

**ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ**

УДК 581.524.1 : 581.557.24 + 631.466.1

© Н. М. Лабутова

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЭНДОМИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ  
С МИКРООРГАНИЗМАМИ РИЗОСФЕРЫ**LABUTOVA N. M. INTERACTIONS BETWEEN ENDOMYCORRHIZAL FUNGI  
AND RHIZOSPHERE MICROORGANISMS

Ризосфера является активно изменяющейся средой, где взаимодействуют микроорганизмы, корни растений и абиотические компоненты почвы — минеральные и органические вещества, почвенный раствор и почвенные газы (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Lindermann, 1992; Barea, 1997; Gryndler, Hrselova, 1998; Kennedy, 1998; Bowen, Rovira, 1999; Barea, 2000). Основой для формирования и функционирования ризосферы, с одной стороны, является растение, которое поставляет фотосинтаты и органическое вещество в виде опада и опада, а с другой — прикорневые микроорганизмы, влияющие на состав корневых выделений и снабжающие растение доступными элементами питания (Werner, 1998).

Кеннеди (Kennedy, 1998) предложил разделить ризосферу на 3 отдельных, но взаимосвязанных компонента, а именно: ризосфера, ризоплана и непосредственно корень. Ризосфера — зона почвы, в которой корневые выделения влияют на микробиологическую активность. Ризоплана — поверхность корня с адгезированными почвенными частицами. Корень также является частью ризосферы, так как корневые ткани могут заселять микроорганизмы-эндофиты, которые выполняют функции поддержки роста и защиты растений от инфекций (Kloepper, 1994; Chanway, 1996; Duijff et al., 1997; Duijff et al., 1998; Van Loon et al., 1998; Sturz, Nowak, 2000).

Различают две основные группы микроорганизмов, обитающих в ризосфере: сапротрофы и симбионты. Среди этих микроорганизмов присутствуют грибы и бактерии, которые могут оказывать на растения положительное и отрицательное действие. Так, почвообитающие фитопатогены отрицательно влияют на развитие и продуктивность растений (Weller, Tomashow, 1994; Neal et al., 1996). В то же время в ризосфере обитают грибы и бактерии, которые осуществляют разложение органического вещества и трансформируют элементы питания в доступную для растений форму. Такие микроорганизмы, как известно, играют фундаментальную роль в функционировании агроценоза и устойчивости естественной экосистемы (Alabouvette, Lemanceau, 1997; Barea, 1997; Cordier et al., 1999).

К полезным бактериям относятся и так называемые «Plant growth promoting rhizobacteria» (PGPR), которые колонизируют поверхность корня. PGPR включают бактерии с различными жизненными циклами, активно участвующими во многих ключевых процессах, таких как биологический контроль фитопатогенов, циклы питания растений и выживаемость проростков (Haas et al., 1991; Kloepper et al., 1991; Lugtenberg et al., 1991; Lemanceau, Alabouvette, 1993; Weller, Thomashow, 1994; Broek, Vanderleyden, 1995; Glick, 1995; Bashan, Holguin, 1998; Barea, 2000).

Арбускулярные микоризные грибы (АМГ) и азотфиксирующие бактерии — наиболее значимые мутуалистические симбионты растений (Barea, 1997). Образование

микоризы — важная особенность биологии и экологии большинства наземных растений, так как формирование микоризного симбиоза влияет на их рост, абсорбцию воды и питательных веществ, а также защищает растения от корневых патогенов (Smith, Read, 1997). Особенностью АМГ является их одновременное присутствие во всех компонентах ризосферы. Эти грибы обитают в ризосфере в виде гиф, спор и других форм пропагул; колонизируют ризоплану в процессе своего взаимодействия с корнем (Bianciotto, Bonfante, 1999); образуют интрадикальный мицелий в тканях корня, а арбускулы — в клетках корня. Преобладающей биоморфологической структурой АМГ в ризосфере является мицелий. На пресимбиотической стадии в почве происходит прорастание спор АМГ, в результате которого формируются гифы. Дальнейший рост и ветвление этих гиф приводят к образованию в почве сети ценоцитного мицелия. Длина такого мицелия обычно достигает 200 мм (Giovannetti et al., 1999). Значительно больше в ризосфере экстрарадикального мицелия, который формируется после выхода гиф интрадикального мицелия из корня в почву ризосферы. Экстрарадикальный мицелий образует густую сеть за счет ветвления гиф и формирования многочисленных анастомозов (Giovannetti et al., 2001). Длина экстрарадикального мицелия колеблется от 1.1 до 54 м/г почвы (Giovannetti et al., 2002).

Взаимодействие эндомикоризных грибов с почвообитающей микробиотой имеет несколько аспектов. Формирование микоризы, как известно, изменяет минеральное питание, гормональный баланс, углеродный обмен и другие стороны физиологии растений (Azcon-Aguilar, Vago, 1994; Smith et al., 1994). Помимо этого, распространяющийся в почве экстрарадикальный мицелий АМГ увеличивает объем ризосферы растения (Bethlenfalvay, Schuepp, 1994). Таким образом, арбускулярно-микоризный симбиоз изменяет химический состав корневых выделений, в то время как развитие микоризного мицелия в почве вносит физические изменения в среду, окружающую корни. Действие АМГ на микрофлору может быть связано и с изменением динамики углерода в ризосфере микоризованных растений. Прежде всего мицелий эндомикоризных грибов является источником углерода для почвообитающих микроорганизмов (Fitter et al., 2000).

Однако предполагается, что основная функция АМГ состоит в изменении распределения фотосинтатов и их потребления ризосферными организмами. Выделение компонентов, богатых углеродом, в ризосферу весьма значительно и может достигать десятков или даже сотен миллиграммов на грамм корня в сутки (Toal et al., 2000). Вполне вероятно, что присутствие мицелия АМГ в ризосфере, которая является зоной обмена питательными веществами и энергией, может изменить ризосферные потоки углерода. Это в свою очередь предполагает, что АМГ могут воздействовать и на круговорот углерода в экосистемах (Fitter et al., 2000). Якобсен и Розендал (Jakobsen, Rosendhal, 1990) высказали гипотезу об участии эндомикоризных грибов в потоках углерода и в неризосферной почве. По их мнению, значительная часть фотосинтатов, поступающих в корень, может транспортироваться гифами АМГ в неризосферную почву и поступать в окружающую среду. В неризосферной почве углерод будет использоваться другими способами и другими почвенными организмами по сравнению с почвой вблизи корней, где накапливается в большом количестве специфическая микрофлора в результате влияния ризосферы.

Иммобилизация органического углерода в корнях и мицелии является другим путем воздействия АМГ на динамику этого элемента. В микоризованном растении значительная часть фотосинтатов транспортируется в мицелий гриба. Так как оборот органического углерода, иммобилизованного в мицелии АМГ, вероятно, будет быстрее, чем в тканях корня, размещение С в гифах вместо корневых тканей приводит к более быстрому обороту органического углерода в почве и увеличению его минерализации (Fitter et al., 2000). Изложенные рассуждения пока что являются гипотезами, для подтверждения которых необходимо проведение исчерпывающего исследования поведения различных пулов биологически иммобилизованного углерода (Norby, Jakson, 2000).

Таким образом, функционирование эндомикоризного симбиоза приводит к сдвигам в потоках веществ и энергии в микоризосфере. Вызванные микоризой изменения

количественно и качественно воздействуют на микробные популяции либо в ризосфере, либо в ризоплане (Barea, 1997).

Но существует и обратная связь: будучи компонентом ризосферы, АМГ испытывают воздействие ризосферной микрофлоры. Исследования взаимоотношений между эндомикоризными грибами и остальными компонентами микробных сообществ ризосферы показали, что популяции микроорганизмов, живущих в ризосфере, могут влиять на развитие АМГ и формирование микоризы (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Linderman, 1992; Germida, Walley, 1996). При этом многочисленные бактерии (включая актиномицеты) и грибы взаимосвязаны со структурами эндомикоризных грибов, которые присутствуют в ризосфере (Filippi et al., 1998). Так, известно, что бактерии родов *Rhizobium*, *Pseudomonas* и *Paenibacillus* могут адгезироваться к гифам АМГ (Bianciotto et al., 1996; Budi et al., 1999). Прямой контакт создает максимально благоприятные условия для взаимодействия эндомикоризных грибов и микрофлоры ризосферы.

