

УДК: 631.466

ГРУНТОВІ ГРИБИ ЯК БІОТИЧНИЙ ЧИННИК ВПЛИВУ НА РОСЛИНИ

Копилов Є.П.

Інститут сільськогосподарської мікробіології
та агропромислового виробництва НААН,
вул. Шевченка, 97, м. Чернігів, 14027, Україна
E-mail: isgm@ukrpost.ua

У статті представлено сучасні погляди на роль ґрунтових грибів у мікробно-рослинній взаємодії. З'ясування взаємовідносин грибів з рослинами можуть бути науковим підґрунтям для розробки засад оптимізації функціонування симбіозів і асоціацій мікроорганізмів з рослинами, що відкривають шлях як до створення нових екологічно безпечних мікробних препаратів, так і для їх практичного використання у рослинництві.

Ключові слова: ґрунтові гриби, симбіоз, ендоефітна асоціація, мікориза, фітогормони, фітотоксичні речовини.

Ґрунтові гриби представлені різними систематичними одиницями, які належать до певних екологічних груп, що відрізняються за типом живлення і взаємодією з іншими організмами. Серед ґрунтових грибів є сапрофіти, що руйнують рослинні і тваринні рештки, паразити рослин (факультативні чи облигатні), мікоризоутворювачі, трапляються гриби-хижаки. Мікофлора ґрунту представлена всіма класами грибів: фікоміцетами, аскоміцетами, базидіоміцетами, дейтероміцетами.

Гриби відіграють суттєву роль у трансформації органічних сполук, це в першу чергу розклад целюлози, лігніну і пектинових речовин. Важливу роль відіграють гриби у колообігу азоту, зокрема у процесах амоніфікації, створюючи умови для розвитку інших мікроорганізмів. Крім того, ґрунтові гриби здатні продукувати різноманітні біологічно активні речовини: амінокислоти, ферменти, ліпіди, полісахариди, антибіотики, стимулятори росту рослин,

вітаміни, токсичні речовини.

Живлення ґрунтових грибів відбувається за адсорбційним типом, тому вони тісно пов'язані із субстратом і мають велику поверхню всмоктування. Гриби характеризуються міцеліальною будовою, швидким ростом верхівки міцелію у довжину, активним метаболізмом. Все це сприяє швидкій колонізації субстрату, а можливість продукування антибіотичних і токсичних речовин підвищує їхню конкурентоздатність за освоєння субстрату. В міру використання субстрату метаболізм грибів уповільнюється і відбувається утворення хламідоспор, склероціїв або інших форм, що знаходяться у стані спокою. Спори можуть легко переноситися з субстрату на субстрат, що обумовлює високу адаптивність грибів до умов навколишнього середовища.

У міру розкладання субстрату відбувається певна сукцесія видів грибів, яку на коренях рослин можна собі уявити наступним чином: факультативні паразити (гриби, що проникають у корені рослин); сапрофітні гриби, які засвоюють легкодоступні речовини: цукри, крохмаль, геміцелюлозу; гриби, що руйнують целюлозу та лігнін.

Факультативні паразити, що проникли у корені рослин, продовжують існувати і певний час після відмирання коріння. Паразитизм у них знаходиться на межі сапрофітного існування, вони представлені, в основному, грибами родів *Fusarium*, *Pythium*, *Corticium*, а також деякими видами *Cladosporium*. Міцелій цих грибів зазвичай росте на поверхні коренів і вони відкривають дорогу для інвазії сапрофітним грибам, що засвоюють легкодоступні речовини, які швидко захоплюють простір мертвих рослинних решток. Не витримуючи конкуренції з останніми, факультативні паразити переходять до стану спокою. Основна особливість сапрофітних грибів, які швидко засвоюють легкодоступні вуглеводи – активний ріст міцелію, швидке проростання спор і форм спокою за наявності підходящого субстрату. До таких грибів у першу чергу відносять гриби класу *Zygomycetes*, головним чином, мукові гриби, а також деякі види незавершених грибів, зокрема родів *Penicillium*, *Aspergillus* та інші. Багато з них характеризуються здатністю утворювати антибіотики і токсичні речовини, що створює ще

більше можливостей у боротьбі за поживні ресурси [1].

Целюлозоруйнівні гриби ростуть повільніше і не витримують конкуренції з грибами, що швидко засвоюють легкодоступні вуглеводи. До цієї групи належать багато представників сумчастих та незавершених грибів. Найактивнішими руйнівниками целюлози є аскоміцети та дейтероміцети. Серед останніх види родів *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Stachybotrys*, *Trichoderma*, *Cladosporium*. Гіфальний тип росту більшості грибів є одним із прикладів адаптації морфологічної структури до структури субстрату. До групи, що руйнує лігнін, належать головним чином базидіоміцети. Вони ростуть повільно, починають розвиватися тоді, коли всі легкодоступні вуглеводи вже використані. Є відомості про те, що невелика кількість видів дейтероміцетів також здатні розкласти лігнін. Це види родів *Trichoderma*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*. У міру розкладання рослинних решток починають розвиватися гриби, які здатні розкласти специфічні речовини гумусу і які не потребують великої кількості поживних речовин [2, 3].

Поширення грибів на поверхні коренів (в ризоплані) є не тільки результатом специфічності субстрату, а залежить також від конкурентної здатності грибів. На поверхні коренів знаходяться як сапрофітні гриби, так і факультативні паразити. Останні швидко ростуть, активно утворюють екстрацелюлярні ферменти, руйнуючи клітини рослини-живителя, проникають у них, але при цьому можуть переходити і до сапрофітного типу живлення. Вони також розглядаються як ґрунтові гриби, хоча багато з них знаходяться у ґрунті в стані спокою і проростають тільки під впливом ексудатів коренів. У ризосфері рослин, де, завдяки екзосмосу, створюються сприятливі умови як для самих рослин, так і для мікроорганізмів, вміст грибів значно більший, ніж у ґрунті без рослин. Специфіка кореневих виділень визначає склад видів грибів у ризосфері. На склад грибних ценозів впливають фізіологічно активні речовини, які виділяються коренями рослин. Мікроорганізми ризосфери, в свою чергу, впливають на рослину через кореневу систему, продукуючи рістрегулювальні речовини.

