

УДК 631.811:579.262

**ДІЯ АРБУСКУЛЯРНИХ МІКОРИЗ НА
НАДХОДЖЕННЯ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ І
СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ
ЧИННИКІВ ДОВКІЛЛЯ**

Гуральчук Ж.З.

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,
вул. Васильківська, 31/17, м. Київ, 03022
e-mail: plant@ifrg.kiev.ua

Наведено сучасні дані про значення арбускулярного мікоризного симбіозу для надходження до рослин фосфору та інших елементів мінерального живлення в оптимальних умовах і за дії стресових чинників (посухи і засолення). Розглядається вплив мікоризи на посухостійкість і солестійкість рослин.

Ключові слова: мікориза, арбускулярні мікоризні гриби, фосфор, азот, цинк, мідь, марганець, залізо, натрій, хлор, посуха, засолення.

Арбускулярна мікориза (АМ) являє собою тип взаємовигідного симбіозу між рослиною та зигоміцетними грибами. Мікоризний симбіоз здатні утворювати від 80 до 90 % видів судинних рослин, що існують на Землі [26]. При утворенні мікоризного симбіозу гриб колонізує тканини кори кореня з утворенням “внутрішнього міцелію”, модифікуючи клітини, з якими контактує [27]. Характерною рисою АМ є утворення арбускул (розгалужених гаусторій), які існують лише 4-10 днів, після чого дегенерують і перетравлюються клітиною-господарем, що повертається до свого нормального функціонування. Крім того, розвивається “зовнішній міцелій” – позакореневі гіфи, які відіграють важливу роль у поглинанні поживних речовин. Структурні відмінності у формуванні різних типів мікоризних асоціацій наведені в огляді [1]. Арбускулярні мікоризні гриби (АМ гриби) є облігатними симбіонтами.

Гіфи грибів, що розгалужуються в ґрунті, дають можливість мікоризованій рослині збільшити доступний для неї обсяг ґрунту. Значення такого збільшення об’єму варіює залежно від поживної речовини, її концентрації, доступності в ґрунті, потреби в ній

рослини та швидкості поглинання.

У процесі поглинання поживної речовини її концентрація поблизу органа, що поглинає (кореня чи гіфи), зменшується, особливо якщо рухомість поживної речовини в ґрунті є нижчою порівняно зі швидкістю її поглинання. В цьому випадку швидкість поглинання цієї речовини цілком контролюється швидкістю її руху до поверхні абсорбції, а не фізіологічними чинниками. Такий механізм має особливо важливе значення для поглинання фосфату, концентрації якого в ґрунтовому розчині є дуже низькими [86]. Це зумовлено тим, що ортофосфат, який є найкращою формою фосфору, що поглинається рослинами, рухається в ґрунті за допомогою дифузії й може абсорбуватися коренями лише на віддалі декількох міліметрів від їх поверхні [50]. Завдяки ж наявності гіф мікоризних грибів він стає доступним на значно більшій відстані – до 12 см [51].

Мікоризні гриби можуть виявляти велику здатність до поглинання фосфату з ґрунтового розчину. Крім того, АМ гриби, цілком імовірно, можуть добувати фосфор і з важкорозчинних сполук, що є прямо не доступними для рослин [6, 9].

Поряд із фосфором, мікоризний симбіоз може відігравати важливу роль у надходженні до рослин азоту та мікроелементів, зокрема цинку, міді, заліза.

В літературі є значна кількість даних про те, що арбускулярний мікоризний симбіоз (АМ симбіоз) не лише збільшує поглинання елементів живлення рослинами, але й може впливати на стійкість рослин до несприятливих чинників довкілля, зокрема забруднення важкими металами [2, 3], посухи, засолення, тощо.

Вплив АМ симбіозу на поглинання елементів в умовах посухи і посухостійкість рослин

На Земній кулі останнім часом спостерігаються значні зміни клімату, які проявляються у першу чергу в глобальному потеплінні, континентальних температурних аномаліях, тощо. У багатьох регіонах світу посуха лімітує продуктивність сільськогосподарських культур. Нестача вологи викликає значні зміни більшості фізіологічних процесів рослин. Накопичення абсцизової кислоти за дії посухи супроводжується на клітинному рівні зменшенням ділення і особливо розтягнення клітин, змінами осмотичного тиску, накопиченням проліну, фотоокисненням і порушенням синтезу

хлорофілу, інгібуванням активності ферментів синтезу і активацією гідролітичних ферментів. На рівні цілої рослини відповідь на стрес, викликаний посухою, включає: затримку росту листків, стебла, а за тривалої посухи – і коренів; закривання продихів; пригнічення фотосинтезу і дихання; зменшення надходження асимілятів до органів, що ростуть; прискорення старіння листків; затримку росту і недорозвинення генеративних органів; збільшене співвідношення корені/пагони. Ці та інші морфо-фізіологічні реакції на дію посухи описані багатьма дослідниками [4, 8, 10, 25, 48, 78, 79, 88].

Одним із способів підвищення продуктивності сільськогосподарських культур за умов посухи може бути інокуляція коренів рослин АМ грибами. Як свідчать численні дослідження, присвячені цій проблемі, майже у 80 % експериментів утворення мікоризи сприяло поліпшенню росту рослин [19], а також збільшенню продуктивності різних сільськогосподарських культур [84]. Вважають, що така позитивна відповідь на колонізацію АМ грибами переважно відбувається за рахунок підвищеного поглинання мікоризою не лише відносно нерухомих іонів із ґрунту, як наприклад фосфору, калію, кальцію, магнію, сірки, цинку, міді, заліза [30, 56, 58-60], але й посиленого поглинання і транспорту значно рухоміших іонів азоту, особливо за умов посухи [23, 58, 85]. Як уже згадувалося вище, роль мікоризи насамперед виявляється у здатності екстрагувати фосфор за межами зони його виснаження навколо коренів рослин [58, 60, 62, 82], що має виключно важливе значення в умовах посухи, адже доступність фосфору зменшується [87]. Крім того, позитивний вплив мікоризації на ріст рослин, можливо, також є результатом кращого захисту від ґрунтових патогенів (нематод, хвороботворних грибів, бактерій) [35, 83], поліпшення структури ґрунту [29, 63, 66, 68], пригнічення росту бур'янів, які не утворюють АМ симбіозу [66]. В той же час в оригінальному дослідженні з мутантом квасолі, нездатним до утворення мікоризного симбіозу, і рослинами дикого типу, висадженими в ґрунти, на яких попередньо росли мікоризовані або не мікоризовані рослини сорго, було показано, що дія мікоризи на посухостійкість рослин відбувається швидше через вплив АМ грибів на рослини [21]. Однак несподіваним виявилось те, що один лише факт вирощування рослин, які не можуть утворювати мікоризу, на ґрунтах з високим вмістом АМ грибів підвищував продихову провідність в умовах як оптимального вологозабезпечення,

так і за посухи.

