

УДК 579.64

РИЗОСФЕРНЫЕ БАКТЕРИИ

Н.В. Феоктистова, А.М. Марданова, Г.Ф. Хадиева, М.Р. Шарипова
Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

Обзор посвящен анализу современных данных литературы по ризосферным бактериям и их роли в жизнедеятельности растений. Охарактеризована структура ризосферы, показана роль растений как центров формирования микробных сообществ, приведены данные о таксономической принадлежности основных групп микроорганизмов, населяющих ризосферу. Рассмотрены ассоциативные взаимоотношения ризобактерий с растением-партнером и современная концепция голобионта как совокупности организма растения и ассоциированных с ним микроорганизмов. Подробно обсуждается роль ризобактерий в процессах азотфиксации. Представлены механизмы прямой стимуляции роста растений посредством синтеза фитогормонов, улучшения фосфорного и азотного питания и повышения стрессоустойчивости, а также опосредованной стимуляции посредством антагонизма в отношении фитопатогенных микроорганизмов. Обсуждаются критерии отбора ризобактерий для практических целей.

Ключевые слова: растения, ризосфера, PGPR-бактерии, азотфиксация, стимуляция роста, антагонизм

Введение

Получившие активное развитие во второй половине прошлого столетия микробиологические исследования почвы были ориентированы прежде всего на достижение практических целей. Разрабатывались такие вопросы, как микроорганизмы и плодородие почвы, микроорганизмы как основа биологических методов борьбы с заболеваниями растений, микроорганизмы как источники биологически активных веществ – стимуляторов роста растений [1, 2]. В процессе изучения микробиоценоза прикорневой зоны растений (ризосферы) были получены принципиально новые данные о растительно-микробных взаимодействиях, не утратившие своей актуальности и в настоящее время.

И эти знания, и отталкивающиеся от них практические разработки стали возможными благодаря трудам не одного поколения ученых, исследователей. В этой связи в рамках настоящего краткого обзора исследования ризосферных бактерий рассматриваются с ретроспективных позиций.

1. Структура ризосферы

Первое упоминание о ризосфере относится к 1904 году, когда немецкий ученый Лоренц Гильтнер методом посева обнаружил повышенное содержание микроорганизмов в прикорневой зоне ряда травянистых растений и высказал

предположение о связи этого явления с жизнедеятельностью корней. Гильтнер предложил термин *ризосфера* (от греч. *rhiza* – корень) для обозначения той части почвы, которая непосредственно примыкает к корням растения и в которой концентрируются микроорганизмы [3].

Обнаружение в 1926 г. российским ученым С.П. Костычевым азотобактера (неклубеньковой азотфиксирующей бактерии) в прикорневой зоне табака [3], а также публикацию 1938 г. о влиянии высших растений на микроорганизмы ризосферы, по-видимому, можно рассматривать как одни из первых работ в области изучения ризосферы [1].

Однако систематические исследования по взаимодействию растений с почвенными микроорганизмами получили развитие в 50–70-е годы двадцатого столетия. По мере постепенного накопления данных формировались представления о растительно-микробных взаимодействиях в прикорневой зоне [4, 5], не утратившие и по сей день своей актуальности, как не утратили ее и полученные в 70–80-е годы принципиально новые данные о таких весьма значимых аспектах жизнедеятельности почвенных микроорганизмов, как биологическая фиксация азота и взаимоотношения с высшими растениями [2, 5–8].

Как же организованы растительно-микробные взаимодействия в ризосфере и какими принципиально новыми концепциями обогатили почвенную микробиологию исследования этих взаимодействий, проводимые во второй половине прошлого века?

Каждый из органов высших растений представляет собой особую экологическую нишу, заселяемую микроорганизмами. Для обозначения этих ниш приняты термины *филлосфера* (надземные части растений), *филлоплана* (поверхность надземных вегетативных органов растений), *ризосфера* (узкая зона почвы, непосредственно окружающая корни растений) и *ризоплана* (поверхность корней растений), *спермосфера* (семена). Существование микроорганизмов в данных экологических нишах обусловлено прижизненными выделениями растений, которые используются микроорганизмами в качестве питательных субстратов (например, стебли и листья выделяют углеводы и органические кислоты). При этом микроорганизмы поселяются на поверхности различных органов растений, образуя эпифитное сообщество, и внедряются в ткани растений, образуя эндوفитное сообщество. Таким образом, в процессе роста и развития растения выступают как центры формирования микробных сообществ [1, 9, 10].

Активное выделение корнями растений в окружающую среду различных органических соединений обеспечивает питательными веществами почвенные микроорганизмы, что создает благоприятные условия для их существования в зонах ризосферы и ризопланы. Корневые выделения, или корневые экссудаты, представляют собой низкомолекулярные органические вещества, являющиеся продуктами фотосинтеза и метаболизма растений: сахара, органические кислоты, аминокислоты, спирты, а также физиологически активные вещества – витамины, ферменты, гормоны, алкалоиды, глюкозиды, флавоноиды и др. В целом питание микроорганизмов в ризосфере обеспечивают корневые ризодепозиты, которые включают, помимо корневых экссудатов, высокополимерные слизи полисахаридной и белковой природы, утраченные части растения (корневой чехлик, корневые волоски, отмершие участки корня) [4, 11]. Феномен более

высокой плотности микроорганизмов в прикорневой зоне за счёт потребления корневых экссудатов и ризодепозитов получил название *ризосферного эффекта*. В ризосфере и ризоплане в значительных количествах концентрируются бактерии, актинобактерии, микромицеты, существенно превышая содержание этих же организмов в свободной от корней почве. Заселенность ризосферы микроорганизмами характеризуется отношением R/S (*rhizosphere/soil* – ризосфера/почва), которое рассчитывают для различных видов, родов и семейств обитателей ризосферы. Величина R/S показывает, во сколько раз количество микроорганизмов определенной таксономической группы в ризосфере данного растения превышает количество этих микроорганизмов в почве. Для бактерий данная величина варьирует в пределах от 10 до 100 [12].

Для микрофлоры ризосферы и ризопланы характерно наличие грамотрицательных бактерий родов *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Agrobacterium*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Xantomonas* и др., грамположительных бактерий рода *Bacillus*, актинобактерий родов *Nocardia*, *Micromonospora*, *Streptomyces* и др., микроскопических грибов родов *Penicillium*, *Gliocladium*, *Talaromyces*, *Humicola* и др. Однако в рамках настоящего обзора мы ограничимся рассмотрением ризосферных бактерий, большинство из которых, согласно современным данным, относится к филум *Actinobacteria*, *Bacteroides*, *Firmicutes* и *Proteobacteria* [10].

Населяющие ризосферу и ризоплану бактерии образуют с корневой системой растений *прочные ассоциации* и формируют специфические ризосферные бактериальные сообщества. Такие взаимоотношения характеризуются терминами «ассоциативные бактерии», «ассоциативные взаимоотношения», «ассоциативный симбиоз» [2, 13, 14].

