

УДК 579.852.1+631.573

Колонизация ризопланы корней огурцов микроорганизмами, входящими в состав микробного препарата «Эмбико®»

В.С. Ржевская, Л.М. Теплицкая, И.П. Отурина

Таврический национальный университет имени В.И. Вернадского, Симферополь, Украина

Исследовано взаимодействие молочнокислых бактерий (*Lactobacillus plantarum*, *L. casei*, *Lactococcus lactis*) и дрожжевых грибов *Saccharomyces cerevisiae*, входящих в состав микробиологического препарата «Эмбико®», с корнями растений огурца (*Cucumis sativus* L.) сортов Конкуренс и Феникс плюс *in vitro*. Изолированные штаммы исследованных микроорганизмов образуют вокруг корней облако колонии, различное по мутности и размерам. Штаммы *L. plantarum* и *L. casei* 6 образовывали однородное облако мелких колоний, одинаковое по диаметру на всех зонах корня и постепенно уменьшающееся в зоне корневого чехлика. Штамм *S. cerevisiae* образовывал плотное облако крупных колоний, отличающееся по диаметру в разных зонах корня. Наименьшая интенсивность роста микроорганизмов наблюдалась на верхушке корня, наибольшая – в зоне корневых волосков. Штамм молочнокислого стрептококка *Lactococcus lactis* 4/6 колонизирующей способностью не обладает. При инокуляции корней микроорганизмами, ассоциированными в препарате «Эмбико®», колонизация корней происходит более активно, что свидетельствует о формировании синергических взаимоотношений между лактобациллами и сахаромидетами при совместном их культивировании. Облако колоний, образованное микробиологическим препаратом «Эмбико®», выглядело неоднородным, четко просматривались колонии разного размера и цвета. Активная микробная колонизация всех зон корней огурцов связана с потреблением исследуемыми микроорганизмами корневых экзотометолитов в качестве источников энергии и углерода. Сортная специфика огурцов не оказывает существенного влияния на ход процесса колонизации корней. Полученные результаты дают возможность охарактеризовать микроорганизмы, входящие в состав микробиологического препарата «Эмбико®», как способные колонизировать ризоплану корней растений огурца.

Ключевые слова: микробиологический препарат «Эмбико®»; молочнокислые бактерии; дрожжи; колонизация корней; ризоплана

Colonization of rhizoplane of cucumber roots by microorganisms which are components of the microbial preparation “Embiko®”

V.S. Rzhhevskaya, L.M. Teplitskaya, I.P. Oturina

Taurida V. Vernadsky National University, Simferopol, Ukraine

The ability of microorganisms belonging to the microbiological preparation “Embiko®” to colonize the rhizoplanes and rhizospheres of the Competitor and Phoenix Plus types of cucumber (*Cucumis sativus* L.) *in vitro* was investigated. The objects of study were the cultures of the lactic homofermentative streptobacteria *Lactobacillus plantarum* 20 and *L. casei* 6 and the homofermentative lactic streptococcus *Lactococcus lactis* 4/6, the yeast *Saccharomyces cerevisiae* 75 and the microbiological preparation “Embiko®” which includes the above-mentioned microorganisms. Germinated seeds were placed aseptically in biological test-tubes with starvation agar, where a suspension of the microbiological consortium of microorganisms had been added before. The ability of bacteria to colonize the root zone of plants was assessed visually by the intensity of formation of bacterial microcolonies on the surface of the roots of the seedlings and on the crushed micropreparations. The strain of *S. cerevisiae* colonized the entire volume of the agar along the entire length of the root, in the apical part of the root colonization was shown to be less active. With increasing duration of cultivation the intensity of colonization of the root zone by microorganisms was increased – colonies became larger. In various areas of the root the diameter of the cloud colonies *S. cerevisiae* was different in size. The strains of *L. casei* 6 and *L. plantarum* 20 colonized all the root zones, forming a cloud of small colonies around them. The strain of *L. lactis* 4/6 did not form colonies in the starvation agar and didn't colonize the root surface of the cucumber seedlings. The microbiological preparation “Embiko®” colonized the root throughout its length, gradually narrowing in the apical zone. When

inoculated with a pure culture of isolated strains the cloud was composed of monotypic colonies and looked homogeneous. When inoculated with the microbial consortium the cloud of the colonies looked heterogeneous, colonies of different sizes and colors were clearly visible. Under microscopy the preparations of the roots of the cucumber seedlings inoculated with the microbial preparation "Embiko[®]" yeast cells and cells of the lactic acid bacteria were found. This study of the ability of microorganisms from the preparation "Embiko[®]" to colonize the rhizoplane and rhizospheres of roots of cultivated plants *in vitro* showed that the different strains of microorganisms form clouds of colonies around the roots which were distinct in turbidity and size: the strain of *L. plantarum* – almost transparent, and *S. cerevisiae* – very dense. The lowest growth rate of microorganisms was observed at the apex of the root, the highest – in the zone of root hair. Clearly, root exudates of plants are the main source of carbon and energy for the inoculated bacteria. The results indicate that the investigated microbial consortium has a promising potential to inoculate plants in order to stimulate their growth and development.

