

Я.М. Гадзало¹, М.В. Патики², А.С. Заришняк¹, Т.І. Патики²

¹Національна академія аграрних наук України,
вул. Суворова, 9, Київ, 01010, Україна

²Національний університет біоресурсів і природокористування України,
вул. Героїв Оборони, 13, корп. 4, Київ, 03041, Україна

АГРОЕКОЛОГІЧНА ІНЖЕНЕРІЯ В БІОКОНТРОЛІ РИЗОСФЕРИ РОСЛИН ТА ФОРМУВАННІ ЗДОРОВ'Я ГРУНТУ

Розглядаються сучасні підходи щодо вивчення рослинно-мікробних взаємодій ризосфери, їх вагомість для формування здорового врожаю. Показано, як знання механізмів та використання екологічних функцій корневих систем допомагає подолати обмеження середовища ґрунту, дає можливість управління фітопатогенними організмами в агроєкосистемах. Розвиток наукоємних біотехнологій, що розглядають біологічні системи на всіх рівнях і враховують стадії онтогенезу, дають можливість розкрити механізми та забезпечити новими безпрецедентними знаннями про формування ризосферних взаємодій та систем, а також спрогнозувати наслідки впливу на здоров'я рослин. Агроєкологічні біоінженерні підходи, в свою чергу, дають можливість подолати обмеження традиційних стратегій контролю посівів шляхом використання та розкриття ризосферних функцій.

Ключові слова: агроєкосистеми, ґрунтовий біом, комплексний контроль шкідників, біозахист ризосфери.

Максимальне збільшення виробництва сільськогосподарських культур, при одночасній мінімізації використання природних та інших ресурсів, є найважливішим завданням, що забезпечує світову продовольчу безпеку країни в контексті глобальних змін і потреб. Основні світові втрати врожаю обумовлені змінами біологічної структури та складової ґрунту (гриби, ооміцети, бактерії, членистоногі, нематоди). Саме завдяки таким змінам може втрачатися більша частина врожаю [1, 2]. Мікробні угруповання ґрунту становлять найбільший ресурс біологічного різноманіття в світі, а на їх основі рослинно-мікробні системи та взаємодії обумовлюють функціонування та гомеостаз еко- та агросистем [3, 4]. На фоні наявних численних наукових пропозицій та інноваційних методів ведення сільськогосподарства, стратегій управління ландшафтом з пріоритетним використанням хімічного контролю шкідників та фітопатогенів біологічна складова та її роль у контролі посівів і формуванні різноманіття враховувалась в меншому ступені [5]. Ґрунтове середовище являє собою складну різноступеневу та різноспрямовану систему, в якій відбуваються численні просторові, термінальні взаємодії в глобальних і локальних масштабах. Управління біорізноманіттям ґрунтів на сьогодні можливе лише опосередковано, а суть такого управління, очевидно, не є контрольованою.

Ризосфера – це прикоренева частина ґрунту, яка знаходиться під впливом корневих ексудатів і може містити близько 10^{12} мікробних клітин, а їх різноманіття може складати понад 30000 прокариотів [5, 6]. Взагалі ризосфера справедливо вважається однією із найскладніших екосистем

на Землі. Кореневою системою рослин продукується близько 40% від біомаси рослин сполук, що були отримані в процесі фотосинтезу [7], та які слугують поживним середовищем для функціонування ґрунтових мікроорганізмів, вона також містить сигнальні молекули, які обумовлюють ефективне формування рослинно-мікробних взаємодій. Коренева система, крім того що формує в ризосфері пул із корисних мікроорганізмів, також є субстратом для ґрунтових фітопатогенів.

За останнє десятиріччя сучасні напрями, такі як геноміка та метабеноміка з потужною інструментальною методологією, дали можливість розробити революційні дослідження з опису і розуміння формування різноманіття ґрунтової біоти, в тому числі функціональної ролі мікроорганізмів, важливих для сільського господарства. Вченими акцентовано увагу на необхідності досліджень щодо розкриття механізмів формування надскладних систем ризосфери та прогнозування і їх управління [8]. Таким чином, виникає ряд питань: чи існує на сьогодні можливість при отриманні таких знань створити інноваційні моделі для управління біологічною складовою при вирощуванні рослин та їх захисті? Які агроєкологічні методи на сьогодні дозволяють практично управляти біорізноманіттям ґрунтової мікробіоти?

Ризосферні взаємодії і здоров'я рослин.

- **Ґрунтовий мікробіом і шкідники кореневої системи.** Значні площі сформованих ґрунтів є надзвичайно різноманітним середовищем існування для величезної кількості мікроорганізмів, починаючи від перехідних епіфітних сапрофітних до епіфітних коменсалів, мутуалістичних симбіонтів, ендofітних і патогенних мікроорганізмів. Організми, що є частиною біому ризосфери, включають в себе бактерії, гриби, ооміцети, нематоди, найпростіші, водорості, віруси, археї і членистоногі.

Фітопатогени, що знаходяться в ґрунті короткий або тривалий час, виживають на рослинних рештках завдяки природним біологічним механізмам, а також не можуть заселяти поверхню кореневої системи завдяки дії ексудатів, що інгібують їх активний розвиток. Також вони не здатні конкурувати з іншими ризосферними мікроорганізмами (рис 1 А) [9].

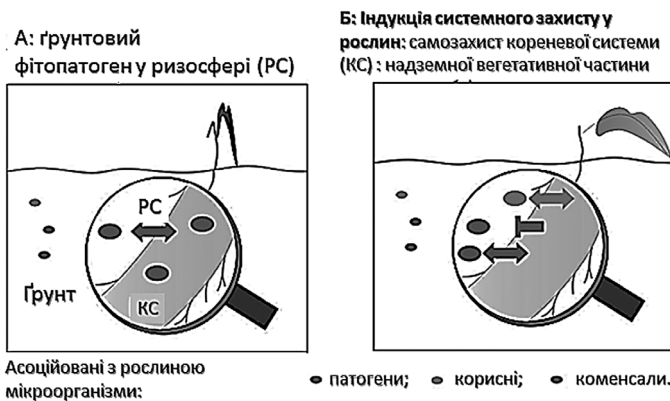


Рис 1. Природна інженерія за участю рослинного мікробіому кореневої системи для самозахисту

А. Ґрунтовий фітопатоген: патогени колонізують та інфікують кореневу систему;

Б. Індукція системного захисту у рослин: колонізація корисними мікроорганізмами, взаємодія з рослиною, продукування біологічно активних (протекторні та сигнальні для рослин) речовин.

Зв'язки між кореневою системою рослин і патогенними мікроорганізмами та їх поширення є негативними процесами розвитку інфекційних захворювань. Що стосується бактеріальної мікрофлори, то першим кроком у створенні такого роду «взаємодії» є заселення поверхні коренів рослин, що призводить до утворення мікробної біоплівки. Специфічні регуляторні механізми патогенності у бактерій залежать від щільності їх клітин, а процес «відчуття кворуму» дозволяє цим групам мікроорганізмів оцінювати їх локальну щільність за допомогою дифундуючих сигнальних молекул [10, 11]. Тільки тоді, коли досягається висока щільність клітин, бактерії отримують здатність успішно конкурувати з захисними механізмами рослини. Заселення кореневої системи є ключовим кроком у процесі зараження рослини ґрунтовими патогенами.

Коренева система рослин має здатність продукувати репеленти і токсичні сполуки (рис. 1 Б). Виживання фізично вразливих частин кореневої системи залежить від «підземної біохімічної взаємодії», що включає опосередковану ексудацію рослинами фітоалексинів, які продукуються у відповідь на зараження патогенами або фітоантисептиками, білків та інших невідомих сполук з ще нерозкритим механізмом дії [10]. Деякі види рослин можуть продукувати унікальні антимікробні метаболіти з ексудатами. За допомогою таких специфічних ексудатів рослина має відповідну експресію генів за участю відповідних молекулярних сигналів, які отримує з асоціацій ризосферних бактеріальних угруповань [3]. Алелопатія може визначитися як будь-яка біохімічна взаємодія між рослинами, в тому числі при безпосередній дії ґрунтових ризосферних мікроорганізмів, в результаті чого відбувається (позитивне або негативне) формування рослинно-мікробних систем.