### **Влияние ризосферной микробиоты на АМГ**

Установлено, что микроорганизмы ризосферы могут влиять на скорость распространения арбускулярных и эктомикоризных грибов на корнях растения-хозяина (Azcon-Aguilar, Barea, 1992). Например, было показано положительное, нейтральное или отрицательное действие ризосферных бактерий на развитие эктомикоризного симбиоза различных видов грибов с *Pinus radiata* (Bowen, Theodorou, 1979). Виды бактерий рода *Paenibacillus*, изолированные из ризосферы *Sorghum bicolor* и проявляющие антагонистическую активность к почвенным фитопатогенным грибам, стимулировали образование арбускулярной микоризы (Budi et al., 1999). Установлено, что результат взаимодействия зависит от вида микроорганизмов, в том числе и микоризного гриба (Chanway et al., 1991; Garbaye, Bowen, 1997).

Многочисленные работы свидетельствуют о том, что PGPR способны стимулировать рост эндомикоризных грибов (Mayo et al., 1986; Azcon, 1987; Linderman, Pauliz, 1990; Requena et al., 1991) и образование микоризного симбиоза (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Barea, 1997). На основании этого результата была предложена новая категория бактерий — «mycorrhization helper bacteria» (МНВ), помогающих микоризации (Garbaye, 1994). По мнению ряда исследователей (Garbaye, 1994; Azcon-Aguilar, Barea, 1995; Barea, 1997; Frey-Klett et al., 1997), МНВ играют важную роль в экологии ризосферы и могут быть использованы для стимуляции мицелиального роста АМГ или ускорения образования микоризы.

Однако ризосферные микроорганизмы не всегда оказывают положительное влияние на АМГ. В экспериментах, где растения инокулировали грибом *Glomus mosseae* совместно с каждым из трех штаммов *Pseudomonas fluorescens*, ни один бактериальный штамм не влиял на развитие гриба в корне. При этом отмечено действие эндомикоризного гриба на эти бактерии, которое выразилось в увеличении общей численности популяции штаммов *P. fluorescens* (Edwards et al., 1998).

Обнаружено, что ризосферные бактерии, которые отрицательно влияют на растения, могут мешать образованию микоризы и ее функционированию (Neal et al., 1996).

Механизмы, ответственные за стимулирующее влияние почвенных микроорганизмов на АМГ, изучены мало; неизвестно, как осуществляется передача сигнала между бактериями и грибами при стимуляции мицелиального развития. Для объяснения эффекта стимуляции были предложены различные механизмы, включающие продуцирование витаминов, аминокислот, фитогормонов и/или гидролитических энзимов клеточной стенки. Некоторые из этих веществ могут непосредственно влиять на развитие и рост грибных структур, тогда как другие оказывают влияние на развитие корня и его восприимчивость к инфекции (Barea et al., 2002). Согласно другой гипотезе, действие ризосферной микробиоты может реализоваться через влияние на растение. По современным представлениям, образование и развитие микоризного симбиоза связано с изменениями в составе корневых выделений и гормональным балансом

растения-хозяина. С другой стороны, известно, что в метаболитах почвенных микроорганизмов присутствуют компоненты, которые увеличивают проницаемость клеток корня, таким образом усиливая корневые выделения. Увеличение поступления экссудатов может стимулировать рост мицелия АМГ в ризосфере и облегчать проникновение гриба в корень. Также известно, что гормоны растений и микроорганизмов могут влиять на приживаемость АМГ на корне (Azcon-Aguilar, Barea, 1992, 1995).

### **Взаимодействия АМГ и ризосферной микробиоты, влияющие на продуктивность растений**

По современным представлениям (Barea, Jeffries, 1995; Kennedy, Smith, 1995), продуктивность и здоровье растений зависят от разнообразия и эффективности почвенной микробиоты, которая является одним из основных факторов плодородия почвы. С этой точки зрения, формирование арбускулярной микоризы оказывает опосредованное действие на растения за счет влияния на микробные популяции в ризосфере (Germida, Walley, 1996). Многими исследователями (Christensen, Jakobsen, 1993; Puppi et al., 1994; Barea, 1997; Andrade et al., 1998; Ravnskov et al., 1999) показано, что развитие эндомикоризных грибов в ризосфере влияет на выживаемость аборигенных или интродуцированных микроорганизмов.

Наибольший интерес вызывают взаимоотношения АМГ и PGPR, так как эти микроорганизмы оказывают положительное действие на рост и здоровье растений. При совместном действии эндомикоризных грибов и PGPR часто наблюдается синергизм, который оказывает ярко выраженное благоприятное действие на растения (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Hodge, 2000). Например, совместная инокуляция гвоздики PGPR штаммом *Pseudomonas putida* и АМГ вызвала дополнительное увеличение роста растений по сравнению с вариантами, где гвоздика была инокулирована каждым микроорганизмом в отдельности (Meyer, Lindermann, 1986). Аналогичные данные были получены с растениями томата при совместной их инокуляции АМГ *Glomus mosseae* и разными видами бактерий рода *Pseudomonas*, которые продуцировали вещества, подавляющие рост грибов (Barea et al., 1998).

С практической точки зрения большую значимость имеют исследования взаимоотношений АМГ с микроорганизмами, повышающими доступность минеральных элементов питания для растений. Формирование синергизма при взаимодействии таких микроорганизмов с АМГ приводит к улучшению питания и соответственно к увеличению роста растения (Azcon, 1989). В перспективе эти вопросы представляют интерес для внедрения технологий с использованием низких доз удобрений, восстановления круговорота питательных веществ после любого процесса почвенной деградации (Gianinazzi, Schuepp, 1994; Jeffries, Barea, 2000) и естественной растительности на деградированных землях (Miller, Jastrow 1994; Barea, Jeffries, 1995).

Большой интерес вызывают взаимоотношения эндомикоризных грибов и азотфиксирующих бактерий, поскольку они имеют колоссальное значение для поступления азота в систему «почва—растение» (Barea, 1997). Роль АМГ в улучшении образования клубеньков и усилении фиксации азота при тройном симбиозе признана сейчас повсеместно. В результате исследований с использованием изотопа  $N^{15}$  был установлен факт увеличения азотфиксации при тройном симбиозе и определено дополнительное количество фиксированного азота. Такого рода исследования позволили количественно оценить вклад эндомикоризы в процесс фиксации азота (Barea et al., 1996; Tobar et al., 1996; Togo et al., 1998). Причиной увеличения продуктивности растений при формировании тройного симбиоза часто является повышение их устойчивости к водному и солевому стрессу. Установлено, что в результате взаимодействия клубеньковых бактерий и АМГ возрастает продукция растительных гормонов, полиаминов, пролина и активность фотосинтеза, т. е. факторов, которые вовлечены в механизмы защиты от стрессов (Goicoechea et al., 1995, 1997, 1998). Также было показано, что смягчение водного стресса может происходить за счет старения клубеньков, вызван-

ного инокуляцией растений АМГ (Ruiz-Lozano et al., 2001). Аналогичным образом эндомикоризный симбиоз поддерживает функционирование ризобияльного симбиоза в условиях солевого стресса (Azcon, El-Atrash, 1997).

До сих пор остается открытым вопрос о физиологических и биохимических основах взаимоотношений АМГ и бактерий рода *Rhizobium*, в результате которых увеличивается продуктивность бобовых растений. Общепринятой является точка зрения, согласно которой основное влияние эндомикоризного симбиоза на активность клубеньковых бактерий объясняется улучшением питания растения-хозяина (Barea et al., 1992). Однако при колонизации корня или формировании клубенька могут быть и локальные взаимодействия между АМГ и клубеньковыми бактериями. Взаимодействие между бактериями рода *Rhizobium* и эндомикоризным грибом также может происходить до колонизации корня этими микроорганизмами (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Barea et al., 1997). Так, известно явление взаимной стимуляции клубеньковых бактерий, относящихся к родам *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, и АМГ. В результате экспериментов, проведенных в ризосфере, показано, что в присутствии ризобий увеличивалось число точек проникновения АМГ в корни растения. Предполагается, что стимуляция обусловлена возрастанием экссудации корня, вызванной полисахаридами бактерий рода *Rhizobium* и увеличением продукции фитогормонов под действием ризобий или других бактерий, присутствующих в почве. Также установлено, что на питательной среде в отсутствие растения клубеньковые бактерии стимулировали развитие мицелия при прорастании спор эндомикоризных грибов (Azcon-Aguilar, Barea, 1992).

На развитие взаимоотношений обоих симбионтов при формировании тройного симбиоза влияет генотип растения-хозяина (Monzon, Azcon, 1996). При этом для достижения высокой эффективности такого симбиоза прежде всего должны быть подобраны эффективные пары: бактерии рода *Rhizobium*—АМГ (Azcon et al., 1991; Ruiz-Lozano, Azcon, 1993).

