

УДК 579.26:631.461.5

Є. П. Копилов, А. О. Жиденко

*Інститут сільськогосподарської мікробіології УААН, м. Київ  
Чернігівський державний педагогічний університет ім. Т. Г. Шевченка*

**ВПЛИВ ҐРУНТОВОГО САПРОФІТНОГО ГРИБА  
*CHAETOMIUM COCHLIODES* НА АСОЦІАТИВНУ СИСТЕМУ  
«*TRITICUM AESTIVUM – AZOSPIRILLUM BRASILENSE*»**

В умовах лабораторних і вегетаційних дослідів показана здатність ґрунтового сумчастого гриба *C. cochliodes* 3250 сприяти проникненню азотфіксувальних бактерій роду *Azospirillum* у внутрішні тканини коренів. При цьому формується ендofітна асоціація ярова пшениця – діазотрофи роду *Azospirillum* – ґрунтовий сапрофітний гриб *C. cochliodes* 3250, що дозволяє активізувати азотфіксацію в кореневій зоні ярої пшениці та біосинтетичні процеси в рослинах (підвищити глутамінсинтеазну активність, вміст хлорофілів у листках і продуктивність рослин).

Е. П. Копылов, А. А. Жиденко

*Інститут сільськогосподарської мікробіології УААН, г. Київ  
Чернігівський державний педагогічний університет ім. Т. Г. Шевченка*

**ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННОГО САПРОФИТНОГО ГРИБА  
*CHAETOMIUM COCHLIODES* НА АССОЦИАТИВНУ СИСТЕМУ  
«*TRITICUM AESTIVUM – AZOSPIRILLUM BRASILENSE*»**

В условиях лабораторных и вегетационных опытов показана способность почвенного сумчатого гриба *C. cochliodes* 3250 способствовать проникновению азотфиксирующих бактерий рода *Azospirillum* во внутренние ткани корней. При этом формируется эндофитная ассоциация: яровая пшеница – диазотрофы рода *Azospirillum* – почвенный сапрофитный гриб *C. cochliodes* 3250, что позволяет активизировать азотфиксацию в корневой зоне яровой пшеницы и биосинтетические процессы в растениях: повысить глутаминсинтетазную активность, содержание хлорофиллов в листьях и продуктивность растений.

Е. П. Копылов, А. А. Жиденко

*Institute of Agricultural Microbiology of Ukrainian Academy of Agrarian Science  
T. G. Shevchenko Chernigiv State Pedagogic University*

**INFLUENCE OF SOIL SAPROPHYTE FUNGUS  
*CHAETOMIUM COCHLIODES* ON ASSOCIATIVE SYSTEM  
" *TRITICUM AESTIVUM – AZOSPIRILLUM BRASILENSE* "**

In laboratory and vegetative experiments the ability of soil ascomycete *C. cochliodes* 3250 to promote the penetration of *Azospirillum* nitrogen-fixing bacteria into roots' inner tissues was shown. At the same time the endophytic association: spring wheat – *Azospirillum* nitrogen-fixing bacteria – soil saprophyte ascomycete *C. cochliodes* 3250 is forming. It allows activating the nitrogen fixation in the spring wheat roots zone and biosynthetic processes in plants, in particular: to raise glutamine synthetase activity, chlorophylls content in leaves and plants' productivity.

## Вступ

Проблема біологічної фіксації атмосферного азоту, незважаючи на майже столітню історію, залишається однією з найважливіших у біологічній науці. У 1970-х роках виявлено феномен підвищення рівня азотфіксувальної активності в кореневій зоні рослин, який одержав назву асоціативної азотфіксації. Дослідження з цього напрямку розпочалися з робіт J. Dobereiner [10], де висловлювалося припущення, що ріст і формування біомаси тропічних трав здійснюється за рахунок фіксації атмосферного азоту. У багатьох наступних дослідженнях показано, що азотфіксувальні бактерії легко вступають в асоціації з різними сільськогосподарськими культурами, в яких рослина-донор постачає діазотрофам доступні джерела вуглецю, фосфору та створює сприятливі умови для протікання процесу азотфіксації, при цьому сама споживає асимільований азот. Завдяки утворенню таких асоціацій діазотрофи краще пристосовуються до умов навколишнього середовища та мають переваги в живленні над іншими мікроорганізмами.

