

УДК: 581.1:579.2

## **РИЗОСФЕРНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ КАК ФАКТОР РЕГУЛИРОВАНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНОГО СИМБИОЗА**

**Н.Н. МЕЛЬНИКОВА, Л.М. МИХАЛКИВ, С.В. ОМЕЛЬЧУК, С.К. БЕРЕГОВЕНКО**

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины  
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17  
e-mail: mnn\_knu@ukr.net*

В обзоре обобщены литературные данные о свойствах ризосферных микроорганизмов, определяющих их ростстимулирующий потенциал, а также регуляторное влияние на формирование и функционирование бобово-ризобияльного симбиоза. Способность ризобактерий к мобилизации минеральных элементов, азотфиксации, продуцированию ферментов и биологически активных веществ, индукции системной устойчивости, смягчению действия биотических и абиотических неблагоприятных факторов лежит в основе их прямого и косвенного многовекторного влияния на рост и развитие растений, формирование и функционирование микробных популяций ризосферы, а также плодородие почвы — составляющих, необходимых для эффективного взаимодействия микро- и макросимбионтов. Участие ризосферных микроорганизмов во многих процессах, происходящих в прикорневой зоне, позволяет рассматривать микробное сообщество, образующееся вблизи корневой системы бобовых растений, как фактор регулирования формирования бобово-ризобияльного симбиоза, прежде всего на ранних этапах. Понимание значения отдельных свойств ризобактерий в развитии симбиотических взаимоотношений между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями, а также установление особенностей клубенькообразования, азотфиксации, формирования биомассы и урожая макроорганизма под воздействием прикорневой микрофлоры дает возможность создавать полифункциональные микробные композиции направленного действия для использования в сельскохозяйственном производстве при выращивании бобовых и зернобобовых культур в контексте устойчивого развития.

*Ключевые слова:* бобовые растения, ризосферные микроорганизмы, ризобии, ростстимулирующие свойства, симбиоз.

Симбиоз бобовых растений и клубеньковых бактерий является мощным источником биологического азота благодаря способности бобово-ризобияльных симбиотических систем превращать молекулярный азот атмосферы в доступные для растений азотные соединения. В ходе развития симбиотического партнерства происходит тесное высокоспецифичное взаимодействие между бобовыми растениями и ризобиями, вовлекающее ряд биологических процессов и сигнальных ме-

таболитов [1—3], в результате чего на корнях растений формируются клубеньки, в которых трансформированные в бактериоды клубеньковые бактерии осуществляют восстановление азота. Симбиотическое кооперирование, включая преинфекционный этап, характеризуется высокой чувствительностью к действию абиотических и биотических факторов окружающей среды. Например, недостаточное водообеспечение (30 % полной влагоемкости) приводит к снижению количества и массы клубеньков, а также их азотфиксирующей активности [4], а высокие концентрации NaCl негативно влияют на формирование клубенькового аппарата и массы растений [5]. Замедлять клубенькообразование и снижать азотфиксирующую активность симбиотических бобово-ризобиальных систем могут неблагоприятные температурные условия окружающей среды [6], кислотность почвы [6], недостаток макро- и микроэлементов [6, 7]. Вместе с тем развитие бобово-ризобиального симбиоза зависит и от растительных экссудатов, выделяемых семенами и корнями [8, 9], активности многочисленных почвенных микроорганизмов [10, 11], а также присутствия в ризосфере макросимбионта беспозвоночных животных [12]. Важно отметить, что неблагоприятные факторы окружающей среды могут вызывать изменения в метаболизме и протекании важных жизненных процессов, тесно связанных со способностью к формированию бобово-ризобиальных мутуалистических взаимоотношений у обоих симбиопартнеров [13—16].

Функционирование почвенной микрофлоры — один из наиболее важных факторов, влияющих на растительный организм. В течение жизненного цикла растения, в том числе и бобовые, вступают во взаимодействие с большим количеством микроорганизмов, среди которых особое место занимают ризосферные — бактерии, грибы, актиномицеты, водоросли, простейшие, относящиеся к разным таксономическим группам. Они формируют микробиом прикорневой зоны растений. При этом фитопатогенные бактерии и грибы, поражая растительные ткани, замедляют ростовые процессы в них [17]. Другие ризосферные микроорганизмы, наоборот, положительно влияют на развитие растений [10], способствуя накоплению вегетативной массы [18], повышению продуктивности [19], улучшению качества семян [20] и др. Кроме того, ризобактерии могут оказывать действие на представителей других видов и родов микрофлоры ризосферы [21].

В обзоре мы постарались акцентировать внимание на свойствах ризосферных микроорганизмов и их биологической активности, позволяющих рассматривать прикорневую микрофлору растений не только с точки зрения ростстимулирующего действия ризобактерий, но и в качестве фактора регуляции формирования бобово-ризобиального симбиоза.

**Свойства ризосферных микроорганизмов и их значение в формировании бобово-ризобиального симбиоза.** Бобово-ризобиальный симбиоз, представляющий собой азотфиксирующую систему, включает два главных компонента: растительный и бактериальный, функциональная активность которых обеспечивает эффективность растительно-

микробных взаимоотношений. Влияние ризосферной микрофлоры на растения осуществляется с помощью прямых и косвенных механизмов. Прямое действие заключается, например, в улучшении питания растений и активизации ростовых процессов за счет продуцирования биологически активных веществ и регулирования уровня фитогормонов. Косвенное влияние связано, прежде всего, с подавлением активности фитопатогенов и индуцированием системной устойчивости у растений. Ризобактерии играют также важную роль в защите макроорганизма от действия абиотических стрессовых факторов [22] и улучшении физико-химических свойств почвы [23].

Кроме кислорода, диоксида углерода и воды для поддержания жизнедеятельности растительного организма необходимы минеральные вещества. К главным элементам питания растений относятся макроэлементы (азот, фосфор, калий, магний, кальций и др.), среди которых ключевыми являются азот, фосфор и калий. Важную роль в обеспечении многих физиологических процессов играют также микроэлементы (железо, молибден, кобальт, медь, цинк и др.) [24]. Большие количества фосфора и калия сосредоточены в почве и литосфере, а азота — в земной атмосфере. Вместе с тем они находятся в недоступной для питания растений форме и могут быть использованы только после мобилизации из природных резервуаров, в том числе при участии почвенных микроорганизмов [25, 26]. Большая часть микроэлементов почвы также представлена неподвижными формами [27].

Азот имеет огромное значение в жизни растений. Он влияет на площадь листовой поверхности, увеличивая ее, а также активизирует формирование вегетативной массы, улучшает качество семян и поглощение других минеральных элементов, способствует накоплению продуктов фотосинтеза. Этот элемент является строительным материалом белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла и фитогормонов. Его дефицит ведет к замедлению ростовых процессов, хлорозу, уменьшению количества белка в тканях растения [28]. Значительная роль в обеспечении растений азотом принадлежит почвенным микроорганизмам, среди которых отдельную группу составляют симбиотические и несимбиотические азотфиксаторы. Недостаток азота [29], как и его высокая концентрация в субстрате выращивания бобовых культур [30], могут воздействовать на развитие симбиотических азотфиксирующих систем. Исследования слабоэффективных симбиотических ассоциаций подтверждают важность азота при формировании бобово-ризобиального симбиоза [29]. Некоторое количество азотных соединений, так называемая стартовая доза, особенно необходимо на ранних этапах развития симбиоза, поскольку в этот период происходит активизация биосинтетических процессов в растительных клетках, а поступления биологического азота за счет азотфиксации в бактероидах еще нет. Свободноживущие микроорганизмы прикорневой зоны обладают способностью восстанавливать молекулярный азот атмосферы, формируя в ризосфере пул доступных азотных соединений, которые могут быть использованы бобовыми растениями для роста и развития, а также для компенсации затрат, понесенных на установление симбиотических отношений с клубеньковыми бакте-

риями. К наиболее часто встречающимся несимбиотическим микроорганизмам ризосферы, обладающим азотфиксирующей активностью, принадлежат бактерии родов *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter* и др. [22, 31, 32]. Нитрификаторы и денитрификаторы, трансформирующие азот в почве [33], также могут косвенно влиять на развитие бобово-ризобиального симбиоза.

Как и азот, фосфор относится к наиболее востребованным минеральным элементам. Он входит в состав нуклеиновых кислот, фосфолипидов, АТФ, а также принимает участие в регуляции разных метаболических процессов, включая энергетический обмен, влияет на рост и развитие растений [34, 35]. Литературные данные свидетельствуют, что в условиях симбиотрофного питания азотом бобовые растения нуждаются в большом количестве фосфора, что связано с интенсивным использованием АТФ при восстановлении азота [36, 37]. Вместе с тем фосфор необходим для формирования клубеньков ризобиями. Его дефицит влияет на нодуляционную активность ризобий [38]. Продуцирование ризосферной микрофлорой метаболитов, снижающих уровень рН окружающей среды, например органических кислот, является одним из механизмов, с помощью которого происходит мобилизация фосфора из труднорастворимых соединений [25, 39]. Было показано, что ризобактерии, в том числе и ризобии, способны растворять труднодоступные органические фосфаты, выделяя ферменты фосфатазы [25, 40, 41]. Везикулярно-арбускулярные грибы увеличивают содержание фосфора в тканях растений не только путем повышения растворимости соединений фосфора, но и за счет увеличения площади поглощения корневой системы [42]. Бациллы, псевдомонады, азотобактер, везикулярно-арбускулярные грибы — наиболее известные виды ризосферных микроорганизмов, характеризующиеся высокой активностью минерализации нерастворимых фосфорных соединений [43, 44].

Калий — третий по значимости минеральный элемент, который необходим растениям для развития. Он не является составной частью метаболитов растений, но играет важную роль в ряде процессов, обеспечивающих жизнедеятельность макроорганизма, в частности, осмоадаптации, активизации ферментов, фотосинтезе, флоэмном транспорте [45, 46]. Его нехватка влечет за собой замедление роста, особенно корневой системы, снижение урожая, повышение чувствительности к болезням и абиотическим стрессам [26]. Установлено, что калий влияет на ростовую активность ризобий, клубенькообразование и азотфиксирующую активность бобово-ризобиального симбиоза [47, 48]. Многие бактерии прикорневой зоны растений, например бактерии родов *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Acidithiobacillus*, *Bacillus*, *Raenibacillus* и грибы *Aspergillus*, могут высвободить соединения калия из минералов, входящих в состав почвы [49—52, 53], преимущественно за счет продуцирования органических кислот [53, 54].

