

DYNAMICS OF SUNFLOWER RHIZOSPHERE MICROBIOTA

G.A. Zhatova, V.I. Trotsenko

Sumy National Agrarian University, Sumy, G. Kondratyeva St. 160, Ukraine

E-mail: Gzhatova@ukr.net

Microflora dynamics analysis of the rhizosphere and rhizoplane of sunflower plant genotypes: varieties, hybrid, line was set out. It was found that the number of major ecological and trophic groups of microorganisms in rhizosphere and rhizoplane of sunflower depends on genotypic features of agriculture populations and transpiration of root exometabolites that determine the development and activity of trophic groups of microorganisms. Throughout the growing season of sunflower (the phase of "4-6 leaves" to the maturation phase) we observed the qualitative changes in the composition of the microbiota. In the rhizosphere of hybrid, the microcenosis structure was the most stable, whereas the rhizosphere of crop culture had different dynamics during crop ontogeny. The depressive effect of root exometabolites was connected with genotypic features of the line regards the microflora of rhizosphere and rhizoplane. These features can be used in the F₁ hybrids cultivation and primary seed production of self-pollinated homozygous lines.

Keywords: sunflower, microbiota, rhizosphere, rhizoplane, hybrid, variety, line

ДИНАМІКА РИЗОСФЕРНОЇ МІКРОБІОТИ СОНЯШНИКУ

Г.О. Жатова, В.І. Троценко

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, вул. Г. Кондратьєва, 160, Україна

E-mail: Gzhatova@ukr.net

Наведено результати аналізу динаміки мікрофлори ризосфери та ризоплани рослин різних генотипів соняшнику: сорту-популяції, гібриду (F₁), лінії. Встановлено, що чисельність основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів ризосфери та ризоплани соняшнику залежить від генотипних особливостей агропопуляцій та виділення рослинами корневих екзометаболітів, що визначають розвиток і активність трофічних груп мікроорганізмів. Протягом вегетації соняшнику (від фази «зірочки» до фази «дозрівання») має місце зміна якісного складу мікробіоти. В ризосфері гібриду структура мікроценозу була найбільш стабільною, у сорту – відзначалася динамікою впродовж онтогенезу. З генотипними особливостями лінії пов'язана гальмівна дія екзометаболітів кореня на ризосферну і ризопланову мікрофлору. Ці особливості можуть бути використані при вирощуванні гібридів F₁ та у ланках первинного насінництва при вирощуванні самозапилених гомозиготних ліній

Ключові слова: соняшник, мікробіота, ризосфера, ризоплана, гібрид, сорт, лінія

Citation:

Zhatova, G.A., Trotsenko, V.I. (2016). Dynamics of sunflower rhizosphere microbiota.

Ukrainian Journal of Ecology, 7(1), 22–29.

Submitted: 22.12.2016

Accepted: 26.01.2017

crossref <http://dx.doi.org/10.15421/201702>

© Zhatova, Trotsenko, 2017

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0. License

ДИНАМІКА РИЗОСФЕРНОЇ МИРОБІОТИ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Г.А. Жатова, В.И. Троценко

Сумської національний аграрний університет, г. Суми, ул. Г. Кондратьєва, 160, Україна

Изложены результаты анализа динамики микрофлоры ризосферы и ризопланы растений различных генотипов подсолнечника: сорта-популяции, гибрида (F₁), линии. Установлено, что численность основных эколого-трофических групп микроорганизмов ризосферы и ризопланы подсолнечника зависит от генотипических особенностей агропопуляций и выделения растениями корневых экзометаболических веществ, которые определяют развитие и активность трофических групп микроорганизмов. На протяжении вегетации растений подсолнечника (от фазы «звездочки» до фазы «созревания») имеет место изменение качественного состава микробиоты. В ризосфере гибрида структура микроценоза была наиболее стабильной, у сорта – отличалась динамикой в течение онтогенеза культуры. С генотипическими особенностями линии связан депрессивный эффект экзометаболических веществ корня по отношению к микрофлоре ризосферы и ризопланы. Эти особенности могут быть использованы при выращивании гибридов F₁ и в первичном семеноводстве при выращивании самоопыленных гомозиготных линий.

Ключевые слова: подсолнечник, микробиота, ризосфера, ризоплана, гибрид, сорт, линия

ВСТУП

Вегетація культурних рослин тісно пов'язана з умовами зовнішнього середовища, передусім із ґрунтом, який є зоною високої концентрації та різноманіття форм живих організмів. Едафічна мікробіота значною мірою визначає умови мінерального живлення та хід ґрунтоутворюючих процесів. У свою чергу коренева система також є активним фактором формування середовища існування рослин.