Найпривабливіше у практичному аспекті створення стійких асоціацій культурних рослин і діазотрофів, одержаних шляхом аналітичної селекції з агробіоценозів, що можна вважати одним із важливих заходів, спрямованих на збереження біологічного різноманіття та благополуччя довкілля. Використання азотфіксувальних мікроорганізмів як біоагентів мікробних препаратів набуває все більшого розмаху й у ряді країн їх виробництво поставлене на комерційну основу. Серед активних ризосферних діазотрофів, які заселяють кореневу зону рослин, існують і такі, що здатні до ендодіфітії, тобто вони за певних умов проникають у внутрішні рослинні тканини, не викликаючи при цьому, на відміну від фітопатогенних організмів, ознак захворювання. Серед ризосферних діазотрофів, здатних до ендодіфітії, найбільшою нітрогеназною активністю та позитивним впливом на ріст і розвиток рослин характеризуються бактерії роду *Azospirillum*. Але ще недостатньо вивченим є сам механізм проникнення бактерій-ендодіфітів і, зокрема, азоспірил, всередину рослинної клітини. Вважається, що азоспірили не мають достатньої пектолітичної та протеолітичної активності для проникнення у внутрішні тканини рослин [13]. Однак у лабораторному експерименті з озимою пшеницею вдалося показати, що за певних контрольованих умов під впливом рослини-живителя спостерігається збільшення пектолітичної активності азоспірил в 7–8, а протеолітичної активності в 10–11 разів [8]. На жаль, провести подібні спостереження в природних умовах не вдалося.

На нашу думку, проблема проникнення діазотрофів у внутрішні тканини рослин не повинна розглядатися окремо від здатності рослин у тих самих умовах утворювати мікоризу з ґрунтовими грибами. Адже саме гриби, проникаючи в корені рослин, можуть сприяти явищу ендодіфітії діазотрофів. На користь цієї думки свідчать численні літературні дані про мікоризацію бульбочок бобових рослин. Бобові рослини, які перебувають у симбіозі з бактеріями, одночасно здатні утворювати везикулярно-арбускулярну мікоризу, тобто для них характерний потрібний симбіоз: бобові рослини – бульбочкові бактерії – гриби арбускулярної мікоризи [9].

Деякі дослідники розглядають мікоризні гриби як векторні організми, які можуть сприяти проникненню бактерій у рослини [14], і навпаки, існують відомості про те, що бактерії, асоційовані зі спорами грибів, посилюють процес мікоризації коренів рослин [11].

Раніше нами було показано, що інтродукований у кореневу зону пшениці ярої ґрунтовий сумчастий гриб *S. cochliodes* 3250 активно розвивався на коренях культури та утворював плодові тіла на поверхні кореня та на корневих волосках, проникав у середину клітин ризодерми та корневих волосків, що свідчить про утворення ендодіфіт-

ної асоціації між *C. cochliodes* 3250 і рослинами пшениці. Той факт, що при цьому підвищувалась стійкість рослин до збудників корневих гнилей, збільшувалась концентрація хлорофілів *a* і *b* у листках і суттєво зростала урожайність культури, давав підставу вважати, що *C. cochliodes* 3250 вступає в тісні симбіотичні відносини з рослинами пшениці ярої, які мають ознаки мікоризи [5]. Крім того, встановлено, що *C. cochliodes* 3250 при його інтродукції у кореневу зону пшениці ярої сприяє збільшенню чисельності діазотрофів та підвищенню активності процесу фіксації атмосферного азоту азотфіксуювальними мікроорганізмами [4].