Оскільки рухомість поживних елементів обмежується в умовах посухи, деякі дослідники вважають, що АМ, вірогідно, загалом має більший вплив на ріст і розвиток рослин за посухи, ніж за оптимальної вологості [76].

Хоча мікоризний симбіоз у багатьох випадках має переваги для продуктивності рослин як на неродючих ґрунтах, так і в умовах посухи, підвищене надходження поживних речовин і води внаслідок його формування має певну метаболічну “вартість” [91]. Показано, що залежно від виду рослини і гриба, віку рослини і стадії розвитку симбіозу, він може спожити від 2 до 20 % утворених продуктів фотосинтезу [46, 32]. При цьому витрати на підтримання мікоризного симбіозу, як правило, залежать від родючості ґрунту, його температури і вологості, вмісту CO_2 в атмосфері, інтенсивності світла та інших чинників [32]. Асимільований рослиною вуглець, що споживається АМ грибом, не може бути використаний на потреби рослини-господаря. Для того, щоб мікоризна асоціація була вигідною для рослини, такі витрати вуглецю повинні перекирватися за рахунок збільшеного фотосинтезу. Підвищене поглинання мікоризою поживних елементів (наприклад, фосфору) має збільшувати інтенсивність фотосинтезу, компенсуючи таким чином, рослині вуглець, використаний АМ грибами. В умовах обмеженої доступності поживних елементів, коли спостерігається пригнічення фотосинтезу і росту, рослині набагато вигідніше збільшувати поглинальну поверхню за рахунок утворення гіф, діаметр яких складає 2-20 мкм, порівняно з тонкими коренями, діаметр яких приблизно 200 мкм, при цьому довжина гіф, сформованих з використанням одного й того самого ресурсу, може бути навіть у 100 разів більшою, ніж коренів [55]. Утворені гіфи дозволяють долати зону дефіциту поживних елементів і збільшувати їх поглинання.

У той же час за оптимальних рівнів фосфору корені ефективно поглинають його і підтримання мікоризи в таких умовах не завжди є доцільним. На родючих ґрунтах сільськогосподарського призначення колонізація АМ грибами може навіть зменшити продуктивність культур, оскільки витрати сполук вуглецю, пов'язані з такою колонізацією, в цих випадках перевищують їх приріст, зумовлений утворенням симбіозу [75, 91]. Чистий прибуток (якщо не враховувати додаткові вигоди, наприклад,

поліпшену структуру ґрунту) від колонізації АМ грибами залежить від переваг, пов'язаних із добуванням поживних речовин і води, кількість яких є обмеженою, порівняно з метаболічними витратами, необхідними для підтримання грибного симбіонта [24, 91]. Для того, щоб збільшити ріст і продуктивність рослин в умовах посухи, АМ симбіоз повинен, з одного боку, приводити до позитивного чистого балансу вуглецю, коли АМ-опосередкований приріст утворення фотоасимілятів рослини-господаря переважає потребу АМ грибів у вуглеводах, які постачає рослина, і, з іншого боку, бути мінімізованим, коли вода і поживні речовини не лімітовані, з метою скорочення зайвого споживання вуглеводів.

АМ гриби часто змінюють інтенсивність надходження і випаровування води рослинами. Один із первинних ефектів мікоризного симбіозу включає зміни продишової провідності (g_s) і транспірації (T), з T і g_s зазвичай вищими впродовж посухи у мікоризованих рослин порівняно з немікоризованими [19, 30]. Іноді АМ гриби також пригальмовують зменшення листкового водного потенціалу (Ψ_w) протягом періодів посухи і прискорюють повернення до контрольних рівнів при покращенні водозабезпечення [19].

Кореневі системи інокульованих АМ грибами рослин часто швидше підсушують ґрунти, ніж кореневі системи немікоризованих рослин. Вірогідно, такий ефект є результатом більшої поверхні випаровування завдяки зростанню маси надземної частини або більшої площі поглинальної поверхні внаслідок формування обширнішої кореневої системи у мікоризованих рослин порівняно з немікоризованими [30]. Хоча у випадку, коли інокульовані і неінокульовані АМ грибами рослини мали однакові розміри, перші все ж підсушували ґрунт швидше [31]. Цей ефект також може бути результатом “прилипання” гіф до частинок ґрунту і поліпшеного контакту з ґрунтовим розчином [19] та доступу гіф до простору пор, які є недоступними для коренів і корневих волосків [84, 70], що забезпечує поглинання води міцелієм для підтримання фізіологічної активності впродовж дії водного стресу [76].

Мікоризний симбіоз також впливає на метаболізм рослини, передусім на розподіл вуглецю і концентрацію метаболітів у тканинах як пагонів, так і коренів. Зокрема, колонізація АМ грибами підвищує концентрацію розчинних вуглеводів і хлорофілу, при цьому збільшений вміст вуглеводів є результатом підвищеної фотосинтетичної активності. У колонізованих рослин часто за

посухи зростає або зменшується накопичення амінокислот і азотних сполук [19] і спостерігається більша активність ферментів, зокрема, супероксиддисмутази [72, 89].