Keywords: microbiological preparation «Embiko[®]»; *Lactobacillus*; yeasts; colonization of the roots; rhizoplane

Введение

Поверхность корня (ризоплана) и зона почвы, непосредственно соприкасающаяся с корнями (ризосфера), являются постоянным местом обитания разнообразных микробных ассоциаций (Costerton, 1995; Davey, 2000; Lobakova, 2005; Shaposhnikov, 2011; Galkin, 2012). Микроорганизмы ризопланы выполняют много жизненно важных для растений функций: стимулируют рост и развитие растительных организмов за счет способности к фиксации азота (Maudinas, 1981; Kundu, 1984; Mantelin, 2004), продуцирования фитогормонов (Dragovoz, 2012; Zakry Fitri Abdul Aziz, 2012), мобилизации питательных элементов из почвы (Rai, 1988; Han, 2006), повышения устойчивости растений к стрессовым факторам (Pigoleva, 2012; Zacharchenko, 2012). Отдельные виды обладают способностью к детоксикации чужеродных химических соединений в окружающей среде (Loktushov, 2011). Таким образом, устанавливая симбиотические отношения с растением, микроорганизмы ризопланы существенным образом модифицируют обмен веществ растения-хозяина.

Ведущую роль в формировании специфических ризоплановых и ризосферных микробных сообществ, отличающихся от почвенного микробиоценоза, играют корневые выделения растений (Vancura, 1972; Folman, 2001; Felix, 2002; Kravchenko, 2003, 2011). Для успешной колонизации корней важна способность бактерий утилизировать основные компоненты корневых выделений, в особенности низкомолекулярные органические кислоты (Vancura, 1972; Folman, 2001; Kravchenko, 2011), а также их способность синтезировать аминокислоты и витамины группы В (Shaposhnikov, 2011).

Одной из функций ризоплановой и ризосферной микрофлоры является защита растений от фитопатогенных микроорганизмов (Boronin, 1998; Kravchenko, 2002; Morgun, 2009; Zacharchenko, 2012; Rzevskaaya, 2013), которая может быть как механической за счет перекрытия сайтов адгезии на поверхности корней, так и активной за счет продуцирования широкого спектра антибиотических веществ (Galkin, 2012). Поиск эффективных микробных антагонистов фитопатогенных бактерий целесообразно проводить среди микроорганизмов, которые, с одной стороны, способны продуцировать биологически активные метаболиты, а с другой, интегрируясь в уже состоявшиеся микробные ценозы, активно колонизировать корни растений (Kurakov, 1997; Kulrich, 2009; Sheludko, 2010; Shaposhnikov, 2011), проявляя тем самым протекторные свойства. Наиболее перспективной группой микроорганизмов, отвечающих этим требованиям, являются бактерии рода *Lactobacillus*, в основе

высокой антагонистической активности которых лежит генетически детерминированная способность к продукции веществ с антибиотической активностью (Kvasnikov, 1975).

Весьма перспективным направлением в биотехнологических исследованиях является создание инокулятов, состоящих из бактериальных ассоциаций молочнокислых бактерий, обладающих синергическим эффектом и повышающих устойчивость растительно-бактериальной системы. Эффективность использования таких микробных препаратов в значительной степени определяется свойством применяемых бактерий колонизировать поверхность корня (Shaposhnikov, 2011). В связи с этим, целью настоящего исследования является сравнительный анализ способности микроорганизмов, входящих в состав микробиологического препарата «Эмбико[®]», к колонизации ризопланы и ризосферы растений.

Материал и методы исследований

Объектами исследования служили чистые культуры молочнокислых гомоферментативных стрептобактерий рода *Lactobacillus*: *L. plantarum* 20 и *L. casei* 6, молочнокислых гомоферментативных стрептококков *Lactococcus lactis* 4/6, дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* 75, а также микробиологический консорциум «Эмбико[®]», включающий указанные микроорганизмы. Все штаммы, входящие в состав микробиологического консорциума, депонированы и находятся на хранении в Депозитарии Института микробиологии и вирусологии НАН Украины.

Способность бактерий колонизировать поверхность корней исследовали на растениях огурцов (*Cucumis sativus* L.) сортов Конкурент и Феникс плюс. Простерилизованные перекисью водорода семена огурцов проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной стерильной водопроводной водой, в темноте при +28 °C в течение двух суток. Пророщенные семена асептически помещали в биологические пробирки, заполненные 7–10 мл 0,6% голодного агара, в которые предварительно вносили суспензии микроорганизмов и микробиологический консорциум (в 1 мл инокулята – 10⁷ КОЕ). Контролем служили пробирки с голодным агаром и высаженными в них растениями огурца. Лактобактерии выращивали на среде MRS, молочнокислые стрептококки – на среде S (Kvasnikov, 1975), дрожжи – на среде Сабуро в течение двух суток. Пробирки с проростками размещали на свету при температуре +25 °C и освещении 1000 люкс. Способность бактерий колонизировать прикорневую зону растений оценивали по образованию микроколоний бактерий у поверхности корня на 3–14-е сутки выращивания проростков. На 15-е сутки у семян

отделяли корневую систему и исследовали наличие на ней бактерий в давленных микропрепаратах, окрашенных метиленовым синим. Содержание микроорганизмов каждого изучаемого штамма анализировали в корневом чехлике, зоне клеточных делений, зоне растяжения, зоне всасывания и в проводящей зоне. Эксперименты проводили в 20-кратной биологической повторности.

Результаты и их обсуждение

Использование метода выращивания проростков растений в полужидком агаре, инокулированном микроорганизмами, позволяет за относительно короткий период времени сравнить способность исследуемых бактерий колонизировать поверхность корня и размножаться в ризосфере. В контрольном варианте (семена высажены в голодный агар без внесения микроорганизмов) в толще агара роста колоний не наблюдалось, все зоны корня просматривались отчетливо (рис. 1).

