

О Г Л Я Д И

УДК 579.262

**ЕКОЛОГІЯ ФІТОСФЕРИ: РОСЛИННО-МІКРОБНІ
ВЗАЄМОВІДНОСИНИ.
2. ФІТОСФЕРА ЯК ЕКОЛОГІЧНА НІША
РОСЛИННО-МІКРОБНИХ ВЗАЄМОВІДНОСИН.
ФУНКЦІОНАЛЬНА АКТИВНІСТЬ МІКРООРГАНІЗМІВ
ТА ЇХНІЙ ВПЛИВ НА РОСЛИНИ**

© 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 та узагальнено літературні відомості про взаємовідносини між мікроорганізмами і рослинами, які відбуваються в трьох екологічних нішах: ризо-, ендо- та фітосферах. Розглянуто особливості прямої та непрямой стимуляції процесів росту і розвитку рослин за участю асоційованих з ними мікроорганізмів.

Ключові слова: мікроорганізми, рослинно-мікробні взаємовідносини, група PGPB

Мікроорганізми, асоційовані з рослиною, дедалі частіше розглядаються як агенти стимулювання росту та розвитку (Rovira, 1965; Glick, 1995; Hallman et al., 1997; Sturz et al., 2000; Welbaum et al., 2004). Серед усіх мікроорганізмів – колонізаторів фітосфери – найбільш детально досліджені бактерії групи PGPR. Їх вважають потенційними ендofітами, здатними подолати ендодермальний бар'єр. Бактерії проникають у рослину переважно через кореневий кортекс, інфікують судинну систему й утворюють ендofітні популяції у корені, стеблі, листку та інших органах (Klopper et al., 1999; Gray, Smith, 2005). Ендofіти вважаються «обраними» представниками пулу видів і штамів ризосферних бактерій (Hallman et al., 1997; Rosenblueth,

Martinez-Romero, 2006). Займаючи різні екологічні ніші, вільно існуючі ризобактерії та ендofітні бактерії відзначаються спільними механізмами стимуляції росту та захисту рослин від фітопатогенів (Glick, 1995; Hallman et al., 1997; Sturz et al., 2000; Bloemberg, Lugtenberg, 2001; Lodewyckx et al., 2002; Dobbelaere et al., 2003). Між бактеріями групи PGPB існує конкуренція за певну екологічну нішу, а їхній вплив на рослини (біоконтроль) розглядається як пряма й непряма стимуляція процесів росту й розвитку (Glick B.R., 1995, Lugtenberg et al., 2001). Прикладом прямого стимулювання є покращення мінерального живлення рослини, тоді як непряме стимулювання полягає в зниженні впливу фітопатогенів. Бактерії фітосфери (PGPB, ендofіти та епіфіти) здійснюють пряму стимуляцію росту рослини, фіксуючи атмосферний азот, що транспортується до рослини, продукуючи сидерофори, які утворюють хелатні комплекси із залізом, роблячи його доступним

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

ЕКОЛОГІЯ ФІТОСФЕРИ: РОСЛИННО-МІКРОБНІ ВЗАЄМВІДНОСИНИ

**Ключові моменти взаємодій та процесів,
що мають місце у фітосфері як єдиній екологічній ніші**

Екологічна мікроніша	Загальна характеристика екологічної ніші (умови та ресурси)	Мікроорганізми, що населяють екологічну нішу	Характер рослинно-мікробних взаємовідносин	Джерело
Ризосфера	<ul style="list-style-type: none"> - плавні зміни рівня вологості та температури; - захист від ультрафіолетового опромінення; - структурна гетерогенність; - низька концентрація мінеральних речовин у зоні кореня; - вологий потік уздовж кореня; - дифузія цукрів, органічних та амінокислот, неорганічних іонів, кисню, ростових факторів, води із кореня; - виділення коренем CO₂, протонів, бікарбонатів, етилену; - секреція коренем слизу, ферментів, сидерофорів, алелохімічних сполук; - наявність кореневих залишків: клітин кореневого чохла, злущених тканин; - просторова мікрогетерогенність; - динамічність; - нестача поживних речовин (N,P,K) у зоні кореня. 	Грунтова мікрофлора (гетеротрофні несимбіотичні сапрофіти); бактерії групи PGPR, сапрофітні симбіотичні арбускулярні та мікоризні гриби.	<p>Мікробний вплив:</p> <ul style="list-style-type: none"> - інфікування коренів та ендосфери рослини; - модифікація мікроеконіші (секреція полімерів та формування біоплівки) для покращення колонізації; - змагання серед гетеротрофів за поживні ресурси; - пряма стимуляція росту рослин: біомобілізація мінералів, продукція фітогормонів; - непряма стимуляція росту рослин: супресія фітопатогенів, детоксикація шкідливих речовин, індукція системної резистентності; <p>Рослинний вплив:</p> <ul style="list-style-type: none"> - збагачення ризосфери поживними речовинами; - зволоження ризосфери; - захист від токсинів; - участь у конкуренції та захист (продукція алелохімічних сполук); - утворення (ініціація) симбіотичних взаємовідносин. 	Белявская и др., 1995; Glick, 1995; Иутинская, 1998; Боронин, Кочетков, 2000; Андреек та ін., 2001; Патица та ін., 2003; Lindow, Brandl, 2003; Sturz et al., 2004; Волкогон та ін., 2006; Bais et al., 2006; Курдиш, 2009.
Фітосфера	<ul style="list-style-type: none"> - різкі зміни температури, відносної вологості; - вплив ультрафіолетового опромінення; - чергування посухи із затопленням; - наявність воскової кутикули, субкутикулярних і продихових порожнин; - просторова мікрогетерогенність. 	Неоднорідна колонізація: епіфіти (гетеротрофні сапрофіти); паразити (фітопатогени).	<p>Мікробний вплив:</p> <ul style="list-style-type: none"> - змагання серед епіфітів за поживні ресурси; - колонізація фітопатогенами; - супресія фітопатогенів епіфітами; - мікробна модифікація фітосфери (вивільнення епіфітами факторів зміни еконіші – сурфактантів та ауксинів, що сприяють мікробній колонізації); - азотфіксація. <p>Рослинний вплив:</p> <ul style="list-style-type: none"> - імунна локальна відповідь на фітопатогени, в тому числі локальний клітинний некроз. 	Freiberg, 1999; Sandhu et al., 2007.
Ендосфера	<ul style="list-style-type: none"> - 100% відносна вологість; - плавні флуктуації температури; - захист від ультрафіолетового опромінення; - наявність поживних речовин. 	«Обрані» представники із групи PGPR, сапрофітні симбіотичні арбускулярні та мікоризні гриби.	<p>Мікробний вплив:</p> <ul style="list-style-type: none"> - інфікування ендосфери або спермосфери рослини, подолання ендодермального бар'єру; - пряма стимуляція росту рослин: біомобілізація мінералів, продукція фітогормонів; - непряма стимуляція росту рослин: супресія фітопатогенів, детоксикація шкідливих речовин, індукція системної резистентності. <p>Рослинний вплив:</p> <ul style="list-style-type: none"> - забезпечення поживними речовинами та вологою; - надання захищеного структурованого простору для колонізації; - висока стабільність умов. 	Aino et al., 1997; Sturz et al., 1999; Siciliano et al., 2001; Barac et al., 2004; Sessitsch et al., 2004; Porteous et al., 2006; Taghavi et al., 2005; Barac et al., 2009

для рослини, мобілізуючи мінерали, такі як фосфор й інші, синтезуючи фітогормони тощо.

У таблиці узагальнено відомості про процеси, які відбуваються у фітосфері.

Пряма стимуляція процесів росту рослин. Оптимізація поживного режиму рослини: азотфіксація

Яскравим прикладом прямого впливу бактерій на процеси росту й розвитку рослин є фіксація атмосферного азоту. Явище азотфіксації тривалий час досліджується мікробіологами, фізіологами рослин, ґрунтознавцями та агрономами. Щорічний обсяг кругообігу азоту складає 10^8 - 10^9 тонн (Боронин, 1998). Швидкість його кругообігу обмежується складністю фіксації з атмосфери. Більше 90% загальної кількості фіксованого азоту (близько $4,4 \times 10^{10}$ тонн) забезпечується завдяки метаболічній діазотрофній активності бактерій і ціанобактерій (Второв, 1981; Боронин, 1998). Біологічна фіксація азоту здійснюється вільноіснуючими мікроорганізмами (несимбіотична фіксація) і мікроорганізмами, які перебувають у мутуалістичних зв'язках із рослинами (симбіотична фіксація). До несимбіотичних азотфіксаторів належать ризомікроорганізми (Dobereiner, Day, 1976; Мальцева та ін., 1992; Волкогон, 1999; Курдиш, 2009). Процес біологічної фіксації азоту й наступної його трансформації чутливий до концентрації кисню, який пригнічує активність ферментів (Barea et al., 2005). Енергія для азотфіксації й захист ферментативних систем від активних форм кисню у разі симбіотичної азотфіксації забезпечується рослиною.

Детально досліджені симбіотичні мікробно-рослинні асоціації бобових *Fabales*, трояндових *Rosales*, гарбузових *Cucurbitales* та букових *Fagales* із бактеріями роду *Rhizobium* й актинобактеріями роду *Frankia*. У першому випадку утворюються бульбочки, у другому – має місце міцелоподібний актиноризний симбіоз (Mylona et al., 1995; Markmann et al., 2008). У бульбочкових й актиноризних рослин додаткові тканинні утворення (кореневі бульбочки й актинориза) з'являються внаслідок мікробного інфікування. Фіксація азоту прокаріотами здійснюється всередині рослинних клітин. Мікробні клітини відокремлені від цитоплазми рослинної клітини мембранами, які утворюються з рослинної плазмалеми (Mylona et al., 1995; Markmann et al., 2008).

Важливе місце в азотному живленні рослин належить азотфіксуючим ризобактеріям, представленим асоціативними діазотрофами. Вони розвиваються у кореневій зоні небобових культур й перебувають у просторовому й функціональному зв'язку з рослиною (Белявская и др., 1995). До асоційованих діазотрофів нале-

жать представники родів *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Klebsiella*, *Azospirillum*, *Agrobacterium*, *Enterobacter*, *Clostridium*, *Acetobacter*, *Alcaligenes*, *Campylobacter* й *Erwinia* (Patriquin, Dobereiner, 1978; Борони, Кочетков, 2000; Патица та ін., 2003; Волкогон та ін., 2006; Курдиш, 2009).