Мета роботи – з'ясувати роль *C. cochliodes* Palliser 3250 в утворенні та функціонуванні ендоефітної асоціації *Triticum aestivum* L. (*T. vulgare* Vil.) – *Azospirillum brasilense* 102 та вплив зазначених мікроорганізмів на нітрогеназну активність у кореневій зоні ярої пшениці та біосинтетичні процеси в рослинах.

### Матеріал і методи досліджень

Вивчення формування ендоефітної асоціації бактерій роду *Azospirillum* із рослинами пшениці ярої (*Triticum aestivum* L. (*T. vulgare* Vil.) під впливом ґрунтового сумчастого гриба *Chaetomium cochliodes* 3250 проводили у лабораторних дослідах за стерильних умов. Для цього насіння рослин стерилізували 0,1 % розчином  $AgNO_3$  протягом трьох хвилин і поміщали в колби Ерленмейєра ємкістю 500 мл, в яких містився річковий пісок у кількості 200 г. Пісок спочатку промивали водою, висушували за температури +50...+60 °С. Висушений пісок промивали концентрованою соляною кислотою, потім водою і знову висушували. Промитий сухий пісок поміщали в колби Ерленмейєра, зволожували поживним розчином Кнопа (60 % від повної вологості піску) і стерилізували в режимі 1 атм., 20 хв.

Інокуляцію насіння пшениці ярої здійснювали тридобовими культурами *A. brasilense* 102 і *A. brasilense* sp. 7, які вирощували на картопляному агарі з малатом, із розрахунку 200 тис. бактеріальних клітин на одну насінину.

Культуру гриба *C. cochliodes* 3250 вирощували в пробірках ПБ-21 на скошеному сусло-агарі 4–5° за Балінгом протягом 14 днів за температури +26...+27 °С. Насіння інокулювали грибом із розрахунку  $5 \times 10^4$  сумкоспор на одну насінину.

Тривалість досліду – 42 доби після посіву. Із періодичністю в 7 днів робили посіви ґітосфери (відмиті корені після поверхневої стерилізації) рослин пшениці ярої на поживні середовища: напіврідке Доберейнер і агаризоване Касероса з метою визначення чисельності азоспірил. Для ізоляції азоспірил із ризоплани корені рослин ретельно промивали протягом 15 хвилин під проточною водою, потім ополіскували стерильною водою та розтирали в ступці зі стерильним піском. Ґітосферними вважали азоспірили, що були виділені з коренів, відмитих аналогічно з подальшою їх стерилізацією 80 % етиловим спиртом і розтиранням зі стерильним піском. Вивчення нітрогеназної активності у кореневій зоні пшениці ярої, активності рослинної глутамінсинтетази (КФ 6.3.1.2), вмісту хлорофілів *a* і *b* у листках рослин і накопичення біомаси рослинами під впливом інокуляції проводили в умовах вегетаційного досліду.

Веgetаційний дослід проводили у вегетаційному будиночку на дерново-середньопідзолистому пилуватосупіщаному ґрунті, який характеризується такими агрохімічними показниками: вміст гумусу – 1,02 %, нітрогену (за Корнфільдом) – 54,9 мг/кг, рухомих форм фосфору (за Кірсановим) – 280–300 мг  $P_2O_5$ , обмінного калію (за Кірсановим) – 140–148 мг  $K_2O$  на 1 кг ґрунту,  $pH_{\text{сол.}}$  – 5,2,  $Ca$  – 5,8,  $Mg$  – 0,61 мг-екв. на 100 г ґрунту. Вологість ґрунту підтримували на рівні 60 % від повної вологості. У досліді використовували гончарні вазони розміром 12 × 15 см, місткість вазонів ста-

новила 2,0 кг. Насіння пшениці ярої сорту Краса Полісся висівали на глибину 2,0 см, кількість рослин в кожній посудині складала 20 штук. Інокуляцію насіння здійснювали аналогічно вищезазначеному.

Активність процесу азотфіксування вивчали в ґрунтово-рослинних монолітах за допомогою ацетиленового методу [1] на газовому хроматографі «Chrom-4» із полум'яноіонізаційним детектором. Колонка довжиною 370 см була заповнена хромосорбом з  $\beta$ - $\beta$ '-оксидипропіонітрилом. Температура термостата – +50 °С, газ-носії – азот, витрата газів (мл/хвилину): водню – 30, азоту – 100, повітря – 500.