Выделяя в окружающую среду сидерофоры, представляющие собой органические низкомолекулярные соединения с хелатирующей способностью или органические кислоты, прикорневая микрофлора растений повышает биодоступность железа и других микроэлементов

[55], огромная значимость которых для роста и развития растений [56, 57], а также формирования и функционирования симбиотических азотфиксирующих систем описана в ряде обзоров [48, 58]. Микроэлементы входят в состав органических молекул и могут действовать, в том числе, как активаторы ферментов и переносчики электронов, принимая участие в жизненно важных процессах, происходящих в растении [59]. Бор, кобальт и марганец влияют, главным образом, на формирование клубеньков, тогда как медь, железо, молибден и никель в составе ключевых белков и ферментов необходимы для азотфиксации [48]. Сидерофоры играют важную роль в биоконтроле фитопатогенов [60]. Активно продуцируют сидерофоры ризосферные микроорганизмы родов *Bacillus*, *Streptomyces*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Azotobacter*, *Agrobacterium* и др. [55]. Ризобактерии, выделяющие сидерофоры, могут ингибировать рост ризобий за счет индуцированного этими метаболитами недостатка железа [61].

Было показано, что прикорневая микрофлора наряду с мобилизацией макро- и микроэлементов может влиять на мембранные процессы в клетках корня, например, увеличивая выброс протонов в окружающую среду, что ведет к улучшению питания растений [62]. Ризобактерии также способны стимулировать накопление минеральных элементов в растительных тканях [19].

Многочисленные исследования свидетельствуют о значительной роли фитогормонов в регуляции важнейших физиологических процессов, протекающих в растениях, в частности роста и развития, прорастания семян, устойчивости растительного организма к действию стрессовых факторов и т. д. [63—67]. Многие ризосферные микроорганизмы, в том числе и патогенные, могут синтезировать фитогормоны разных классов [68]. Наиболее известными продуцентами ростстимулирующих веществ являются бактерии родов *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Bacillus* [68, 69]. Выделяя фитогормоны, ризобактерии могут влиять непосредственно на рост и развитие растений [69] или опосредованно, изменяя содержание эндогенных веществ с фитогормональной активностью в тканях растительного организма [70]. Формирование симбиотических отношений между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями также происходит при участии фитогормонов, которые воздействуют на разные процессы, сопряженные с развитием симбиоза и, прежде всего, на клубенькообразование [71, 72]. При этом фитогормоны ауксины, цитокинины и стриголактоны положительно влияют на органогенез клубеньков, тогда как гиббереллины, этилен, абсцизовая и жасмоновая кислоты угнетают их формирование [73]. Однако в ряде исследований высказывалось предположение о том, что фитогормоны ризобактерий не являются ключевым фактором в развитии растений [74] и формировании бобово-ризобиального симбиоза [10, 75]. Показано, что количество фитогормонов в культуральной среде ризобактерий не имеет тесной связи с активностью прорастания семян и формирования проростков сои [74]. Ризосферные микроорганизмы могут синтезировать и другие вещества, принимающие регуляторное

участие на разных этапах онтогенеза растений. Фенилуксусная и 4-гидроксифенилуксусная кислоты, выделяемые бациллами [76], индуцируют формирование корней растений и системную устойчивость к действию растительных грибных патогенов [77]. *Nod*-факторы, выделяемые клубеньковыми бактериями в ответ на действие растительных флавоноидов и играющие значительную роль при формировании бобово-ризобияльного симбиоза [78], также обладают ростстимулирующим эффектом по отношению к бобовым и небобовым растениям [79]. Показана связь между активацией ростовых процессов у растений и витаминами, продуцируемыми ризобактериями [80, 81].

Ферменты ризосферных микроорганизмов, например хитиназы, протеазы и глюканы, наряду с другими факторами имеют огромное значение в биоконтроле фитопатогенов и повышении плодородия почвы [22, 82], улучшают формирование вегетативной массы растений. Характерной особенностью некоторых представителей прикорневой микрофлоры является способность синтезировать вещества, ингибирующие рост болезнетворных бактерий, например антибиотики [83–86], а также ряд летучих соединений, в частности спирты, бутиролактоны, аммиак и другие [87], которые также негативно влияют на ростовую активность патогенных микроорганизмов. Антагонистической активностью по отношению к фитопатогенам обладают многие микроорганизмы почвы, в частности бактерии родов *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium* и другие [88–90]. Индукция системной устойчивости у растений к патогенам и повышение стрессоустойчивости к абиотическим факторам окружающей среды являются важным элементом ростстимулирующего действия ризобактерий. Микроорганизмы прикорневой зоны снижают заболеваемость растений, запуская процессы [91, 92] формирования многоуровневой защиты макроорганизма [84, 93], вовлекая при этом вещества-элиситоры, такие как сидерофоры, липополисахариды, ацетонин и другие соединения [86, 94, 95].

Вместе с тем ризобактерии с помощью разных механизмов могут смягчать повреждающее действие факторов неживой природы, например, продуцируя полисахариды, которые удерживают влагу в прикорневой зоне [96], принимают участие в структурировании почвы и нивелируют действие солевого стресса [97], а также утилизируя тяжелые металлы [98] или индуцируя синтез ряда веществ, связанных с системой защиты растений [22, 99]. Активность синтеза клубеньковыми бактериями трегалозы, которая известна как осмопротектор, коррелирует с уровнем клубенькообразования и азотфиксации, а также ростовыми процессами у макросимбионта в условиях недостаточного водообеспечения [100]. Показано, что трегалоза в инокулированных ризобиями корневых волосках сои имеет бактериальное происхождение, что может указывать на вероятность осмотического стресса, который испытывают клубеньковые бактерии, находясь на поверхности корня или внутри формирующейся инфекционной нити [101]. Ростстимулирующие ризобактерии [102], которые аккумулируют этот дисахарид и другие осмолиты, населяя ткани бобовых [103, 104] и небобовых [103], повышают устойчивость растений к засухе,

активизируя рост и развитие [105]. Некоторые ризосферные бактерии [106, 107] могут улучшать рост корней и смягчать действие стрессоров [106], в том числе и благодаря способности синтезировать диамины, например кадаверин. 4-Аминобутилкадаверин и полиамин гомоспермидин были обнаружены в бактериоидах корневых клубеньков, сформированных в условиях солевого стресса [108], что может свидетельствовать о важности этих веществ для симбиоза. Литературные данные также акцентируют внимание на роли полиаминов в повышении устойчивости растений к действию разнообразных факторов окружающей среды [109]. Некоторым почвенным бактериям при действии на них низких температур присуща способность к выделению в окружающую среду так называемых антифризных белков, которые обеспечивают выживание микроорганизмов и поддерживают их активность [110, 111].

Исследования последних лет показали огромное значение этилена в разных физиологических процессах, происходящих в растительном организме, в частности этот фитогормон регулирует рост и развитие растений [112], влияет на синтез ауксина и других фитогормонов [113], на экспрессию генов защитных белков растений [114]. Вместе с тем этилен играет важную роль при формировании бобово-ризобиального симбиоза [115]. Однако некоторые ризосферные микроорганизмы, например представители родов *Pseudomonas* [116], *Azotobacter* [117], *Enterobacter* [118] с помощью фермента 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат (АЦК) деаминазы способны снижать уровень этилена в растениях [119], стимулируя развитие клубеньков [120]. При этом прекурсор этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота, который выделяется семенами и корневой системой растений, трансформируется деаминазой, вследствие чего усиливается выведение карбоксилата и снижается его концентрация в корнях [121]. Регулируя уровень этилена в растениях с помощью АЦК деаминазы, ризобактерии могут смягчать действие абиотических стрессов [116].

Некоторые биологически активные вещества, выделяемые ризосферными микроорганизмами в окружающую среду, принимают участие в формировании микробного сообщества прикорневой зоны, являясь частью непрямого механизма влияния на активность ростовых процессов у растений и развитие бобово-ризобиального симбиоза. С помощью бактериоцинов одни виды и штаммы ризосферных микроорганизмов, включая ризобии, могут ингибировать рост других, конкурируя за жизненное пространство [122, 123]. Способность синтезировать бактериоцины присуща бациллам [124], азоспириллам [122], псевдомонадам [125], ризобиям [123]. Бактериотоксины играют роль в формировании микробных популяций ризосферы и развитии бобово-ризобиального симбиоза, повышая конкурентоспособность некоторых представителей прикорневой микрофлоры [126]. Лектины ризобактерий также играют важную роль в формировании микробного сообщества ризосферы и развитии симбиотических отношений между бобовыми и ризобиями. Так, микробные лектины могут задерживать рост сапрофитных и фитопатогенных почвенных бактерий, предположительно за счет нарушения функционирования

мембраны последних [127], связывать полисахаридные комплексы бактериальных клеток, внося вклад в развитие ассоциаций микроорганизмов [128], участвовать в адгезии микробных клеток, выполняя функцию адгезинов [129, 130]. Показано, что углеводсвязывающие белки пенибацилл [131] и ризобий [132] обладают протеолитической активностью. Эти бактериальные лектины способны влиять на степень деградации целлюлозы в клетках корней и повышать активность  $\beta$ -глюкозидазы клеточных стенок [131], протеаз и сукцинатдегидрогеназы в случае инкубации с ними корней растений [133], что может способствовать растительно-микробному взаимодействию. Показана роль лектинов ризобактерий как стабилизаторов ферментов, обеспечивающих работу этих белковых молекул в неблагоприятных условиях окружающей среды [134]. Как известно  $\beta$ -глюкозидаза и другие энзимы, поступающие в ризосферу в результате жизнедеятельности живых организмов, прежде всего растений, бактерий и грибов, принимают участие во многих процессах, происходящих в почве в целом и ризосфере в частности, обеспечивая ее функциональность [82].

Выделяемые грамтрицательными почвенными бактериями N-ацилгомосеринлактоны и циклические пептиды у грамположительных микроорганизмов [135] принимают участие в регуляции экспрессии генов, способствующих развитию микробных популяций. Кроме того, ацилгомосеринлактоны симбиотических и патогенных бактерий могут влиять на синтез белков в корнях бобовых растений [136], устьичную проводимость и транспирацию [137], а также другие важные жизненные процессы у растений [135]. Они играют роль в регуляции синтеза клубеньковыми бактериями экзополисахаридов [138] — углеводных полимеров, значение которых в формировании бобово-ризобиального симбиоза хорошо известно [78]. Другие биологически активные вещества, синтезируемые ризобактериями, также имеют значение в формировании микробного сообщества прикорневой зоны. Так, азоспириллы, продуцируя индолилуксусную кислоту, стимулируют ростовую активность микроводорослей *Chlorella vulgaris* Beij. [63]. Увеличение численности микробных клеток *Flavobacterium johnsoniae* наблюдалось при использовании пептидогликана бацилл [139]. Влияя на кислотность окружающей среды, например при мобилизации фосфора, ризобактерии могут регулировать синтез *Nod*-факторов ризобиями [16]. Вместе с тем трансформация ризосферными микроорганизмами органических и неорганических соединений почвы, а также продуцирование ими антибиотиков, о чем было упомянуто выше, является важным элементом поддержания физиологической активности ризосферной микрофлоры.