Многие ризосферные бактерии могут положительно влиять на формирование и эффективность тройного симбиоза, в результате чего улучшается развитие растений и прежде всего корневой системы, увеличивается поглощение питательных веществ и фиксация азота. При этом наблюдаются специфические взаимоотношения между микробными компонентами комбинаций, а результат этих взаимодействий сказывается на реакции растения. Так, некоторые PGPR улучшают образование клубеньков *Rhizobium* sp. (Halverson, Handelsman, 1991; Staley et al., 1992; Azcon, 1993). По мнению некоторых исследователей (Schloter et al., 1997), в ряде случаев взаимодействие между PGPR и бактериями рода *Rhizobium* происходит в микоризосфере.

Помимо азотфиксирующих клубеньковых бактерий, эндомикоризные грибы взаимодействуют и с другими ризосферными бактериями, которые влияют на доступность элементов питания для растений. Эксперименты *in vitro* показали, что многие почвенные микроорганизмы способны к высвобождению фосфатных ионов из труднорастворимых неорганических и органических фосфорных соединений (Whitelaw, 2000). Эндомикоризные грибы могут взаимодействовать с фосфатмобилизующей микробиотой, вызывая синергетический эффект (Barea et al., 1997). Так, в опытах с  $P^{32}$  было показано, что поступление в растения фосфора при внесении в почву его труднорастворимых соединений (горные породы) является результатом взаимодействия фосфатмобилизующих PGPR и АМГ. При этом PGPR вели себя как МНВ, улучшая выживаемость интродуцированных или аборигенных эндомикоризных грибов. Поскольку бактерии не изменяли вес и длину корня, предполагается, что они стимулировали развитие АМГ в почве до колонизации корня. Двойная инокуляция значительно увеличила биомассу растений, а также накопление азота и фосфора в растительных тканях. Использование изотопа  $P^{32}$  показало, что при совместной инокуляции фосфатмобилизующими PGPR и АМГ растения потребляли фосфор из ранее недоступных источников. По-видимому, ризосферные/микоризосферные взаимодействия способствовали биохимическому круговороту фосфора и поддерживали постоянную поставку питательных элементов в растения (Togo et al., 1997).

Известно, что в благоприятных условиях PGPR рода *Azospirillum* улучшают развитие растений и повышают урожай (Bashan, 1999). Было установлено, что эти бактерии, влияя на морфологию, архитектуру и физиологию корневых систем, ускоряют образование микоризы. С другой стороны, показано, что АМГ могут увеличивать выживаемость интродуцированных бактерий рода *Azospirillum* в ризосфере растения (Volpin, Kapulnik, 1994). Эти и другие примеры (Gryndler, Hrselova, 1998; Kim et al., 1998; Belimov et al., 1999; Vosatka, Gryndler, 1999, 2000) показали, что совместная инокуляция растений АМГ и селекционными штаммами бактерий часто вызывает улучшение роста растения и увеличение поглощения им питательных веществ. Однако во многих случаях трудно связать положительное действие микоризы исключительно с изменением физиологии минерального питания или поглощения воды растением.

### Взаимодействия при биологическом контроле корневых патогенов

Хорошо известно, что при формировании арбускулярно-микоризной ассоциации растения меньше страдают от почвообитающих фитопатогенов. Однако увеличение сопротивляемости/устойчивости растения происходит не во всех случаях при формировании симбиоза и демонстрируется не всеми АМГ. Кроме того, эффект биоконтроля эндомикоризные грибы проявляют не ко всем фитопатогенам. Условия окружающей среды могут быть определяющими факторами в проявлении защитного действия (Azcon-Aguilar, Barea, 1996; Barea et al., 1996; Barea, 1997).

Анализ литературы показывает, что АМГ, по-видимому, обладают несколькими механизмами для подавления фитопатогенов. Одна из гипотез предполагает, что защитное действие АМГ опосредовано через растение. При образовании симбиоза происходят изменения в физиологии организма-хозяина, которые влияют на состав корневых выделений (Azcon-Aguilar, Bago, 1994; Smith et al., 1994). Это в свою очередь приводит к качественным и количественным изменениям в микробных популяциях ризосферы, в том числе и микоризосферы. По мнению ряда авторов (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Linderman, 1994; Azcon-Aguilar, Barea, 1996), такие изменения могут влиять на развитие болезней растений.

Согласно другому предположению, защитное действие АМГ опосредовано через микробиоту и связано с увеличением антагонистической активности в ризосфере микоризованных растений. Установлено, что при образовании эндомикоризного симбиоза может происходить стимуляция определенных компонентов автохтонной микробиоты, которые являются антагонистами корневых патогенов. Так, было обнаружено, что количество спорангиев и зооспор, образуемых в культуре *Phytophthora cinnamomi*, было меньше при обработке экстрактами ризосферной почвы микоризованных растений, чем при обработке этого гриба такими же экстрактами из ризосферы немикоризованных растений (Meयर, Linderman, 1986). В других экспериментах наиболее эффективные актиномицеты-антагонисты были выделены из ризосферы микоризованных растений. Более поздние исследования подтвердили эти результаты и показали, что уровень антагонистической активности ризосферной микрофлоры зависит от присутствия АМГ, почвенных условий и растения-хозяина (Linderman, 1994; Azcon-Aguilar, Barea, 1996). Аргументом в пользу последней гипотезы являются результаты исследований защитного действия АМГ в ассоциациях с ризосферными бактериями-антагонистами, которые используются как средство для биологического контроля корневых патогенов (Linderman, 1994; Nemes, 1997; Barea et al., 1998). В случае, когда эффективность защиты такой ассоциации была выше, чем каждого организма в отдельности, микроорганизмы были совместимы друг с другом и проявляли синергетическое действие (Alabouvette, Lemanceau, 1997). Это было показано в экспериментах с АМГ, специфичными штаммами флуоресцентных псевдомонад и грибом *Fusarium oxysporum* (Lemanceau, Alabouvette, 1991; Lemanceau et al., 1995). Аналогичные результаты были получены со штаммами *Paenibacillus* sp., которые действовали синергетически с эндомикоризным грибом и увеличивали устойчивость рас-

тений томата к почвообитающим патогенным грибам, в особенности к *Phytophthora parasitica* (Budi et al., 1999).

Пока что мало известно о молекулярных основах микробного антагонизма и участии селективированных штаммов PGPR в индуцировании системной устойчивости растений. Очевидно только, что АМГ и PGPR могут иметь несколько молекулярных механизмов биоконтроля (Kloepper, 1994; Cook et al., 1995; Chen et al., 1996; Van Loon et al., 1998).

Для создания биопрепаратов защитного действия на основе ассоциаций бактерий-антагонистов и АМГ большое значение имеет совместимость микроорганизмов и влияние бактерий на эндомикоризный гриб. Ряд исследователей (Calvet et al., 1993; Barea et al., 1998; Edwards et al., 1998) считают, что антагонисты, которые входят в состав биопрепаратов, в большинстве случаев не подавляют развитие эндомикоризных грибов. Так, определенные виды АМГ и флуоресцентных псевдомонад, стимулирующие рост растения, могут существовать вместе в пределах одной клетки корня. Такие результаты были получены на растениях томата, инокулированных АМГ и бактериями *Raenibacillus* sp., которые положительно влияли на продуктивность растений и проявляли защитное действие (Barea et al., 2002). В некоторых случаях бактерии-антагонисты грибных патогенов могут даже улучшать развитие микосимбионта и способствовать образованию эндомикоризного симбиоза (Linderman, 1994; Barea et al., 1998; Edwards et al., 1998; Budi et al., 1999).

### Микоризосфера

В результате проведенных исследований были обнаружены специфические изменения в среде, окружающей микоризный мицелий. Линдерман (Linderman, 1992) назвал почвенное пространство, на которое воздействуют экстрарадикальные гифы АМГ, «микоризосферой». Основным фактором, обуславливающим «эффект микоризосферы» (Barea, 1997), является поступление высокоэнергетических органических соединений, которые выделяет мицелий эндомикоризных грибов. Однако обогащение этой специфической среды органическими соединениями, вероятно, намного меньше, чем ризосферы (Andrade et al., 1997). Поэтому численность бактерий в микоризосфере гораздо ниже, чем в ризосфере. Обнаружены различия и в качественном составе бактерий микоризосферы и окружающей почвы. Прокариоты, выделенные с поверхности гиф АМГ, являются главным образом грамотрицательными. В то же время в ризосфере и неризосферной почве присутствуют как грамотрицательные, так и грамположительные бактерии (Vosatka, 1996). Наиболее тесные взаимоотношения в микоризосфере складываются между АМГ и бактериями, которые заселяют поверхность гиф гриба. Описаны бактериальные биопленки, которые образовывались вокруг гиф эктомикоризных (Sen et al., 1992) и эндомикоризных грибов (Bianciotto et al., 1996; Filipri et al., 1998). С помощью электронного и лазерного конфокального микроскопирования установлено, что многие PGPR и клубеньковые бактерии могут образовывать толстую оболочку на гифах АМГ (Bianciotto et al., 1996).

