

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 633.31/37:631.46
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-2-243-256>

Поступила в редакцию 15.12.2021
Received 15.12.2021

Я. К. Куликов

Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫХ СИМБИОЗОВ И ИХ РОЛЬ В РАЗВИТИИ РЕСУРСОСБЕРЕГАЮЩИХ БИОТЕХНОЛОГИЙ

Аннотация. Обоснована возможность использования полифункциональных свойств растительно-микробных симбиозов при разработке ресурсосберегающих технологий в растениеводстве. Проведена экологическая оценка взаимодействия генотипов бобовых культур с ризосферной микрофлорой и показана роль растительно-микробных систем в накоплении биологического азота. Выявлено положительное влияние растительно-микробных взаимодействий на биогенность почвы и адаптацию растений к биотическим стрессам.

Ключевые слова: растительно-микробные симбиозы, ризосферная микрофлора, биогенность почвы, микробиологические препараты, биологический азот

Для цитирования: Куликов, Я. К. Экологические функции растительно-микробных симбиозов и их роль в развитии ресурсосберегающих биотехнологий / Я. К. Куликов // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2022. – Т. 67, № 2. – С. 243–256. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-2-243-256>

Yaroslav K. Kulikou

Belarussian State University, Minsk, Republic of Belarus

ECOLOGICAL FUNCTIONS OF PLANT-MICROBIAL SYMBIOSES AND THEIR ROLE IN THE DEVELOPMENT OF RESOURCE-SAVING BIOTECHNOLOGIES

Abstract. The possibility of using the polyfunctional properties of plant-microbial symbiosis in the development of resource-saving technologies in crop production has been substantiated. An ecological assessment of the interaction of legume genotypes with rhizosphere microflora was carried out, and the role of plant-microbial systems in the accumulation of biological nitrogen was shown.

The positive effect of plant-microbial interactions on soil biogenicity and plant adaptation to biotic stresses was revealed.

Keywords: plant-microbial symbioses, rhizosphere microflora, soil biogenicity, microbiological preparations, biological nitrogen

For citation: Kulikou Ya. K. Ecological functions of plant-microbial symbioses and their role in the development of resource-saving biotechnologies. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 4, pp. 243–256 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-243-256>

Введение. Понимание первостепенной роли продовольственной безопасности страны позволило сформулировать важнейшие национальные приоритеты, среди которых на первый план выходит энерго- и ресурсосбережение. В сельском хозяйстве эта проблема наиболее актуальна, поскольку агропромышленный комплекс Беларуси традиционно входит в число самых энергоёмких отраслей народного хозяйства. В этой связи наиболее важным с точки зрения энергоресурсосбережения, а также получения экологически безопасной и качественной продукции растениеводства является использование в сельскохозяйственной практике растительно-микробных симбиозов. Симбиотические взаимодействия с микроорганизмами играют исключительно важную роль в жизни растений, обеспечивая их минеральное питание, адаптацию к абиотическим стрессам, а также защиту от патогенов и вредителей [1].

Активное изучение бобово-ризобияльного, эндомикоризного и ассоциативного симбиоза инициировало появление на рынке биопрепаратов на основе моно- и поликомпонентного микробного сообщества, которые позволяют снизить дозы применяемых химических средств защиты растений и минеральных удобрений, способствуют повышению качества продукции, безвредны

для живых объектов и не вызывают эффекта привыкания к ним насекомых. Однако существующие на сегодняшний день технологии возделывания сельскохозяйственных культур не предусматривают использования полезных ризосферных микроорганизмов в качестве важнейших составляющих снижения энергозатратности и повышения адаптивности агрофитоценозов [2].

Поэтому с точки зрения целесообразности применения в сельскохозяйственной практике микробно-растительных систем необходим комплексный подход к изучению и разработке способов повышения их эффективности за счет средств эндогенной и экзогенной регуляции. Изучение возможности использования растительно-микробных взаимодействий в современных биотехнологиях вносит уникальный вклад в агроэкологию, обеспечивая системное использование эндо- и экзогенных факторов их регуляции на уровне агрофитоценоза и открывает возможность для разработки путей к ресурсосбережению и совершенствованию производства продукции растениеводства.

Цель работы – обсуждение ресурсосберегающих принципов оптимизации агроэкологического состояния фитоценозов с учетом полифункциональных свойств растительно-микробных симбиозов.

Реализация основных положений данной работы позволит создать высокоэффективную, экологически безопасную и конкурентоспособную продукцию растениеводства, а главное – сохранить землю для будущих поколений.

Растительно-микробные взаимодействия в агроэкосистемах. Особую роль для сельскохозяйственной экологии представляют взаимоотношения растений и почвенных микроорганизмов. Наиболее изученными являются три типа микробно-растительных симбиозов: азотфиксирующий (например, бобово-ризобияльный), микоризный и защитный (ассоциации растений с полезными ростстимулирующими ризобактериями) [3].

Азотфиксирующий симбиоз. К настоящему времени выделено и описано свыше 50 видов азотфиксирующих бактерий, принадлежащих к 12 различным семействам. Активные штаммы ассоциативных азотфиксаторов относятся к родам *Achromobacter*, *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Aquaspirillum*, *Chromobacterium*, *Clostridium*, *Enterobacter*, *Flavobacterium*, *Klebsiella*, *Rhodospirillum*, *Xantobacter*. Сейчас усиленно исследуются свойства этих бактерий, условия их функционирования и взаимоотношения с высшими растениями. К наиболее изученным из них следует отнести род *Azospirillum* [4].

Размеры азотфиксации в ризосфере зерновых культур при благоприятных экологических условиях (зона тропиков и субтропиков) могут достигать значительных величин: 44–80 кг/га у риса и 34–45 кг/га у пшеницы. Однако в зоне умеренного климата эти показатели в 1,5–3 раза ниже [5].

Колоссальное значение представляет бобово-ризобияльный симбиоз. Азотфиксация различными видами бобовых варьируется от 50 до 300 кг/га в год. Это может быть обусловлено типом роста стебля. Так, более высоким уровнем фиксации азота по сравнению с детерминантными формами бобовых отличаются виды растений с индетерминантным ростом (маш, вигна, каянус, люцерна). Однако многолетние исследования Н. А. Проворова [6] показали, что преобладание симбиотрофного питания азотом характерно для малокультуренных видов бобовых (клевер сходный, вика мохнатая), а преобладание автотрофного питания – для высококультуренных видов бобовых. При этом наиболее резкие межвидовые различия по эффективности симбиотрофного питания азотом выявлены для видов, образующих недетерминантные клубеньки с «амидным типом» ассимиляции фиксированного азота (горох, вика, люцерна, козлятник, клевер), тогда как у бобовых с детерминированными клубеньками «уреидного типа» (соя, фасоль, маш, арахис) эти различия выражены не столь резко.

Особенно важное значение уникальные возможности микроорганизмов по фиксации атмосферного азота приобретают в связи с усилением антропогенного воздействия на агроэкосистемы. Наземные биологические системы восстанавливают около 175–190 млн т атмосферного азота ежегодно, из которых 90–110 млн т приходится на почвы агроэкосистем [7]. При симбиотической фиксации все 100 % минерализованного азота воздуха усваиваются культурой, поскольку сам процесс расщепления молекулы азота воздуха происходит внутри растений – в клубеньке, а восстановленные формы азота в виде аминокислот поступают в растущие вегетативные или

генеративные органы. Это исключает загрязнение почв, водоемов и атмосферы, которое имеет место при внесении азотных минеральных удобрений. Использование бобовых культур в смешанных посевах способствует значительному снижению (до 30–40 %) вымывания нитратов в нижние горизонты почвы и попадания их в грунтовые воды [8].

По мнению многих исследователей, симбиоз бобовых с клубеньковыми бактериями способствует повышению плодородия почвы и увеличению урожайности последующих культур севооборота, что позволяет уменьшить нормы применения азотных удобрений и снизить себестоимость продукции минимум на 20 % [9]. По расчетам Е. Н. Мишустина и Н. И. Черепкова, зернобобовые оставляют после себя в среднем около 20 кг/га биологически связанного азота [10]. При этом количество азота воздуха, поступающего в почву, определяется видом выращиваемой культуры и ее урожайностью. Так, после гороха остается 8–21 кг/га симбиотического азота, а после сои в условиях Дальнего Востока при урожайности 14–17 ц/га остается примерно столько же (8–23 кг/га) фиксированного азота, положительно влияющего на последующую культуру севооборота. При средней урожайности люпина узколистного 2,8 т/га зерна в почву поступает 112 кг/га общего азота, в том числе 74 кг/га симбиотического, который обеспечивает прирост урожая пшеницы на 0,58 т/га [11].