Основною екологічною нішею, яку займають ризосферні бактерії є зона активного виділення корневих екзометаболітів. Коренева система – своєрідна форма комунікації рослини і ґрунтової мікрофлори та основне джерело фізіологічно активних речовин, які впродовж вегетації виконують роль основної ланки в донорно-акцепторній взаємодії між рослинами й мікробними угрупованнями у ґрунті. (Bais et al., 2009; Belimov et al., 2009; Іутинська, 2006; Іутинская, Пономаренко, 2010; Shi et al., 2011; Шапошников и др., 2011; Демиденко, 2013). Мікробіота ризосфери відіграє істотну роль в імунітеті рослини й такому феномені як супресивність ґрунту (Weller et al., 2002).

Завдяки високій секреторній активності коренів мікроорганізми ґрунту забезпечуються живильним субстратом і утворюють міцні асоціативні зв'язки як в ризоплані, так і в ризосфері. Разом із тим кореневі екзометаболіти можуть бути одним із факторів, що визначають фунгістазис ґрунту: від їх якості та кількості залежить реакція патогенів – стимуляція розвитку або їх пригнічення. (Кравченко и др., 2003; Mendes et al., 2011). Визначено, що кореневі виділення рослин мають неоднакову токсичність, зокрема екsudати соняшнику відзначаються високим рівнем токсичності щодо грибно́ї мікрофлори (Запольская, 2012). Виділення корневих екзометаболітів є основою формування специфічних ризосферних ценозів, характерних для конкретних рослинних угруповань та типів ґрунту. В науковій літературі достатньо висвітленими є питання щодо видового складу та чисельності мікробіоти клімаксових екосистем деяких типів ґрунту, а також ґрунтових ценозів, сформованих в специфічних умовах (антропогенно змінені ландшафти) та їх сукцесійних змін (Семенова и др., 2011).

Менш вивченими є питання впливу на мікробіоту ґрунту одновидових агроценозів сільськогосподарських культур, де завдяки високій густоті стояння рослин (та концентрації коренів у орному шарі) формуються відмінні, від типових для цих кліматичних умов, ґрунтові мікроценози. Їх видовий склад й динаміка кількісних показників залежать від культури, складу її корневих екsudатів та умов вирощування (Berg & Smalla, 2009). Визначено, що генотип рослини здатний до активного контролю та модифікації складу ризосферної мікробіоти (Micalef et al., 2009).

Важливість досліджень видового складу ризосферної мікрофлори та динаміки її розвитку у розрізі окремих культур визначається впливовістю цього фактора середовища. Використання в практиці виробництва соняшнику біопрепаратів, створених на основі селекційних штабів ризобактерій, які стимулюють ріст рослин і покращують їх живлення, є технологічним заходом, що сприяє підвищенню продуктивності культури. Проте ефективність цього заходу визначається нестабільною. Одна з причин – недостатній рівень вивчення особливостей аборигенної мікробіоти ризосфери соняшнику та динаміки її розвитку в основних зонах вирощування культури.

Наразі частка ефективних методик та технологій в аграрному виробництві, що використовують вплив мікробіоти як едафічного фактору є досить низькою і стосується лише окремих груп мікроорганізмів або культур. Передумовами їх запровадження є накопичений експериментальний матеріал щодо складу мікробних ценозів та їх динамічних змін у ризосфері бобових, деяких овочевих культур та представників родин тонконогових (Reiffer et al., 2013; Turner et al., 2013; Алесина, 2010; Артамонова та ін., 2014). Проте склад ґрунтової мікробіоти інших культур, що мають важливе промислове та експортне значення,

залишається дослідженням фрагментарно. Також мало вивченими є питання, що стосуються особливостей динаміки росту мікроорганізмів у ризосфері та ризоплані, специфіки їх міграції та відмирання (Широких та ін., 2007; Демиденко, 2013).

Розуміння й теоретичне узагальнення цієї проблеми важливе, насамперед, для розробки ефективних механізмів технологічного та селекційного покращення сільськогосподарських культур (Montesinos, 2003; Donn et al., 2014; Tkacz & Poole, 2015).

Метою досліджень було визначення особливостей структури мікробної біоти ризосфери і ризоплані різних генотипів соняшнику, а саме: сорту-популяції, гібриду (F_1) та інбредної лінії з відомою імунологічною характеристикою (стійкістю до вовчка соняшникового, обумовленої активним синтезом дефензину). Це дає підставу припустити, що виділення кореневих ексудатів та кількісний і якісний склад мікробіоти, пов'язаний з цим процесом може бути різним. Однак для уточнення та поглиблення уявлень про роль генотипу в формуванні мікробіоти ґрунту важливим є проведення експерименту.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.

