

КОРЕНЕВІ ЕКЗОМЕТАБОЛІТИ ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ЧИННИК У ВЗАЄМОДІЇ КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН З ҐРУНТОВИМИ МІКРООРГАНІЗМАМИ

А.І. Парфенюк, Н.А. Косовська, В.В. Бородай, Ю.А. Туровник

*Інститут агроекології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: vereskipar@ukr.net; ORCID: 0000-0003-0169-4262
e-mail: kosovska.na@gmail.com; ORCID: 0000-0001-8881-847X
e-mail: veraboro@gmail.com; ORCID: 0000-0002-8787-8646
e-mail: turovnikyulia@gmail.com; ORCID: 0000-0003-3437-4660*

Викладено результати аналізу джерел наукової літератури щодо ролі корневих екзо-метаболітів у взаємодії між культурними рослинами та ґрунтовими мікроорганізмами. Доведено, що кореневі екзо-метаболіти розпізнаються ризосферними мікроорганізмами, які, своєю чергою, продукують сигнальні молекули та ініціюють різні реакції рослин у відповідь на колонізацію. Розглянуто основні функції корневих екзо-метаболітів та наведено їхні специфічні особливості залежно від виду рослин та стадії їхнього розвитку. Викладено результати досліджень щодо позитивного впливу мікробіому ризосфери на ріст і розвиток рослин, який обумовлено секрецією гормонів росту рослин рістстимулювальних бактерій, солюбілізацією поживних речовин, антагонізмом до патогенів та індукцією імунної системи рослин. Описано компоненти захисних метаболічних систем рослин від ґрунтових фітопатогенних мікроорганізмів, що забезпечують біомолекули фенольних сполук. Висвітлено механізми регуляції взаємодії як на рівні молекулярних та ультраструктурних змін клітини, так і на рівні біохімічних та фізіологічних процесів. Показана участь білків-транспортерів у синтезі та ексудації захисних фітохімічних речовин, які можуть бути модифіковані мікробіомом ґрунту. Сигнальні молекули рослин індують гіфальну розгалуження мікроміцетів і запускають морфогенез гіф грибів, що передують успішній колонізації. Розглянуто особливості везикулярно-арбускулярної мікоризи, індуквані кореневі ексудати якої сприяють як розвитку мікробних асоціацій у ризосфері, так і росту рослин. Взаємодія рослин із ґрунтовими мікроорганізмами відіграє важливу роль у стійкості рослин до важких металів, наприклад за рахунок зменшення їх біодоступності в ґрунті за допомогою різних механізмів. Дослідження корневих екзо-метаболітів рослин дасть змогу краще зрозуміти взаємодію рослин із мікроорганізмами, та її екологічну роль у мікробно-рослинних асоціаціях.

Ключові слова: ексудати рослини, коренева система, мікробіом, ризосфера, сигналінг, метаболіти.

ВСТУП

Впродовж останніх десятиліть увагу вчених світу зосереджено на вивченні си-некологічних механізмів взаємодії між рослинами і ґрунтовими мікроорганізмами та визначенні шляхів передачі сигналів у системі рослина — ґрунтові мікроорганізми за впливу абіотичних, біотичних та антропогенних чинників [1–3].

Взаємодія рослин і мікроорганізмів ба-зується на процесах алелопатії та передачі

сигналів від рослини до рослини або до мікроорганізмів за допомогою алелохімічних (переважно токсинів) або сигнальних хімічних речовин. Зазначені речовини можуть потрапляти в довкілля різними шляхами: через випаровування, через виділення з вегетативних органів (активні — ексудати, пасивні — дифузати), вилугування з опадів (сапроліни). Рослини у відповідь на хімічні речовини, можуть ініціювати алелопатичну інтерференцію, що призводить до регуляції взаємодій. Алелохімічні речовини мають переважно негативний вплив на рослину-реципієнта. Неток-

сичні сигнальні хімічні речовини є інформативними для взаємодіючих рослин та мають нейтральний або позитивний вплив. Наприклад, деякі речовини, такі як бензоксазіноїди та момілактони, можуть функціонувати як нетоксичні сигнали [4–7].

Надземні сигнальні взаємодії можуть контролюватись леткими екзометаболітами, до яких належать: етилен, метилжасмонат і саліцилат, індол і кілька летких терпенів, що значною мірою відповідають за наземні сигнальні взаємодії між рослинами. Леткі органічні сполуки (ЛОС) можуть продукуватись мікроорганізмами ризосфери, наприклад *Burkholderia cepacia*, *Stenotrophomonas maltophilia*, *Pseudomonas trivialis* та *P. fluorescens*, *Serratia plymuthica* та *Bacillus subtilis*. Відомо, що вони впливають на розвиток рослин навіть у незначній концентрації порівняно з іншими метаболітами [7].

Однак механізми та ідентичність кореневих екзометаболітів у сигнальних взаємодіях рослин у ґрунті вивчені недостатньо. Це зумовлено як складністю ґрунтових процесів, так і методологічними обмеженнями щодо дослідження сигнальних хімічних речовин, які знаходяться в ґрунті [8].

Метою дослідження є визначення ролі корневих екзометаболітів як екологічного чинника у взаємодії культурних рослин із мікроорганізмами.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Під час дослідження застосовували метод логічного узагальнення досліджень на основі аналізу наукових джерел щодо ролі корневих екзометаболітів у взаємодії між культурними рослинами та ґрунтовими мікроорганізмами. Розглянуто теоретичні основи щодо позитивного впливу мікробіому ризосфери на ріст і розвиток рослин, який обумовлено секрецією гормонів росту рослин, рістстимулювальних бактерій, солубілізацією поживних речовин, антагонізмом до патогенів та індукцією імунної системи рослин. Узагальнено зарубіжний досвід досліджень, пов'язаних із механізмами регуляції взаємодії як на рівні молеку-

лярних та ультраструктурних змін клітини, так і на рівні біохімічних та фізіологічних процесів, окреслено тенденції розвитку досліджень компонентів захисних метаболічних систем рослин від ґрунтових фітопатогенних мікроорганізмів.

Шляхом аналізу наукових джерел розглянуто теоретичні основи щодо ролі корневих екзометаболітів як екологічного чинника у мікробно-рослинних асоціаціях, узагальнено зарубіжний і вітчизняний досвід.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Взаємодія рослин та мікроорганізмів зумовлює низку трансформацій у ризосфері, до яких належать функціонування екосистеми та кругообіг поживних речовин. Кореневі екsudати виконують численні функції, включаючи: зміну фізичних і хімічних властивостей ґрунту, сприяння корисним симбіозам, модуляцію мікробіому коренів і мікробних спільнот ґрунту, а також регуляцію взаємодії з іншими ґрунтовими організмами [9].