В опытном варианте при внесении в питательную среду штамма *S. cerevisiae* на вторые сутки вокруг корней растений образовывалось видимое облако колоний (рис. 2 а–г). Штамм *S. cerevisiae* колонизировал толщу агара по всей длине корня, начиная с его базальной части: проводящую зону, зону всасывания (зону корневых волосков), зону растяжения. В апикальной части корня

колонизация проявлялась менее активно. На третьи сутки культивирования растений облако колоний вокруг всех зон корня имело диаметр 1–2 мм (рис. 2 а, б). С увеличением времени культивирования до 14 суток интенсивность колонизации прикорневой зоны микроорганизмами возрастала, колонии становились крупнее. В различных зонах корня диаметр облака колоний отличался по размеру (рис. 2 в, г). В зоне корневого чехлика диаметр облака колоний в среднем составил 1 мм, в зоне делящихся клеток – 2 мм, в зоне корневых волосков – 5 мм, в проводящей зоне – 3 мм. Из-за высокой плотности облака колоний микроорганизмов вокруг корней корневые волоски не просматривались. Микроскопирование давленных препаратов корня показало наличие клеток *S. cerevisiae* в разных его зонах (рис. 2 д). Отличий в колонизации корней огурцов у сортов Конкурент и Феникс плюс не обнаружено.

Результаты проведенных ранее исследований показали, что штаммы *L. casei* 6 и *L. plantarum* 20 оказывают стимулирующее действие на рост проростков огурцов (Rzevskaia, 2013), проявляя высокую антагонистическую активность в отношении широкого спектра фитопатогенных микроорганизмов. При внесении в голодный агар как штамма *L. casei* 6, так и штамма *L. plantarum* 20 вокруг корней огурцов обоих испытанных сортов на третьи сутки появлялось облако мелких колоний (рис. 3, 4).

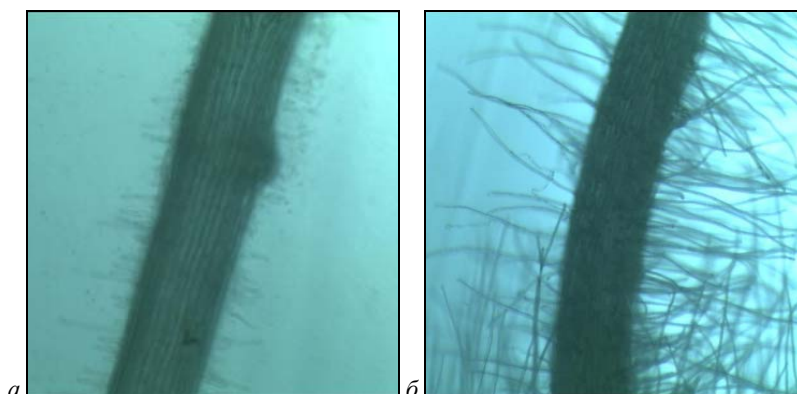


Рис. 1. Корень (зона корневых волосков) *Cucumis sativus* L. сорта Феникс плюс, выращенного в стерильных условиях (а – $\times 8$, б – $\times 98$)

Штамм *L. casei* 6 колонизировал поверхность корня по всей его длине (рис. 3 а). Высокая плотность облака бактериальных колоний вокруг корня не позволяла рассмотреть корневые волоски. На третьи сутки культивирования *L. casei* 6 сформировал облако колоний диаметром 2–3 мм, размеры которого оставались неизменными до 14-го дня исследований (рис. 3 б). Бактериальное облако, образуемое штаммом *L. plantarum* 20 на всей поверхности корня, имело размеры 1–2 мм (рис. 4 а), в зоне корневых волосков его диаметр достигал 4 мм. Плотность облака низкая, корневые волоски просматривались (рис. 4 б). Оба исследуемых штамма (и *L. casei* 6, и *L. plantarum* 20) колонизировали как корневого чехлик (рис. 3 в), так и все зоны корня (рис. 3 г, 4 в).

Исследуемый ранее штамм *L. lactis* 4/6 увеличивал энергию прорастания и всхожесть семян огурцов, проявляя высокую антагонистическую активность в отношении фитопатогенных грибов и бактерий (Rzevskaia, 2013). Установлено, что данный штамм не образовывал колоний

в толще голодного агара и не колонизировал поверхность корня огурцов сортов Конкурент и Феникс плюс.

При инокуляции корней микробиологическим консорциумом «Эмбико[®]», включающим вышеописанные штаммы, происходила колонизация корня по всей его длине. На третьи сутки культивирования растений облако колоний вокруг корня имело диаметр 2–3 мм, постепенно сужаясь в апикальной зоне. При инокуляции чистой культурой изолированных штаммов облако состояло из одного вида колоний и на всем колонизируемом пространстве выглядело однородно. При инокуляции микробиологическим консорциумом облако колоний выглядело неоднородным, четко просматривались колонии разного размера и цвета (рис. 5 а, б). При микроскопировании препаратов корней, инокулированных микробиологическим консорциумом «Эмбико[®]», обнаружены как дрожжевые клетки, так и клетки молочнокислых бактерий (рис. 5 в–е).