Фітогормональний вплив грибів на рослини. Раніше вважалося, що координація системи регуляції та інтеграції процесів росту і розвитку рослин здійснюється за допомогою рослинних гормонів, які синтезуються спеціалізованими тканинами рослин і діють в надзвичайно малих дозах. Пізніше було доведено, що багато мікроорганізмів, які знаходяться в тісній взаємодії з рослинами також здатні синтезувати фітогормони. Сьогодні фітогормони розглядаються як специфічні посередники в комунікаціях між рослиною-живителем та асоційованою з нею мікробіотою [4, 5].

Синтез фітогормонів притаманний ризосферним, епіфітним і симбіотичним мікроорганізмам, які стимулюють і покращують ріст і розвиток рослин. У той же час, фітогормони синтезуються також і патогенними мікроорганізмами, причому у кількостях, що значно перевищують потреби рослин. Такий гіперсинтез фітогормонів патогенними мікроорганізмами розбалансовує гормональну систему рослин і є чинником багатьох захворювань [6–8].

Відомо, що вищі рослини мають кілька важливих класів гормонів: ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизова кислота та етилен. Останнім часом до них відносять і брасини (брасиностероїди) та жасмонову кислоту. Умовно ауксини, гібереліни та цитокініни і частково брасини можна віднести до речовин стимулюючої дії, тоді як абсцизову кислоту, етилен і жасмонову кислоту – до інгібіторів.

Перші з фітогормонів, які були досліджені – ауксини. Ауксини відповідають за поділ і диференціацію рослинних клітин і тканин, стимулюють проростання насіння і бульб, прискорюють процеси коренеутворення, координують вегетативний ріст, тропізм, плодоутворення. Впливають на фотосинтез, утворення пігментів, біосинтез метаболітів і стійкість рослин до стресових факторів довкілля. Найбільшою біологічною активністю відзначається індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), хоча відомі й інші сполуки з ауксиноюю активністю, які в більшості є індолами і за хімічною структурою близькі до ІОК. Такі індольні сполуки можуть виступати попередниками індоліл-3-оцтової кислоти або бути продуктами її подальшої трансформації.

Мікроміцети, що належать до родів *Fusarium*, *Rhizoctonia*,

Rhizopus, *Absidia*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Monilia*, *Phoma*, *Pythium*, *Trichoderma*, *Actinomucor*, *Amanita* можуть утворювати ауксини, зокрема, індоліл-3-оцтову кислоту. Здатність до синтезу ІОК притаманна також багатьом фітопатогенним грибам родів *Taphrina*, *Phytophthora*, *Ustilago*, *Alternaria*, *Fusarium*, *Plasmodiophora*, *Colletotrichum*, *Phymatotrichum*, *Lentinus*, *Sclerotium*, *Monilia*, *Rhizoctonia*, *Ustilago*. Мікоризні гриби, що належать до родів *Laccaria*, *Pisolithus*, *Amanita*, *Rhizopogon*, *Paxillus*, *Hebelota* також синтезують ІОК [7–12].

Незважаючи на те, що і рослини і мікроорганізми здатні до синтезу ІОК, шляхи її утворення різні. Так, у рослинних клітинах ІОК утворюється *de novo* із триптофану шляхом окислювального дезамінування через індоліл-3-піровиноградну кислоту і індол-3-ацетальдегід або шляхом утворення проміжного продукту – триптаміну через індол-3-ацетальдегід [13]. У мікроорганізмів нараховується 5 різних шляхів біосинтезу ІОК, з них ґрунтовим мікроміцетам притаманні лише три з них. Так, у більшості фітопатогенних мікроміцетів з родів *Fusarium*, *Rhizoctonia* і *Colletotrichum* утворення ІОК відбувається найбільш поширеним шляхом через індоліл-3-піровиноградну кислоту і індол-3-ацетальдегід. Для неідентифікованих грибів, що утворюють мікоризу з орхідеями, характерним є альтернативний шлях синтезу ІОК через триптамін. У деяких фітопатогенних грибів роду *Colletotrichum* біосинтез ІОК відбувається через індоліл-3-ацетамід [5, 6, 10, 11].

У рослинах ІОК зв'язується з цукрами, амінокислотами і білками з утворенням неактивних (запасних) форм, з яких за необхідності фітогормон вивільняється і відновлює свою фізіологічну активність. Деякі мікроміцети (*Pisolithus tinctoris* та *Paxillus involutus*) також здатні утворювати зв'язані форми індоліл-3-оцтової кислоти [5, 14].

Багатьом грибам притаманна наявність декількох шляхів біосинтезу ауксинів, що розширює їхні екологічні можливості при утворенні асоціацій і симбіозів з рослинами. Епіфітній і ризосферній мікофлорі належить провідне місце у перетворенні триптофану, який міститься в рослинних ексудатах, в індоліл-

3-оцтову кислоту. Додавання в середовище, де вирощуються мікроміцети, триптофану може збільшувати біосинтез ауксинів у десятки разів. Здатність активно продукувати ІОК – штамова особливість мікроорганізмів. Серед мікроміцетів одного роду, і навіть, виду, трапляються як високоактивні, так і штами з низькою активністю біосинтезу індоліл-3-оцтової кислоти, а також штами, які взагалі не утворюють ІОК.

Ауксини чинять стимулювальну дію на ріст і розвиток не лише рослин, а й мікроорганізмів. Це перш за все азотфіксувальні бактерії родів *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* і *Bacillus* [5, 15].

Гібереліни – це найбільш поширена група фітогормонів, яка налічує більше, ніж 100 сполук. Гібереліни належать до класу дитерпенів і складаються із ізопренових залишків, які звичайно утворюють чотири кільця. Найбільш поширеними і біологічно активними фітогормонами цієї групи є гіберелові кислоти ГК₃, ГК₇, ГК₁ і ГК₄.

Дія гіберелінів направлена на поділ і елонгацію клітин, які входять до складу інтеркалярних меристем, на стимулювання цвітіння, активацію синтезу мембран і амілолітичних ферментів. Найбільшим вмістом гіберелінів у рослин характеризується недозріле насіння. Рослини різних етапів онтогенезу можуть відрізнятися вмістом та набором гіберелінів. Синтезуються гібереліни в різних частинах рослин, проте основним місцем є листки [13].