Дослідження проводили впродовж 2015-2016 рр. у польових і лабораторних умовах за загальноприйнятими методиками (Звягинцев, 1991; Лисак, 2003; Теппер, 2004). Для визначення чисельності й складу мікробіоти ризоплані та ризосфери відбирали зразки коренів із ґрунтом на ділянках селекційного тестування соняшнику (Інститут сільського господарства Північного Сходу НААН; Сумська область) в фазах: «зірочки», «бутонізація», «цвітіння», «дозрівання». Матеріал досліджень були різні генотипи культури: сорт-популяція Час, гібрид СЛ-14/5, самозапилена лінія Л-60. Ґрунт – чорнозем типовий мало гумусний. Агротехніка – загальноприйнята для культури соняшнику в зоні північно-східного Лісостепу України.

Підготовку коренів для аналізу проводили методом послідовного відмивання за Теппер (2004). Дослідження еколого-трофічних груп мікроорганізмів ризосфери та ризоплані виконували в лабораторних умовах на специфічних для цих видів мікроорганізмів живильних середовищах методом висіву граничних розведень ґрунтової суспензії (10^6 – бактерії та 10^3 – мікроміцети): амоніфікаторів – на м'ясо-пептонному агарі; целюлозоруйнівних – на середовищі Гетчинсона, олігонітрофільних мікроорганізмів на середовищі ЕШБІ, мікроміцетів – на середовищі Чапека. Температура інкубації – $+30^\circ\text{C}$, тривалість – 4 доби. Кількість мікроорганізмів виражали в колонієутворювальних одиницях (КУО) у 1 г сухого ґрунту. Після визначення загальної кількості колоній домінуючі морфотипи бактерій були виділені у чисті культури й вивчені за допомогою імерсійної мікроскопії (збільшення 100 x).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Ризосфера є екоотопом із високим рівнем мікробіологічної активності, інтенсивність якої залежить від якості та кількості кореневих ексудатів. Відомо, що характер кореневих екзометаболітів обумовлений видом рослин, їх віком, асиміляційною активністю. При високому рівні генотипної диференціації культури очікуваним є проявлення кількісних та якісних відмінностей структури мікробних ценозів на рівні сортів або гібридів. Результати досліджень показали, що сезонна динаміка мікроценозу під культурою соняшнику, його кількісний і якісний склад, визначаються ґрунтово-кліматичними умовами зони досліджень, а також інтенсивністю й динамікою ростових та обмінних процесів кореневої системи у різних генотипів.

Середня чисельність мікроорганізмів ґрунту протягом вегетації поступово збільшувалася, із $25\text{-}30 \times 10^6$ КУО/г ґрунту, досягаючи максимальних показників у фазу цвітіння. Дані рис.1 вказують, що суттєва різниця в кількісних показниках розвитку мікрофлори ризоплані та ризосфери проявлялася, розпочинаючи з фази «зірочки». Якщо в міжфазний період «зірочка-бутонізація» збільшення чисельності мікроорганізмів відбувалося досить повільно, то починаючи з фази бутонізації спостерігалася різке підвищення їх загальної кількості, яке досягало максимуму в фазу «цвітіння». В подальшому спостерігалася тенденція до стабілізації числа мікроорганізмів (фаза «дозрівання»). Формування зони підвищеної концентрації мікроорганізмів в ґрунті саме в цей період може пояснюватися досягненням максимальної інтенсивності ростових процесів кореневої системи соняшника і, як наслідок, – збільшенням концентрації ексудатів у прикореневій зоні.

Враховуючи однакові початкові показники концентрації мікрофлори, близький рівень температури та вологозабезпеченості ґрунту на дослідних ділянках соняшнику динаміка чисельності мікроорганізмів, їх максимальне значення й стійкість сформованого мікробного ценозу буде визначатися фізіологічними та морфологічними особливостями розвитку рослин різних генотипів.

Незалежно від сортових особливостей рослин максимальні значення кількісних показників мікрофлори ризоплані фіксувалися в фазі «цвітіння» і складали $210, 4; 146,5$ та $106,8 \times 10^6$ КУО/г для сорту Час, гібриду та лінії, відповідно. Близькі показники рівня чисельності мікроорганізмів у сорту Час та гібриду було відмічено і в наступну фазу онтогенезу – «дозрівання». У лінії Л-60 в обидва роки досліджень у фазу «дозрівання» спостерігалася зниження показника до рівня $87,3 \times 10^6$ КУО/г ґрунту. Аналогічні зміни

чисельності мікробіоти було зафіксовано і в ризосфері рослин. Максимальні показники концентрації мікрофлори в сорту-популяції, гібриду та лінії перевищували початкові значення в 8,7, 3,6 та 2,4; разів відповідно. При цьому в сорту та гібриду було відмічено досить тривалий період близьких до максимальних значень у фазах «цвітіння» та «дозрівання». Навпаки, у лінії стабілізація значень концентрації ґрунтової мікрофлори спостерігалася раніше, розпочинаючи з фази «бутонізації» та при значно менших значеннях.