Обеспечение растений фиксированным азотом – важнейшая, но не единственная задача диазотрофов. Определена роль клубеньковых бактерий в защите семян и растений от ряда грибковых и бактериальных инфекций. Инокулированные растения обеспечиваются гиббериллинами, ауксинами, цитокининами, протопорфиринами, комплексом витаминов группы В, каратиноидами и другими физиологически активными соединениями, которые оказывают воздействие на рост, развитие, фотосинтетическую деятельность растений, транспорт в них ассимилятов и на другие физиологически активные процессы [12]. Инокуляция семян бобовых *Rhizobium* положительно сказывается на фосфорном и калийном питании растений и приводит к увеличению поглотительной способности корневой системы и повышению за счет этого «встречаемости» корней с минеральными элементами [13].

Совместная инокуляция азоспириллами и ризобиями или внесение азоспирилл к естественной популяции ризобий способствовали колонизации корней бобовых растений, что приводило к увеличению азотфиксирующей активности, количества клубеньков, а в конечном счете и урожая растений [14].

Также известно, что сельскохозяйственные культуры, выращенные за счет питания их биологическим, а не техническим азотом, обладают большей резистентностью к воздействию вредителей и возбудителей болезней. Например, активный азотфиксатор *Klebsiella planticola* ТСХА-91 обладал фунгистатической активностью по отношению к ряду фитопатогенных грибов: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Thelaviopsis*, *Alternaria*, *Mucor*, что было обусловлено его способностью к биосинтезу антибиотических веществ антрамицинового ряда. Бактеризация некоторыми штаммами ассоциативных диазотрофов уменьшала поражаемость растений озимой пшеницы, ярового ячменя и картофеля фузариозом, ризоктониозом, паршой обыкновенной и корневыми гнилями в 1,5–2 раза [15].

Таким образом, азотфиксирующие симбиозы для агрофитоценозов не только обеспечивают растения доступным азотом, но и оказывают положительное влияние на продуктивность последующих культур в севообороте, улучшают фитосанитарное состояние и активизируют микробиологическую активность почв, сокращают использование азотных удобрений и дают возможность получать экологически безопасную продукцию растениеводства.

Микоризный симбиоз. Микориза – наиболее широко распространенная и экологически значимая форма растительно-микробного взаимодействия: способность к образованию той или иной формы микоризы свойственна 80–90 % видов наземных растений. Поскольку микориза обладает огромным адаптивным потенциалом и распространена во всех климатических зонах Земли, она выступает основным фактором стабильности и разнообразия фитоценозов и может быть использована в качестве восстановителя нарушенных экосистем [16].

Значительный интерес для сельскохозяйственной практики представляет неспецифическая форма эндомикоризы – арбускулярная микориза (АМ), которую образуют грибы рода *Glomus* (группа *Glomeromycota*). При взаимодействии с растениями-хозяевами микоризные грибы претер-

певают сложные морфогенетические изменения, которые не могут быть осуществлены вне симбиоза. Многоэтапный процесс развития арбускулярной микоризы можно разделить на 4 основных этапа: 1) преинфекционные взаимодействия; 2) формирование межклеточного мицелия; 3) развитие внутриклеточных симбиотических структур; 4) формирование наружного (внекорневого) мицелия. Как правило, обоюдный обмен метаболитами между симбионтами осуществляется в арбускулах, которые являются основной структурно-функциональной единицей данного типа симбиоза [17].

Выполняя функцию питания растений, АМ является одним из ключевых факторов выживания растений в условиях жесткой конкуренции за трофические ресурсы почвы. Формирование АМ улучшает рост растений и за счет увеличения рабочей поверхности корня обеспечивает улучшенную ассимиляцию труднорастворимых фосфатов и других питательных элементов почвы, являясь в сельском хозяйстве естественной альтернативой внесению больших количеств удобрений, главным образом фосфорных [16, 18]. Подсчитано, что на 1 м корней развивается 70–80 м гиф АМ-грибов, что многократно повышает адсорбционную способность корней. Важной особенностью внекорневых гиф является их способность проникать в корни соседних растений, создавая возможность для их обмена метаболитами. Однако внесение повышенных доз фосфорных удобрений приводит к снижению эффекта от микоризации. При этом микоризные грибы инициируют устойчивость растений к биотическим и абиотическим стрессам и принимают участие в защите растений от патогенных организмов [19].

Велика роль микоризы и в снабжении растений водой. Данная функция особенно важна в условиях недостаточной влажности, так называемой физиологической сухости и засоленности почв. В холодных таежных и сухих полупустынных и пустынных областях микориза становится практически единственной формой почвенного питания растений. Представляя столь многочисленные преимущества растениям, грибы получают от них углеводы (образованные в результате фотосинтеза), которые не способны синтезировать сами [18].

Опыт зарубежных и отечественных ученых также демонстрирует, что инфицирование растений АМ-грибами улучшает показатели их фотосинтетической деятельности (площадь листовой поверхности, скорость фиксации углекислого газа, содержание хлорофилла) и усиливает отток продуктов фотосинтеза в корни [20]. Грибами микоризообразователями могут минерализоваться многие органические соединения, в результате чего улучшается питание растений не только фосфором, но и азотом [21].

Совершенствование методов молекулярно-генетического анализа позволило выяснить, что в развитии микоризы и азотфиксирующих клубеньков участвуют «общие» гены [22]. Nod-факторы, синтезируемые ризобиями и активирующие ранние стадии клубенькообразования, стимулируют микоризацию корней. Многие компоненты сигнального каскада, управляющие развитием клубеньков у бобовых, принимают участие и в развитии АМ.

Сходство между азотфиксирующим и эндомикоризным симбиозами растений позволяет рассматривать генетическую систему бобовых растений, контролирующую их симбиотические свойства, как единую для развития тройного симбиоза – бобовое растение + эндомикоризные грибы + клубеньковые бактерии. При этом за счет улучшения азотного и фосфорного питания повышаются продуктивность растения-хозяина и его устойчивость к стрессам и ослабляется конкуренция между растениями, что крайне необходимо для создания высокоэффективных агроценозов.

Защитный симбиоз. Осуществление биоконтроля (подавление активности патогенных микробов) – важнейший механизм растительно-микробных взаимодействий. Достаточно вспомнить, что ежегодные потери урожая во всем мире от различных заболеваний сельскохозяйственных растений, вызываемых патогенами микробной, грибной, вирусной и иной природы, достигают 540 млн т, что соответствует 50 млрд долларов [22]. Для борьбы с возбудителями болезней растений чаще всего используют химические препараты, далеко не всегда отвечающие требованиям экологической безопасности.

Защитными функциями от фитопатогенов обладают микроорганизмы, колонизирующие наружные поверхности растений. Большая и гетерогенная группа бактерий, оказывающих положи-

тельное действие на растения, была объединена под названием PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) – ростстимулирующие ризобактерии. В эту группу были включены представители многих родов, но прежде всего *Pseudomonas* (*P. fluorescens*, *P. chloraphis*, *P. corrugate*, *P. putida*), *Serratia* (*S. marcescens*) и *Bacillus* (*B. cereus*) [23]. Им присуща высокая динамичность роста и способность поселяться в ризосфере (узкий слой почвы, непосредственно прилегающий к поверхности корней) и ризоплане (поверхности корня, включающие углубления и «карманы», образованные неравномерностью роста тканей и отмиранием клеток) культивируемых растений, а иногда и внутри корня, образуя ассоциации с корнями растения, но без формирования на них специализированных структур типа симбиотических клубеньков бобовых растений. Наилучшими экологическими нишами для PGPR являются участки максимального выброса корневых экссудатов (зона элонгации корня), через которые может экскретироваться до 30 % продуктов растительного фотосинтеза. При этом концентрация бактерий в прикорневой зоне может быть в 10–100 раз выше, чем в почве (ризосферный эффект), и существенно изменяется состав микробного сообщества.