Поскольку PGPR являются колонизаторами корня, было выдвинуто предположение, что адгезию бактерий к корням и к гифам грибов обеспечивают сходные механизмы. Сравнительно давно установлено, что на первой стадии прикрепления бактерий к поверхности корня участвуют пили, фимбрии и жгутики. Их роль была продемонстрирована для множества фитопатогенных бактерий и PGPR в растительно-микробных взаимодействиях (Vandebroek, Vanderleyden, 1995). На второй стадии действуют внеклеточные углеводные полимеры, которые отвечают за закрепление бактерий на поверхности растения (Smit et al., 1992). Кроме того, внеклеточные полисахариды (ВПС) формируют матрикс, который объединяет бактериальные колонии в биопленках (Costerton et al., 1995).

Исследования, проведенные с мутантами *Azospirillum brasilense*, *Rhizobium leguminosarum* и *Pseudomonas fluorescens*, обладающими различной способностью к про-

дуцированию внеклеточных полисахаридов, показали, что ВПС играют решающую роль в процессе адгезии и формирования биопленок как на корне, так и на структурах АМГ. Так, у штаммов *Azospirillum brasilense* и *Rhizobium leguminosarum* со сниженной продукцией ВПС происходило уменьшение количества клеток, адгезированных на обеих поверхностях (Bianciotto et al., 2001a). Аналогичные данные были получены в результате исследования штаммов *Pseudomonas fluorescens*, продуцирующих разное количество внеклеточных полисахаридов. Было показано, что дикий штамм *P. fluorescens* с относительно низким содержанием полисахаридов в метаболитах плохо адгезировался к гифам *Gigaspora margarita*. В то же время мутанты *P. fluorescens* (штаммы СНА211 и СНА213Н) с повышенной способностью к продукции ВПС образовывали плотный бактериальный слой на грибных структурах (Bianciotto et al., 2001b). Полученные результаты свидетельствуют о том, что по крайней мере *in vitro* ВПС участвуют в прикреплении бактерий к корням и поверхности АМГ. Можно с большой долей вероятности предполагать, что и в естественных условиях ВПС играют важную роль в создании микоризосферного сообщества.

Пока что имеется немного информации о влиянии микробиоты микоризосферы на эндомикоризные грибы. Изучение бактерий, выделенных с мицелия АМГ, показало, что они не обладали выраженным стимулирующим действием на развитие *Glomus claroideum*. В отличие от них среди бактерий, изолированных из ризосферной почвы, были обнаружены штаммы, которые стимулировали развитие *G. claroideum*. При этом количество бактерий, положительно влияющих на рост гиф *G. claroideum*, было выше в почве агроценоза, чем в почве естественного фитоценоза. Однако штаммы, которые стимулировали рост этого гриба в наибольшей степени, были выделены из почвы естественного фитоценоза (Gryndler et al., 2000). Функцию микоризосферы многие исследователи определяют как своеобразный «мост» для связанных со структурами АМГ бактерий и грибов в процессе колонизации ризосферы (Bianciotto et al., 1996; Filippi et al., 1998; Budi et al., 1999).

Исследование основ взаимоотношений на клеточном уровне между АМГ и PGPR микоризосферы имеет и практическое значение, например для создания эффективного смешанного биопрепарата. Использование штаммов PGPR с хорошими адгезивными свойствами позволит уменьшить стресс микроорганизмов инокулюма, вызванный высушиванием, усилить процесс заселения корня и увеличить на его поверхности плотность бактерий, внесенных с биопрепаратом. Адгезивные свойства бактерий могут быть улучшены путем селекции видов с высокой выработкой внеклеточных полисахаридов. Вероятно, есть и другое направление практического использования штаммов, продуцирующих большое количество ВПС. Исследования *in vitro* показали, что у PGPR с высокой противогрибной активностью в ВПС накапливались вещества, которые ингибировали рост грибов (Schnider et al., 1997). Если антигрибная активность PGPR будет иметь прямую корреляцию с толщиной образуемой ими биопленки на мицелии, то количество продуцируемых ВПС можно использовать как критерий для отбора штаммов при создании биопрепаратов защитного действия.

### Эндосимбионты эндомикоризных грибов

По-видимому, наиболее тесное взаимодействие АМГ и почвообитающих бактерий складывается при формировании эндосимбиоза. В 1970 г. были впервые описаны «подобные бактериям организмы», изолированные из структур АМГ, которые развивались в клетках растения-хозяина (Mosse, 1970; Scanerrini, Bonfante, 1991). На основании морфологических признаков и результатов молекулярных исследований бактериеподобные организмы, выделенные из клеток *Gigaspora margarita* BEG 34, были идентифицированы как истинные бактерии, принадлежащие к роду *Burkholderia* (Bianciotto et al., 1996; Bianciotto et al., 2000). Позднее внутриклеточные бактериальные симбионты были отнесены к новому таксону, который получил название *Condi-datus Glomeribacter gigasporum* (Bianciotto et al., 2003).



Поскольку бактерии рода *Burkholderia* были впервые обнаружены в спорах и гифах гриба *G. margarita* ВЕГ 34, выделенного из почвы Новой Зеландии, сразу возник вопрос: будут ли те же самые бактерии присутствовать у других представителей *Glo-males*, обитающих в разных географических зонах. Для решения этого вопроса 11 культур эндомикоризных грибов, изолированных в разных географических областях и принадлежащих к 6 видам родов *Gigaspora* и *Scutellospora*, были исследованы с помощью конфокальной микроскопии и ПЦР амплификации. За исключением четырех изолятов *Gigaspora rosea*, бактерии были отчетливо различимыми в цитоплазме всех тестируемых грибов. После амплификации ДНК этих бактерий и секвенирования стало ясно, что 3 вида грибов, относящихся к родам *Gigaspora* и *Scutellospora*, содержат в своей цитоплазме эндосимбиотические бактерии, которые принадлежат к роду *Burkholderia* (Bianciotto et al., 2000).

Из анализа литературы следует, что внутриклеточные симбионты изучены недостаточно, в частности неизвестны механизмы их внедрения в клетки эндомикоризных грибов, нет сведений об эволюции адаптации эндосимбионта к партнеру. Мало известно о молекулярных механизмах, которые позволяют эндобактериям проникнуть в АМГ, и о контроле колонизации цитоплазмы со стороны эндомикоризного гриба. По мнению Перотто и Бонфанте (Perotto, Bonfante, 1997), один из видов ризосферных бактерий когда-то приобрел способность активного вторжения в грибную цитоплазму и со временем сформировал с грибом эндосимбиоз. Аргументом в пользу этой гипотезы можно считать обнаружение общих для патогенных и симбиотических бактерий механизмов колонизации растительных клеток (Galan, Collmer, 1999).

Другой предполагаемый механизм формирования эндосимбиоза связан с наличием гена *vacB* в геноме бактерий рода *Burkholderia* (van Buuren et al., 1999). Первоначально этот ген был описан у *Shigella flexnei* и *Escherichia coli* (EIEC) как хромосомный, необходимый для экспрессии генов вирулентности и являющийся сильным вирулентным фактором (Tobe et al., 1992). В настоящее время известно, что *vacB* — это экзорибонуклеаза RNase R, участвующая в посттранскрипционном созревании мРНК. При этом RNase R регулирует способность бактерий к прикреплению и проникновению внутрь клеток, а позднее способствует распространению бактерий и полному проявлению вирулентности (Cheng et al., 1998). Использование специфических праймеров, подобранных на основе последовательности гена *vacB*, показало, что эндосимбиотические виды бактерий рода *Burkholderia* обладают молекулярными механизмами, необходимыми для колонизации эукариотических клеток. Предполагается, что ген *vacB* был частью генетической области, когда-то приобретенной ризосферными видами рода *Burkholderia* и обеспечившей возможность этим видам формировать симбиотические взаимоотношения с АМГ (Ruiz-Lozano, Bonfante, 2000).