Активність глутамінсинтетази у листках рослин оцінювали фосфатним методом [3]. Інкубаційна суміш (кінцевий об'єм – 3,4 мл) містила: 100 мМ трис-*HCl*, *pH* 7,2, 150 мМ моноглутамату натрію, 7,5 мМ *NH<sub>4</sub>Cl*, 10 мМоль АТР, 10 мМоль *MgCl<sub>2</sub>*. Реакцію зупиняли внесенням 0,5 мл 20 % трихлороцтової кислоти. В освітленому центрифугуванням розчині визначали вміст фосфору (P) молібденовим реактивом за утворенням фосфорно-молібденового комплексу [7]. Вміст хлорофілів *a* і *b* у листках пшениці ярої визначали спектрофотометричним методом [2].

### Результати та їх обговорення

Утворення ендоефітної асоціації “пшениця яра – діазотрофи роду *Azospirillum*” досліджували в умовах стерильного лабораторного досліду, в якому вивчали здатність *Chaetomium cochliodes* Palliser 3250 сприяти проникненню азоспірил у внутрішні тканини коренів культури.

Раніше нами з ризосферного ґрунту пшениці ярої сорту Рання виділений штам *A. brasilense* 102, який характеризувався високою нітрогеназною активністю та ефективністю. Крім того, була показана його здатність до ендоефітії [6].

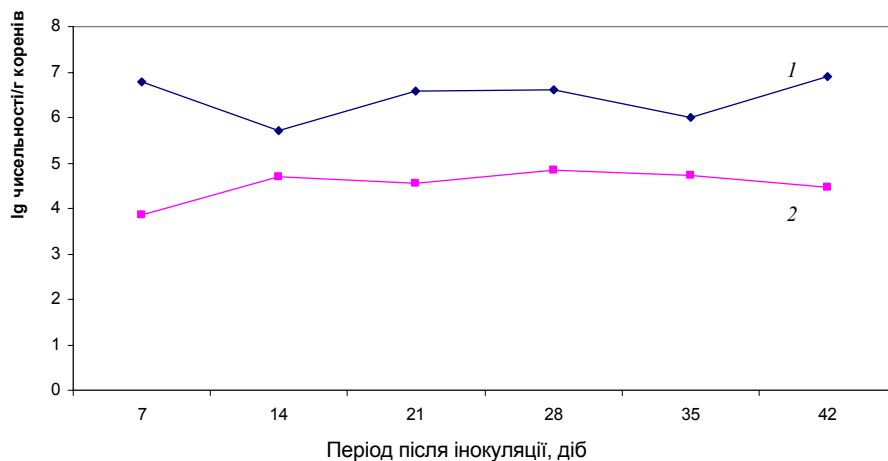
Аналіз літературних даних свідчить про те, що деякі дослідники вважають здатність азоспірил виступати ендоефітами рослин штамовою особливістю. У численних експериментах показано, що ризосферний штам sp. 7 (типовий для виду *Azospirillum brasilense*) не здатний проникати всередину коренів рослин [12; 15]. Тому штам *A. brasilense* sp. 7 – зручна модель для дослідження мікробно-рослинних взаємодій.

Зважаючи на вищезазначене, поряд із виділеним нами ендоефітним штамом *A. brasilense* 102 залучили до роботи також і ризосферний штам *A. brasilense* sp. 7. Під впливом *C. cochliodes* 3250 азоспірили здатні проникати у внутрішні тканини рослин пшениці ярої (рис.). Важливо, що використання гриба-мікоризоутворювача дозволило діазотрофу *A. brasilense* sp. 7, який вважається ризосферним мікроорганізмом, активно колонізувати гістосферу рослин пшениці ярої. Під впливом *C. cochliodes* 3250 ризосферний штам *A. brasilense* sp. 7 проникав у внутрішні тканини рослин, де його чисельність була в межах  $7,2 \times 10^3$ – $6,8 \times 10^4$  бактеріальних клітин/г сухих коренів.