Способность подавлять развитие заболеваний растений может осуществляться двумя путями: 1) за счет синтеза микросимбиотом антибиотических метаболитов, ингибирующих патогены; 2) вследствие индукции иммунных реакций растения-хозяина.

Роль продукции антибиотиков в защите растений непосредственно в почве была показана Д. В. Мавроди [24], исследовавшего бактеризацию семян пшеницы штаммом *P. fluorescens* 2-79 и его дефектным по синтезу феназинового антибиотика мутантом. Защиту растений от возбудителя корневой гнили обеспечивал только исходный штамм с нормальной продукцией феназин-1-карбоновой кислоты.

У энтеробактерий часто ярко выражена способность к подавлению роста фитопатогенов. Активный азотфиксатор *Klebsiella planticola* TCXA-91 обладал фунгистатической активностью по отношению к ряду фитопатогенных грибов: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Thelaviopsis*, *Alternaria*, *Mucor*, что обусловлено его способностью к биосинтезу антибиотических веществ антрамицинового ряда. Развитие твердой головки на яровой пшенице эффективно предотвращали штаммы *Bacillus subtilis* ИБ-15, *Bacillus sp.* 739. Некоторые штаммы *Serratia* и *Bacillus* продуцируют внеклеточные хитиназы, благодаря которым происходит ингибирование патогенов (например, *Fusarium*) на различных стадиях их развития, включая прорастание конидий и развитие гиф на поверхности корней [25].

Ризобактерии активно продуцируют такие антибиотики, как 2,4-диацетил-флороглюканол, пиролнитрин, пиолотеорин, 2-гексил-5-пропил резорцинол и циклические липопептиды [26]. При этом прямое подавление патогенов наблюдается при активной колонизации поверхности корня. Однако в ряде случаев подавление деятельности патогенов осуществляется малыми количествами бактерий, поскольку инокуляция ризобактериями приводит к индукции у растений системной устойчивости (ISR-реакция), что обуславливает невосприимчивость растений к инфекции патогенами. Чаще всего это наблюдается при колонизации бактериями ризопланы или при проникновении их в наружные ткани корня.

Индукция резистентности к фитопатогенам продемонстрирована в работах А. М. Боронина [27]. Например, обработка корней бобов и гвоздики определенными штаммами *P. putida* повышала устойчивость растений к *Fusarium solani*. При этом отмечалось усиление лигнификации корневой ткани и повышение содержания фитоалексинов в стеблях растений. В опытах с *P. fluorescens* было показано, что данный штамм помимо антибиотиков и сидерофоров продуцировал цианистый водород и эффективно подавлял заболевания табака, вызываемые фитопатогенным грибом *Thielaviopsis basicola*.

Установлено, что при инокуляции корней *Medicago truncatula* биоконтрольным штаммом *P. fluorescens* наблюдается индукция некоторых генов растений, контролирующих сигнальное взаимодействие с ризобиями и микоризными грибами, что доказывает общность молекулярных механизмов взаимодействия растений с внутриклеточными и ассоциативными симбионтами [28].

Увеличение количества азотфиксирующих клубеньков и повышение активности нитрогеназы может происходить за счет выделения ассоциативными бактериями индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) или изменения метаболизма флавоноидов у растения. Также имеются сведения о том, что инокуляция растений ассоциативными ризосферными бактериями приводит к стимуляции

эндосимбиоза с АМ, что в конечном итоге улучшает накопление биомассы инокулированными растениями и выражается в формировании тройственных растительно-микробных симбиозов [29].

Многие ризосферные бактерии способны синтезировать различные фитогормоны и, в частности, ИУК, которые могут стимулировать рост растений на различных стадиях развития. Ризосферные бактерии могут содействовать поступлению в растения минеральных веществ, переводя их из нерастворимой формы в растворимую, синтезировать некоторые низкомолекулярные соединения и ферменты, например АСС-дезаминазу, предотвращающую синтез стрессового растительного гормона – этилена, что также приводит к улучшению роста растений [30].

Следовательно, широкий комплекс функций защитных ризосферных ассоциаций, включая питание растений, повышение устойчивости к абиотическим стрессам, стимуляцию азотфиксирующей способности, свидетельствует о значительных перспективах использования защитных симбиозов в сельскохозяйственной практике.

Экзогенная регуляция растительно-микробных взаимодействий. Для формирования эффективного симбиоза необходимо изучить требования биологии каждой симбиотической системы к параметрам основных факторов среды и с помощью агротехнических приемов обеспечить эти параметры.

Первое условие активного симбиоза – наличие специфичного вирулентного активного штамма микроорганизма. Это связано с тем, что внутри каждого вида есть штаммы бактерий, наиболее приспособленные только к определенному виду или сорту культуры (специфичность). Специфичные штаммы одного вида обладают вирулентностью, т. е. неодинаковой способностью проникать в корень бобового растения. Некоторые специфичные вирулентные штаммы рода *Rhizobium* в симбиозе с растением-хозяином интенсивно фиксируют азот воздуха, у других штаммов фиксация азота протекает медленнее и в меньших объемах [31].

Инокуляция семян дает неодинаковый эффект в различных условиях: иногда она обеспечивает прибавку урожая, а в некоторых случаях оказывается бесполезной [32]. Следовательно, инокуляция необходима лишь в тех случаях, когда в почве отсутствуют специфичные спонтанные бактерии. В основном это относится к интродуцируемым малораспространенным в конкретном районе культурам (лядвенец рогатый, козлятник восточный).

Для ассоциативного симбиоза необходимо также проводить тщательный подбор партнеров. Макросимбионт – растение и микросимбионт – микроорганизм должны быть комплементарны друг другу, т. е. наилучшим образом соответствовать и взаимодействовать между собой. Ряд авторов считают, эффективность азоспириллы в большей степени зависит от происхождения бактерий, чем от их таксономической принадлежности. Это положение нашло свое подтверждение в результатах исследований бельгийских авторов [33], которые на 10 сортах пшеницы показали, что азоспириллы, выделенные из одноименной культуры, дают более высокий прирост урожая, чем азоспириллы, выделенные из кукурузы. В свою очередь на кукурузе более эффективным оказался гомологический штамм *A. poliferum* по сравнению с линией *A. brasilense*, выделенной из риса.

В целом имеющиеся литературные данные свидетельствуют о позитивном влиянии азоспирилл на растительный организм, поскольку они являются достаточно универсальными агентами по сравнению с клубеньковыми бактериями. Дальнейшие исследования должны быть направлены на создание для каждого региона конкретных растительно-микробных систем, в которых эффективность инокуляции будет высокой и стабильной. Это даст возможность для экономически выгодного использования *Azospirillum* в производственных целях.

Вторым важнейшим фактором, ограничивающим активность симбиоза, главным образом бобово-ризобиального, считается повышенная кислотность почвы. Для большинства бобовых культур оптимальное значение рН находится в пределах 6,5–7,5. Доказана устойчивая специфичная реакция симбионтов на изменение рН. Например, лядвенец рогатый удовлетворительно фиксирует азот воздуха (120 кг/га) и дает достаточно высокий урожай сена – 6,5 т/га даже при рН 4,2. Клевер луговой при той же кислотности фиксирует азота в 9 раз меньше, а люцерна не усваивает азот воздуха. При снижении кислотности до рН 6,5 урожайность лядвенца возросла в 1,5 раза, клевера лугового – в 4, а люцерны – в 6 раз. По мнению В. К. Шильниковой, кислая реакция среды

в значительной степени влияет на ультраструктуру клубеньковой ткани. Это проявляется в сокращении времени активного функционирования инфекционных нитей. Как при низких, так и при высоких значениях pH ухудшаются свойства клубеньковых растений – снижается способность инфицирования корней, уменьшается азотфиксирующая активность [34].

Диапазон pH, при котором развиваются ассоциативные diaзотрофы, также достаточно широк. Например, азоспириллы способны адаптироваться к широкому диапазону pH – от 3,2 до 8,5. В большинстве публикаций отмечается, что оптимальной для связывания атмосферного азота является нейтральная или слабокислая реакция среды. При этом наблюдаются различия по родам, видам и даже штаммам бактерий. Например, *Azospirillum* лучше всего развиваются при pH 6,5–7,0, *Klebsiella* – при 6,8–7,0, *Entherobacter* – при 7,0 [35].