Каковы особенности ассоциативных ризобактерий в плане их отношений с растениями? Прежде всего, взаимодействие этих бактерий с растениями не приводит к образованию на корнях растений каких-либо специализированных структур типа клубеньков, однако имеет место образование специфических бактериальных соединений, способствующих прикреплению бактерий к корням. Формирование ассоциаций является многостадийным процессом и включает перемещение бактерий (за счет хемотаксиса) к корням и прикрепление к ним, образование микроколоний на поверхности корней, а также проникновение бактерий внутрь корня и колонизацию межклеточного пространства [8]. Локализованные на поверхности корней микроколонии бактерий покрыты муцигелем (слизистым слоем полисахаридной природы, образуемым на корнях и корневых волосках растений), который защищает клетки и колонию в целом от неблагоприятных условий [6].

Ассоциативные растительно-микробные отношения послужили отправной точкой для развития концепции ассоциативного симбиоза, согласно которой растение-хозяин (макросимбионт) и ассоциированные с ним микроорганизмы (микросимбионты) образуют *многокомпонентную* интегральную систему с новыми свойствами, детерминированными взаимодействием партнеров [15].

В настоящее время организм растения или животного все чаще рассматривают в совокупности со всеми ассоциированными с ним микроорганизмами. Для этого предложены термин голобионт (*holobiont*) и гологеномная (*hologenome*) теория эволюции, рассматривающая голобионт в качестве единицы отбора

в эволюции. Согласно этой теории генетическое разнообразие микробных симбионтов может играть важную роль как в адаптации, так и в эволюции высших организмов [16]. Функционирование растительного голобионта исследуется в свете экологических и эволюционных теорий. Предполагается, что растение может модулировать свою микрофлору, динамически адаптируя ее к окружающей среде [17]. Более полное понимание взаимодействия генома самого растения и генома его микробиоты необходимо для более полного использования потенциала культурных растений [18]. Таким образом, микробиом растений признается в качестве дополнительного фактора в селекции культурных растений [19].

Разнообразие ризосферных микробных сообществ определяется как качественным и количественным составом корневых выделений, который зависит от вида, возраста и условий выращивания растений, так и почвенно-климатическими условиями (тип почвы, освещенность, температура воздуха, осадки, географическая зона и др.) [1, 10, 20]. Так, в процессе вегетации растения наблюдается закономерная смена бактериальных компонентов ризосферы, на что отечественные исследователи указывали еще в 50–60-е годы XX в. Развитие растений сопровождается изменениями состава корневых экссудатов и корневых ризодепозитов, что отражается на ризосферных бактериях. В корневой зоне молодых растений доминируют грамотрицательные бактерии родов *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Azotobacter* и др., которые по мере старения растений сменяются грамположительными – бактериями рода *Bacillus* и актинобактериями родов *Mycobacterium*, *Streptomyces*. По сути, бактерии, питающиеся корневыми экссудатами, заменяются на бактерии-гидролитики (образующие гидролитические ферменты), разлагающие корневой опад, старые корешки, микробную биомассу. Что касается количественного содержания бактерий, то ризосферный эффект увеличивается после прорастания семени и достигает максимума в период цветения и плодоношения растений. Отметим, что в пределах одного корня микроорганизмы распределены неравномерно: их обилие нарастает в области молодых верхушечных корней, где происходит максимальное выделение растворимых органических соединений [1].

Содержание ризосферного бактериального сообщества является весьма затратным для растения – в виде корневых экссудатов и ризодепозитов оно теряет 30–50% продуктов фотосинтеза [2, 6]. Что приобретает растение от соседства с ризобактериями? Какую функцию они выполняют?

В ответе на этот вопрос ключевую роль сыграло обнаружение в 70-х годах повышенной азотфиксирующей активности в ризосфере и филлосфере небобовых растений. Такой тип азотфиксации, осуществляемой ассоциативными бактериями, получил название ассоциативной, в отличие от симбиотической, характерной для бактерий, обитающих в клубеньках бобовых растений [6].

Посвященные ассоциативной азотфиксации обширные данные литературы в совокупности с собственными исследованиями обобщены в монографиях М.М. Умарова [2, 6]. Уже к середине 80-х годов было продемонстрировано широкое распространение ассоциативной азотфиксации в ризосфере растений различных семейств и в различных почвенно-климатических условиях: этот процесс протекает практически во всех почвах в ризосфере растений самых разных мест обитания и осуществляется многими представителями родов *Azospirillum*,

Azotobacter, *Agrobacterium*, *Acetobacter*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Clostridium* и др. Однако ранее азотфиксацию рассматривали как уникальную особенность, присущую лишь ограниченному кругу микроорганизмов – цианобактериям, клубеньковым бактериям рода *Rhizobium* и свободноживущим бактериям родов *Azotobacter*, *Clostridium*, *Azospirillum*. Масштабы ассоциативной азотфиксации в зоне умеренного климата достигают 50–150 кг/га молекулярного азота за вегетационный период, в тропических широтах – от 200 до 600 кг/га молекулярного азота в год.

В связи с широким распространением ассоциативной азотфиксации был сделан вывод о ее большом экологическом значении как способа пополнения фонда доступного растениям азота в большинстве природных экосистем [2, 21].

Было показано, что при наличии растений уровень азотфиксации в почве значительно выше, чем в их отсутствие. Причина этого явления кроется в том, что корневые выделения и корневой опад растений являются энергетическим субстратом для ассоциативных бактерий-дiazотрофов и, кроме того, в ризоплане создаются благоприятные условия для поддержания высокой активности нитрогеназы (ключевого фермента биологической фиксации азота), поскольку корни растений быстро поглощают азотсодержащие метаболиты азотфиксаторов, а муцигель защищает нитрогеназу от избытка кислорода [1, 22]. Зависимость ассоциативной азотфиксации от фотосинтетической активности растений свидетельствует о тесном сопряжении двух уникальных биологических процессов – фотосинтеза и азотфиксации.

Таким образом, в ходе исследований ассоциативной азотфиксации были получены принципиально новые данные о широком распространении способности к diaзотрофии среди почвенных бактерий и тесной корреляции процесса азотфиксации у бактерий с фотосинтезом растений. Гораздо более тесной, чем это представлялось ранее, оказалась связь с растениями ассоциативных diaзотрофных бактерий, которые успешно колонизируют корни и проникают в их ткани. Однако и в настоящее время многие механизмы регуляции этих взаимоотношений остаются неизвестными.

Было также обнаружено, что положительное действие ризосферных ассоциативных азотфиксирующих бактерий на растения основано на комплексе взаимосвязанных свойств: азотфиксации, выделении физиологически активных веществ – стимуляторов роста, антагонизме по отношению к фитопатогенным грибам и бактериям [1, 6]. Такие ризосферные бактерии, обладающие совокупностью полезных для растений свойств, получили название PGPR (от Plant Growth-Promoting Rhizobacteria – ризобактерии, способствующие росту растений) [23, 24].

Мощным стимулом к исследованию PGPR-бактерий явилась их очевидная перспективность в решении стоящих перед агробιοтехнологиями задач, связанных с получением стабильно высоких и качественных урожаев. В 80–90-е годы в область изучения бактериальных сообществ почв устремились многие исследователи, как зарубежные, так и отечественные. В этот период был накоплен огромный массив данных, характеризующих распространение микробных ассоциаций в ризосфере и филлосфере широкого спектра сельскохозяйственных и дикорастущих растений, а также распространение микроорганизмов в почвах

различных типов и в различных климатических условиях. Обширные литературные данные и результаты собственных многолетних исследований, посвященные бактериальным сообществам почв, обобщены в монографии Т.Г. Добровольской [1].

