

ЯК КЕРОВАНА СИНЕРГІЯ РИЗОСФЕРНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ МОЖЕ ПОКРАЩИТИ ЕФЕКТИВНІСТЬ СУЧАСНОГО ЗЕМЛЕРОБСТВА (ПОВЕРНЕННЯ ДО ПРИРОДИ)

Д. Баранський, здобувач РВО «Доктор філософії»
ORCID ID: 0000-0003-0868-6716

Львівський національний університет природокористування

<https://doi.org/10.31734/agronomy2023.27.157>

Баранський Д. Як керована синергія ризосферних мікроорганізмів може покращити ефективність сучасного землеробства (повернення до природи)

Однією з основних цілей сталої інтенсифікації агровиробництва є підвищення вмісту органічної речовини в ґрунті за допомогою збільшення потужності й різноманітності ґрунтової мікробіоти. За фізичними, хімічними й біологічними властивостями ризосфера виразно відрізняється від ґрунту, віддаленого від коренів рослин. У ризосфері кількість мікроорганізмів може в десятки разів перевищувати їх уміст у неосвоєному корінням ґрунті. Мікробні популяції відіграють важливу роль у фазових процесах, які забезпечують стабільність і продуктивність агроєкосистем. Роль мікробіома ґрунту в регулюванні багатьох процесів в агроєкосистемах недостатньо вивчена, що обмежує наші можливості передбачити, як зменшення різноманітності ґрунтового біома опосередковано впливає на добробут людини завдяки стійкості агроєкосистем. Використання мікроорганізмів становить великий потенціал для сталого землеробства, оскільки такі інноваційні методи у технологіях рослинництва можуть замінити традиційні прийоми вирощування агрокультур. Ґрунтовий мікробіом є критично важливим чинником впливу на функціонування агроєкосистем, оскільки мікроорганізми діють як рушії кругообігу поживних елементів, регулюючи динаміку лабільної органічної речовини ґрунту, депонування вуглецю ґрунтом, викиди парникових газів, змінюючи фізичну структуру та водний режим ґрунту, збільшуючи кількість та ефективність поглинання поживних елементів живлення рослинами, запобігають інвазіям патогенних організмів і зменшують вплив біотичних та абіотичних стресів на сільськогосподарські рослини. Ризосферу потрібно розглядати як структурно-функціональну одиницю агросистеми. Її життєдіяльність визначає реалізацію генетичного потенціалу сортів та гібридів, забезпечує можливість підвищення їхньої продуктивності за умови стимулювання активності ґрунтів та зниження екологічних ризиків. Наголошено на важливості різноманіття ґрунтового мікробіома в підтримці функціонування здорових ґрунтів, оскільки лише такі ґрунти забезпечують ефективне агровиробництво.

Ключові слова: біорізноманіття, ризобіом, ґрунт, арбускулярні гриби, стале агровиробництво.

Baranskiy D. How the controlled synergy of rhizospheric microorganisms can improve efficiency of modern agriculture (back to nature)

One of the main goals of sustainable intensification of agricultural production is to increase the content of organic matter in the soil by increasing the strength and diversity of soil microbiota. The rhizosphere is distinctly different from the soil far from the plant roots by its physical, chemical, and biological properties. The number of microorganisms in the rhizosphere can be ten times higher than the content of them in undeveloped soil. Microbial populations play an important role in the phase processes that ensure stability and productivity of agroecosystems. The role of the soil microbiome in regulating many processes in agroecosystems is insufficiently studied, which limits our ability to predict how the reduced soil biome diversity indirectly affects human welfare through agroecosystem resilience. The use of microorganisms has a great potential for sustainable agriculture, because such innovative methods in plant breeding technologies can replace traditional methods of growing agricultural crops. The soil microbiome is a critically important factor influencing the agroecosystem functioning, because microorganisms act as drivers of the circulation of nutrients, regulating the dynamics of labile organic matter in the soil, carbon deposition in the soil, greenhouse gas emissions, changing the physical structure and water regime of the soil, increasing the amount and efficiency of nutrients absorption by plants, prevent the invasion of pathogenic organisms and reduce the impact of biotic and abiotic stresses on the agricultural plants. The rhizosphere should be considered as a structural and functional unit of the agrosystem. Its vital activity determines realization of the genetic potential of varieties and hybrids, creates conditions for increasing their productivity when the soil activity is stimulated and environmental risks are reduced. The present review emphasizes importance of the soil microbiome diversity in maintaining healthy soils, because only such soils support efficient agricultural production.