Рослини здатні формувати відповідне середовище в кореневій зоні з субстратами, які сприяють розвитку конкретних, специфічних, корисних рослинам мікробних угруповань [12]. Живучі під безперервним впливом ґрунтових шкідників, рослини також захищають себе за допомогою природного функціонально сформованого в ризосфері складу ризосферних мікробних угруповань. Рослини формують в ризосфері корисні мікроорганізми, які також здатні ефективно конкурувати з іншими, в тому числі патогенними видами. Наприклад, рослини вибірково сприяють активному росту та розвитку груп мікроорганізмів, які продукують різні антибіотичні речовини [13]. Сучасні дослідження показали, що під час інфікування кореневої системи грибним патогеном рослини використовують і формують в ризосфері структуру із мікробних консорціумів ґрунту для захисту від інфекцій, причому значення має не стільки різноманіття таксонів асоційованих груп, скільки їх функціональні особливості [3, 6]. Крім того, деякі рослини з фітозахисною метою використовують дію інших організмів, наприклад, природна біологічна стратегія захисту кореневої системи туї *Occidentalis* від личинок зерновки *Zabrotes* відбувається за допомогою продукування відповідних хімічних речовин, і таким чином, використовує паразитичні до цих шкідників групи нематод [14].

Рослини для боротьби з ґрунтовими шкідниками продукують біологічно активні токсичні кореневі ексудати. Коренева система впливає та змінює середовище ґрунту, формує в ній потужний склад мікробного біому та структуру угруповань, що в свою чергу, крім трофічного забезпечення

рослини, дає високий рівень захисту через стимуляцію метаболічної активності від збудників хвороб. Багато антагоністичних мікроорганізмів природно присутні в ґрунті та мають змогу за певних умов проявляти високий ступінь біоконтролю, незалежно від діяльності людини. Таким чином, рослини в ризосфері протягом онтогенезу модифікують хімічну і фізичну структури ґрунту, а також видовий склад мікрофлори та її текстуру. Рівень впливу ризосфери рослин на текстуру мікробних угруповань має певну диференціацію в залежності від біотичних взаємодій, оскільки він може бути тривалим, пролонгованим (ніж термін життя цих організмів). Таким чином, коренева система рослин є природним екологічним інженерингом, а рослини, як і ссавці, комахи, взаємодіють з певними складовими мікробних угруповань ґрунту для захисту від інфекцій та патогенів.

- **Сигнальні молекули в кореневій системі ризосфери.** Коренева система рослин здатна внаслідок ексудації забезпечувати середовище ризосфери значною кількістю фотосинтезованого вуглецю та ініціювати оптимізацію метаболізму, взаємодію з ґрунтовою мікробіотою. При цьому рослини продукують сигнальні речовини, що розпізнаються ризосферними мікроорганізмами, які, в свою чергу, за рахунок цього сигналіну колонізують поверхню коренів. Хемотаксис ґрунтових мікроорганізмів було широко досліджено та вивчено на патогенних і симбіотично асоційованих з рослинами бактеріях [15].

Виділення та ідентифікація рослинних сигнальних молекул розкривають нові шляхи для вивчення механізмів формування рослинно-мікробних взаємодій. Флавоноїди, наприклад, в залежності від їх структури, як було показано, можуть позитивно або негативно впливати на рослинно-ризобіальний симбіоз, інгібувати та конкурувати з патогенними мікроорганізмами, стимулювати розвиток мікоризи, забезпечувати різного рівня алелопатичні взаємодії між рослинами, впливати на «почуття кворуму» і забезпечувати надходження з ґрунту до рослин хелатних форм поживних речовин [16]. Значний прогрес вищезазначених процесів забезпечується за рахунок передачі сигналів, наприклад, між рослинами і арбускулярною мікоризою грибів (АМ) [17]. *Strigolactones* – це гормони, що продукуються рослиною, які стимулюють ріст і розвиток симбіотичної АМ, при цьому значно підвищується імовірність контакту та створення симбіотичної системи між рослиною і мікроміцетом. Отже, кореневі екsudати обумовлюють регуляцію різних позитивних і негативних рослинно-мікробних взаємодій.

- **Контроль ґрунтових патогенів в ризосфері.** Контроль розвитку ґрунтових патогенів рослин може забезпечуватись методами природної біоінженерії, основну частку яких займають мікробні групи. Розвиток патогенів та їх контроль формується за рахунок особливих екосистем, в яких культурні рослини захищені від специфічних ґрунтових патогенів, що обумовлено діяльністю та впливом на них інших ґрунтових мікроорганізмів [6]. Загальна супресія ґрунтового біому щодо до патогенів пов'язана із загальною мікробною біомасою, а також залежить від того організму, який має антагоністичні властивості до специфічного виду або роду патогена [18]. Практично весь ґрунтовий біом має природні механізми, що здатні обмежувати розвиток захворювання. Дійсно, епіфітотії значно менше поширюються в ґрунті з високим рівнем біорізноманіття

мікроорганізмів, ніж в середовищі, яке представлено кількома представниками мікробіоти.

Розвиток фітопатогенів-збудників хвороб в ґрунтах пов'язаний із такими інфекційними агентами як *Pythium* spp., *Rhizoctonia solani* і *Fusarium* spp. [19, 20]. Різноманіття мікробіоти, таким чином, набуває ключового значення як важливий атрибут здорових ґрунтів і суттєвий регуляторний механізм контролю патогенів, шкідників. Проте, виявлення конкретних мікроорганізмів та розкриття механізмів, що пов'язані із інгібуванням хвороби, лежить, головним чином, в методичних підходах, які дозволяють культурально та в системі ризосфери *in situ* оцінити ступінь їх впливу на патогенні організми.

Для контролю поширення більшості хвороб в ґрунтах, мікроорганізми і механізми, які пов'язані з цими процесами, залишаються майже нерозкритими. Гомеостаз природних ґрунтових біологічних систем, в тому числі поширення хвороб, пов'язані із саморегулюванням біологічних систем без антропогенного втручання. Уявити ці механізми, що лежать в основі того, як вони формувалися і як ці системи функціонують в цілому, на сьогодні досить складно, і вони, як відомо, можуть мати відповідний напрямок (паттерн) життєдіяльності при відсутності рослинного покриву. Це спостереження підтверджує гіпотезу про те, що рослини не тільки безпосередньо взаємодіють з мікроорганізмами, але також їх едіфікаторний вплив буде зберігатися протягом довгого часу після них. Дослідження, що були пов'язані з ґрунтовтомою, можуть бути ускладнені надмірним акцентом на вивченні патогенно-антагоністичної взаємодії невеликої кількості мікробно-рослинних взаємодій [18, 21, 50], хоча ключовим аспектом в цих процесах, як зазначалось, є не стільки таксономічне, скільки функціональне різноманіття та спрямованість цих процесів. Отже, хоча конкретні процеси можуть бути пов'язані із конкретними видами мікроорганізмів в цілому, ключове значення має загальний мікробіом та його функціональні взаємодії, які впливають на здоров'я рослин.

Визначення біологічних властивостей, які сприяють пригніченню функціональної активності ґрунтів, є необхідним кроком на шляху управління аграрними системами для використання в контролі патогенів, шкідників. Роль ґрунту полягає в забезпеченні ресурсним середовищем всіх існуючих мікроорганізмів, тому, зважаючи на їх складну систему трофічної самоорганізації, можна проводити науково-обґрунтоване управління цими ценозами для біологічної боротьби з ґрунтовими шкідниками та збудниками хвороб рослин. Таким чином, розробка біотехнологій, які дозволяють контролювати розвиток в системі ризосфери патогенних та хвороботворних мікроорганізмів, дає можливість ініціювати природні механізми («природня інженерія») і, таким чином, впливати на формування складу ризосферних мікробних угруповань.

• **Природні аборигенні мікробні асоціації, що контролюють ріст та розвиток патогенних мікроорганізмів.** Кожна рослина в ризосфері формує специфічний склад мікрофлори, серед якої ключову роль мають антагоністичні мікроорганізми. За останні роки дослідженнями показано, що значна частина бактеріальних і грибних груп мікроорганізмів відноситься до антагоністів ґрунтових патогенів рослин, саме вони використовують і функціонують завдяки великій кількості різних захисних механізмів.