Азотфіксуючі представники родів *Nostoc* й *Anabaena* є симбіонтами мохів. Відомий випадок симбіозу ціанобактерії *Anabaena azollae* із тропічною папороттю *Azolla*. Бактерія оселяється в спеціальних порожнинах на листках і забезпечує азотом себе та папороть. Ціанобактерії родів *Nostoc* й *Anabaena* формують бульбочки на коріннях цикадових у зоні поверхні ґрунту, що сприяє фотосинтетичній активності. Ціанобактерії є облигатними симбіонтами водоростей і джгутиконосців (Громов, 1996).

Серед ендofітів також відомо багато діазотрофів, які мають досить стабільні зв'язки із рослиною та забезпечують тканини рослин біологічним азотом (Белявская и др., 1995). Загалом із тканин диких та культурних злаків, що росли на бідних ґрунтах, виділені різні діазотрофи, які належать до родів *Azospirillum* (Patriquin, Dobereiner, 1978), *Campylobacter* (McClung, Patriquin, 1980), *Zooglea* (Bilal, Malik, 1987), *Azoarcus* (Reingold et al., 1987), *Herbaspirillum* (Baldani et al., 1986), *Klebsiella* (Нгуен и др., 1989; Белявская и др., 1995), *Acetobacter* (Dobereiner et al., 1993). Ендofіти нітрифікують азотовмісні сполуки, серед яких також є атмосферні забруднювачі (Papen et al., 2002).

Філософерна мікрофлора задіяна у кругообігу азоту. Епіфіти беруть участь у процесах азотфіксації (Freiberg 1998; Freiberg, 1999). Переважно вільноіснуючі діазотрофи знайдені у філосфері тропічних рослин (Ruinen, 1956; Ruinen, 1961; Ruinen, 1965; Vasantharajan, Bhat, 1968; Jones, 1970; Saad, Hagedorn, 1972; Ruinen, 1974; Ruinen, 1975; Pati, Chandra, 1981; Murty, 1984; Sebastian, 1987; Adebayo et al., 1989; Sprent, Sprent, 1990; Brighigna et al., 1992). Наприклад, багато досліджень проводиться щодо присутності та активності діазотрофів *Beijerinckia* та *Azotobacter* spp. в філосфері багатьох сільськогосподарських рослин Індії (Vasantharajan, Bhat, 1968; Pati, Chandra, 1981; Sen Gupta et al., 1981; Sen Gupta et al., 1982; Sen Gupta, Sen, 1982; Murty, 1984; Pati, Chandra, 1992; Pati, 1992.)

Процеси азотфіксації екологічно пов'язані із процесами амоніфікації, тобто фе-

рментативним розщепленням азотовмісних речовин. Тому разом з азотфіксуючими мікроорганізмами до складу мікробних ценозів ґрунтів входять бактерії, які розщеплюють азотовмісні органічні речовини. Аміак, що утворюється при цьому, використовується як субстрат іншою групою мікроорганізмів – нітрифікаторами. Процес окислення амонію вузькоспеціалізованими бактеріями до нітритів, потім до нітратів, а у гетеротрофних організмів до різних органічних азотовмісних сполук, називається нітрифікацією (Курдиш, 2009). Значна кількість гетеротрофних мікроорганізмів може окислювати амоній та інші азотовмісні сполуки. Вважають, що основними чинниками цього процесу є автотрофні бактерії родів *Nitrosomonas* і *Nitrobacter* (Виноградский, 1952; Умаров и др., 2007; Курдиш, 2009). Нітрат, що накопичується в ґрунті під час нітрифікації, частково споживається рослинами після відновлення до іонів амонію (Курдиш, 2009). Процесу поглинання амонію сприяє арбускулярна мікориза (Harley, 1994), однак вона не впливає на поглинання нітрату (Гуральчук, 2004).

Біомобілізація фосфору

Фосфор є другим за значенням елементом живлення, дефіцит якого негативно впливає на процесу росту й розвитку рослин (Vance, 2001). Встановлено, що гектар орного шару ґрунту містить 1-2 т фосфору (Гуральчук, 2004). Однак більшість фосфору міститься в ґрунті в недоступних для рослин органічній чи мінеральній формах (Бабьева, Зенова, 1989). Рослини засвоюють лише 3-5% від загальної кількості фосфору (Тарасюк, 2008). Головним джерелом фосфору в ґрунтах є нерозчинні чи фосфоровмісні мінерали групи апатитів, переважно фторапатити (Гуральчук, 2004). Коефіцієнт використання фосфору в ґрунті надзвичайно низький, що зумовлено здатністю оксидів кальцію, заліза, алюмінію й інших елементів, а також колоїдальних глин зв'язувати й міцно втримувати фосфор (Гуральчук, 2004).

Більшість досліджень залежності поглинання фосфору від кислотності ґрунту виявили, що швидкість засвоєння найбільш висока в діапазоні рН 5,0-6,0 (Ullrich-Eberius, Novacky, 1990; Furihata et al., 1992). Концентрація доступного для рослин неорганічного фосфору в ґрунтовому розчині становить від 1 мкМ (Kochian, 2000) до 10 мкМ (Bieleski, 1973). Оскільки швидкість поглинання ортофосфату рослинами перевищує швидкість його дифузії в ґрунті, навколо коренів виникає зона висна-

ження. Вважається, що фосфор поглинається в зоні оточення коренів на відстані декількох міліметрів від їхньої поверхні (Гуральчук, 2004).

Виділяють три фракції фосфору в ґрунті, виходячи з його біодоступності для рослин: перша – фосфор, що міститься у ґрунтовому розчині, друга – лабільний фосфор, який бере участь у процесах обміну, і третя – нелабільний фосфор, який не задіяний у процесах обміну (Helal et al., 1989). Фракція розчинного фосфору є прямим джерелом фосфору для рослин. Лабільний фосфор бере участь у непрямому живленні рослин. Перша і друга фракції перебувають у динамічній рівновазі завдяки мікроорганізмам ґрунту (Helal et al., 1989). Бактерії ґрунтів відіграють ключову роль у кругообігу фосфору, мобілізуючи його з нерозчинної фракції й трансформуючи в органічні фосфоровмісні сполуки (Cosgrove, 1977; Helal et al., 1989). Найбільш інтенсивно кругообіг фосфору відбувається в ризосфері. Висока сумарна фосфатазна активність ризомікроорганізмів забезпечує гідроліз органічних фосфатів, які в значній кількості містяться в ризосфері. Утворені таким чином органічні кислоти, у свою чергу, розчиняють мінеральні фосфати ґрунту (Боронин, Кочетков, 2000).

Мікроорганізми мобілізують неорганічний фосфор з важкорозчинних сполук заліза, алюмінію і кальцію (Мишустин, Емцев, 1978; Муромцев и др., 1985). Такі мікроорганізми знайдені в ризоплані кукурудзи (до 45%), бавовнику й мандарина (до 60% від загальної чисельності мікрофлори) (Павлова, 1976). Загалом вміст фосфатмобілізуючих мікроорганізмів у ризосфері сільськогосподарських культур сягає 15-30% (Токмакова, 1997). Найбільша їхня кількість виявлена в ризосфері цукрових буряків, тоді як у ризосфері озимої пшениці, ячменю, гороху їх значно менше (Курдиш, 2009). Мобілізацію фосфату з важкорозчинних сполук здійснюють представники родів *Pseudomonas* (Дунайцев и др., 2008; Курдиш, 2009, Khan et al., 2009), *Azotobacter* (Булавенко и др., 2000; Kumar et al., 2000; Kumar et al., 2001), *Enterobacter* (Чайковская, 1997, Khan et al., 2009), *Bacillus* (Paul, Sundara Rao, 1971; Дунайцев и др., 2008; Khan et al., 2009), *Agrobacterium* (Суховицкая, 1998; Суховицкая, 2004), *Burkholderia* (Goldstein et al., 1993; Дунайцев и др., 2008), *Desulfobacterium* (Карначук, 1995), *Rhizobium* (Khan et al., 2009), *Trihoderma* (Rudresh et al., 2005; Дунайцев и др., 2008), *Aspergillus* (Kenji et al., 1997; Khan et al., 2009), *Penicillium* (Wakelin et al., 2004; Khan et al.,

2009), *Arthrobotrys* (Khan et al., 2009), везикулярно-арбускулярні мікоризні гриби (Волкогон та ін., 2006) й інші мікроорганізми.

У ризосфері знайдені мікроорганізми, які мобілізують фосфор з органічних сполук. Серед них бактерії роду *Bacillus* (Шарипова и др., 1998; Khan et al., 2009). Здатні до розкладання органічних сполук фосфору *Pseudomonas*, мікроміцети родів *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Trichotecium*, *Alternaria*, дріжджі *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Candida* й *Hansenula* (Курдиш, 2009; Khan et al., 2009).

Одним із найпоширеніших природних органічних джерел фосфату є інозитолгексафосфат (фітин). Його вміст у ґрунті може сягати до 50% від загальної кількості органічного фосфору (Anderson, Patrick, 1980; Курдиш, 2009). Встановлено, що деякі ґрунтові мікроби здатні ефективно перетворювати неорганічний фосфор на органічний (Vance, 2001).

Арбускулярна мікориза бере участь у фосфорному живленні рослини і накопиченні ліпідів та поліфосфатів (Pfeffer et al., 1996; Гуральчук, 2004). Арбускули гриба займають до 35% об'єму клітини рослини-живителя, що значно збільшує поверхню контакту між грибом і рослиною. Позакореневі гіфи, що утворюють «зовнішній міцелій» збільшують поверхню контакту гриба із субстратом (Гуральчук, 2004). Для мікоризованих коренів зона доступності ґрунту збільшується до 12 см (Jakobsen et al., 1992). Біодоступність фосфору забезпечується завдяки здатності арбускулярної мікоризи видобувати фосфор із органічних сполук (Jayachandran et al., 1992; Чайковская, 1997; Чайковська, 2000). Встановлено, що швидкість надходження фосфору в корені, колонізовані арбускулярною мікоризою, у 3-5 разів вища (Smith, Read, 1997), ніж у коренів, що не мають арбускулярної мікоризи. У разі нестачі фосфору рослини збільшують концентрацію цукрів та амінокислот у корневих виділеннях, що сприяє інтенсивності мікоризації коренів (Schachtman et al., 1998).

Утворення гумусу та його мінералізація

Гумус, або перегній, є органічною частиною ґрунту, яка утворюється в результаті гуміфікації – мікробіологічного перетворення рослинних і тваринних решток на гумусові речовини. Концентрація гумусу в ґрунті є одним із визначальних чинників його родючості. В середньому 80-90% органічної речовини ґрунту мінералізується і лише 10-20% бере участь у фо-

рмуванні гумусу (Патика та ін., 1993, Казюта, 2005; Курдиш, 2009). Важлива роль в утворенні гумусу і його мінералізації належить ґрунтовій мікрофлорі.