Кореневі екsudати містять низькомолекулярні речовини (амінокислоти, органічні кислоти, вуглеводи, феноли та інші вторинні сполуки, які визначають різноманітність корневих виділень) та високомолекулярні (полісахариди і білки). Склад корневих виділень залежить від виду рослин, також від стадії розвитку рослини, умов зростання, фізико-хімічних властивостей середовища, в якому розвивається коренева система.

Кореневі екзометаболіти мають різні фізіологічні властивості та представлені спектром органічних сполук із різних класів. Це водорозчинні речовини, що надходять із коренів у ґрунт; високомолекулярні полісахариди на поверхні коренів; клітини кореневого чохла, що відшаровуються, які частково залишаються в кореневій зоні; відмираючі клітини епідермісу; леткі та газоподібні метаболіти проростаючого насіння і коренів [10].

Склад корневих екзометаболітів також корелює із способом фотосинтезу рослин.

Наприклад, рослини С3 і С4 демонструють варіації у типах ексудатів, що виділяються в ризосферу. Домінуючими цукрами у рослинах С3 є маноза, мальтоза та рибоза, в той час як у рослинах С4 — інозитол, еритритол і рибітол. Рослини С4 виділяють більшу кількість органічних кислот і амінокислот, ніж рослини С3. Ексудати коренів рослин С4 мають різний рН [11].

Відомо, що як у природних ценозах, так і в агроценозах рослини функціонують завдяки доступним, біотичним речовинам. Упродовж вегетації за стресових умов у рослин включаються механізми адаптації, захисні реакції, які працюють більш ефективно на початкових етапах онтогенезу та коригують стратегію росту і розвитку [8]. Обсяг і характер ексудації змінюються залежно від віку рослини. Адже молоді тканини рослини виділяють більше сполук вуглецю через кореневу систему, тоді як старі тканини рослин — у пагонах. Це призводить до збільшення об'єму корневих екзометаболітів у молодих рослин порівняно із старими [12].

На початку квітання, у рослин наявна велика кількість білків, пов'язаних із їхнім захистом від фітопатогенних мікроорганізмів. Вважається, що леткі антимікробні сполуки відіграють важливу роль у взаємодії рослин із мікробіомом на великих відстанях.

Досліджено, що сигнальні взаємодії у ґрунті впливають на розвиток надземних органів, особливо за квітання та розмноження рослин, під час яких кореневі ексудати відіграють значну роль у внутрішньовидовому розпізнаванні [1]. Авторами розшифровано молекулярні механізми біосинтезу, секреції та дії сигнальних хімічних речовин коренів. Одними з напрямів досліджень є розробка методологічних стратегій, за допомогою яких встановлюють роль алалопатичних речовин із корневих ексудатів.

Кореневі ексудати мають різноманітні функції, наприклад глікозиди та синильна кислота пригнічують ріст патогенних грибів; флавоноїди відповідають за колонізацію везикулярно-арбускулярної мікоризи;

фітоалексини та нафтохінони захищають клітини кореня рослин від колонізації патогенними мікроорганізмами; розмарінова кислота має антифунгальну дію щодо *Phytophthora cinnamoni*; сесквітерпени викликають розгалуження гіф мікроміцетів у мікоризі. Відомо, що ризосферні бактерії роду *Pseudomonas* (PGPR) можуть використовувати пули кореневого ексудату для попередників — регуляторів росту рослин. Так, триптофан є попередником індолицтової кислоти (ІОК) та фітогормону ауксину та сприяє росту та розвитку рослин [13].

Комунікації в ризосфері мають каскадний комплекс регуляторних реакцій, який реагує на конкретну сполуку, викликаючи у відповідь транскрипцію специфічних локусів. Багато аскоміцетів, що населяють мікробіом, виділяють сигнальні молекули, переважно спирти, які є активними учасниками процесів розвитку рослин [14]. N-ацилгомосеринові лактони (AHL), клас сигнальної молекули QS, також можуть діяти як сигнали між організмами, які регулюють експресію генів рослин у навколишньому середовищі, системну стійкість рослин до стресу, а також як ефектори росту та розвитку рослин.

Мікробіом ризосфери має вирішальне значення для росту, живлення та здоров'я рослин. Він складається з великої різноманітності геномів еукаріотів, вірусів і прокаріотів. Позитивний вплив мікробіому ризосфери на ріст і розвиток рослин обумовлено секрецією гормонів росту рослин, солубілізацією поживних речовин, антагонізмом до патогенів та індукцією імунної системи рослин. Продуктування рослинами сполук вуглецю та інших речовин у складі ексудатів у навколишньому середовищі збільшує різноманітність мікробіому (рис. 1).

Фотосинтати — продукти фотосинтезу у вигляді простих цукрів (для отримання та продуктування енергії); фітосидерофори (посилюють мікробну діяльність у ґрунті, знімають стрес через дефіцит заліза та цинку); полісахариди — крохмаль (накопичення енергії) [15].

Кореневі екзометаболіти визначають рівень хемотаксису бактерій, підтриму-

ють вологість ґрунту та змінюють його хімічні властивості, стабілізують ґрунтові агрегати навколо коренів і контролюють пригнічення росту рослин-конкурентів.

Взаємодія рослин і мікроорганізмів включає активацію та інактивацію генів, а також індукцію та пригнічення реакцій на різні сигнали [16].

Виявлено, що у коренях рису наявні трансмембранні білки (транспортери МАТЕ), які переносять хімічні і токсичні сполуки та сприяють виділенню фенольних сполук у киселему рослини. Такі транспортери, як МАТЕ, здатні передавати фітохімічні сполуки з коренів у мікробіом ризосфери. Однак вони не експортують антимікробні сполуки, що ставить під сумнів їхню роль у біоконтролі.

Білки-транспортери АВС, що зв'язують АТФ, розміщені в клітинах коренів. Ці транспортери залучені до позаклітинної секреції білків, які є складовими кореневих екзометаболітів. Своєю чергою, пригнічення транспортерів АВС призводить до посилення сприйнятливості коренів до патогенних мікроорганізмів. Це пояснюється зниженою секрецією антифунгальних сполук, таких як дитерпеновий склареол. Однак окрім транспортерів МАТЕ і АВС, існує ще велика кількість транспортерів, які можуть брати активну участь у захисних механізмах рослин. Досліджено, що за біотичного стресу у рослин *Medicago truncatula* відбувається пригнічення синтезу транспортера АВС, що зменшує синтез медікарпіну в фенілпропановидному шляху. Це призводить до підвищення рівня ізофлавоноїдів у рослин. Транспортери АВС модулюють синтез та ексудацію захисних фітохімічних речовин, які можуть бути модифіковані мікробіомом. Наприклад, зниження експресії гена MtABCG10, що кодує білок АВС у *Medicago truncatula*, призводить до підвищення інфікування коренів грибом *Fusarium oxysporum*. Окрім цього, визначено, що дефіцит азоту активізує біосинтез геністеїну (ізофлавоону), який зв'язується з білком NodD та