При спільній інокуляції рослин *C. cochliodes* 3250 і ендоефітним штамом *A. brasilense* 102 чисельність *A. brasilense* 102 у гістосфері рослин значно зростає ( $8,6 \times 10^5$ – $9,8 \times 10^6$  бактеріальних клітин/г сухих коренів). Отже, ґрунтовий сумчастий гриб *C. cochliodes* 3250, здатний утворювати мікоризу з рослинами пшениці ярої, сприяє проникненню азоспірил у внутрішні тканини коренів рослин, причому це стосується як ендоефітних штамів азоспірил, так і ризосферних, тобто дія гриба на асоціацію *Triticum aestivum* L. (*T. vulgare* Vill) – бактерії роду *Azospirillum* є універсальною.

Наступний етап роботи – в умовах вегетаційного досліду при спільній інокуляції рослин азоспірилами і *C. cochliodes* 3250 вивчити вплив мікроорганізмів на нітрогеназну активність у кореневій зоні пшениці ярої та біосинтетичні процеси в рослинах. Як свідчать наведені в таблиці 1 дані, інокуляція пшениці ярої азоспірилами забезпечила

вірогідне підвищення активності азотфіксації в кореневій зоні рослин на 42–88 %. Під впливом спільного застосування азоспірил і гриба *C. cochliodes* 3250 нітрогеназна активність підвищилася ще більше (у 2,3–2,7 раза), що, на нашу думку, пов'язано саме зі здатністю гриба сприяти проникненню азоспірил у внутрішні тканини коренів рослин. Локалізація азоспірил у внутрішніх тканинах рослин сприятлива для процесу азотфіксації, оскільки у мікронах їх розміщення забезпечується низький парціальний тиск кисню, що необхідно для активного функціонування нітрогенази, а також доступний енергетичний матеріал для цього процесу.



**Рис. Вплив ґрунтового гриба *C. cochliodes* 3250 на колонізацію гітосфери рослин пшениці ярої діазотрофами (стерильний дослід):**  
1 – *A. brasilense* 102 + *C. cochliodes* 3250; 2 – *A. brasilense* sp. 7 + *C. cochliodes* 3250

Таблиця 1

**Вплив мікроорганізмів на нітрогеназну активність у кореневій зоні пшениці ярої сорту Краса Полісся (вегетаційний дослід)**

Варіант досліді	Нітрогеназна активність, нМоль етилену на рослину за годину
Без інокуляції (контроль)	46,6 ± 12,4
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> 102	87,4 ± 26,7
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> 102 + <i>C. cochliodes</i> 3250	127,8 ± 32,3
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7	66,2 ± 22,8
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7 + <i>C. cochliodes</i> 3250	109,5 ± 22,2

Молекулярний азот атмосфери, що фіксується діазотрофами, нітрогеназною ферментною системою останніх перетворюється на амоній, який асимілюється рослиною у вигляді органічних сполук азоту. Ключовим ферментом азотного обміну як для бактерій, так і для рослин є глутамінсинтетаза, що каталізує утворення амінокислоти глутаміну з *L*-глутамату за участю АТФ. Мікробна глутамінсинтетаза детально вивчається багатьма дослідниками, які встановили кореляційні зв'язки між активностями нітрогенази та глутамінсинтетази [13]. Проте вплив діазотрофів на активність рослинної глутамінсинтетази залишається малодослідженим.

Одержані результати показали, що активізація процесу азотфіксації в кореневій зоні пшениці ярої під впливом застосованих мікроорганізмів, у свою чергу, спричиняє достовірне підвищення глутамінсинтетазної активності листків культури (табл. 2). Під впливом спільного застосування *C. cochliodes* 3250 і азоспірил глутамінсинтетазна активність листків пшениці збільшилась у 12–13 разів порівняно з контрольним варіантом.