Внаслідок внесення рослинних решток у ґрунті спостерігається спалах чисельності різних груп мікроорганізмів і підвищення їхньої біохімічної активності (Курдиш, 2009). Найбільш поширеною вуглецевовмісною сполукою є целюлоза. Вона складає від 40 до 70% сухої маси рослини (Бабьева, Зенова, 1989). У природних умовах трансформація целюлози здійснюється за участю угруповань мікроорганізмів. Значна роль у цьому процесі належить грибам, у тому числі сапрофітним представникам родів *Trichoderma*, *Chaetomium*, *Dicoccum*, *Stachybotrys*, *Penicillium* і *Aspergillus*, а також незавершеним грибам *Alternaria* та *Fumago* (Бабьева, Зенова, 1989, Курдиш, 2009). При деструкції целюлозних решток у ґрунтах накопичуються цукри, органічні кислоти, альдегіди, амінокислоти, спирти й інші біологічно активні речовини, які споживаються учасниками біогеоценозу ґрунту (Курдиш, 2009).

Після внесення рослинних решток у ґрунт уміст у ньому целюлозоруйнівних мікроорганізмів зростає від кількох десятків тисяч до десятків мільйонів на 1 г сирого ґрунту. Співвідношення різних родів і видів целюлозоруйнівних мікроорганізмів, серед яких бактерії, актиноміцети й гриби, у ризосфері залежить від типу ґрунту, характеру рослинності, кліматичних умов тощо (Курдиш, 2009). Серед грибів-гіфоміцетів у ґрунтах поширені хижі види, які беруть участь у процесах кругообігу вуглецю, азоту й інших важливих елементів, перетравлюючи значну кількість ґрунтових нематод (Тепляков, 2004; Khan et al., 2009).

Важливою функцією ґрунтових мікроорганізмів є мінералізація гумусу, яка полягає у вивільненні мінеральних елементів зі складних нерозчинних комплексів. Завдяки мінералізації активізуються процеси живлення рослин, забезпечується переробка органічних речовин. Ґрунтові мікроорганізми, серед яких і бактерії групи RGPB, задіяні на всіх етапах гумусоутворення, починаючи з розкладання свіжого рослинного матеріалу й закінчуючи новоутворенням простих гумусових сполук і їхнім поступовим ускладненням. Вони беруть участь у процесах деструкції й фрагментарного оновлення гумусу в ґрунті (Иутинская, 1998; Андреюк та ін. 2001; Warren, 2009).

Продукти життєдіяльності мікроорганізмів, такі як антибіотики, амінокислоти, вітаміни, ферменти, гормони й інші, характеризуються хелатизуючими властивостями. Вони зв'язують залізо, мідь, цинк, марганець, кальцій, кобальт, молібден й інші метали, що суттєво підвищує біодоступність цих елементів. Встановлено, що хелати, проникаючи у рослину, локалізуються у листках й інших органах (Comprant et al., 2005). Завдяки хелатоутворенню в рослину надходять елементи, які не можуть поглинатися з розчину. Серед хелатоутворюючих мікробних метаболітів відомі антимікробні речовини групи сидероміцинів – ферохром, ферикроцин, ферихризин, ферирубін, альбоміцин й інші. Вони продукуються грибами, актиноміцетами й бактеріями. Мікробні метаболіти, що хелатизують метали й мають у своєму складі іон заліза, представлені ферокзамінами. До них належать терилен-фактор, фактори А, В, С, D, Е, Р та інші (Comprant et al., 2005).

Поглинання рослиною біодоступних міді, цинку, магнію, калію, заліза лімітується низькою рухливістю цих іонів у ґрунті (Varea, 1991). Мікоризація коренів значно покращує мінеральне живлення (Гуральчук, 2004). За допомогою гіф, які виходять з коренів й збільшують площу поглинання і зменшують відстань дифузії, рослини засвоюють мікроелементи (Cress et al., 1986; Kucey et al., 1987; Faber et al., 1990; Kothari et al., 1990; Li et al., 1991).

Продукція фітогормонів мікроорганізмами

Мікроорганізми різних таксономічних груп синтезують фітогормони ауксинової, гіберелінової й цитокінінової природи (Kumar, Lonsane, 1989). Продуктування фітогормонів властиве фітопатогенам і ризосферним мікроорганізмам. Окремі фітогормони були ідентифіковані в культурі мікроорганізмів навіть раніше ніж у рослин (Mohadevan, 1984, Андреюк та ін., 2001). Хімічна будова регуляторів росту рослин (PPP), які синтезуються мікроорганізмами, досить різноманітна. Більшість з них – безазотні сполуки класів терпеноїдів, фенолів і піронів. Найбільш поширеними є терпеноїди, до яких належать гібереліни й абсцизова кислота (АБК), брасини, фузикоцини, котиленіни, офіоболіни і гелмінтоспорини (Андреюк та ін., 2001). Дослідження колекції культур бактерій роду *Pseudomonas* виявило, що вони синтезують стимулятори росту рослин. Окремі штами ризосферних псевдомонад продукують індоліл-3-оцтову кислоту (ІОК) й цитокініни (Андреюк

та ін., 2001). При вивченні синтезу ІОК у ризосферних псевдомонад встановлено можливість регуляції утворення фітогормону при введенні плазмід у клітини продуцента. Таким чином були отримані транскон'юговані бактерії *Pseudomonas putida* BS1380 і *P.aureofaciens* BS 1393, які містили різні плазмиди біодеградації нафталену (Мордухова та ін., 1998). Доведено, що обробка суспензією живих культур епіфітних бактерій, ізольованих з поверхні рослин і насіння ячменю, люцерни і вівса, стимулює розвиток рослин і підвищує вміст ауксину (Андреюк та ін., 2001)

Встановлено, що бактерії роду *Azotobacter* позитивно впливають на проростання насіння й ріст озимої пшениці, кукурудзи, овочевих культур. Стимулюючий вплив азотобактера на вищі рослини зумовлений не лише фіксацією атмосферного азоту, а й продукуванням біологічно активних речовин гіберелінової, ауксинової й цитокінінової природи (Рубенчик, 1960). Окремі культури азотобактера синтезують сполуки, які пригнічують розвиток фітопатогенних бактерій на насінні й проростках (Антипчук, 1985). У культурах бульбочкових бактерій виявлені цитокініни й гібереліноподібні сполуки (Андреюк та ін., 2001). Біологічно активні речовини, які продукуються бульбочковими бактеріями, стимулюють розвиток не лише бобових рослин, а й злакових і овочевих культур (Сабельникова, 1979). Встановлено, що епіфіти синтезують ауксини та цитокініни. Утворення невеликих кількостей ІОК сприяє інтенсивній колонізації філоплану епіфітами антагоністичними до фітопатогенів (Lindow, Brandl, 2003). Суспензії бактерії *Methylobacterium* spp., яка синтезує цитокініни, з успіхом застосовують при вирощуванні сої в умовах зрощення, що суттєво збільшує врожайність (Holland et al., 2002).

Бактерії групи PGPB (від Plant Growth Promoting Bacteria, тобто група бактерій, що сприяє росту рослин) синтезують різні за хімічною природою сполуки, які впливають на процеси розвитку й дихання рослин, накопичення фітомаси. Встановлено, що речовини з ауксиновою й цитокініновою активністю стимулюють світлову й темнову фази фотосинтезу, активують обмін речовин, що значною мірою впливає на продуктивність рослин (Андреюк та ін., 2001). Бактерії впливають на проростання насіння. Частина бактерій, які стимулюють процеси росту рослин, синтезують фермент, що регулює рівень рослинного гормону етилену. Фермент 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат-

дезаміназа (АЦК-дезаміназа) гідролізує АЦК – попередник етилену. Вважається, що бактерія зв'язується з оболонкою насінини або з коренем рослини, після чого поглинає й гідролізує АЦК, знижуючи таким чином рівень етилену в тканинах рослини. Відомо, що етилен стимулює процеси проростання насіння. Однак, якщо після проростання рівень етилену залишається високим, ріст коренів уповільнюється. Таким чином, бактеріальна АЦК-дезаміназа запобігає зниженню швидкості росту коренів, через що рослина розвивається швидко. Ендофіти дорослих рослин виявляють АЦК-дезаміназну ферментативну активність, у результаті чого відбувається розпад попередника етилену і знижується рівень виділення фітогормону рослинами (Idris et al., 2004). Бактерії синтезують ІОК, яка активує АЦК-синтазу, що призводить до підвищення концентрації етилену. Присутність активної АЦК-дезамінази перешкоджає накопиченню АЦК навіть за умов високої концентрації ІОК. Таким чином, концентрація етилену не підвищується до рівня, за якого уповільнюється ріст рослини (Glick, 1995; Glick et al., 1998).

Непряма стимуляція росту рослин

Непряма стимуляція росту рослини здійснюється шляхом гальмування росту та колонізації рослини фітопатогенами за участю алелохімічних сполук, які продукуються бактеріями групи RGPB. Завдяки залізов'язуючим сидерофорам залізо стає недоступним для фітопатогенів, що сприяє росту й розвитку рослини. Антибіотики, антисептичні леткі метаболіти і літичні ферменти виступають у ролі детоксикантів та підвищують стійкість рослин до фітопатогенів (Glick, 1995; Sturz, Kimpinski 2004; Vais et al., 2006).

Конкуренція мікроорганізмів за залізо та роль сидерофорів

Залізо – важливий елемент у життєдіяльності рослин і мікроорганізмів. У ґрунті містяться переважно тривалентні іони заліза, розчинність сполук яких досить низька (10^{-18} М при рН 7,4) (Глик, Пастернак, 2002). Мікроорганізми синтезують і виділяють у ґрунт низькомолекулярні залізов'язуючі білки (сидерофори), які утворюють стабільні комплекси з іонами тривалентного заліза. Сидерофори бактерій групи RGPB відіграють важливу роль в антагоністичних взаємовідносинах, зокрема, між ризосферними псевдомонадами і ґрунтовими фітопатогенами (Боронин, 1998), оптимізують процеси живлення рослин (Боронин, 1998; Compant et

al., 2005). Завдяки мікроорганізмам рослини не страждають від низької кількості біодоступних іонів заліза і локального виснаження його в ґрунті. Порівняно з бактеріями рослини можуть існувати за низької концентрації заліза у ґрунті (Глик, Пастернак, 2002). Антагоністична активність сидерофор-продукуючих бактерій групи RGPB базується на нестачі біоактивного заліза в ґрунті, ризосфері й ризоплані (Loper, Henkels, 1997). За умов низької концентрації заліза в ризосфері бактерії групи RGPB продукують сидерофори, які у бактерій активніші порівняно з грибами. Низька спорідненість грибних сидерофорів до заліза сприяє пригніченню росту фітопатогенних грибів (O'Sullivan, O'Gara, 1992; Loper, Henkels, 1999). Окремі штами бактерій групи RGPB продукують сидерофори, які вилучають залізо з хелатних сполук бактерій із меншою спорідненістю до заліза (Raaijmakers et al, 1995; Loper, Henkels, 1999). Антагонізм бактерій групи RGPB до фітопатогенів ефективний за умов низької концентрації металу в ґрунті. Захисний ефект сидерофор-продукуючих штамів різко знижується в кислих ґрунтах, у яких розчинність і біодоступність заліза значно підвищуються (Боронин, 1998).