Возникает вопрос о роли эндосимбиотических видов рода *Burkholderia* в метаболизме эндомикоризных грибов. Несмотря на огромное количество эндобактерий, обнаруженных в цитоплазме АМГ (около 250 000 клеток в одной споре *Gigaspora margarita*), их функциональное значение неясно. Особый интерес вызывает возможность влияния этих бактерий на метаболизм фосфора и азота в ассоциации эндобактерии—эндомикоризный гриб. Известно, что АМГ главным образом обеспечивают растение-хозяина фосфатами (Harrison, 1999). Чтобы исследовать, могут ли бактерии рода *Burkholderia* как-либо влиять на метаболизм фосфора у АМГ, были разработаны дегенеративные по олигонуклеидам праймеры на основе консервативных участков генов, которые кодируют переносчиков фосфатов у бактерий. Из геномной библиотеки АМГ был взят штамм *Gigaspora margarita*, который содержал эндобактерии в цитоплазме, и с помощью полученных праймеров был амплифицирован фрагмент его ДНК. Амплифицированный фрагмент использовали для выделения и характеристики полного бактериального оперона с высоким сродством к переносчику фосфатов (Ruiz-Lozano, Bonfante, 1999). Было установлено, что организация этого оперона у бактерий рода *Burkholderia* (размещение гена, направление транскрипции) аналогична таковому у *Escherichia coli* и схожа со многими другими оперонами бактерий. Это подтверждает предположение, что такой тип переносчика высоко консервативен.

Затем были получены специфичные праймеры, которые использовали для ПЦР ДНК, выделенной из поверхностно простерилизованных спор. Праймеры успешно амплифицировали фрагменты предполагаемого размера в спорах *Gigaspora margarita* и *G. persica*, которые содержали эндобактерии, но не амплифицировали ДНК родственного вида *G. rosea*, который не имел внутриклеточных бактерий (Bianciotto et al., 2000). Таким образом, было установлено, что бактерии рода *Burkholderia* имеют систему транспорта фосфатов.

Так как известно, что некоторые свободноживущие бактерии рода *Burkholderia* способны фиксировать азот (Gillis et al., 1995), была проведена работа с целью установить, присутствуют ли *nif*-гены в геноме эндосимбионтов. Предварительные исследования с использованием *nifDK* *Azospirillum brasilense* позволили идентифицировать несколько положительных клонов при скрининге геномной библиотеки *Gigaspora margarita*. Предполагаемый белок показал очень высокую степень сходства (>90 %) с белком *nifD* различных азотфиксирующих микроорганизмов. Кроме того, РТ-ПЦР, выполненная с использованием специфических праймеров и мРНК, выделенной из прорастающих спор *G. margarita*, показала, что специфический транскрипт образуется именно на этой стадии развития гриба (Minerdi et al., 2001).

Открытие в геноме эндосимбиотической бактерии рода *Burkholderia* генов, вовлеченных в важные метаболические функции, ставит множество интересных вопросов. Например, наличие у бактерий системы транспорта фосфатов указывает, что эндобактерии могут влиять на поток фосфора, который имеет место между АМГ и организмом растения-хозяина. Если эндомикоризные грибы обладают белками с высоким сродством к фосфатам, которые активно работают в экстраадикальном мицелии (Harrison, van Vuuren, 1995), то эндобактерии могут иметь прямой доступ к источнику фосфора и использовать его для собственного метаболизма. В этом случае под действием бактерий будет уменьшаться поток фосфора к корню. Таким же образом, наличие *nif*-генов в геноме бактерии открывает возможность для фиксации азота в ассоциации бактерии рода *Burkholderia*—АМГ и/или бактерии рода *Burkholderia*—АМГ—растение-хозяин (Bianciotto et al., 2002).

Исследование эндосимбиоза помимо теоретического может иметь и практическое значение. Об этом свидетельствуют результаты инокуляции растений таксономически родственными видами АМГ (*Gigaspora margarita* и *G. rosea*) с эндобактериями и без них. Растения салата, зараженные *G. margarita*, имевшего эндобактерии, лучше развивались и имели более высокое содержание азота и фосфора в тканях по сравнению с растениями, колонизированными *G. rosea*, не содержащими эндосимбионтов (Bianciotto et al., 2002). Даже если экспериментальный подход не абсолютно корректен из-за использования двух различных, хотя и родственных, видов АМГ, очевидно, что эндобактерии не оказывали отрицательного влияния на поток фосфора к корню. Напротив, в условиях эксперимента эндосимбионты косвенно проявляли положительное влияние на рост и питание растений.

Анализ, приведенный в данном обзоре литературы, показывает, что эндомикоризные грибы являются активными участниками микробных сообществ ризосферы. Формирование микоризы приводит к изменению количества и разнообразия микроорганизмов в ризосфере и микоризосфере. Взаимодействие эндомикоризных грибов с представителями почвенной микробиоты может улучшить рост и снабжение растений элементами питания. Через взаимоотношения с антагонистической микрофлорой АМГ участвуют в биоконтроле почвообитающих фитопатогенов. В свою очередь микроорганизмы ризосферы влияют на формирование микоризы.

Сделаны только первые шаги в изучении механизмов микробных взаимоотношений в ризосфере, но уже сейчас понятно, что эндомикоризный симбиоз может служить инструментом для регуляции деятельности определенных групп микроорганизмов и, наоборот, воздействие на микроорганизмы, связанные с АМГ, приведет к повышению эффективности симбиоза.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alabouvette C., Lemanceau P. Joint action of microbials for disease control // *Biopesticides: use and delivery*. Totowa: Humana Press inc., 1997. P. 117—135.
- Andrade G., Mihara K. L., Linderman R. G., Bethlenfalvay G. J. Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular mycorrhizal fungi // *Plant Soil*. 1997. Vol. 192. P. 71—79.
- Andrade G., Mihara K. L., Linderman R. G., Bethlenfalvay G. J. Soil aggregation status and rhizobacteria in the mycorrhizosphere // *Plant Soil*. 1998. Vol. 202. P. 89—96.
- Azcon R. Germination and hyphal growth of *Glomus mosseae* in vitro: effect of rhizosphere bacteria and cell-free cultura media // *Soil Biol. Biochem.* 1987. Vol. 19. P. 417—419.
- Azcon R. Selective interaction between free-living rhizosphere bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi // *Soil Biol. Biochem.* 1989. Vol. 21. P. 639—644.
- Azcon R. Growth and nutrition of nodulated mycorrhizal and non-mycorrhizal *Hedysarum coronarium* as a result of treatments with fractions from plant growth-promoting rhizobacteria // *Soil Biol. Biochem.* 1993. Vol. 25. P. 1037—1042.
- Azcon R., El-Atrash F. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization on growth, nodulation and N<sub>2</sub> fixation (<sup>15</sup>N) in *Medicago sativa* at four salinity levels // *Biol. Fert. Soil*. 1997. Vol. 24. P. 81—86.
- Azcon R., Rubio R., Barea J. M. Selective interactions between species of mycorrhizal fungi and *Rhizobium meliloti* strains, and their effects on growth, N<sub>2</sub>-fixation (<sup>15</sup>N) and nutrition of *Medicago sativa* L. // *New Phytol.* 1991. Vol. 117. P. 499—404.
- Azcon-Aguilar C., Bago B. Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis // *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Basel: ALS Birkhauser Verlag, 1994. P. 47—60.
- Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Interaction between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms // *An integrative plant-fungal process*. New York: Routledge, Chapman and Hall Inc., 1992. P. 163—198.
- Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Saprotrophic growth of arbuscular-mycorrhizal fungi // *Mycorrhiza structure function, molecular biology and biotechnology*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1995. P. 391—407.
- Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens. An overview of the mechanisms involved // *Mycorrhiza*. 1996. Vol. 6. P. 457—464.
- Barea J. M. Mycorrhiza/bacteria interactions on plant growth promotion // *Plant growth-promotion rhizobacteria, present status and future prospects*. Paris: OECD, 1997. P. 150—158.
- Barea J. M. Rhizosphere and mycorrhiza of field crops // *Biological resource management: connecting science and policy*. Paris: INRA, Editions and Springer, 2000. P. 110—125.
- Barea J. M., Andrade G., Bianciotto V., Dowling D. N., Lohrke S., Bonfante P., O'Gara F., Azcon-Aguilar C. Impact of arbuscular mycorrhiza formation of *Pseudomonas* strains used as inoculants for the biocontrol of soil borne plant fungal pathogens // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. Vol. 64. P. 2304—2307.
- Barea J. M., Azcon R., Azcon-Aguilar C. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in nitrogen-fixing systems // *Methods in microbiology*. London: Acad. Press, 1992. P. 391—416.
- Barea J. M., Azcon-Aguilar C., Azcon R. Interaction between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms within the context of sustainable soil-plant systems // *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Oxford: Blackwell Science, 1997. P. 65—77.
- Barea J. M., Gryndler M., Lemanceau P., Schupp H., Azcon R. Arbuscular mycorrhizal fungal mycelium: from germlings to hyphal networks // *Mycorrhizal Technology in agriculture*. Basel; Boston; Berlin: Birkhauser Verlag, 2002. P. 1—18.
- Barea J. M., Jeffries P. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant systems // *Mycorrhiza structure function, molecular biology and biotechnology*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1995. P. 521—559.
- Barea J. M., Tobar R. M., Azcon-Aguilar C. Effect of a genetically-modified *Rhizobium meliloti* inoculant on the development of arbuscular mycorrhizas, root morphology, nutri-