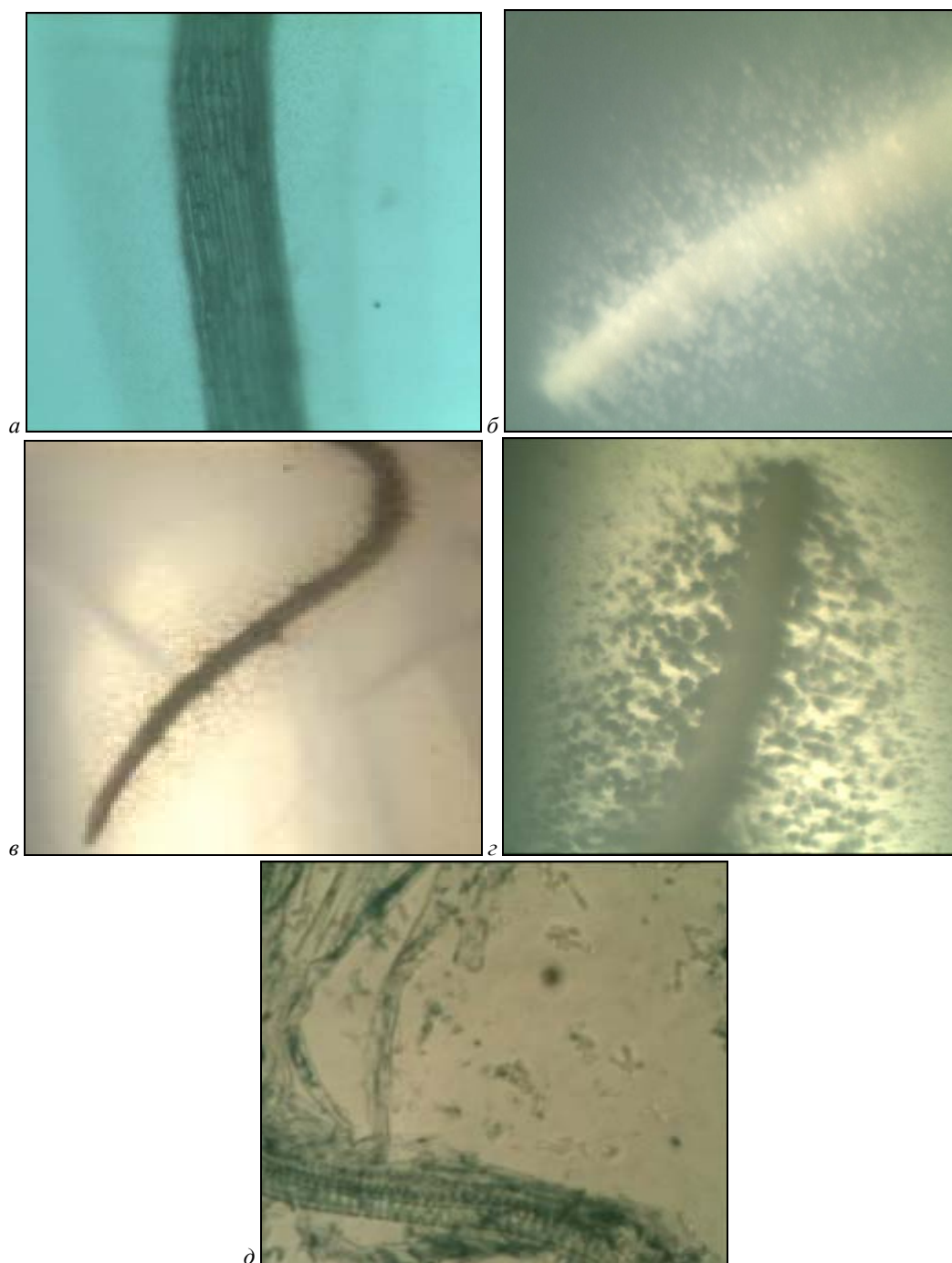


Рис. 2. Колонизация прикорневого пространства огурцов сорта Конкурент штаммом *S. cerevisiae* 75:
a – третьи сутки культивирования ($\times 8$), *б* – третьи сутки культивирования ($\times 98$), *в* – 10-е сутки культивирования ($\times 2$),
г – 10-е сутки культивирования ($\times 98$), *д* – давленный препарат на 14-е сутки культивирования ($\times 10$)

Исследуемые штаммы молочнокислых бактерий и дрожжей характеризуются выраженной способностью колонизировать поверхность корней огурцов. Колонии штаммов микроорганизмов образуют облако вокруг корней, различное по мутности и размерам. В толще агара, на расстоянии более 5 мм от поверхности корня, рост микроорганизмов не наблюдался, так как голодный агар является «бедной» питательной средой, а потому не подходит для развития молочнокислых бактерий, обладающих слабыми биосинтетическими способностями. У исследованных штаммов облако колоний отличалось по плотности: почти прозрачное у штамма *L. plantarum* и очень плотное у *S. cerevisiae*. Диаметр облака колоний (1–5 мм) на различных участках

корня также отличался. Наименьшая интенсивность роста микроорганизмов наблюдалась на верхушке корня, наибольшая – в зоне корневых волосков. Согласно А.В. Кугаков (1997), низкая заселенность микроорганизмами корневого кончика и зоны растяжения обусловлена тем, что удлинение корня происходит со скоростью более 1 000 мкм/ч, превышающей линейную скорость грибов и бактерий, и микроорганизмы не успевают колонизировать их с более старых участков. Замедление роста корня ведет к увеличению количества микроорганизмов в его апикальной зоне. Это предположение подтверждают и результаты наших исследований: на вторые сутки на кончике корня облако колоний имело меньший диаметр, чем на 14-е сутки.