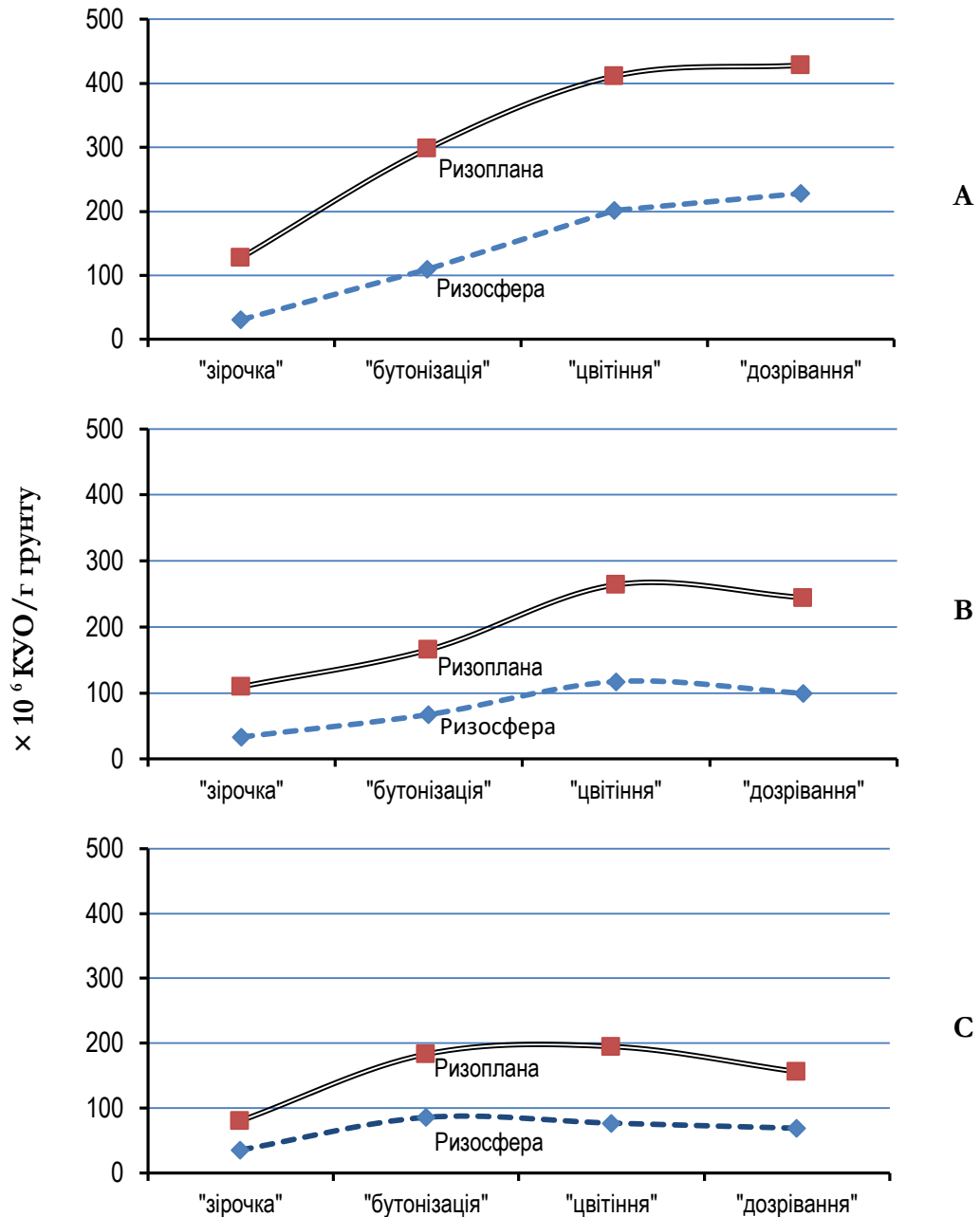


Рис. 1. Динаміка загальної кількості бактерій ризосфери й ризоплани різних генотипів соняшнику: А – сорт Час; В – гібрид СЛ-14/5; С – лінія Л-60

Варто зазначити, що виявлена різниця у кількісних показниках та динаміці ґрунтового мікроценозу під різними генотипами соняшнику може визначатися як анатомічними особливостями розвитку кореневої системи рослин, так і видовим складом мікробіоти, особливо у випадках, коли кореневі екsudати містять сполуки з антибіотичними або аелопатичними властивостями у відношенні певних видів мікрофлори. Останнє припущення підтверджується якісними зміни ризосферної та ризопланової мікрофлори.