У результаті досліджень мікоризного симбіозу з багатьма видами рослин були запропоновані різні механізми з метою пояснення впливу загальних ефектів колонізації АМ грибами на посухостійкість і в цілому на водний режим рослин [19]. Найбільш зрозумілий механізм пов'язаний з дією АМ грибів на ріст рослин, оскільки мікоризний симбіоз загалом приводить до більшої маси рослин і зміни співвідношення окремих органів (наприклад, маси кореня до надземної частини і довжини коренів до листової поверхні). Зумовлене посухою зневоднення тканин не так сильно проявляється у колонізованих АМ грибами рослин, коренева система яких глибше проникає в ґрунт і є більш розпростертою. Мікоризний симбіоз може змінювати водний режим господаря, оскільки в будь-якому випадку розмір рослини і швидкість її розвитку впливають на нього. Хоча цей вплив видається простим і, можливо, фізіологічно прозаїчним, він може мати важливе значення з точки зору екології і сільського господарства через дію на укорінення, потужність і продуктивність рослин та їх здатність виживати в умовах обмеженого водопостачання [19]. Численні дослідження впливу мікоризного симбіозу на водний режим рослин дозволили дійти висновку, що в цілому підвищення посухостійкості мікоризованих рослин є результатом поліпшеного фосфорного живлення [64]. Подальше вивчення, як обговорюється Оге [19], виявило існування інших механізмів, які або лише частково корелювали, або не пов'язані з живленням рослин чи їх розміром [20]. Один із запропонованих механізмів стосується передусім дії колонізації АМ грибами на інтенсивність поглинання води і, крім того, включає зміни параметрів газообміну рослини і обводнення листків. Інші механізми включають зміни водної провідності (наприклад, збільшення розміру провідних тканин) рослини, водного режиму ґрунту (зокрема, підвищену стабільність ґрунтових агрегатів, більшу кількість доступної води ґрунту), градієнти Ψ_w ґрунт-корінь (наприклад, збільшене підсушування ґрунту), компоненти Ψ_w рослини (зокрема, зміни співвідношення g_s і Ψ_w листка) і концентрації цитокініну та індолілоцтової кислоти. Втім, індуковані АМ зміни у водному режимі можуть бути зумовлені не одним, а багатьма механізмами в їх складній взаємодії [19, 76].

У літературі є багато свідчень про те, що колонізація АМ грибами збільшує посухостійкість як пшениці, так і інших видів рослин, однак більшість із цих експериментів були здійснені у контрольованих умовах (в закритому ґрунті). В досліджах [14], проведених у польових умовах з рослинами пшениці двох сортів, показано, що як за посухи, так і за оптимального зволоження інокуляція рослин АМ грибами поліпшувала ріст надземної маси та зернову продуктивність культури. Мікоризовані рослини характеризувалися більшою концентрацією фосфору і заліза у пагонах. При цьому незалежно від вмісту вологи у ґрунті дія інокуляції АМ грибом *Glomus etunicatum* Becker, Gerd. на вищезгадані показники була ефективнішою порівняно з *Glomus mosseae* (Nicolson, Gerd.) Gerd., Trappe. Колонізація коренів рослин грибом *Glomus etunicatum* за обох рівнів зволоження ґрунту була вищою, ніж *Glomus mosseae*.

Загалом же стійкість рослин до посухи відрізняється залежно від ізоляту АМ гриба, з яким асоційовані рослини. В дослідженнях [72], проведених з рослинами салата-латука (*Lactuca sativa* L. cv. Romana), вивчали здатність 7 видів АМ грибів, що належать до роду *Glomus*, до підвищення посухостійкості рослин. У порядку зменшення дії на стійкість рослин до посухи гриби можна розмістити у такій послідовності: *Glomus deserticola* > *Glomus fasciculatum* > *Glomus mosseae* > *Glomus etunicatum* > *Glomus intraradices* > *Glomus caledonium* > *Glomus occultum*. У цьому порівняльному досліді мікоризні гриби чинили значний вплив на ріст рослин, поглинання поживних елементів, інтенсивність вуглекислотного газообміну, ефективність використання води, транспірацію, продишову провідність, акумуляцію проліну як в умовах доброго водопостачання, так і за посухи. Здатність ізолятів АМ грибів ефективно підтримувати ріст рослин в умовах недостатнього водопостачання пов'язана з вищими коефіцієнтами транспірації, рівнями листової провідності і вмістом проліну, азоту і фосфору. Більша ефективність *G. deserticola* Trappe, Bloss, Menge у поліпшенні толерантності до водного дефіциту була пов'язана з найнижчим рівнем пригнічення росту (9 %) в стресових умовах. У той же час інтенсивність росту рослин, колонізованих *G. occultum* Walker, зменшувалася на 70 % після періоду прогресуючого стресу, викликаного посухою. В цілому, відмінності у протекторній дії ізолятів АМ грибів не були пов'язані з колонізуючою здатністю.

Разом з тим, *G. deserticola* був найефективнішим і виявляв найвищий рівень мікоризної колонізації поряд із найбільшою стимуляцією фізіологічних процесів.

При порівнянні дії 4 штамів АМ грибів (двох автохтонних штамів *Glomus intraradices* Schenck, Smith і *Glomus mosseae* (Nicolson, Gerd.) Gerd., Trappe, ймовірно, толерантних до посухи, і двох алохтонних, вірогідно, чутливих до її дії) на адаптовані до посухи рослини лаванди (*Lavandula spica* L.) встановлено, що за умов посухи автохтонні штами АМ грибів сприяли зростанню маси рослин, особливо коренів, ефективнішому поглинанню азоту і калію порівняно з алохтонними штамми [61]. Низький рівень акумуляції в клітинах рослин, колонізованих автохтонними штамми АМ грибів, глутатіону і аскорбату, які відіграють важливу роль у захисті рослин за водного дефіциту, свідчив про високу їх посухостійкість.

У літературі є дані про те, що зумовлене формуванням мікоризного симбіозу підвищення посухостійкості відбувається за рахунок як запобігання зневодненню, так і підвищення стійкості до зневоднення [16, 37]. У більшості експериментів показано, що у разі позитивного впливу симбіозу на посухостійкість рослини-господаря, його дія відбувається саме через запобігання зневодненню [19], що, як правило, асоціюється з посиленням росту і, вірогідно, пов'язане з кращим надходженням фосфору та інших поживних елементів. Однак дія АМ грибів на рослини за посухи залишається непередбачуваною, особливо на ґрунтах із адекватним вмістом фосфору. Вплив мікоризи на гідратацію тканин і газообмін листків, ймовірно, визначається багатьма факторами, в тому числі й симбіонтом. У цілому ж використання АМ грибів для підвищення стійкості рослин до дії несприятливих чинників довкілля, і зокрема посухи, є перспективним, але дослідження щодо надійного відтворення цих ефектів арбускулярних мікориз у практиці сільськогосподарського виробництва ще тривають.