Формирование и функционирование микробного сообщества прикорневой зоны растений, в том числе и бобовых, в значительной мере зависит от поступления в ризосферу питательных веществ и биологически активных соединений в составе семенных и корневых экссудатов [9, 78, 140]. В свою очередь, микроорганизмы ризосферы могут влиять на активность экссудации растениями метаболитов [141, 142] и, соответственно, определять ростовые параметры макроорга-



низма, а также характер развития симбиотических растительно-микробных систем.

Таким образом, с помощью ростстимулирующих соединений и антибиотических веществ, а также за счет участия в трансформации минеральных элементов, активизации защитных реакций, нивелирующих негативное воздействие биотических и абиотических стрессоров, и других процессов ризосферные микроорганизмы, в том числе и ризобии как ростстимулирующие бактерии [143, 144], улучшают развитие бобовых растений и микробных популяций прикорневой зоны, что является важным фактором, обеспечивающим установление эффективного бобово-ризобияльного симбиоза.

**Особенности формирования и функционирования бобово-ризобияльного симбиоза при участии ризосферных микроорганизмов.** Ризосферные микроорганизмы, обладающие ростстимулирующими свойствами, играют важную роль в установлении и функционировании азотфиксирующего симбиоза между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями. Интродукция ризобактерий в прикорневую зону макросимбионта в монокультуре или в смешанных композициях с ризобиями может существенным образом влиять на различные физиологические и морфологические аспекты формирования бобово-ризобияльной симбиотической системы, связанные непосредственно с образованием клубеньков и азотфиксирующего аппарата, развитием бобового растения и популяции клубеньковых бактерий. Например, псевдомонады повышали азотфиксирующую активность бобово-ризобияльного симбиоза люцерны, скорость выделения  $N_2$  и поглощения корнями фосфора и калия, а также стимулировали накопление биомассы и белка растениями [145]. Бактерии *Pseudomonas* sp. FM7d и *Bacillus* sp. M7c улучшали развитие корневой системы люцерны [44]. Разные виды псевдомонад и бациллы в составе бинарных композиций с ризобиями стимулировали рост растений голубиногороха, клубенькообразование и ферментативную активность, в то время как азотобактер и азоспириллы не оказывали такого эффекта [146]. Азоспириллы влияли на перераспределение клубеньков на главном корне люцерны, стимулировали развитие корневых волосков [147]. Показано, что свободноживущие азотфиксирующие ризобактерии, интродуцированные в ризосферу бобового растения вместе с ризобиями, способствовали увеличению содержания хлорофилла в листьях сесбании [148]. Кроме того, внесение в инокулюм *Bradyrhizobium japonicum* бактерий рода *Serratia* привело к увеличению урожая зерна сои и содержания в нем белка [149]. Ризобактерии *Bacillus subtilis* OSU-142 и *Bacillus megaterium* M-3 способствовали повышению урожая зерна нута почти в 2 раза по сравнению с клубеньковыми бактериями [150]. Везикулярно-арбускулярные грибы в составе бинарных бактериальных композиций при инокуляции ими бобовых растений также оказывали положительный эффект на развитие симбиотических растительно-микробных отношений [151, 152].

Влияние ризобактерий на установление симбиопартнерства начинается с момента прорастания семян и формирования проростков бобовыми растениями. Уже в этот период происходит активное

взаимодействие между растением, ризобиями и микрофлорой прикорневой зоны. Стимуляция ростовых процессов ризосферными микроорганизмами на ранних этапах онтогенеза, особенно в неблагоприятных условиях окружающей среды [153], обеспечивает развитие здорового растения, формирующего эффективный бобово-ризобийный симбиоз [154]. В ряде исследований показано, что улучшение клубенькообразования, а именно увеличение количества и массы клубеньков, может быть обусловлено положительным влиянием ризосферных микроорганизмов разных родов и видов на развитие корневой системы [155]. Прослеживается определенная связь также между разрастанием латеральных корней, активностью образования клубеньков на корнях фасоли и увеличением популяции интродуцированных ризобий [156]. Активной колонизации ризосферы бобовых растений клубеньковыми бактериями способствуют ризобактерии, обладающие антибиотической активностью [157].

Следует отметить, что проявление ростстимулирующего действия ризосферными микроорганизмами при формировании бобово-ризобийного симбиоза может быть ограничено определенным периодом развития растения. Так, положительный эффект совместной обработки фасоли бактериями *Rhizobium tropici* CIAT 899 и *Bacillus* sp. СЕСТ 450 наблюдался на протяжении последних этапов культивирования растений [158]. В другом случае при использовании бинарных бактериальных культур, в состав которых кроме ризобий входили штаммы азотобактера, бацилл, энтеробактера и псевдомонад, существенное повышение урожая люцерны было отмечено только в первый год роста растений [159].

Важным фактором, влияющим на формирование эффективного симбиотического аппарата, является комплементарность в системе бобовое растение—клубеньковые бактерии—ризосферные микроорганизмы [78, 160—162], которая обеспечивает наибольший ростстимулирующий эффект. Было показано, что не всегда ризобактерии положительно влияют на развитие бобово-ризобийного симбиоза. Например, обработка семян фасоли смешанной культурой ризобий и микроорганизмами рода *Agrobacterium*, изолированными из клубеньков, не приводила к увеличению нодуляции и урожая растений [163]. Ризобактерии *Bacillus* sp. СЕСТ 450 ингибировали ростовые процессы корней сои и уменьшали клубенькообразование [158].

Физико-химические свойства почвы также могут определять характер формирования и функционирования симбиотических систем при участии ризобактерий [164]. При воздействии неблагоприятных факторов окружающей среды на бобово-ризобийный симбиоз, в том числе и фитопатогенов, ризобактерии, обладающие устойчивостью к действию стрессоров, улучшают развитие макроорганизма, активизируют клубенькообразование, а также повышают уровень азотфиксации симбиотических систем и урожайность бобовых растений [150, 165]. Улучшение ростовых параметров макроорганизма и активизация клубенькообразования в условиях стресса может быть связана с влиянием ризобактерий на архитектуру корневой системы бобового растения (длину, площадь поверхности и объем корня) [166], а также поглотительную способность корня [167].

Ризосферные микроорганизмы могут по-разному влиять на формирование бобово-ризобиального симбиоза в присутствии других представителей прикорневой микрофлоры. Например, бактерии *B. megaterium*, *Kurthia* sp., *Pseudomonas diminuta* при двойной или тройной смешанной с *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae* инокуляции чечевицы в разной степени стимулировали клубенькообразование и увеличивали содержание азота в зерне и надземной части растения [168]. Некоторые ризобактерии в смешанной культуре обладают синергичным действием на симбиоз [146, 168], в то время как другие проявляют значительную ростстимулирующую активность только в монокультуре [159]. Литературные данные указывают на то, что одним из возможных путей улучшения формирования и функционирования бобово-ризобиального симбиоза является способность ризобактерий повышать нодуляционную активность ризобий [146]. Ростстимулирующее действие ризосферной микрофлоры на развитие растительно-микробной симбиотической системы в значительной мере определяется количеством ризобактерий того или иного вида в прикорневой зоне и соотношением разных видов микроорганизмов [18]. Некоторые ризобактерии при их интродукции в ризосферу бобового растения могут стимулировать клубенькообразование аборигенной почвенной популяцией ризобий [150] или воздействовать на активность и количество других групп микроорганизмов, в частности азотфиксирующих бактерий, актиномицетов, а также на ферментативную активность почвы [169], влияя на эффективность бобово-ризобиального симбиоза.

Следует отметить, что микроорганизмы прикорневой зоны в ходе формирования симбиоза при их участии снижают потребность растений в минеральных удобрениях. Так, внесение бактерий *Azotobacter chroococcum* AZ1 и *B. megaterium* var. *phosphaticum* VM3 в инокулюм *R. leguminosarum* bv. *phaseoli* ARC 301 способствовало улучшению роста растений фасоли, клубенькообразованию и повышению азотфиксирующей активности симбиоза при использовании 25 % рекомендованной нормы минеральных удобрений (NPK) [170]. Сходное действие ризосферных микроорганизмов наблюдалось при выращивании фасоли в холодных условиях высокогорья [171].

**Заключение.** Микроорганизмы, населяющие ризосферу, находятся в тесной взаимосвязи с растением, формируя микробное сообщество при участии сигнальных молекул и питательных веществ, выделяемых макроорганизмом. В свою очередь, прикорневая микрофлора создает благоприятные условия для роста и развития растений, улучшая их питание за счет мобилизации макро- и микроэлементов из труднорастворимых соединений, азотфиксации, а также увеличивая поглотительную способность корневой системы. Биологически активные вещества ризобактерий, и в первую очередь фитогормоны, принимают участие в активизации ростовых процессов в тканях растений и изменении уровня эндогенных рострегулирующих соединений. Опосредованное влияние ризосферных микроорганизмов на растения обусловлено прежде всего их антагонистическим действием по отношению к фитопатогенам и модулированием негативного эффекта неблагоприятных факторов окружающей среды абиотической при-

роды. Отдельно следует сказать о способности микрофлоры прикорневой зоны индуцировать системную устойчивость и улучшать физико-химические характеристики почвы. Как правило, ризобактерии обладают рядом свойств, обеспечивающих ростстимулирующий эффект, что дает им возможность действовать разнонаправленно, а именно: влиять на рост и развитие растений, формирование и функционирование прикорневого микробного сообщества, а также улучшать плодородие почвы. При этом эффективность растительно-микробной системы зависит от наличия не только прямой, но и обратной связи между ее участниками, например в случае изменения характера корневой экссудации.

Ризосферные микроорганизмы играют важную роль в ходе развития симбиотических отношений между бобовыми растениями и клубеньковыми бактериями. С одной стороны, они могут стимулировать прорастание семян и улучшать формирование вегетативной массы растений, обеспечивая продуцирование и накопление энергетически ценных соединений для образования симбиотического аппарата, с другой — ризобактерии способны влиять на активность симбиотических азотфиксаторов, создавая благоприятные условия для их жизнедеятельности с помощью разных механизмов. Литературные данные указывают на то, что положительный эффект ризобактерий связан с их прямым и опосредованным действием на разные процессы, лежащие в основе формирования и функционирования бобово-ризобиального симбиоза, результатом чего являются активизация клубенькообразования и азотфиксации, увеличение массы растений и их урожайности. При этом основное влияние прикорневой микрофлоры сосредоточено на ранних этапах становления и функционирования бобово-ризобиального симбиоза.