Співвідношення еколого-трофічних груп мікроорганізмів протягом вегетаційного періоду мало динамічний характер. Найбільш вагомим для оцінки стану мікробіоти й ґрунтової родючості, пов'язаної з

її функціонуванням, є трофічна група мікроорганізмів, що беруть участь у циклі перетворень азоту. Найвища чисельність сапротрофних (амоніфікуючих) бактерій відмічена в фазі інтенсивного росту рослин та активного формування генеративних органів «зірочка-бутонізація» і «бутонізація-цвітіння» (табл. 1)

Таблиця 1. Еколого-трофічні групи мікроценозу ризосфери соняшнику

Фази онтогенезу	Амоніфікуючі, $\times 10^6$ КУО/г ґрунту	Олігонітрофіли, $\times 10^6$ КУО/г ґрунту	Целюлозоруйнівні, $\times 10^6$ КУО/г ґрунту	Мікроміцети, $\times 10^3$ КУО/г ґрунту
Сорт Час				
зірочка	8,2	7,6	9,9	23,7
бутонізація	27,0	11,9	22,6	35,7
цвітіння	36,4	38,4	85,9	37,5
дозрівання	34,4	52,4	95,1	39,7
Гібрид СЛ-14/5				
зірочка	8,9	8,1	11,6	21,2
бутонізація	21,9	12,2	17,8	24,8
цвітіння	22,4	18,7	46,0	32,9
дозрівання	16,2	22,5	46,9	34,6
Лінія Л-60				
зірочка	6,5	9,2	10,7	16,6
бутонізація	21,5	17,0	39,5	19,4
цвітіння	13,5	11,2	25,6	18,7
дозрівання	14,7	12,1	23,3	20,2
НІР _{0,05}				
зірочка	2,07	2,03	1,09	1,1
бутонізація	2,15	2,1	2,11	1,12
цвітіння	3,39	3,67	2,35	1,91
дозрівання	2,23	2,48	2,42	2,61

Розкладення складних полімерних сполук в ґрунті відбувається під впливом мікроміцетів та целюлозоруйнівних мікроорганізмів. Ці групи – не єдині представники мікробіоти, проте вони є домінантами в цьому процесі. Найбільш суттєві відмінності між генотипами соняшнику щодо ризосферного складу спостерігалися саме у відношенні цих груп мікроорганізмів. Максимальна чисельність целюлозоруйнівних мікроорганізмів була зафіксована в фазу цвітіння в ризосфері сорту Час. Гібрид СЛ-14/5 та лінія Л-60 достовірно не відрізнялися між собою щодо чисельності цієї фізіологічної групи.

Мікроміцети, як представники органотрофної групи, що незалежно від фази вегетації розкладають кореневі залишки, були найбільш чисельними в фазу цвітіння та дозрівання. Проте суттєві відмінності в збільшенні кількості представників цієї групи в фазу цвітіння відзначали тільки в сорту Час. Найменші динамічні коливання чисельності впродовж вегетаційного періоду були притаманні групі амоніфікаторів та олігонітрофілів (незалежно від генотипів культури).

Більш чіткі відмінності між чисельністю та загальною часткою різних еколого-трофічних груп мікроорганізмів залежно від генотипу соняшнику були відмічені в ризоплані рослин. За даними табл. 2, кількість бактерій збільшувалася за рахунок груп бактерій-екрістрофів, які активно використовують прижиттєві екзометаболіти кореня: амоніфікаторів та олігонітрофілів. Ці групи мікроорганізмів домінували в ризоплані рослин всіх генотипів. Їх чисельність досягала максимальних значень в фазу цвітіння та дозрівання. Чіткі відмінності в кількості олігонітрофілів та амоніфікаторів фіксували між лінією та сортом Час.

Кількість мікроміцетів найменше змінювалася впродовж онтогенезу у гібриду, а найбільше – у сорту. Чисельність целюлозоруйнівних бактерій (за винятком фази «зірочки») істотно не змінювалася у ризоплані популяцій всіх генотипів і досягала максимальних значень у фазу дозрівання.

На нашу думку, продукти метаболізму рослин соняшнику, що надходять в ґрунт є активним фактором впливу на розвиток та активність еколого-трофічних груп мікроорганізмів. Токсичність екзометаболітів кореня найчутливіше проявляється в зоні ризоплани. Речовини, що містяться в корневих ексудатах, ймовірно мають у своєму складі специфічні сигнальні молекули, і визначають склад та чисельність мікробіоти. Найбільш відомими у рослин соняшнику є хлорогенова кислота, лектини, фенольні сполуки (ПШкорич, 2015).