Чо та співавт. [36] провели серію експериментів з метою встановлення, чи зумовлений вплив мікоризного симбіозу на посухостійкість його дією на солестійкість рослин, оскільки за посухи відбувається концентрування солей у ґрунтового розчині. Результати досліджень свідчили, що АМ гриби можуть змінювати посухостійкість рослин сорго, однак ідея про те, що АМ-індукована солестійкість могла б допомогти пояснити, чому мікоризовані

рослини можуть бути пластичнішими щодо дії посухи, ніж немікоризовані, не набула значної підтримки.

Дія АМ симбіозу на поглинання елементів в умовах засолення і солестійкість рослин

АМ симбіоз часто збільшує пластичність рослин-господарів до дії засолення, можливо, навіть більш рівномірно, ніж до посухи. Так, ріст рослин на засолених ґрунтах збільшувався за інокуляції *Glomus spp.*, при цьому вони в надземній частині мали більший вміст фосфору і менший – натрію порівняно з неінокульованим контролем [43, 65]. Колонізація АМ грибами підвищувала солестійкість кукурудзи [40], квасолі золотистої [52], конюшини [28], у яких дія АМ корелювала з поліпшеною осморегуляцією і накопиченням проліну. АМ також збільшувала стійкість до NaCl томатів залежно від солечутливості виду [13, 15]. Зростання солестійкості зазвичай поєднувалося зі збільшенням надходження фосфору і посиленням росту рослин, хоча за дії NaCl двоє із трьох протестованих АМ грибів були здатні захистити рослини огірка порівняно з немікоризованими рослинами такого ж розміру [69]. Люцерна також була більшою мірою захищена від дії засолення АМ симбіозом порівняно з додатковим внесенням фосфору [22]. В той же час показано, що індуковане деякими АМ грибами поліпшення стійкості до NaCl рослин салату не було зумовлене живленням [72].

Загалом же дія АМ грибів на рослини в умовах засолення може проявлятися через вплив на надходження елементів живлення, а також на перебіг фізіологічних та біохімічних процесів. Мікоризовані рослини, як правило, мають більший вміст фосфору завдяки тому, що гіфи, які виходять із кореня і розгалужуються в ґрунті, охоплюють більший об'єм ґрунту, ніж немікоризовані рослини [71]. За даними Шокрі, Мааді [81], зі зростанням рівня засолення концентрація фосфору в надземній частині конюшини *Trifolium alexandrinum* L. у мікоризованих і немікоризованих рослин зменшувалась, але вміст даного елемента у мікоризованих рослин майже в 1,7 раза був вищим, ніж за відсутності мікоризації. Поліпшення фосфорного живлення рослин за інокуляції АМ грибами може збільшувати інтенсивність їх росту, підвищувати продукування антиоксидантів, сприяти кращому бульбочкоутворенню та фіксації азоту у бобових [12, 40, 42]. Збільшене поглинан-

ня фосфору рослинами в умовах засолення може послаблювати негативний ефект іонів натрію і хлору через підтримання цілісності вакуолярної мембрани, що полегшує компартментацію у вакуолі та селективне поглинання іонів і перешкоджає включенню токсичних іонів у метаболічні шляхи [34].

В умовах засолення мікоризний симбіоз сприяє кращій асиміляції азоту рослинами. Це має важливе значення, оскільки засолення негативно впливає на поглинання NO_3^- , його відновлення та білковий синтез [18, 41]. Показано, що нітрат поглинається зовнішнім міцелієм і відновлюється за участю нітратредуктази, локалізованої в клітинах, що містять арбускули [53], та глутамін-синтетазного-глутаматсинтетазного шляху з утворенням аргініну. Аргінін, у свою чергу, транспортується від зовнішнього до внутрішнього міцелію, де катаболізується з утворенням, зокрема, амонію. Механізм надходження азоту від гриба до рослини поки точно не встановлений, можливо, у цьому процесі задіяні переносники амонію [45].

В літературі наявні дані про те, що в умовах засолення утворення мікоризного симбіозу може збільшувати поглинання іонів калію [12, 43, 80, 92]. Це сприяє зменшенню надходження іонів натрію до рослини і відновленню порушеного співвідношення між калієм і натрієм. Результати деяких досліджень свідчать про те, що АМ гриби іноді збільшують поглинання натрію [17], тоді як в інших отримано зменшення його надходження до мікоризованих рослин [38, 80, 92] чи однакові рівні у мікоризованих і немікоризованих рослин [40]. Проте слід відмітити, що за надто високих рівнів засолення може проявлятися токсичний ефект іонів натрію на розвиток АМ грибів [43], внаслідок чого буферна дія останніх на поглинання цього елемента стає менш вираженою. Поглинання фосфору мікоризованими рослинами за надмірних рівнів засолення також може зменшуватися.

Стосовно іонів хлору, який у високих концентраціях є токсичним для рослин, деякі дослідники вказують, що мікориза може обмежувати його поглинання [90], проте зустрічаються й протилежні дані про підвищення його накопичення в мікоризованих рослинах [33, 47]. В умовах засолення мікориза діє на поглинання інших елементів (кальцію, магнію, цинку, міді) [13, 39, 43, 80, 93].

Мікориза може впливати на цілісність мембран, про що,

зокрема, свідчать вища концентрація електролітів у коренях інокульованих АМ грибами рослин і нижчий рівень їх виходу [40, 42, 54]. В умовах засолення вищі рівні розчинних цукрів і електролітів у мікоризованих рослинах можуть забезпечувати більшу водоутримувальну здатність клітин. Це має важливе значення, оскільки сольовий стрес завжди супроводжується осмотичним. Взагалі ж багатьма дослідженнями показано, що за високої концентрації солей АМ гриби підвищують накопичення в рослинах проліну [52, 80], який має поліфункціональний протекторний ефект [7], причому його акумуляція відбувається більшою мірою в коренях, ніж у листках, хоча щодо дії мікоризного симбіозу на цей показник зустрічаються й протилежні дані [67]. При засоленні колонізація АМ грибами значно збільшує вміст гліцинбетаїну [11], концентрацію вільних поліамінів у рослинах [77], які також відіграють протекторну роль [5]. За дії сольового стресу позитивний вплив підвищеного вмісту багатьох із цих сполук може виявлятися не лише внаслідок участі в осморегуляції, а й через їх антиоксидантну активність. Мікоризний симбіоз може послаблювати негативну дію солей на рослини шляхом збільшення активності антиоксидантних ферментів [12, 49, 90].