Третьим по важности фактором, определяющим величину и активность симбиотической системы, является влажность почвы [36]. Усвоение азота воздуха при низкой влажности почвы прекращается не вследствие недостатка воды в клубеньках (клубеньки сами не поглощают воду, они получают ее через корни), а из-за нехватки энергетических материалов – углеводов, которые расходуются на рост новых корешков, «ищущих» воду.

В засушливые годы клубеньки формируются мелкие и неактивные или не образуются вообще. Несмотря на специфику биологии отдельных культур, для большинства из них оптимум влажности для активного бобово-ризобияльного симбиоза находится в пределах от 100 % до влажности разрыва капилляров (около 62 % ППВ) [37].

Вегетационные опыты, проведенные на темно-серой лесной почве и выщелоченном черноземе, показали, что лучшее развитие растений и образование клубеньков, а также самый высокий урожай фасоли отмечаются при влажности почвы 60 % ППВ. При дальнейшем увеличении и уменьшении влажности снижались как количество и масса клубеньков, так и урожайность фасоли. Из-за снижения аэрации ухудшалось снабжение симбиотического аппарата кислородом [38].

Аэрация почвы играет важную роль в процессе симбиотической азотфиксации, так как последняя является аэробным процессом [31]. На 1 мл фиксированного азота воздуха расходуется 3 мл кислорода. Большая часть клубеньков обычно образуется в наиболее аэрируемом слое почвы (0–10 см). При уменьшении доступа кислорода к клубенькам снижаются содержание в них леггемоглобина и фиксация азота воздуха.

Красный пигмент леггемоглобин по структуре и функциям – аналог гемоглобина крови. Он обеспечивает перенос кислорода воздуха от периферии клубенька к его энергетическим центрам – митохондриям, где происходит окисление углеводов и высвобождение энергии для фиксации атмосферного азота. Этот же гемопротеид защищает нитрогеназу (ферментный комплекс, отвечающий за восстановление молекулярного азота) от инактивирующего воздействия избытка кислорода [34].

Температурный (как водный и воздушный) режим среды обитания растений относится к числу наиболее важных звеньев в симбиотических отношениях макро- и микросимбионтов. Все физико-химические процессы, поддерживающие жизнедеятельность и обеспечивающие функциональную активность клеток, зависят в большей или меньшей степени от температуры [39].

Требования симбиотических систем к напряженности температуры закреплены в геноме обоих симбионтов и определены экологическими условиями региона, в которых формировался вид. Мнение большинства исследователей сводится к тому, что нормальный, хотя и замедленный рост клубеньковых растений начинается при 4–6 °С, оптимум находится в пределах 20–28 °С, а при 0 и 37 °С их деятельность резко замедляется или совсем прекращается. Таким образом, клубеньковые бактерии и большинство бобовых растений характеризуются весьма близкой реакцией на термодинамическое воздействие, сохраняют жизнеспособность в достаточно широком интервале температур, но наибольшую активность проявляют при 20–24 °С. У видов короткого фотопериодизма оптимальная температура для максимальной симбиотической азотфиксации находится в диапазоне 20–30 °С; у видов длинного фотопериодизма (люцерна, клевер) средних широт этот диапазон снижается до 15–20 °С [39].

У ассоциативных азотфиксаторов при оптимизации условий увлажнения процесс азотфиксации протекает в достаточно широком диапазоне температур, который составляет для подзо-

листных почв 5–25 °С, а для почв лесостепной и степной зон – 15–45 °С. Например, для бактерий рода *Azospirillum* оптимальной является температура 25 °С. При этом выявлено неодинаковое значение температуры как регулятора активности почвенных diaзотрофов в различных почвах: с повышением температуры до 25–30 °С отмечается слабое повышение азотфиксирующей активности в подзолистых почвах и резкое нарастание процесса азотфиксации в почвах с развитым процессом гумусообразования [2], причем наиболее холодостойкими считаются псевдомонады, поскольку температура 14–20 °С для них оптимальна [27].

Грибы АМ хорошо развиваются в широком интервале кислотности, аэрации, влажности и температуры. Способность грибов многократно увеличивать абсорбционную способность корней обуславливает незаменимость микоризных симбиозов в засушливых условиях [40].

Мощным фактором воздействия на растения являются элементы минерального питания, вносимые в почву в виде соответствующих удобрений или внекорневым путем. Они не только входят в состав разнообразных соединений растения, но и принимают активное участие в ферментативных, энергетических процессах, оказывают значительное влияние на физико-химические свойства плазмы клеток, ее структуру, вязкость, проницаемость, обводненность, состояние воды в плазме [41].

Достаточная обеспеченность фосфором – обязательное условие активного симбиоза, так как фиксация атмосферного азота происходит при участии АТФ, главной составной частью которой является фосфор. Калий же способствует передвижению пластических веществ в растении, лучшему обеспечению симбиотической системы фотоассимилятами. Следовательно, при его недостатке снижается активность симбиотической азотфиксации [34].

В отличие от азотфиксирующих растений, АМ-грибы и ризобактерии (*Pseudomonas*) обладают способностью усиливать поступление фосфорных соединений в растения. Однако микоризованные растения наиболее активно растут при низкой обеспеченности «подвижными» источниками минерального питания, тогда как стерильные – при высокой обеспеченности [42].

Особое место в симбиотических отношениях сельскохозяйственных культур занимают минеральные соединения азота. В научной литературе встречаются различные мнения по данному вопросу. Одни ученые считают, что азотфиксирующая способность может удовлетворять потребность растений в этом элементе, а азотные удобрения отрицательно действуют на азотфиксацию [31]. Другие же исследователи придерживаются противоположного мнения [43].

В результате многолетних опытов, проведенных с различными бобовыми культурами в различных почвенно-климатических условиях, Г. С. Посыпанов пришел к выводу, что азотные удобрения угнетают симбиоз всех бобовых культур, задерживают образование клубеньков, сокращают продолжительность активного симбиоза, снижают активный симбиотический потенциал по мере возрастания нормы азота [44].

Для активного симбиоза необходима достаточная обеспеченность не только макро-, но и микроэлементами, в первую очередь бором и молибденом. При недостатке бора в почве в клубеньках не образуются сосудистые пучки и вследствие этого нарушается нормальное развитие бактериальной ткани. Недостаток молибдена также отрицательно сказывается на образовании клубеньков, в которых подавляется синтез леггемоглобина и нарушается синтез аминокислот. Я. В. Пейве показал, что молибден и бор повышают активность ферментативных систем, непосредственно катализирующих активацию и связывание молекулярного азота. Молибден входит в состав нитрогеназы. Как правило, кислые почвы сильнее нуждаются в применении молибденовых удобрений, а известкованные – в борных [45]. Кроме бора и молибдена для симбиотической азотфиксации также необходимы магний, железо, сера. При недостатке магния останавливается размножение клубеньковых растений, снижается их жизнедеятельность, а железо и сера играют важную роль в синтезе леггемоглобина [37].

Эффективность растительно-микробных симбиозов напрямую зависит от взаимодействия различных групп микроорганизмов между собой. Вероятно, поэтому более стабильное положительное действие на растение оказывают смешанные культуры, обладающие широким диапазоном физиологических и экологических свойств. Внесение смешанной культуры *Enterobacter sp.* и *Azospirillum brasilense* приводило к большей активности азотфиксации в ризосфере, чем использование любой из этих чистых культур [46].

Широко известно, что инокуляция бобовых растений ризобиями вместе с бактериями PGPR усиливает эффект действия симбионтов. Так, совместное внесение бактерий *Bacillus polymyxa* и ризобий, а также *Azospirillum* и *Rhizobium* увеличивалов 2–3 раза число клубеньков у растений, ускоряло их образование, способствовало повышению азотфиксации и улучшало минеральное питание. Иногда ризобии не оказывают положительного действия до тех пор, пока не будут внесены ризосферные бактерии [47].

Отмечался преобладающий синергический эффект совместной инокуляции азоспириллами и микоризными грибами, что приводило к значительному увеличению урожая и содержания фосфора в надземной массе. Такая совместная инокуляция может заменить применение азотных и фосфорных удобрений [48].

Несмотря на очевидную перспективность применения смешанных культур ростстимулирующих бактерий в растениеводстве, данные объекты еще недостаточно изучены, что обусловлено сложностью их получения и поддержания. Однако общность молекулярных механизмов, определяющих взаимодействия растений с внутриклеточными и ассоциативными симбионтами, позволяет надеяться на более детальное изучение бактериальных ассоциаций и расширение области их применения в ближайшие годы [28].