мів, в тому числі конкуренції, займають відповідні еконіші. Наприклад, індукція системної стійкості у рослин завдяки молекулярному сигналінгу, виробництво антифунгальних або антибіотичних сполук, а також літичних ферментів тощо [3, 10]. На сьогодні широкий розвиток отримали дослідження взаємодії між різними представниками ризосферних мікробних угруповань (як можливість проводити за їх участю біологічний контроль збудників хвороб рослин). Так, бактерії *Pseudomonas fluorescens* здатні продукувати антифунгальні антибіотики та сприяти формуванню індукованої системної стійкості рослини-хазяїна або безпосередньо інгібувати фунгальні фактори патогенності. На попередніх стадіях онтогенезу при біоконтролі бактерії проходять через кілька регуляторних процесів на транскрипційному і пост-транскрипційному рівнях [9].

Протягом останнього десятиріччя дослідження в області біологічного контролю хвороб рослин були зосереджені на індукції їх системної стійкості (ІСС), так як ІСС може бути ефективною проти широкого спектру патогенних мікроорганізмів і, таким чином, є потужним чинником з потенціалом для практичного застосування в області захисту рослин. Вперше можливість формування індукованої відповіді як фактор, що ініціює виникнення стійкості в рослинах-господарях, була показана на прикладі ізолятів ризосферних мікроорганізмів, таких як арбускулярна мікориза [22]. Також отримана можливість впливати на мікробні угруповання, які пов'язані з кореневою системою рослин, і призводити до функціональних змін цих систем [23]. Таким чином, завдяки біологічним особливостям, що обумовлюють формування рослинно-мікробних систем в ризосфері, з'являється можливість використовувати мікробні агенти біоконтролю для управління поширенням збудників хвороб, патогенних форм, що, в свою чергу, створює умови для підтримки ефективності управління за участю природних біологічних механізмів.

Умови, що викликають біологічне розбалансування агроєкосистем.

- **Нові підходи з оцінки екологічних процесів, які відбуваються в ризосфері.** На сьогодні відомі та широко використовуються інструменти для розкриття механізмів розуміння ризосферних екологічних процесів та їх наслідків. За науковими молекулярно-біологічними дослідженнями з використанням відповідних генетичних маркерів було встановлено, що рослини мають потужний потенціал для формування у ризосфері відповідних груп корисних ґрунтових мікроорганізмів для захисту від інфекційних агентів. Оцінка такого роду ризосферних взаємодій стала можливою з активним розвитком інноваційних технологій, таких як функціональна метагеноміка [3, 10, 24], що дозволяє ефективно розвивати та реалізовувати перспективні стратегії щодо забезпечення нормального функціонування рослин і мікроорганізмів через середовище ризосфери. Так, проведено оцінку існуючих технологій для виявлення генних транскриптів, білків або метаболітів, які забезпечують більш детальне уявлення про гени та їх функціональні особливості, пов'язані з мікробіомом ризосфери. Досягнення в напрямках геноміки, протеоміки та метаболоміки дають нові знання для детального вивчення на молекулярному рівні взаємодії генотипу із середовищем [25, 49]. Розроблено нові покоління філочіпів, які містять дані про більш ніж 60000 бактеріальних таксономічних одиниць

[23, 26], що дає можливість оптимізації оцінки кількісних і якісних змін в мікробних угрупованнях і молекулярних рослинно-мікробних взаємодіях. Ці інструменти апробовані та використовуються на модельних видах рослин, але розширення їх застосування щодо широкого спектру культур має важливе значення для розробки новітніх біотехнологічних підходів, які стосуються управління агроecosystemами в цілому.

Збільшення в ризосфері функціональної ефективності корисних мікроорганізмів (антагоністів або коменсалів) можливо за рахунок збільшення щільності, частоти або біорізноманіття та антагоністичної здатності консорціумів в кореневій системі рослин [21].

Крім того, регуляторна здатність рослин трофічних режимів за рахунок ексудації синтезувати певні речовини та сполуки є перспективною в плані оптимізації біологічних ризосферних взаємодій. Як приклад можливо розглянути зміни ексудації флавоноїдів. Однак функції багатьох флавоноїдів проявляються також і як стимуляція в одному організмі, інгібування в інших, що повинно враховуватись при розробці біотехнологій управління сигналігом у ризосфері [16]. Аналогічним є те, що для надземної вегетуючої частини рослини знання трофічних особливостей взаємодії з кореневою системою забезпечує можливості для реалізації в природних умовах взаємозв'язків в рослинно-мікробних системах і можливостей їх управління. Сучасні високі технології дають можливість отримати безпрецедентні знання про ризосферні взаємодії і спрогнозувати та змоделювати їх вплив на здоров'я рослин.

- **Управління захистом рослин і біоконтроль ризосфери.** Оперативний контроль ґрунтових патогенів в меншому ступені враховує їх вплив на активність проходження біологічних процесів в кореневій системі. Дослідження з вивчення ризосферних взаємодій, які мають локальний характер, дають можливість пояснити їх роль у ризосферних процесах.

У порівнянні з рослинами природних біосистем в аграрному виробництві зернові культури мають менш тривалий період вегетації, що ускладнює в них індукцію захисних механізмів при формуванні кореневої системи. На сьогодні існує багато агротехнічних (обробіток ґрунту, сівозміни та ін.) та біотехнологічних (симбіотичні, асоціативні, швидкозаселяючі середовище ризосфери) заходів, які дозволяють захищати рослини від патогенів. Більш того, рослини знаходяться в диференційованому середовищі існування із загально низьким біорізноманіттям ґрунтових мікроорганізмів, в якому також знаходиться обмежена кількість коеволуційних для цієї культури антагоністів [27]. Висувається припущення, що перш за все наслідки розбалансування рослинно-мікробіомної коадаптації сприяють та призводять до підвищення поширення патогенів [28]. Ріст та розвиток рослин в агросистемах пов'язаний із ростом рослин в ґрунтовому середовищі та мікробіомом, з яким вони не мали спільної еволюційної історії або сформованих адаптивних механізмів, що є в меншому ступені ефективним при контролі поширення патогенних мікроорганізмів.

Таким чином, на сьогодні наукові стратегії захисту рослин в основному зосереджені на формуванні в генетичному апараті рослин захисних механізмів або агротехнічних заходах (рис. 2). Ці стратегії, як правило, не враховують ризосферних взаємодій, що і є основним обмежуючим фактором при вирощуванні сільськогосподарських культур. Слід зазначити, що ні

один із вищезазначених прийомів проти багатьох поширених ґрунтових патогенів не буде мати такий же екологічний ефект, як індукція системної стійкості рослин в ризосфері [5].

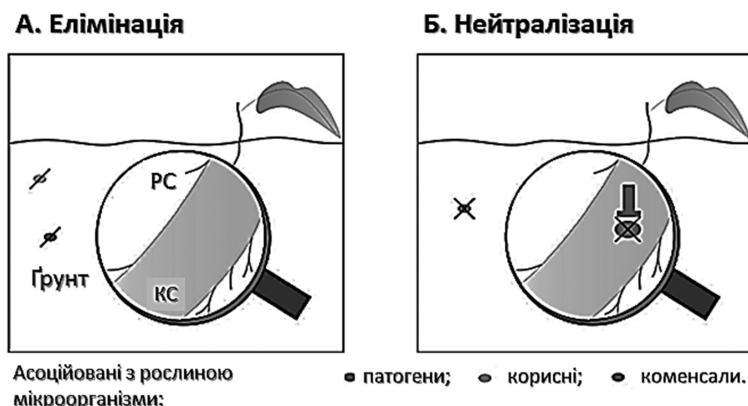


Рис. 2. Захист рослин від фітопатогенів в керованих системах

А: Елімінація із застосуванням пестицидів;

Б: Нейтралізація фітопатогенів (стійким сортом, інокуляція корисним мікроорганізмом, комплексна індукція природної системної стійкості рослин).

- **Біозахист ризосфери та агенти біоконтролю при інокуляції.** Біотехнології захисту ризосфери рослин, в першу чергу, повинні реалізуватися через інокуляцію мікробного агента біоконтролю. Один із напрямків — стратегія біозахисту в ризосфері томатів (*Lycopersicon esculentum* L.) від основних ґрунтових патогенів *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici* (FORL) і *Ralstonia solanacearum* (RS). На сьогодні мається низка позитивних експериментальних досліджень щодо можливості біотехнологічного управління основними ризосферними процесами, спрямованими на зменшення ступеня ураженості посівного матеріалу або за допомогою розкриття природних механізмів різних рівнів (сигналінг, конкурентне заселення ризосфери, антагонізм та ін.) при використанні ризосферних мікроорганізмів для забезпечення підвищення стійкості рослин до патогенів (табл. 1).