Наведені дані свідчать про те, що АМ гриби можуть чинити позитивний ефект на ріст і продуктивність рослин в умовах посухи і засолення. Протекторну дію мікоризації за несприятливих умов пов'язують з більшим поглинанням фосфору, азоту, калію, кальцію, магнію та мікроелементів, інтенсивнішим ростом рослин, накопиченням антиоксидантів і зменшенням оксидативного стресу, позитивним впливом на водний режим і осморегуляцію. Це свідчить про перспективність використання АМ грибів для підвищення стійкості рослин до засолення і посухи, проте необхідно проводити подальші дослідження для уточнення механізмів дії мікоризи та надійного відтворення цих ефектів у практиці сільськогосподарського виробництва.

1. Крипка А.В. Молекулярные и клеточные аспекты развития арбускулярных микоризных симбиозов и их значение в жизнедеятельности растений /Крипка А.В., Сорочинский Б.В., Гродзинский Д.М. //Цитология и генетика. – 2002. – № 4. – С. 72-81.

2. Гуральчук Ж.З. Роль арбускулярных микориз в питании растений и устойчивости к тяжелым металлам /Гуральчук Ж.З. //Физиол. и биохим.

культ. раст. – 2004. – Т. 36, № 3. – С. 217-228.

3. Гуральчук Ж.З. Фітотоксичність важких металів та стійкість рослин до їх дії /Ж.З. Гуральчук. – К. : Логос, 2006. – 208 с.

4. Жук О.І. Кінетика ростових процесів пшениці і кукурудзи в умовах водного та високотемпературного стресів : автореф. дис ... д-ра біол. наук /О.І. Жук. – К., 2004. – 38 с.

5. Кузнецов В.В. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция /Кузнецов В.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. // Физиол. раст. – 2006. – Т. 53. – С. 658-684.

6. Чайковська Л.О. Роль біофосфору в підвищенні продуктивності рослин /Чайковська Л.О., Патики В.П. //Вісник аграрної науки. – 2000. – № 9. – С. 21-23.

7. Сравнительный анализ функционирования защитных систем у представителей галофитной и гликофитной флоры в условиях прогрессирующего засоления /[Радюкина Н.Л., Карташов А.В., Иванов Ю.В. та ін.] //Физиол. раст. – 2007. – Т. 54, № 6. – С. 902-912.

8. Соколовська-Сергієнко О.Г. Особливості реакції фотосинтетичного апарату контрастних за посухостійкістю сортів озимої пшениці на ґрунтову посуху /Соколовська-Сергієнко О.Г., Стасик О.О. //Вісник Укр. тов. генетиків і селекціонерів. – 2008. – Т. 6, № 1. – С. 137-144.

9. Чайковська Л.О. Вплив везикулярно-арбускулярної мікоризи на засвоєння важкорозчинних фосфатів рослинами /Чайковська Л.О. //Агроекол. і біотехнол. – 2000. – Вип. 4. – С. 134-136.

10. Шматько И.Г. Устойчивость растений к водному и температурному стрессу /И.Г. Шматько, И.А. Григорюк, О.Е. Шведова. – К.: Наук. думка, 1989. – 221 с.

11. Al-Garni S.M.S. Increasing NaCl-salt tolerance of a halophytic plant *Phragmites australis* by mycorrhizal symbiosis /Al-Garni S.M.S. //Amer.-Euras. J. Agricult. Environ. Sci. – 2006. – Vol. 1. – P. 119-126.

12. Antioxidant enzyme activities in shoots from three mycorrhizal shrub species afforested in a degraded semi-arid soil /[Alguacil M.M., Hernandez J.A., Caravaca F. et al.] //Physiol. Plantarum. – 2003. – Vol. 118. – P. 562-570.

13. Al-Karaki G.N. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress /Al-Karaki G.N. //Mycorrhiza. – 2000. – Vol. 10. – P. 51-54.

14. Al-Karaki G.N. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and drought stress on growth and nutrient uptake of two wheat genotypes differing in drought resistance /Al-Karaki G.N., Al-Raddad A. //Mycorrhiza. – 1997. – Vol. 7. – P. 83-88.

15. Al-Karaki G.N. Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress

/Al-Karaki G.N., Hammad R., Rusan M. //Mycorrhiza. – 2001. – Vol. 11. – P. 43-47.

16. Allen M.F. Effects of two species of VA mycorrhizal fungi on drought tolerance of winter wheat /Allen M.F., Boosalis M.G. //New Phytol. – 1983. – Vol. 93. – P. 67-76.

17. Allen E.B. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels /Allen E.B., Cunningham G.L. //New Phytol. – 1983. – Vol. 93. – P. 227-236.

18. Aslam M. Early effects of salinity on nitrate assimilation in barley seedlings /Aslam M., Huffaker R.C., Rais D.W. //Plant Physiol. – 1984. – Vol. 76. – P. 321-325.

19. Augé R.M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis /Augé R.M. //Mycorrhiza. – 2001. – Vol. 11. – P. 3-42.

20. Nonhydraulic signaling of soil drying in mycorrhizal maize /Augé R.M., Duan X., Ebel R.C., Stodola A.J. //Planta. – 1994. – Vol. 193. – P. 74-82.

21. Partitioning mycorrhizal influence on water relations of *Phaseolus vulgaris* into soil and plant components /[Augé R.M., Sylvia D.M., Park S. et al.] // Can. J. Bot. – 2004. – Vol. 82. – P. 503-514.

22. Azcon R. Influence of arbuscular mycorrhizae and phosphorus fertilization on growth, nodulation and N₂ (N-15) in *Medicago sativa* at four salinity levels /Azcon R., El-Atrash F. //Biol. Fertil. Soils. – 1997. – Vol. 24. – P. 81-86.

23. Azcon R. Physiological and nutritional responses by *Lactuca sativa* L. to nitrogen sources and mycorrhizal fungi under drought conditions / Azcon R., Gomez M., Tobar R. //Biol. Fertil. Soils. – 1996. – Vol. 22. – P. 156-161.