С точки зрения развития фундаментальных научных представлений о растительно-микробных взаимодействиях в ризосфере весьма продуктивным явился ретроспективный эволюционно-биосферный подход, с позиций которого рассмотрены, в частности, формирование, организация и состав бактериальных сообществ почв [1, 9]. Сопоставление таксономического состава бактериальных сообществ, ассоциированных с водорослями (водными и наземными) и высшими растениями, привело к заключению о том, что эти сообщества близки друг другу и являются результатом длительной коэволюции бактерий с водорослями. Предполагают, что возникшая в ходе эволюции экскреция водорослями органических соединений была в значительной мере направлена на установление симбиотических отношений между водорослями и гетеротрофными микроорганизмами. Экзометаболиты водорослей, среди которых преобладают углеводы, органические кислоты, азотсодержащие вещества и липиды, ассимилируются бактериями-спутниками. Таким образом, внеклеточные метаболиты водорослей являются основой трофических связей и обуславливают формирование вокруг клеток автотрофов специфической экониши. В модельных системах на лабораторных культурах было показано, что в присутствии бактерий задерживается старение водорослей: увеличивается длительность стационарной фазы, сохраняются высокое содержание пигментов и скорость фотосинтеза [1].

По-видимому, в процессе длительной коэволюции приуроченные к фотосинтезирующим организмам бактерии разработали стратегии, способствующие благополучию макропартнера (водорослей или многоклеточных растений). В частности, полагают, что вещества, подобные растительным гормонам - регуляторам роста, были среди метаболитов низших обитателей планеты и образовывались как продукты распада клеточных белков и РНК [25]. Предполагается, что еще в раннем докембрии у анаэробных прокариот возникла способность к азотфиксации, которая затем распространилась среди всех групп бактерий и архей [2]. С появлением фотосинтезирующих организмов (пионерами в этой области были прокариоты – цианобактерии) началось формирование их связей с азотфиксирующими бактериями.

Но каким же образом осуществляется положительное влияние ризосферных бактерий на растения-партнеры?

2. Механизмы положительного влияния ризобактерий на растения

Переходя к рассмотрению этих механизмов, добавим, что в современной литературе, наряду с ранее принятыми терминами («ризосфера», «ризоплана»), встречается и несколько иной подход к определению ризосферы, которую подразделяют на более узкие слои: *эндоризосферу* (внутренние ткани корня), *ризоплану* (поверхность корней растений) и *экторизосферу* (зона почвы с наружной стороны корня) (рис. 1) [19, 26].

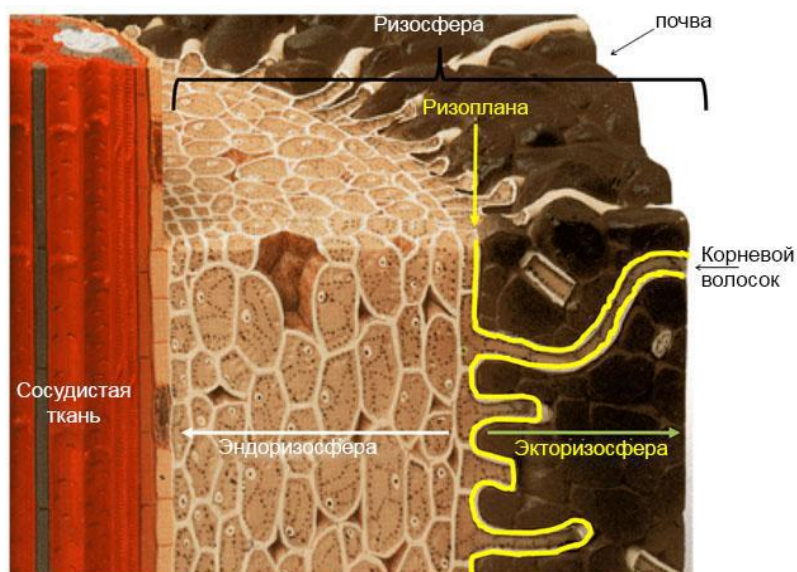


Рис. 1. Схематическое изображение ризосферы [26]

На протяжении последних двадцати лет вопрос о механизмах положительного влияния ризобактерий на растения остается в центре внимания специалистов, изучающих растительно-микробные ассоциации. Исходя из данных литературы, кратко рассмотрим основные механизмы положительного влияния ризобактерий на жизнедеятельность растений, которые можно условно разделить на два типа: 1) прямая или непосредственная стимуляция роста растений за счет синтеза стимуляторов роста (фитогормонов и других метаболитов) и улучшения питания растений; 2) опосредованная стимуляция роста растений за счет вытеснения и подавления развития почвенных фитопатогенных микроорганизмов (микроскопических грибов и бактерий) [27–30].

Прямая стимуляция роста растений. Образование бактериями фитогормонов, витаминов и других биологически активных веществ относится к важнейшим механизмам взаимодействия в растительно-бактериальных ассоциациях.

Напомним, что рост и развитие растений регулируют фитогормоны – ауксины, цитокинины, гиббереллины и др. Ауксины стимулируют развитие корневой системы, регулируют дифференцировку органов и др. Цитокинины индуцируют деление клеток, повышают всхожесть семян, благотворно влияют на растение, находящееся в неблагоприятных для роста и развития условиях (повышение концентрации солей, гербицидов, отрицательные температуры, засуха). Гиббереллины синтезируются в основном в листьях и стимулируют вегетативный рост, ускоряют прорастание семян.

Продукция фитогормонов (ауксинов, цитокининов, гиббереллинов) широко распространена среди ризобактерий. Эти вещества необходимы им как для собственного развития, так и для установления связей с растениями и другими почвенными микроорганизмами [31–34].

Хорошо изучен бактериальный синтез гормона класса ауксинов – индолил-3-уксусной кислоты (ИУК). Охарактеризованы биохимические пути и гены, ответственные за синтез ИУК, показано положительное влияние бактериальной ИУК на развитие корневой системы растений (инициация и удлинение корней, развитие боковых корней и корневых волосков), способствующее улучшению потребления питательных элементов растением, ускорению его роста, формированию устойчивости к стрессам. Для образования ИУК ризобактериями необходимо присутствие в корневых выделениях ее метаболитического предшественника L-триптофана [35]. Однако суперпродуценты ИУК, к которым относятся фитопатогены, оказывают на растения ингибирующее действие [36].

В целом продуценты различных фитогормонов обнаружены среди ризобактерий родов *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Agrobacterium*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Clostridium*, *Bacillus* [31, 35].