Таблиця 1

Екологічні процеси та елементи біотехнологічного захисту ризосфери рослин томату проти *Fusarium oxysporum* і *Ralstonia solanacearum* (антагонізм, алелопатія та індукція системної стійкості)

Біотехнології для захисту ризосфери рослин		Екологічні процеси			Фітопатоген		Автор, рік
Біологічний агент (мікроорганізм)	Додаткові заходи	Антагонізм	Алелопатія	Індукція системної стійкості	<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i>	
<i>Mycorrhiza/T. harzanium</i>		x			x		Datnoff, 1995
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		x		x	x		M'Piga, 1997
Непатогенний <i>Fusarium</i>				x	x		Fuchs, 1997
<i>Pseudomonas fluorescens</i> /непатогенний <i>Fusarium</i>		x		x	x		Duijff, 1998

Біотехнології для захисту ризосфери рослин		Екологічні процеси			Фітопатоген		Автор, рік
Біологічний агент (мікроорганізм)	Додаткові заходи	Антагонізм	Алелопатія	Індукція системної стійкості	<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i>	
<i>Pseudomonas chlororaphis</i>		x			x		Chin-A-Woeng, 1998
Інокуляція корисними мікроорганізмами, що взаємодіють з рослиною, продукують протекторні та сигнальні для рослин речовини		x				x	Shiomi, 1999
--	обробка міжрядь		x			x	Yu, 1999
<i>Pseudomonas</i> spp.		x			x	x	Bolwerk, 2003
<i>Bacillus pumilus</i> / <i>Pseudomonas putida</i>	обробка ґрунту	x		x		x	Anith, 2004
<i>Mycorrhiza</i>				x		x	Zhu, 2004
<i>Mycorrhiza/Pseudomonas fluorescens</i>		x		x	x		Akkopru, 2005
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		x	x		x		Kamilova, 2008
Інокуляція сумішами та консорціумами корисних мікроорганізмів, що взаємодіють з рослиною, продукують протекторні та сигнальні для рослин речовини		x				x	Irikin, 2006
Інокуляція сумішами та консорціумами корисних бактерій, що взаємодіють з рослиною, продукують біологічно активні речовини		x				x	Lwin, 2006
Інокуляція сумішами мікоризних корисних мікроорганізмів, що взаємодіють з рослиною, продукують протекторні та сигнальні для рослин речовини		x		x		x	Utkhede, 2006
<i>Streptomyces griseoviridis</i>	соляризація	x			x		Minuto, 2006
<i>Pseudomonas fluorescens</i> / <i>Bacillus subtilis</i>		x				x	Lemessa, 2007
<i>Pseudomonas fluorescens</i> / <i>Bacillus subtilis</i>	обробка ґрунту	x				x	Posas, 2007
<i>Mycorrhiza</i>	обробка ґрунту	x			x	x	Taiwo, 2007
<i>Pseudomonas</i> spp.		x			x		Validov, 2007
<i>Mycorrhiza</i>		x			x		Lioussanne, 2008
<i>Pythium oligandrum</i>				x		x	Hase, 2008
<i>Burkholderia nodosa</i>		x			x	x	Nion, 2008
<i>Bacillus megaterium</i> , <i>Enterobacter cloacae</i>		x				x	Nguyen, 2010

Біотехнології для захисту ризосфери рослин		Екологічні процеси			Фітопатоген		Автор, рік
Біологічний агент (мікроорганізм)	Додаткові заходи	Антагонізм	Алелопатія	Індукція системної стійкості	<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i>	
<i>Mycorrhiza/ Pseudomonas fluorescens/ Trichoderma harzanium</i>	обробка ґрунту	x		x	x		Srivastava, 2010
<i>Mycorrhiza/ Pseudomonas fluorescens/ Trichoderma harzanium</i>	обробка ґрунту	x				x	Posas, 2010
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>	обробка ґрунту	x				x	Weї, 2011
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		x			x		Barahona, 2011
Ендоефітні бактерії		x				x	Tan, 2011
<i>Pseudomonas alcaligenes</i>		x			x		Widnyana, 2013
<i>Bacillus subtilis</i>		x	x			x	Chen, 2013
<i>Acinetobacter/ Enterobacter</i>		x				x	Xue, 2013
<i>Cyanobacteria</i>	обробка ґрунту	x				x	Prasanna, 2013
<i>Ralstonia pickettii</i>		x				x	Weї, 2013
<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>		x				x	Tan, 2013

Fusarium oxysporum f. sp. *radicis lycopersici* є ґрунтовим мікроміцетом, який проникає в рослини через коріння і викликає кореневі гнилі, є одним із основних обмежуючих факторів, що в глобальному масштабі призводить до суттєвих втрат врожаю. Бактерії *Ralstonia solanacearum* є одним з найбільш важливих в світі фітопатогенів, які через ризосферу здатні інфікувати широкий спектр рослин, мають широке географічне поширення. Слід зазначити, що застосування хімічних полютантів в більшості випадків є неефективним через те, що патогени рослин поширені по всьому шару ґрунту і безпосередньо знаходяться в ризосфері рослин. Хоча використання стійких сортів рослин проти *Fusarium* або бактеріального в'янення є потужним засобом захисту від патогенів, але їх мутація, виникнення та розвиток нових патогенних рас є постійною проблемою [29].

Стратегія розвитку технологій біозахисту повинна полягати через інокуляцію в ризосферу функціонально спрямованих агентів біоконтролю (ФСАБ), це підтверджується майже 100% науковими сучасними даними в цьому напрямку. Успіх інокуляції агентами ФСАБ вперше було продемонстровано в лабораторних умовах, в подальшому в закритих та польових ґрунтах. Але слід зазначити, що застосування мікробних агентів захисту рослин у відкритих агроєкосистемах має диференційовану дію, що пов'язано із екологічними умовами та особливостями ґрунтів і конкуренцією із аборигенною мікрофлорою [30, 31]. Також умови для формування функціональної активності ФСАБ в більшості випадків не можуть врахувати всі фактори ризосферного і оточуючого середовища. Основні та додаткові агротехнічні прийоми в більшості випадків не повністю реалізуються та впливають на ризосферні процеси, хоча поєднання ФСАБ на фоні збільшення активних поліморфних форм видів рослин та ґрунтового мікробного біому має великий нерозкритий потенціал [32]. Сучасні системи ведення сільського господарства, особливо у поєднанні з біотехнологією, через ри-

зосферу сприяють функціональній диверсифікації рослин та формуванню природних механізмів їх захисту (антагонізм, алелопатія та ін.). Таким чином, концептуальний напрям сучасного розвитку захисту рослин повинен бути пов'язаний із біоконтролем біоти ризосфери за допомогою ФСАБ.

- **Формування біологічної складової агроєкосистем.** Оптимізація біозахисту ризосфери є компонентом комплексного оздоровлення ґрунтового біоуму. Для того, щоб подолати методичні обмеження традиційних стратегій захисту рослин, має місце велика кількість позитивних прикладів оптимізації агроєкосистем, такі як індуктори стимуляції природних механізмів резистентності до патогенів рослин на фоні підвищення поліморфізму і, відповідно, функціонального спрямування ґрунтової біоти різного рівня. Застосування загальних методичних підходів контролю патогенів в біологічних системах аграрного використання часто є неефективним, оскільки дія хімічного контролю не може бути замінена та сприяти стимулюванню еволюційних екологічних процесів в них. Цілісний біологічний підхід є кращою стратегією для ефективного контролю ґрунтових патогенів шляхом комплексної інтеграції біотехнологічних, хімічних, фізичних підходів управління [33].