Несмотря на значительный прогресс в изучении роли ризосферных микроорганизмов в формировании растительно-микробных симбиотических отношений, остается еще много вопросов, ответы на которые расширят наши представления о механизмах взаимодействия бобовых растений, ризобактерий и клубеньковых бактерий. Еще недостаточно изучены значение микрофлоры прикорневой зоны на поздних этапах становления бобово-ризобиального симбиоза, механизмы взаимодействия ризосферных микроорганизмов с растением и ризобиями, а также другие вопросы.

Выявление особенностей развития бобово-ризобиальных симбиотических систем при участии ризобактерий дает возможность направленного создания микробных культур и их использования при выращивании бобовых и зернобобовых с целью повышения урожая растений, что особенно важно сегодня в контексте достижения целей устойчивого развития отдельных стран и в планетарном масштабе.

#### REFERENCES

1. Brewin, N.J. (1991). Development of the legume root nodule. *Annu. Rev. Cell Biol.*, 7, pp. 191-226. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.cb.07.110191.001203>
2. Hadri, A.-E., Spaink, H.P., Bisseling, T. & Brewin, N.J. (1998). Diversity of root nodulation and rhizobial infection processes. In *The Rhizobiaceae* (pp. 347-360), Dordrecht: Kluwer.

3. Hirsch, A.M. (1992). Developmental biology of legume nodulation. *New Phytol.*, 122, No. 2, pp. 211-237. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb04227.x>
4. Melnyk, V.M. & Kots, S.Ya. (2015). Formation and functioning of the symbiotic systems soybean-*Bradyrhizobium japonicum* under drought. *Fiziol. rast. genet.*, 47, No. 6, pp. 483-490 [in Ukrainian].
5. Tu, J.C. (1981). Effect of salinity on rhizobium-root-hair interaction, nodulation and growth of soybean. *Can. J. Plant Sci.*, 61, No. 2, pp. 231-239. doi: <https://doi.org/10.4141/cjps81-035>
6. Zahran, H.H. (1999). Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 63, No. 4, pp. 968-989.
7. Brear, E.M., Day, D.A. & Smith, P.M.C. (2013). Iron: an essential micronutrient for the legume-rhizobium symbiosis. *Front Plant Sci.*, 4, p. 359. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00359>
8. Li, B., Li, Y.Y., Wu, H.M., Zhang, F.F., Li, C.J., Li, X.X., Lambers, H. & Li, L. (2016). Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N<sub>2</sub> fixation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 113, No. 23, pp. 6496-6501. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1523580113>
9. Mel'nikova, N.N. & Omel'chuk, S.V. (2009). Effect of legume seed exudates on the formation of Rhizobium-legume symbiosis. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 45, No. 3, pp. 297-302. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683809030107>
10. Srinivasan, M., Holl, F.B. & Petersen, D.J. (1996). Influence of indoleacetic-acid-producing *Bacillus* isolates on the nodulation of *Phaseolus vulgaris* by *Rhizobium etli* under gnotobiotic conditions. *Can. J. Microbiol.*, 42, No. 10, pp. 1006-1014. doi: <https://doi.org/10.1139/m96-129>
11. Sindhu, S.S., Sunita Suneja, Goel, A.K., Parmar, N. & Dadarwal, K.R. (2002). Plant growth promoting effects of *Pseudomonas* sp. on co-inoculation with *Mesorhizobium* sp. cicer strain under sterile and «wilt sick» soil conditions. *Appl. Soil Ecol.*, 19, No. 1, pp. 57-64. doi: [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00176-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00176-7)
12. Kimenju, J.W., Karanja, N.K. & Macharia, I. (1999). Plant parasitic nematodes associated with common bean in Kenya and the effect of meloidogyne infection on bean nodulation. *Afr. Crop Sci. J.*, 7, No. 4, pp. 503-510. doi: <https://doi.org/10.4314/acsj.v7i4.27744>
13. Canarini, A., Merchant, A. & Dijkstra, F.A. (2016). Drought effects on *Helianthus annuus* and *Glycine max* metabolites: from phloem to root exudates. *Rhizosphere*, 2, pp. 85-97. doi: <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2016.06.003>
14. Amira, M.S. & Qados, Abdul. (2011). Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.). *J. Saudi Soc. Agric. Sci.*, 10, No. 1, pp. 7-15. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jssas.2010.06.002>
15. Abreu, I., Cerda, M.E., de Nanclares, M.P., Baena, I., Lloret, J., Bonilla, I., Bolanos, L. & Reguera, M. (2012). Boron deficiency affects rhizobia cell surface polysaccharides important for suppression of plant defense mechanisms during legume recognition and for development of nitrogen-fixing symbiosis. *Plant Soil*, 361, No. 1-2, pp. 385-395. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1229-0>
16. Moron, B., Soria-Diaz, M.E., Ault, J., Verroios, G., Noreen, S., Rodriguez-Navarro, D.N., Gill-Serrano, A., Thomas-Oates, J., Megias, M. & Sousa, C. (2005). Low pH changes the profile of nodulation factors produced by *Rhizobium tropici* CIAT899. *Chem. Biol.*, 12, No. 9, pp. 1029-1040. doi: <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2005.06.014>
17. Bagnasco, P., De La Fuente, L., Gualtieri, G., Noya, F. & Arias, A. (1998). Fluorescent *Pseudomonas* spp. as biocontrol agents against forage legume root pathogenic fungi. *Soil Biol. Biochem.*, 30, No. 10-11, pp. 1317-1322. doi: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00003-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00003-0)
18. Mel'nikova, N.N., Bulavenko, L.V., Kurdish, I.K., Titova, L.V. & Kots S.Ya. (2002). Formation and function of the legume-rhizobium symbiosis of soybean plants while introducing bacterial strains from the genera *Azotobacter* and *Bacillus*. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 38, No. 4, pp. 368-372. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1016291207590>
19. Shabayev, P. (2015). Response of legumes to co-inoculation with nodule bacteria and plant growth promoting rhizobacteria. *Int. J. Sci. Technol.*, 5, No. 9. Retrieved from <https://pdfs.semanticscholar.org/dbee/26ac0b956c4b3593e4b7515ab871dea9e3ad.pdf>
20. Yadegari, M., Rahmani, H.A., Noormohammadi, G. & Ayneband, A. (2008). Evaluation of bean (*Phaseolus vulgaris*) seeds inoculation with *Rhizobium phaseoli* and plant growth

- promoting rhizobacteria on yield and yield components. *Pak. J. Biol. Sci.*, 11, No. 15, pp. 1935-1939. doi: <https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.1935.1939>
21. Holguin, G. & Bashan, Y. (1996). Nitrogen-fixation by *Azospirillum brasilense* Cd is promoted when co-cultured with a mangrove rhizosphere bacterium (*Staphylococcus* sp.). *Soil Biol. Biochem.*, 28, No. 12, pp. 1651-1660. doi: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(96\)00251-9](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(96)00251-9)
  22. Glick, B.R. (2012). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica*, 963401. doi: <http://dx.doi.org/10.6064/2012/963401>
  23. Rashid, M.I., Mujawar, L.H., Shahzad, T., Almeelbi, T., Ismail, I.M.I. & Oves, M. (2016). Bacteria and fungi can contribute to nutrients bioavailability and aggregate formation in degraded soils. *Microbiol. Res.*, 183, pp. 26-41. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.11.007>
  24. White, P.J. & Brown, P.H. (2010). Plant nutrition for sustainable development and global health. *Ann. Bot.*, 105, No. 7, pp. 1073-1080. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq085>
  25. Sharma, S.B., Sayyed, R.Z., Trivedi, M.H. & Gobi, T.A. (2013). Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *SpringerPlus*, 2, 587 p. doi: <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587>
  26. Meena, V.S., Maurya, B.R. & Verma, J.P. (2014). Does a rhizospheric microorganism enhance K<sup>+</sup> availability in agricultural soils? *Microbiol. Res.*, 169, No. 5-6, pp. 337-347. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.003>
  27. Hooda, P.S. (Ed.) (2010). Trace elements in soils. Chichester: Wiley.
  28. Leghari, S.J., Wahocho, N.A., Laghari, G.M., Laghari, A.H., Bhabhan, G.M., Talpur, K.H., Bhutto, T.A., Wahocho, S.A. & Lashari, A.A. (2016). Role of nitrogen for plant growth and development: a review. *Adv. Environ. Biol.*, 10, No. 9, pp. 209-218.
  29. Terpolilli, J.J., O'Hara, G.W., Tiwari, R.P., Dilworth, M.J. & Howieson, J.G. (2008). The model legume *Medicago truncatula* A17 is poorly matched for N<sub>2</sub> fixation with the sequenced microsymbiont *Sinorhizobium meliloti* 1021. *New Phytol.*, 179, No. 1, pp. 62-66. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02464.x>
  30. Glyan'ko, A.K., Vasil'eva, G.G., Mitanova, N.B. & Ishchenko, A.A. (2009). The influence of mineral nitrogen on legume-rhizobium symbiosis. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.*, 36, No. 3, pp. 250-258. doi: <https://doi.org/10.1134/S1062359009030054>
  31. Hayat, R., Ali, S., Amara, U., Khalid, R., & Ahmed, I. (2010). Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review. *Ann. Microbiol.*, 60, pp. 579-598. doi: <https://doi.org/10.1007/s13213-010-0117-1>
  32. Franche, C., Lindström, K. & Elmerich, C. (2009). Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant Soil*, 321, pp. 35-59. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9833-8>
  33. Hayatsu, M., Tago, K. & Saito, M. (2008). Various players in the nitrogen cycle: diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 54, No. 1, pp. 33-45. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765.2007.00195.x>
  34. Abdolzadeh, A., Wang, X., Veneklaas, E.J. & Lambers, H. (2010). Effects of phosphorus supply on growth, phosphate concentration and cluster-root formation in three *Lupinus* species. *Ann. Bot.*, 105, No. 3, pp. 365-374. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp297>
  35. Theodorou, M.E. & Plaxton, W.C. (1993). Metabolic adaptations of plant respiration to nutritional phosphate deprivation. *Plant Physiol.*, 101, No. 2, pp. 339-344. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.101.2.339>
  36. Patyka, V.P., Tikhonovich, I.A., Filip'ev, I.D., Gamajunova, V.V. & Andrusenko, I.I. (1993). Microorganisms and alternative agriculture. Kyiv: Urozhaj [in Ukrainian].
  37. Al-Niemi, T.S. (2017). Phosphate role in the Rhizobium-legume symbiosis — A review. *Int. J. Sci.: Basic and Appl. Res.*, 36, No. 8, pp. 178-191.
  38. Mullen, M.D., Israel, D.W. & Wollum, A.G. (1988). Effects of *Bradyrhizobium japonicum* and soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) phosphorus nutrition on nodulation and dinitrogen fixation. *Appl. Environ. Microbiol.*, 54, No. 10, pp. 2387-2392.
  39. Hu, H., Tang, C. & Rengel, Z. (2005). Role of phenolics and organic acids in phosphorus mobilization in calcareous and acidic soils. *J. Plant Nutr.*, 28, No. 8, pp. 1427-1439. doi: <https://doi.org/10.1081/PLN-200067506>
  40. Smart, J.B., Dilworth, M.J. & Robson, A.D. (1984). Effect of phosphorus supply on phosphate uptake and alkaline phosphatase uptake and alkaline phosphatase activity in