Key words: biodiversity, rhizobiome, soil, arbuscular fungi, sustainable agriculture.

Постановка проблеми. Ґрунт – це живий поліфункціональний організм, здоров'я якого залежить від взаємовідношень між його абіотичними та біотичними компонентами. Вони утворюють делікатну рівновагу-гомеостаз, який підтримується через багатошарову мережу, котра контролює певні збудники та гарантує зрівноважене функціонування ґрунту.

Ґрунти та сільськогосподарські культури особливо вразливі до зміни клімату та екологічних стресів. У багатьох агросистемах біорізноманіття ґрунту та екосистемні послуги, які надає ґрунт, перебувають під загрозою з боку деяких природних і людських чинників. Сільськогосподарські ґрунти часто використовують за агротехнологіями, які порушують

трофічні мережі ґрунту та роблять їх менш продуктивними в довгостроковій перспективі. Використання мікробних препаратів, зокрема: біодобрив, біостимуляторів, біоінокулянтів та засобів біоконтролю агросектором, – останніми роками набирає поширення. Хоча численні дослідження демонструють позитивний вплив корисних ґрунтових мікроорганізмів на врожайність, якість сільськогосподарських культур та здоров'я ґрунту, популярність цих новацій нестійка. Незважаючи на це, мікробні інструменти – основні перспективні засоби у системі ведення сталого землеробства в коротко- та середньостроковій перспективі.

Постановка завдання. Наше завдання – аналіз проблем та перспектив використання інструментів агромікробіології в системах землеробства, дослідження іноземного досвіду та практик задля розвитку цього напрямку в агроекосистемах України.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Незважаючи на те, що є кілька стратегій вирішення проблем сталого сільськогосподарства через зменшення впливу на навколишнє середовище, відомо, що сприяння сільськогосподарським практикам, які збільшують біорізноманіття та склад ґрунтових мікроорганізмів, таких як органічне або агроекологічне сільське господарство, є важливою альтернативою для отримання сталих урожаїв та покращання стану довкілля, економічних і соціальних аспектів [1–9; 11; 14; 15; 20; 28]. Збільшення мікробного біорізноманіття стабілізує функціонування агроекосистем і підвищує їх стійкість до зміни клімату [18]. Для того, щоб отримати вигоду з величезного потенціалу ґрунтового мікробіома, необхідно знати розподіл і склад мікробних спільнот на різних територіях і в різних часових масштабах, таких як сезонні коливання [13].

Вклад основного матеріалу. У природних умовах навколишнього середовища рослини тісно пов'язані з великою кількістю добре організованих і складних мікробних спільнот у рослинному мікробіомі. Ці тісні асоціації, як правило, охоплюють сферу ризосфери. Ґрунт має складний мікробний біом, структура, склад і різноманітність якого переважно залежать від низки фізичних, хімічних і біотичних змінних ґрунту. Ризосфера, ніша мікробів, що оточує коріння рослин, стимулює безліч сигнальних процесів рослин разом з обміном різними компонентами через інтерфейс рослина-мікроб. Кожен грам ґрунту містить приблизно 10^9 – 10^{10} мікробних клітин. Формування структури ґрунту залежить від форми та складу агрегатів, співвідношення піску та глини, які надалі утворюють макро- та мікропори, створюючи екосистему ґрунту. Отже, ці агрегати мінеральних частинок можуть утворювати різні

мікросередовища за допомогою міграції бактерій усередині них, тоді як гіфи грибів мігрують у макропорах. Знання мікробіоти агроґрунтових систем, мікробних взаємодій, які її утворюють, і просування сільськогосподарських практик, які підтримують і заохочують їх, є перспективним способом покращання якості ґрунту для сталого сільського господарства та забезпечення продовольчої безпеки.