На сьогоднішній день науково доведена можливість реалізації агро-екологічних біотехнологій контролю фітопатогенів. Наприклад, використано мультикритеріальний підхід, пов'язаний із розробкою формування у ризосфері рослинно-мікробних систем на фоні оптимізації санітарно-гігієнічних властивостей ґрунту [34, 35]. Спочатку створювався штучний комплексний інфекційний фон із патогенних мікроорганізмів, галових нематод, ґрунтових мікроміцетів відповідно, а потім використовувались біотехнологічні мікробні агенти, стратегії та методи їх застосування (рис. 3)

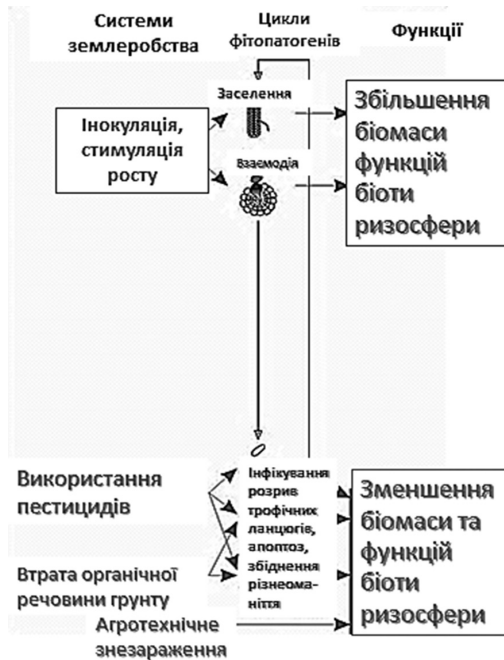


Рис. 3. Біотехнологічні аспекти використання природних функцій мікробних агентів в сучасній системі захисту рослин. Методи ведення сільського господарства визначаються у відповідності з системами землеробства з урахуванням біологічних циклів фітопатогенів

[36]. Далі проводилось оцінювання особливостей систем вирощування сільськогосподарських культур з урахуванням зв'язку між методами, що дозволило враховувати комбінації ефектів на розвиток різних шкідників і хвороб. Такий науковий підхід свідчить про можливість комбінованого застосування інноваційних розробок з функціональними особливостями біологічних систем завдяки агроекологічному методичному обґрунтуванню, приклади яких описувались вище. Такі підходи на основі оптимізації природно мобілізованих ресурсів сприяють підвищенню біологічних механізмів системної стійкості рослин до фітопатогенів. Проте на сьогоднішній день засоби захисту рослин практично не розглядаються як фактор регулювання заселення мікроорганізмами ризосфери.

Біозахист ризосфери на сьогодні є невід'ємною частиною стадії проектування систем вирощування сільськогосподарських культур і повинен базуватися на основі поєднання поліфункціональної різномірної рослинно-мікробної взаємодії. Конструкція цих систем здатна на рівні самоорганізації функціонально регулювати стадії поширення та інгібування захворювань, а також базуватись на принципах мобілізації та регуляції екологічних процесів (стимуляція росту посівного матеріалу, індукція системного імунітету рослин, біозахист ризосфери). Структура агроекологічної інженерії повинна охоплювати цілісний підхід, фундаментом якого є ризосферні трофічні функції (рис. 4).



Рис. 4. Зв'язок біологічних функцій рослинно-мікробних систем з аграрним виробництвом, як пролонгована агроекологічна основа для захисту рослин

Методи ведення сільського господарства повинні враховувати та мати механізми регулювання змін значної кількості екологічних процесів одночасно. При цьому вкрай важливо мати розуміння механізмів, які лежать в основі взаємодії між цими системами і функціонально спрямованими

процесами всередині них, а також взаємодії між ними. Поєднання екологічних процесів, що при цьому запускаються, швидше за все, повинно бути спрямовано на динамічний синтез синергії та досягненню компромісів. Також потрібно враховувати можливість ризиків виникнення в агро-екологічних системах нових захворювань.

Фундаментальні основи ризосферних взаємодій і стратегій контролю фітопатогенних організмів.

Багатофункціональність мікробного метабеному при рослинно-мікробіомній корисній взаємодії представлені на рис. 5 [5].

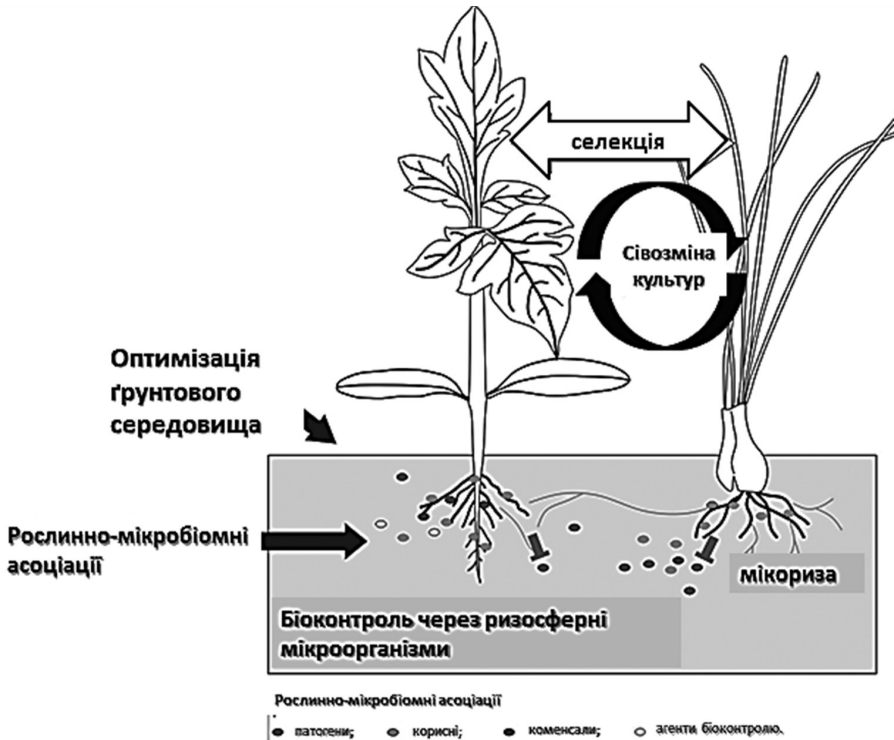


Рис. 5. Контроль патогенів в ризосфері через формування функціонально спрямованої рослинно-мікробної системи та відповідної селекції рослин

- **Особливості селекції рослин з урахуванням біологічної складової рослинно-мікробних систем.** Метагеном груп ґрунтових мікроорганізмів значно більший, ніж сам геном рослини, і за своїми функціями в процесі формування рослинно-мікробних систем розширює геном рослини більше ніж в два рази [3]. Рослини і мікроорганізми в цих системах можна розглядати як суперорганізм, який частково залежить від функціональних особливостей мікробіома [26]. На сьогодні основним науковим напрямом є отримання уявлення про природні механізми, що лежать в основі формування морфологічних, фізіологічних, біохімічних та інших характеристик росту і розвитку рослин в процесі онтогенезу [37]. Наступним основним завданням науки буде розширення цих знань до мікробних взаємодій в середовищі ризосфери.

Здатність культур до контролю формування в ризосфері специфічного, в т.ч. антагоністичного, пулу мікроорганізмів дає широкі перспективи до біотехнологічного використання в рослинництві, як це було показано

на прикладі формування системної стійкості рослин проти патогенних мікроорганізмів [28, 38]. На основі природних та біотехнологічно сформованих генотипів рослин спрямована селекція сільськогосподарських культур за рахунок ексудації, алелопатичних рослинно-мікробних систем із підвищеною здатністю до взаємодії з конкретними функціональними мікробними генотипами є потужним ефективним засобом для підвищення стійкості/опору сільськогосподарських культур до хвороб і, в кінцевому підсумку, буде мати позитивний екологічний та продуктивний ефекти. Подальший розвиток селекції культурних сортів, який проводиться в напрямку формування ефективної рослинно-мікробної асоційованої взаємодії, дасть можливість збільшити поліморфізм та кількість варіантів селекції та критерії їх відбору. Однак це потребує розробки відповідних концепцій їх розведення, яка б враховувала оцінку ліній рослинного матеріалу на фоні підвищеної взаємодії з ґрунтовим мікробіомом. Слід зазначити, що для цього необхідні об'єднані зусилля вчених біотехнологів, селекціонерів, генетиків, мікробіологів та екологів для дослідження механізмів формування та функціонування рослинно-мікробіомних взаємодій в ризосферних середовищах і типах ґрунтів, аборигенних мікробних угруповань.