Бактерії-ендофіти також синтезують сидерофори, які зв'язують залізо й інші метали (Idris et al., 2004; Barzanti et al., 2007). Для ендоефітів рослин, які накопичують важкі метали у значних кількостях, характерна мультирезистентність (Barzanti et al., 2007) і більша стійкість до окремих забруднювачів порівняно з бактеріями ризосфери (Idris et al., 2004).

Антибіотики як непрямий чинник стимуляції росту рослин

Одним з ефективних способів гальмування проліферації патогенів є синтез антибіотиків бактеріями. Дія антибіотиків, які продукуються бактеріями групи RGPB, інтенсивно досліджується впродовж останніх років (Whipps, 2001). Ідентифіковано й досліджено антибіотики амфісін, 2,4-діацетилфлороглуцінол (DAPG), гідроген ціанід, ооміцин А, феназин, піолутероїн, піролнітрин, тенсин, трополон, циклічні ліпопептиди (De'fago, 1993; Nielsen et al., 2002; Raaijmakers et al., 2002; de Souza et al., 2003; Nielsen, Sørensen, 2003). Псевдомонади синтезують агроцин 84, агроцин 434, гербіколін, феназин, піолутероїн (Глик, Пастернак, 2002). Досліджено дію олігоміцину А, каносаміну, звітерміцину А й ксантобацину, які продукуються ризосферними мікроорганізмами *Bacillus*, *Streptomyces* і *Stenotrophomonas*

(Milner et al., 1996; Kim et al., 1999; Nakayama et al., 1999). Зараження коренів пшениці грибом *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* гальмується штамми роду *Pseudomonas*, які синтезують антибіотик 2,4-діацетилфлороглюцінол (Raaijmakers, Weller, 1998). Синтезовані бактерії групи RGPB антибіотики знайшли застосування у фармацевтичній промисловості й розглядаються як перспективні при боротьбі з полірезистентними патогенними мікроорганізмами (Isnansetyo et al., 2003; Yamaki et al., 2006).

Ендофіти можуть продукувати антибіотики, які виявляють активність до фітопатогенів. Установлено, що *Streptomyces* sp. NRRL 30562, ізолюваний з *Kennedia nigriscans*, пригнічує ріст і розвиток фітопатогенних грибів *P. ultimum* й *F. oxysporum in vitro* (Castillo et al., 2002). Ендофіти картоплі пригнічують ріст *Streptomyces scabies* і *Xanthomonas campestris in vitro*, синтезуючи сидерофори й антибіотики (Sessitsch et al., 2004). Активність ендофітів бульби менша від активності ендофітів надземної частини картоплі. Ймовірно, інфікування картоплі ендофітом відбувалося у ризосфері, тоді як адаптація бактерій до ендосфери та набуття стійкості до фітопатогена відбувається у надземній частині рослини (Sturz et al., 1999). У корені томатів знайдено ендофітний штам *P. fluorescens* FTP 9601, який може синтезувати і накопичувати DAPG (2,4-діацетилфлороглюцінол), що вказує на синтез ендофітами антибіотиків всередині рослини (Aino et al., 1997).

Синтез гідролітичних ферментів

Мікроорганізми синтезують ферменти гідролази, а саме: хітиназу, β -1,3-глюканазу, протеази й ліпази, які руйнують клітинні стінки фітопатогенних грибів і бактерій (Chernin, Chet, 2002; Глик, Пастернак, 2002). Хітиназа, синтезована *Serratia plymuthica* C 48, пригнічує проростання спор *Botrytis cinerea* під час проростання насіння (Frankowski et al., 2001). *Serratia marcescens* є антагоністом *Sclerotium rolfsii*, оскільки синтезує екстрацелюлярну хітиназу, а *Paenibacillus* sp. 300 й *Streptomyces* sp. 385 є антагоністами *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* (Ordentlich et al., 1988). Бактерії *Pseudomonas stutzeri* виділяють екстрацелюлярні хітинази і ламінаринази, які перетравлюють і лізують міцелій *F. solani* (Lim et al., 1991). Частоту інфікування фітопатогенними грибами *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii* й *Pythium ultimum* було знижено за допомогою штамів *Pseudomonas cepacia*, який синтезує фермент β -1,3-глюканазу, що руйнує грибний міцелій.

Штами *Enterobacter agglomerans* синтезують чотири поліпептиди, які виявляють хітиназну активність і руйнують стінки клітин у грибів. Ці штамми були використані для захисту бавовнику від інфікування *Rhizoctonia solani* (Глик, Пастернак, 2002). У більшості бактерій групи RGPB досить низький рівень хітинолітичної активності, тим не менш, спостерігається певний позитивний ефект при супресії фітопатогенів *S. sclerotiorum* й *B. Cinera* (Kamensky et al., 2003).

Детоксикація й деградація шкідливих патогенних факторів

Одним із засобів біоконтролю є детоксикація шкідливих патогенних факторів. *Xanthomonas albilineans* продукує детоксикант альбіцидину (Basnayake, Birch, 1995; Zhang, Birch, 1997). Бактерії *Klebsiella oxytoca* й *Alcaligenes denitrificans* синтезують білок, який зворотно зв'язує токсин (Walker et al., 1988; Basnayake, Birch, 1995). Продукуючи естерази, *Pantoea dispersa* незворотно руйнує токсин альбіцидин (Zhang, Birch, 1997). *Burkholderia cepacia* й *Ralstonia solanacearum* гідролізують фітотоксин – фузарову кислоту, який синтезують види роду *Fusarium* (Toyoda, Utsumi, 1991). Токсини патогенних мікроорганізмів інактивують антибіотики й пригнічують ріст мікробних антагоністів (Duffy et al., 2003). Встановлено, що бактерії групи RGPB спричиняють деградацію аутоіндукованих молекул-сигналізаторів колективної атаки і блокують експресію багатьох генів вірулентності (Molina et al., 2003; Morello et al., 2004). Мікроорганізми забезпечують деградацію шкідливих сполук, які надходять до рослини з навколишнього середовища. Після поглинання токсин метаболізується або вивільнюється в атмосферу шляхом випаровування. Асоційовані з рослинами мікроорганізми утилізують токсини, що покращує умови існування рослини (Weyens et al., 2009). Активно вивчаються процеси детоксикації окремих сполук мікробами ризосфери (Kidd et al., 2009), філосфери (Sandhu et al., 2007) й ендосфери (Siciliano et al., 2001; Barac et al., 2004; Taghavi et al., 2005; Porteous et al., 2006; Barac et al., 2009).

Індукція системної резистентності

Бактерії групи RGPB сприяють розвитку системної резистентності рослин до впливу широкого спектру патогенів. Індукована системна резистентність (ISR від англ. Induced Systemic Resistance) близька до набутої системної резистентності (SAR від англ. Systemic Acquired Resistance). Набута резистентність ро-

звивається завдяки активації захисних механізмів, які формуються у відповідь на дію попередньої патогенної інфекції. Як і SAR, ISR ефективна у боротьбі проти багатьох патогенів, але відрізняється від SAR тим, що не викликає фенотипних змін у рослин (Van Loon et al., 1998). ISR, індукована бактеріями групи PGPB, вперше була описана для гвоздики *Dianthus caryophyllus*, що набувала стійкості до захворювань, спричинених представниками роду *Fusarium*, і для огірків *Cucumis sativus*, які характеризувалися низькою чутливістю до уражень *Colletotrichum orbiculare* (Wei et al., 1991). Інтенсивність прояву SAR залежить від характеру взаємодії між рослиною-живителем й штамом бактерії (Van Loon et al., 1998; Kilić-Ekić, Yuen, 2004). У більшості випадків ISR індукується вільно існуючими ризобактеріями групи PGPR. Через те, що наразі інформація про механізми антагонізму у ризосфері обмежена і більшість механізмів є невизначеними, антагонізм часто відносять до ISR. Так, ризобактерія *P. fluorescens* EP1 ефективна проти червоної гнилі цукрової тростини, яку спричиняє *Colletotrichum falcatum* (Viswanathan, Samiyarpan, 1999). Ризобактерія *Burkholderia phytofirmans* PsJN ефективна проти фітопатогена винограду *Botrytis cinerea* (Ait Barka et al., 2000; Ait Barka et al., 2002), а *Verticillium dahliae* – проти фітопатогена томатів (Sharma, Nowak, 1998). Ризобактерії *P. denitrificans* 1-15 і *P. putida* 5-48 ефективні проти *Ceratocystis fagacearum*, що паразитує на дубі (Brooks et al., 1994). Ризобактерії *P. fluorescens* 63-28 ефективні проти гриба *F. oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*, який уражує томати і призводить до суттєвих втрат урожаю (M'Piga et al., 1997), а також проти *Pythium ultimum* і *F. oxysporum* f. sp. *pisi*, що паразитують на корені гороху (Benhamou et al., 1996a, 1996b). Ризобактерія *Bacillus pumilus* SE34 є антагоністом *F. oxysporum* f. sp. *Pisi*, який є фітопатогеном гороху (Benhamou et al., 1996a,b) й *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum*, яка паразитує на корені бавовнику (Chernin, Chet, 2002). Ендofітний штам *P. fluorescens* WCS417 стимулює ISR у рослин томатів (Duijff et al., 1997).