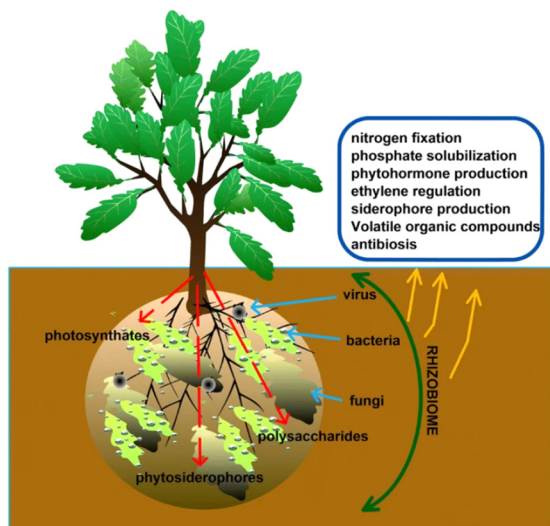


Рис. 1. Різноманітність мікробіому ризосфери та його вплив на рослини

ініціює утворення бульбочок з коренів сої [17].

Фенольні сполуки є активними компонентами захисних метаболічних систем рослин. Водночас вони можуть діяти як сигнальні молекули, використовуючи захисні реакції рослин як про- або антиоксиданти, можуть впливати на рівні вільних радикалів, кількість яких збільшується в клітинах за стресів різної етіології [1].

Хімічна передача сигналів між коренями рослин та іншими ґрунтовими мікроорганізмами, базується на складових корневих екзометаболітів (рис. 2).

Деякі спеціалізовані метаболіти, такі як проліни, кумарини та органічні кислоти, можуть сприяти росту рослин в умовах абіотичного стресу (тобто посухи, солоності та дефіциту поживних речовин) або через покращене засвоєння поживних/мінеральних речовин, або через активну осморегуляцію коренів. Під час певного біотичного стресу вивільняються спеціальні кореневі екsudати, такі як фенольні сполуки, нелеткі терпеноїди, леткі терпени та сірчані сполуки (напр., диметилдисульфід (DMDS), диметилтрисульфід (DMTS)), які можуть безпосередньо пригнічувати враженість рослин патогенами і шкідни-

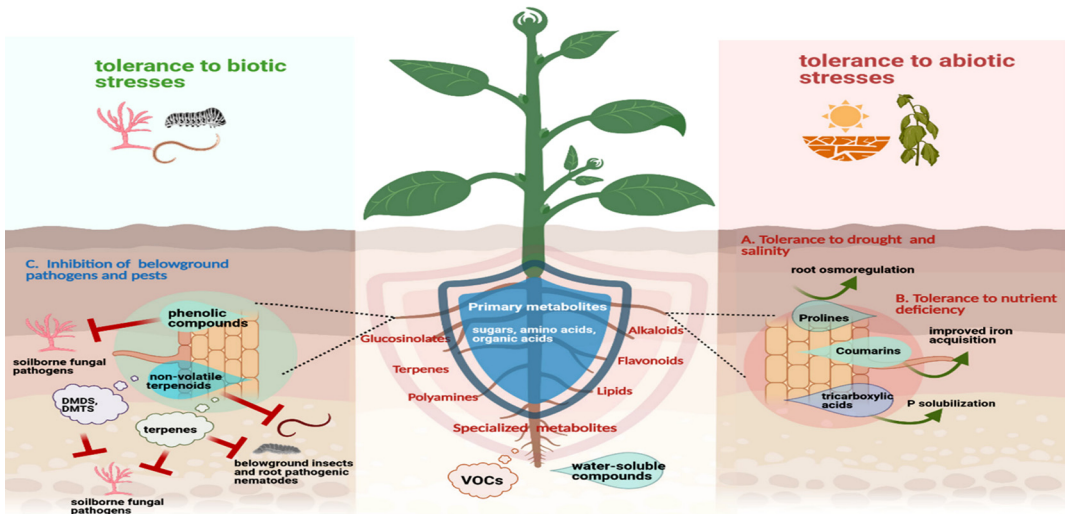


Рис. 2. Схематичне зображення прямої ролі корневих ексудатів у стійкості рослин до біотичних та абіотичних стресів; посуха та засолення (А), дефіцит поживних речовин (В), ґрунтові патогени та шкідники (С) [18]

ками, що передаються через ґрунт. Прикладом подібної передачі хімічних сигналів є секреція ізофлавонів коренями сої, що приваблює як мутуалістів (*Bradyrhizobium japonicum*), так і патогенів, наприклад, *Phytophthora sojae*.

Флавоноїди становлять велику частку вторинних метаболітів, отриманих із фенілпропанонідів, у рослинах, що є складовими корневих екзометаболітів. Похідні ізофлавоноїдів, такі як фітоалексинписатин з *P. sativum*, є важливими протимікробними сполуками в бобових рослинах. Встановлено, що нелеткі та напівлеткі терпеноїдні фітохімічні речовини можуть секретуватися в мікробіом [19]. Флавоноїди, що присутні в корневих ексудатах бобових, активують гени *Rhizobium meliloti*. Зазначені гени відповідальні за процес утворення бульбочок на корнях рослин. Флавоноїди також можуть бути відповідальними за утворення везикулярно-арбускулярної мікоризи (ВАМ).

Наявність мікроорганізмів впливає на якісний та кількісний склад флавоноїдів, присутніх у ризосфері, як через модифікацію корневих ексудатів, так і через мік-

робний катаболізм ексудатів. Мікробні сукцесії і ослаблення сигналів фенольних сполук може мати екологічні наслідки у взаємодії рослина – мікроорганізми. Такі природні захисні механізми, що забезпечують біомолекули фенольних сполук, заступають на особливу увагу в аспекті їхнього практичного використання як альтернативи хімічному контролю збудників хвороб [20].

Відомо, що трансмембранні рецептори – патерн-розпізнавальні рецептори (PRRs) контролюють неспецифічний імунітет рослин. PRR є білками, які присутні на поверхні клітин імунної системи і здатні розпізнавати стандартні молекулярні структури, специфічні для великих груп патогенів. Їх також називають рецепторами розпізнавання патогена. Розпізнавання консервативних мікробних доменів (патоген-асоційованих молекулярних структур, PAMP) за допомогою PRRs ініціює активацію мітоген-активованих протеїнкіназ (MAPKs), генерацію активних форм кисню (АФК), виділення іонів Ca^{2+} , транскрипційне переграмування, біосинтез гормонів та відкладення калози у клітинній стінці [21].