Эндогенная регуляция растительно-микробных взаимодействий. Микроорганизмы в ризосфере и ризоплане существуют за счет отмерших клеток эпидермиса и корневых волосков, корневых выделений растений, богатых сахарами и органическими кислотами. При этом некоторые органические вещества оказывают хемотоксическое действие на почвенные бактерии [6].

Для *Rhizobiaceae* аттрактантами служат дикарбоновые кислоты, глутамат и аспарат, которые растения выделяют в ризосферу. При бобово-ризобииальном симбиозе растение поставляет в клубеньки продукты фотосинтеза, образующиеся в листьях и необходимые для развития симбиотических структур, снабжения нитрогеназы энергией и ассимиляции фиксированного азота. Установлено, что для симбиотической фиксации 1 г N_2 необходимо 5–10 г углевода (15–20 г глюкозы). Он расходуется в качестве источника энергии и восстановителя для фиксации N_2 , углеродных скелетов, ассимиляции фиксированного N_2 в аминокислоты, а также оказывает влияние на процессы роста и поддержания в активном состоянии клубеньков и бактериоидов [49].

Активность ростстимулирующих ризобактерий также находится под непосредственным контролем хозяина, в экссудатах которого содержатся питательные вещества, иницирующие размножение PGPR и проявление ими биоконтрольных свойств. Наиболее интенсивный рост ризобактерий и экспрессия генов, участвующих в биоконтроле, наблюдаются в том случае, когда в экссудатах много органических кислот (в первую очередь цитрата, сукцината и малата), тогда как высокое содержание моно- и дисахаридов (глюкозы, сахарозы, ксиланозы) не способствует проявлению полезных свойств PGPR. Растения способны адекватно реагировать на появление в ризосфере биоконтрольных штаммов псевдомонад, повышая экссудацию именно тех фракций органических кислот, которые обеспечивают наилучший рост и антифунгальную активность PGPR [50].

Важной особенностью, определяющей способность симбиотического аппарата бобовых культур к азотфиксации, является генетическая совместимость клубеньковых растений с растением-хозяином, поскольку генетические отклонения в растениях или бактериях могут привести к полной или частичной потере способности образовывать клубеньки [51].

Анализ различных бобово-ризобииальных систем показал, что вклад генотипов партнеров в варьирование показателей симбиотической активности зависит от вида растений, изучаемого признака, а также условий опыта. Так, нитрогеназная активность клубеньков приблизительно в равной степени контролируется генотипами партнеров, тогда как эффективность симбиоза зависит прежде всего от генотипа растений [1].

Исследования американских ученых, проведенные во Флориде, показали, что из 40 проверенных генотипов растений только 2 были отзывчивы на инокуляцию азоспириллами. Эти растения, принадлежащие к видам *Panicum maximum* и *Digitaria decumbens*, давали соответственно прибавки урожая на 150 и 163 % по сравнению с контролем. Остальные 38 генотипов, которые включали *D. decumbens*, *P. maximum*, *Cynodon sp.*, *Cenchrus sp.*, не были отзывчивы на инокуляцию [12].

Известно, что образование симбиозов требует значительных затрат энергии (до 20–30 % продуктов фотосинтеза в случае бобово-ризобияльного симбиоза или АМ). Однако эти затраты являются восполняемыми, так как при взаимодействии с симбиотическими микроорганизмами обычно наблюдается стимуляция фотосинтетической активности растений, которая часто снижается при внесении эквивалентных доз минеральных удобрений [1].

Таким образом, сопряжение метаболических систем растений и микроорганизмов при формировании симбиоза образует сложную систему донорно-акцепторных связей, которые управляют ростом и развитием растительно-микробной системы. Исследование этих связей может открыть возможности увеличения КПД фотосинтеза на уровне ценоза.

Заключение. В результате изучения растительно-микробных взаимодействий сельское хозяйство получило возможность применения препаратов биологического действия, которые позволяют не только повышать урожайность сельскохозяйственных культур, но и получать высококачественную и экологически безопасную продукцию.

Многолетнее изучение эффективности инокулянтов бобовых культур и новых земледобри-тельных биопрепаратов на основе ассоциативных азотфиксирующих бактерий показало, что они обладают комплексным положительным действием на растения и способны существенно увеличивать их продуктивность. При этом прибавка урожая зерновых в среднем составляет 15–20 %, а овощных культур – 20–30 %. Кроме того, применение биопрепаратов оказывает положительное влияние на качество продукции, повышая, в зависимости от культуры, накопление протеина, крахмала, сахаров и витаминов.

Микробные земледобри-тельные препараты представлены не только азотфиксирующими микроорганизмами. Перспективным представляется применение микоризных грибов, которые улучшают водообеспечение и минеральное питание растений, продуцируют биологически активные вещества (фитогормоны, витамины, антибиотики), противостоят патогенным микроорганизмам и в целом значительно улучшают рост и приживаемость растений. Однако грибы – микоризообразователи трудно культивировать искусственно, поэтому для микоризации часто применяют лесную почву, содержащую споры и мицелий таких грибов.

При использовании препаратов на основе *Bacillus* улучшаются условия роста и развития растений и на 10–45 % повышается их урожайность, что эквивалентно внесению азотных удобрений в дозе 30–45 кг действующего вещества в расчете на 1 га. При этом обеспечивается дополнительное вовлечение в агроценозы биологического азота, фосфора и калия за счет почвенных запасов, а также увеличивается устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

В последние годы в Беларуси предпринимались попытки внедрения микробиологических препаратов в сельское хозяйство, но широкого использования они не нашли. К сожалению, в нашей стране до сих пор не уделяется должное внимание использованию микробиологических земледобри-тельных препаратов, которые, будучи экологически безопасными для окружающей среды, позволят обеспечить повышение урожайности культур, их оздоровление и получение продукции улучшенного качества, а главное будут способствовать энергосбережению при производстве продукции растениеводства.

Использование бобово-ризобияльного и эндомикоризного симбиозов, а также ассоциативных азотфиксаторов и их сочетаний является весьма перспективным направлением в растениеводстве. Это обеспечивает не только повышение продуктивности агроценоза, но и устраняет негативные последствия химизации, увеличивает устойчивость сельскохозяйственных культур к абиотическим и биотическим стрессам, активизирует их адаптивный потенциал и способствует ресурсосбережению.

Список использованных источников

1. Проворов, Н. А. Эколого-генетические принципы селекции растений на повышение эффективности взаимодействия с микроорганизмами / Н. А. Проворов, И. А. Тихонович // Сельскохозяйств. биология. – 2003. – Т. 38, № 3. – С. 11–25.
2. Чеботарь, В. К. Эффективность применения биопрепарата Экстрасол / В. К. Чеботарь, А. А., Завалин, Е. Н. Кипрушкина. – М. : ВНИИ агрохимии, 2007. – 216 с.
3. Тихонович, И. А. Симбиогенетика микробно-растительных взаимодействий / И. А. Тихонович, Н. А. Проворов // Экол. генетика. – 2004. – Т. 1, № 1. – С. 36–46.