Здатність моделювати формування популяції в ґрунті мікробних резидентів і функції із відповідним генотипом рослин відповідним чином пов'язана із супресивністю (обмеження або пригнічення біологічної активності) ґрунту. Хоча на сьогодні такого роду наукові дослідження проводяться переважно в контрольованих умовах, але генотип рослин та їх здатність селективно формувати в середовищі ризосфери пул із конкретних резидентів ґрунтових мікроорганізмів мають функціональну роль для їх розвитку, в тому числі пригніченні захворювань, що було продемонстровано багатьма експериментами. Переважна більшість такого роду робіт присвячена здатності рослин, в залежності від їх генотипу, селекційно формувати в ризосфері біом із мікроорганізмів-антагоністів (штами бактерій *Pseudomonas fluorescens* spp., які продукують антибіотик 2,4-діацетилхлороглюцінол, активний проти численних ґрунтових патогенів рослин). Показано, що супресивність ґрунту по відношенню до кореневої гнилі *Rhizoctonia solani* залежить також від генотипу пшениці, тобто її здатності формувати в ризосфері відповідний біом мікроорганізмів [9]. Здатність генотипу пшениці до контролю поширення хвороби пов'язана із збільшенням в ризосфері кількості популяцій бактерії *Pseudomonas fluorescens*, тим самим формуючи антагоністичну активність по відношенню до патогена *Rhizoctonia solani*. Відповідно, вирощування генотипів пшениці, які не впливали на зміну в ризосфері кількості *Pseudomonas fluorescens*, не призводило до ефекту пригнічення хвороби в ґрунті [15, 39].

Незважаючи на те, що переважна більшість наукових досліджень була зосереджена на сапрофітних групах бактерій, є також дані того, що відповідні види рослин по-різному підтримують колонізацію кореневої системи грибами, такими як *Trichoderma* spp., *Penicillium* spp. та ін. для контролю розвитку патогенних для рослин мікроорганізмів. Показано, що при беззмінному вирощуванні кавуна патогени роду *Fusarium* через заселення ризосфери пригнічують розвиток культури. Але були інші випадки, коли культурні сорти, стійкі до *Fusarium oxysporum*, формували в ризосфері

умови, які дозволяли розвиватись і збільшувати популяції інших видів непатогенних грибів.

Таким чином, прямий селекційний відбір для формування ризоферних ознак залишається винятковим малоефективним для сучасного сільськогосподарського виробництва елементом, тому що на сьогодні не достатньо ідентифіковані відповідні механізми їх формування (як цілої системи та протягом онтогенезу або умов навколишнього середовища тощо). Перспективним вбачається розвиток молекулярно-біологічних досліджень за маркерними та сигнальними ознаками локусів генів інтересу, які впливають на формування і від яких функціонально залежать ці рослинно-мікробні системи.

- **Особливості ґрунтового середовища.** Особливості ґрунтового середовища пов'язані, насамперед, із здатністю до посилення або пригнічення розвитку хвороби, хоча біологічні особливості ґрунтової біоти можуть варіювати. У більшості випадків мають місце природні трофічні механізми, що дозволяють контролювати поширення збудників хвороб за рахунок різних механізмів і формування біотичних факторів, що сприяють росту та розвитку рослин. Однак особливості ґрунтового середовища можуть сприяти підвищенню здатності кореневих мікробних асоціацій формувати процеси, які дозволяють проводити селекцію бактеріальних консорціумів та будуть стимулювати ріст і розвиток рослин на фоні ефективної конкуренції із фітопатогенами. Підвищення доступності поживних речовин в ґрунтовому середовищі може і посилювати продукування рослиною антибіотичних речовин або інших антагоністичних сполук для фітопатогенів, і сприяти підвищенню колонізації кореневої системи корисними групами мікроорганізмів. Таким чином, завдяки цим природним механізмам можливо сформувати ефективний потенціал переваг щодо ефективного контролю стану посівів сільськогосподарських культур.

Початкова щільність заселення ґрунтового середовища, склад мікробних угруповань, різноманітність, їх текстура може бути одним із аспектів змін в ефективності застосування органічних добрив та в підвищенні її антагоністичної активності в ґрунті [21]. Збільшення кількості органічної речовини в ґрунті часто пов'язано із кореляцією супресивності ґрунту до широкого спектру патогенів рослин. Значною мірою ці зміни пов'язані із змінами активності та функціями мікробного метабеному в ґрунтовому середовищі [40]. Передбачено, що збереження гомеостазу ґрунтового середовища при контролі фітопатогенів трофічно пов'язано із складними різнорівневими біологічними механізмами використання органічної речовини шляхом активізації діяльності резидентного аборигенного метабеному мікробних угруповань ґрунту, і, в меншому ступені, за рахунок інтродукції нового біологічного компонента в їх склад. Еволюційно сформований склад та щільність мікробних угруповань, їх поліморфізм, функціональність є ключовим елементом, що обумовлює зміни в ефективності трансформації і подальшій іммобілізації органічних матеріалів, в тому числі підвищенні гомеостазу ґрунту [21]. Слід зазначити, що підвищення рівня органічної речовини в ґрунті, частіше за все, пов'язане із кореляцією з підвищенням супресивності ґрунту до широкого спектру патогенів рослин. Значною мірою ці природні механізми пов'язані із функціональною

активністю загального метагеному ґрунтової мікробіоти, їх загальною супресивністю.

Зосередження наукових досліджень на контролі хвороб окремо в якості відповіді на біогенні речовини може не враховувати важливі кроки або орієнтири в загальному природному потенціалі контролю їх розвитку. Стале управління трофічними потоками біогенних речовин повинно бути спрямовано на підтримку високого трофічного поліморфізму і щільності мікробних угруповань, при цьому забезпечуючи послідовну трансформацію всіх ресурсів. При трансформації органічної речовини в ґрунті в екосистемах збільшується співвідношення оліготрофних (к-стратег) до копіотрофних (г-стратег) груп мікроорганізмів [41]. Діапазон цих співвідношень пов'язаний, в тому числі, із контролем фітопатогенних та токсиноутворюючих організмів. Висловлюються припущення, що структура мікробних угруповань і час, необхідний для їх повернення в початковий стан після антропогенних порушень або стресових умов, може також впливати на розвиток або інгібування фітопатогенів в ґрунтовому середовищі [42, 43]. Вченими запропонована коеволюційна основа для стимулювання природної супресивності для контролю поширення фітопатогенів у ґрунтах. Коеволюція – це процес генетичних змін між взаємодіючими популяціями. Коеволюція ризосферних рослин і мікроорганізмів також в полі зору вчених [21, 44], наприклад, запропоновано визначати трофічні умови та режими, при яких мікробні угруповання мають відповідні антагоністичні траєкторії. Також запропоновано звернути увагу на нові акцепти, що пов'язані із впливом загальної мікробної біомаси та різноманіттям на розвиток стратегій управління агрофітоценозами.

- **Рослинно-мікробні взаємодії; умови формування взаємодій.** Корисні ґрунтові мікроорганізми, які захищають рослину-господаря проти інфекції, потрапляють в ґрунтове середовище або з насінням (інокуляція насіння), або із посівним матеріалом. Для подолання труднощів, пов'язаних із інокуляцією культур, необхідно забезпечити можливість успішної інтродукції в систему ризосфери штамів мікроорганізмів (або їх комбінації) на початкових стадіях росту і розвитку рослин. Успішна інокуляція ендofітними бактеріями роду *Pseudomonas* в тканинних культурах вже на початку сходів поліпшує регенерацію трансплантів на ранніх стадіях, а також підвищує їх стійкість до біотичних стресів [45].

Незважаючи на широкі дослідження біології ґрунтів або ефекту інокуляції насіння корисними мікроорганізмами, повний потенціал для використання цих природних союзників ще не досягнуто. Невідповідність в біоуправлінні при змінах умов навколишнього середовища обмежує загальне використання багатьох мікробних агентів в біоконтролі. При введенні цих агентів в нові умови найчастіше багато штамів мікроорганізмів не виживає, або під впливом аборигенної мікрофлори не може колонізувати значну частину ризосфери, що є однією із умов, необхідних для боротьби з ґрунтовими патогенами [2, 46]. Першою і найбільш важливою умовою для ефективного використання біологічних агентів біоконтролю є постійне підтвердження ідентичності змін та рівня їх активності. Моніторинг мікробних препаратів, їх вплив на ризосферні мікробні угруповання також повинні гарантувати безпеку і надійність.