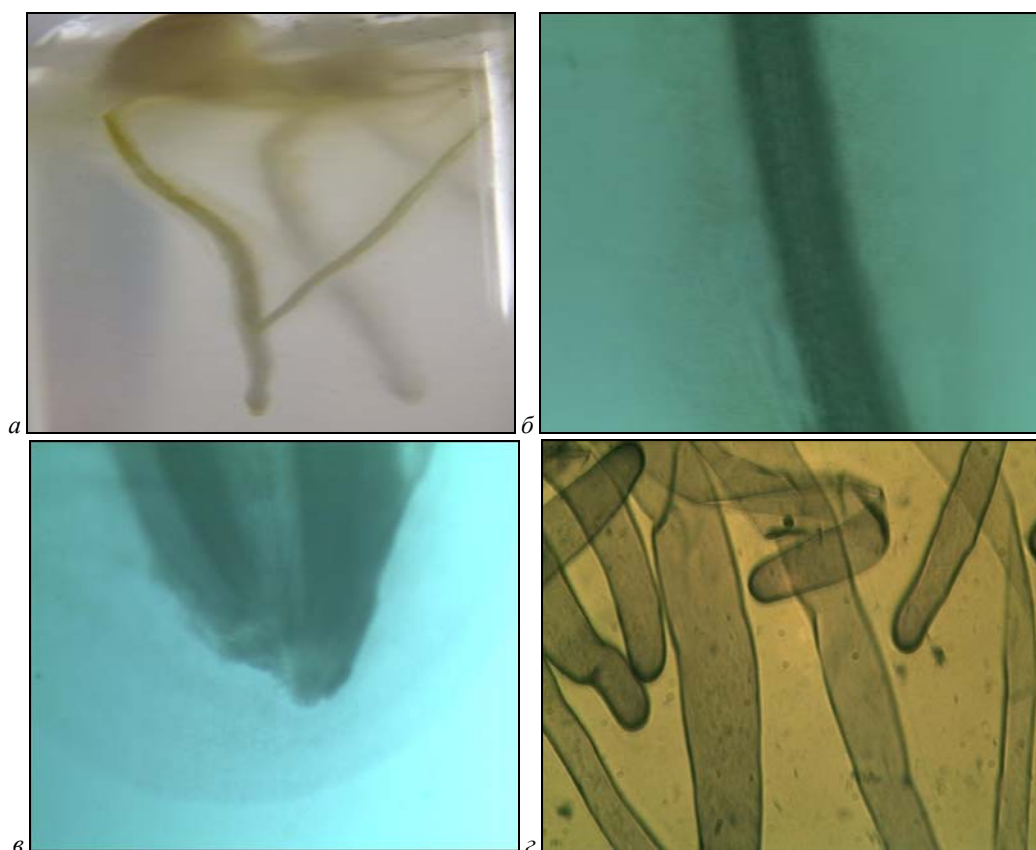


Рис. 3. Колонизация прикорневого пространства огурцов сорта Феникс плюс штаммом *L. casei* 6:
a – третьи сутки культивирования ($\times 2$), *б* – третьи сутки культивирования ($\times 8$), *в* – 14-е сутки культивирования ($\times 98$),
з – давленный препарат на 14-е сутки культивирования ($\times 20$)

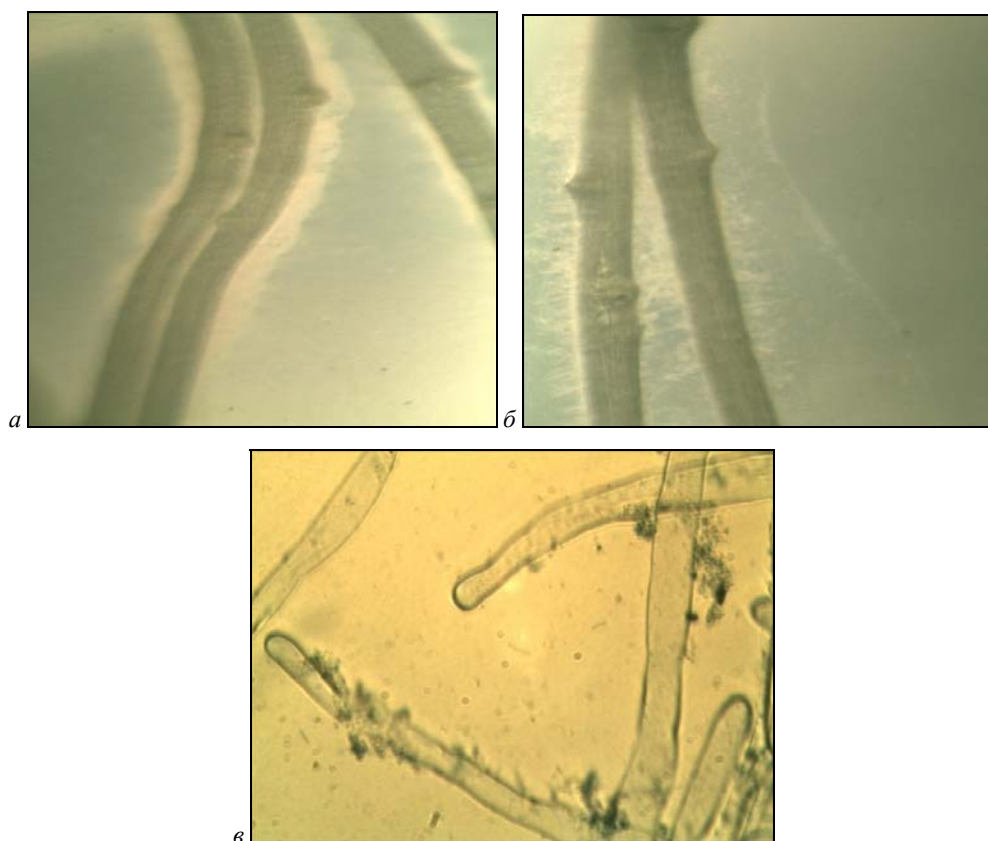


Рис. 4. Колонизация прикорневого пространства огурцов сорта Konkurent штаммом *L. plantarum* 20:
a, *б* – 14-е сутки культивирования ($\times 10$), *в* – давленный препарат на 14-е сутки культивирования ($\times 10$)