4. Advances in agronomy and ecology of the Azospirillum plant association / Y. Okon [et al.] // Nitrogen fixation: fundamentals and applications : proc. of the 10th Int. congress on nitrogen fixation / eds. I. A. Tikhonovich, N. A. Provorov, V. E. Romanov, W. E. Newton. – St. Petersburg, 1995. – P. 635–640.
5. Умаров, М. М. Азотфиксация в ассоциациях микроорганизмов с растениями / М. М. Умаров, Н. Г. Куракова, Б. Ф. Садыков // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР / редкол. : Е. Н. Мишустин (отв. ред.) [и др.]. – М., 1985. – С. 205–213.
6. Тихонович, И. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего / И. А. Тихонович, Н. А. Проворов. – СПб. : Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2009. – 210 с.
7. Физиолого-экологические основы оптимизации продукционного процесса агрофитоценозов (поликультура в растениеводстве) / В. Н. Прохоров [и др.]. – Минск : Право и экономика, 2005. – 368 с.
8. Парахин, Н. В. Сельскохозяйственные аспекты симбиотической азотфиксации / Н. В. Парахин, С. Н. Петрова. – М. : Колос, 2006. – 158 с.
9. Завалин, А. А. Эффективность использования минеральных удобрений и биопрепаратов в зернотравяных севооборотах / А. А. Завалин, Н. С. Алметов, Л. С. Чернова // Агрохимия. – 2014. – № 9. – С. 35–47.
10. Мишустин, Е. Н. Роль биологического азота в азотном балансе земледелия СССР и в повышении плодородия почв / Е. Н. Мишустин, Н. И. Черепков // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук. – 1987. – № 5. – С. 649–660.
11. Персикова, Т. Ф. Роль бобовых предшественников в азотном питании культур севооборота / Т. Ф. Персикова // Бюл. ВНИИ агрохимии им. Д. Н. Прянишникова. – 2001. – № 115. – С. 57–58.
12. Smith, S. E. Mycorrhizal Symbiosis / S. E. Smith, D. J. Read. – 2nd ed. – San Diego ; London ; New York ; Boston ; Sidney ; Tokyo ; Toronto : Academic Press, 1997. – 590 p.
13. Лактионов, Ю. В. Роль клубеньков бактерий в возделывании бобовых культур / Ю. В. Лактионов, А. П. Кожемяков, В. В. Елисеев // Агроинформ. – 2014. – № 2. – С. 34–36.
14. Biologia ed applicazioni agronomiche dell'associazione graminacee-Azospirillum / M. Del Gallo [et al.] // Impieghi degli azotofissatori in agricoltura. Limitazioni e perspettive. CNR-IPRA. – Rome, 1985. – N 7. – P. 31–52.
15. Целесообразность совмещения полифункциональных препаратов-регуляторов роста растений с современными системными фунгицидами / Т. А. Рябчинская [и др.] // Агрохимия. – 2014. – № 2. – С. 26–32.
16. Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems / ed. : S. Gianinazzi, H. Schüepp. – Basel : Birkhäuser Verlag, 2002. – 227 p.
17. Schüssler, A. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution / A. Schüssler, D. Schwarzott, C. Walker // Mycol. Res. – 2001. – Vol. 105, N 12. – P. 1412–1421. <https://doi.org/10.1017/s0953756201005196>
18. Read, D. J. An ecological point of view on arbuscular mycorrhiza research / D. J. Read // Mycorrhizal technology in agriculture. From genes to bioproducts / eds. S. Gianinazzi, H. Schüepp, J. M. Barea, K. Haselwandter. – Basel, 2002. – P. 129–137.
19. Helal, H. M. Zur Bedeutung der Mykorrhiza in einer umweltschonenden Landwirtschaft / H. M. Helal // Anwendung arbuskulärer Mykorrhizapilze im Pflanzenbau : Arbeitstagung am 13. und 14. Januar 1997 in Braunschweig. – Berlin, 1997. – S. 47–53.
20. Balt, H. Influence of nitrogen fertilization and green manure in continuous monoculture and in crop rotation on the inoculum potential of winter barley / H. Baltruschat, H. W. Dehne // Plant and Soil. – 1989. – Vol. 113, N 2. – P. 251–256. <https://doi.org/10.1007/bf02280188>
21. Páradí, I. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus supply on polyamine content, growth and photosynthesis of *Plantago lanceolata* / I. Páradí, Z. Bratek, F. Láng // Biol. Plantarum. – 2003. – Vol. 46, N 4. – P. 563–569. <https://doi.org/10.1023/a:1024819729317>
22. Gianinazzi-Pearson, V. Have common plant system co-evolved in fungal and bacterial root symbiosis? / V. Gianinazzi-Pearson // Biological Fixation of Nitrogen for Ecology and Sustainable Agriculture / eds. A. Legocki, G. Boethe, A. Pueler. – Berlin ; Heidelberg, 1997. – P. 321–324.
23. Okon, Y. Agronomic applications of Azospirillum/Improving plant productivity with rhizosphere bacteria / Y. Okon, C. A. Labandera-Gonzales // Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization / ed. by M. H. Ryder, P. M. Stephens, G. D. Bowen. – Adelaide, Australia, 1994. – P. 1274–1278.
24. Структурно-функциональная организация генов *pseudomonas fluorescens*, кодирующих ферменты биосинтеза фенозин-1-карбоновой кислоты / Д. В. Мавроди [и др.] // Молекуляр. биология. – 1997. – Т. 31, № 1. – С. 74–80.
25. Попова, Е. V. Biocontrol of *Fusarium oxysporum* and *Verticillium dahlia* on tomato and cucumber by *Serratia marcescens* / E. V. Popova, L. K. Khatskevich // Biology of Plant-Microbe Interactions. Vol. 4: Molecular Plant-Microbe Interactions: New Bridges between Past and Future (Proc. of the 11th Int. congress on molecular plant-microbe interactions) / ed. : I. Tikhonovich, B. Lugtenberg, N. Provorov. – St. Paul, Minn., USA, 2004. – P. 315–318.
26. Genom-based discovery, structure, prediction and functional analyses of cyclic lipopeptide antibiotics in *Pseudomonas* species / I. de Bruijn [et al.] // Mol. Microbiol. – 2007. – Vol. 63, N 2. – P. 417–428. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2006.05525.x>
27. Боронин, А. М. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas*, способствующие росту и развитию растений / А. М. Боронин // Сорос. образов. журн. – 1998. – № 10. – С. 26–31.
28. *Medicago truncatula* gene responses specific to arbuscular mycorrhiza interactions with different species and genera of Glomeromycota / Massoumou M. [et al.] // Mycorrhiza. – 2007. – Vol. 17, N 3. – P. 223–234. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0099-9>
29. Многокомпонентный симбиоз бобовых с полезными почвенными микроорганизмами: генетическое и эволюционное обоснование использования в адаптивном растениеводстве / О. Ю. Штарк [и др.] // Экол. генетика. – 2011. – Т. 9, № 2. – С. 80–94.

30. *Rhizobacteria* that produce auxins and contain 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid deaminase amino acid concentrations in the rhizosphere and improve growth and yield of well-watered and water-limited potato (*Solanum tuberosum*) / A. Belimov [et al.] // *Ann. Appl. Biol.* – 2015. – Vol. 167, N 1. – P. 11–25. <https://doi.org/10.1111/aab.12203>

31. Посыпанов, Г. С. Биологический азот. Проблемы экологии и растительного белка / Г. С. Посыпанов. – М. : Изд-во Моск. с.-х. акад., 1993. – 272 с.

32. Основы сельскохозяйственной биотехнологии / Г. С. Муромцев [и др.]. – М. : Агропромиздат, 1990. – 384 с.

33. Reynders, I. Use of *Azospirillum brasilense* as bio-fertilizer in intensive wheat cropping / I. Reynders, K. Vlassak // *Plant and Soil.* – 1982. – Vol. 66. – P. 217–223.

34. Шильникова, В. К. Анатомия и закономерности развития клубеньковых бактерий в симбиозе с растениями и в условиях искусственной питательной среды : автореф. дис ... д-ра биол. наук / В. К. Шильникова. – М., 1970. – 28 с.

35. Establishment of inoculated *Azospirillum spp.* in the rhizosphere and in roots of field grown wheat and sorghum / V. L. D. Baldani [et al.] // *Plant and Soil.* – 1986. – Vol. 90, N 1–3. – P. 35–46.

36. Sau, F. Response to water stress and nitrogen-fixing faba bean / F. Sau, M. J. Minguez // *J. Exp. Bot.* – 1990. – Vol. 41, N 9. – P. 1207–1211. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.9.1207>

37. Schnotz G. Stickstoff-Fixierungsvermögen mehrjähriger Leguminosen des Dauergrünlandes / G. Schnotz. – Stuttgart : Grauer, 1995. – 128 p.

38. Орлов, В. П. Влияние влажности почвы на формирование клубеньков и урожай фасоли в условиях вегетационного опыта / В. П. Орлов, Л. Д. Князева // *Бюл. науч.-техн. информации Всесоюз. НИИ зернобобовых и крупяных культур.* – 1980. – № 26. – С. 62–65.

39. Воробьев, В. А. Симбиотическая азотфиксация и температура / В. А. Воробьев. – Новосибирск : Наука. Сиб. предприятие РАН, 1998. – 128 с.

40. Handbook of microbial biofertilizer / ed. M. K. Rai. – New York : Haworth Press Inc., 2006. – 579 p.

41. Martin, P. Einfluß von Mineralstoffen auf das symbiotische N₂ – Bindungssystem bei Leguminosen / P. Martin // *Kalibriefe (Büntehof).* – 1990. – Bd. 20, N 1. – S. 93–110.