24. Azcon-Aguilar C. Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis /Azcon-Aguilar C., Bago B. //Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems /Gianinazzi S., Schuepp H. (Eds.). – Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag, 1994. – P. 47-60.

25. Banziger M. Breeding for drought and nitrogen stress tolerance in maize: from theory to practice /Banziger M., Edmeades G.O., Beck D., M. Bellon. – Mexico D.F.: CIMMYT, 2000. – Режим доступа: [http://www.cimmyt.org/Research/Maize/map/guides tools/Bred-Droug/Maize/BredDroug.htm](http://www.cimmyt.org/Research/Maize/map/guides%20tools/Bred-Droug/Maize/BredDroug.htm)

26. Barea J.M. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant system /Barea J.M., Jeffries P. //Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology /Varma A., Hock B. (Eds.). – Springer-Verlag, Heidelberg, 1995. – P. 521-559.

27. Barea J.M. Manejo de las propiedades biológicas del suelo

/Barea J.M., Olivares J. //Agricultura sostenible /Jimenez-Díaz R., Lamo de Espinosa R. (Eds.). – Madrid : Editorial Mundi Prensa, 1998. – P. 173-193.

28. Ben Khaled L. Physiological and biochemical responses to salt stress of mycorrhized and/or nodulated clover seedlings (*Trifolium alexandrinum* L.) /Ben Khaled L., Gomez A.M., Ouarraqi E.M., Oihabi A. //Agronomie. – 2003. – Vol. 23. – P. 571-580.

29. Bethlenfalvay G.J. Arbuscular mycorrhizas and agroecosystem stability /Bethlenfalvay G.J., Schuepp H. //Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems /Gianinazzi S., Schuepp H. (Eds.). – Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag, 1994. – P. 117-131.

30. Boomsma Ch.R. Maize drought tolerance: potential improvements through arbuscular mycorrhizal symbiosis? /Boomsma Ch.R., Vyn T.J. //Field Crop Res. – 2008. – Vol. 108. – P. 14-31.

31. Bryla D.R. The influence of the mycorrhiza *Glomus etunicatum* on drought acclimation in sunflower and wheat /Bryla D.R., Duniway J.M. //Physiol. Plant. – 1998. – Vol. 104. – P. 87-96.

32. Bryla D.R. Respiratory costs of mycorrhizal associations /Bryla D.R., Eissenstat D.M. //Plant respiration: from cell to ecosystem. Advances in Photosynthesis and Respiration /Lambers H., Ribas-Carbo M. (Eds.). – Dordrecht, The Netherlands : Springer, 2005. – Vol. 18. – P. 207-224.

33. Bulwada J.G. Increased uptake of chloride and bromide by plants infected with vesicular-arbuscular mycorrhizas /Bulwada J.G., Stribley D.P., Tinker P.B. //New Phytol. – 1983. – Vol. 93. – P. 217-225.

34. Cantrell I.C. Preinoculation of lettuce and onion with VA mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity /Cantrell I.C., Linderman R.G. //Plant and Soil. – 2001. – Vol. 233. – P. 269-281.

35. Cardoso I.M. Mycorrhizas and tropical soil fertility /Cardoso I.M., Kuyper T.W. //Agric. Ecosyst. Environ. – 2006. – Vol. 116. – P. 72-84.

36. Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses /[Cho K., Tolera H., Leeb J. et al.] //J. Plant Physiol. – 2006. – Vol. 163. – P. 517-528.

37. Davies F.T. Drought resistance of mycorrhizal pepper plants independent of leaf P-concentration – response in gas exchange and water relations /Davies F.T., Potter J.R., Linderman R.G. //Physiol Plant. – 1993. – Vol. 87. – P. 45-53.

38. Dixon R.K. Inoculation of *Leucaena* and *Prosopis* seedlings with *Glomus* and *Rhizobium* species in saline soil: rhizosphere relations and seedlings growth /Dixon R.K., Garg V.K., Rao M.V. //Arid Soil Research and Rehabilitation. – 1993. – Vol. 7. – P. 133-144.

39. Evelin H. Arbuscular mycorrhizal fungi in alleviation of salt stress: a review /Evelin H., Kapoor R., Giri B. //An. Bot. – 2009. – Vol. 104. – P. 1263-1280.

40. Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots / [Feng G., Zhang F.S., Li X.L. et al.] //Mycorrhiza. – 2002. – Vol. 12. – P. 185-190.
41. Pea response to saline stress is affected by the source of nitrogen nutrition (ammonium or nitrate) / [Frechill S., Lasa B., Ibarretxe L. et al.] // Plant Growth Regulators. – 2001. – Vol. 35. – P. 171-179.
42. Garg N. Effect of arbuscular mycorrhizal inoculation of salt-induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (pigeonpea) /Garg N., Manchanda G. //J. Plant Growth Regulators. – 2008. – Vol. 27. – P. 115-124.
43. Giri B. Improved tolerance of *Acacia nilotica* to salt stress by arbuscular mycorrhiza, *Glomus fasciculatum*, may be partly related to elevated K⁺/Na⁺ ratios in root and shoot tissues /Giri B., Kapoor R., Mukerji K.G. //Microb. Ecol. – 2007. – Vol. 54. – P. 753-760.
44. Giri B. Mycorrhizal inoculant alleviates salt stress in *Sesbania aegyptiaca* and *Sesbania grandiflora* under field conditions: evidence for reduced sodium and improved magnesium uptake /Giri B., Mukerji K.G. //Mycorrhiza. – 2004. – Vol. 14. – P. 307-312.
45. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis / [Govindarajulu M., Pfeffer P.E., Jin H.R. et al.] //Nature. – 2005. – Vol. 435. – P. 819-823.
46. Graham J.H. Assessing costs of arbuscular mycorrhizal symbiosis in agroecosystems /Graham J.H. //Current Advances in Mycorrhizal Research /Podila G.K., Douds Jr.D.D. (Eds.). – St. Paul, MN: APS Press, 2000. – P. 127-140.
47. Graham J.H. Influence of vesicular arbuscular mycorrhiza on the hydraulic conductivity of roots of two Citrus rootstocks /Graham J.H., Syversten J.P. //New Phytol. – 1984. – Vol. 97. – P. 277-284.
48. Gutierrez R. Stomatal conductance in successive selection cycles of the drought tolerant maize population ‘Tux-penosequia’ /Gutierrez R., San Miguel M.Ch., Larque-Saavedra R.A. //Developing Drought and Low-N Tolerant Maize /Edmeades G.O., Banziger M., Mickelson H.R., Pena-Valdivia C.B. (Eds.). – Mexico : CIMMYT, El Batan, 1997. – P. 212-215.
49. Salinity effects on antioxidant enzymes in mulberry cultivar /Harisnaut P., Poonsopa D., Roengmongkol K., Charoensataporn R. //Science Asia. – 2003. – Vol. 29. – P. 109-113.
50. Hubel F. In-situ determination of the P-relations around the primary roots of maize with respect to inorganic and phytate-P /Hubel F., Beck E. //Plant Soil. – 1993. – Vol. 157. – P. 1-9.
51. Jakobsen I. External hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Trifolium subterraneum* L. 1. Spread of hyphae and phosphorus inflow into roots /Jakobsen I., Abbott L.K., Robson A.D. //New Phytol. – 1992. – Vol. 120. – P. 371-380.

52. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on metabolism of moong plants under NaCl salinity /[Jindal V., Atwal A., Sekhon B.S. et al.] //Plant Physiol. Biochem. – 1993. – Vol. 31. – P. 475-481.

53. Kaldorf M. Expression of maize and fungal nitrate reductase in arbuscular mycorrhiza /Kaldorf M., Schemelzer E., Bothe H. //Molecular Plant–Microbe Interactions. – 1998. – Vol. 11. – P. 439-448.

54. The influence of arbuscular mycorrhizal colonization on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity /[Kaya C., Ashraf M., Sonmez O. et al.] //Sci. Horticult. – 2009. – Vol. 121. – P. 1-6.

55. Kothamasi D. Arbuscular mycorrhizae in plant survival strategies /Kothamasi D., Kuhad R.C.H., Babu C.R. //Tropical Ecology. – 2001. – Vol. 42, № 1. – P. 1-13.

56. Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels /[Liu A., Hamel C., Hamilton R.I. et al.] //Mycorrhiza. – 2000. – Vol. 9. – P. 331-336.

57. Liu A. Mycorrhizae formation and nutrient uptake of new corn (*Zea mays* L.) hybrids with extreme canopy and leaf architecture as influenced by soil N and P levels /Liu A., Hamel C., Hamilton R.I., Smith D.L. //Plant Soil. – 2000. – Vol. 221. – P. 157-166.

58. Liu A. Soil nutrient and water providers: how arbuscular mycorrhizal mycelia support plant performance in a resource-limited world /Liu A., Plenchette C., Hamel C. //Mycorrhizae in Crop Production /Hamel C., Plenchette C. (Eds.). – Binghamton, NY: Haworth Food & Agricultural Products Press, 2007. – P. 37-66.

59. Marschner H. Mineral nutrition of higher plants /H. Marschner. – San Diego: Academic Press, 1995. – 485 p.

60. Marschner H. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis /Marschner H., Dell B. //Plant Soil. – 1994. – Vol. 159. – P. 89-102.

61. Drought tolerance and antioxidant activities in Lavender plants colonized by native drought-tolerant or drought-sensitive *Glomus* species /Marulanda A., Porcel R., Barea J.M., Azcon R. //Microbial Ecology. – 1994. – Vol. 54, № 3. – P. 543-552.

62. Miller M.H. Arbuscular mycorrhizae and the phosphorus nutrition of maize: a review of Guelph studies /Miller M.H. //Can. J. Plant Sci. – 2000. – Vol. 80. – P. 47-52.

63. Miller R.M. Mycorrhizal fungi influence soil structure /Miller R.M., Jastrow J.D. //Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function /Kapulnik Y., Douds Jr.D.D. (Eds.). – Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000. – P. 3-18.

64. Nelsen C.E. Increased drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition /Nelsen C.E., Safir G.R. //Planta.

– 1982. – Vol. 154. – P. 407-413.

65. Pfeiffer C.M. Growth and nutrition of guayule (*Parthenium argentatum*) in a saline soil as influenced by vesicular-arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization /Pfeiffer C.M., Bloss H.E. //New Phytol. – 1987. – Vol. 108. – P. 315-321.

66. Picone C. Managing mycorrhizae for sustainable agriculture in the tropics /Picone C. //Tropical Agroecosystems /Vandermeer J.H. (Ed.). – Boca Raton, FL: CRC Press, 2003. – P. 95-132.

67. Rabie G.H. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress /Rabie G.H., Almadini A.M. //African J. Biotechnol. – 2005. – Vol. 4. – P. 210-222.

68. Rillig M.C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin and soil aggregation /Rillig M.C. //Can. J. Soil Sci. – 2004. – Vol. 84. – P. 355-363.

69. Rosendahl C.N. Influence of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) on the response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) to salt stress /Rosendahl C.N., Rosendahl S. //Environ. Exp. Bot. – 1991. – Vol. 31. – P. 313-318.

70. Ruiz-Lozano J.M. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and alleviation of osmotic stress. New perspectives for molecular studies /Ruiz-Lozano J.M. //Mycorrhiza. – 2003. – Vol. 13. – P. 309-317.

71. Ruiz-Lozano J.M. Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus* sp from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity /Ruiz-Lozano J.M., Azcon R. //Mycorrhiza. – 2000. – Vol. 10. – P. 137-143.

72. Ruiz-Lozano J.M. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants /Ruiz-Lozano J.M., Azcon R., Gomez M. //Physiol. Plant. – 1996. – Vol. 98. – P. 767-772.

73. Ruiz-Lozano J.M. Effects of arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species on drought tolerance: physiological and nutritional plant responses /Ruiz-Lozano J.M., Azcon R., Gomez M. //Appl. Environ. Microbiol. – 1995. – Vol. 61, № 2. – P. 456-460.

74. Ruiz-Lozano J.M. Superoxide dismutase activity in arbuscular mycorrhizal *Lactuca sativa* plants subjected to drought stress /Ruiz-Lozano J.M., Azcon R., Palma J.M. //New Phytol. – 1996. – Vol. 134. – P. 327-333.