- rhizobia. Arch. Microbiol., 140, No. 2-3, pp. 281-286. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00454943>
41. Alikhani, H.A., Saleh-Rastin, N. & Antoun, H. (2006). Phosphate solubilization activity of rhizobia native to Iranian soils. Plant Soil., 287, pp. 35-41. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9059-6>
  42. Li, H., Smith, S.E., Holloway, R.E., Zhu, Y. & Smith, F.A. (2006). Arbuscular mycorrhizal fungi contribute to phosphorus uptake by wheat grown in a phosphorus-fixing soil even in the absence of positive growth responses. New Phytol., 172, No. 3, pp. 536-543. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01846.x>
  43. Gupta, G., Parihar, S.S., Ahirwar, N.K., Snehi, S.K. & Singh, V. (2015). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture. J. Microb. Biochem. Technol., 7, pp. 96-102. doi: <https://doi.org/10.4172/1948-5948.1000188>
  44. Guinazu, L.B., Andres, J.A., Del Papa, M.F., Pistorio, M. & Rosas, S.B. (2009). Response of alfalfa (*Medicago sativa* L.) to single and mixed inoculation with phosphate-solubilizing bacteria and *Sinorhizobium meliloti*. Biol. Fertil. Soils, 46, No. 2, pp. 185-190. doi: <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0408-5>
  45. Wang, X.-G., Zhao, X.-H., Jiang, C.-J., Li, C.-H., Cong, S., Wu, D., Chen, Y.-Q., Yu, H.-Q. & Wang, C.-Y. (2015). Effects of potassium deficiency on photosynthesis and photoprotection mechanisms in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). J. Integr. Agric., 14, No. 5, pp. 856-863. doi: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(14\)60848-0](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(14)60848-0)
  46. Wang, M., Zheng, Q., Shen, Q. & Guo, S. (2013). The critical role of potassium in plant stress response. Int. J. Mol. Sci., 14, No. 4, pp. P. 7370-7390. doi: <https://doi.org/10.3390/ijms14047370>
  47. Sangakkara, U.R., Hartwig, U.A. & Nosberger, J. (1996). Soil moisture and potassium affect the performance of symbiotic nitrogen fixation in faba bean and common bean. J. Plant Soil., 184, No. 1, pp. 123-130. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00029282>
  48. Weisany, W., Raei, Y. & Allahverdipour, K.H. (2013). Role of some mineral nutrients in biological nitrogen fixation. Bull. Env. Pharmacol. Life Sci., 2, No. 4, pp. 77-84.
  49. Sheng, X.F. (2005). Growth promotion and increased potassium uptake of cotton and rape by a potassium releasing strain of *Bacillus edaphicus*. Soil Biol. Biochem., 37, pp. 1918-1922. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.02.026>
  50. Lian, B., Fu, P.Q., Mo, D.M. & Liu, C.Q. (2002). A comprehensive review of the mechanism of potassium release by silicate bacteria. Acta Mineral. Sinica., 22, pp. 179-183.
  51. Jha, Y. (2017). Potassium mobilizing bacteria: enhance potassium intake in paddy to regulates membrane permeability and accumulate carbohydrates under salinity stress. Braz. J. Biol. Sci., 4, No. 8, pp. 333-344. doi: <https://dx.doi.org/10.21472/bjbs.040812>
  52. Liu, D., Lian, B. & Dong, H. (2012). Isolation of *Paenibacillus* sp. and assessment of its potential for enhancing mineral weathering. Geomicrobiol. J., 29, No. 5, pp. 413-421. doi: <https://doi.org/10.1080/01490451.2011.576602>
  53. Etesami, H., Emami, S. & Alikhani, H. (2017). Potassium solubilizing bacteria (KSB): mechanisms, promotion of plant growth, and future prospects — a review. J. Soil Sci. Plant Nutr., 17, No. 4, pp. 897-911. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162017000400005>
  54. Ullman, W.J., Kirchman, D.L., Welch, S.A. & Vandevivere, P. (1996). Laboratory evidence by microbially mediated silicate mineral dissolution in nature. Chem. Geol., 132, pp. 11-17. doi: [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(96\)00036-8](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(96)00036-8)
  55. Ahmed, E., Holmstrom, S.J.M. (2014). Siderophores in environmental research: roles and application. Microb. Biotechnol., 7, No. 3, pp. 196-208. doi: <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12117>
  56. Li, R.-X., Cai, F., Pang, G., Shen, Q.-R., Li, R. & Chen, W. (2015). Solubilisation of phosphate and micronutrients by *Trichoderma harzianum* and its relationship with the promotion of tomato plant growth. PLoS One, 10, No. 6, p. 0130081. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130081>
  57. Hansch, R. & Mendel, R.R. (2009). Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). Curr. Opin. Plant Biol., 12, No. 3, pp. 259-266. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.05.006>
  58. Bonilla, I. & Bolanos, L. (2009). Mineral nutrition for legume-rhizobia symbiosis: B, Ca, N, P, S, K, Fe, Mo, Co, and Ni: a review. In Organic farming, pest control and reme-

- diation of soil pollutants. Sustainable agriculture reviews (pp. 253-274), Dordrecht: Springer.
59. Sharma, C.P. (2006). Plant Micronutrients. Enfield-Jersey-Plymouth: Science Publishers.
  60. Yu, X., Ai, C., Xin, L. & Zhou, G. (2011). The siderophore-producing bacterium, *Bacillus subtilis* CAS15, has a biocontrol effect on *Fusarium* wilt and promotes the growth of pepper. *Eur. J. Soil Biol.*, 47, pp. 138-145. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.11.001>
  61. Fuhrmann, J. & Wollum, A.G. (1989). In vitro growth responses of *Bradyrhizobium japonicum* to soybean rhizosphere bacteria. *Soil. Biol. Biochem.*, 21, No. 1, pp. 131-135. doi: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90022-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90022-9)
  62. Bashan, Y. (1990). Short exposure to *Azospirillum brasilense* Cd inoculation enhanced proton efflux of intact wheat roots. *Can. J. Microbiol.*, 36, No. 6, pp. 419-425. doi: <https://doi.org/10.1139/m90-073>
  63. De-Bashan, L.E., Antoun, H. & Bashan, Y. (2008). Involvement of indol-3-acetic acid produced by the growth-promoting bacterium *Azospirillum* spp. in promoting growth of *Chlorella vulgaris*. *J. Phycol.*, 44, No. 4, pp. 938-947. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2008.00533.x>
  64. Fahad, S., Hussain, S., Bano, A., Saud, S., Hassan, S., Shan, D., Khan, F.A., Khan, F., Chen, Y., Wu, C., Tabassum, M.A., Chun, M.X., Afzal, M., Jan, A. & Jan, M.T. J. (2015). Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 22, No. 7, pp. 4907-4921. doi: <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3754-2>
  65. Gray, W.M. (2004). Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biol.*, 2, No. 9, p. 311. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020311>
  66. Gururani, M.A., Mohanta, T.K. & Bae, H. (2015). Current understanding of the interplay between phytohormones and photosynthesis under environmental stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 16, No. 8, pp. 19055-19085. doi: <https://doi.org/10.3390/ijms160819055>
  67. Miransari, M. & Smith, D.L. (2014). Plant hormones and seed germination. *Environ. Exp. Bot.*, 99, pp. 110-121. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005>
  68. Costacurta, A. & Vanderleyden, J. (1995). Synthesis of phytohormones by plant-associated bacteria. *Crit. Rev. Microbiol.*, 21, No. 1, pp. 1-18.
  69. Araujo, F.F., Henning, A.A. & Hungria, M. (2005). Phytohormones and antibiotics produced by *Bacillus subtilis* and their effects on seed pathogenic fungi and on soybean root development. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 21, pp. 1639-1645. doi: <https://doi.org/10.1007/s11274-005-3621-x>
  70. Ali, B., Sabri, A.N., Ljung, K. & Hasnain, S. (2009). Auxin production by plant associated bacteria: impact on endogenous IAA content and growth of *Triticum aestivum* L. *Lett. Appl. Microbiol.*, 48, No. 5, pp. 542-547. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2009.02565.x>
  71. Ferguson, B.J. & Mathesius, U. (2014). Phytohormone regulation of legume-rhizobia interactions. *J. Chem. Ecol.*, 40, No. 7, pp. 770-790. doi: <https://doi.org/10.1007/s10886-014-0472-7>
  72. Bensmih, S. (2015). Hormonal control of lateral root and nodule development in legumes. *Plants (Basel)*, 4, No. 3, pp. 523-547. doi: <https://doi.org/10.3390/plants4030523>
  73. Liu, H., Zhang, C., Yang, J., Yu, N. & Wang, E. (2018). Hormone modulation of legume-rhizobial symbiosis. *J. Integr. Plant Biol.*, 60, No. 4, pp. 358-364. doi: <https://doi.org/10.1111/jipb.12653>
  74. Melnykova, N., Gryshchuk, O., Mykhalkiv, L., Mamenko, P., Kots, S. (2013). Plant growth promoting properties of bacteria isolated from the rhizosphere of soybean and pea. *Natura Montenegrina*, 12, No. 3-4, pp. 915-923.
  75. Podlešáková, K., Fardoux, J., Patrel, D., Bonaldi, K., Novák, O., Strnad, M., Giraud, E., Spíchal, L. & Nouwen, N. (2013). Rhizobial synthesized cytokinins contribute to but are not essential for the symbiotic interaction between photosynthetic *Bradyrhizobia* and *Aeschynomene* legumes. *Mol. Plant-Microbe Int.*, 26, No. 10, pp. 1232-1238. doi: <https://doi.org/10.1094/MPMI-03-13-0076-R>
  76. Tserkovniak, L.S. & Kurdish, I.K. (2009). Phosphate-mobilizing bacterium *Bacillus subtilis* as phenolic producers. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 45, No. 3, pp. 311-317. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683809030077>