В улучшении фосфорного питания растений важную роль играет растворение труднодоступных почвенных фосфатов в процессе жизнедеятельности ризобактерий [32, 37]. Фосфор присутствует в почве в виде органических (отложения растительного, животного и микробного происхождения) и неорганических (минеральных) соединений, но из общего пула фосфорных соединений только около 5% доступны растениям. Растения не усваивают фосфорорганические соединения, большая часть которых находится в почве в форме фитина (соль инозитфосфорной кислоты), нуклеиновых кислот, фосфолипидов. Минерализацию этих соединений с образованием доступного для растений фосфатного иона PO_4^{2-} осуществляют образуемые ризобактериями ферменты – фитазы, нуклеазы, фосфатазы, фосфолипазы [3, 38].

Минеральные соединения фосфора (первичные минералы и нерастворимые соли фосфорной кислоты с Ca, Mn, Fe, Al) растворяются в почве под действием органических и неорганических кислот, поэтому многие ризобактерии функционируют как фосфатмобилизующие за счет простого подкисления среды, образуя органические кислоты при утилизации сахаров и выделяя CO_2 в процессе дыхания [32].

Об ассоциативной фиксации атмосферного азота как об экологически значимом способе снабжения растений доступными соединениями азота мы писали выше. Добавим, что по современным данным 80–90% всех известных почвенных бактерий способны к фиксации атмосферного азота [1, 39]. Как правило, в ризосфере развивается смешанная популяция бактерий, а в качестве партнеров diaзотрофов часто обнаруживаются пектинолитические и целлюлозоразрушающие бактерии. Например, diaзотрофы родов *Azospirillum* и *Azotobacter* образуют ассоциации с пектинолитическими и целлюлозоразрушающими бактериями рода *Bacillus*, при этом азоспириллы и азотобактеры потребляют продукты разложения полимеров бациллами, снабжая их фиксированным азотом. Как следствие, ускоряется усвоение полимеров и стимулируется азотфиксация [32].

Универсальным антистрессовым эффектом обладают ризобактерии, образующие фермент 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат (АЦК) деаминазу. Использование бактериями АЦК в качестве источника питания приводит к снижению ее содержания в растениях и, соответственно, к уменьшению синтеза в корнях этилена – сигнальной молекулы в каскаде неспецифических стрессовых реакций.

В результате подавляется ингибирующий эффект стрессового этилена на рост растения. Защитное действие ризобактерий, утилизирующих АЦК, проявляется в различных неблагоприятных условиях: избытке и дефиците почвенной влаги, осмотическом стрессе при засолении почвы, наличии тяжелых металлов [40, 41].

Опосредованная стимуляция роста растений. В основе механизмов опосредованной стимуляции роста растений лежат антагонистические отношения PGPR-бактерий и фитопатогенных микроорганизмов – микроскопических грибов и бактерий [29].

Полезные, нейтральные и вредные для растения микроорганизмы, населяющие ризосферу, конкурируют друг с другом за общие пищевые субстраты и места обитания. При успешной конкуренции PGPR-бактерии подавляют рост и развитие почвенных фитопатогенов, вытесняют их из зоны влияния на растения. Как следствие, ограничиваются инфицирование и заболеваемость растений, что способствует их нормальному росту и развитию. Таким образом, в процессе своей жизнедеятельности ризобактерии способны осуществлять функцию биологического контроля (напомним, что под биологическим контролем понимают использование живых организмов для ограничения роста и развития фитопатогенных микроорганизмов) [42].

Антагонизм ризобактерий в отношении фитопатогенов реализуется различными способами, в том числе путем соперничества за такой жизненно важный элемент питания, как железо [43]. Известно более 500 сидерофоров, образуемых почвенными микроорганизмами, в том числе и ризобактериями. Сидерофоры – это низкомолекулярные вещества различной химической природы (гидроксаматы, α -гидроксикарбоксилаты, катехолы и пиовердины) [44]. В почве сидерофоры образуют комплексы с Fe^{3+} , которые затем возвращаются в бактериальные клетки, причем за узнавание Fe-сидерофорного комплекса отвечает специфический рецептор на цитоплазматической мембране. Соответственно, Fe-сидерофоры ризобактерий недоступны для фитопатогенов, рост которых в условиях дефицита железа замедляется. Таким образом, благодаря продукции сидерофоров ризобактерии удовлетворяют свои потребности в железе и ингибируют конкурентную микрофлору за счет образования недоступных для нее Fe-сидерофорных комплексов. Важно, что эти комплексы могут усваиваться растениями и стимулировать их рост. Отметим, что конкуренция за железо эффективна только при низком содержании железа в почве и не в кислых почвах, где растворимость железа и его доступность для всех микроорганизмов возрастают. Избыток железа приводит к репрессии синтеза сидерофоров.

Важным механизмом биоконтроля является образование антибиотиков. Производимые ризобактериями антибиотики и токсины непосредственно воздействуют на фитопатогены, приводя к ингибированию их роста или гибели [12].

Показано, что антибиотики бактерий рода *Pseudomonas* – группы феназинов, флороглюцинов, оомицин А и др. – играют важную роль в супрессии болезней растений [43]. Широкий спектр антифунгальных антибиотиков пептидной природы образуют бактерии рода *Bacillus*, что имеет особое значение для биоконтроля, поскольку микроскопические грибы являются наиболее вредоносными возбудителями заболеваний растений [29].

Возможно также взаимодействие биоконтрольных бактерий с фитопатогенными грибами по типу паразитизма, что характерно при обильном развитии фитопатогена, который может служить богатым источником питания для бактерий, продуцирующих гидролитические ферменты (хитиназы, целлюлазы, липазы, протеазы и др.) [45].

В результате контакта с непатогенными бактериями у растений может развиться индуцированная системная устойчивость к заболеваниям. Образующие ризобактериями салициловая кислота, цианистый водород, липополисахарды, сидерофоры, а возможно, и другие вещества могут быть сигнальными молекулами, запускающими у растений каскад защитных реакций, направленных на повышение устойчивости к фитопатогенам. При этом в растениях отмечается, в частности, усиление лигнификации корневой ткани и повышение содержания фитоалексинов [46].

Отметим, что в ризосфере имеет место множественность биологического взаимодействия [32]. На вносимые в почву штаммы с полезными для растений свойствами оказывают влияние и растение-макросимбионт, и различные факторы окружающей среды (почвенно-климатические, агротехнические приемы и др.), и аборигенная микрофлора.

Одним из основных критериев отбора практически полезных штаммов PGPR-бактерий является их биоконтрольная функция [12, 47], поскольку заболевания сельскохозяйственных культур, вызываемые фитопатогенными микроорганизмами, наносят огромный ущерб растениеводству многих стран мира. Весьма важными также являются такие свойства ризобактерий, как высокая нитрогеназная активность и способность синтезировать биологически активные вещества – стимуляторы роста растений [21, 35]. Более эффективными являются интродуценты, сочетающие комплекс полезных свойств в одном штамме [47].