Останніми роками розпізнавання патернів стало важливим процесом в імунних реакціях рослин. Наявність рецепторів розпізнавання патернів (PRR) дає можливість рослинам сприймати різні молекулярні сигнали, властиві певним класам мікроорганізмів, що взаємодіють із ними. Ці взаємодії можуть бути патогенними або непатогенними [21]. Рослини здатні виявляти наявність мікроорганізмів за допомогою PRR, які зв'язуються з мікробасоційованими молекулярними патернами (MAMP). Останні продукуються бактеріями в ризосфері. Зв'язування PRR-MAMP активує імунну відповідь рослини для пригнічення патогенних мікроорганізмів. Імунна відповідь запускає сигнальний каскад, який активує фактори транскрипції, активні форми кисню, певні форми азоту та гени, пов'язані із захистом рослин [22].

Відомо, що культурні рослини, які характеризуються високою стійкістю до фітопатогенних мікроорганізмів, зумовлюють значний селективний тиск на їх популяції, що призводить до відбору патогенних та агресивних форм. Сильно сприйнятливі рослини забезпечують швидкий ріст чисельності популяцій фітопатогенів. Окрім того, доведено, що незалежно від стійкості до хвороб, деякі сорти культурних рослин можуть підвищувати репродуктивну здатність патогенних мікроміцетів, що зумовлює істотне зростання інтенсивності фітопатогенного фону — чинника біологічного забруднення агроєкосистем [23].

Кореневі екsudати утворюють захисний комплекс хімічних сполук у мікробіомі. Відомо, що як низько-, так і високомолекулярні метаболіти, які є складовими корневих екsudатів, сприяють захисту рослин від ґрунтових фітопатогенних мікроорганізмів. Відповідно до цього, наприклад, надмірна експресія гена *Arabidopsis*, який регулює біосинтез камалексину та саліцилової кислоти (SA), підвищує стійкість рослин сої до нематод. Активація зазначених генів стійкості, в результаті інфекції, активує внутрішній синтез, накопичення і секрецію камалексину. В той самий час депресія цих генів призводить до пригні-

чення утворення камалексину і збільшення ураження рослин патогенами. Стриголактони, перебуваючи в ризобіомі під час зараження кореневими паразитичними рослинами, беруть участь у симбіозі рослин з арбускулярними мікоризними грибами. Один із цих ефектів здійснюється шляхом втручання в шляхи гормонального захисту, сприяючи тим самим явним стресовим реакціям, викликаним рослинами в ризобіомі. Про це також свідчить пригнічення росту безлічі фітопатогенних грибів за присутності синтетичного аналогу стриглактону GR24 [24].

Відомо, що фотосинтетично фіксований вуглець, який є складовою корневих екзо-метаболітів, і низькомолекулярних антимікробних сполук, таких як фітоантиципіни та фітоалексини, є важливими для росту, розвитку та захисту рослин від хвороб [25].

З іншого боку фітоалексини захищають клітини кореня рослин від колонізації патогенними мікроорганізмами. Відомо, що спектр хімічних елементів корневих екзо-метаболітів є різноманітним. Він включає велику кількість антимікробних сполук. Наприклад, розмаринова кислота в кореневому екsudаті солодкового базиліку, має антифунгальну дію стосовно *Phytophthora cinnamoni*. В той самий час *Lithospermum erythrorhizon* продукують пігментовані нафтохінони, що також беруть участь у захисті ризосфери рослин від патогенних мікроорганізмів. Приваблення рухомих зооспор ооміцетів — патогенів рослин, до поверхні коренів рослин відбувається за механізмом, який включає використання електричних потенціалів у коренях рослин, що утворюються в результаті електрогенного транспорту іонів на їхній поверхні [26].

Бактерії, що мають корисні для рослин властивості, прийнято позначати аббревіатурою PGPR (plant-growth-promoting-rhizobacteria або рiстстимульовальні ризобактерії). Одним із механізмів рiстстимуляції рослин ґрунтових бактерій групи PGPR є утворення гормонів росту. Наприклад, синтез гіберелової кислоти та цитокініну

притаманний для *Azospirillum*, *Arthrobacter* та *Azotobacter*.

До механізмів бактерій, що пригнічують розвиток фітопатогенних мікроорганізмів, належать: здатність продукувати сидерофори, хелатори заліза, які роблять залізо недоступним для патогенів; антифунгальні метаболіти; ферменти, що лізують клітинну стінку грибів, регуляція рівня рослинного гормону етилену за участю ферменту АЦК-деамінази у відповідь на стресовий вплив фітопатогенів. Бактерії здатні конкрувати з фітопатогенними грибами за поживні речовини або специфічні ніші в кореневій системі, а також викликати системну резистентність [27].

Мікоризний симбіоз зумовлює зменшення симптомів та підвищення стійкості рослин до патогенних мікроорганізмів. Вивчено роль гриба *Glomus mossea* у біологічному захисті пшениці від збудника сажки (*U. agropyri*). Виявлено, що інокуляція ВАМ пригнічує захворюваність сажкою від 48,2% до 23% за подвійної інокуляції *G. mosseae* і *U. agropyri*. Подвійна інокуляція також призводить до збільшення сухої маси коренів і пагонів, а також урожайності. Відомо, що кілька родів бактерій (*Streptomyces*, *Agrobacterium*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Bacillus*, *Serratia*, *Azotobacter* і флуоресцентні штами *Pseudomonas*) здатні контролювати захворювання рослин.

Відомо, що кореневі екзометаболіти впливають на ріст та розвиток багатьох патогенних грибів, які належать до родів: *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Sclerotium*, *Aphanomyces*, *Pythium*, *Verticillium* та *Phytophthora*, особливо в результаті стимуляції кореневими екзометаболітами сприйнятливих сортів рослин-живителів. Мікробіом ризосфери може включати симбіонтів, які проникають у корені, як мікоризні гриби, або ризобії. Крім мобілізації поживних речовин, бактерії ризосфери можуть забезпечувати захист рослин від патогенних ґрунтових мікроорганізмів, сприяючи росту рослин.

Виявлено, що дитерпеновий ризатален А продукується та вивільняється неінфікованими коренями *A. thaliana*, та є частиною системи регуляції захисту коренів. Росли-

ни з дефіцитом ризаталену А більш сприйнятливі до шкідників. Отже, мікробіом є не лише місцем взаємодії фітопатогенів із рослинами, а також місцем забезпечення захисту рослин від збудників хвороб та шкідників.

Відомо, що момілактон А накопичується в листках рослин рису, уражених фітопатогенними мікроміцетами. Крім момілактону А – прототипу фітоалексину, рівень фітоантиципіну (антимікробна сполука, що присутня в рослинах за будь-якого зараження патогенними мікроорганізмами) також може підвищуватися за інфікування патогенами. Момілактон А з іншими кореневими ексудатами викликає активність як фітоантиципінів, так і індукованих патогенами фітоалексинів. З іншого боку, зменшення фітоантиципіну спостерігається в корневих волосках за синтезу β -криптогену. Це свідчить про його регуляторну дію на секрецію фенольних сполук у мікробіомі. Наприклад, аномальний синтез β -криптогену в корневих волосках *Coleus blumei* імітує інфікування патогенами і, як наслідок, посилює синтез розмаринової кислоти, яка, своєю чергою, проявляє антимікробну активність. Декілька антифунгальних фенілпропановідних корневих ексудатів були індуковані у *Hordeum vulgare* в результаті взаємодії рослини з *Fusarium graminearum* [28]. За взаємодії з рослинами бактерії утворюють захисні біоплівки або продукують антибіотики, які використовуються як біоконтроль проти фітопатогенів.