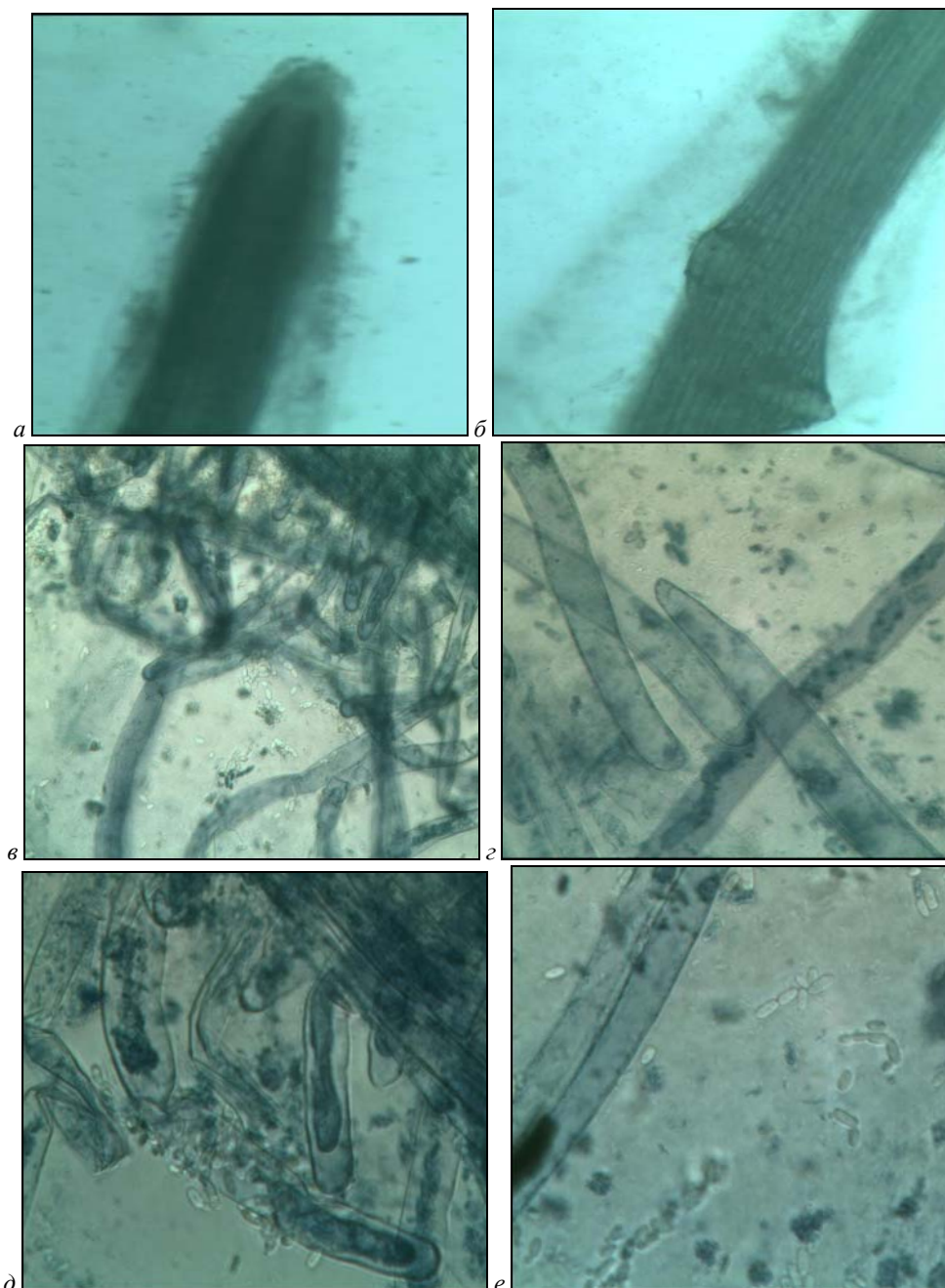


Рис. 5. Колонизация прикорневого пространства огурцов микробиологическим консорциумом «Эмбико»[®]:
 а – корневой чехлик ($\times 98$), б – средняя часть корня ($\times 98$), в – зона корневых волосков ($\times 10$),
 г – е – зона корневых волосков ($\times 20$)

Очевидно, корневые выделения растений являются для инокулированных бактерий основным источником углерода и энергии (Fellix, 2002; Vancura, 2002). Известно, что различные части корня отличаются по составу и интенсивности секреции экзометаболитов. Экссудаты корней растений состоят из сложной смеси органических веществ: анионов кислот, сахаров (Folman, 2001; Fellix, 2002; Vancura, 2002), аминокислот (Folman, 2001; Fellix, 2002), витаминов, пуринов, нуклеозидов, неорганических ионов, газообразных соединений, ферментов, фенольных соединений (Fellix, 2002). По-видимому, штаммовые отличия в трофических потребностях исследованных микроорганизмов, их способность потреблять те или иные компоненты корневого экссудата являются причиной их неравномерного распределения по поверх-

ности корней. Следовательно, при инокуляции бактерий в корневую зону растений именно корневые экзометаболиты и будут в значительной степени определять интеграцию микроорганизмов с растением и дальнейшее совместное их функционирование.