Ґрунтові мікроби – ключові елементи екосистемних послуг і керують багатофункціональними процесами, що охоплюють взаємодію різних мікробних спільнот, а також їх взаємодію з іншими компонентами ґрунтової біоти, тобто мікро- та мезофауною. У цій складній взаємопов'язаній мережі мікроорганізми відповідають за підтримку енергетичних потоків, що підтримують усю екосистему, рециркуляцією доступних ресурсів. Ґрунтова мікрофауна фундаментальна для функціональності екосистеми. Ризобактеріальні партнери в ризосфері стабілізують здоров'я ґрунту, ріст коренів і додатково сприяють реакціям відновлення. Такий взаємозв'язок між ризобактеріями та корінням у ризосфері сприяє росту та проліферації кореневої системи рослин і покращує поглинання ними поживних речовин.

Мікробні консорціуми мають більше переваг, ніж окремі інокуляти, завдяки синергії мікроорганізмів, які їх населяють. Ці комунікаційні системи фундаментальні в сільськогосподарській екосистемі, оскільки вони регулюють усі біогеохімічні процеси у ґрунті, підтримуючи його родючість і здоров'я. Ці процеси передбачають розкладання та кругообіг поживних речовин, підтримку рівня органічної речовини, контроль патогенних мікроорганізмів, зменшення викидів парникових газів, які безпосередньо впливають як на продуктивність сільськогосподарських культур, так і на якість навколишнього середовища. Що більша різноманітність мікроорганізмів у ґрунті, то більша функціональність цього ґрунту.

Отже, необхідно розуміти процеси, які визначають склад і чисельність спільнот ґрунтових мікроорганізмів, щоб отримати їхні переваги в сільськогосподарських системах.

Арбускулярні мікоризні гриби. Ґрунтові мікроорганізми, які утворюють симбіотичні відносини із 80–90 % видів судинних рослин і 90 % сільськогосподарських культур [26], класифікують, як члени підцарства *Mycoromycota* і типу *Glomeromycota*, що охоплює три класи (*Glomeromycetes*, *Archaeosporomycetes*, *Paraglomeromycetes*), також належать до 11 родин, 25 родів і майже 250 видів [27; 29]. Серед мікроорганізмів, наявних у ґрунті, такий тип грибів є фундаментальним для екології ґрунту та сільськогосподарства [30]. Вони повсюдно

поширені у глобальних екосистемах, які переважно визначаються глобальним розподілом рослин-господарів. Вони є облигатними біотрофними організмами, які отримують вуглець із рослини-господаря, забезпечуючи обмін мінеральними поживними речовинами з ґрунту (такі як P, N, S, K, Ca, Cu та Zn), які поглинаються та переміщуються екстрадикальним міцелієм. Отже, екстрадикальний міцелій – то ефективна допоміжна система поглинання завдяки високому співвідношенню поверхні до об'єму, поглинанню фосфору гіфами за межі зони виснаження фосфору навколо коренів і появи багатьох переносників поживних речовин його гіфами [19]. Крім того, арбускулярні мікоризні гриби покращують продуктивність та здоров'я рослин, підвищуючи їхню стійкість до біотичних та абіотичних стресів [10] і зумовлюючи зміни у вторинному метаболізмі рослин, що призводить до посилення біосинтезу корисних для їх здоров'я фітохімічних речовин [1; 4]. Загалом мікоризні гриби надають багатофункціональні екосистемні послуги та використовуються як біодобрива й біостимулятори в сільському господарстві [15].

Ризобактерії, що стимулюють ріст рослин (група PGPR). Це різноманітна група бактерій (група PGPR, від англ. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria), які колонізують ризосферу рослин, позитивно впливаючи на навколишнє середовище. Найпоширеніші види бактерій належать до родів *Lactobacillus*, *Acetobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Flavobacterium*, *Paenibacillus*, *Serratia*, *Enterobacter*, *Rhizobium*, *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Gemmatimonadetes*, *Herbaspirillum* і *Rhodococcus* та ін. [5]. Взаємодія між рослиною та цими видами бактерій синергетична, що забезпечує відповідні переваги як для рослинних культур, так і для їхнього мікробіома. З одного боку, рослина сприяє розвитку бактерій через утворення запасних речовин, таких як вуглеводи, органічні кислоти, а також кореневих ексудатів, які використовують ризобактерії для харчування. Синергія таких бактерій та сільськогосподарських культур показує користь для росту рослин (з кута зору врожайності на гектар поля), ознаки якості врожаю та здоров'я рослин через прямі чи непрямі механізми, що регулюються біотичним та абіотичним стресами [2; 5]. Прямі механізми сприяють росту рослин, вивільняючи речовини, що стимулюють виробництво біомаси та розвиток коренів. Цього досягають шляхом солюбілізації фосфатів та інших поживних речовин, таких як калій (K), цинк (Zn) і кремній (Si); поглинання біологічно фіксованого динітрогена (N₂); хелатування заліза (Fe) та інших мікроелементів, таких як цинк (Zn), бор (B), кальцій (Ca), магній (Mg) й мідь (Cu) [5] та збільшення доступного ґрунтового кисню [23]. Крім того, бактерії цих родів зазвичай синтезують фітогормони, такі як