Таблиця 2. Еколого-трофічні групи мікроценозу ризоплани соняшнику

Фази онтогенезу	Амоніфікуючі, × 10 ⁶ КУО/г грунту	Олігонітрофіли, × 10 ⁶ КУО/г грунту	Целюлозоруйнівні, × 10 ⁶ КУО/г грунту	Мікроміцети, × 10 ³ КУО/г грунту
	Сорт Час			
зірочка	36,1	38,5	6,0	48,2
бутонізація	63,3	69,3	26,1	54,8
цвітіння	72,2	82,7	28,3	87,5
дозрівання	66,4	71,2	30,7	103,6
	Гібрид СЛ-14/5			
зірочка	33,9	25,5	4,4	43,7
бутонізація	33,3	36,5	12,3	51,7
цвітіння	42,7	49,3	14,4	69,9
дозрівання	49,1	56,9	15,4	98,7
	Лінія Л-60			
зірочка	9,7	13,7	15,8	41,6
бутонізація	20,4	16,1	37,5	49,4
цвітіння	24,3	20,1	45,9	58,7
дозрівання	21,3	17,5	33,7	94,2
НІР _{0,05}				
зірочка	4,73	3,86	3,32	3,54
бутонізація	4,82	3,04	4,26	4,12
цвітіння	5,10	6,14	6,30	6,11
дозрівання	4,92	4,58	6,40	4,08

Аналіз якісного складу вивчених екологічних ніш показав, що в ризосфері соняшнику в структурі бактеріальних угруповань домінували бактерії, які за морфолого-фізіологічними ознаками належали до родів *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Achromobacter*, мінорними компонентами були представники родів *Rhodococcus*, *Micrococcus*, *Arthrobacter* (рис. 2).

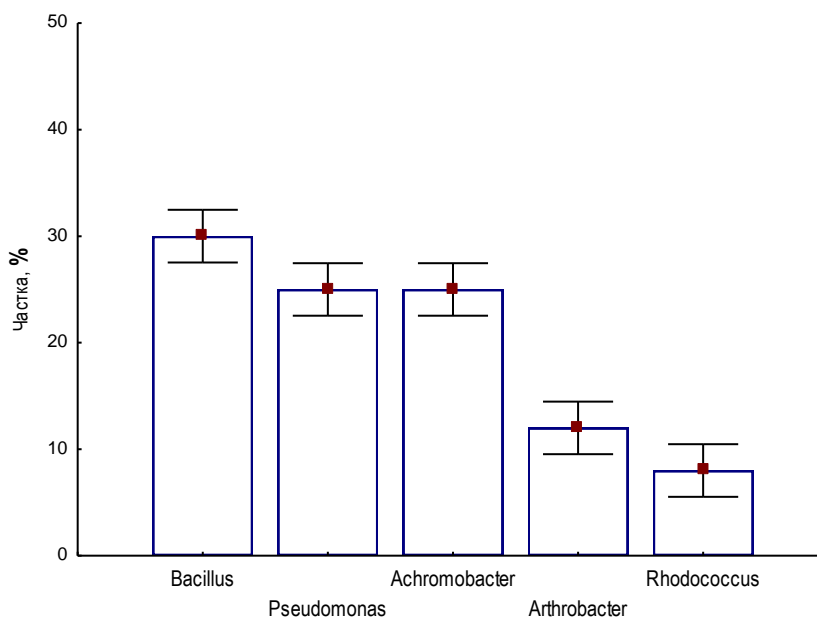


Рис. 2. Структура бактеріального угруповання ризосфери соняшнику (для кожного роду наведено середнє значення та квадратне відхилення)

ВИСНОВКИ

Динаміка чисельності мікрофлори ґрунту в агроценозі соняшнику визначається умовами середовища та сортовими особливостями культури. Зростання концентрації мікроорганізмів у ризоплані рослин відбувається до фази «цвітіння». Найвищий рівень концентрації мікроорганізмів у ризосфері фіксували в сорту-популяції: до 210 млн. КУО/г ґрунту, менший – у гібриду та лінії: до 146 та 106 млн КУО /г ґрунту