42. Aikio, S. The modeled growth of mycorrhizal plants under constant versus soil nutrient concentrations / S. Aikio, A. L. Ruotsalainen // *Mycorrhiza.* – 2002. – Vol. 12, N 5. – P. 257–261. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0178-5>

43. Yahalom, E. *Azospirillum* effect on susceptibility to Rhizobium nodulation and on nitrogen fixation of several forage legumes / E. Yahalom, Y. Ocon, A. Dovrat // *Can. J. Microbiol.* – 1987. – Vol. 33, N 6. – P. 510–514. <https://doi.org/10.1139/m87-085>

44. Посыпанов, Г. С. Методические аспекты изучения симбиотического аппарата бобовых культур в полевых условиях / Г. С. Посыпанов // *Изв. Тимирязев. с.-х. акад.* – 1983. – № 5. – С. 17–26.

45. Пейве, Я. В. Роль микроэлементов в симбиотической азотфиксации / Я. В. Пейве // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* – 1970. – № 2. – С. 238–245.

46. Lazarovits, G. *Rhizobacteria* for improvement of plant growth and establishment / G. Lazarovits, J. Nowak // *HortScience.* – 1997. – Vol. 32, N 2. – P. 188–192. <https://doi.org/10.21273/hortsci.32.2.188>

47. Бонарцева, Г. А. Влияние разных концентраций кислорода, сахарозы и нитрата на синтез поли-бета-оксипутирата *Rhizobium phaseoli* / Г. А. Бонарцева, В. Л. Мышкина, Е. Д. Загреба // *Микробиология.* – 1995. – Т. 64, № 1. – С. 40–43.

48. Absorption efficiency of N, P, K through triple inoculation of wheat (*Triticum aestivum* L.) by *Azospirillum brasilense*, *Streptomyces sp.*, *Glomus intraradices* and manure application / M. R. Ardakani [et al.] // *Physiol. Mol. Biol. Plants.* – 2011. – Vol. 17, N 2. – P. 181–192. <https://doi.org/10.1007/s12298-011-0065-7>

49. Phillips, D. A. Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes / D. A. Phillips // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1980. – Vol. 31, N 1. – P. 29–49. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.000333>

50. Effect of tomato pathogen *Fusarium oxysporum f. sp. radices-lycopersici* and biocontrol bacterium *Pseudomonas fluorescens* WCS635 on the compositions of organic acids and sugars in tomato root exudates / F. Kamilova [et al.] // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2006. – Vol. 19, N 10. – P. 1121–1126. <https://doi.org/10.1094/mpmi-19-1121>

51. Тихонович, И. А. Использование генетических факторов макросимбионта для повышения эффективности биологической азотфиксации / И. А. Тихонович // *Биологический азот в сельском хозяйстве СССР : сб. ст. / отв. ред. Е. Н. Мишустин.* – М., 1989. – С. 166–181.

References

1. Provorov N. A., Tikhonovich I. A. Ecological and genetic principles of plant breeding to increase the efficiency of interaction with microorganisms. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* [Agricultural biology], 2003, vol. 25, no. 3, pp. 11–25 (in Russian).

2. Chebotar' V. K., Zavalin A. A., Kiprushkina E. N. *The effectiveness of the use of the biopreparation Extrasol.* Moscow, All-Russian Research Institute of Agrochemistry, 2007. 216 p. (in Russian).

3. Tikhonovich I. A., Provorov N. A. Symbiotic genetics of plant-microbe interaction. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological genetics], 2004, vol. 1, no. 1, pp. 36–46 (in Russian).

4. Okon Y., Itzigsohn R., Burdman S., Hampel M. Advances in agronomy and ecology of the *Azospirillum* plant association. *Nitrogen Fixation: Fundamentals and Applications: Proceedings of the 10th International Congress on Nitrogen Fixation, St. Petersburg, Russia, May 28–June 3, 1995.* St. Petersburg, 1995, pp. 635–640.

5. Umarov M. M., Kurakova N. G., Sadykov B. F. Nitrogen fixation in associations of microorganisms with plants. *Mineral and biological nitrogen in agriculture of the USSR.* Moscow, 1985, pp. 205–213 (in Russian).

6. Tikhonovich I. A., Provorov N. A. *Symbioses of plants and microorganisms: molecular genetics of the agricultural systems of the future.* St. Petersburg, Publishing House of St. Petersburg University, 2009. 210 p. (in Russian).

7. Prorokhov V. N., Laman N. A., Shashko K. G., Kravchenko V. M. *Physiological and ecological bases of optimization of the production process of agrophytocenoses (polyculture in crop production)*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2005. 368 p. (in Russian).
8. Parakhin N. V., Petrova S. N. *Agricultural aspects of symbiotic nitrogen fixation*. Moscow, Kolos Publ., 2006. 158 p. (in Russian).
9. Zavalin A. A., Almetov N. S., Chernova L. S. Efficiency of the use of mineral fertilizers and biological products in grain-grass crop rotations. *Agrokhimiya* [Agrochemistry], 2014, no. 9, pp. 35–47 (in Russian).
10. Mishustin E. N., Cherepkov N. I. The role of biological nitrogen balance of agriculture of the USSR and in the improvement of soil fertility. *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk* [Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological series], 1987, no. 5, pp. 649–660 (in Russian).
11. Persikova T. F. The role of legumes predecessors in the nitrogen nutrition of crop rotation. *Byulleten' Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta agrokhimii imeni D. N. Pryanishnikova* [Bulletin of the All-Russian Research Institute of Agrochemistry named after D. N. Pryanishnikov], 2001, no. 115, pp. 57–58 (in Russian).
12. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal Symbiosis. 2nd ed.* San Diego, London, New York, Boston, Sidney, Tokyo, Toronto, Academic Press, 1997. 590 p.
13. Laktionov Yu. V., Kozhemyakov A. P., Eliseev V. V. The role of nodule bacteria in the cultivation of leguminous crops. *Agroinform* [Agroinform], 2014, no. 2, pp. 34–36 (in Russian).
14. Del Gallo M., Morpurgo G., Galli E., Zanetti G. Biologia ed applicazioni agronomiche dell'associazione graminacee-Azospirillum. *Impieghi degli azotofissatori in agricoltura. Limitazioni e prospettive. CNR-IPRA*. Rome, 1985, no. 7, pp. 31–52.
15. Ryabchinskaya T. A., Kharchenko G. L., Bobreshova I. Yu., Sarantseva N. A. Expediency of combining multifunctional drugs-plant growth regulators with modern systemic fungicides. *Agrokhimiya* [Agrochemistry], 2014, no. 2, pp. 26–32 (in Russian).
16. Gianinazzi S., Schüepp H. (eds.). *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Basel, Birkhäuser Verlag, 2002. 227 p.
17. Schüssler A., Schwarzott D., Walker C. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 2001, vol. 105, no. 12, pp. 1412–1421. <https://doi.org/10.1017/s0953756201005196>
18. Read D. J. An ecological point of view on arbuscular mycorrhiza research. *Mycorrhizal Technology in Agriculture. From Genes to Bioproducts*. Basel, 2002, pp. 129–137.
19. Helal H. M. Zur Bedeutung der Mykorrhiza in einer umweltschonenden Landwirtschaft. *Anwendung arbuskulärer Mykorrhizapilze im Pflanzenbau: Arbeitstagung am 13. und 14. Januar 1997 in Braunschweig*. Berlin, 1997, S. 47–53.
20. Balt H., Dehne H. W. Influence of nitrogen fertilization and green manure in continuous monoculture and in crop rotation on the inoculum potential of winter barley. *Plant and Soil*, 1989, vol. 113, no. 2, pp. 251–256. <https://doi.org/10.1007/bf02280188>
21. Páradí I., Bratek Z., Láng F. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus supply on polyamine content, growth and photosynthesis of *Plantago lanceolata*. *Biologia Plantarum*, 2003, vol. 46, no. 4, pp. 563–569. <https://doi.org/10.1023/a:1024819729317>
22. Gianinazzi-Pearson V. Have common plant system co-evolved in fungal and bacterial root symbiosis? *Biological Fixation of Nitrogen for Ecology and Sustainable Agriculture*. Berlin, Heidelberg, Springer Publ., 1997, pp. 321–324.
23. Okon Y., Labandera-Gonzales C. A. Agronomic applications of Azospirillum/Improving plant productivity with rhizosphere bacteria. *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization*. Adelaide, Australia, 1994, pp. 1274–1278.
24. Mavrodi D. V., Ksenzenko V. I., Chatuev B. M., Tomashov L. S., Boronin A. M. Structural-functional organization of genes of *Pseudomonas fluorescens* that encode the enzymes of the biosynthesis of fenoxan-1-carboxylic acid. *Molecular Biology*, 1997, vol. 31, no. 1, pp. 74–80 (in Russian).
25. Popova E. V., Khatskevich L. K. Biocontrol of *Fusarium oxysporum* and *Verticillium dahlia* on tomato and cucumber by *Biology of plant-microbe interactions. Volume 4: molecular plant-microbe interactions: new bridges between past and future (International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions (11th, 2003, Saint Petersburg, Russia))*. St. Paul, Minn., USA, 2004, pp. 315–318.
26. De Bruijn I., de Kock M. J. D., Yang M., de Waard P., van Beek T. A., Raaijmakers J. M. Genom-based discovery, structure, prediction and functional analyses of cyclic lipopeptide antibiotics in *Pseudomonas* species. *Molecular Microbiology*, 2007, vol. 63, no. 2, pp. 417–428. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2958.2006.05525.x>
27. Boronin A. M. Rhizospheric bacteria of the genus *Pseudomonas*, promoting the growth and development of plants. *Sorosovskii obrazovatel'nyi zhurnal* [Soros educational journal], 1998, no. 10, pp. 26–31 (in Russian).
28. Massoumou M., van Tuinen D., Chatagnier O., Arnould C., Brechenmacher L., Sanchez L., Selim S., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V. Medicago truncatula gene responses specific to arbuscular mycorrhiza interactions with different species and genera of Glomeromycota. *Mycorrhiza*, 2007, vol. 17, no. 3, pp. 223–234. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0099-9>
29. Shtark O. Yu., Borisov A. Yu., Zhukov V. A., Nemankin T. A., Tikhonovich I. A. Multi-legume symbiosis with beneficial soil micro-organisms: genetic and evolutionary justification for the use in adaptive crop. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological genetics], 2011, vol. 9, no. 2, pp. 80–94 (in Russian).
30. Belimov A., Dodd I., Safronova V., Shaposhnikov A., Azarova T., Marova N., Davies W., Tikhonovich I. *Rhizobacteria* that produce auxins and contain 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid deaminase amino acid concentrations in the rhizosphere and improve growth and yield of well-watered and water-limited potato (*Solanum tuberosum*). *Annals of Applied Biology*, 2015, vol. 167, no. 1, pp. 11–25. <https://doi.org/10.1111/aab.12203>
31. Posypanov G. S. Biological nitrogen. *Problems of ecology and plant protein*. Moscow, Publishing house Moscow Agricultural Academy, 1993. 272 p. (in Russian).