Таблиця 2

**Вплив мікроорганізмів на глутамінсинтеазну активність  
у листках рослин пшениці ярої сорту Краса Полісся (вегетаційний дослід)**

Варіант досліджу	Активність глутамінсинтеази, мкмоль $P_i$ / мг білка за год.
Без інокуляції (контроль)	0,43 ± 0,06
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> 102	3,72 ± 0,34
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> 102 + <i>C. cochliodes</i> 3250	5,19 ± 0,40
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7	2,97 ± 0,24
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7 + <i>C. cochliodes</i> 3250	5,67 ± 0,49

Таким чином, активізація процесу азотфіксації в кореневій зоні рослин під впливом застосованих мікроорганізмів викликає значне підвищення глутамінсинтеазної активності у листках рослин і, в кінцевому результаті, поліпшення азотного живлення рослин.

Інокуляція пшениці ярої мікроорганізмами позначилась також на активізації фотосинтезу рослин, а саме на збільшенні вмісту фотосинтетичних пігментів у листках рослин (табл. 3). Сумарний вміст хлорофілів *a* і *b* під впливом *A. brasilense* 102 збільшився на 25,5 %, одночасна інокуляція азоспірилами та *C. cochliodes* 3250 забезпечила зростання цього показника на 64,3 %. Аналогічна картина спостерігалась і для ризосферного штаму *A. brasilense* sp. 7. Поліпшення азотного живлення рослин при інокуляції пшениці ярої мікроорганізмами та активізація фотосинтезу забезпечила підвищення продуктивності рослин (табл. 4).

Таблиця 3

**Вплив інокуляції мікроорганізмами на вміст хлорофілів *a* і *b*  
у листках рослин пшениці ярої сорту Краса Полісся (вегетаційний дослід)**

Варіант досліджу	Концентрація хлорофілів, мг/100 г листків		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a</i> + <i>b</i>
Без інокуляції (контроль)	42,56	13,86	56,42
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> 102	52,87	17,95	70,82
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> 102 + <i>C. cochliodes</i> 3250	68,85	23,84	92,69
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7	47,79	16,71	64,50
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7 + <i>C. cochliodes</i> 3250	54,67	18,31	71,90
НІР <sub>0,05</sub>	0,80	1,23	—

Таблиця 4

**Вплив інокуляції мікроорганізмами на продуктивність  
рослин пшениці ярої сорту Краса Полісся (вегетаційний дослід)**

Варіант	Маса сухої надземної частини рослин, мг на одну рослину	Маса сухих коренів, мг на одну рослину
Без інокуляції (контроль)	47,2 ± 1,3	29,4 ± 0,7
Інокуляція <i>A. brasilense</i> 102	56,8 ± 1,9	35,1 ± 1,2
Інокуляція насіння <i>A. brasilense</i> 102 + <i>C. cochliodes</i> 3250	69,2 ± 2,2	44,5 ± 0,8
Інокуляція рослин <i>A. brasilense</i> sp. 7	50,6 ± 1,4	32,1 ± 0,9
Інокуляція насіння <i>A. brasilense</i> sp. 7 + <i>C. cochliodes</i> 3250	58,4 ± 1,6	40,1 ± 0,9

Надземна маса рослин збільшилася на 46,6, маса коренів – на 51,4 % у випадку застосування ендосферного штаму *A. brasilense* 102 і, відповідно, на 23,7 та 36,4 % у випадку використання ризосферного штаму *A. brasilense* sp. 7.

## Висновки

Грунтовий сумчастий гриб *C. cochliodes* 3250, утворюючи мікоризу з рослинами, сприяє кращому приживанню азоспірил у кореневій зоні пшениці ярої, особливо у гістосфері рослин. При цьому формується ендоефітна асоціація “пшениця яра – діазотрофи роду *Azospirillum* – ґрунтовий сапрофітний гриб *C. cochliodes* 3250”, що дозволяє активізувати азотфіксацію в кореневій зоні пшениці ярої та біосинтетичні процеси в рослинах (підвищити глутамінсинтезну активність, вміст хлорофілів у листках і продуктивність рослин).