відповідно. Чисельність основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів ризосфери та ризоплани соняшнику залежить від генотипних особливостей популяцій та виділення рослинами біологічно активних речовин, що входять до складу корневих екзометаболітів і визначають розвиток і діяльність трофічних груп мікроорганізмів. Враховуючи суттєву різницю у динаміці та видовому складі ґрунтової мікрофлори різних генотипів соняшнику доцільним є сортова (генотипна) диференціація біопрепаратів на основі селекційних штабів бактерій. Особливо актуальними ці завдання є при вирощуванні гібридів F₁ та у ланках первинного насінництва при вирощуванні самозапиленних гомозиготних ліній.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Bais H.P., Weir T.L., Perry L. Gea (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Revu. Plant Biology*, 57: 233–266.
- Belimov A.A., Dodd I.C., Hontzeas N. et.al (2009). Rhizosphere bacteria containing ACC deaminase increase yield of plants grown in drying soil via both local and systemic hormone signaling. *New Phytologist*, 181: 413–423.
- Berg G., Smalla K. (2009) Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *Microbiological Ecology*, 68: 1–13.
- Donn S., Kirkegaard J.A., Perera G., Richardson A.E., Watt M. (2014) Evolution of bacterial communities in the wheat crop rhizosphere. *Environmental Microbiology* (in press).
- Mendes R., Kruijt M., de Bruijn I. et al (2011) Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science* 332: 1097–1100.
- Micallef S.A., Shiaris M.P., Colon-Carmona A. 2009. Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. *Journal of Experimental Botany*, 60: 1729–1742.
- Montesinos E. (2003) Development, registration and commercialization of microbial pesticides for plant protection. *International Microbiology*. 6: 245–252.
- Shi S, Richardson A.E., O’Callaghan M., DeAngelis K.M. et. al. (2011). Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 77: 600–610.
- Tkacz A., Poole P. (2015) Role of root microbiota in plant productivity, *Experimental Botany*, 66, 8 : 2167–2175.
- Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B., Thomashow L.S. (2002) Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathology*, 40: 309–348.
- Алесина Н.В. (2010). Изучение смены бактериальных компонентов в ризосфере и ризоплане в процессе вегетации растения на примере овса (*Avena sativa*). Вестник Московского государственного областного университета. Серия Естественные науки, 1: 5–9.
- Артамонова М. Н., Алексеева А. С., Потатуркина–Нестерова Н. И. (2014) Сравнительная характеристика микробоценозов ризосферы представителей семейств Cucurbitaceae и Solanaceae. Естественные и технические науки, 9–10.
- Биорегуляция микробно–растительных систем (2010) (Под общей редакцией Г.А. Иутинской, С.П. Пономаренко, Киев: Ничлава, 472 с.
- Демиденко О. В. (2013) Фізіологічна активність сільськогосподарських культур та відтворення родючості чорноземів в агроценозах. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*, Т. 45, № 3: 213–221
- Запольская Н.Н., Шендрик Е.Н. (2012). Кореневі виділення рослин — фактор формування фунгістазису ґрунту. *Захист і карантин рослин*, 58: 55–59
- Іутинська Г.О. (2006) Шляхи регулювання функцій микробних угруповань ґрунту в аспекті біологізації землеробства і стійкого розвитку агроєкосистем. *Сільськогосподарська мікробіологія: міжвідомчий тематичний науковий збірник*, Чернівці, 3, 7–18.
- Кравченко Л.В., Азарова Т.С., Леонова–Ерко Е.И. и др. Корневые выделения томатов и их влияние на рост и антифунгальную активность штаммов *Pseudomonas*. *Микробиология*, 2003, 72, 1: 48–53.
- Лысак Л. В., Добровольская Т.Г., Скворцова И.Н. (2003) Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий. Издательство: МАКСПресс, 121 с.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева/ (1991), М.: Изд–во МГУ, 304 с.
- Семенова И.Н., Ильбулова Г.Р., Суяндукоев Я.Т. (2011) Изучение эколого–трофических групп почвенных микроорганизмов в зоне влияния горнорудного производства, *Фундаментальные исследования. Биологические науки*, №11: 410–414
- Теплер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г. И. Практикум по микробиологии. М.: Дрофа, 2004., 256 с.
- Шапошников А.И., Белимов А.А., Кравченко Л. В., Виванко Д. М. (2011) Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями: механизмы образования и факторы эффективности ассоциативных симбиозов (обзор). *Сельскохозяйственная биология*, 3: 16–22.

Широких А.А, Мерзаева. О.В., Широких И.Г. (2007) Методические подходы к изучению микроорганизмов прикорневой зоны растений (обзор). Сельскохозяйственная биология, №1: 43–55.

Шкорич Д., Сейлер Д., Лью Ж. и др. (2015) Генетика и селекция подсолнечника. Международная монография. Харьков. Изд-во: Ассоциация «Селекция и семеноводство подсолнечника», 520с.