32. Muromtsev G. S., Butenko R. G., Tikhonenko T. I., Prokofiev M. I. *Fundamentals of agricultural biotechnology*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 384 p. (in Russian).
33. Reynders I., Vlassak K. Use of *Azospirillum brasilense* as bio-fertilizer in intensive wheat cropping. *Plant and Soil*, 1982, vol. 66, pp. 217–223.
34. Shil'nikova V. K. *Anatomy and patterns of development of nodule bacteria in symbiosis with plants and in conditions of artificial nutrient medium*. Abstract of Ph. D. diss. Moscow, 1970. 28 p. (in Russian).
35. Baldani V. L. D., Alvarez M. A. de B., Baldani J. J., Döbereiner J. Establishment of inoculated *Azospirillum* spp. in the rhizosphere and in roots of field grown wheat and sorghum. *Plant and Soil*, 1986, vol. 90, no. 1–3, pp. 35–46.
36. Sau F., Minguez M. J. Response to water stress and nitrogen-fixing faba bean. *Journal of Experimental Botany*, 1990, vol. 41, no. 9, pp. 1207–1211. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.9.1207>
37. Schnotz G. *Stickstoff-Fixierungsvermögen mehrjähriger Leguminosen des Dauergrünlandes*. Stuttgart, Grauer, 1995. 128 p.
38. Orlov V. P., Knyazeva L. D. Influence of soil moisture on the formation of nodules and harvest beans in the conditions of a pot experiment. *Byulleten' nauchno-tekhnicheskoi informatsii Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zernobobovykh i krupyanykh kul'tur* [Bulletin of scientific and technical information of the All-Union Scientific Research Institute of Legumes and Groats], 1980, no. 26, pp. 62–65 (in Russian).
39. Vorob'ev V. A. *Symbiotic nitrogen fixation and temperature*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1998. 128 p. (in Russian).
40. Rai M. K. (ed.). *Handbook of microbial biofertilizer*. New York, Haworth Press Inc., 2006. 579 p.
41. Martin P. Einfluß von Mineralstoffen auf das symbiotische N₂ – Bindungssystem bei Leguminosen. *Kali-Briefe (Büntehof)*, 1990, Bd. 20, no. 1, S. 93–110.
42. Aikio S., Ruotsalainen A. L. The modeled growth of mycotrizal plants under constant versus soil nutrient concentrations. *Mycorrhiza*, 2002, vol. 12, no. 5, pp. 257–261. <https://doi.org/10.1007/s00572-002-0178-5>
43. Yahalom E., Ocon Y., Dovrat A. *Azospirillum* effect on susceptibility to Rhizobim on nodulation and nitrogen fixation of several forage legumes. *Canadian Journal of Microbiology*, 1987, vol. 33, no. 6, pp. 510–514. <https://doi.org/10.1139/m87-085>
44. Posypanov G. S. Methodological aspects of studying the symbiotic apparatus of legumes in the field. *Izvestiya Timiryazevskoi sel'skokhozyaistvennoi akademii* [Proceedings of the Timiryazev Agricultural Academy], 1983, no. 5, pp. 17–26 (in Russian).
45. Peive Ya. V. The role of trace elements in symbiotic nitrogen fixation. *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskaya* [Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological series], 1970, no. 2, pp. 238–245 (in Russian).
46. Lazarovits G., Nowak J. *Rhizobacteria* for improvement of plant growth and establishment. *HortScience*, 1997, vol. 32, no. 2, pp. 188–192. <https://doi.org/10.21273/hortsci.32.2.188>
47. Bonartseva G. A., Myshkina V. L., Zagreba E. D. The influence of different concentrations of oxygen, sucrose and nitrate on the synthesis of *Rhizobium phaseoli* poly-beta-oxybutyrate. *Microbiologiya* [Microbiology], 1995, vol. 64, no. 1, pp. 40–43 (in Russian).
48. Ardakani M. R., Mazaheri D., Mafakheri S., Moghaddam A. Efficiency absorption of N, P, K through triple inoculation of wheat (*Triticum aestivum* L.) by *Azospirillum brasilense*, *Streptomyces* sp., *Glomus intraradices* and manure application. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2011, vol. 17, no. 2, pp. 181–192. <https://doi.org/10.1007/s12298-011-0065-7>
49. Phillips D. A. Efficiency of symbiotic nitrogen fixation in legumes. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, vol. 31, no. 1, pp. 29–49. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.000333>
50. Kamilova F., Kravchenko L. V., Shaposhnikov A. I., Makarova N., Lugtenberg B. Effect of tomato pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. radices-lycopersici and biocontrol bacterium *Pseudomonas fluorescens* WCS635 on the compositions of organic acids and sugars in tomato root exudates. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, vol. 19, no. 10, pp. 1121–1126. <https://doi.org/10.1094/mpmi-19-1121>
51. Tikhonovich I. A. The use of macrosymbiont genetic factors to increase the efficiency of biological nitrogen fixation. *Biologicheskii azot v sel'skom khozyaistve SSSR: sbornik statei* [Biological nitrogen in agriculture of the USSR: collection of articles]. Moscow, 1989, pp. 166–181 (in Russian).

Информация об авторе

Куликов Ярослав Константинович – д-р биол. наук, профессор. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kulikova22@mail.ru

Information about the author

Yaroslav K. Kulikov – D. Sc. (Biol.), Professor. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kulikova22@mail.ru