Грампозитивні і грамнегативні бактерії, включаючи фітопатогенні бактерії, мають систему розпізнавання, яка контролює експресію кількох генів, що відповідають за патогенність [3]. Такі бактерії продукують і виділяють аутоіндуктори. Вони зв'язуються зі своїм рецептором і активують транскрипцію генів, у тому числі для синтезу індуктора. Виявлено, що грампозитивні стрептоміцети регулюють утворення спор, а також вироблення антибіотиків за допомогою сигналу кворуму, який називається А-фактором. Іншими механізмами біоконтролю, які використовуються

рістстимулювальними мікроорганізмами є інтерференція кворуму, антибіоз і конкуренція за поживні речовини. Більшість ризобактерій і ризосферних грибів також виробляють метаболіти, які пригнічують ріст патогенів. Грампозитивні і грамнегативні бактерії мають систему розпізнавання кворуму, яка контролює експресію кількох генів, необхідних для патогенності. Сигналами для визначення кворуму є N-ацилгомосеринові лактони (AHL), пептидними аутоіндукторами та A-фактор для стрептоміцетів. Подібно до непатогенних мікроорганізмів, патогенні індукують у рослині шлях метаболізму саліцилової кислоти замість жасмонової кислоти/етилену. Наприклад, до таких організмів належать *P. syringae* та біотрофний гриб *U. maydis*, який викликає сажкову хворобу кукурудзи [3].

Сидерофори відіграють роль хімічних сигналів для міжвидової комунікації між бактеріями в природній мікробній екосистемі. Мікроорганізми ризосфери за допомогою сидерофорів беруть участь у зв'язуванні мікроелементів, таких як залізо, які існують переважно в нерозчинній формі, що робить їх недоступними для рослин. Поглинаючи ці поживні речовини, вони позбавляють патогенів доступу до цих елементів, що призводить до пригнічення розвитку патогенів. Мікробіом ризосфери може впливати на популяції рослин, що зумовлює до взаємного співіснування конкурентів в одному середовищі. Це може бути або позитивна асоціація, що включає симбіоз живителя, або негативна, за участю патогенів, або нейтральна. Сигнальні молекули кореневих екзометаболітів розпізнають ризосферні мікроорганізми, які, своєю чергою, синтезують відповідні сигнальні молекули, та ініціюють реакції рослин, необхідні для їх колонізації. Хемотаксис бактерій до коренів є важливим параметром конкурентної колонізації, що стимулюється вуглеводами та амінокислотами кореневих екзометаболітів, які впливають на рухливість джгутіків. Білки зовнішньої мембрани бактерій також відіграють важливу роль у ранньому розпізнаванні

живителя. Ці білки у *Azospirillum brasilense* зв'язуються з іммобілізованими на мембрані екстрактами коренів кількох видів рослин із різною спорідненістю. Мікробіом ризосфери може взаємодіяти з кореневими аглютинінами, присутніми в корневих ексудатах [29].

Вивільнення флавоноїдів із коренів бобових активує транскрипцію *rhizobia nod factor* (NF), тобто ліпохітоолігосахаридів (LCOS). Ці чинники пояснюють специфічність ризобії-господаря. У рослин наявні білки LysM-рецепторної кінази, що зв'язуються і реагують на MAMP. Встановлено їхню роль у формуванні бульбочок різних рослин [30].

Не менш важливою є взаємодія між бобовими і грамнегативними азотофіксуючими бактеріями. Вільноживучі протеобактерії (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, *Mesorhizobium*, *Azorhizobium* і *Photorrhizobium*) можуть інокулювати бобові рослини та встановлювати з ними симбіотичні зв'язки. Утворені в результаті бактеріального метаболізму з органічного матеріалу сполуки азоту стимулюють розвиток рослин. Наприклад, розвиток вільної азотофіксуючої бактерії *Azospirillum vinelandii* контролюється сполуками вуглецю, що продукують рослини. Під час росту у ґрунті з низьким вмістом азоту у присутності бактерій *A. vinelandii*, рослини використовують фіксовані сполуки азоту [31].

Здатність будь-якого мікроорганізму, що стимулює ріст, впливати на зміни архітектури коренів призводить до збільшення кількості корневих волосків та сприяє більшому поглинанню поживних речовин рослиною. Про це свідчать роботи Олаха та ін., в яких доведено, що кількість бічних коренів *Medicago truncatula* збільшується за впливу ліпохітоолігосахаридів (LCOs). Про збільшення довжини, площі поверхні та кількості коренів у *A. thaliana* за інокуляції *Bradyrhizobium japonicum*-LCOs повідомляє Khan M.S. [32]. Відомо, що бактерії змінюють морфологію коренів і збільшують їх біомасу. Завдяки цьому корені отримують більше поживних речовин із ґрунту. Було показано, що обробка аук-

синами посилює колонізацію коренів ґрунтовими бактеріями, наприклад, *Azospirillum*. Гіфальне розгалуження мікроміцетів забезпечує контакт із коренем живителя та сприяє утворенню симбіозу. Сигнальні молекули рослин індукують розгалуження і запускають морфогенез гіф гриба, що передує успішній колонізації. Кореневі виділення із рослин з обмеженим вмістом фосфатів є більш активними, ніж із рослин з достатньою кількістю фосфору. Це свідчить про те, що розгалуження в коренях регулюються доступністю фосфору у ґрунті. Наприклад, виявлено сесквітерпени, з ексудатів коренів рослин *Lotus japonicus*, які викликають розгалуження гіф мікроміцетів у мікоризі, що може стати корисним у встановленні нової ролі кореневих ексудатів у взаємодії рослини та мікоризи. Захисні процеси, які завжди запускаються у відповідь на мікробну інвазію, модулюються в мікоризі [31].

Везикулярно-арбускулярна мікориза (ВАМ) утворює тісний і взаємовигідний зв'язок між кореневою системою рослини та мікоризним грибом. Щоб задовольнити потреби рослини-живителя і гриба, який знаходиться в арбускулярній мікоризі (АМ), відбуваються метаболічні процеси, які забезпечують їхню адаптацію. Як і ризобії, мікоризні гриби, розпізнають свого сумісного живителя за допомогою кореневих екзометаболітів [31]. ВАМ-індуковані кореневі ексудати сприяють як розвитку мікробних асоціацій у ризосфері, так і росту рослин.