Здатність до біосинтезу гіберелінів виявлена серед представників усіх груп мікроорганізмів, але найактивнішими продуцентами є мікроміцети роду *Phaeosphaeria* і *Gibberella fujikuroi*, які здатні утворювати більш, ніж 1000 мг/л гіберелової кислоти. Мікроміцети, що належать до видів *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Penicillium corylophilum*, *P. cyclopium*, *P. funiculosum*, *Verticillium sp.*, *Rhizopus stolonifer*, *Shizophillum commune* також утворюють гібереліни. Активні продуценти гіберелінів трапляються серед фітопатогенних грибів: *Ustilago mayis*, *Sphaceloma manihoticola*, *Cercospora rosicola*, *Botryodiplodia theobromae*, *Fusarium semitectum*, *F. acuminatum*, *F. anguoides*, *F. avenaceum*, *F. chlamydosporum*, *F. equiseti*, *F. osysporum*, *F. moniliforme*. Різні гіберелові кислоти

(ГК₃, ГК₇, ГК₄, ГК₁₃) виявлені у конідіях *F. graminearum* вже через 2 години інкубації спор цього мікроміцета [5, 16].

Дослідження процесу продукування гіберелінів у рослин і грибів дозволяють вважати, що в процесі еволюції рослини і мікроміцети сформували незалежні шляхи біосинтезу цієї групи фітогормонів.

Цитокініни за хімічною структурою є похідними аденіну. В залежності від будови молекули пуринового кільця фізіологічна активність цитокінінів відрізняється. Саме цим пояснюється той факт, що цитокініни регулюють різні фізіологічні процеси: активізують синтез РНК і білка в клітинах шляхом активізації РНК-полімерази, стимулюють поділ рослинних клітин, сприяють розгалуженню, стимулюють проростання насіння, регулюють формування хлоропластів, підвищують стабільність фотосинтетичного апарату за водного стресу, сприяють стійкості клітин до несприятливих умов навколишнього середовища [5].

Мікроорганізми здатні синтезувати такі цитокініни, як кінетин, зеатин, ізопентеніладенін і деякі інші. Сполуки з цитокініновою активністю виявлено у грибів з родів *Paxillus*, *Rhizopogon*, *Suillus* (які утворюють мікоризу з рослинами), а також у фітопатогенних грибів, що належать до родів *Uromyces*, *Schizophyllum*, *Taphrina* [9, 17].

Тривалий час з рослин не вдалося виділити гени біосинтезу цитокінінів. Це давало привід сумніватися в тому, що рослини дійсно утворюють зазначені гормони, але у 2001 році у *Arabidopsis thaliana* виявлено гени, які кодують функціонально-активний ключовий фермент біосинтезу цитокінінів – ізопентенілтрансферазу [4, 9]. Ті ж гени знайдено також у бактерій і у такого фітопатогенного гриба, як *Taphrina cerasi* [9, 18].

Екзогенні цитокініни стимулюють біосинтез мікроорганізмами антибіотиків, амінокислот, деяких ферментів, а також впливають на вміст ендогенних фітогормонів у мікроорганізмах. Важливим є те, що змішані культури мікроорганізмів утворюють більшу кількість ауксинів, гіберелінів і цитокінінів, ніж чисті культури і, як наслідок, біосинтез фітогормонів асоціаціями мікроорганізмів, які взаємодіють з рослинами, значно посилюється

[9, 18, 19].

Метаболіти рослин, які виділяються в ризосферу, містять різноманітні біологічно активні сполуки, які є джерелом живлення мікроорганізмів, при цьому фітогормони виконують роль сигнальних молекул, які гармонізують взаємодію рослин з ризосферними мікроорганізмами. Наприклад, при взаємодії з рослинами, в корневих ексудатах яких міститься триптофан, біосинтез ауксинів мікроорганізмами також посилюється, адже триптофан є попередником ауксинів і саме ризосферна мікробіота рослин відіграє ключову роль у його перетворенні в ІОК. Синтезовані мікроорганізмами фітогормональні речовини, в свою чергу, впливають як на рослини, так і на самих продуцентів. Тому рослини та асоційовані з ними мікроорганізми, які займають одну екологічну нішу, необхідно розглядати як єдину систему. Втім, кожен із учасників цієї системи характеризується власною біохімічною активністю і, зрештою, синтезує одні й ті самі фітогормони, різниця в дії яких полягає лише в концентрації. В боротьбі за існування одержують переваги ті ризосферні мікроорганізми, які здатні виділяти фітогормони, що дозволяє їм успішніше колонізувати ризосферний ґрунт, поверхню коренів і проникати у внутрішні тканини рослин [9, 20].

Активність фітогормонів, які продукуються мікроміцетами, забезпечується їхньою взаємодією з певними рецепторами (алостеричними білками), що розпізнають фітогормон, специфічно зв'язуються з ним, утворюючи гормон-рецепторний комплекс. Такий комплекс передає сигнал, потрібний для запуску відповідної фізіологічної реакції клітини. Важливим є те, що один і той же гормон може зв'язуватися з різними рецепторами, зумовлюючи відповідно різні фізіологічні реакції. Саме цим фактом і пояснюються причини поліфункціональності дії фітогормонів. Фітогормони впливають на так звані «компетентні» клітини, а компетентність їх визначається за наявності специфічних рецепторів [13].

Ґрунтові гриби-продуценти фітотоксичних речовин. Крім здатності продукувати фітогормони, для ґрунтових мікроміцетів, які заселяють кореневу зону рослин, притаманна і здатність синтезувати фітотоксини – речовини, які пригнічують ріст і розвиток

рослин.

Багато ґрунтових мікроорганізмів характеризуються фітотоксичною активністю. Так, серед усіх виділених ґрунтових мікроорганізмів у чорноземних ґрунтах трапляється 11–28 %, у дерново-підзолистих ґрунтах – 32–38 % фітотоксичних [21, 22]. Значною мірою вміст у ґрунті фітотоксичних мікроорганізмів залежить від культури землеробства. В окультурених ґрунтах їх міститься значно менше, ніж у цілинних. Особливо сильний вплив на вміст фітотоксичних мікроорганізмів чинить беззмінне вирощування сільськогосподарських культур і високе насичення ними сівозмін. Крім того, на їх вміст впливає тип ґрунту, ступінь окультуреності, агротехнічні заходи і характер рослинного покриву [23, 24].

Незважаючи на те, що здатність продукувати фітотоксичні речовини виявлена у багатьох видів ґрунтових мікроорганізмів, фітотоксичні речовини виділені і охарактеризовані лише для окремих видів. Це пов'язано з тим, що встановлення хімічної структури вторинних метаболітів досить непросте завдання, а нестійкість і лабільність у ґрунті багатьох фітотоксичних речовин ще більше ускладнює проблему.