гібереліни (гіберелінова кислота), ауксини (індолілоцтова кислота), цитокиніни, етилен і абсцизову кислоту, які моделюють ріст рослин і відповідають за поділ клітин рослини. Непрямі механізми індукції здоров'я рослин передбачають модифікацію середовища ризосфери та її екології, зумовлюючи системну стійкість і стимулюючи генетичну стійкість рослини [28]. Серед них ризобактерії, що стимулюють ріст рослин, вивільняють такі речовини, як сидерофори, антибіотики, пігменти, органічні кислоти (яблучну, оцтову, лимонну, шавлеву, молочну, мурашину, глюконову), водорозчинні вітаміни (ніацин, тіамін та біотин), антиоксиданти і леткі органічні сполуки [12].

Фосформобілізаційні бактерії. Це гетеротрофні бактерії, відібрані за їх здатність розчиняти важкорозчинні фосфатні сполуки виділенням низькомолекулярних органічних іонів, які підкислюють середовище. Такі бактеріальні штами виділені з широкого спектру родів, зокрема *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia* та *Penicillium* [16; 17]. Відомо, що ці бактерії сприяють десорбції неорганічного фосфору та складних органічних сполук фосфору з глинистих частинок ґрунту підкисленням ризосфери, тим самим збільшуючи розчинність осаджених неорганічних солей фосфору. Органічні іони також розчиняють Ca, Fe, Al і Zn – фітати солі, що збільшує доступ органічних сполук фосфору до ферментативного гідролізу. Подібно до коренів рослин, ризосферні мікроорганізми теж виробляють різні ферменти, зокрема фітази, які дозволяють мікробам отримати доступ до ґрунтового фосфору [6].

Актинобактерії (раніше відомі як актиноміцети) – найбільша група прокариотів, що містить шість класів, шість порядків і чотирнадцять підрядів, серед яких є як культивовані, так і некультивовані види [9]. Найбільш згадуваними родами актинобактерій є *Microbispora*, *Microbacterium*, *Micrococcus*, *Micromonospora*, *Nocardia*, *Rhodococcus*, *Streptomyces*, *Streptosporangium*, *Streptoverticillium*, *Arthrobacter*, *Actinomyces*, *Pseudonocardia*, *Corynebacterium* та *Frankia*. Ці бактерії здатні синтезувати широкий і різноманітний спектр вторинних метаболітів (відомо про понад 10 000 сполук) з антимікробною та протизапальною активністю, а також сприяти росту рослин в абіотичних і біотичних стресових умовах, за рахунок синтезу регуляторів росту рослин (фітогормонів) та органічних кислот [9]. Крім того, актинобактерії можуть фіксувати атмосферний азот, розчиняти такі мінерали, як фосфор [11], виробляють сидерофори [9], щоб подолати обмежені умови поглинання азоту, заліза та фосфору [20], а деякі види можуть виробляти антибіотики, сприяючи підтримці здоров'я рослин. Ці бактерії відіграють важливу

роль у розкладанні рослинної біомаси, відіграючи життєво важливу роль у місцевій екології та процесах, таких як вуглецевий цикл. Важливо, що ці бактерії здатні зберігатися в ґрунті за високої щільності клітин із високою життєздатністю, що призвело до вивчення їх різних застосувань у сільському господарстві. Вони здатні фіксувати азот у небобових рослинах [9] або пригнічують ріст фітопатогенів і сприяють росту важливих культурних рослин. Бактерії, що фіксують азот, охоплюють членів родини *Frankia*, *Corynebacterium* sp. і *Pseudonocardia*. Деякі з них використовуються як альтернативні азотні добрива [9].