77. Sumayo, M.S., Son, J.-S. & Ghim, S.-Y. (2018). Exogenous application of phenylacetic acid promotes root hair growth and induces the systemic resistance of tobacco against bacterial soft-rot pathogen *Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum*. *Funct. Plant Biol.* doi: <https://doi.org/10.1071/FP17332>
78. Kots, S. Ya., Beregoenko, S.K., Kirichenko, E.V. & Melnykova, N.N. (2007). Features of interaction between plants and nitrogen-fixing microorganisms. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
79. Souleimanov, A., Prithiviraj, B. & Smith, D.L. (2002). The major Nod factor of *Bradyrhizobium japonicum* promotes early growth of soybean and corn. *J. Exp. Bot.*, 53, No. 376, pp. 1929-1934. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/erf034>
80. Palacios, O.A., Bashan, Y. & de-Bashan, L.E. (2014). Proven and potential involvement of vitamins in interactions of plants with plant growth-promoting bacteria — an overview. *Biol. Fertil. Soils*, 50, No. 3, pp. 415-432. doi: <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0894-3>
81. Dakora, F.D., Matiru, V.N. & Kanu, A.S. (2015). Rhizosphere ecology of lumichrome and riboflavin, two bacterial signal molecules eliciting developmental changes in plants. *Front. Plant Sci.*, 6, p. 700. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00700>
82. Adetunji, A.T., Lewu, F.B., Mulidzi, R. & Ncube, B. (2017). The biological activities of  $\beta$ -glucosidase, phosphatase and urease as soil quality indicators: a review. *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 17, No. 3, pp. 794-807. doi: <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162017000300018>
83. Ghisalberti, E.L. & Sivasithamparam, K. (1991). Antifungal antibiotics produced by *Trichoderma* spp. *Soil Biol. Biochem.*, 23, No. 11, pp. 1011-1020. doi: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(91\)90036-J](https://doi.org/10.1016/0038-0717(91)90036-J)
84. Sathya, A., Jayabharathi, R. & Gopalakrishnan, S. (2017). Plant growth-promoting actinobacteria: a new strategy for enhancing sustainable production and protection of grain legumes. *3 Biotech.*, 7, p. 102. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s13205-017-0736-3>
85. Ramadan, E.M., Abdel Hafez, A.A., Hassan, E.A. & Saber, F.M. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria and their potential for biocontrol of phytopathogens. *Afr. J. Microbiol. Res.*, 10, No. 15, pp. 486-504. doi: <http://dx.doi.org/10.5897/AJMR2015.7714>
86. Tyuterev, S.L. (2015). Ecologically safe inducers of plant resistance to diseases and physiological stresses. *Plant Protec. News*, 1, No. 83, pp. 3-13. [in Russian].
87. Schmidt, R., Cordovez, V. de Boer, W., Raaijmakers, J. & Garbeva, P. (2015). Volatile affairs in microbial interactions. *The ISME Journal*, 9, pp. 2329-2335. doi: <https://doi.org/doi:10.1038/ismej.2015.42>
88. Chao, W.-L. (1990). Antagonistic activity of *Rhizobium* spp. against beneficial and plant pathogenic fungi. *Lett. Appl. Microbiol.*, 10, No. 5, pp. 213-215. doi: [doi.org/10.1111/j.1472-765X.1990.tb01336.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.1990.tb01336.x)
89. El-Barougy, E., Awad, N.M., Turky, A.S. & Hamed, H.A. (2009). Antagonistic activity of selected strains rhizobacteria against *Macrophomina phaseolina* of soybean plants. *J. Agric. Environ. Sci.*, 5, No. 3, pp. 337-347.
90. Arfaoui, A., Sifi, B., Boudabous, A., El Hadrami, I. & Cherif, M. (2006). Identification of *Rhizobium* isolates possessing antagonistic activity against *Fusarium oxysporum* f. sp. *ciceris*, the causal agent of *Fusarium* wilt of chickpea. *J. Plant Pathol.*, 88, No. 1, pp. 67-75. doi: <http://dx.doi.org/10.4454/jpp.v88i1.832>
91. Rao, G.S., Rao Reddy, N.N. & Surekha, Ch. (2015). Induction of plant systemic resistance in legumes *Cajanus cajan*, *Vigna radiata*, *Vigna mungo* against plant pathogens *Fusarium oxysporum* and *Alternaria alternata* — a *Trichoderma viride* mediated reprogramming of plant defense mechanism. *Int. J. Recent Sci. Res.*, 6, No. 5, pp. 4270-4280.
92. Choudhary, D.K., Prakash, A. & Johri, B.N. (2007). Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. *Indian J. Microbiol.*, 47, No. 4, pp. 289-297. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s12088-007-0054-2>
93. Nawrocka, J., Malolepsza, U., Szymczak, K. & Szczech, M. (2018). Involvement of metabolic components, volatile compounds, PR proteins, and mechanical strengthening in multilayer protection of cucumber plants against *Rhizoctonia solani* activated by *Trichoderma atroviride* TRS25. *Protoplasma*, 255, No. 1, pp. 359-373. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/s00709-017-1157-1>
94. Goudaa, S., Kerry, R.G., Das, G., Paramithiotis, S., Shin, H.S. & Patra, J.K. (2018). Revitalization of plant growth promoting rhizobacteria for sustainable development in

- agriculture. *Microbiol. Res.*, 206, pp. 131-140. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.micres.2017.08.016>
95. Rudrappa, T., Biedrzycki, M.L., Kunjeti, S.G., Donofrio, N.M., Czymmek, K.J., Pare, P.W. & Bais, H.P. (2010). The rhizobacterial elicitor acetoin induces systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Commun. Integr. Biol.*, 3, No. 2, pp. 130-138. doi: <http://dx.doi.org/10.4161/cib.3.2.10584>
  96. Roberson, E.B. & Firestone, M.K. (1992). Relationship between desiccation and exopolysaccharide production in a soil *Pseudomonas* sp. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58, No. 4, pp. 1289-1291.
  97. Qurashi, A.W. & Sabri, A.N. (2012). Bacterial exopolysaccharide and biofilm formation stimulate chickpea growth and soil aggregation under salt stress. *Braz. J. Microbiol.*, 43, No. 3, pp. 1183-1191. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1517-83822012000300046>
  98. Ayangbenro, A.S. & Babalola, O.O. (2017). A new strategy for heavy metal polluted environments: a review of microbial biosorbents. *Int. J. Environ. Res. Public Health.*, 14, No. 1, E94. doi: <https://doi.org/10.3390/ijerph14010094>
  99. Kaushal, M. & Wani, S.P. (2016). Plant-growth-promoting rhizobacteria: drought stress alleviators to ameliorate crop production in drylands. *Ann. Microbiol.*, 66, No. 1, pp. 35-42. doi: <https://doi.org/10.1007/s13213-015-1112-3>
  100. Suarez, R., Wong, A., Ramirez, M., Barraza, A., Orozco Mdel, C., Cevallos, M.A., Lara, M., Hernandez, G. & Iturriaga, G. (2008). Improvement of drought tolerance and grain yield in common bean by overexpressing trehalose-6-phosphate synthase in rhizobia. *Mol. Plant-Microbe Int.*, 21, No. 7, pp. 958-966. doi: <https://doi.org/10.1094/MPMI-21-7-0958>
  101. Brechenmacher, L., Lei, Z., Libault, M., Findley, S., Sugawara, M., Sadowsky, M.J., Sumner, L.W. & Stacey, G. (2010). Soybean metabolites regulated in root hairs in response to the symbiotic bacterium *Bradyrhizobium japonicum*. *Plant Physiol.*, 153, pp. 1808-1822. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.110.157800>
  102. Madkour, M.A., Smith, L.T. & Smith, G.M. (1990). Preferential osmolyte accumulation: a mechanism of osmotic stress adaptation in diazotrophic bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56, No. 9, pp. 2876-2881.
  103. Gamo, T. & Ahn, S.B. (1991). Growth-promoting *Azospirillum* spp. isolated from the roots of several non-gramineous crops in Japan. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 37, No. 3, pp. 455-461. doi: <https://doi.org/10.1080/00380768.1991.10415058>
  104. McIntyre, H.J., Davies, H., Hore, T.A., Miller, S.H., Dufour, J.P. & Ronson, C.W. (2007). Trehalose biosynthesis in *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* and its role in desiccation tolerance. *Appl. Environ. Microbiol.*, 73, No. 12, pp. 3984-3992. doi: <https://doi.org/10.1128/AEM.00412-07>
  105. Rodríguez-Salazar, J., Suárez, R., Caballero-Mellado, J. & Iturriaga, G. (2009). Trehalose accumulation in *Azospirillum brasilense* improves drought tolerance and biomass in maize plants. *FEMS Microbiol. Lett.*, 296, No. 1, pp. 52-59. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2009.01614.x>
  106. Cassan, F., Maiale, S., Masciarelli, O., Vidal, A., Luna, V. & Ruiz, O. (2009). Cadaverine production by *Azospirillum brasilense* and its possible role in plant growth promotion and osmotic stress mitigation. *Eur. J. Soil Biol.*, 45, pp. 12-19. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.08.003>
  107. Goris, J., Kersters, K. & De Vos, P. (1998). Polyamines distribution among authentic *Pseudomonads* and *Azotobacteraceae*. *Sys. Appl. Microbiol.*, 21, No. 2, pp. 285-290. doi: [https://doi.org/10.1016/S0723-2020\(98\)80035-0](https://doi.org/10.1016/S0723-2020(98)80035-0)
  108. López-Gómez, M., Cobos-Porras, L., Hidalgo-Castellanos, J. & Lluch, C. (2014). Occurrence of polyamines in root nodules of *Phaseolus vulgaris* in symbiosis with *Rhizobium tropici* in response to salt stress. *Phytochems*, 107, pp. 32-41. doi: <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.08.017>
  109. Gill, S.S. & Tuteja, N. (2010). Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signal. Behav.*, 5, No. 1, pp. 26-33.
  110. Xu, H., Griffith, M., Patten, C.L. & Glick, B.R. (1998). Isolation and characterization of an antifreeze protein with ice nucleation activity from the plant growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2. *Can. J. Microbiol.*, 44, No. 1, pp. 64-73. doi: <https://doi.org/10.1139/w97-126>
  111. Sun, X., Griffith, M., Pasternak, J.J. & Glick, B.R. (1995). Low temperature growth, freezing survival, and production of antifreeze protein by the plant growth promoting rhi-

- zobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2. *Can. J. Microbiol.*, 41, No. 9, pp. 776-784. doi: <https://doi.org/10.1139/m95-107>
112. Iqbal, N., Khan, N.A., Ferrante, A., Trivellini, A., Francini, A. & Khan, M.I.R. (2017). Ethylene role in plant growth, development and senescence: interaction with other phytohormones. *Front. Plant Sci.*, 8, p. 475. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00475>
113. Stepanova, A.N., Yun, J., Likhacheva, A.V. & Alonso, J.M. (2007). Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell.*, 19, No. 7, pp. 2169-2185. doi: <https://doi.org/10.1105/tpc.107.052068>
114. Zhu-Salzman, K., Salzman, R.A., Koiwa, H., Murdock, L.L., Bressan, R.A. & Hasegawa, P.M. (1998). Ethylene negatively regulates local expression of plant defense lectin genes. *Physiol. Plant.*, 104, No. 3, pp. 365-372. doi: <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1998.1040311.x>
115. Guinel, F.C. (2015). Ethylene, a hormone at the center-stage of nodulation. *Front. Plant Sci.*, 6, p. 1121. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01121>
116. Zahir, Z.A., Munir, A., Asghar, H.N., Shaharoon, B. & Arshad, M.J. (2008). Effectiveness of rhizobacteria containing ACC deaminase for growth promotion of peas (*Pisum sativum*) under drought conditions. *Microbiol. Biotechnol.*, 18, No. 5, pp. 958-963.
117. Omer, A., Emara, H.M., Zaghoul, R.A., Abdel-Monem, M.O. & Dawwam, G.E. (2016). Potential of *Azotobacter salinestris* as plant growth promoting rhizobacteria under saline stress conditions. *Res. J. Pharmac. Biol. Chem. Sci.*, 7, No. 6, pp. 2572-2583.
118. Kumar, K.V., Singh, N., Behl, H.M. & Srivastava, S. (2008). Influence of plant growth promoting bacteria and its mutant on heavy metal toxicity in *Brassica juncea* grown in fly ash amended soil. *Chemosphere*, 72, No. 4, pp. 678-683. doi: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2008.03.025>
119. Glick, B.R., Jacobson, C.B., Schwarse, M.M. K. & Pasternak, J.J. (1994). 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid deaminase mutants of the plant growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR 12-2 do not stimulate canola root elongation. *Can. J. Microbiol.*, 40, No. 11, pp. 911-915. doi: <https://doi.org/10.1139/m94-146>
120. Shaharoon, B., Arshad, M. & Zahir, Z.A. (2006). Effect of plant growth promoting rhizobacteria containing ACC-deaminase on maize (*Zea mays* L.) growth under axenic conditions and on nodulation in mung bean (*Vigna radiata* L.). *Lett. Appl. Microbiol.*, 42, No. 2, pp. 155-159. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2005.01827.x>
121. Glick, B. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiol. Res.*, 169, No. 1, pp. 30-39. doi: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.009>
122. Tapia-Hernandez, A., Mascua-Esparza, M.A. & Caballero-Mellado, J. (1990). Production of bacteriocins and siderophore-like activity by *Azospirillum brasilense*. *Microbios.*, 64, No. 259, pp. 73-83.
123. Hafeez, F.Y., Naeem, F.I., Naeem, R., Zaidi, A.H. & Malik, K.A. (2005). Symbiotic effectiveness and bacteriocin production by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* isolated from agriculture soils in Faisalabad. *Environ. Exp. Bot.*, 54, No. 2, pp. 142-147. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.06.008>
124. Bhuvaneshwari, S., Madhavan, S. & Panneerselvam, A. (2015). Optimization of bacteriocin production by *Bacillus subtilis* BMP01 isolated from *Solanum trilobatum* L. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.*, 4, No. 3, pp. 617-626.
125. Parret, A.H. A., Temmerman, K. & De Mot, R. (2005). Novel lectin-like bacteriocins of biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* Pf-5. *Appl. Environ. Microbiol.*, 71, No. 9, pp. 5197-5207. doi: <https://doi.org/10.1128/AEM.71.9.5197-5207.2005>
126. Robledo, E.A., Scupham, A. & Triplett, E.W. (1997). Trifolixon production in *Rhizobium etli* strain CE3 increases competitiveness for rhizosphere colonization and root nodulation of *Phaseolus vulgaris* in soil. *Mol. Plant Microbe Int.*, 10, No. 2, pp. 228-233. doi: <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.2.228>
127. Karpunina, L.V., Mel'nikova, U. Iu., Suslova, Iu. V., Mukhacheva, E.S. & Ignatov, V.V. (2003). The bactericidal activity of lectins from nitrogen-fixing bacilli. *Microbiology*, 72, No. 3, pp. 300-304. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1024295831688>
128. Karpunina, L.V., Mel'nikova, U. Iu., Konnova, S.A. & Abros'kina, O.M. (2001). Role of the agglutinating proteins of bacilli and rhizobia in bacterial interaction. *Microbiology*, 70, No. 4, pp. 519-524. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1010438328580>

129. Karpunina, L.V., Mel'nikova, U. Yu., Soboleva, E.F., Vishnevetskaya, O.A. & Nikitina, V.E. (1999). Investigation of the adhesive properties of *Bacillus polymyxa* cells: the role of bacillar lectins. *Microbiology*, 68, No. 4, pp. 387-389.
130. Karpunina, L.V., Savenkov, N.N., Vladimirova, M.V., Koltunova, E.F. & Nikitina, V.E. (1996). Agglutinins of *Rhizobium leguminosarum* and their role in interaction with plants. *Biol. Bull.*, 23, No. 6, pp. 576-581 [in Russian].
131. Karpunina, L.V., Mel'nikova, U.Y. & Konnova, S.A. (2003). Biological role of lectins from the nitrogen-fixing *Paenibacillus polymyxa* strain 1460 during bacterial-plant-root interactions. *Curr. Microbiol.*, 47, No. 5, pp. 376-378. doi: <https://doi.org/10.1007/s00284-002-3987-z>
132. Karpunina, L.V., Smiyan, M.S. & Kosenko, L.V. (2004). The effect of the carbohydrate components of pea roots on the enzymatic activity of the surface agglutinins of *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* 252. *Microbiology*, 73, No. 4, pp. 389-391.
133. Karpunina, L.V. & Soboleva, E.F. (2001). Effect of *Rhizobium leguminosarum* 252 agglutinins on the activity of certain enzymes in plant cells. *Microbiology*, 70, No. 3, pp. 295-298.
134. Alen'kina, S.A., Zharkova, V.R. & Nikitina, V.E. (2007). Stabilizing effect of *Azospirillum* lectins on beta-glucosidase activity. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 43, No. 6, pp. 583-586. doi: <https://doi.org/10.1134/S0003683807060026>
135. Hartmann, A., Rothballer, M., Hense, B.A. & Schröder, P. (2014). Bacterial quorum sensing compounds are important modulators of microbe-plant interactions. *Front. Plant Sci.*, 5, 131. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00131>
136. Mathesius, U., Mulders, S., Gao, M., Teplitski, M., Caetano-Anoliés, G., Rolfe, B.G. & Bauer, W.D. (2003). Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum sensing signals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100, No. 3, pp. 1444-1449. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.262672599>
137. Joseph, C.M. & Phillips, D.A. (2003). Metabolites from soil bacteria affect plant water relations. *Plant Physiol. Biochem.*, 41, No. 2, pp. 189-192. doi: [https://doi.org/10.1016/S09819428\(02\)00021-9](https://doi.org/10.1016/S09819428(02)00021-9)
138. Calatrava-Morales, N., McIntosh, M. & Soto, M.J. (2018). Regulation mediated by N-acyl homoserine lactone quorum sensing signals in the rhizobium-legume symbiosis. *Genes*, 5, p. 263. doi: <https://doi.org/10.3390/genes9050263>
139. Peterson, S.B., Dunn, A.K., Klimowicz, A.K. & Handelsman, J. (2006). Peptidoglycan from *Bacillus cereus* mediates commensalism with rhizosphere bacteria from the *Cytophaga-Flavobacterium* group. *Appl. Environ. Microbiol.*, 72, No. 8, pp. 5421-5427. doi: <https://doi.org/10.1128/AEM.02928-05>
140. Huang, X.-F., Chaparro, J.M., Reardon, K.F., Zhang, R., Shen, Q. & Vivanco, J.M. (2014). Rhizosphere interactions: root exudates, microbes, and microbial communities. *Botany*, 92, pp. 267-275. doi: <https://dx.doi.org/10.1139/cjb-2013-0225>
141. De-la-Pena, C., Lei, Z., Watson, B.S., Summer, L.W. & Vivanco, J.M. (2008). Root-microbe communication through protein secretion. *J. Biol. Chem.*, 283, No. 37, pp. 25247-25255. doi: <https://doi.org/10.1074/jbc.M801967200>
142. Bolanos-Vásquez, M.C. & Werner, D. (1997). Effects of *Rhizobium tropici*, *R. etli*, and *R. leguminosarum* bv. *phaseoli* on nod gene-inducing flavonoids in root exudates of *Phaseolus vulgaris*. *Mol. Plant Microbe Int.*, 10, No. 3, pp. 339-346. doi: <https://doi.org/10.1094/MPMI.1997.10.3.339>
143. Vargas, L.K., Lisboa, B.B., Giongo, A., Beneduzi, A. & Passaglia, L.M. P. (2010). Potential of rhizobia as plant growth-promoting rhizobacteria. In *Microbes for legume improvement* (pp. 137-155), Vienna: Springer. doi: [https://doi.org/10.1007/978-3-211-99753-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-211-99753-6_7)
144. Vargas, L.K., Lisboa, B.B., Schlindwein, G., Granada, C., Giongo, A., Beneduzi, A. & Passaglia, L.M.P. (2009). Occurrence of plant growth-promoting traits in clover-nodulating rhizobia strains isolated from different soils in Rio Grande do Sul state. *R. Bras. Ci. Solo*, 33, No. 5, pp. 1227-1235. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-06832009000500016>
145. Liste, H.H. (1993). Stimulation of symbiosis and growth of lucerne by combined inoculation with *Rhizobium meliloti* and *Pseudomonas fluorescens*. *Zbl. Microbiol.*, 148, No. 3, pp. 163-176.
146. Tilak, K.V. B.R., Ranganayaki, N. & Manoharachari, C. (2006). Synergistic effects of plant-growth promoting rhizobacteria and *Rhizobium* on nodulation and nitrogen fixa-