Оскільки ризосфера є середовищем високої мікробної активності, слід враховувати вплив мікроорганізмів на процеси мобілізації/імобілізації чи деградації органічних забруднень. Органічні забруднювачі можуть піддаватися ферментативному впливу та мікробіологічному розкладу. Інтенсифікація сільського господарства мала довгостроковий шкідливий вплив і призвела до збільшення концентрації важких металів у ґрунті. Під впливом важких металів істотно змінюється склад продукованих мікроорганізмами екзометаболітів. Дуже часто це виявляється у синтезі речовин, які

є шкідливими для вищих рослин та стають причиною токсикозу ґрунту. Так, наприклад, показано, що під впливом сполук Pb у дерново-підзолистому легкосуглинистому ґрунті під культурами гороху та вівса відбувалися зміни метаболічних процесів у грибів роду *Alternaria*, що сприяло утворенню токсичних для рослин сполук [33].

Взаємодія рослин із ґрунтовими мікроорганізмами відіграє важливу роль у стійкості рослин, наприклад, за рахунок зменшення біодоступності металів у ґрунті за допомогою різних механізмів. Так, гени, що належать родині транспортерів МАТЕ, які кодують транспортні білки цитрату, активують виділення органічних кислот кореневою системою. Виділення бурштинової, яблучної, лимонної та деяких інших кислот та їх похідних (малату, цитрату, оксалату, сукцинату), які хелатують алюміній у кореневій зоні ґрунту, є ефективним механізмом стійкості багатьох культур. Органічні кислоти та їх похідні, що виділяються корінням рослин, видоспецифічні [34].

Біоаккумуляція міді, кадмію та нікелю була виявлена у стрептоміцетах, групі грам-позитивних бактерій, що домінують на бідних ґрунтах із високим вмістом важких металів. Окрім того, була перевірена здатність мікроміцетів, у т. ч. ектомікоризних грибів, до біоаккумуляції важких металів. Це пов'язано із здатністю важких металів зберігатися у вигляді фосфатних солей у вакуолі клітин грибів. В умовах стресу, таких як посуха, забруднення важкими металами або дефіцит поживних речовин, ВАМ забезпечує рослини водою та поживними речовинами і діє як біофільтр для важких металів, сприяючи росту рослин [33].

Отже, коренева ексудация є однією з найважливіших функцій рослинних організмів, яка сприяє регуляції взаємодії між рослинами і ґрунтовими мікроорганізмами. Кореневі ексудати беруть участь у кількох типах взаємодій, як позитивних (симбіотичні відносини, стимулюванням росту рослин мікроорганізмами групи PGPR, мікоризними грибами), так і негативних у системі рослина – ґрунт – мікроорганізми.

ВИСНОВКИ

Взаємний вплив рослин у фітоагроценозах здійснюється насамперед через кореневі системи. Дія корневих екзотметаболітів може виявлятися як на рівні молекулярних та ультраструктурних змін клітин, так і на рівні біохімічних та фізіологічних процесів. За дії алелохімічних або сигнальних хімічних речовин відбувається регуляція міжвидової або внутрішньовидової взаємодії рослин з мікроорганізмами. Алелопатичні сполуки зазвичай створюють «множинні каскадні ефекти», які впливають на сукце-

сію мікробних спільнот, просторову структуру, мутуалістичні асоціації, цикл азоту в ґрунті, а також на продуктивність і захист рослин. У відповідь рослини розвивають складні молекулярні та фізіологічні механізми для кращої адаптації, толерантності та виживання. Дослідження корневих екзотметаболітів рослин надасть можливість краще зрозуміти взаємодію рослин та мікроорганізмів, що визначають їх роль як екологічного чинника у мікробно-рослинних асоціаціях.

ЛІТЕРАТУРА

- Kong X.X., Luo L.D., Zhao J.J. et al. Expression of *Frigida* in root inhibits flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 70. P. 5101–5114. DOI: <http://doi.org/10.1093/jxb/erz287>
- Туровнік Ю.А., Парфенюк А.І., Дем'янюк О.С., Безноско І.В. Кореневі екзотметаболіти рослин соняшнику як фактор впливу на життєздатність фітопатогенного гриба *Alternaria alternata* (Fr.) Keiss. *Збалансоване природокористування*. 2020. № 1. С. 102–107. DOI: <https://doi.org/10.33730/2310-4678.1.2020.203937>
- Shrestha A., Grimm M., Ojiro I. et al. Impact of Quorum Sensing Molecules on Plant Growth and Immune System. *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. P. 1545. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01545>
- Scavo A., Restuccia A. and Mauromicale G. Allelopathy: Principles and Basic Aspects for Agroecosystem Control. *Springer – Sustainable Agriculture Reviews*. 2018. Vol. 28. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-90309-5_2
- Сучасні методи в алелопатичних дослідженнях. Методичний посібник / за ред. Н.В. Заїменко. Київ: Ліра-К, 2021. 200 с.
- Li B., Li Y.Y., Wu H.M. et al. Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodulation and N₂ fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016. Vol. 113. P. 6496–6501. DOI: <http://doi.org/10.1073/pnas.1523580113>
- Kong C.H., Zhang S.Z., Li Y.H. et al. Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications*. 2018. Vol. 9. P. 3867. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06429-1>
- Novoplansky A. What plant roots know? *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2019. Vol. 92. P. 126–133. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.semcdb.2019.03.009>
- Zhalnina K., Louie K.B., Hao Z. et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*. 2018. Vol. 3. P. 470–480. DOI: <http://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3>
- Jacoby R.P., Chen L., Schwier M. et al. Recent advances in the role of plant metabolites in shaping the root microbiome. *F1000Research*. 2020. Vol. F1000. Faculty Rev-151. DOI: <https://doi.org/10.12688/f1000research.21796.1>
- Vranova V., Rejsek K., Skene K.R. et al. Methods of collection of plant root exudates in relation to plant metabolism and purpose: a review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2013. Vol. 176. P. 175–199. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.2010003>
- Pausch J. and Kuzyakov Y. Carbon input by roots into the soil: quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale. *Global Change Biology*. 2018. Vol. 24. P. 1–12. DOI: <http://doi.org/10.1111/gcb.13850>
- Di Benedetto N.A., Corbo M.R., Campaniello D. et al. The role of plant growth promoting bacteria in improving nitrogen use efficiency for sustainable crop production: a focus on wheat. *AIMS Microbiology*. 2017. Vol. 3. P. 413–434. DOI: <https://doi.org/10.3934/microbiol.2017.3.413>
- Benocci T., Aguilar-Pontes M.V., Zhou M. et al. Regulators of plant biomass degradation in ascomycetous fungi. *Biotechnology for Biofuels and Bio-products*. 2017. Vol. 10. P. 152. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13068-017-0841-x>
- Lakshmanan V., Selvaraj G. and Bais H.P. Functional soil microbiome: belowground solutions to an aboveground problem. *Journal of Plant Physiology*. 2014. Vol. 166. P. 689–700. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.114.245811>
- Catherine M.-B. and Joel L.S. Symbiotic nitrogen fixation by rhizobia – the roots of a success story. *Plant Journal*. 2018. Vol. 44. P. 7–15. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.12.001>
- Jiao Y., Wang E., Chen W. and Smith D.L. Complex interactions in legume/cereal intercropping system: role of root exudates in root-to-root communication. *bioRxiv*. 2017. P. 097584. DOI: <https://doi.org/10.1101/097584>