Однако необходимым условием для проявления положительного воздействия PGPR-бактерий на растения является успешное заселение ими ризосферы и поверхности корней. Соответственно, активность колонизации служит важным критерием отбора штаммов ризобактерий, предназначенных для инокуляции (бактеризации) растений. В этой связи весьма актуальным направлением исследований является углубленное изучение процесса колонизации бактериями прикорневой зоны растений [47, 48]. Показано, что в этот процесс вносят вклад многие факторы: 1) способность бактерий утилизировать основные компоненты корневых выделений; 2) адгезия бактерий к поверхности корней, в которой участвуют бактериальные лектины и специфические антитела корневой поверхности; 3) скорость размножения бактерий; 4) выживаемость в ризосфере, для которой могут быть необходимы устойчивость к токсичным соединениям растений, осмо- и холодоустойчивость и др.; 5) взаимодействия с аборигенной микрофлорой, как благоприятные для интродуцента, так и негативные [49–51].

Разработаны эффективные приемы селекции активных колонизаторов ризосферы, учитывающие реальные условия с комплексом биотических и абиотических факторов среды [32, 47]. Интродукция ризобактерий примерно в ту экологическую нишу, из которой ее первоначально изолировали, повышает вероятность образования эффективной растительно-бактериальной ассоциации.

Заключение

В заключение мы хотели бы отметить, что значительный вклад в изучение различных аспектов почвенной микробиологии, в том числе и вопроса о влиянии почвенных микроорганизмов на высшие растения, внесли отечественные ученые С.П. Костычев, Н.А. Красильников, Е.Н. Мишустин, В.Т. Емцев, Г.В. Добровольский, Д.Г. Звягинцев, Т.Г. Добровольская, М.М. Умаров и многие другие. Огромное внимание было уделено изучению симбиотической и ассоциативной азотфиксации, разработке препаратов на основе азотфиксирующих бактерий.

Ризосфера растений является неисчерпаемым резервуаром микроорганизмов с практически полезными свойствами. По-прежнему актуальны и перспективны исследования ризобактерий, закладывающие научные основы для создания биологических препаратов как экологически чистой альтернативе химическим средствам защиты растений и минеральным удобрениям.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров, а также частично за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности (проект № 14-83).

Литература

1. *Добровольская Т.Г.* Структура бактериальных сообществ почв. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. – 282 с.
2. *Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л.* Микробиологическая трансформация азота в почве. – М.: ГЕОС, 2007. – 137 с.
3. *Звягинцев Д.Г., Бабьева И.Л., Зенова Г.М.* Биология почв. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. – 445 с.
4. *Иванов В.П.* Корневые выделения и их значение в жизни фитоценозов. – М.: Наука, 1973. – 193 с.
5. *Lynch J.M.* The rhizosphere – form and function // *Appl. Soil Ecol.* – 1994. – V. 1, No 3. – P. 193–198. – doi: 10.1016/0929-1393(94)90010-8.
6. *Умаров М.М.* Ассоциативная азотфиксация. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – 133 с.
7. *Döbereiner J.* Nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere // *Quispel A. (ed.) The biology of nitrogen fixation.* – Amsterdam: North-Holland Pub. Co, 1974. – P. 86–120.
8. *Каменева С.В., Муромец Е.М.* Генетический контроль процессов взаимодействия бактерий с растениями в ассоциациях // *Генетика.* – 1999. – Т. 35, № 11. – С. 1480–1494.
9. *Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В.* Растения как центры формирования бактериальных сообществ почв // *Журн. общ. биол.* – 1993. – Т. 54, № 2. – С. 183–199.
10. *Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Ver Loren van Themaat E., Schulze-Lefert P.* Structure and function of bacterial microbiota of plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2013. – V. 64. – P. 807–838. – doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106.
11. *Беззубенкова О.Е., Юхлимова М.Н., Нестерова Н.И.* Микрофлора ризосферы и ризопланы и её влияние на растительный организм // *Естественные и технические науки.* – 2012. – Т. 4. – С. 99–102.

12. *Beneduzi A., Ambrosini A., Passaglia L.M.P.* Plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Their potential as antagonists and biocontrol agents // *Genet. Mol. Biol.* – 2012. – V. 35, Suppl. 4. – P. 1044–1051.
13. *Balandreau J.* Microbiology of the association // *Can. J. Microbiol.* – 1983. – V. 29, No 8. – P. 851–859. – doi: 10.1139/m83-138.
14. *Dobereiner J.* Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations // *Inorganic Plant Nutrition.* – Berlin etc.: Springer-Verlag, 1983. – P. 330–350.
15. *Бухарин О.В., Лобакова Е.С., Немцева Н.В., Черкасов С.В.* Ассоциативный симбиоз. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2006. – 264 с.
16. *Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E.* Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2008. – V. 32, No 5. – P. 723–735. – doi: 10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x.
17. *Vandenkoornhuyse P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A.* The importance of the microbiome of plant holobiont // *New Phytol.* – 2015. – V. 206, No 4. – P. 1196–1206. – doi: 10.1111/nph.13312.
18. *Schlaeppli K., Bulgarelli D.* The plant microbiome at work // *Mol. Plant-Microbe Interact.* – 2015. – V. 28, No 3. – P. 212–217. – doi: 10.1094/MPMI-10-14-0334-FI.
19. *Berg G., Rybakova D., Grube M., Koberl M.* The plant microbiome explored: implications for experimental botany // *J. Exp. Bot.* – 2016. – V. 67, No 4. – P. 995–1002. – doi: 10.1093/jxb/erv466.
20. *Chapparo J.M., Badri D.V., Bakker M.G., Sugiyama A., Manter D.K., Vivanco J.M.* Root exudation of phytochemicals in *Arabidopsis* follows specific patterns that are developmentally programmed and correlate with soil microbial functions // *PloS One.* – 2013. – V. 8, No 8. – P. 55731. – doi: 10.1371/journal.pone.0055731.
21. *Djordjevic M.A., Mond-Radzman N.A., Imin N.* Small-peptide signals that control root nodule number, development, and symbiosis // *J. Exp. Bot.* – 2015. – V. 66, No 17. – P. 5171–5181. – doi: 10.1093/jxb/erv357.
22. *Isobe K., Ohte N.* Ecological perspectives on microbes involved in N-cycling // *Microbes Environ.* – 2014. – V. 29, No 1. – P. 4–16. – doi: 10.1264/jsme2.ME13159.
23. *Klopper J.W., Lifshitz R., Zablutowicz R.M.* Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity // *Trends Biotechnol.* – 1989. – V. 7, No 2. – P. 39–43. – doi: 10.1016/0167-7799(89)90057-7.
24. *Babu N., Jogaiah S., Ito S., Nagaraj K., Tran L.* Improvement of growth, fruit weight and early blight disease protection of tomato plants by rhizosphere bacteria is correlated with their beneficial traits and induced biosynthesis of antioxidant peroxidase and polyphenol oxidase // *Plant Sci.* – 2015. – V. 231. – P. 62–73. – doi: 10.1016/j.plantsci.2014.11.006.
25. *Мишке И.В.* Микробные фитогормоны в растениеводстве. – Рига: Зинатне, 1988. – 151 с.
26. *McNear Jr. D.H.* The rhizosphere – roots, soil and everything in between // *Nat. Educ. Knowl.* – 2013. – V. 4, No 3. – P. 1.
27. *Rajkumar M., Vara Prasad M.N., Freitas H., Ae N.* Biotechnological applications of serpentine soil bacteria for phytoremediation of trace metals // *Crit. Rev. Biotechnol.* – 2009. – V. 29, No 2. – P. 120–130. – doi: 10.1080/07388550902913772.
28. *Couillerot O., Ramirez-Trujillo A., Walker V., von Felten A., Jansa J., Maurhofer M., Defago G., Prigent-Combaret C., Comte G., Caballero-Mellado J., Moëgne-Loccoz Y.* Comparison of prominent *Azospirillum* strains in *Azospirillum-Pseudomonas-Glomus* consortia for promotion of maize growth // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2013. – V. 9, No 7. – P. 4639–4649. – doi: 10.1007/s00253-012-4249-z.

29. Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X-W., Borriss R. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 – a review // *Front. Microbiol.* – 2015. – V. 6. – Art. 780, P. 1–11. – doi: 10.3389/fmicb.2015.00780.
30. 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., Huang J. Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* – 2015. – V. 22, No 7. – P. 4907–4921. – doi: 10.1007/s11356-014-3754-2.
31. Моргу́н В.В., Коць С.Я., Кириченко Е.В. Ростстимулирующие ризобактерии и их практическое применение // *Физиология и биохимия культурных растений.* – 2009. – Т. 41, № 3. – С. 187–207.
32. Шапошников А.И., Белимов А.А., Кравченко Л.В., Виванко Д.М. Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями: механизмы образования и факторы эффективности ассоциативных симбиозов (обзор) // *Сельскохозяйственная биология.* – 2011. – № 3. – С. 16–22.
33. Ланкина Е.П., Хиженяк С.В., Кулижеский С.П. Перспективы использования смешанных культур психрофильных и психротолерантных бактерий в биологической защите растений от болезней // *Вестн. КрасГАУ.* – 2013. – № 4. – С. 101–105.
34. Afzal M., Khan Q., Sessitsch A. Endophytic bacteria: Prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants // *Chemosphere.* – 2014. – V. 117. – P. 232–242. – doi:10.1016/j.chemosphere.2014.06.078.
35. Koul V., Adholeya A., Kochar M. Sphere of influence of indole acid and nitric oxide in bacteria // *J. Basic Microbiol.* – 2015. – V. 55, No 5. – P. 543–553. – doi: 10.1002/jobm.201400224.
36. Duca D., Lory J., Patten C.L., Rose D., Glick B.R. Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions // *Antonie Van Leeuwenhoek.* – 2014. – V. 106, No 1. – P. 85–125. – doi: 10.1007/s10482-013-0095-y.
37. Panhwar Q.A., Naher U.A., Jusop S., Othman R., Latif Md.A., Ismail M.R. Biochemical and molecular characterization of potential phosphate-solubilizing bacteria in acid sulfate soil and their beneficial effects on rice growth // *PLoS One.* – 2014. – V. 9, No 10. – Art. e97241. – doi: 10.1371/journal.pone.0097241.
38. Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils // *Springer-Plus.* – 2013. – V. 2. – Art. 587, P. 1–14. – doi: 10.1186/2193-1801-2-587.
39. Turner T.R., James E.K., Poole P.S. The plant microbiome // *Genome Biol.* – 2013. – V. 14, No 6. – Art. 209, P. 1–10. – doi: 10.1186/gb-2013-14-6-209.
40. Ullah A., Mushtaq H., Ali H., Munis M.F., Javed M.T., Chaudhary H.J. Diazotrophs-assisted phytoremediation of heavy metals: a novel approach // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* – 2015. – V. 22, No 4. – P. 2505–2514. – doi: 10.1007/s11356-014-3699-5.
41. Nascimento F.X., Rossi M.J., Soares C.R.F.S., McConkey B.J., Glick B.R. New insights into 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase phylogeny, evolution and ecological significance // *PLoS One.* – 2014. – V. 9, No 6. – Art. e99168, P. 1–17. – doi: 10.1371/journal.pone.0099168.
42. Maksimov I.V., Abizgil'dina R.R., Pusenkova L.I. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens // *Appl. Biochem. Microbiol.* – 2011. – V. 47, No 4. – P. 333–345. – doi: 10.1134/S0003683811040090.
43. Haas D., Defago G. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent *Pseudomonas* // *Nat. Rev. Microbiol.* – 2005. – V. 3, No 4. – P. 307–319.

44. Crowley D.E. Microbial siderophores in the plant rhizospheric // Barton L.L., Abadia J. (eds.) Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms. – Dordrecht: Springer, 2006. – P. 169–198.
45. Baysal Ö., Lai D., Xu H., Siragusa M., Çalışkan M., Carimi F., Teixeira da Silva J.A., Tör A. A proteomic approach provides new insights into the control of soil-borne plant pathogens by *Bacillus* species // PLoS One. – 2013. – V. 8, No 1. – Art. e53182, P 1–12. – doi: 10.1371/journal.pone.0053182.
46. Choudhary D.K., Johri B.N. Interactions of *Bacillus* spp. and plants – with special reference to induced systemic resistance (ISR) // Microbiol. Res. – 2009. – V. 164, No 5. – P. 493–513. – doi: 10.1016/j.micres.2008.08.007.
47. Wu L., Wu H-J., Qiao J., Gao X., Borriss R. Novel routes for improving biocontrol activity of bacillus based bioinoculants // Front. Microbiol. – 2015. – V. 6. – Art. 1395, P. 1–13. – doi: 10.3389/fmicb.2015.01395.
48. Dietel K., Beator B., Budiharjo A., Fan B., Borriss R. Bacterial traits involved in colonization of *Arabidopsis thaliana* roots by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // Plant Pathol. J. – 2013. – V. 29, No 1. – P. 59–66. – doi:10.5423/PPJ.OA.10.2012.0155.
49. Нукитина В.Е., Пономарева Е.Г., Аленкина С.А. Лектины клеточной поверхности азоспирилл и их роль в ассоциативных взаимоотношениях с растениями // Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. – М.: Колос, 2005. – С. 70–97.
50. Weert S., Bloemberg G. Rhizosphere Competence and the Role of Root Colonization in Biocontrol // Gnanamanickam S. (ed.) Plant-Associated Bacteria. – Houten, The Netherlands: Springer, 2006. – P. 317–333.
51. Krzyzanowska D., Obuchowski M., Bikowski M., Rychlowski M., Jafra S. Colonization of potato rhizosphere by GFP-tagged *Bacillus subtilis* MB73/2, *Pseudomonas* sp. P482 and *Ochrobactrum* sp. A44 shown on large sections of roots using enrichment sample preparation and confocal laser scanning microscopy // Sensors (Basel). – 2012. – V. 12, No 12. – P. 17608–17619. – doi: 10.3390/s121217608.