Выводы

Штаммы молочнокислых бактерий *Lactobacillus plantarum* 20 и *L. casei* 6, а также дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* 75, входящие в состав микробиологического консорциума «Эмбико»[®], способны колонизировать прикорневое пространство огурцов сортов Конкурент и Феникс плюс. Штамм молочнокислого стрепто-

кокка *Lactococcus lactis* 4/6 такой характеристикой не обладает.

При инокуляции корней микроорганизмами, ассоциированными в препарате «Эмбико®», колонизация корней происходит более активно, что свидетельствует о формировании синергических взаимоотношений между лактобациллами и сахаромикетами при совместном их культивировании. Активная микробная колонизация всех зон корней огурцов связана с потреблением исследуемыми микроорганизмами корневых экзометаболитов в качестве источников энергии и углерода. В различных зонах корней интенсивность их колонизации неодинакова: наименьшая скорость образования колоний отмечена на верхушке корня, наибольшая – в зоне корневых волосков.

Сортовая специфика огурцов не оказывает существенного влияния на ход процесса колонизации корней.

Библиографические ссылки

- Boronin, A.M., 1998. Rizosphernii bakterii roda *Pseudomonas*, sposobstvuchie rostu i razvitiu rasteniy [Rhizosphere bacteria of the genus *Pseudomonas*, contributing to the growth and development of plants]. *Sorosovskiy Obrazovatelniy Jurnal* 10, 25–31 (in Russian).
- Costerton, J.W., 1995. Overview of microbial biofilms. *J. Ind. Microbia* 15, 137–140.
- Davey, M.E., O'Toole, G.A., 2000. Microbial biofilms: From ecology to molecular genetics. *Microbiol. Mol. Biol. R.* 64(4), 847–867.
- Dragovoz, I.V., Leonova, N.O., Avdeeva, L.V., 2012. Synthesis pozaklitinnykh fitogormoniv strains bakteriy genus *Bacillus*, vidilenimi s riznih ekologichnykh nish [Synthesis of outcell phytohormones strains bacteria genus *Bacillus*, isolated with different ecological niches]. *Mikrobnie biotekhnologii: Aktualne i maibutne – Radostim-2012: Materialy Mejdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferencii*. Kiyv, 111–112 (in Ukrainian).
- Fellix, D.D., Donald, A.P., 2002. Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments. *Plant Soil* 245, 35–47.
- Folman, L.B., Postma, J., Van Veen, J.A., 2001. Ecophysiological characterization of rhizosphere bacterial communities at different root locations and plant developmental stages of cucumber grown on rockwool. *Microbiol. Ecol.* 42, 586–597.
- Galkin, N.B., Ivanica, V.A., 2012. Biofilm formation by bacteria of the genus *Lactobacillus* on plant roots. *Mikrobnie biotekhnologii: Aktualne i maibutne – Radostim-2012: Materialy Mejdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferencii*. Kiyv, 82–83 (in Russian).
- Han, H.S., Supanjani, Lee, K.D., 2006. Effect of co-inoculation with phosphate and potassium solubilizing bacteria on mineral uptake and growth of pepper and cucumber. *Plant Soil Environ.* 52(3), 130–136.
- Kravchenko, L.V., Azarova, T.S., Leonova-Erko, E.I., 2003. Kornevye videleniya tomato i ich vliyayie na rost i antifungalnuuktivnost shtamov *Pseudomonas* [Tomato root exudates and their impact on growth and antifungal activity of strains *Pseudomonas*]. *Mikrobiologia* 72(1), 48–53 (in Russian).
- Kravchenko, L.V., Makarova, N.M., Azarova, T.S., Provorov, N.A., Tichonovich, I.A., 2002. Vidilenie i fenotipicheskaya charakteristika rostostimuliruyuchikh bakteriy (PGPR) cochetauchich visokuu aktivnost kolonizatsii kornei i ingibirovaniya fitopatogenich gribov [Isolation and phenotypic characteristics of growth-promoting bacteria (PGPR) that combine high activity of root colonization and inhibition of pathogenic fungi]. *Mikrobiologia* 71(4), 521–525 (in Russian).
- Kravchenko, L.V., Shaposhnikov, N.M., Makarova, N.M., 2011. Vidovie osobennosti sostava kornevich videleniy rasteniy i ego izmenenie v rizosphere pod vliyaniem pochvennoy mikroflori [Specific features of root exudates of plants and its changes in rhizosphere under the influence soil microflora]. *Selsochozaystvennaya biologiya* 3, 71–75 (in Russian).
- Kulrich, I.K., Bulavenko, L.V., Drenko, D.I., Klimchuk, D.A., 2009. Kolonizatsia rizosferi ogurcov fosfatmobilizuyuchimi bakteriyami roda *Bacillus* [Colonization of the rhizosphere of cucumber fosfatmobiliziruyuschimi bacteria of the genus *Bacillus*]. *Mikrobiologichniy Jurnal* 71(6), 14–21 (in Russian).
- Kundu, B.S., Gaur, A.C., 1984. Rice response to inoculation with *N*₂-fixing and *P*-solubilizing microorganisms. *Plant Soil* 79, 227–234.
- Kurakov, A.V., Kostina, N.V., 1997. Mikrobnaya kolonizatsia poverchnosti korney na ranich stadiyakh razvitiya rasteniy [Microbial colonization of the root surface in the early stages of plant development]. *Mikrobiologia* 66(3), 394–401 (in Russian).
- Kvasnikov, E.I., Nesterenko, O.A., 1975. Molochnokislilii bakterii i puti ich ispolzovania [Lactic acid bacteria and ways to use them]. *Nauka, Moscow* (in Russian).
- Limanska, N., Basiul, O., Choiset, Y., Zlatogurska, M., Rabe-sona, H., Maslovska, N., Chobert J.-M., Ivanytsia, V., Haertle, T., 2012. Effect of *Lactobacillus plantarum* ONU 12 on initial stages of growth of tomatoes. *Mikrobnie Biotekhnologii: Aktualne i Maibutne – Radostim-2012: Materialy Mejdunarodnoy Nauchno-Prakticheskoy Konferencii*. Kiyv, 176–177.
- Lobakova, E.S., 2005. Associativnii mikroorganizmi rastitelnykh simbiosov [Associative microorganisms plant symbioses]. *Diss. ... doktor biol. nauk. Moscow* (in Russian).
- Loktushov, E.V., 2011. Ustoychivost kolonizirovaniy rasteniy k ksenobiotikam [Resilience colonized plants to xenobiotics]. III Obcherossiyskaya Studencheskaya Elektronnaya Nauchnaya Konferentsia «Studencheskiy forum».
- Mantelin, S., Touraine, B., 2004. Plant growth-promoting bacteria and nitrate availability: Impacts on root development and nitrate uptake. *J. Exp. Bot.* 55, 27–34.
- Maudinas, B., Chemardin, M., Yovanovich, E., 1981. Gnotobiotic cultures of rice plants up to ear stage in the absence of combined nitrogen source but in the presence of free living nitrogen fixing bacteria *Azotobacter vinelandii* and *Rhodopseudomonas capsulate*. *Plant Soil* 60, 85–97.
- Morgun, V.V., Kotz, Y.Y., Kirichenko, E.V., 2009. Roststimuliruyuchie rizobakterii i ich prakticheskoe primenenie [Growth-promoting rhizobacteria and their practical application]. *Fiziologiya i Biochimia Kulturnich Rasteniy* 41(3), 187–207 (in Russian).
- Pigoleva, S.V., Zacharchenko, N.S., Yarmoshin, A.A., 2011. Polozitelnoe vliyanie kolonizatsii sacharnoi svekli metilotropnymi bakteriyami na sistemy antioksidantnoy zashchity [Positive impact of colonization of sugar beet methylotrophic bacteria on the antioxidant defense system]. *Izvestiya Tulskego Gosudarstvennogo Universiteta* 3, 210–219 (in Russian).
- Rai, S.N., Gaur, A.C., 1988. Characterization of *Azotobacter spp.* and effect of *Azotobacter* and *Azospirillum* as inoculant on the yield and *N*-uptake of wheat crop. *Plant Soil* 109, 131–134.
- Rzevskaia, V.S., 2013. Primenenie molochnokislilich bakteriy dlia stimulatsii prorstania semyan ogurca [Application of lactic acid bacteria to stimulate seed germination of cucumber]. *Vserossiyskaya Nauchnaya Konferentsia «Inovatsionnye Napravleniya Sovremennoy Fiziologii Rasteniy»*. Moscow, 84 (in Russian).