У 1970 р. Т. Мірчинк запропонувала розподіл між токсинами, фітотоксинами і антибіотиками провести на основі концентрацій, у межах яких виявляється їхня дія на об'єкт. Такий підхід виявився досить плідним. На його основі активними фітотоксинами вважають сполуки, які в концентраціях, що не переважають 100 мкг/мл, негативно діють на рослини, не виявляючи впливу на тварин і мікроорганізми. Якщо фітотоксична і антибіотична дія сполуки проявляється в межах концентрацій до 100 мкг/мл, то її відносять до групи фітотоксинів-антибіотиків. Ґрунтуючись на цьому розподілі, до типових фітотоксинів можна віднести вікторин, активність якого виявляється у концентрації 0,02 мкг/мл, у той час, як на тварин і мікроорганізми він не діє. Крім того, типовим фітотоксином є фузарієва кислота, фітотоксична активність якої виявляється у концентрації 0,1–5,0 мкг/мл, у той час як, антибіотична активність проявляється тільки у концентрації 500 мкг/мл. Все ж більшість ґрунтових мікроміцетів утворює токсичні сполуки, які можна

віднести до фітотоксинів-антибіотиків [21].

Досліджено фітотоксичні речовини мікроміцетів, які за хімічною природою відносяться до пептидів або похідних амінокислот. Ці сполуки утворюються, як правило, фітопатогенними грибами і характеризуються високою біологічною активністю і специфічністю до рослини-живителя. До цієї групи відносяться: вікторин (продуцент – *Helminthosporium sp.*), НС-токсин (продуцент – *Helminthosporium sp.*), фітоальтернарин (продуцент – *Alternaria sp.*), тентоксин (продуцент – *Alternaria alternata*), АМ-токсин (продуцент – *Alternaria mali*) та інші [1].

Деякі сапрофітні гриби роду *Aspergillus* продукують мальформіни, фітотоксична активність яких виявляється у концентраціях 0,1–0,2 мкг/мл. За хімічною будовою мальформіни – циклічні пентапептиди, до складу яких входять цистеїн, валін, лейцин у різних співвідношеннях [1, 25, 26].

Фітотоксичною активністю щодо томатів, картоплі і винограду відрізняються деякі похідні амінокислот, а саме: лікомаразмін (продуценти – деякі види роду *Fusarium*) і лікомаразмінова кислота (продуценти – гриби родів *Fusarium*, *Aspergillus*, *Colletotrichum*, *Pyrenophora*) [27, 28].

Низка ґрунтових грибів (головним чином фітопатогенні гриби) утворюють сполуки, які відносяться до глікопептидів і інших похідних вуглеводів. З цієї групи речовин відомі гельмінтоспорозид (продуцент – *Helminthosporium sp.*) і інші фітотоксини, які характеризуються високою активністю і специфічністю щодо певних видів рослин (продуценти – *Helminthosporium maydis*, *Phoma tracheiphila*, *Phialophora cinerescens*, *Verticillium dahliae*, деякі види роду *Cladosporium*). Всі вище приведені токсини, виявляючи високу активність щодо рослин, не діють на мікроорганізми, тобто їх можна віднести до типових фітотоксинів [1, 28].

Токсини фітопатогенних мікроорганізмів інтенсивно вивчаються у зв'язку з їх роллю у патогенезі рослин. Неабиякий інтерес викликають також токсини ґрунтових сапрофітних мікроорганізмів, але на відміну від фітопатогенних мікроорганізмів, що продукують типові фітотоксини, більшість сапрофітних мікроорганізмів утворюють фітотоксичні сполуки, які в тих самих концентра-

ціях негативно діють і на мікроорганізми, тобто являють собою фітотоксини-антибіотики.

Найбільш вивченими фітотоксинами-антибіотиками є патулін (продуценти – гриби родів *Penicillium* і *Aspergillus*), цитринін (види родів *Penicillium* і *Aspergillus*), пеніцилова кислота (гриби родів *Penicillium* і *Aspergillus*), рубратоксин (продуцент *Penicillium purpurogenum*), альтернарієва кислота (продуценти – *Alternaria tenuis* і *Alternaria solani*) та інші [1, 25, 26, 28].

Сапрофітні мікроорганізми також здатні до синтезу типових фітотоксинів, які не виявляють антибіотичної активності. Так, ґрунтові гриби родів *Chaetomium* і *Gliocladium* продукують фітотоксичні речовини, діюча концентрація яких лежить у межах 5-10 мкг/мл щодо широкого спектру сільськогосподарських культур. За хімічною природою це гліколіпіди і кетони. Механізм фітотоксичного впливу на рослини полягає у порушенні проникненості цитоплазматичних мембран, гальмуванні мітотичного поділу рослинних клітин, зменшенні росту клітин у зоні розтягування. Крім того, під впливом фітотоксинів відбуваються глибокі порушення у ядерному апараті клітин: виникають структурні зміни хромосом, вакуолізація ядер та їхній лізис [29].

Афлатоксини являють собою групу сполук, близьких за своєю природою до дегідрофурану (кумарину). Продукуються деякими видами роду *Aspergillus*. Найактивнішими токсиноутворювачами є представники *Aspergillus flavus*. У низьких концентраціях ці сполуки токсичні для теплокровних, риб, комах і мікроорганізмів, тому їх можна охарактеризувати як токсини-антибіотики [1, 25, 28].

Високу фітотоксичну активність виявляють гетероциклічні сполуки, що містять азот. Серед них піколінова кислота, фузарієва кислота (яка є похідною від піколінової кислоти) та віридикатин. Активним продуцентом піколінової кислоти є ризосферні бактерії роду *Pseudomonas* (*P. putida*). Піколінову та фузарієву кислоти утворюють різні види роду *Fusarium*. Фітотоксичний ефект цих сполук лежить у межах концентрацій 1–10 мкг/мл, особливо чутливі до них бавовник та томат [1].

Із *Dendrodochium toxicum* були виділені індивідуальні речовини, які отримали назву дендродохіни I, II, III, IV. Речо-

вини проявляють сильні токсичні властивості і викликають захворювання, яке називається дендродохіотоксикоз. Поряд з цим дендродохіни характеризуються фітотоксичними властивостями (діюча концентрація 30 мкг/мл) щодо проростків вівса, ячменю, люпину, квасолі. Найчутливішими до дії фітотоксинів виявилися рослини капусти та редису. За хімічною природою дендродохіни є терпеноїдами (макроциклічними сполуками), а саме трихотеценами [30].