Біопротекторні властивості бактерій групи PGPB забезпечуються завдяки синтезу флагел і продукції сидерофорів і ліпополісахаридів (Leeman et al., 1995; Van Loon et al., 1998). Однак вони не є сигналами для формування ISR (Haas et al., 2002). Встановлено, що леткі органічні сполуки є ключовим індуктором ISR (Ping, Boland, 2004; Ryu et al., 2004). Леткі ор-

ганічні сполуки, синтезовані *B. subtilis* GBO3 та *B. amyloquefaciens* IN937a, сприяють набуттю ISR насінням арабідопсису та розвитку стійкості до дії патогена *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*, який спричиняє появу м'якої гнилі (Ryan et al., 2001). Сигнальною сполукою, що індукує набуття рослинами ISR, є саліцилова кислота. Вона синтезується окремими бактеріями групи PGPB й надходить безпосередньо у ризосферу (De Meyer et al., 1999). Тенденція до пізнього накопичення саліцилової кислоти відрізняє ISR від SAR (Pettersson, Baath, 2004). Водночас більшість біопротекторних метаболічних шляхів, які активуються метаболітами бактерій групи PGPB, незалежні від саліцилової кислоти. Серед активаторів виділяють жасмонову кислоту та етилен (Pieterse et al., 1998; Pettersson, Baath, 2004). Індукована ризобактеріями ISR супроводжується зміцненням клітинної стінки, змінами в перебігу окремих фізіологічних процесів, синтезом захисних метаболітів, спрямованих проти дії патогенів (Ramamoorthy et al., 2001; Nowak, Shulaev, 2003).

Висновки

Фітосфера розглядається як екологічна ніша, в якій відбувається взаємодія між рослиною та мікрофлорою. Мікроорганізми, асоційовані з рослиною, стимулюють процеси росту й розвитку, впливають на формування відповіді на дію біотичних і абіотичних стресорів. Мікроорганізми фітосфери діють на рослини прямо й опосередковано, шляхом біомобілізації мінералів субстрату, супресії фітопатогенів, продукції фітогормонів, розвитку набутої системної резистентності до фітопатогенів тощо. Вивчення рослинно-мікробної взаємодії має теоретичне значення, оскільки поглиблює наші знання з екології фітосфери. Водночас воно має значний прикладний потенціал в агробіотехнологічній сфері, спрямований на підвищення врожайності й стійкості сільськогосподарських культур. До пріоритетних агрономічних й екологічних проблем, які мають вирішуватися найближчим часом, належать підвищення продуктивності сільськогосподарських культур і якості аграрної продукції в умовах збереження природних екосистем. Фундаментальні розробки, спрямовані на вивчення екології рослинно-мікробних взаємовідносин, сприятимуть вирішенню таких завдань. Вивчення екології рослинно-мікробних взаємовідносин необхідне для створення базових та стратегічних концепцій екологічного землеробства та раціональних агрономічних технологій.

ЛІТЕРАТУРА

- Андреюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф. та ін.* Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження. – К.: Обереги, 2001. – 240 с.
- Антипчук А.Ф., Канцелярук Р.М., Скочинская Н.И.* К вопросу о положительном действии азотобактера на прорастание семян огурцов // Микробиологический журнал. – 1985. – № 2. – С. 19-23.
- Бабьева И.П., Зенова Г.М.* Биология почв. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 336 с.
- Белявская Н.А., Козыровская Н.А., Кучеренко Л.А. и др.* Взаимоотношения бактерий рода *Klebsiella* с растением. 1. Электронно-микроскопический анализ взаимодействия эндوفитных микроорганизмов с корнями проростков риса // Биополимеры и клетка. – 1995. – Т. 11, № 1. – С. 55-60.
- Боронин А.М.* Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas* // Соросовский образов. журн. – 1998. – № 10. – С. 25-32.
- Боронин А.М., Кочетков В.В.* Биологические препараты на основе псевдомонад // Агро XXI. – 2000. – № 3. – С. 3-5.
- Булавенко Л.В., Бега З.Т., Курдиш И.К.* Мобилизация фосфора некоторыми микроорганизмами из труднорастворимых неорганических фосфатов // Бюл. Ин-ту с.-г. мікробіології. – 2000. – № 6. – С. 55-56.
- Виноградский С.Н.* Микробиология почвы. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 792 с.
- Волкогон В.В.* Азотфиксирующие микроорганизмы корневой зоны и семян злаковых трав // Бюл. Ин-ту с.-г. мікробіології. – 1999. – № 4. – С. 6-11.
- Волкогон В.В., Надкернична О.В., Ковалевська Т.М.* Мікробні препарати у землеробстві. Теорія і практика. – К.: Аграрна наука, 2006. – 311 с.
- Второв П.П.* Рассказы о биосфере. – М.: Просвещение, 1981. – 126 с.
- Глик Б., Пастернак Д.* Молекулярная биотехнология. Принципы и применения. – М.: Мир, 2002. – 590 с.
- Громов Б.В.* Цианобактерии в биосфере // Соросовский образов. журн. – 1996. – № 9. – С. 33-39.
- Гуральчук Ж.З.* Значення арбускулярної мікоризи для забезпечення рослин фосфором та іншими елементами живлення // Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації. Міжнар. науково-практична конф. Наукові доповіді. – Чернівці-Харків, 2004. – С. 31-40.
- Дунайцев И.А., Коломбет Л.В., Жиглецова С.К.* Фосфатмобилизирующие микроорганизмы – антагонисты фитопатогенов // Микология и фитопатология. – 2008. – Т. 42, № 3. – С. 264-267.
- Иутинская Г.А.* Микробная трансформация гумуса в условиях экологической конверсии сельскохозпроизводства // Бюл. Ин-ту с.-г. мікробіології. – 1998. – № 2. – С. 3-8.
- Казюта О.М.* Гумусовий стан ґрунтів заплави Сіверського Дінця // Наук. Вісник Чернівецького ун-ту. – 2005. – Вип. 252. Біологія. – С. 96-102.
- Карначук О.В.* Мобилизация фосфата из нерастворимых соединений под действием сульфатредуцирующих бактерий // Микробиология. – 1995. – Т. 64, № 4. – С. 559-563.
- Курдиш И.К.* Роль мікроорганізмів у відтворенні родючості ґрунтів // С.-г. мікробіологія. – 2009. – Вип. 9. – С. 7-32.
- Нуеен Т.Н.Х., Тон Т.Н.Б., Тарасенко В.А., Козыровская Н.А.* Азотфиксирующие бактерии колонизируют ксилему корня риса // Биополимеры и клетка. – 1989. – Т. 5, № 2. – С. 97-99.
- Мальцева Н.Н., Надкерничная Е.В., Волкогон В.В., Ушакова М.А.* Активность азотфиксации и азотфиксирующие микроорганизмы ризосферы озимой ржи // Микробиол. журн. – 1992. – Т. 54, № 6. – С. 10-15.
- Мишустин Е.Н., Емцев В.Т.* Микробиология. – М.: Высшая школа, 1978. – 350 с.
- Мордухова Е.А., Кочетков В.В., Поликарпова Ф.Я., Боронин А.М.* Синтез индолил-3-уксусной кислоты ризосферными псевдомонадами: Влияние биодеградации нафталина // Прикл. биохимия и микробиология. – 1998. – Т. 34, № 3. – С. 287-292.
- Муромцев Г.С., Маршунова Г.Н., Павлова В.Ф., Зольникова Н.В.* Роль почвенных микроорганизмов в фосфатном питании растений // Успехи микробиол. – 1985. – Т. 20. – С. 174-198.
- Патика В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В.* Біологічний азот – К.: Світ, 2003. – 422 с.
- Патика В.П., Тихонович І.В., Філіп'єв І.Д. та ін.* Мікроорганізми і альтернативне землеробство. – К.: Урожай, 1993. – 173 с.
- Павлова В.Ф.* Распространение микроорганизмов, мобилизирующих фосфаты железа и алюминия в красноземных почвах Грузии // Бюл. ВНИИСХМ. – 1976. – № 18. – С. 3-7.
- Рубенчик Л.И.* Азотобактер и его применение в сельском хозяйстве. – Киев: Изд-во АН УССР, 1960. – 328 с.
- Сабельникова В.И.* Биологически активные вещества клубеньковых бактерий – Кишинев: Штиинца, 1979. – 144 с.