Мікробіомні симбіози. Окрім взаємодії між рослинами та мікробами в ризосферній зоні, різні мікроорганізми взаємодіють один з одним в агрегатах ґрунту, забезпечуючи еволюцію мікробної популяції в цій біосфері. Консорціуми грибів та бактерій мають багато застосувань для сталого сільського господарства, які дозволяють краще поглинати поживні речовини та біологічно контролювати патогени, залежно від сільськогосподарської практики, яка дозволяє їх підтримувати. Наприклад, нульовий або мінімальний обробіток ґрунту, використання різноманітних та максимально районованих покривних культур, використання компосту, практики, що сприяють агроекології; органічне сільське господарство та розумне сільське господарство для розвитку регенерації ґрунтових мікробних консорціумів, екологічна інтенсифікація посівів [3]. Досліджено, що різні спільноти ґрунтових грибів можуть впливати на ґрунтоутворення або стабілізацію на рівні макро- та мікроагрегатів за допомогою різних механізмів у фізичних, біохімічних та біологічних процесах [22].

Прикладами розумного сільського господарства є досліджені асоціації бактерій *Rahnella aquatilis*, які покращують солубілізацію органічного фосфору, з мікоризним грибом *Rhizophagus irregularis*. Асоціація між ризосферними дріжджовими грибами *Cryptococcus flavus* або *Candida railenensis* і арбускулярним мікоризним грибом *Rhizophagus irregularis* сприяє росту коренів у рослин [24]; натомість, асоціація дріжджів *Brettanomyces naardensis* з грибами знижує кількість патогенів *Macrophomina phaseolina* у рослинах соняшнику; крім того, ця взаємодія значно покращує параметри росту рослини, такі як висота рослини, суха маса та кількість листя [21]. Також досліджено, що консорціуми між нитчастими грибами та ризобактеріями стимулюють ріст рослин і збільшують утворення речовин, таких як ефірні олії [25]. Виявлено, що різна мікрофлора покращує якість ґрунту, очищає ґрунт, забруднений важкими металами, пригнічує патогенні організми шляхом секреції антагоністичних

метаболітів із посиленням імунітетом до патогенів [8].

Арбускулярні мікоризні гриби та ризобактерії, що розчиняють фосфати, можуть взаємодіяти синергічно, оскільки бактерії розчиняють важкодоступні сполуки фосфору в ортофосфат, який мікоризні гриби можуть поглинати й транспортувати до рослини-господаря. Комбінована інокуляція також допомагає захищати рослини від абіотичних стресів, таких як посуха, засолення, токсичність важких металів тощо.

Висновки. Взаємозв'язок між рослинами та мікробіомом – результат тривалої коеволюції. Мікроорганізми мають величезний потенціал з погляду нових і більш стійких методів управління агроекосистемою. Проте також відомо, що визначено лише незначну частку цього потенціалу, і ще багато належить дослідити. Упродовж останнього десятиліття дослідження мікробіоти ґрунту та мікробіомів рослин отримали значну користь як від технологічних досягнень, так і від мультидисциплінарного підходу до їх вивчення.

Корисні мікроби багатofункціональні, діють, як захист від хвороботворних патогенів, зменшують вплив посухи, стимулюють поглинання поживних речовин. Крім того, управління мікробами може забезпечити стійкість систем до зміни клімату. Їх роль у збільшенні росту та врожайності рослин, стійкості до хвороб, біотичної та абіотичної толерантності забезпечує дружне для довкілля рішення для зменшення використання небезпечних пестицидів та мінеральних добрив. Незважаючи на ці досягнення, необхідні стандартизовані підходи та методики для підвищення різноманіття мікроорганізмів. Розширення функціонального розуміння мікробіома має супроводжуватися відтворенням знань, отриманих у контрольованих умовах, у складніші агроекологічні контексти.