Комплекси високотоксичних метаболітів, що утворюються грибом *Stachybotrys alternans* отримали назву стахіботріотоксини. Поряд з високою токсичністю для тварин та людей стахіботріотоксини проявляють фітотоксичну активність, викликають некрози і відмирання рослинних тканин, гальмують схожість насіння сільськогосподарських рослин. За хімічною природою стахіботріотоксини належать до стероїдів [28].

Карботрициклічні терпени, що продукуються *Fusicoccum amygdali* також справляють сильну фітотоксичну дію на рослини томатів, персику і мигдалю. Серед них відомі фузикококцин, алофузикококцин та ізофузикококцин. За хімічною будовою вони подібні, але відрізняються за фітотоксичною активністю. Так, діюча концентрація фузикококцину становить 2, алофузикококцину – 20, ізофузикококцину 50 мкг/мл [1].

Багато видів ґрунтових мікроміцетів (*Aspergillus niger*, *Penicillium oxalicum*, *P. citrinum*, *P. arenaria*, *P. luteus*, *Sclerotinia sclerotiorum*) продукують щавелеву та лимонну кислоти, фітотоксичний ефект яких проявляється у концентраціях 250–300 мкг/мл щодо рослин вики, люпину, гороху. Двоосновна ненасичена фумарова кислота виділена з культуральної рідини *Rhizopus sp.* – збудника гнилей коренів і гілок мигдалю. Дія чистої фумарової кислоти викликає ті ж самі прояви хвороби. Гриб *Rhizoctonia solani* продукує фенілоцтову та оксифенілоцтову кислоти, які виявляють фітотоксичні властивості в дозах 5–50 мкг/мл щодо рослин рису, бавовнику, буряку, люцерни. Саліцилову і коричну кислоти, фітотоксична активність яких проявляється в межах концентрацій 150–200 мкг/мл, здатні продукувати гриби роду *Penicillium* [1, 25–27, 31].

Розкриття характеру взаємодії між фітотоксичними мікроміцетами, іншими представниками ризосферної мікробіоти і рослинами має важливе наукове і практичне значення. Токсичні речовини мікробного походження знаходять практичне використання при селекції нових сортів і гібридів сільськогосподарських культур, стійких до хвороб і несприятливих факторів навколишнього середовища, для створення штучного інфекційного фону. Їхнє застосування виправдано тим, що фітотоксини здатні швидко розкладатися і не накопичуватися у ґрунті і інших субстратах, що дуже важливо для безпеки довкілля.

Симбіози грибів і рослин (мікориза). Багато ґрунтових грибів здатні вступати в тісні симбіотичні зв'язки з рослинами, утворюючи мікоризу. Аналіз літературних джерел останніх десятиліть свідчить про те, що симбіози грибів і рослин з утворенням мікоризи є дуже поширеними і охоплюють у середньому 85 % судинних рослин на Землі.

У сучасному розумінні мікориза – це структурно оформлена за типом мутуалістичного симбіозу асоціація між коренями рослин і грибами, в якій ці організми співіснують у взаємозалежних і взаємовигідних відносинах.

Розвиток симбіозу між грибами і рослинами – це складний багатоетапний процес, який включає в себе упізнавання, передачу сигналу і взаємодію між грибом і рослиною. Формування мікоризи є взаємовигідним як для гриба, так і для рослини. Втім, рослини здатні рости і розвиватися і за відсутності мікоризних грибів, у той час, як спори грибів здатні лише до обмеженого проростання і росту гіф за відсутності рослини. Це свідчить про те, що рослинні сигнали виконують провідну роль для ініціації симбіозу. В останні роки дослідженню сигнальної взаємодії при формуванні мікоризи приділяється багато уваги, але остаточно встановити природу рослинних сигналів, які беруть участь у певних стадіях утворення мікоризи, не вдалося.

Було показано, що деякі рослинні флавоноїди здатні в низькій концентрації стимулювати ріст грибів арбускулярно-везикулярної мікоризи. Серед флавоноїдів, що чинять стимулювальну дію на мікоризні гриби, найактивнішим є естрадіол. Є дані щодо ролі

рослинних гормонів, зокрема цитокінінів, при утворенні мікоризи. Незважаючи на одержані результати, більшість дослідників вважає, що ні флавоноїди, ні фітогормони не є ключовими сигнальними молекулами у колонізації коренів рослин мікоризними грибами. Ймовірно, цю роль виконують ще невідомі нам вторинні метаболіти рослин [32].

В останні роки багато досліджень присвячено вивченню молекулярних процесів, які відбуваються під час утворення мікоризи. Взаємодія рослин і мікоризних грибів являє собою комплекс процесів, які реалізуються через молекулярні механізми. В процесі формування і функціонування симбіозів відбувається взаємодія генів партнерів, які на час існування симбіозу об'єднуються в надорганізову генетичну систему. Результатом дії цієї системи є тісна метаболічна інтеграція партнерів, регуляція рослиною-донором швидкості розмноження симбіонта і утворення спеціалізованих симбіотичних структур. Розвиток мікоризи контролюється рослинними генами, більшість із яких експресується тільки при взаємодії з грибами-мікоризоутворювачами. Формування симбіозу – це особлива стратегія розвитку, яка еволюційно пов'язана з загальними морфологічними програмами, але сформувалася головним чином у процесі еволюції з мікроорганізмами [32–34].

На сьогодні описано декілька видів мікоризи. Найбільш вивчена – арбускулярно-везикулярна мікориза. Мікроміцети, що її утворюють, є облігатними симбіонтами і належать до класу *Zygomycetes* порядку *Glomales*, родів *Glomus* та *Sclerocystis*. У різні часи представники цих родів виділені з тканин коренів пеніцетуму (*Pennisetum pedicellatum* Trin.), евкаліпта (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.), акації білої (*Faidherbia albida* (Delile) A. Chev.), хімонобамбуку (*Chimonobambusa quadrangularis* (Fenzi) Markino), ерехтитесу (*Erechthites valerianifolia* (Walf.) DC.), гінго дволопатевого (*Gingo biloba* L.), колоказії (*Colocasia formosanum* Hayata, *Colocasia formosanum* T.T. Chang & T. Chen), рису (*Oryza sativa* L.) [35, 36].