18. Rizaludin M.S., Stopnisek N., Raaijmakers J.M. and Garbeva P. The Chemistry of Stress: Understanding the 'Cry for Help' of Plant Roots. *Metabolites*. 2021. Vol. 11 (6). P. 357. DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo11060357>
19. Sohrabi R., Ali T., Harinantenaina Rakotondraibe L. and Tholl D. Formation and exudation of non-volatile products of the arbidiol triterpenoid degradation pathway in *Arabidopsis* roots. *Plant Signaling and Behavior*. 2017. Vol. 12. P. 1265722. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1265722>
20. Ruiz C., Nadal A., Foix L. et al. Diversity of plant defense elicitor peptides within the *Rosaceae*. *BMC Genetics*. 2018. Vol. 19. P. 1–11. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0593-4>
21. Peyraud R., Dubiella U., Barbacci A. et al. Advances on plant-pathogen interactions from molecular toward systems biology perspectives. *The Plant journal: for cell and molecular biology*. 2017. Vol. 90. P. 720–737. DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.13429>
22. Rosier A., Medeiros F.H. and Bais H.P. Defining plant growth promoting rhizobacteria molecular and biochemical networks in beneficial plant-microbe interactions. *Plant Soil*. 2018. Vol. 428. P. 35–55. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3679-5>
23. Парфенюк А.І. Сорт рослин як чинник біологічної безпеки в агроценозах України. *Агроекологічний журнал*. 2017. № 2. С. 155–163.
24. Rasmann S., Bennett A., Biere A. et al. Root symbionts: powerful drivers of plant above- and below-ground indirect defences. *Insect Science*. 2017. Vol. 24. P. 947–960. DOI: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12464>
25. Amb M.K. and Ahluwalia A.S. Allelopathy: potential role to achieve new milestones in rice cultivation. *Rice Science*. 2016. Vol. 23. P. 165–183. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2016.06.001>
26. Bais H.P., Tiffany L., Weir L.T. et al. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plant and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*. 2006. Vol. 57. P. 233–266. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>
27. Miozzi L., Vaira A.M., Catoni M. et al. Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant friend or foe in the fight against viruses? *Frontiers in Microbiology*. 2019. Vol. 10. P. 1238. DOI: <http://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01238>
28. Zúñiga A., Donoso R.A., Ruiz D. et al. Quorum Sensing systems in the plant growth-promoting bacterium *Paraburkholderia* phytofirmans PsJN exhibit cross-regulation and are involved in biofilm formation. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2017. Vol. 30. P. 557–565. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-17-0008-R>
29. McCormick S. Rhizobial strain-dependent restriction of nitrogen fixation in a legume-rhizobium symbiosis. *Plant Journal*. 2018. Vol. 93. P. 3–4. DOI: <http://doi.org/10.1111/tpj.13791>
30. Arunachalam S., Schwinghamer T., Dutilleul P. and Smith D.L. Multiyear effects of biochar, lipo-chitooligosaccharide, thuricin 17, and experimental biofertilizer for switchgrass. *Agronomy Journal*. 2018. Vol. 110. P. 77–84. DOI: <https://doi.org/10.2134/agronj2017.05.0278>
31. Jiang D., Tan M., Wu S. et al. Defense responses of arbuscular mycorrhizal fungus-colonized poplar seedlings against gypsy moth larvae: a multiomics study. *Horticultural Research*. 2021. Vol. 8. P. 245. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00671-3>
32. Ahemad M. and Khan M.S. Effect of pesticides on plant growth promoting traits of green gram-symbiont, *Bradyrhizobium* sp. strain MRM6. *Bull Environ Contam Toxicol*. 2011. Vol. 86. P. 384–388. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00128-011-0231-1>
33. Tiwari S. and Lata C. Heavy Metal Stress, Signaling, and Tolerance Due to Plant-Associated Microbes: An Overview. *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. P. 452. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00452>
34. Chauhan D., Yadav V., Vaculik M. et al. Aluminum toxicity and aluminum stress-induced physiological tolerance responses in higher plants. *Critical Reviews in Biotechnology*. 2021. Vol. 41. P. 715–730. DOI: <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1874282>

REFERENCES

1. Kong, X.X., Luo, L.D., Zhao, J.J. et al. (2019). Expression of *Frigida* in root inhibits flowering in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 70, 5101–5114. DOI: <http://doi.org/10.1093/jxb/erz287> [in English].
2. Туровник, Я.А., Парфенюк, А.І., Дем'янюк, О.С. & Безноско, І.В. (2020). Korenevi ekzometabolity roshlyn sonyashnyku yak faktor vplyvu na zhyttye-zdatnist' fitopatohennoho hryba *Alternaria alternata* (Fr.) Keiss. [Root exometabolites of sunflower plants as a factor affecting the viability of the phytopathogenic fungus *Alternaria alternata* (Fr.) Keiss.]. *Zbalansovane pryrodokorystuvannya – Balanced nature management*, 1, 102–107. DOI: <https://doi.org/10.33730/2310-4678.1.2020.203937> [in Ukrainian].
3. Shrestha, A., Grimm, M., Ojiro, I. et al. (2020). Impact of Quorum Sensing Molecules on Plant Growth and Immune System. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1545. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01545> [in English].
4. Scavo, A., Restuccia, A. & Mauromicale, G. (2018). Allelopathy: Principles and Basic Aspects for Agroecosystem Control. *Springer – Sustainable Agriculture Reviews*, 28. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-90309-5_2 [in English].
5. Zaimenko, N.V. (Ed.). (2021). *Suchasni metody v alopatychnykh doslidzhenniakh. Metodychnyi posibnyk [Modern methods in allelopathic research. Methodical manual]*. Kyiv [in Ukrainian].
6. Li, B., Li, Y.Y., Wu, H.M. et al. (2016). Root exudates drive interspecific facilitation by enhancing nodula-