Роздумуючи про формування рослинно-мікробних консорцій, слід розглядати функціональні таксони різних видів, які є ефективними та сумісними з іншими організмами ґрунту. Тому для підвищення стійкості та продуктивності ґрунту, ризомікробіом використовується як обов'язковий біотичний інструментарій, щоб покращити ріст і розвиток рослини та родючість сільськогосподарських ґрунтів. Майбутнє мікробного підходу полягає у здатності людини керувати місцевим ризомікробіомом для стимулювання активності корисної мікробіоти. Це можна використовувати як розробку ендofітного консорціуму для конкретних культур, задля покращання сталого сільського господарства. Щоб захистити функціональні можливості агроекосистем у сучасному сільському

господарстві, необхідно ввести ґрунтову мікробіоту в політику охорони довкілля та оцінки впливу на них.

Очікується, що майбутні дослідження, пов'язані із веденням сталого землеробства, будуть акцентовані на важливості ґрунтової мікробіоти. Варто зосередитись як на функціональних аспектах культивованих мікроорганізмів, так і на їх видовому різноманітті, щоб сформувати карти їхнього розподілу. Це дозволить ухвалювати обґрунтовані рішення щодо впливу сільськогосподарських методів на мікробіому, не завдаючи їм шкоди, а навпаки, використовуючи їх на користь рослинам.

Бібліографічний список

1. Agnolucci M., Avio L., Palla M. et al. Health-promoting properties of plant products: the role of mycorrhizal fungi and associated bacteria. *Agronomy* 2020. No. 10. <https://doi.org/10.3390/agronomy10121864>.
2. Akram M. S., Shahid M., Tariq M. et al. Deciphering Staphylococcus sciuri SAT-17 Mediated Anti-oxidative Defense Mechanisms and Growth Modulations in Salt Stressed Maize (*Zea mays L.*). *Front. Microbiol.* 2016. No 7. P. 867. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00867>.
3. Altieri M. A. *Agroecology the Science of Sustainable Agricultura*, 2nd ed. CRC Press: Boca Raton, FL. USA. 2018. 448 p. <https://doi.org/10.1201/9780429495465>.
4. Avio L., Turrini A., Giovannetti M., Sbrana C. Designing the ideotype mycorrhizal symbionts for the production of healthy food. *Front Plant Sci.* 2018. No. 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01089>.
5. Backer R., Rokem J. S., Ilangumaran G. et al. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria: Context, Mechanisms of Action, and Roadmap to Commercialization of Biostimulants for Sustainable Agriculture. *Front. Plant Sci.* 2018. No. 9. P. 1473. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01473>.
6. Barrow N., Lambers H. Phosphate-solubilising microorganisms mainly increase plant phosphate uptake by effects of pH on root physiology. *Plant & Soil.* 2022. No. 476. P. 397–402. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-05240-0>.
7. Bender S. F., Wagg C., Van Der Heijden M. G. A. An Underground Revolution: Biodiversity and Soil Ecological Engineering for Agricultural Sustainability. *Trends Ecol. Evol.* 2016. No. 31. P. 440–452. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.016>.
8. Berendsen R. L., Vismans G., Yu K. et al. Disease-induced assemblage of a plant-beneficial bacterial consortium. *ISME J.* 2018. No. 12. P. 1496–1507. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0093-1>.
9. Bhatti A. A., Haq S., Bhat R. A. Actinomycetes benefaction role in soil and plant health. *Microb. Pathog.* 2017. No. 111. P. 458–467. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2017.09.036>.
10. Bitterlich M., Franken P., Graefe J. Arbuscular mycorrhiza improves substrate hydraulic conductivity in the plant available moisture range under root growth exclusion. *Front Plant Sci.* 2018. No. 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00301>.
11. Bouizgarne B., Aouamar A. A. B. Diversity of Plant Associated Actinobacteria. *Bacterial Diversity in Sustainable Agriculture* 1st ed. Maheswari D. K., Ed.; Springer: Cham, Switzerland. 2014. P. 41–99. https://doi.org/10.1007/978-3-319-05936-5_3.
12. Cappellari L. D. R., Chiappero, J., Santoro M. V et al. Inducing phenolic production and volatile organic compounds emission by inoculating *Mentha piperita* with plant growth-promoting rhizobacteria. *Sci. Hortic.* 2017. No. 220. P. 193–198. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.04.002>.
13. Delgado-Baquerizo M., Maestre F. T., Reich P. B. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications.* 2016. No. 7. P. 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms10541>.
14. Eyhorn F., Muller A., Reganold J. P. et al. Sustainability in global agriculture driven by organic farming. *Nat. Sustain.* 2019. No. 2. P. 253–255. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0266-6>.
15. Gianinazzi S., Gollotte A., Binet M. N. et al. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. *Mycorrhiza.* 2010. No. 20. P. 519–530. <https://doi.org/10.1007/s00572-010-0333-3>.
16. Harvey P. R., Warren R. A., Wakelin S. Potential to improve root access to phosphorus: the role of non-symbiotic microbial inoculants in the rhizosphere. *Crop and Pasture Science.* 2009. No. 60. P. 144–151. <https://doi.org/10.1071/CP08084>.
17. Hsu P.-C., Condrón L. M., O'Callaghan et al. *hemX* is required for production of 2-ketogluconate, the predominant organic anion for inorganic phosphate solubilisation by *Burkholderia* sp. Ha185. *Environmental Microbiology Reports.* 2015. No. 7. P. 918–928. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12326>.
18. Isbell F., Craven D., Connolly J. et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature.* 2015. No. 526. P. 574–577. <https://doi.org/10.1038/nature15374>.
19. Kameoka H., Maeda T., Okuma N., Kawaguchi M. Structure-specific regulation of nutrient transport and metabolism in arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell Physiol.* 2019. No. 60. P. 2272–2281. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz122>.
20. Kandel S. L., Joubert P. M., Doty S. L. Bacterial Endophyte Colonization and Distribution within Plants. *Microorganisms.* 2017. No. 5. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040077>.