## Бібліографічні посилання

1. **Волкогон В. В.** Способ определения активности азотфиксации в почве // Микробиологический журнал. – 1984. – Т. 46, № 2. – С. 89–91.
2. **Гродзинский А. М.** Краткий справочник по физиологии растений / А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский. – К. : Наук. думка, 1973. – 567 с.
3. **Евстигнеева З. Г.** Определение активности глутаминсинтетазы / З. Г. Евстигнеева, Е. А. Громько, К. Б. Асеева // Прикладная биохимия и микробиология. – 1972. – Т. 8, № 1. – С. 251–253.
4. **Копилов С. П.** Вплив *Chaetomium cochliodes* Palliser на функціонування азотфіксувального мікробного угруповання кореневої зони пшениці ярої // Агроекологічний журнал. – 2008. – № 1. – С. 80–83.
5. **Копилов С. П.** Здатність аскоміцета *Chaetomium cochliodes* Palliser вступати в тісні симбіотичні взаємовідносини з рослинами пшениці ярої // Агроекологічний журнал. – 2008 – Червень; спеціальний випуск. – С. 111–114.
6. **Копилов С. П.** Діазотрофи роду *Azospirillum* як ендоефіти рослин пшениці ярої / С. П. Копилов, О. Є. Мамчур, В. М. Стрекалов // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Біологія. – 2009. – Вип. 25. – С. 13–18.
7. **Кретович В. Л.** Биохимия растений. – М. : Высшая школа, 1986. – 503 с.
8. **Чернышова М. П.** Внеклеточные протеолитические и пектинолитические ферменты бактерий рода *Azospirillum* в процессе ассоциативного взаимодействия с растениями / М. П. Чернышова, В. В. Игнатов // Ферменты микроорганизмов. Сб. докл. XII юбилейной конф. – Казань, 2001. – С. 48–49.
9. **Эффективность** использования совместной инокуляции гороха посевного грибами арбускулярной микоризы и клубеньковыми бактериями / А. Ю. Борисов, Т. С. Наумкина, О. Ю. Штарк и др. // Докл. Рос. акад. с.-х. наук. – 2004. – № 2. – С. 12–14.
10. **Dobereiner J.** Nitrogen fixation in grass bacteria associations in the tropics // Isotops Biol. Denitrogen Fixat. Hroc. – Vienna, 1978. – P. 51–69.
11. **Hallman A.** Bacterial endophytes in agricultural crops / A. Hallman, W. F. Mahafee, J. W. Kloepper // Can. J. Microbiol. – 1997. – Vol. 43, N 6. – P. 895–914.
12. **In situ** localization of *Azospirillum brasilense* in the rhizosphere of wheat with fluorescently labeled, rRNA-targeted oligonucleotide probes and scanning confocal laser microscopy / B. Assmus, P. Hutzler, G. Kirchhof et al. // Appl. Environ. Microbiol. – 1995. – Vol. 61, N 3. – P. 1013–1019.
13. **Okon Y.** Development and function of *Azospirillum*-inoculated roots / Y. Okon, Y. Kapulnik // Plant and Soil. – 1986. – Vol. 90, N 1. – P. 3–16.
14. **Synergistic effects** of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and diazotrophic bacteria on nutrition and growth of sweet potato (*Ipomoea batatas*) / M. A. Paula, S. Urquiaga, J. O. Siqueira et al. // Biol. Fertil. Soils. – 1992. – Vol. 14. – P. 61–66.
15. **Taxonomic** and ecological studies of diazotrophic rhizosphere bacteria using phylogenetic probes / A. Hartmann, J. I. Baldani, G. Kirchhof et al. // Fendrik I., del Gallo M., Vanderleyden J., de Zamaroczy M. (eds.) *Azospirillum* VI and Related Microorganisms: Genetics, Physiology, Ecology (Series G: Ecological Sciences, Vol. 37). – Berlin, Heidelberg, NY : Springer-Verlag, 1995. – P. 415–427.

Надійшла до редколегії 17.11.2009