- **Склад мікробних інокулянтів.** Замість підходу «один мікроорганізм», вченими запропоновано використання комплексу (асоціацій, консорціумів) різних мікроорганізмів з додатковими або синергетичними властивостями. У більшості досліджень, опублікованих за останні роки, показано приклади комплексності дії (*Ralstonia solanacearum* та ін.), комбінації мікроорганізмів можуть складатися з бактеріальних штамів, грибних популяцій і консорціумів різних видів, які були ефективні самі по собі [29, 39]. Показано, що ендомікоризні гриби, бактерії *Pseudomonas fluorescens* і *Trichoderma harzianum* проти *Fusarium oxysporum* для управління зараження томатів знижувало частоту в'янення в вегетаційних і польових випробуваннях, і комбінації цих біоагентів були більш ефективними, ніж окремі ізоляти цих штамів [29]. Поєднання *Pseudomonas fluorescens*, *Trichoderma harzianum* і ендомікоризних грибів забезпечило значно більший контроль, ніж без інокуляції на фоні зниження зараження на 74%. Комбіновані методи інокуляції дозволили також збільшити рівень врожайності на 20%. Подальше додавання компосту знижувало рівень поширення хвороб і підвищення врожайності на всіх агрофонах. У порівнянні з контролем, поєднання всіх біоагентів з компостом значно знижувало рівень захворювання на 81% і підвищувало врожайність на 33% [47-48].

Однак розробка консорціуму мікроорганізмів для боротьби з ґрунтовими патогенами є дуже складним завданням, оскільки кожен мікробний агент із складових частин консорціуму залежить від інших його елементів. Вченими запропоновано створення «корового мікробіома», який має комплексну ефективність в різних агроекосистемах [26]. Саме ці «корові» мікроорганізми є основними в мікробіомі ризосфери в контексті здоров'я рослин, і які необхідні для ефективного захисту рослин від фітопатогенів. Очевидним є той факт, що кор мікробіома може бути різним для різних груп фітопатогенів, до яких відносяться бактерії, гриби, актиноміцети і нематоди. Тому, зважаючи на всі чинники, було запропоновано для формування корового мікробіома зосередити увагу не стільки на збільшенні кількості таксонів, до якого вони входять, скільки на функціональну його складову. Ця пропозиція є компромісом між високим функціональним різноманіттям, з одного боку, і створенням високих антагоністичних умов для фітопатогенів, з іншого боку.

Вивчення механізмів, що лежать в основі здатності рослин формувати в ризосфері ефективну для свого росту і розвитку ґрунтову мікрофлору (її склад і структуру), взаємодіяти з нею є перспективною стратегією розвитку біотехнології та аграрного виробництва в цілому. Розвиток такого роду стратегій дасть можливість одночасно комплексно контролювати посіви проти низки шкідників, патогенів, що позитивно впливатиме на здоров'я рослин, їх продуктивність та ефективність вирощування. Це дозволить істотно знизити залежність від пестицидів і зменшити ризик появи нових резистентних видів шкідників. Було показано значну перспективність таких стратегій, які науково обґрунтовано представляють сучасний рівень знань про складність ризосферних взаємодій, що на сьогодні вивчено в меншій мірі для повноцінної розробки ефективних стратегій екологобезпечного і економічно доцільного ведення агровиробництва. Комплекс науково обґрунтованих методичних розробок ведення сільського господар-

ства з урахування всіх взаємодій при формуванні рослинно-мікробних систем вимагає більш глибокого та детального вивчення, особливо при диференційованих системах. Визначення рівня взаємодії між видами, які мають велике значення при наборі корисних мікроорганізмів або складі кореневих ексудатів рослин, є ключовими і першорядними питаннями сучасної аграрної науки. Бази даних рослин і мікроорганізмів з індукованими функціональними ознаками будуть корисними для прогнозування потенціалу посівів і здоров'я ґрунтових екосистем, що стане фундаментом для формування агроекосистем. Завдяки розширенню розуміння того, як функціонально геноми рослин при формуванні систем з мікробним біомом повинні бути спрямовані на адаптацію до впливу антропогенного та стресового навантаження, дасть можливість для створення умов їх управління. Контроль фітосанітарного стану посівів сприятиме збереженню ресурсів, гомеостазу функціонального біорізноманіття метагеному ґрунтової біоти, геобіохімічному формуванню ґрунтів, зниженню емісії діоксиду вуглецю та інше.

Я.М. Гадзало¹, Н.В. Патыка², А.С. Зарышняк¹, Т.И. Патыка²

*¹Национальная академия аграрных наук Украины,
ул. Суворова, 9, Киев, 01010, Украина*

*²Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины,
ул. Героев Оборона, 13, корп. 4, Киев, 03041, Украина*

АГРОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ В БИОКОНТРОЛЕ РИЗОСФЕРЫ РАСТЕНИЙ И ФОРМИРОВАНИИ ЗДОРОВ'Я ПОЧВЫ

Резюме

Рассматриваются современные подходы к изучению растительно-микробных взаимодействий ризосферы, их значимость для формирования здорового урожая. Показано, как знание механизмов и использование экологических функций корневых систем помогает преодолеть ограничения среды почвы, дает возможность управления фитопатогенными организмами в агроэкосистемах. Развитие наукоемких биотехнологий, рассматривающих биологические системы на всех уровнях и учитывающих стадии онтогенеза, дают возможность раскрыть механизмы и обеспечить новыми беспрецедентными знаниями о формировании ризосферных взаимодействий и систем, а также спрогнозировать последствия воздействия на здоровье растений. Агроэкологические биоинженерные подходы, в свою очередь, дают возможность преодолеть ограничения традиционных стратегий контроля посевов путем использования и раскрытия ризосферных функций.

Ключевые слова: агроэкосистемы, почвенный биом, комплексный контроль вредителей, биозащита ризосферы.

AGROECOLOGICAL ENGINEERING IN RHIZOSPHERE BIOCONTROL PLANTS AND FORMATION OF SOIL HEALTH

Summary

We consider the modern approaches to the study of plant-microbe interactions, rhizosphere, their importance for the formation of a healthy crop. It is shown how knowledge of the mechanisms and the use of ecological functions of the root system helps to overcome the limitations of the soil environment, the ability to control harmful organisms in agroecosystems. The development of high-tech biotechnology, considering biological systems at all levels and take into account the ontogenesis stage, make it possible to uncover the mechanisms and provide new knowledge about the formation of an unprecedented rhizosphere interactions and systems, as well as to predict the effects of plant health. Agroecological bioengineering approaches, in turn, make it possible to overcome the limitations of traditional crop control strategies through the use and disclosure of the rhizosphere functions.

Keywords: agroecosystem, biome soil, integrated pest control, bioprotection rhizosphere.

1. *Oerke E.C.* Crop losses to pests //J. Agric. Sci. – 2006. – **144**,N1. – P. 31–43.
2. *Raaijmakers J.M., Paulitz T.C., Steinberg C., Alabouvette C., Moëgne-Loccoz Y.* The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms //Plant Soil. – 2009. – **321**. – P. 341–361.
3. *Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M.* The rhizosphere microbiome and plant health //Trends Plant Sci. – 2012. – **17**, N8. – P. 478–486.
4. *Van der Heijden M.G.A., Bardgett R.D., van Straalen N.M.* The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems //Ecol. Lett. – 2008. – N11, N3. – P. 296–310.
5. *Hiddink G.A., Termorshuizen A.J., Raaijmakers J.M., van Bruggen A.H.C.* Effect of mixed cropping on rhizosphere microbial communities and plant health /In Book of abstracts international congress rhizosphere, 2004, Munich, Germany, 12-17 Sept. – 2004.
6. *Mendes R., Kruijt M., de Bruijn I., Dekkers E., et all.* Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria //Science. – 2011. – **332**, N6. – P. 1097–1100.
7. *Marschner H.* Mineral nutrition of higher plants. London: Academic Press (Eds). – 1995. – 889 p.
8. *Tomich T.P., Brodt S., Ferris H., et all.* Agroecology: A review from a global-change perspective //Ann. Rev. Environ. Resour. – 2011. – **36**. – P. 193–222.
9. *Haas D., Defago G.* Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads //Nat. Rev. Microbiol. – 2005. – **3**, N4. – P. 307–319.
10. *Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Vivanco J.M.* The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms //Annu. Rev. Plant Biol. – 2006. – **57**. – P. 233–266.