75. Ryan M.H. Is there a role for arbuscular mycorrhizal fungi in production agriculture? /Ryan M.H., Graham J.H. //Plant Soil. – 2002. – Vol. 244. – P. 263-271.

76. Sanchez-Diaz M. Water relations and alleviation of drought stress in mycorrhizal plants /Sanchez-Diaz M., Honrubia M. //Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems /Gianinazzi S., Schuepp H. (Eds.). – Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag, 1994. – P. 167-

77. Modulation of polyamine balance in *Lotus glaber* by salinity and arbuscular mycorrhiza /[Sannazzaro A.I., Echeverria M., Alberto E.O. et al.] //Plant Physiol. Biochem. – 2007. – Vol. 45. – P. 39-46.

78. Schussler J.R. Assimilate flux determines kernel set at low water potential in maize /Schussler J.R., Westgate M.E. //Crop Sci. – 1995. – Vol. 35. – P. 1074-1080.

79. Setter T.L. Role of the phytohormone ABA in drought tolerance: potential utility as a selection tool /Setter T.L. //Developing Drought and Low-Tolerant Maize /Edmeades G.O., Banziger M., Mickelson H.R., Pena-Valdivia C.B. (Eds.). – Mexico: CIMMYT, El Batan, 1997. – P. 142-150.

80. Sharifi M. Improved growth of salinity-stressed soybean after inoculation with pre-treated mycorrhizal fungi /Sharifi M., Ghorbanli M., Ebrahimzadeh H. //J. Plant Physiol. – 2007. – Vol. 164. – P. 1144-1151.

81. Shokri S. Effects of arbuscular mycorrhizal fungus on the mineral nutrition and yield of *Trifolium alexandrinum* plants under salinity stress /Shokri S., Maadi B. //J. Agronomy. – 2009. – Vol. 8. – P. 79-83.

82. Smith S.E. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plant irrespective of growth responses /Smith S.E., Smith F.A., Jakobsen I. //Plant Physiol. – 2003. – Vol. 133. – P. 16-20.

83. St-Arnaud M. Effects of the arbuscular mycorrhizal symbiosis on plant diseases and pests /St-Arnaud M., Vujanovic V. //Mycorrhizae in Crop Production /Hamel C., Plenchette C. (Eds.). – Binghamton, NY: Haworth Food & Agricultural Products Press, 2007. – P. 67-122.

84. Field response of maize to a VAM fungus and water management /[Sylvia D.E., Hammond L.C., Bennet J.M. et al.] //Agron. J. – 1993. – Vol. 85. – P. 193-198.

85. Tobar R.M. Improved nitrogen uptake and transport from ¹⁵N-labeled nitrate by external hyphae of arbuscular mycorrhizae under water-stressed conditions /Tobar R.M., Azcon R., Barea J.M. //New Phytol. – 1994. – Vol. 126. – P. 119-122.

86. Vance C.P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition. Plant nutrition in a world of declining renewable resources /Vance C.P. //Plant Physiol. – 2001. – Vol. 127. – P. 390-397.

87. Viets F.G. Water deficits and nutrient availability /Viets F.G. //Water deficits and plant growth /Kozlowski T.T. (Ed.). – NY: Academic Press, 1972. – Vol. 3. – P. 217-239.

88. Westgate M.E. Physiology of flowering in maize: identifying avenues to improve kernel set during drought /Westgate M.E. //Developing Drought and Low-N Tolerant Maize /Edmeades G.O., Banziger M., Mickelson H.R., Pena-Valdivia C.B. (Eds.). – Mexico: CIMMYT, El Batan, 1997. – P. 136-141.

89. Wu Qiangsheng Effect of arbuscular mycorrhiza on the drought tolerance of *Poncirus trifoliata* seedlings /Wu Qiangsheng, Xia Renxue, Hu Zhengjia //Frontiers of forestry in China. – 2006. – Vol. 1, № 1. – P. 100-104.

90. Changes in antioxidative enzymes and cell membrane osmosis in tomato colonized by arbuscular mycorrhizae under NaCl stress /Zhong Qun H., Chao Xing H., Zhibin Z. et al.]//Colloids and Surfaces B: Biointerfaces. – 2007. – Vol. 59. – P. 128-133.

91. Zhu J. Topsoil for aging and phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) /Zhu J., Kaeppler S.M., Lynch J.P. //Funct. Plant Biol. – 2005. – Vol. 32. – P. 749-762.

92. Zuccarini P. Effects of mycorrhizal colonization and fertilization on growth and photosynthesis of sweet basil under salt stress /Zuccarini P., Okurowska P. //J. Plant Nutrition. – 2008. – Vol. 31. – P. 497-513.

93. Yano-Melo A.M. Tolerance of mycorrhized banana (*Musa sp.* cv. Pacovan) plantlets to saline stress /Yano-Melo A.M., Saggin O.J., Maia L.C. //Agriculture, Ecosystems and Environments. – 2003. – Vol. 95. – P. 343-348.

ДЕЙСТВИЕ АРБУСКУЛЯРНЫХ МИКОРИЗ НА ПОСТУПЛЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГО- ПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ **Гуральчук Ж.З.**

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, г. Киев

Приведены современные данные о значении арбускулярного микоризного симбиоза для поступления в растения фосфора и других элементов минерального питания в оптимальных условиях и при действии стрессовых факторов (засухи и засоления). Обсуждается влияние микоризации на засухоустойчивость и солеустойчивость растений.

Ключевые слова: микориза, арбускулярные микоризные грибы, фосфор, азот, цинк, медь, марганец, железо, натрий, хлор, засуха, засоление.

EFFECT OF ARBUSCULAR MYCORRHIZA ON THE UPTAKE OF NUTRIENTS AND PLANT TOLERANCE TO UNFAVORABLE ENVIRONMENTAL FACTORS

Guralchuk Zh.Z.

Institute of Plant Physiology and Genetics, NAS of Ukraine, Kyiv

The modern information concerning the importance of arbuscular mycorrhizal symbiosis in phosphorus and other mineral nutrients uptake by plants both under optimal and stress conditions (drought and salinity) is presented. The influence of mycorrhiza on drought and salinity tolerance of plants are discussed.

Key words: *mycorrhiza, arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus, nitrogen, zinc, copper, manganese, iron, sodium, chloride, drought, salinity.*