Арбускулярна мікориза характеризується наявністю в кортикальних клітинах коренів рослин арбускул і везикул. У

тканинах можна розрізнити прямі гіфи або їхні завитки, які здебільшого не септовані. Колонізація спостерігається тільки в ризодермі та коровій паренхімі кореня, гриб ніколи не проникає в судинний циліндр і область меристеми [35]. Спори формуються в ґрунті або в коренях. У ґрунті відбувається також розвиток позакореневих гіф, які утворюють «зовнішній міцелій» [32].

Ектомікориза формується мікроміцетами класів *Basidiomycetes*, *Ascomycetes* та *Zygomycetes*, які покривають щільною сіткою (мантією) бічні потовщені корені. Проникнення гіфів у клітини кореня не відбувається, але спостерігається наявність септованого міцелію між клітинами коренів. Рослинам під час існування ектомікоризи притаманне збільшення вмісту хлорофілу. Ектомікориза характерна для багатьох як голонасінних, так і для квіткових рослин із родин *Pinaceae*, *Betulaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Myrtaceae*, *Fagaceae* та *Rosaceae* [35].

Арбутоїдна мікориза утворюється базидіоміцетами, аскоміцетами та зігоміцетами і рослинами порядку *Ericales*. Типовим прикладом є утворення мікоризи полуничним деревом (*Arbutus unedo* L.), а також представниками родів *Arctostaphylos* та *Pyrola*. Подібно до ектомікоризи корені рослин покриті гіфальною мантією, але на відміну від неї спостерігається проникнення гіфів грибів у клітини кореня [36].

Монотропоїдна мікориза за своєю будовою нагадує арбутоїдну, але для рослин порядку *Monotropaceae* не притаманне збільшення хлорофілу під час існування асоціації з мікроміцетами. Так, з представниками родів *Pityopus* та *Allotropa*, як правило, утворюють мікоризу гриби роду *Tricholoma*, а формування мікоризного симбіозу за участі базидіоміцетів *Hydnellum* характерне для біоценозів, у яких трапляються рослини з родів *Hemitomes* та *Monotropsis*. Монотропоїдна мікориза формується за участю мікроміцетів класів *Basidiomycetes*, *Ascomycetes* та *Zygomycetes* [36].

Ерікоїдна мікориза утворюється базидіоміцетами та аскоміцетами і рослинами порядку *Ericales*, наприклад – *Hymenoscyphus ericae*. Для цієї мікоризи характерне проникнення гіфів у клітини кореня, а також гіфальні завитки в клітинах

кореневих волосків [36].

Орхідна мікориза наявна у орхідних (рід *Gastrodia*) рослин, які на ранніх фазах розвитку часто відчують дефіцит хлорофілу і тому вимушені вступати в асоціації з мікроміцетами класу *Basidiomycetes*. Гіфи грибів обплітають корені орхідних рослин зовні і проникають в середину. Завитки гіфів наявні і в стеблах рослин [32].

Для голонасінних і квіткових рослин характерними видами є екто- і ектендомікоризи, які формуються мікроміцетами класів *Basidiomycetes*, *Ascomycetes* та *Zygomycetes*. При ектомікоризи гриби покривають щільною сіткою (мантією) бічні потовщені корені. Проникнення гіфів у клітини кореня не відбувається, але спостерігається наявність септованого міцелію між клітинами коренів. Менш вивченою є ектендомікориза. Вона подібна до ектомікоризи, але відрізняється від неї наявністю гіфів всередині клітин кореня. Гіфальна мантія також може бути відсутня. Утворення як екто-, так і ектендомікоризи завжди супроводжується збільшенням вмісту хлорофілу у листках рослин [32, 36].

Утворення мікоризи – взаємовигідний процес як для рослини, так і для гриба. При цьому гриби одержують доступ до продуктів фотосинтезу рослин, у свою чергу гіфи грибів розгалужуються у ґрунті, що дає можливість мікоризованій рослині збільшити доступний для неї обсяг ґрунту. Рослини, на коренях яких утворилась мікориза, краще пристосовані до навколишнього середовища, вони більшою мірою захищені від несприятливих екологічних умов, включаючи посуху, від’ємні температури, засоленість, забруднення ґрунту і повітря [37–40]. Крім того, симбіоз мікоризоутворюючих грибів і рослин сприяє формуванню стійкості рослин до дії патогенів [41].

Ендофітні асоціації (факультативні симбіози) сапрофітних ґрунтових грибів з рослинами. Відомо, що деякі сапрофітні ґрунтові гриби з родів *Trichoderma*, *Fusarium*, *Acremonium* утворюють ендофітні асоціації з коренями рослин, при цьому не спостерігається утворення специфічних структур, характерних для мікоризи, але відсутні і ознаки захворювання [9]. В останні роки з’явилися свідчення того, що гриби роду *Chaetomium* здатні до

ендофітії. Так, показано, що *Chaetomium globosum* інфікує тканини тропічних злакових і бобових трав *Glinus lotoides*, *Canavalia cathartica* та *Imperata cylindrica* [42–44]. За допомогою сиквенс-аналізу було встановлено, що в комплексі ендоефітних грибів, які інфікували тканини листків, стебел і коренів барвінку рожевого (*Catharanthus roseus*) траплявся *Chaetomium globosum* [45].

Нами показано, що ґрунтовий сапрофітний гриб *Chaetomium cochliodes* здатен утворювати мікоризу з рослинами пшениці ярї та сої. Він активно розвивається на коренях рослин, утворює плоді тіла на поверхні коренів і кореневих волосків, проникає в середину клітин ризодерми, що свідчить про формування ендоефітної асоціації гриба з рослинами, яка має всі ознаки мікоризи, а саме ектоендомікоризи. *Chaetomium cochliodes* утворює фітогормональні речовини, які за характером дії на рослини відносяться до ауксинів і гіберелінів, а також різноманітні жирні кислоти, серед яких виявлено арахідонову кислоту, яка є біогенним еліситором, що індукуює системну імунну відповідь рослин на дію патогенів і несприятливих екологічних чинників [46, 47].

Відомі гриби-ендофіти, які продукують рістрегулювальні речовини і використовуються як основа біопрепаратів. Це, перш за все, гриби роду *Acremonium* [48]. Подібні мікробні препарати, створені на основі ендоефітних мікроорганізмів-продуцентів фітогормонів, мають низку вагомих переваг над синтетичними рістрегулювальними речовинами, які полягають у тому, що вони дешеві і поліфункціональні, крім того, ендоефітні гриби, які є основою біопрепаратів, як правило, здатні продукувати не лише фітогормони, але й інші біологічно активні сполуки, такі як амінокислоти, жирні кислоти, вітаміни та ін., що позитивно впливає на ріст і розвиток рослин.

1. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология /Т.Г. Мирчинк. – М. : Изд-во МГУ, 1976. – 206 с.

2. Билай В.И. Фузарии /В.И. Билай. – К. : Наук. думка, 1977. – 444 с.

3. Мирчинк Т.Г. Почвенные грибы как компоненты биогеоценоза //Т.Г. Мирчинк //Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза.

– М., 1984. – С. 114–130.

4. Кулаева О.Н. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов /О.Н. Кулаева, В.В. Кузнецов //Физиол. раст. – 2002. – Т. 49, № 4. – С. 626–640.

5. Цавкелова Е.А. Гормоны и гормоноподобные соединения микроорганизмов (обзор) /Е.А. Цавкелова, С.Ю. Климова, Т.А. Чердынцева, А.И. Нетрусов //Прикл. биохим. и микробиол. – 2006. – Т. 42, № 3. – С. 161–168.

6. Chung K.R. Indole derivatives produced by the fungus *Colletotrichum acutatum* causing lime anthracnose and postbloom fruit drop of citrus /K.R. Chung, T. Shilts, U. Erturk [et al.] //FEMS Microbiology Letters. – 2003. – Vol. 226, № 1. – P. 23–30.

7. Shimada A. Phytotoxicity of Indole-3-acetic Acid Produced by the Fungus *Pythium aphanidermatum* /A. Shimada, S. Takeuchi, A. Nakajima [et al.] //Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. – 2000. – Vol. 64, № 1. – P. 187–189.

8. Yurekli F. The synthesis of indole-3-acetic acid by the industrially important white-rot fungus *Lentinus sajor-caju* under different culture conditions /F. Yurekli, H. Geckil, F. Topcuoglu //Mycological Res. – 2003. – Vol. 107, № 3. – P. 305–309.

9. Цавкелова Е.А. Микроорганизмы-продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение (обзор) /Е.А. Цавкелова, С.Ю. Климова, Т.А. Чердынцева, А.И. Нетрусов //Прикл. биохим. и микробиол. – 2006. – Т. 42, № 2. – С. 133–143.

10. Furukawa T. Efficient Conversion of L-Tryptophan to Indole-3-Acetic Acid and/or Tryptophol by Some Species of *Rhizoctonia* /T. Furukawa, J. Koga, T. Adachi [et al.] //Plant Cell Physiol. – 1996. – Vol. 37. – P. 899–905.

11. Maor R. In Planta Production of Indole-3-Acetic Acid by *Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *aeschyromene* /R. Maor, S. Haskin, H. Levi-Kedmi, A. Sharon //Appl. Environ. Microbiol. – 2004. – Vol. 70, № 3. – P. 1852–1854.

12. Wu J. A preliminary study on ingredient of secretion from fungi of orchid mycorrhiza /J. Wu, J. Qian, S. Zheng //Ying Yong Sheng Tai Xue Bao. – 2002. – Vol. 13, № 7. – P. 845–848.

13. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин: підручник /М.М. Мусієнко – К. : Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.

14. Niemi K. Ectomycorrhizal fungi and exogenous auxins influence root and mycorrhiza formation of Scots pine hypocotyl cuttings *in vitro*

/K. Niemi, T. Vuorinen, A. Ernstsén //Tree Physiol. – 2002. – Vol. 22, № 17. – P. 1231–1239.

15. Sergeeva E. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria /E. Sergeeva, A. Liaimer, B. Bergman //Planta. – 2002. – Vol. 215. – P. 229–238.

16. Mitter N. Characterization of gibberellin producing strains of *Fusarium moniliforme* based on DNA polymorphism /N. Mitter, A. Srivastava, K. Renu [et al.] //Mycopathol. – 2002. – Vol. 153, № 4. – P. 187–193.

17. Janitor A. Growth of mycelia of phytopathogenic fungi after application of abscisic acid *in vitro* conditions /A. Janitor //Plant Protect. Sci. – 2002. – Vol. 38, № 3. – P. 94–97.

18. Мишке И.В. Микробные фитогормоны в растениеводстве /И.В. Мишке. – Рига : Зинатне, 1988. – 151 с.

19. Vereecke D. The *Rhodococcus fascians*-plant interaction: morphological traits and biotechnological applications /D. Vereecke, S. Burssens, C. Simon-Mateo //Planta. – 2000. – Vol. 210, № 2. – P. 241–251.

20. Кравченко Л.В. Роль триптофана в корневых экзометаболитах для фитостимулирующей активности ризобактерий /Л.В. Кравченко, Т.С. Азарова, Н.М. Макарова, И.А. Тихонович //Микробиол. – 2004. – Т. 73, № 2. – С. 195–198.

21. Мирчинк Т.Г. Токсины почвенных и фитопатогенных грибов /Т.Г. Мирчинк //С.-х. биол. – 1970. – Т. 5, № 5. – С. 694–702.

22. Надкерничный С.П. Фитотоксические свойства микроскопических грибов почв Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук /С.П. Надкерничный; Всес. науч.-иссл. ин-т с.-х. микробиологии. – Л., 1976. – 34 с.

23. Берестецкий О.А. Фитотоксины почвенных микроорганизмов и их экологическая роль /О.А. Берестецкий //Фитотоксические свойства почвенных микроорганизмов. – Л., 1978. – С. 7–15.

24. Щербаков А.П. Фитотоксичность почвенных микромицетов как параметр агроэкологического мониторинга /А.П. Щербаков, И.Д. Свистова //С.-х. микробиология в XIX–XXI веках. Всерос. конф. (С.-Петербург, 14–19 июня 2001 г.): Тез. докл. – СПб, 2001. – С. 41.

25. Берестецкий О.А. Фитотоксические метаболиты почвенных аспергиллов /О.А. Берестецкий, А.В. Боровков //Микробиол. журн. – 1981. – Т. 43, № 4. – С. 517–530.

26. Берестецкий О.А. Фитотоксические метаболиты почвенных пенициллиев /О.А. Берестецкий, А.В. Боровков //Микробиол. журн. – 1979. – Т. 41, № 3. – С. 291–302.

27. Билай В.И. Фитотоксины грибов рода *Fusarium* /В.И. Билай //Фитотоксические свойства почвенных микроорганизмов. – Л., 1978. – С. 39–53.