- Shaposhnikov, A.I., Belimov, A.A., Kravchenko, L.V., Vivan-ko, D.M., 2011. Vzaimodeystvie rizosfernich bakteriy s rasteniyami: Mechanizmi obrazovaniya i faktori effektivnosti asociativnich simbiosov [Interaction of rhizosphere bacteria with plants: Mechanisms of formation and factors of associative symbioses efficiency]. *Sel'skookhozyaystvennaya Biologiya* 3, 16–22 (in Russian).
- Sheludko, A.V., Shirokov, A.A., Sokolova, M.K., 2010. Kolonizatsiya korney pshenicy bakteriyami *Azospirillum brasilense* s razlichnoy podvijnostyu [Colonization of wheat roots by bacteria *Azospirillum brasilense* with different mobility]. *Microbiologiya* 79(5), 696–704 (in Russian).
- Vancura, V., Hanzlikova, A., 1972. Root exudates of plants. IV. Differences in chemical composition of seed and seedlings exudates. *Plant Soil* 36, 271–282.
- Zacharchenko, N.S., Pigoleva, S.V., Kochetkov, V.V., Chepurnov, M.A., 2012. Vliyanie asociativnich pseudomonad i metilobakteriy na rost i ustoychivost rasteniy k fitopatogenam i ksenobiotikam [Impact associated pseudomonads and methyllobacteria on growth and resistance of plants to pathogens and xenobiotics]. *Phiziologiya Rasteniy* 59(1), 89–98 (in Russian).
- Zakry, F.A.A., Halimi, M.S., Khairuddin, A.R., Osumanu, H.A., 2012. Variable responses on early development of shallot (*Allium ascalonicum*) and mustard (*Brassica juncea*) plants to *Bacillus cereus* inoculation. *Malaysian J. Microbiol.* 8 (1), 47–50.

Надійшла до редколегії 05.12.2013