Поступила в редакцию
14.03.16

Феоктистова Наталия Владимировна, научный сотрудник НИЛ ББФ кафедры микробиологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: nfeoktis@mail.ru

Марданова Айслу Миркасымовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры микробиологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: mardanovaayslu@mail.ru

Хадиева Гузель Фанисовна, студент кафедры биохимии и биотехнологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия

Шарипова Маргарита Рашидовна, доктор биологических наук, профессор кафедры микробиологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия

Rhizosphere Bacteria*N.V. Feoktistova*^{*}, *A.M. Mardanova*^{**}, *G.F. Hadieva*, *M.R. Sharipova**Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*E-mail: ^{*}*nfeoktis@mail.ru*, ^{**}*mardanovaayslu@mail.ru*

Received March 14, 2016

Abstract

The review deals with the analysis of modern literature data on rhizosphere bacteria and their role in plant life. The structure of rhizosphere has been characterized. The role of plants as the centers of formation of microbial communities has been shown. Data on the main groups of microorganisms inhabiting the rhizosphere have been provided. The associative relationship between rhizobacteria and partner plants has been investigated. The modern concept of holobiont defined as the whole host plant organism and microorganisms associated with it has been reviewed. The role of rhizobacteria in the processes of nitrogen fixation has been discussed in detail. The mechanisms of direct stimulation of plant growth by biosynthesis of phytohormones, improvement of phosphorus and nitrogen nutrition, increase in resistance to stress, and stimulation mediated by antagonism against pathogenic microorganisms have been analyzed. The criteria for selection of rhizobacteria for practical purposes have been discussed.

Keywords: plants, rhizosphere, PGPR bacteria, nitrogen fixation, growth stimulation, antagonism

Acknowledgments. This study was performed as part of the state program for increasing the competitiveness of Kazan Federal University among the world's leading centers of science and education and funded in part by the subsidy allocated to Kazan Federal University for the state assignment in the sphere of scientific activities (project no. 14-83).

Figure captions

Fig. 1. The schematic view of rhizosphere [26].

References

1. Dobrovol'skaya T.G. The Structure of Bacterial Communities of Soils. Moscow, Akademkniga, 2002. 282 p. (In Russian)
2. Umarov M.M., Kurakov A.V., Stepanov A.L. Microbiological Transformation of Nitrogen in Soil. Moscow, GEOS, 2007, 137 p. (In Russian)
3. Zvyagintsev D.G., Bab'eva I.L., Zenova G.M. Biology of Soils. Moscow, Izd. Mosk. Univ., 2005. 445 p. (In Russian)
4. Ivanov V.P. Plant Exudates and Their Role in the Life of Phytocenoses. Moscow, Nauka, 1973. 193 p. (In Russian)
5. Lynch J.M. The rhizosphere – form and function. *Appl. Soil Ecol.*, 1994, vol. 1, no. 3, pp. 193–198. doi: 10.1016/0929-1393(94)90010-8.
6. Umarov M.M. Associative Nitrogen Fixation. Moscow, Izd. Mosk. Univ., 1986. 133 p. (In Russian)
7. Döbereiner J. Nitrogen-fixing bacteria in the rhizosphere. *The Biology of Nitrogen Fixation*. Quispel A. (Ed.). Amsterdam, North-Holland Pub. Co, 1974, pp. 86–120.
8. Kameneva S.V., Muromets E.M. Genetic control of processes of bacterial interactions with plants in associations. *Genetika*, 1999, vol. 35, no. 11, pp. 1480–1494. (In Russian)
9. Zvyagintsev D.G., Dobrovol'skaya T.G., Lysak L.V. Plants as centers for development of bacterial communities of soils. *Zh. Obshch. Biol.*, 1993, vol. 54, no. 2, pp. 183–199. (In Russian)

10. Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Ver Loren van Themaat E., Schulze-Lefert P. Structure and function of bacterial microbiota of plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2013, vol. 64, pp. 807–838. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106.
11. Bezzubenkova O.E., Yukhlіmova M.N., Nesterova N.I. Microflora of the rhizosphere and rhizoplane and its influence on the plant organism. *Estestv. Tekh. Nauki*, 2012, vol. 4, pp. 99–102. (In Russian)
12. Beneduzi A., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR): their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet. Mol. Biol.*, 2012, vol. 35, suppl. 4, pp. 1044–1051.
13. Balandreau J. Microbiology of the association. *Can. J. Microbiol.*, 1983, vol. 29, no. 8, pp. 851–859. doi: 10.1139/m83-138.
14. Dobreiner J. Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations. *Inorganic Plant Nutrition*. Berlin etc., Springer-Verlag, 1983, pp. 330–350.
15. Bukharin O.V., Lobakova E.S., Nemtseva N.V., Cherkasov S.V. Associative Symbiosis. Yekaterinburg, Izd. Ural. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2006. 264 p. (In Russian)
16. Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol. Rev.*, 2008, vol. 32, no. 5, pp. 723–735. doi: 10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x.
17. Vandenkoornhuysе P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A. The importance of the microbiome of plant holobiont. *New Phytol.*, 2015, vol. 206, no. 4, pp. 1196–1206. doi: 10.1111/nph.13312.
18. Schlaeppi K., Bulgarelli D. The plant microbiome at work. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2015, vol. 28, no. 3, pp. 212–217. doi: 10.1094/MPMI-10-14-0334-FI.
19. Berg G., Rybakova D., Grube M., Koberl M. The plant microbiome explored: implications for experimental botany. *J. Exp. Bot.*, 2016, vol. 67, no. 4, pp. 995–1002. doi: 10.1093/jxb/erv466.
20. Chapparo J.M., Badri D.V., Bakker M.G., Sugiyama A., Manter D.K., Vivanco J.M. Root exudation of phytochemicals in *Arabidopsis* follows specific patterns that are developmentally programmed and correlate with soil microbial functions. *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 8, p. 55731. doi: 10.1371/journal.pone.0055731.
21. Djordjevic M.A., Mond-Radzman N.A., Imin N. Small-peptide signals that control root nodule number, development, and symbiosis. *J. Exp. Bot.*, 2015, vol. 66, no. 17, pp. 5171–5181. doi: 10.1093/jxb/erv357.
22. Isobe K., Ohte N. Ecological perspectives on microbes involved in N-cycling. *Microbes Environ.*, 2014, vol. 29, no. 1, pp. 4–16. doi: 10.1264/jsme2.ME13159.
23. Klopffer J.W., Lifshitz R., Zablotowicz R.M. Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends Biotechnol.*, 1989, vol. 7, no. 2, pp. 39–43. doi: 10.1016/0167-7799(89)90057-7.
24. Babu N., Jogaiah S., Ito S., Nagaraj K., Tran L. Improvement of growth, fruit weight and early blight disease protection of tomato plants by rhizosphere bacteria is correlated with their beneficial traits and induced biosynthesis of antioxidant peroxidase and polyphenol oxidase. *Plant Sci.*, 2015, vol. 231, pp. 62–73. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.11.006.
25. Mishke I.V. Microbial Phytohormones in Crop Production. Riga, Zinatne, 1988. 151 p. (In Russian)
26. McNear Jr. D.H. The rhizosphere – roots, soil and everything in between. *Nat. Educ. Knowl.*, 2013, vol. 4, no. 3, p. 1.
27. Rajkumar M., Vara Prasad M.N., Freitas H., Ae N. Biotechnological applications of serpentine soil bacteria for phytoremediation of trace metals. *Crit. Rev. Biotechnol.*, 2009, vol. 29, no. 2, pp. 120–130. doi: 10.1080/07388550902913772.
28. Couillerot O., Ramirez-Trujillo A., Walker V., von Felten A., Jansa J., Maurhofer M., D'efago G., Prigent-Combaret C., Comte G., Caballero-Mellado J., Moenne-Loccoz Y. Comparison of prominent *Azospirillum* strains in *Azospirillum-Pseudomonas-Glomus* consortia for promotion of maize growth. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2013, vol. 9, no. 7, pp. 4639–4649. doi: 10.1007/s00253-012-4249-z.
29. Chowdhury S.P., Hartmann A., Gao X-W., Borriss R. Biocontrol mechanism by root-associated *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 – a review. *Front. Microbiol.*, 2015, vol. 6, art. 780, pp. 1–11. doi: 10.3389/fmicb.2015.00780.