- Суховицкая Л.А. Выживаемость и ростстимулирующая активность внесённых в почву штаммов *Bacillus megaterium* и *Agrobacterium radiobacter* // Прикл. биохим. и микробиол. – 1998. – Т. 34, № 1. – С. 87-90.
- Суховицкая Л.А. Фосфатмобилизирующие микроорганизмы и биофосфор в практике сельского хозяйства Беларуси // Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації. – Чернівці-Харків, 2004. – С. 135-140.
- Тарасюк Е.Г. Некоторые полезные свойства ризосферных бактерий // Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии. Мат-лы VI Междунар. науч. конф. (Минск, 2-6 июня 2008 г.). – Минск, 2008. – Т. 2. – С. 123-125.
- Теплякова Т.В. Биологическая роль нематофаговых грибов в защите сельскохозяйственных культур от паразитических нематод // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Мат-лы докл. научно-практ. конф. (Краснодар, 8-9 октября 2004 г.) – Краснодар, 2004. – С. 85-88.
- Токмакова Л.Н. Штаммы *Bacillus polymyxa* и *Achromobacter album* – основа для создания бактериальных препаратов // Микробиол. журн. – 1997. – Т. 59, № 4. – С. 131-138.
- Умаров М. М., Кураков А.В., Степанов А.Л. Микробиологическая трансформация азота в почве. – М.: ГЕОС, 2007. – 137 с.
- Чайковская Л.А. Биофосфор и его значение в активизации биологической азотфиксации // Микробиол. журн. – 1997. – Т. 59, № 4. – С. 95-101.
- Чайковська Л.О. Вплив везикулярно-арбускулярної мікоризи на засвоєння важкорозчинних фосфатів рослинами // Агроекологія і біотехнологія. – 2000. – Вип. 4. – С. 134-136.
- Шарипова М.Р., Балабан Н.П., Морданова А.М. и др. Получение и характеристика секретируемой щелочной фосфатазы *Bacillus intermedius* // Биохимия. – 1998. – Т. 63, № 10. – С. 1385-1390.
- Adebayo A., Watanabe I., Ladha I. Epiphytic occurrence of *Azorhizobium caulinodans* and other rhizobia on host and nonhost legumes // Appl. Environ. Microbiol. – 1989. – V. 55. – P. 2407-2409.
- Aino M., Maekawa Y., Mayama S., Kato H. Biocontrol of bacterial wilt of tomato by producing seedlings colonized with endophytic antagonistic pseudomonads // Plant growth promoting rhizobacteria: present status and future prospects / Eds. A. Ogoshi, K. Kobayashi, Y. Homma et al. – Sapporo, Japan: Nakanishi Printing, 1997. – P. 120-123.
- Ait Barka E., Belarbi A., Hachet C. et al. Enhancement of in vitro growth and resistance to gray mould of *Vitis vinifera* co-cultured with plant growth-promoting rhizobacteria // FEMS Microbiol. Lett. – 2000. – V. 186. – P. 91-95.
- Ait Barka E., Gognies S., Nowak J. et al. Inhibitory effect of endophyte bacteria on *Botrytis cinerea* and its influence to promote the grapevine growth // Biol. Control. – 2002. – V. 24. – P. 135-142.
- Anderson T.R., Patrick Z.A. Soil vampyrelid amoebae that caused small performance in conidia *Cochliobolus sativus* // Soil Biol. Biochem. – 1980. – V. 12, № 2. – P. 156-167.
- Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G. et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms // Annu. Rev. Plant Biol. – 2006. – V. 57. – P. 233-266.
- Baldani J.I., Baldani V.L.D., Sedlin L., Dobereiner J. Characterization of *Herbaspirillum seropedicae* gen. nov., sp. nov., a root-associated nitrogen-fixing bacterium // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1986. – V. 36, № 1. – P. 86-93.
- Barac T., Taghavi S., Borremans B. et al. Engineered endophytic bacteria improve phytoremediation of water-soluble, volatile, organic pollutants // Nature Biotechnol. – 2004. – V. 22. – P. 583-588.
- Barac T., Weyens N., Oeyen L. et al. Field note: hydraulic containment of a BTEX plume using poplar trees // Int. J. Phytoremed. – 2009. – V. 11. – P. 416-424.
- Barea J.M., Pozo M.J., Azcon R., Azcon-Aguilar C. Microbial co-operation in the rhizosphere // J. Exp. Bot. – 2005. – V. 56, № 417. – P. 1761-1778.
- Barea J.M. Vesicular-arbuscular mycorrhizae as modifier of soil fertility // Adv. Soil Sci. / Ed. B.A. Stewart. – 1991. – V. 15. – P. 8-18.
- Barzanti R., Ozino F., Bazzicalupo M. et al. Isolation and characterization of endophytic bacteria from the nickel hyperaccumulator plant *Alyssum bertolonii* // Microb. Ecol. – 2007. – V. 53. – P. 306-316.
- Basnayake W.V.S., Birch R.G. A gene from *Alcaligenes denitrificans* that confers albicidin resistance by reversible antibiotic binding // Microbiology. – 1995. – V. 141. – P. 551-560.
- Benhamou N., Belanger R.R., Paulitz T.C. Induction of differential host responses by *Pseudomonas fluorescens* in Ri T-DNA-transformed pea roots after challenge with *Fusarium oxysporum* f. sp. pisi and *Pythium ultimum* // Phytopathology. – 1996a. – V. 86. – P. 114-178.
- Benhamou N., Klopper J.W., Quadt-Hallmann A., Tuzun S. Induction of defense-related ultrastructural modifications in pea root tissues inoculated with endophytic bacteria // Plant Physiol. – 1996b. – V. 112. – P. 919-929.

- Bialeski R.L.* Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1973. – V. 24. – P. 225-252.
- Bilal R., Malik K.A.* Isolation and identification of N₂-fixing *Zooglea*-forming bacterium from Kallar grass histoplane // *J. Appl. Bacteriol.* – 1987. – V. 62, № 2. – P. 289-294.
- Bloemberg G.V., Lugtenberg B.J.J.* Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria // *Cur. Opin. Plant Biol.* – 2001. – V. 4. – P. 343-350.
- Brighigna L., Montaini P., Favilli F., Carabez Trejo A.* Role of the nitrogen-fixing bacterial microflora in the epiphytism of *Tillandsia (Bromeliaceae)* // *Am. J. Bot.* – 1992. – V. 79. – P. 723-727.
- Brooks D.S., Gonzalez C.F., Apple D.N., Filer T.H.* Evaluation of endophytic bacteria as potential biological control agents for oak wilt // *Biol. Control.* – 1994. – V. 4. – P. 373-381.
- Castillo U.F., Strobel G.A., Ford E.J. et al.* Munumbicins, wide-spectrum antibiotics produced by *Streptomyces* NRRL 30562, endophytic on *Kennedia nigricans* // *Microbiology.* – 2002. – V. 148. – P. 2675-2685.
- Chernin L., Chet I.* Microbial enzymes in biocontrol of plant pathogens and pests // *Enzymes in the environment: activity, ecology, and applications* / Eds. R.G. Burns R.P. Dick. – N.Y.: Marcel Dekker, 2002. – P. 171-225.
- 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.
- Cosgrove D.J.* Microbial transformations in the phosphorus cycle // *Adv. Microb. Ecol.* / Ed. M. Alexander. – N.Y.: Plenum Press, 1977. – P. 95-134.
- Gray M.J., Smith L.N.* Influence of land use on post-metamorphic body size of playa lake amphibians // *J. Wildl. Manage.* – 2005. – V. 69, № 2. – P. 515-524.
- Cress W.A., Johnson G.V., Barton L.L.* The role of endomycorrhizal fungi in iron uptake by *Hilaria jame-sii* // *J. Plant Nutr.* – 1986. – V. 9. – P. 547-556.
- De'fago G.* 2,4-Diacetylphloroglucinol, a promising compound in biocontrol // *Plant Pathol.* – 1993. – V. 42. – P. 311-312.
- De Souza J.T., Mazzola M., Raaijmakers J.M.* Conservation of the response regulator gene *gacA* in *Pseudomonas* species // *Environ. Microbiol.* – 2003. – V. 5. – P. 1328-1340.
- De Meyer G., Audenaert K., Hofte M.* *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2-induced systemic resistance in tobacco depends on in planta salicylic acid accumulation but is not associated with PR1a expression // *Eur. J. Plant Pathol.* – 1999. – V. 105. – P. 513-517.
- Dobbelaere J., Gentry M.S., Hallberg R.L., Barral Y.* Phosphorylation-dependent regulation of septin dynamics during the cell cycle // *Dev. Cell.* – 2003. – V. 4. – P. 345-357.
- Dobereiner J., Day J.* Associative symbiosis in tropical grasses: characterization of microorganisms and dinitrogen-fixing sites // 1-st Int. Symp. of Nitrogen Fixation. – Washington: Univ. Press, 1976. – P. 518-537.
- Dobereiner J., Reis V.M., Paula M.A., Olivares F.* Endophytic diazotrophs in sugar cane, cereals and tuber plants // *New horizons in nitrogen fixation: Proc. 9th Int. cong. on nitrogen fixation (Cancun, Mexico, 6-12 Dec. 1992).* – Mexico, 1993. – P. 671-675.
- Duffy B., Schouten A., Raaijmakers J.M.* Pathogen self defense: mechanisms to counteract microbial antagonism // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2003. – V. 41. – P. 501-538.
- 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 Phytol.* – 1997. – V. 135. – P. 325-334.
- Faber B.A., Zasoski R.J., Burau R.G., Uriu K.* Zinc uptake by corn affected by vesiculararbuscular mycorrhizae // *Plant Soil.* – 1990. – V. 129. – P. 121-131.
- Frankowski J., Lorito M., Scala F. et al.* Purification and properties of two chitinolytic enzymes of *Serratia plymuthica* HRO-C48 // *Arch. Microbiol.* – 2001. – V. 176. – P. 421-426.
- Freiberg E.* Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphere in a Costa Rican premontane rain forest // *Oecologia.* – 1998. – V. 117, № 1-2. – P. 9-18.
- Freiberg E.* Influence of microclimate on the occurrence of *Cyanobacteria* in the phyllosphere in a premontane rain forest of costa rica // *Plant Biol.* – 1999. – V. 1. – P. 244-252.
- Furihata T., Suzuki M., Sakurai H.* Kinetic characterization of two phosphate uptake systems with different affinities in suspension cultured *Catharanthus roseus* protoplasts // *Plant Cell Physiol.* – 1992. – V. 33. – P. 1153-1157.
- Glick B.R.* The enhancement of plant growth by free-living bacteria // *Can. J. Microbiol.* – 1995. – V. 41. – P. 109-117.