- tion by pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Eur. J. Soil Sci.*, 57, No. 1, pp. 67-71. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00771.x>
147. Itzigsohn, R., Kapulnik, Y., Okon, Y. & Dovrat, A. (1993). Physiological and morphological aspects of interactions between *Rhizobium meliloti* and alfalfa (*Medicago sativa*) in association with *Azospirillum brasilense*. *Can. J. Microbiol.*, 39, No. 6, pp. 610-615. doi: <https://doi.org/10.1139/m93-088>
148. El-Gamal, M.S. (1992). Interactions between *Azotobacter* spp. and *Rhizobium sesbani* into the rhizosphere of *Sesbania sesban* (L.) Merrill plants and its efficiency on growth and symbiotic nitrogen fixation. *Zbl. Mikrobiol.*, 147, No. 1-2, pp. 112-118.
149. Dashti, N., Zhang, F., Hynes, R. & Smith, D.L. (1997). Application of plant growth-promoting rhizobacteria to soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] increases protein and dry matter yield under short-season conditions. *Plant Soil*, 188, No. 1, pp. 33-41. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1004295827311>
150. Elkoca, E., Kantar, F. & Sahin, F. (2007). Influence of nitrogen fixing and phosphorus solubilizing bacteria on the nodulation, plant growth, and yield of chickpea. *J. Plant Nutr.*, 31, No. 1, pp. 157-171. doi: <https://doi.org/10.1080/01904160701742097>
151. Khan, M.K., Sakamoto, K. & Yoshida, T. (1995). Dual inoculation of peanut with *Glomus* sp. and *Bradyrhizobium* sp. enhanced the symbiotic nitrogen fixation as assessed by <sup>15</sup>N-technique. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 41, No. 4, pp. 769-779. doi: <https://doi.org/10.1080/00380768.1995.10417027>
152. Ghampawat, R.S. (1990). Effect of dual inoculation of *Rhizobium* and vesicular arbuscular mycorrhizal fungi on *Pisum sativum*. *Folia Microbiol.*, 35, No. 3, pp. 236-239.
153. Delshadi, S., Ebrahimi, M. & Shirmohammadi, E. (2017). Influence of plant-growth-promoting bacteria on germination, growth and nutrients' uptake of *Onobrychis sativa* L. under drought stress. *J. Plant Int.*, 12, No. 1, pp. 200-208. doi: <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1316527>
154. Demissie, S., Muleta, D. & Berecha, G. (2013). Effect of phosphate solubilizing bacteria on seed germination and seedling growth of faba bean (*Vicia faba* L.). *Int. J. Agric. Res.*, 8, No. 3, pp. 123-136. doi: <https://doi.org/10.3923/ijar.2013.123.136>
155. Molla, A.H., Shamsuddin, Z.H., Halimi, M.S., Morziah, M. & Puteh, A.B. (2001). Potential for enhancement of root growth and nodulation of soybean coinoculated with *Azospirillum* and *Bradyrhizobium* in laboratory systems. *Soil Biol. Biochem.*, 33, pp. 457-463. doi: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00186-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00186-3)
156. Petersen, D.J., Srinivasan, M. & Chanway, C.P. (1996). *Bacillus polymyxa* stimulates increased *Rhizobium etli* populations and nodulation when co-resident in the rhizosphere of *Phaseolus vulgaris*. *FEMS Microbiol. Lett.*, 142, No. 2-3, pp. 271-276. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1996.tb08442.x>
157. Li, D.M. & Alexander, M. (1990). Factors affecting co-inoculation with antibiotic-producing bacteria to enhance rhizobial colonization and nodulation. *Plant Soil*, 129, No. 2, pp. 195-201. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00032413>
158. Camacho, M., Santamaría, C., Temprano, F., Rodríguez-Navarro, D.N. & Daza, A. (2001). Co-inoculation with *Bacillus* sp. CECT 450 improves nodulation in *Phaseolus vulgaris* L. *Can. J. Microbiol.*, 47, No. 11, pp. 1058-1062. doi: <https://doi.org/10.1139/w01-107>
159. Stajkovic-Srbinovic, O., Delic, D., Nerandzic, B., Andjelovic, S., Sikiric, B., Kuzmanovic, D. & Rasulic, N. (2017). Alfalfa yield and nutrient uptake as influenced by co-inoculation with rhizobium and rhizobacteria. *Rom. Biotech. Lett.*, 22, No. 4, pp. 12834-12841.
160. Mirza, B.S., Mirza, M.S., Bano, A. & Malik, K.A. (2007). Coinoculation of chickpea with *Rhizobium* isolates from roots and nodules and phytohormone-producing *Enterobacter* strains. *Aust. J. Exp. Agric.*, 47, No. 8, pp. 1008-1015. doi: <https://doi.org/10.1071/EA06151>
161. Bashan, J., Harrison, S.K. & Whitmoyer, R.E. (1990). Enhanced growth of wheat and soybean plants inoculated with *Azospirillum brasilense* is not necessarily due to general enhancement of mineral uptake. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56, No. 3, pp. 769-775.
162. Tajini, F., Drevon, J.-J., Lamouchi, L., Aouani, M.E. & Trabelsi, M. (2008). Response of common bean lines to inoculation: comparison between the *Rhizobium tropici* CIAT899 and the native *Rhizobium etli* 12a3 and their persistence in Tunisian soils.

- World J. Microbiol. Biotechnol., 24, No. 3, pp. 407-417. doi: <https://doi.org/10.1007/s11274-007-9490-8>
163. Mhamdi, R., Mrabet, M., Laguerre, G., Tiwari, R. & Aouani, M.E. (2005). Colonization of Phaseolus vulgaris nodules by Agrobacterium-like strains. Can. J. Microbiol., 51, No. 2, pp. 105-111. doi: <https://doi.org/10.1139/w04-120>
164. van Jaarsveld, C.M., Smit, M.A. & Krüger, G.H. J. (2002). Interaction amongst soybean [Glycine max (L.) Merrill] genotype, soil type and inoculant strain with regard to N<sub>2</sub> fixation. J. Agr. Crop Sci., 188, No. 3, pp. 206-211. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1439-037X.2002.00561.x>
165. Zhang, F., Dashti, N., Hynes, R.K. & Smith, D.L. (1996). Plant growth promoting rhizobacteria and soybean [Glycine max (L.) Merr.] nodulation and nitrogen fixation at suboptimal root zone temperatures. Ann. Bot., 77, No. 5, pp. 453-459. doi: <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0055>
166. Egamberdieva, D., Wirth, S., Jabborova, D., Räsänen, L.A. & Liao, H. (2017). Coordination between Bradyrhizobium and Pseudomonas alleviates salt stress in soybean through altering root system architecture. J. Plant Int., 12, No. 1, pp. 100-107. doi: <https://doi.org/10.1080/17429145.2017.1294212>
167. Dashadi, M., Khosravi, H., Moezzi, A., Nadian, H., Heidari, M. & Radjabi, R. (2011). Co-inoculation of Rhizobium and Azotobacter on growth indices of faba bean under water stress in the green house condition. Adv. Stud. Biol., 3, No. 8, pp. 373-385. doi: <https://doi.org/10.1081/E-EWS 120010336>
168. Kumar, R. & Chandra, R. (2008). Influence of PGPR and PSB on Rhizobium leguminosarum bv. viciae strain competition and symbiotic performance in lentil. World J. Agric. Sci., 4, pp. 297-301.
169. Marinkovic, J., Bjelic, D., Tintor, B., Miladinovic, J. Dukic, V. & Dordevic, V. (2018). Effects of soybean co-inoculation with plant growth promoting rhizobacteria in field trial. Rom.Biotech. Lett., 23, No. 2, pp. 13401-13408.
170. Gharib, A.A., Shahen, M.M. & Ragab, A.A. (2009, November). Influence of Rhizobium inoculation combined with Azotobacter chroococcum and Bacillus megaterium var. phosphaticum on growth, nodulation, yield and quality of two snap bean (Phaseolus vulgaris L.) cultivars. Proceedings of the 4th conference on Recent Technologies in Agriculture (pp. 650-662), Cairo.
171. Elkoca, E., Turan, M.M. & Donmez, M.F. (2010). Effects of single, dual and triple inoculations with Bacillus subtilis, Bacillus megaterium and Rhizobium leguminosarum bv. phaseoli on yield and yield parameters of common bean (Phaseolus vulgaris L. cv. Elkoca-05). J. Plant Nutr., 33, No. 14, pp. 2104-2119. doi: <https://doi.org/10.1080/01904167.2010.519084>

Received 18.07.2018

#### РИЗОСФЕРНІ МІКРООРГАНІЗМИ ЯК ФАКТОР РЕГУЛЮВАННЯ ФОРМУВАННЯ БОБОВО-РИЗОБІАЛЬНОГО СИМБІОЗУ

*Н.М. Мельникова, Л.М. Михалків, С.В. Омельчук, С.К. Береговенко*

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ,

В огляді узагальнено літературні дані про властивості ризосферних мікроорганізмів, що визначають їхній рістстимулювальний потенціал, а також регуляторний вплив на формування і функціонування бобово-ризобіального симбіозу. Здатність ризобактерій до мобілізації мінеральних елементів, азотфіксації, продукування ферментів та біологічно активних речовин, індукування системної стійкості, зм'якшення дії біотичних та абіотичних несприятливих чинників лежить в основі їх прямого й опосередкованого багатовекторного впливу на ріст і розвиток рослин, формування й функціонування мікробних популяцій ризосфери, а також родючості ґрунту — складових, необхідних для ефективної взаємодії мікро- та макросимбіонтів. Участь ризосферних мікроорганізмів у багатьох процесах, що відбуваються у прикореневій зоні, дає підставу розглядати мікробне угруповання, що утворюється поблизу кореневої

системи бобових рослин, як чинник регулювання формування бобово-ризобіального симбіозу, перш за все на ранніх етапах. Розуміння значення окремих властивостей ризобактерій у розвитку симбіотичних взаємовідносин між бобовими рослинами й бульбочковими бактеріями, а також встановлення особливостей бульбочкоутворення, азотфіксації, формування біомаси й урожаю макроорганізму під впливом прикореневої мікрофлори дає можливість створювати поліфункціональні мікробні композиції спрямованої дії для використання у сільськогосподарському виробництві при вирощуванні бобових і зернобобових культур у контексті стійкого розвитку.

*Ключові слова:* бобові рослини, ризосферні мікроорганізми, ризобії, рістстимулювальні властивості, симбіоз.

#### RHIZOSPHERE MICROORGANISMS AS A FACTOR INFLUENCING THE RHIZOBIA-LEGUME SYMBIOSIS

*N.M. Melnykova, L.M. Mykhalkiv, S.V. Omelchuk, S.K. Beregovenko*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine  
e-mail: mnn\_knu@ukr.net

The review summarizes the current literature regarding the properties of rhizosphere microorganisms determining their plant growth promoting potential and regulatory influence on the rhizobia-legume symbiosis. The ability of rhizobacteria to mobilize mineral elements, fix atmospheric nitrogen, produce enzymes and biologically active substances, induce systemic resistance, alleviate the effect of biotic and abiotic unfavorable factors lies at the heart of the direct and indirect multivector influence of microorganisms on the growth and development of plants, microbial populations in the rhizosphere and soil fertility, which are necessary components for effective interaction between micro- and macrosymbionts. Participation of rhizosphere microorganisms in many processes allows us to look at the microbial community inhabiting the legume rhizosphere as a regulatory factor in the establishment of the rhizobia-legume symbiosis, mainly at the early stages of its development. Understanding the meaning of individual properties of rhizobacteria in the development of symbiotic interactions between legumes and nodule bacteria as well as the identification of features of root nodule formation, nitrogen fixation, plant biomass and yield formation under the influence of rhizosphere microflora provides the opportunity to create the multifunctional microbial compositions with directional action for agriculture in the context of sustainable development.

*Key words:* legumes, rhizosphere microorganisms, rhizobia, plant growth promoting properties, symbiosis.