11. *Kievit T.R., Iglewski B.H.* Bacterial Quorum Sensing in Pathogenic Relationships // *Infect. Immun.* – 2000. – **68**, N9. – P. 4839-4849.
12. *Lugtenberg B.J., Dekkers L., Bloemberg G.V.* Molecular determinants of rhizosphere colonization by *Pseudomonas* // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2001. – **39**, N1. – P. 461–490.
13. *Ryan P.R., Dessaux Y., Thomashow L.S., Weller D.M.* Rhizosphere engineering and management for sustainable agriculture // *Plant Soil.* – 2009. – **321**. – P. 363–383.
14. *Van Tol R.W.H.M., Van Der Sommen A.T.C., Boff M.I.C., et al.* Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs // *Ecol. Lett.* – 2001. – N4. – P. 292–294.
15. *Berg G., Zachow C., Lottmann J., et al.* Impact of plant species and site on rhizosphere-associated fungi antagonistic to *Verticillium dahliae* Kleb. // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – **171**, N8. – P. 4203–4213.
16. *Hassan S., Mathesius U.* The role of flavonoids in root–rhizosphere signalling: opportunities and challenges for improving plant–microbe interactions // *J. Exp. Bot.* – 2012. – **63**, N9. – P. 3429-3444.
17. *Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H.* Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi // *Nature.* – 2005. – **435**, N 7043. – P. 824–827.
18. *Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B.M., Thomashow L.S.* Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2002. – **40**. – P. 309–348.
19. *Manici L.M., Caputo F., Baruzzi G.* Additional experiences to elucidate the microbial component of soil suppressiveness towards strawberry black root rot complex // *Ann. Appl. Biol.* – 2005. – **146**. – P. 421–431.
20. *Ghini R., Morandi M.A.B.* Biotic and abiotic factors associated with soil suppressiveness to *Rhizoctonia solani* // *Sci. Agric.* – 2006. – **63**, N 2. – P. 153–160.
21. *Kinkel L.L., Bakker M.G., Schlatter D.C.* A coevolutionary framework for managing disease-suppressive soils // *Annu. Rev. Phytopathol.* – 2011. – **49**. – P. 47–67.
22. *Pozo M.J., Azcon-Aguilar C.* Unraveling mycorrhiza-induced resistance // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2007. – **10**, N4. – P. 393–398.
23. *Doornbos R.F., van Loon L.C., Bakker P.A.H.M.* Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review // *Agron. Sustain. Dev.* – 2012. – **32**, N1. – P. 227–243.
24. *Patyka N.V., Bublik N.A., Patyka T.I.* Rhizosphere trophic chains: role and stability in soil processes and ecosystems // *Journal of Characterization and Development of Novel Materials* – 2015. – **7**, N 3. – P. 413-418.
25. *Welbaum G.E., Sturz A.V., in Dong Z., Nowak J.* Managing soil microorganisms to improve productivity of agro-ecosystems // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 2004. – **23**, N2. – P. 175–193.
26. *Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M.* The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial, plant pathogenic and human pathogenic microorganisms // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2013. – **37**, N 5. – P. 634–663.
27. *Badri D.V., Vivanco J.M.* Regulation and function of root exudates // *Plant Cell Environ.* – 2009. – **32**, N 6. – P. 666–681.
28. *Bakker M.G., Manter D.K., Sheflin A.M., Weir T.L., Vivanco J.M.* Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management // *Plant soil.* – 2012. – **360**. – P. 1–13.

29. Srivastava R., Khalid A., Singh U.S., Sharma A.K. Evaluation of arbuscular mycorrhizal fungus, fluorescent *Pseudomonas* and *Trichoderma harzianum* formulation against *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* for the management of tomato wilt //Biol. Control. – 2010. – **53**, N 1. – P. 24–31.
30. Cetintas R., Dickson D.W. Persistence and suppressiveness of *Pasteuria penetrans* to *Meloidogyne arenaria* race 1 //J. Nematol. – 2004. – **36**, N 4. – P. 540–549.
31. Chave M., Dabert P., Brun R., Godon J.J., Poncet C. Dynamics of rhizoplane bacterial communities subjected to physicochemical treatments in hydroponic crops //Crop Prot. – 2008. – **27**. – P. 418–426.
32. Hage-Ahmed K., Krammer J., Steinkellner S. The intercropping partner affects arbuscular mycorrhizal fungi and *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* interactions in tomato // Mycorrhiza. – 2013. – **23**, N 7. – P. 543–550.
33. Oka Y. Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments-A review // Appl. Soil Ecol. – 2010. – **44**. – P. 101–115.
34. Tchamitchian M., Collange B., Navarrete M., Peyre G. Multicriteria evaluation of the pathological resilience of in-soil vegetable protected cropping systems //Acta Hort. – 2011. – **893**. – P. 1239–1246.
35. Navarrete M., Tchamitchian M., Aissa Madani C., Collange B., Taussig C. Elaborating innovative solutions with experts using a multicriteria evaluation tool //ISDA, 2010: Montpellier, France.
36. Moonen A.C., Barberi P. Fonctionnal biodiversity: An agroecosystem approach //Agr. Ecosyst. Environ. – 2008. – **127**. – P. 7–21.
37. Kattge J., Díaz S., Lavorel S., et al. TRY – a global database of plant traits //Glob. Change Biol. – 2011. – **17**, N 9. – P. 2905–2935.
38. Berg G., Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere //FEMS Microbiol. Eco. – 2009. – **68**, N 1. – P. 1–13.
39. Duijff B.J., Pouhair D., Olivain C., Alabouvette C., Lemanceau P. Implication of systemic induced resistance in the suppression of *Fusarium* wilt of tomato by *Pseudomonas fluorescens* WCS417 and by nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 Eur. //J. Plant Pathol. – 1998. – **104**. – P. 903–10.
40. Mazzola M. Assessment of soil microbial community structure for disease suppression // Annu. Rev. Phytopathol. – 2004. – **42**, N 1. – P. 35–59.
41. Garbeva P., Van Veen J.A., van Elsas J.D. Microbial Diversity in Soil: Selection of Microbial Populations by Plant and Soil Type and implications for Disease Suppressive-ness // Annu. Rev. Phytopathol. – 2004. – **42**, N 1. – P. 243–270.
42. Lambers H., Mougel C., Jaillard B., Hisinger P. Plant-microbe interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective //Plant Soil. – 2009. – **321**, N 1. – P. 83–115.
43. Sturz A.V., Christie B.R., Nowak J. Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production //Crit. Rev. Plant Sci. – 2000. – **19**, N 1. – P. 1–30.
44. Verbruggen E., van der Heijden M., Rillig M.C., Kiers E.T. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success //New Phytol. – 2012. – **197**, N 4. – P. 1104–1109.
45. Lwin M., Ranamukhaarachchi S.L. Development of biological control of *Ralstonia solanacearum* through antagonistic microbial populations //J. Agri. Biol. – 2006. – **8**, N 5. – P. 657–660.

46. *Prasanna R., Chaudhary V., Gupta V., Babu S., et al.* Cyanobacteria mediated plant growth promotion and bioprotection against *Fusarium* wilt in tomato Eur //J. Plant. Pathol. – 2013. – **136**, N 2. – P. 337–353.
47. *Wei Z., Huang J.F., Tan S.Y., et al.* The congeneric strain *Ralstonia pickettii* QL-A6 of *Ralstonia solanacearum* as an effective biocontrol agent for bacterial wilt of tomato // Biol. Control. – 2013. – **65**, N 2. – P. 278–285.
48. *Гадзало Я.М., Патыка Н.В., Заришняк А.С.* Агробиология ризосферы растений: монография. - К.: Аграрна наука, 2015. – 386 с.
49. *Патыка Н.В., Колодяжний А.Ю., Ибатуллин И.И.* Оценка метагенома и детекция функционально значимых полиморфизмов прокариот почвы с использованием метода пиросеквенирования //Мікробіол. журн. – 2016. – **78**, №2. – С. 43-51.
50. *Методологія і практика використання мікробних препаратів у технологіях вирощування сільськогосподарських культур* /Волкогон В.В., Заришняк А.С. та ін. – К.: Аграрна наука, 2011. – 156 с.

Отримано 8.12.2016