- Glick B.R., Penrose D.M., Li J. A model for the lowering of plant ethylene concentrations by plant growth promoting bacteria // J. Theor. Biol. – 1998. – V. 190. – P. 63-68.
- Gray E.J., Smith D.L. Intracellular and extracellular PGPR: commonalities and distinctions in the plant-bacterium signaling processes // Soil Biol. Biochem. – 2005. – V. 37. – P. 395-412.
- Haas D., Keel C., Reimann C. Signal transduction in plantbeneficial rhizobacteria with biocontrol properties // Antonie Leeuwenhoek. – 2002. – V. 81. – P. 385-395.
- Hallman J., Quadt-Hallman A., Mahafee W.F., Klopper J.W. Bacterial endophytes in agricultural crops // Can. J. Microbiol. – 1997. – V. 43. – P. 895-914.
- Harley J.L. Introduction: The state of art // Techniques for Mycorrhizal Research / Eds. J.R. Norris, D.J. Read, A.K. Varma. – London: Acad. Press, 1994. – P. 1-24.
- Helal H. M., Dressler A. Mobilization and turnover of soil phosphorus in the rhizosphere // Z. Pflanzenernähr. Bodenk. – 1989. – V. 152. – P. 175-180.
- 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. – St. Paul, Minn: APS Press, 2002. – P. 125-135.
- Idris R., Trifonova R., Puschenreiter M. et al. Bacterial communities associated with lowering plants of the Ni hyperaccumulator *Thlaspi goesingense* // Appl. Environ. Microbiol. – 2004. – V. 70. – P. 2667-2677.
- Isnansetyo A., Cui L., Hiramatsu K., Kamei Y. Antibacterial activity of 2,4-diacetylphloroglucinol produced by *Pseudomonas* sp. AMSN isolated from a marine alga, against vancomycin-resistant *Staphylococcus aureus* // Int. J. Antimicrob. Agents. – 2003. – V. 22. – P. 545-547.
- Jakobsen I., Abbott L.K., Robson A.D. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots // New Phytol. – 1992. – V. 120. – P. 371-380.
- Jayachandran K., Schwab A.P., Hetrick B.A.D. Mineralization of organic phosphorus by vesicular arbuscular mycorrhizal fungi // Soil Biol. Biochem. – 1992. – V. 24. – P. 897-903.
- Jones K. Nitrogen fixation in the phyllosphere of the Douglas fir, *Pseudotsuga douglasii* // Ann. Bot. – 1970. – V. 34. – P. 239-244.
- Kamensky M., Ovadis M., Chet I., Chernin L. Soil-borne strain IC14 of *Serratia plymuthica* with multiple mechanisms of antifungal activity provides biocontrol of *Botrytis cinerea* and *Sclerotinia sclerotiorum* diseases // Soil Biol. Biochem. – 2003. – V. 35. – P. 323-331.
- Kenji T.A., Hiroshi K., Kaname K. A novel acid phosphatase from *Aspergillus niger* KV-8 that specifically hydrolyzed C-G phosphate group of phosphorylated oligosaccharides // Biosci. Biotechnol. Biochem. – 1997. – V. 61, № 9. – P.1512-1517.
- Khan A.A., Jilani G., Akhtar M.S. et al. Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production // J. Agric. Biol. Sci. – 2009. – V. 1. – P. 48-58.
- Kidd P., Barcelo J., Bernal M.P. et al. Trace element behaviour at the root-soil interface: Implication in phytoremediation // Environ. Exp. Bot. – 2009. – V. 67. – P. 243-259.
- Kilic-Ekici O., Yuen G. Y. Comparison of strains of *Lysobacter enzymogenes* and PGPR for induction of resistance against *Bipolaris sorokiniana* in tall fescue // Biol. Control. – 2004. – V. 30. – P. 446-455.
- Kim B.S., Moon S.S., Hwang B.K. Isolation, identification and antifungal activity of a macrolide antibiotic, oligomycin A, produced by *Streptomyces libani*. // Can. J. Bot. – 1999. – V. 77. – P. 850-858.
- Klopper J.M., Rodrigues-Ubana R., Zehnder G.W. et al. Plant root-bacterial interactions in biological control of soilborne diseases and potential extension to systemic and foliar diseases // Aust. Plant Pathol. – 1999. – V. 28. – P. 21-26.
- Kochian L.V. Molecular physiology of mineral nutrient acquisition, transport, and utilization // Biochemistry and molecular biology of plants / Eds. B.B Buchanan., W. Gruissem, R.L. Jones. – Rockville, Maryland, Amer. Soc. Plant Physiol., 2000. – P. 1204-1249.
- Kothari S.K., Marschner H., Romheld V. Direct and indirect effects of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on acquisition of mineral nutrients by maize (*Zea mays* L.) in a calcareous soil // New Phytol. – 1990. – V. 116. – P. 637-645.
- Kucey R.M.N., Janzen H.H. Effects of reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field beans under greenhouse conditions // Plant Soil. – 1987. – V. 104. – P. 71-78.
- Kumar V., Aggarwal N.K., Singh B.P. Performance and persistence of phosphate solubilizing *Azotobacter chroococcum* in wheat rhizosphere // Folia Microbiol. – 2000. – V. 45, № 4. – P. 343-347.
- Kumar V., Behl R.V., Narula N. Establishment of phosphate-solubilizing strains of *Azotobacter chroococ-*

- cum* in the rhizosphere and their effect on wheat cultivars under green house conditions // Microbiol. Res. – 2001. – V. 156, № 1. – P. 87-93.
- Kumar P.K.R., Lonsane B.K. Microbial production of gibberellins: state of the art // Adv. Appl. Microbiol. – San Diego, California: Academic Press, 1989. – V. 34. – 328 p.
- Leeman M., van Pelt J.A., Denouden F.M. et al. Induction of systemic resistance against *Fusarium* wilt of radish by lipopolysaccharides of *Pseudomonas fluorescens* // Phytopathology. – 1995. – V. 85. – P. 1021-1027.
- Li X.L., Marschner H., Romheld V. Acquisition of phosphorus and copper by Arbuscular mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover // Plant Soil. – 1991. – V. 136. – P. 49-57.
- Lim H.S., Kim Y.S., Kim S.D. *Pseudomonas stutzeri* YPL-1 genetic transformation and antifungal mechanism against *Fusarium solani*, an agent of plant root rot // Appl. Environ. Microbiol. – 1991. – V. 57. – P. 510-516.
- Lindow S.E., Brandl M.T. Microbiology of the phyllosphere // Appl. Environ. Microbiol. – 2003. – V. 69, № 4. – P. 1875-1883.
- Lodewyckx C., Vangronsveld J., Porteous F. et al. Endophytic bacteria and their potential applications // Crit. Rev. Plant. Sci. – 2002. – V. 21. – P. 583-606.
- Loper J.E., Henkels M.D. Availability of iron to *Pseudomonas fluorescens* in rhizosphere and bulk soil evaluated with an ice nucleation reporter gene // Appl. Environ. Microbiol. – 1997. – V. 63, № 1. – P. 99-105.
- Loper J.E., Henkels M.D. Utilization of heterologous siderophores enhances levels of iron available to *Pseudomonas putida* in the rhizosphere // Appl. Environ. Microbiol. – 1999. – V. 65, № 12. – P. 5357-5363.
- 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.
- Markmann K., Giczey G., Parnishke M. Functional adaptation of a plant receptor-kinase paved the way for the evolution of intracellular root symbioses with bacteria // PLoS Biol. – 2008. – V. 6, is. 3. – e68.
- McClung C.R., Patriquin D.C. Isolation of a nitrogen-fixing *Campylobacter* species from the roots of *Spartina alterniflora* Loisel // Can. J. Microbiol. – 1980. – V. 26, № 8. – P. 881-886.
- Milner J.L., Silo-Suh L.A., Lee J.C. et al. Production of kanosamine by *Bacillus cereus* UW85 // Appl. Environ. Microbiol. – 1996. – V. 62. – P. 3061-3065.
- Mohadevan A. Growth regulators, microorganisms and diseased plants IBH. – New Delphi: Acad. Press, 1984. – 468 p.
- Molina L., Constantinescu F., Reimann C. et al. Degradation of pathogen quorum-sensing molecules by soil bacteria: a preventive and curative biological control mechanism // FEMS Microbiol. Ecol. – 2003. – V. 45. – P. 71-81.
- Morello J.E., Pierson E.A., Pierson L.S. Negative crosscommunication among wheat rhizosphere bacteria: effect on antibiotic production by the biological control bacterium *Pseudomonas aureofaciens* 30-84 // Appl. Environ. Microbiol. – 2004. – V. 70. – P. 3103-3109.
- M'Piga P., Belanger R.R., Paulitz T.C., Benhamou N. Increased resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* in tomato plants treated with the endophytic bacterium *Pseudomonas fluorescens* strain 63-28 // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 1997. – V. 50. – P. 301-320.
- Murty M. G. Phyllosphere of cotton as a habitat for diazotrophic microorganisms. Appl. Environ. Microbiol. – 1984. – V. 48. – P. 713-718.
- Mylona P., Pawlowski K., Bisseling T. Symbiotic nitrogen fixation // Plant Cell. – 1995. – V. 7. – P. 7869-7885.
- Nakayama T., Homma Y., Hashidoko Y. et al. Possible role of xanthobaccins produced by *Stenotrophomonas* sp. strain SB-K88 in suppression of sugar beet damping-off disease // Appl. Environ. Microbiol. – 1999. – V. 65. – P. 4334-4339.
- Nielsen T.H., Sørensen J. Production of cyclic lipopeptides by *Pseudomonas fluorescens* strains in bulk soil and in the sugar beet rhizosphere // Appl. Environ. Microbiol. – 2003. – V. 69. – P. 861-868.
- Nielsen T.H., Sørensen D., Tobiasen C. et al. Antibiotic and biosurfactant properties of cyclic lipopeptides produced by fluorescent *Pseudomonas* spp. from the sugar beet rhizosphere // Appl. Environ. Microbiol. – 2002. – V. 68. – P. 3416-3423.
- Nowak J., Shulaev V. Priming for transplant stress resistance in in vitro propagation // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. – 2003. – V. 39. – P. 107-124.
- Ordentlich A., Elad Y., Chet I. The role of chitinase of *Serratia marcescens* in biocontrol of *Sclerotium rolfsii* // Phytopathology. – 1988. – V. 78. – P. 84-88.
- Papen H., Gessler A., Zumbusch E., Rennenberg H. Chemolithoautotrophic nitrifiers in the phyllosphere of a spruce ecosystem receiving high atmospheric nitrogen input. // Curr. Microbiol. – 2002. – V. 44. – P. 56-60.