- ent uptake and biomass accumulation in *Medicago sativa* L. // *New Phytol.* 1996. Vol. 134. P. 361—369.
- Bashan Y. Interactions of *Azospirillum* spp. in soils: a review // *Biol. Fertil. Soils.* 1999. Vol. 29. P. 246—256.
- Bashan Y., Holguin G. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB // *Soil Biol. Biochem.* 1998. Vol. 30. P. 1225—1228.
- Belimov A. A., Serebrennikova N. V., Stepanok V. V. Interaction of associative bacteria and endomycorrhizal fungus with barley upon dual inoculation // *Microbiology.* 1999. Vol. 68. P. 104—108.
- Bethlenfalvay J., Schuepp H. Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability // *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems.* Basel: Birkhauser, 1994. P. 117—131.
- Bianciotto V., Andreotti S., Balestrini R., Bonfante P., Perotto S. Extracellular polysaccharides are involved in the attachment of *Azospirillum brasilense* and *Rhizobium leguminosarum* to arbuscular mycorrhizal structures // *EJH.* 2001a. Vol. 45. P. 21—30.
- Bianciotto V., Andreotti S., Balestrini R., Bonfante P., Perotto S. Mucoid mutants of biocontrol strain *Pseudomonas fluorescens* CHAO show increased ability in biofilm formation on mycorrhizal and nonmycorrhizal carrot roots // *MPMI.* 2001b. Vol. 14. P. 255—260.
- Bianciotto V., Bandi C., Minerdi D., Sirini M., Tichy H. V., Bonfante P. An obligately endosymbiotic fungus itself harbors obligately intracellular bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 1996. Vol. 62. P. 3005—3010.
- Bianciotto V., Bandi C., Norby R. J., Jakson R. B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective // *New Phytol.* 2000. Vol. 147. P. 3—12.
- Bianciotto V., Bonfante P. Presymbiotic versus symbiotic phase in arbuscular endomycorrhizal fungi // *Mycorrhiza.* 1999. P. 229—251.
- Bianciotto V., Lumini E., Bonfante P., Vandamme P. «Candidatus *Glomeribacter Gigasporum*», an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003. Vol. 53. P. 121—126.
- Bianciotto V., Perotto S., Ruiz-Lozano J. M., Bonfante P. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria: from cellular investigation to biotechnological perspectives // *Mycorrhizal Technology in agriculture.* Basel; Boston; Berlin: Birkhauser Verlag, 2002. P. 1—18.
- Bowen G. D., Rovira A. D. The rhizosphere and its management to improve plant growth // *Adv. Agron.* 1999. Vol. 66. P. 1—102.
- Bowen G. D., Theodorou C. Interactions between bacteria and ectomycorrhizal fungi // *Soil Biol. Biochem.* 1979. Vol. 11. P. 119—126.
- Broek A. V., Vanderleyden J. Genetics of the *Azospirillum*-plant root association // *Crit. Rev. Plant Sci.* 1995. Vol. 14. P. 445—466.
- Budi S. W., Van Tuinen D., Martinotti G., Gianinazzi S. Isolation from *Sorghum* bi-color mycorrhiza—rhizosphere of a bacterium compatible with arbuscular mycorrhiza development and antagonistic towards soilborne fungal pathogens // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. Vol. 65. P. 5148—5150.
- Calvet C., Pera J., Barea J. M. Growth response of marigold (*Tagetes erecta* L.) to inoculation with *Glomus mosseae*, *Trichoderma aureoviride* and *Pythium ultimum* in a peat-perlite mixture // *Plant soil.* 1993. Vol. 148. P. 1—6.
- Chanway C. P. Endophytes: they're not just fungi! // *Can. J. Bot.* 1996. Vol. 74. P. 321—322.
- Chanway C. P., Radley R. A., Holl F. B. Inoculation of conifer seed with plant growth promoting *Bacillus* strains causes increased seedling emergence and biomass // *Soil Biol. Biochem.* 1991. Vol. 23. P. 575—580.
- Chen J., Jacobson L. M., Handelsman J., Goodman R. M. Compatibility of systemic acquired resistance and microbial biocontrol for suppression of plant disease in laboratory assay // *Mol. Ecol.* 1996. Vol. 5. P. 73—80.
- Cheng Z. F., Zuo Y., Li Z., Rudd K. E., Deutscher M. The *vacB* gene required for virulence in *Shigella flexneri* and *Escherichia coli* encodes the exoribonuclease RNase R // *J. Biol. Chem.* 1998. Vol. 273. P. 14 077—14 080.

Christensen H., Jacobsen I. Reduction of bacterial growth by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in the rhizosphere of cucumber (*Cucumis sativus* L.) // *Biol. Fertil. Soils*. 1993. Vol. 15. P. 253—255.

Cook R. J., Thomashov I. S., Weller D. M., Fudjimoto D., Massola M., Bange-ra G., Kim D. Molecular mechanisms of defense by rhizobacteria against root disease // *Proc. Nalt. Acad. Sci. USA*. 1995. Vol. 92. P. 4197—4201.

Cordier C., Iemoine M. C., Lemanceau P., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. The beneficial rhizosphere: a necessary strategy for microplant production // *Acta Horticulturac*. 1999. Vol. 530. P. 259—265.

Costerton J. W., Lewandowski Z., Coldwell D. E., Korber D. R., Lappin-Scott H. M. Microbial biofilms // *Ann. Rev. Microbiol*. 1995. Vol. 49. P. 711—745.

Duijff B. J., Air D., Olivain C., Alabouvette C., Lemanceau P. Implication of systemic induced resistance in the suppression of fusarium wilt tomato by *Pseudomonas fluorescens* WCS417r and nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 // *Eur. J. Plant Pathol*. 1998. Vol. 104. P. 903—910.

Duijff B. J., Gianinazzi-Pearson V., Lemanceau P. Involvement of the outer membrane lipopolysaccharides in the endophytic root colonization of tomato roots by biocontrol *Pseudomonas fluorescens* strain WCS417r // *New Phytol*. 1997. Vol. 135. P. 325—334.

Edwards S. G., Young J. P., Fitter A. H. Interactions between *Pseudomonas fluorescens* biocontrol agents and *Glomus mosseae*, an arbuscular mycorrhizal fungus, withing the rhizosphere // *FEMS Microbiol. Lett*. 1998. Vol. 166, N 2. P. 297—303.

Filippi C., Bagnoli G., Citernes A. S., Giovannetti M. Ultrastructural spatial distribution of bacteria associated with sporocarps of *Glomus mosseae* // *Symbiosis*. 1998. Vol. 24. P. 1—12.

Fitter A. H., Heinemeyer A., Staddon P. L. The impact of elevated CO<sub>2</sub> and global climate change on arbuscular mycorrhizas: a mycocentric approach // *New Phytol*. 2000. Vol. 147. P. 179—187.

Frey-Klett P., Garbaye J., Berge O., Heulm T. Metabolic and genotypic fingerprinting of fluorescent pseudomonads associated with the Douglas Fir—*Laccaria bicolor* mycorrhizosphere // *Appl. Environ. Microbiol*. 1997. Vol. 63. P. 1852—1860.

Galan J. E., Collmer A. Type III secretion machines: bacterial devices for protein delivery into host cells // *Science*. 1999. Vol. 284. P. 1322—1328.

Garbaye J. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis // *New Phytol*. 1994. Vol. 128. P. 197—210.

Garbaye J., Bowen G. D. Effect of different microflora on the success of ectomycorrhizal inoculation of *Pinus radiata* // *Can. J. Fores. Res*. 1997. Vol. 17. P. 941—943.