- tion and N₂ fixation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 6496–6501. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1523580113> [in English].
7. Kong, C.H., Zhang, S.Z., Li, Y.H. et al. (2018). Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature Communications*, 9, 3867. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06429-1> [in English].
 8. Novoplansky, A. (2019). What plant roots know? *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 92, 126–133. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.semcdb.2019.03.009> [in English].
 9. Zhalnina, K., Louie, K.B., Hao, Z. et al. (2018). Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly. *Nature Microbiology*, 3, 470–480. DOI: <http://doi.org/10.1038/s41564-018-0129-3> [in English].
 10. Jacoby, R.P., Chen, L., Schwier, M. et al. (2020). Recent advances in the role of plant metabolites in shaping the root microbiome. *F1000Research*, F1000, Faculty Rev-151. DOI: <https://doi.org/10.12688/f1000research.21796.1> [in English].
 11. Vranova, V., Rejsek, K., Skene, K.R. et al. (2013). Methods of collection of plant root exudates in relation to plant metabolism and purpose: a review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 176, 175–199. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.2010003> [in English].
 12. Pausch, J. & Kuzyakov, Y. (2018). Carbon input by roots into the soil: quantification of rhizodeposition from root to ecosystem scale. *Global Change Biology*, 24, 1–12. DOI: <http://doi.org/10.1111/gcb.13850> [in English].
 13. Di Benedetto, N.A., Corbo, M.R., Campaniello, D. et al. (2017). The role of plant growth promoting bacteria in improving nitrogen use efficiency for sustainable crop production: a focus on wheat. *AIMS Microbiology*, 3, 413–434. DOI: <https://doi.org/10.3934/microbiol.2017.3.413> [in English].
 14. Benocci, T., Aguilar-Pontes, M.V., Zhou, M. et al. (2017). Regulators of plant biomass degradation in ascomycetous fungi. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*, 10, 152. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13068-017-0841-x> [in English].
 15. Lakshmanan, V., Selvaraj, G. & Bais, H.P. (2014). Functional soil microbiome: belowground solutions to an aboveground problem. *Journal of Plant Physiology*, 166, 689–700. DOI: <http://doi.org/10.1104/pp.114.245811> [in English].
 16. Catherine, M.-B. & Joel, L.S. (2018). Symbiotic nitrogen fixation by rhizobia — the roots of a success story. *Plant Journal*, 44, 7–15. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.12.001> [in English].
 17. Jiao, Y., Wang, E., Chen, W. & Smith, D.L. (2017). Complex interactions in legume/cereal intercropping system: role of root exudates in root-to-root communication. *bioRxiv*, 097584. DOI: <https://doi.org/10.1101/097584> [in English].
 18. Rizaludin, M.S., Stopnisek, N., Raaijmakers, J.M. & Garbeva, P. (2021). The Chemistry of Stress: Understanding the 'Cry for Help' of Plant Roots. *Metabolites*, 11 (6), 357. DOI: <https://doi.org/10.3390/metabo11060357> [in English].
 19. Sohrabi, R., Ali, T., Harinantainaina Rakotondraibe, L. & Tholl, D. (2017). Formation and exudation of non-volatile products of the arabinol triterpenoid degradation pathway in *Arabidopsis* roots. *Plant Signaling and Behavior*, 12, 1265722. DOI: <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1265722> [in English].
 20. Ruiz, C., Nadal, A., Foix, L. et al. (2018). Diversity of plant defense elicitor peptides within the Rosaceae. *BMC Genetics*, 19, 1–11. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12863-017-0593-4> [in English].
 21. Peyraud, R., Dubiella, U., Barbacci, A. et al. (2017). Advances on plant-pathogen interactions from molecular toward systems biology perspectives. *The Plant journal: for cell and molecular biology*, 90, 720–737. DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.13429> [in English].
 22. Rosier, A., Medeiros, F.H. & Bais, H.P. (2018). Defining plant growth promoting rhizobacteria molecular and biochemical networks in beneficial plant-microbe interactions. *Plant Soil*, 428, 35–55. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3679-5> [in English].
 23. Parfenyuk, A.I. (2017). Sort roslyn yak chynnyk biolohichnoyi bezpeky v ahrotsenozakh Ukrainy [Plant variety as a factor of biological safety in agrocenoses of Ukraine]. *Ahroekolohichnyi zhurnal — Agroecological journal*, 2, 155–163 [in Ukrainian].
 24. Rasmann, S., Bennett, A., Biere, A. et al. (2017). Root symbionts: powerful drivers of plant above- and belowground indirect defences. *Insect Science*, 24, 947–960. DOI: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12464> [in English].
 25. Amb, M.K. & Ahluwalia, A.S. (2016). Allelopathy: potential role to achieve new milestones in rice cultivation. *Rice Science*, 23, 165–183. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2016.06.001> [in English].
 26. Bais, H.P., Tiffany, L., Weir, L.T. et al. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plant and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 233–266. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159> [in English].
 27. Miozzi, L., Vaira, A.M., Catoni, M. et al. (2019). Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant friend or foe in the fight against viruses? *Frontiers in Microbiology*, 10, 1238. DOI: <http://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01238> [in English].
 28. Zúñiga, A., Donoso, R.A., Ruiz, D. et al. (2017). Quorum Sensing systems in the plant growth-promoting bacterium *Paraburkholderia phytofirmans* PsJN exhibit cross-regulation and are involved in biofilm formation. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30, 557–565. DOI: <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-17-0008-R> [in English].
 29. McCormick, S. (2018). Rhizobial strain-dependent restriction of nitrogen fixation in a legume-rhizobium symbiosis. *Plant Journal*, 93, 3–4. DOI: <http://doi.org/10.1111/tpj.13791> [in English].
 30. Arunachalam, S., Schwingamer, T., Dutilleul, P.

- & Smith, D.L. (2018). Multiyear effects of biochar, lipo-chitooligosaccharide, thuricin 17, and experimental bio-fertilizer for switchgrass. *Agronomy Journal*, 110, 77–84. DOI: <https://doi.org/10.2134/agnonj2017.05.0278> [in English].
31. Jiang, D., Tan, M., Wu, S. et al. (2021). Defense responses of arbuscular mycorrhizal fungus-colonized poplar seedlings against gypsy moth larvae: a multiomics study. *Horticultural Research*, 8, 245. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00671-3> [in English].
32. Ahemad, M. & Khan, M.S. (2011). Effect of pesticides on plant growth promoting traits of green gram-symbiont, Bradyrhizobium sp. strain MRM6. *Bull Environ Contam Toxicol*, 86, 384–388. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00128-011-0231-1> [in English].
33. Tiwari, S. & Lata, C. (2018). Heavy Metal Stress, Signaling, and Tolerance Due to Plant-Associated Microbes: An Overview. *Frontiers in Plant Science*, 9, 452. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00452> [in English].
34. Chauhan, D., Yadav, V., Vaculik, M. et al. (2021). Aluminum toxicity and aluminum stress-induced physiological tolerance responses in higher plants. *Critical Reviews in Biotechnology*, 41, 715–730. DOI: <https://doi.org/10.1080/07388551.2021.1874282> [in English].

Стаття надійшла до редакції журналу 03.06.2022