30. 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., Huang J. Potential role of phytohormones and plant growth-promoting rhizobacteria in abiotic stresses: consequences for changing environment. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, 2015, vol. 22, no. 7, pp. 4907–4921. doi: 10.1007/s11356-014-3754-2.
31. Morgun V.V., Kots S.Ya., Kyrychenko E.V. Growth promoting rhizobacteria and their use in practice. *Fiziol. Biokhim. Kul't. Rast.*, 2009, vol. 41, no. 3, pp. 187–207. (In Russian)
32. Shaposhnikov A.I., Belimov A.A., Kravchenko L.V., Vivanco D.M. Interaction of rhizosphere bacteria with plants: mechanisms of formation and factors of efficiency in associative symbiosis (review). *S-kh. Biol.*, 2011, no. 3, pp. 16–22. (In Russian)
33. Lankina E.P., Khizhnyak S.V., Kulizhskiy S.P. The prospects of using psychrophilic and psychrotolerant bacteria mixed cultures for biological protection of plants from diseases. *Vestn. KrasGAU*, 2013, no. 4, pp. 101–105. (In Russian)
34. Afzal M., Khan Q., Sessitsch A. Endophytic bacteria: prospects and applications for the phytoremediation of organic pollutants. *Chemosphere*, 2014, vol. 117, pp. 232–242. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.06.078.
35. Koul V., Adholeya A., Kochar M. Sphere of influence of indole acid and nitric oxide in bacteria. *J. Basic Microbiol.*, 2015, vol. 55, no. 5, pp. 543–553. doi: 10.1002/jobm.201400224.
36. Duca D., Lory J., Patten C.L., Rose D., Glick B.R. Indole-3-acetic acid in plant-microbe interactions. *Antonie Van Leeuwenhoek*, 2014, vol. 106, no. 1, pp. 85–125. doi: 10.1007/s10482-013-0095-y.
37. Panhwar Q.A., Naher U.A., Jusop S., Othman R., Latif Md.A., Ismail M.R. Biochemical and molecular characterization of potential phosphate-solubilizing bacteria in acid sulfate soil and their beneficial effects on rice growth. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 10, art. e97241. doi: 10.1371/journal.pone.0097241.
38. Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *SpringerPlus*, 2013, vol. 2, art. 587, pp. 1–14. doi: 10.1186/2193-1801-2-587.
39. Turner T.R., James E.K., Poole P.S. The plant microbiome. *Genome Biol.*, 2013, vol. 14, no. 6, art. 209, pp. 1–10. doi: 10.1186/gb-2013-14-6-209.
40. Ullah A., Mushtaq H., Ali H., Munis M.F., Javed M.T., Chaudhary H.J. Diazotrophs-assisted phytoremediation of heavy metals: a novel approach. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, 2015, vol. 22, no. 4, pp. 2505–2514. doi: 10.1007/s11356-014-3699-5.
41. Nascimento F.X., Rossi M.J., Soares C.R.F.S., McConkey B.J., Glick B.R. New insights into 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase phylogeny, evolution and ecological significance. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 6, art. e99168, pp. 1–17. doi: 10.1371/journal.pone.0099168.
42. Maksimov I.V., Abizgil'dina R.R., Pusenkova L.I. Plant growth promoting rhizobacteria as alternative to chemical crop protectors from pathogens. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2011, vol. 47, no. 4, pp. 333–345. doi: 10.1134/S0003683811040090.
43. Haas D., Defago G. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonas. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2005, vol. 3, no. 4, pp. 307–319.
44. Crowley D.E. Microbial Siderophores in the Plant Rhizospheric. *Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms*. Barton L.L., Abadia J. (Eds.). Dordrecht, Springer, 2006, pp. 169–198.
45. Baysal Ö., Lai D., Xu H., Siragusa M., Çalişkan M., Carimi F., Teixeira da Silva J.A., Tör A. A proteomic approach provides new insights into the control of soil-borne plant pathogens by *Bacillus* species. *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 1, art. e53182, pp. 1–12. doi: 10.1371/journal.pone.0053182.
46. Choudhary D.K., Johri B.N. Interactions of *Bacillus* spp. and plants – with special reference to induced systemic resistance (ISR). *Microbiol. Res.*, 2009, vol. 164, no. 5, pp. 493–513. doi: 10.1016/j.micres.2008.08.007.
47. Wu L., Wu H.-J., Qiao J., Gao X., Borriss R. Novel routes for improving biocontrol activity of bacillus based bioinoculants. *Front. Microbiol.*, 2015, vol. 6, art. 1395, pp. 1–13. doi: 10.3389/fmicb.2015.01395.
48. Dietel K., Beator B., Budiharjo A., Fan B., Borriss R. Bacterial traits involved in colonization of *Arabidopsis thaliana* roots by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Plant Pathol. J.*, 2013, vol. 29, no. 1, pp. 59–66. doi:10.5423/PPJ.OA.10.2012.0155.

49. Nikitina V.E., Ponomareva E.G., Alen'kina S.A. Lectins at the cellular surfaces of azospirillae and their role in the associative relations with plants. *Molekulyarnye osnovy vzaimootnoshenii assotsiativnykh mikroorganizmov s rasteniyami* [Molecular Basics of Relations between Associative Microorganisms and Plants]. Moscow, Kolos, 2005, pp. 70–97. (In Russian)
50. Weert S., Bloemberg G. Rhizosphere Competence and the Role of Root Colonization in Biocontrol. *Plant-associated bacteria*. Gnanamanickam S. (Ed.). Houten, The Netherlands, Springer, 2006, pp. 317–333.
51. Krzyzanowska D., Obuchowski M., Bikowski M., Rychlowski M., Jafra S. Colonization of potato rhizosphere by GFP-tagged *Bacillus subtilis* MB73/2, *Pseudomonas* sp. P482 and *Ochrobactrum* sp. A44 shown on large sections of roots using enrichment sample preparation and confocal laser scanning microscopy. *Sensors* (Basel), 2012, vol. 12, no. 12, pp. 17608–17619. doi: 10.3390/s121217608.

⟨ **Для цитирования:** Феоктистова Н.В., Марданова А.М., Хадиева Г.Ф., Шарипова М.Р. Ризосферные бактерии // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2016. – Т. 158, кн. 2. – С. 207–224. ⟩

⟨ **For citation:** Feoktistova N.V., Mardanova A.M., Hadieva G.F., Sharipova M.R. Rhizosphere bacteria. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2016, vol. 158, no. 2, pp. 207–224. (In Russian) ⟩