REFERENCES

- Alesina, N.V. (2010). Studying of bacterial components change in the rhizosphere and rhizoplane in the plants growing on the example of oats (*Avena sativa*). Bulletin of Moscow State Regional University. Series: Natural Science, 1, 5–9 (in Russian)
- Artamonova, M.N., Alekseeva, A.S., Potaturkin–Nesterova, N.I. (2014). Comparative characteristics of the rhizosphere microbiocenoses of representatives of Cucurbitaceae and Solanaceae families. Natural and Technical Sciences, 9–10 (in Russian)
- Bais, H.P., Weir, T.L., Perry, L. Gea. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms, Annual Review. Plant Biology, 57, 233–266.
- Belimov, A.A., Dodd, I.C., Hontzeas, N., Theobald, J.C, Safronova, V.I, Davies, W.J. (2009). Rhizosphere bacteria containing ACC deaminase increase yield of plants grown in drying soil via both local and systemic hormone signaling. New Phytol, 181, 413–423.
- Berg G., Smalla, K. (2009). Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. Microbiological Ecology, 68, 1–13.
- Bioregulation of microbial–plant systems (2010). G.A. Iutinskaya, S.P. Ponomarenko (Eds.) Kyiv: Nichlava (in Russian)
- Demydenko, O.V. (2013). Physiological activity of the agricultural crops and recreation of black soil fertility in agrocenoses. Physiology and biochemistry of cultural plants, 45(3), 213–221 (in Ukrainian)
- Donn, S., Kirkegaard, J.A., Perera, G., Richardson, A.E., Watt, M. (2014). Evolution of bacterial communities in the wheat crop rhizosphere. Environmental Microbiology (in press).
- Iutynska, G.A. (2006). Ways of regulating the function of microbial communities in soil by biologization aspect of agriculture and sustainable development of agroecosystems. Agricultural Microbiology, interdepartment althematic scientific collection, Chernuhiv, 3, 7–18. (in Ukrainian)
- Kravchenko, L.V., Azarova, T.S., Leonova–Erko, E.I. (2003). Root exudates of tomato and their impact on growth and antifungal activity of *Pseudomonas* strains. Microbiology, 72(1), 48–53. (in Russian)
- Lisak, L.V., Dobrovolskaya, T.G., Skvorotsova, I.N. (2003). Methods for assessing of soil microbial diversity and identification of soil bacteria. Publisher: MAKSS Press (in Russian)
- Mendes, R., Kruijt, M., de Bruijn, I., Dekkers, E., van der Voort, M., & Schneider, J. et al. (2011). Deciphering the Rhizosphere Microbiome for Disease–Suppressive Bacteria. Science, 332(6033), 1097–1100. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1203980>
- Micallef, S.A., Shiaris, M.P., Colon–Carmona, A. (2009). Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates. Journal of Experimental Botany, 60, 1729–1742.
- Montesinos, E. (2003). Development, registration and commercialization of microbial pesticides for plant protection. International Microbiology, 6, 245–252
- Šcorich, D., Sailer, D., Lu, Zh., Zhan. Ch.Ch., Miller, J.F., Sharle, L.D. (2015.) Genetics and sunflower breeding. International monograph. Kharkiv, Publisher: Association "Breeding and Seed Sunflower".
- Semenova, I.N., Ilbulova, G.R., Suyundukov, Y.T. (2011). Study of ecological and trophic groups of soil microorganisms in the zone of influence of mining production. Basic Research. Biological sciences, 11, 410–414 (in Russian)
- Shaposhnikov, A.I., Belimov, A.A., Kravchenko, L.V., Vivanco, D.M. (2011). Interaction of rhizosphere bacteria with plants: formation mechanisms and factors of efficiency of associative symbioses (review). Agricultural Biology, 3, 16–22. (in Russian)
- Shi, S., Richardson, A., O'Callaghan, M., DeAngelis, K., Jones, E., & Stewart, A. et al. (2011). Effects of selected root exudate components on soil bacterial communities. FEMS Microbiology Ecology, 77(3), 600–610. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01150.x>
- Shirokikh, A.A, Merzaeva, O.V., Shirokikh, I.G. (2007). Methodological approaches to the study of microorganism root zone of plants (review). Agricultural biology, 1, 43–55 (in Russian).
- Tepper, E.Z., Shilnikova, V.K., Pereverzeva, G.I. (2004). Workshop on microbiology. Moscow: Drofa (in Russian)
- Tkacz, A., Poole P. (2015). Role of root microbiota in plant productivity, Experimental Botany, 66, 8: 2167–2175.
- Weller, D., Raaijmakers, J., Gardener, B., & Thomashow, L. (2002). Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. Annual Review of Phytopathology, 40(1), 309–348. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.030402.110010>
- Zapolskaya, N.N. Shendryk, E.N. (2012). Root plants metabolites – factor of soil funhizazys. Plant Protection and Quarantine, 58, 55–59 (in Russian)
- Zvyagintsev, D.G. (1991). Methods of Soil Microbiology and Biochemistry. Moscow: Moscow State University Publisher (in Russian).