.J.* Production of pili (fimbriae) by *Pseudomonas fluorescens* and a correlation with attachment to corn roots // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1987. – V. 53. – P. 1397-1405.
- Weyens N., Van der Lelie D., Taghavi S., Vangronsveld J.* Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge // *Curr. Opin. Biotechnol.* – 2009. – V. 20. – P. 248-254.
- Whipps J.M.* Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere // *J. Exp. Bot.* – 2001. – V. 52. – P. 487-511.
- Wilson M., Hirano S.S., Lindow S.E.* Location and survival of leaf-associated bacteria in relation to pathogenicity and potential for growth within the leaf // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1999. – V. 65. – P. 1435-1443.
- Wilson M., Lindow S.E.* Ecological similarity and coexistence of epiphytic ice-nucleating (Ice+) *Pseudomonas syringae* strains and a non-icenucleating (Ice-) biological control agent // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1994a. – V. 60. – P. 3128-3137.
- Wilson M., Lindow S.E.* Coexistence among epiphytic bacterial populations mediated through nutritional resource partitioning // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1994b. – V. 60. – P. 4468-4477.
- Wilson M.S., Madsen E.L.* Field extraction of a unique intermediary metabolite indicative of real time *in situ* pollutant biodegradation // *Environ. Sci. Technol.* – 1996. – V. 30. – P. 2099-2103.
- Winfield M.D., Groisman E.A.* Role of nonhost environments in the lifestyle of *Salmonella* and *Escherichia coli* // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2003. – V. 69. – P. 3687-3694.
- Yamada T.* The role of auxin in plant-disease development // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 1993. – V. 31. – P. 253-273.
- Yang C.H., Crowley D.E., Borneman J., Keen N.T.* Microbial phyllosphere populations are more complex than previously realized // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 2001. – V. 98. – P. 3889-3894.

Надійшла до редакції
06.05.2010 p.

ЕКОЛОГІЯ ФІТОСФЕРИ

PHYTOSPHERE ECOLOGY: PLANT-MICROBIAL INTERACTIONS. 1. STRUCTURE FUNCTIONAL CHARACTERISTIC OF RHIZO-, ENDO- AND PHYLLOSPHERE

O. V. Moshynets¹, I. V. Kosakivska²

¹*Institute of Molecular Biology and Genetics
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

²*M.G. Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

Structure ecological aspects of the interactions between plants and nonpathogenic environmental microflora have been analysed. Plant-microbial interaction were considered as naturally existing in a joint niche, in the phytosphere, which can be subdivided into three co-interacting niches such as the rhizosphere, the endosphere and the phyllosphere.

Key words: *microorganisms; plant-microbial interactions; rhizosphere; endophytes; phyllosphere*

ЭКОЛОГИЯ ФИТОСФЕРЫ: РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ. 1. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РИЗО-, ЭНДО- И ФИЛОСФЕРЫ

Е. В. Мошинец¹, И. В. Косаковская²

¹*Институт молекулярной биологии и генетики
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

²*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Проанализированы структурно-экологические аспекты взаимодействия растений с непатогенной микрофлорой окружающей среды. Растительно-микробные взаимоотношения рассматриваются как происходящие в единой экологической нише – фитосфере, которая структурно может быть поделена на три взаимосвязанные экониши: ризосферу, эндосферу и филосферу.

Ключевые слова: *микроорганизмы, растительно-микробные взаимоотношения, ризосфера, эндофиты, филосфера*