21. Nafady N. A., Hashem M., Hassan E. A. et al. The combined effect of arbuscular mycorrhizae and plant-growth-promoting yeast improves sunflower defense against *Macrophomina phaseolina* diseases. *Biol. Control*. 2019. No. 138. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104049>.
22. Piazza G., Pellegrino E., Moscatelli M. C., Ercoli L. Long-term conservation tillage and nitrogen fertilization effects on soil aggregate distribution, nutrient stocks and enzymatic activities in bulk soil and occluded microaggregates. *Soil Tillage Res.* 2020. No. 196. <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104482>.
23. Rehman F., Pervez A., Khattak B. N., Ahmad R. Plant Growth Promoting Rhizobacteria Impact on *Typha latifolia* and *Phragmites australis* Growth and Dissolved Oxygen. *CLEAN Soil Air Water*. 2018. <https://doi.org/10.1002/clen.201700353>.
24. Sarabia M., Cazares S., González-Rodríguez A. et al. Plant growth promotion traits of rhizosphere yeasts and their response to soil characteristics and crop cycle in maize agroecosystems. *Rhizosphere*. 2018. No. 6. P. 67–73. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2018.04.002>.
25. Singh S., Tripathi A., Maji D. et al. Evaluating the potential of combined inoculation of *Trichoderma harzianum* and *Brevibacterium halotolerans* for increased growth and oil yield in *Mentha arvensis* under greenhouse and field conditions. *Ind. Crop. Prod.* 2019. No. 131. P. 173–181. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.01.039>.
26. Smith S. E., Read D. J. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press: Cambridge, MA, USA. 2010. ISBN 978-0-08-055934-6.
27. Spatafora J. W., Chang Y., Benny G. L. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*. 2016. No. 108. P. 1028–1046. <https://doi.org/10.3852/16-042>.
28. Takishita Y., Charron J.-B., Smith D. L. Biocontrol *Rhizobacterium Pseudomonas* sp. 23S Induces Systemic Resistance in Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Against Bacterial Canker *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*. *Front. Microbiol.* 2018. No. 9. 2119. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02119>.
29. Tedersoo L., Sánchez-Ramírez S., Kõljalg U. et al. High-level classification of the Fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. *Fungal Divers.* 2018. No. 90. P. 135–159. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0401-0>.
30. Thirkell T. J., Charters M. D., Elliott A. J. et al. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security. *Journal of Ecology*. 2017. No. 105. P. 921–929. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12788>.

Стаття надійшла 22.04.2023