28. Методы экспериментальной микологии: справочник /ред. В.И. Билай. – К. : Наук. думка, 1982. – 549 с.

29. Надкерничная Е.В. Изучение химической природы и свойств фитотоксических веществ *Gliocladium zaleskii* Pidopl. 11313 и *Chaetomium aureum* 8583: Автореф. дис. ... канд. биол. наук /Е.В. Надкерничная; Ин-т микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного. – К., 1982. – 27 с.

30. Зайченко А.М. Микотоксины: прошлое, настоящее, будущее /А.М. Зайченко, И.Г. Рубежняк, Е.В. Андриенко, О.П. Кобзистая, Е.С. Цыганенко //Микробиол. журн. – 2003. – Т. 65, № 1–2. – С. 141–148.

31. Schmiedeknecht G. Erfolgreiche Anwendung microbieller Antagonisten zur biologischen Bekämpfung von *Rhizoctonia solani* bei Kartoffelpflanzen /G. Schmiedeknecht //Mitt. Biol. Bundesanst. Land und Forstwirt. – Berlin-Dahlen, 1990. – № 266. – P. 296.

32. Крипка А.В. Молекулярные и клеточные аспекты развития арбускулярных микоризных симбиозов и их значение в жизнедеятельности растений /А.В. Крипка, Б.В. Сорочинский, Д.М. Гродзинский //Цитология и генетика. – 2002. – № 4. – С. 72–81.

33. Генетика развития растений /[Л.А. Лутова, Н.А. Проворов, О.Н. Тиходеев и др.]. – СПб : Наука, 2000. – 539 с.

34. Smith S.E. Physiological interactions between symbionts and vesicular-mycorrhizal plants /S.E. Smith, V. Gianinazzi-Pearson //Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1988. – Vol. 39. – P. 221–244.

35. Barea J.M. Manejo de las propiedades biológicas del suelo /J.M. Barea, J. Olivares //Agricultura sostenible /eds Jimenez-Dhaz R., Lamo de Espinosa R. – Madrid: Editorial Mundi Prensa. – 1998. – P. 174–193.

36. Matsushima T. Microfungi of the Solomon Islands and Papua New Guinea /T. Matsushima. – Kobe, Japan, 1971. – 78 p.

37. Paradis R. The combined effect of arbuscular mycorrhizas and short-term cold exposure on wheat /R. Paradis, Y. Dalpé, C. Charest //New Phytol. – 1995. – Vol. 129. – P. 637–642.

38. Shetty K.G. Effects of mycorrhizae fertilizer amendments on zinc tolerance of plants /K.G. Shetty, B.A.D. Herick, A.P. Schwab //Environmental Pollution. – 1995. – Vol. 88. – P. 307–314.

39. Subramanian K.S. Arbuscular mycorrhizae and water relations in maize under drought stress at tasseling /K.S. Subramanian, C. Charest,

- L.M. Dwyer, R.I. Hamilton //New Phytol. – 1995. – Vol. 129. – P. 643–650.
40. Sylvia D.M. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stress /D.M. Sylvia, S.E. Williams //Mycorrhizae in Sustainable Agriculture /Eds. G.J. Bethlenfalvay & R.G. Linderman. – Madison Wisconsin: ASA Special Publication, 1992. – Vol. 54. – P. 101–124.
41. Dehne H.W. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens /H.W. Dehne //Phytopathol. – 1982. – Vol. 72. – P. 1115–1119.
42. Ding G. Chaetoglobosin U, a cytochalasan alkaloid from endophytic *Chaetomium globosum* IFB-E019 /G. Ding, Y.C. Song, J.R. Chen [et al.] //J. Nat. Prod. – 2006. – Vol. 69. – P. 302–304.
43. El-Zayat S.A. Preliminary studies on laccase production by *Chaetomium globosum* an endophytic fungus in *Glinus lotoides* /S.A. El-Zayat //American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci. – 2008. – Vol. 1, № 3. – P. 86–90.
44. Seena S. Endophytic fungal diversity of 2 sand dune wild legumes from the southwest coast of India /S. Seena, K.R. Sridhar //Can. J. Microbiol. – 2004. – Vol. 50, № 12. – P. 1015–1021.
45. Kharwar R.N. The endophytic fungal complex of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don /R.N. Kharwar, V.C. Verma, G. Strobel, D. Ezra //Current sci. – 2008. – Vol. 95, № 2. – P. 228–233.
46. Копилов Є.П. Ефективність симбіотичної взаємодії гриба *Chaetomium cochliodes* Palliser з рослинами сої /Є.П. Копилов, С.П. Надкерничний //Физиол. и биохим. культурных раст. – 2008. – Т. 40, № 3. – С. 260–267.
47. Копилов Є.П. Здатність аскоміцета *Chaetomium cochliodes* Palliser вступати в тісні симбіотичні взаємовідносини з рослинами пшениці ярої /Є.П. Копилов //Агрокол. журн. – 2008. – Червень. – С. 111–114.
48. Драгозов І.В. Новий комплексний препарат Біовітрекс-екстра та його ріст стимулююча і фунгіцидна активність в дослідях з озимого пшеницею /І.В. Драгозов, В.К. Яворська, А.В. Богданович [та ін.]

ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ КАК БИОТИЧЕСКИЙ ФАКТОР ВЛИЯНИЯ НА РАСТЕНИЯ

Копылов Е.П.

Институт сельскохозяйственной микробиологии и агропромышленного производства НААН, г. Чернигов

В статье представлены современные взгляды на роль почвенных грибов в микробно-растительных взаимодействиях. Выяснение взаимоотношений грибов с растениями могут быть научным основанием для разработки основ оптимизации функционирования симбиозов и ассоциаций микроорганизмов с растениями, которые открывают путь как к созданию новых экологически безопасных микробных препаратов, так и для их практического использования в растениеводстве.

Ключевые слова: почвенные грибы, эндофитная ассоциация, микориза, фитогормоны, фитотоксические вещества.

SOIL FUNGI AS BIOTIC FACTOR OF INFLUENCE ON PLANTS

Kopilov E.P.

Institute of Agricultural Microbiology and Agroindustrial Manufacture, NAAS, Chernihiv

The article renders the current point of view according to the role of soil molds in plant-microbe interactions. Elucidation of relationship between molds and plants can be scientific basic for elaboration the principles of symbiosis and plant-microbe associations functioning. Thus it opens the way both for creation new environmentally friendly