- Pati B.R., Chandra A.K.* Effect of spraying nitrogen-fixing phyllospheric bacterial isolates on wheat plants // *Plant Soil.* – 1981. – V. 61. – P. 419-427.
- Pati B.R.* Effect of spraying nitrogen fixing phyllospheric bacterial isolates on rice plants // *Zentralbl. Mikrobiol.* – 1992. – V. 147. – P. 441-446.
- Pati B.R., Chandra A.K.* Nitrogen fixing potentialities of the phyllospheric bacteria in relation to concentration of sucrose in the medium // *Zentralbl. Mikrobiol.* – 1992. – V. 147. – P. 435-440.
- Patriquin D.C., Dobereiner J.* Light microscopy observations of tetrazolium-reducing bacteria in the endorhizosphere of maize and other grasses in Brazil // *Can. J. Microbiol.* – 1978. – V. 24, № 6. – P. 734-742.
- Paul N.B., Sundara Rao W.V.B.* Phosphate-dissolving bacteria in the rhizosphere of some cultivated legumes // *Plant Soil.* – 1971. – V. 35. – P. 127-132.
- Pettersson M., Baath E.* Effects of the properties of the bacterial community on pH adaptation during recolonization of a humus soil // *Soil Biol. Biochem.* – 2004. – V. 36. – P. 1383-1388.
- Pfeffer P.E., Shachar-Hill Y.* Plant-Microbe Symbioses // *Nuclear Magnetic Resonance in Plant Biology* / Eds. P.E. Pfeffer, Y. Shachar-Hill. – Amer. Soc. Plant Physiol., 1996. – P. 77-106.
- Pieterse C.M.J., van Wees S.C.M., van Pelt J.A. et al.* A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 1998. – V. 10. – P. 1571-1580.
- Ping L., Boland W.* Signals from the underground: bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis* // *Trends Plant Sci.* – 2004. – V. 9. – P. 263-269.
- Porteous-Moore F., Barac T., Borremans B. et al.* Endophytic bacterial diversity in poplar trees growing on a BTEX-contaminated site: the characterisation of isolates with potential to enhance phytoremediation // *Sys. App. Micro.* – 2006. – V. 29. – P. 539-556.
- Raaijmakers J.M., Leeman M., van Oorschot M.M.P. et al.* Dose-response relationships in biological control of Fusarium wilt of radish by *Pseudomonas* spp. // *Phytopathology.* – 1995. – V. 85. – P. 1075-1081.
- Raaijmakers J.M., Weller D.M.* Natural plant protection by 2,4-diacetylphloroglucinol-producing *Pseudomonas* spp. in take-all decline soils // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1998. – V. 11. – P. 144-152.
- Raaijmakers J.M., Vlami M., de Souza J.T.* Antibiotic production by bacterial biocontrol agents // *Antonie Van Leeuwenhoek.* – 2002. – V. 81. – P. 537-547.
- Ramamoorthy V., Viswanathan R., Raguchander T. et al.* Induction of systemic resistance by plant growth-promoting rhizobacteria in crop plants against pests and diseases // *Crop Prot.* – 2001. – V. 20. – P. 1-11.
- Reingold B., Hurek T., Fendrik I.* Cross-reaction of predominant nitrogen-fixing bacteria with enveloped, round, bodies in the root interior of Kallar grass // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1987. – V. 53, № 4. – P. 889-891.
- Rosenblueth M., Martinez-Romero E.* Bacterial endophytes and their interactions with hosts // *Mol. Plant Microbe Interact.* – 2006. – V. 19, № 8. – P. 827-837.
- Rovira A.D.* Interactions between plant roots and soil microorganisms // *Ann. Rev. Microbiol.* – 1965. – V. 19. – P. 241-266.
- Rudresh D.L., Shivaprakash M.K., Prasad R.D.* Tricalcium phosphate solubilising abilities of *Trichoderma* spp. in relation to P uptake and growth and yield parameters of chickpea (*Cicer arietinum* L.) // *Can. J. Microbiol.* – 2005. – V. 51. – P. 217-222.
- Ruinen J.* Occurrence of *Beijerinckia* species in the phyllosphere // *Nature.* – 1956. – V. 177. – P. 220-221.
- Ruinen J.* The phyllosphere. I. An ecologically neglected milieu // *Plant Soil.* – 1961. – V. 15. – P. 81-109.
- Ruinen J.* The phyllosphere. III. Nitrogen fixation in the phyllosphere // *Plant Soil.* – 1965. – V. 22. – P. 375-394.
- Ruinen J.* Nitrogen fixation in the phyllosphere // *The biology of nitrogen fixation* / Ed. A. Quispel. – Amsterdam, Netherlands: North-Holland Publishing Co., 1974. – P. 121-167.
- Ruinen J.* Nitrogen fixation in the phyllosphere // *Nitrogen fixation by free-living micro-organisms* / Ed. W.D.P. Stewart. – Cambridge, U.K.: Cambridge University Press, 1975. – P. 85-100.
- Ryan P.R., Delhaize E., Jones D.L.* Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 2001. – V. 52. – P. 527-560.
- Ryu C.M., Murphy J.F., Mysore K.S., Kloepper J.W.* Plant growth-promoting rhizobacterial systemically protect *Arabidopsis thaliana* against *Cucumber mosaic virus* by a salicylic acid and NPR1-independent and jasmonic acid-dependent signaling pathway // *Plant J.* – 2004. – V. 39. – P. 381-392.
- Saad S.M., Hagedorn D.J.* Relationship of isolate source to virulence of *Pseudomonas syringae* on *Phaseolus vulgaris* // *Phytopathology.* – 1972. – V. 62. – P. 678-680.
- Sandhu A., Halverson L. J., Beattie G.* Bacterial degradation of airborne phenol in the phyllosphere // *Environ. Microbiol.* – 2007. – V. 9. – P. 383-392.

- Schachtman D.P., Reid R.J., Ayling S.M.* Phosphorus uptake by plants: From soil to cell // *Plant Physiol.* – 1998. – V. 116. – P. 447-453.
- Sebastian J., Chandra A.K., Kolattukudy P.E.* Discovery of a cutinase-producing *Pseudomonas* sp. cohabiting with an apparently nitrogen-fixing *Corynebacterium* sp. in the phyllosphere // *J. Bacteriol.* – 1987. – V. 169. – P. 131-136.
- Sen Gupta B., Nandi A.S., Samanta R.K. et al.* Nitrogen fixation in the phyllosphere of tropical plants: occurrence of phyllosphere nitrogen-fixing microorganisms in eastern India and their utility for the growth and nitrogen nutrition of host plants // *Ann. Bot.* – 1981. – V. 48. – P. 705-716.
- Sen Gupta B., Nandi A.S., Sen S.P.* Utility of phyllosphere N₂-fixing micro-organisms in the improvement of crop growth // *I. Rice. Plant Soil.* – 1982. – V. 68. – P. 55-67.
- Sen Gupta B., Sen S.P.* Utility of phyllosphere N₂-fixing microorganisms in the improvement of crop growth. II. Wheat // *Plant Soil.* – 1982. – V. 68. – P. 69-74.
- Sessitsch A., Reiter B., Berg G.* Endophytic bacterial communities of field-grown potato plants and their plant-growth-promoting and antagonistic abilities // *Can. J. Microbiol.* – 2004. – V. 50. – P. 239-249.
- Sharma V.K., Nowak J.* Enhancement of verticillium wilt resistance in tomato transplants by in vitro co-culture of seedlings with a plant growth-promoting rhizobacterium (*Pseudomonas* sp. strain PsJN) // *Can. J. Microbiol.* – 1998. – V. 44. – P. 528-536.
- Siciliano S. D., Fortin N., Mihoc A. et al.* Selection of specific endophytic bacterial genotypes by plants in response to soil contamination // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2001. – V. 67. – P. 2469-2475.
- Smith S.E., Read D.J.* Mycorrhizal symbiosis. – San Diego: Academic Press, 1997. – 357 p.
- Sprent J.I., Sprent P.* Nitrogen fixing organisms. – London: Chapman and Hall, 1990.
- Sturz A.V., Christie B.R., Matheson B.G. et al.* Endophytic bacterial communities in the periderm of potato tubers and their potential to improve resistance to soil-borne plant pathogens // *Plant Pathol.* – 1999. – V. 48. – P. 360-369.
- 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.
- O'Sullivan D.J., O'Gara F.* Traits of fluorescent *Pseudomonas* spp. involved in suppression of plant root pathogens. // *Microbiol. Rev.* – 1992. – V. 56. – P. 662-767.
- Taghavi S., Barac T., Greenberg B. et al.* Horizontal gene transfer to endogenous endophytic bacteria from poplar improves phytoremediation of toluene // *Appl Environ Microbiol.* – 2005. – V. 71. – P. 8500-8505.
- Toyoda H., Utsumi R.* Method for the prevention of *Fusarium* diseases and microorganisms used for the same. – 1991. – U.S. patent 4,988,586.
- Ullrich-Eberius C., Novacky A.* Extra- and intracellular pH and membrane potential changes induced by K⁺, Cl⁻, H₂PO₄⁻, and NO₃⁻ uptake and fusicoccin in root hairs of *Linum catharticum* // *Plant Physiol.* – 1990. – V. 94. – P. 1561-1567.
- Vance C.P.* Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 127. – P. 390-397.
- Van Loon L.C., Bakker P.A.H.M., Pieterse C.M.J.* Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 1998. – V. 36. – P. 453-483.
- Vasantharajan V.N., Bhat J.V.* Interrelations of microorganisms and mulberry. II. Phyllosphere microflora and nitrogen fixation in leaf and root surfaces // *Plant Soil.* – 1968. – V. 28. – P. 258-267.
- Viswanathan R., Samiyappan R.* Induction of systemic resistance by plant growth-promoting rhizobacteria against red rot disease caused by *Colletotrichum falcatum* in sugarcane // *Proceedings of the Sugar Technology Association of India.* – New Delhi, India: Sugar Technology Association, 1999. – V. 61. – P. 24-39.
- Wakelin S.A., Warren R.A., Harvey P.R., Ryder M.H.* Phosphate solubilization by *Penicillium* spp. closely associated with wheat roots // *Biol. Fertil. Soils.* – 2004. – № 40. – P. 36-43.
- Walker M.J., Birch R.G., Pemberton J.M.* Cloning and characterization of an albicidin resistance gene from *Klebsiella oxytoca* // *Mol. Microbiol.* – 1988. – V. 2. – P. 443-454.
- Warren G.P., Robinson J.S., Someus E.* Dissolution of phosphorus from animal bone char in 12 soils // *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* – 2009. – V. 84. – P. 167-178.
- Wei L., Kloepper J.W., Tuzun S.* Induction of systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum orbiculare* by select strains of plant growth-promoting rhizobacteria // *Phytopathology.* – 1991. – V. 81. – P. 1508-1512.

- Welbaum G.E., Sturz A.V., Dong Z., Nowak J. Managing soil microorganisms to improve productivity of agro-ecosystems // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 2004. – V. 23. – P. 175-193.
- Weyens N., van der Lelie D., Taghavi S., Vangronsveld J. Phytoremediation: plant-endophyte partnership 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.
- Yamaki M., Miwa M., Ishiguo K., Takagi S. Antimicrobial activity of naturally occurring and synthetic phloroglucinols against *Staphylococcus aureus* // *Phytotherapy Res.* – 2006. – V. 8. – P. 112-114.
- Zhang L., Birch R.G. The gene for albicidin detoxification from *Pantoea dispersa* encodes an esterase and attenuates pathogenicity of *Xanthomonas albilineans* to sugarcane // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1997. – V. 94. – P. 9984-9989.

Надійшла до редакції
02.08.2010 р.

**PHYTOSPHERE ECOLOGY: PLANT-MICROBIAL INTERACTIONS.
2. PHYTOSPHERE AS A NICHE FOR PLANT-MICROBIAL INTERACTIONS.
FUNCTIONAL MICROBIAL ACTIVITY AND ITS INFLUENCE ON PLANTS**

O. V. Moshynets¹, I. V. Kosakivska²

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

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

Literature on plant-microbial interactions which take place in three niches: rhizo-, endo- and phyllosphere has been analyzed and summarized. Characteristics of direct and indirect stimulations of plant growth under the impact of plant-associated microorganisms have been examined.

Key words: *microorganisms, plant-microbial interactions, PGPR group*

**ЭКОЛОГИЯ ФИТОСФЕРЫ:
РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ.
2. ФИТОСФЕРА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫХ
ВЗАИМООТНОШЕНИЙ. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ
МИКРООРГАНИЗМОВ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ**

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 и обобщены литературные данные о взаимодействиях между микроорганизмами и растениями, которые имеют место в трёх экологических нишах: ризо-, эндо- и филлосферах. Рассмотрены особенности прямой и непрямой стимуляции процессов роста и развития растений при участии ассоциированных с ними микроорганизмов.

Ключевые слова: *микроорганизмы, растительно-микробные взаимоотношения, группа PGPR*