Germida J. J., Walley F. L. Plant growth-promoting rhizobacteria alter rooting and arbuscular mycorrhizal fungi colonization of field-growing spring wheat // *Biol. Fertil. Soils*. 1996. Vol. 23. P. 113—120.

Gianinazzi S., Schuepp H. *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Basel: ALS, Birkhauser Verlag, 1994. 226 p.

Gillis M., Tran Van T., Bardin R., Goor M. P., Hebbar A., Willems P., Segers K., Kerster T., Heulin-Fernandez M. P. Polyphasic taxonomy in the genus *Burkholderia* leading to an amended description of the genus and proposition of *Burkholderia vietnamiensis* sp. nov. for N<sub>2</sub>-fixing isolates from rice in Vietnam // *Int. J. Syst. Bacteriol*. 1995. Vol. 45. P. 247—289.

Giovannetti M., Azzolini D., Citemesi A. S. Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi // *Appl. Environ. Micribiol*. 1999. Vol. 65. P. 5571—5575.

Giovannetti M., Fortuna P., Citemesi A. S., Morini S., Nuti M. P. The occurence of anastomosis formation and nuclear exchange in intact arbuscular mycorrhizal net works // *New Phytol*. 2001. Vol. 151. P. 717—724.

Giovannetti M., Sbrana C., Avio L. *Arbuscular mycorrhizal fungal mycelium: from germ-lings to hyphal networks* // *Mycorrhizal Technology in agriculture*. Basel; Boston; Berlin: Birkhauser Verlag, 2002. P. 49—58.

- Glick B. R. The enhancement of plant growth by free-living bacteria // *Can. J. Microbiol.* 1995. Vol. 41. P. 109—117.
- Goicoechea N., Antolin M. C., Sanches-Diaz M. Influence of arbuscular mycorrhizae and Rhizobium on nutrient content and water relations in drought stressed alfalfa // *Plant Soil.* 1997. Vol. 192. P. 261—268.
- Goicoechea N., Doleza K., Antolin M. C., Strnad M., Sanches-Diaz M. Influence of mycorrhizae and Rhizobium on cytokinin content in drought-stressed alfalfa // *J. Experiment. Bot.* 1995. Vol. 46. P. 1543—1549.
- Goicoechea N., Szalai G., Antolin M. C., Sanches-Diaz M., Paldi E. Influence of arbuscular mycorrhizae and Rhizobium on polyamines and proline in water-stressed alfalfa // *J. Plant Physiol.* 1998. Vol. 153. P. 706—711.
- Gryndler M., Hrselova H. Effect of diazotrophic bacteria isolated from a mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi on colonization of maize roots by *Glomus fistulosum* // *Biol. Plant.* 1998. Vol. 41. P. 617—621.
- Gryndler M., Hrselova H., Striteska D. Effect of soil bacteria on growth of hyphae of the arbuscular mycorrhizal (AM) fungus *Glomus claroideum* // *Folia Microbiologica.* 2000. Vol. 45. P. 452—461.
- Haas D., Keel C., Laville J., Maurhofer M., Oberliansli T., Schnider U., Voisard C., Wuthrich B., Defago G. Secondary metabolites of *Pseudomonas fluorescens* strain CHAO involved in the suppression of root diseases // *Advances in molecular genetics of plant-microbe interactions.* Dordrecht: Kluwer Acad. publ., 1991. P.450—456.
- Halverson L. J., Handelsman J. Enhancement of soybean nodulation by *Bacillus cereus* UW95 in the field and in a growth chambers // *Appl. Environ. Microbiol.* 1991. Vol. 57. P. 2767—2770.
- Harrison M. J. Molecular and cellular aspects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1999. Vol. 50. P. 361—389.
- Harrison V. J., Van Buuren M. L. A Phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme* // *Nature.* 1995. Vol. 378. P. 626—629.
- Hodge A. Microbial ecology of arbuscular mycorrhiza // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2000. Vol. 32. P. 91—96.
- Jakobsen I., Rosendahl L. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants // *New Phytol.* 1990. Vol. 115. P. 77—83.
- Jeffries P., Barea J. M., Dodd J. C. Restoration of environmental diversity by effective ecosymbiont monitoring ('REDEEM') // *Mediterranean desertification research results and policy implication.* Luxemburg: Europ. Communities, 2000. P. 487—495.
- Kennedy A. C. The rhizosphere and spermosphere // *Principles and applications of soil microbiology.* New Jersey: Prentice Hall, 1998. P. 389—407.
- Kennedy A. C., Smith K. L. Soil microbial diversity and the sustainability of agricultural soils // *Plant Soil.* 1995. Vol. 170. P. 75—86.
- Kim K. Y., Jordan D., McDonald G. A. Effect of phosphate-solubilizing bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizae on tomato growth and soil microbial activity // *Biol. Fertil. Soils.* 1998. Vol. 26. P. 79—87.
- Klopper J. W. Plant growth-promoting rhizobacteria (other systems) // *Azospirillum plant associations.* Boca Raton: CRC Press, 1994. P. 77—111.
- Klopper J. W., Zablutowick R. M., Tipping E. M., Lifshits R. Plant growth promoting mediated by bacterial rhizosphere colonizers // *The rhizosphere and plant growth.* Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1991. P. 315—326.
- Lemanceau P., Alabouvette C. Biological control of fusarium diseases by fluorescent *Pseudomonas* and non-pathogenic *Fusarium* // *Crop Protect.* 1991. Vol. 10. P. 279—286.
- Lemanceau P., Alabouvette C. Suppression of fusarium-wilts by fluorescent pseudomonads: mechanisms and applications // *Biocontrol Sci. Technol.* 1993. Vol. 3. P. 219—234.
- Lemanceau P., Corberand T., Cardan L., Latour X., Laguerre G., Boeufgras J. M., Alabouvette C. Effect of two plant species flax (*Linum usitatissimum* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) on the diversity of soilborne populations of fluorescent pseudomonads // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. Vol. 61. P. 1004—1012.

- Linderman R. G. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil, microbial interactions // Mycorrhizae in sustainable agriculture. Madison, Wisconsin: ASA Spec. Publ., 1992. P. 45—70.
- Linderman R. G. Role of VAM fungi in biocontrol // Mycorrhiza and plant health. St. Paul: APS Press, 1994. P. 1—26.
- Linderman R. G., Pauliz N. C. Mycorrhiza-rhizobacterial interactions. Biological control of soil-borne plant pathogens. Wallingford, UK: CAB International, 1990. P. 261—283.
- Lugtenberg B. J., Weger de L. A., Bennett J. W. Microbial stimulation of plant growth and protection from disease // Curr. Opin. Microbiol. 1991. Vol. 2. P. 457—464.
- Mayo K., Devis R. E., Motta J. Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore-associated bacteria // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 426—431.
- Meyer J. R., Lindermann R. G. Selective influence on population of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhiza formed by *Glomus fasciculatum* // Soil Biol. Biochem. 1986. Vol. 18. P. 91—96.
- Miller R. M., Jastrow J. D. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and biogeochemical cycling // Mycorrhizae and plant health. St. Paul: APS Press, 1994. P. 189—212.
- Minerdi D., Fani R., Gallo R., Boarino A., Bonfante P. Nitrogen fixation genes in an endosymbiotic Burkholderia strain // Appl. Environ. Microbiol. 2001. Vol. 82. P. 4998—5011.
- Monzon A., Azcon R. Relevance of mycorrhizal fungal origin and host plant genotype to inducing growth and nutrient uptake in *Medicago* species // Agr. Ecosyst. Environm. 1996. Vol. 60. P. 9—15.
- Mosse B. Honey coloured sessile *Endogone* spores. Changes in fine structure during spore development // Arch. Microbiol. 1970. Vol. 74. P. 146—159.
- Neal D. B., Allen S. J., Brown J. F. Deleterious photosphere bacteria: an integrating perspective // Appl. Soil Ecol. 1996. Vol. 5. P. 1—20.
- Nemec S. Longevity of microbial biocontrol agents in planting mix amended with *Glomus intraradices* // Biocontrol Sci. Technol. 1997. Vol. 7. P. 183—192.
- Norby R. J., Jackson R. B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective // New Phytol. 2000. Vol. 147. P. 3—12.
- Perotto S., Bonfante P. Bacterial associations with mycorrhizal fungi: close and distant friends in the rhizosphere // Trends Microbiol. 1997. Vol. 5. P. 496—501.
- Puppi G., Azcon R., Hoflich G. Management of positive interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with essential groups or soil micro organisms // Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Basel: ALS Birkhauser Verlag, 1994. P. 201—215.
- Ravnkov S., Nybroe O., Jakobsen I. Influence of an arbuscular mycorrhizal fungus on *Pseudomonas fluorescens* DF57 in rhizosphere and hyphosphere soil // New Phytol. 1999. Vol. 142. P. 113—122.
- Requena N., Jimenez I., Toro M., Barea J. M. Interactions between plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* spp. in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for revegetation in mediterranean semi-arid ecosystems // New Phytol. 1991. Vol. 136. P. 667—677.
- Ruiz-Lozano J. M., Azcon R. Specificity and functional compatibility of VA mycorrhizal endophytes in association with *Bradyrhizobium* strains in *Cicer arietinum* // Symbiosis. 1993. Vol. 15. P. 217—226.
- Ruiz-Lozano J. M., Bonfante P. Identification of a putative P-transporter operon in the genome of Burkholderia strain living inside the arbuscular fungus *Gigaspora margarita* // J. Bacteriol. 1999. Vol. 181. P. 4106—4109.
- Ruiz-Lozano J. M., Bonfante M. A. Burkholderia strain living inside the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* possesses the *vacB* gene, which is involved in host cell colonization by bacteria // Microbial Ecol. 2000. Vol. 39. P. 137—144.
- Ruiz-Lozano J. M., Collados C., Barea J. M., Azcon R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can alleviate drought-induced nodule senescence in soybean plants // New Phytol. 2001. Vol. 15. P. 493—502.
- Scanerrini S., Bonfante P. Bacteria and bacteria like objects in endomycorrhizal fungi (*Glomaceae*) // Symbiosis in a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis. Cambridge, USA: MIT Press, 1991. P. 273—287.

Schlöter M., Wiehe W., Assmus B., Steindl H., Becke H., Hoftich G., Hartmann A. Root colonization of different plants by plant-growth-promoting *Rhizobium leguminosarum* bv. trifolii R39 studied with monospecific polyclonal antisera // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. P. 2038—2046.

Schnider U., Keel C., Michaus P., Defago, Haas D. Regulation of micoidity in the biological control agent *Pseudomonas fluorescens* CHAO and construction of an exopolysaccharide-overproducing variant // *Plant growth-promoting rhizobacteria: present status and future prospects.* Paris: OECD, 1997. P. 349—352.

Sen R., Nurmiäho-Lessila E. L., Haathela K., Korhonen T. Attachment of *Pseudomonas fluorescens* strains to the cell walls of ectomycorrhizal fungi // *Mycorrhizas in integrated systems. From genes to plant development.* COST action 821, U. E. 1992. P. 661—664.

Smit G., Swart S., Lugtenberg B. J., Kijne J. W. Molecular mechanisms of attachment of *Rhizobium* bacteria to plant roots // *Mol. Microbiol.* 1992. Vol. 6. P. 2897—2903.

Smith S. E., Gianinazzi-Pearson V., Koide R., Cairney J. W. Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences of the symbiosis // *Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry.* Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1994. P. 103—113.

Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal symbiosis.* London; San Diego: Acad. Press, 1997. 605 p.

Staley T. W., Lawrence E. G., Nance E. L. Influence of a plant growth-promoting pseudomonad and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus on alfalfa and birdsfoot trefoil growth and nodulation // *Biol. Fertil. Soils.* 1992. Vol. 14 P. 175—180.

Sturz A. V., Nowak J. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops // *Appl. Soil Ecol.* 2000. Vol. 15. P. 183—190.

Toal M. E., Yeomans C. K., Killham K., Meharg A. A. A review of rhizosphere carbon flow modelling // *Plant Soil.* 2000. Vol. 222. P. 263—281.

Tobar R. M., Azcon-Agular C. Effect of genetically-modified *Rhizobium meliloti* inoculant on the development of arbuscular mycorrhizas, root morphology, nutrient uptake and biomass accumulation in *Medicago sativa* L. // *New Phytol.* 1996. Vol. 134. P. 361—369.

Tobe T., Sasakawa C., Okada N., Honma Y., Yoshikawa M. *vacB*, a novel chromosomal gene required for expression of virulence genes on the large plasmid of *Shigella flexneri* // *J. Bacteriol.* 1992. Vol. 174. P. 6359—6367.

Toro M., Azcon R., Barea J. M. Improvement of arbuscular mycorrhizal development by inoculation with phosphate-solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability (<sup>32</sup>P) and nutrient cycling // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. P. 4408—4412.

Toro M., Azcon R., Barea J. M. The use of isotopic dilution techniques to evaluate the interactive effects of *Rhizobium* genotype, mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing rhizobacteria and rock phosphate on nitrogen and phosphorus acquisition by *Medicago sativa* // *New Phytol.* 1998. Vol. 138. P. 265—273.

Van Buuren M., Lanfrano L., Minerdi D., Harrison M. J., Bonfante P. Construction and characterization of genomic libraries of two endomycorrhizal fungi: *Glomus versiforme* and *Gigaspora margarita* // *Mycological Research.* 1999. Vol. 103. P. 955—960.

Vandebroek A., Vanderleyden J. The role of bacteria motility, chemotaxis and attachment in bacteria-plant interactions // *Mycol. Plant Microb. Interact.* 1995. Vol. 8. P. 800—810.

Van Loon L. C., Bakker P. A., Pieterse C. M. J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria // *Annu. Rev. Phytopathol.* 1998. Vol. 36. P. 453—483.

Volpin H., Kapulnik Y. Interactions of *Azospirillum* with beneficial soil microorganisms // *Azospirillum/plant associations.* Boca Raton: CRC Press, 1994. P. 11—118.

Vosatka M. Soil bacteria — a component of plant, soil and arbuscular mycorrhizal fungal interactions // *Mycorrhizas in integrated systems. From genes to plant development.* Brussels; Luxembourg: Europ. Comm. Report EUR, 1996. P. 613—618.

Vosatka M., Gryndler M. Treatment with culture fraction from *Pseudomonas putida* modifies the development of *Glomus fistulosum* mycorrhiza and the response of potato and maize plants to inoculation // *Appl. Soil Ecol.* 1999. Vol. 11. P. 245—251.



Vosatka M., Gryndler V. Response of micropropagated potatoes transplanted to peat media to post-vitro inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria // *Appl. Soil Ecol.* 2000. Vol. 15. P. 145—152.

Weller D. M., Tomashow L. S. Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere // *Molecular ecology of rhizosphere microorganisms biotechnology and the release of GMOs.* Germany, 1994. P. 1—18.

Werner D. Organic signals between plants and microorganisms // *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interfaces.* New York: Marcel Dekker Inc., 1998. P. 136—151.

Whitelaw M. A. Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi // *Adv. Agron.* 2000. Vol. 69. P. 99—151.

Санкт-Петербургский государственный университет  
Labutovanm@gmail.com

Поступила 6 XII 2007

### Р Е З Ю М Е

Обзор посвящен различным аспектам взаимоотношений эндомикоризных грибов с ризосферными микроорганизмами. Рассмотрено влияние функционирующего эндомикоризного симбиоза на численность и разнообразие микрофлоры ризосферы и микоризосферы, а также на минеральное питание и рост растений. Показана возможность совместного использования эндомикоризных грибов и ризосферных микроорганизмов для биологического контроля почвообитающих фитопатогенов. С другой стороны, рассмотрено влияние ризосферной микробиоты на формирование эндомикоризного симбиоза. Затронуты вопросы, касающиеся влияния взаимоотношений микроорганизмов в ризосфере микоризованных растений на продуктивность растений, плодородие почвы, устойчивость агроценозов и функционирование экосистем.

Ключевые слова: эндомикоризные грибы, ризосферная микробиота, взаимоотношения, питание и рост растений.

### S U M M A R Y

The reviewed information on current developments concerning the microbial interactions between endomycorrhizal fungi and other members of rhizosphere microbiota demonstrated that: 1) mycorrhiza establishment changes size and diversity of microbial population in the rhizosphere and mycorrhizosphere; 2) many interactions benefit nutrient cycling and plant growth; 3) certain interactions co-operate for the biological control of soilborne plant pathogens; 4) soil microorganisms affect mycorrhiza formation. In summary, microbial interactions in the rhizosphere of mycorrhizal plants improve plant fitness and soil quality, critical issues for sustainable agricultural and ecosystem functioning.

Key-words: endomycorrhizal fungi, rhizosphere microbiota, interactions, nutrient cycling, plant formation.