

PLANT
GROWTH-PROMOTING
RHIZOBACTERIA
PSEUDOMONAS

A. M. BORONIN

The latest results of research one of the promising groups of rhizobacteria – PGPR Pseudomonas (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Pseudomonas) – are presented. The mechanisms of the relationships of these bacteria with plants and phytopathogens and possible application of PGPR Pseudomonas in agriculture are considered.

Представлены достижения в области исследований одной из перспективных в сельскохозяйственной практике групп ризобактерий – PGPR (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria) рода Pseudomonas. Рассмотрены механизмы взаимодействия этих бактерий с растениями и фитопатогенами и перспективы их использования в сельскохозяйственной практике.

© Боронин А.М., 1998

РИЗОСФЕРНЫЕ БАКТЕРИИ РОДА PSEUDOMONAS, СПОСОБСТВУЮЩИЕ РОСТУ И РАЗВИТИЮ РАСТЕНИЙ

А. М. БОРОНИН

Пущинский государственный университет

Устойчивость растений к заболеваниям, вызываемым почвенными фитопатогенами, во многом определяется результатами взаимодействия между корневой системой растений и разнообразными микроорганизмами. Совокупность корневой системы с почвой представляет собой сложную экологическую нишу, заселенную полезными, вредными и нейтральными для растений микроорганизмами (рис. 1). Активная секреция клетками корня различных веществ обеспечивает питательными субстратами микроорганизмы, образующие с ним прочные ассоциации как внутри корневых тканей, так и на корневой поверхности (ризоплане), а также в почве, непосредственно окружающей корни (ризосфере). В связи с этим в ризосфере и ризоплане в значительных количествах концентрируются бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли и нематоды, существенно превышая количество этих же организмов в обычной почве. Одной из характеристик ризосферы различных растений, отражающей ее заселенность микроорганизмами, является количественное отношение R/S (rhizosphere/soil). Его нередко рассчитывают для различных видов, родов и семейств обитателей ризосферы. Величина R/S показывает, во сколько раз количество микроорганизмов определенной таксономической группы в ризосфере данного растения превышает количество этих микроорганизмов в почве. Для большинства бактерий величина R/S колеблется от 2 до 25. В ризосфере в отличие от свободной от корней почвы доминируют грамотрицательные бактерии, причем преобладают флуоресцирующие бактерии рода

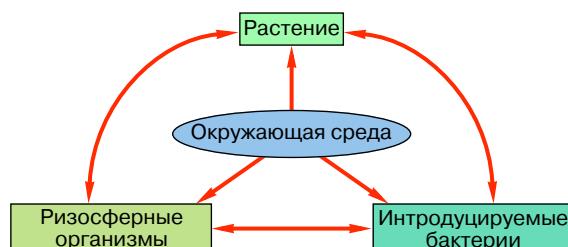


Рис. 1. Множественность биологического взаимодействия в ризосфере

Pseudomonas. Некоторые штаммы бактерий *Pseudomonas putida*, *P. fluorescens*, *P. aureofaciens* (*chlororaphis*), *P. corrugata* и др. способствуют значительному улучшению роста и развития растений. В настоящее время бактерии, обладающие совокупностью полезных для растений свойств, принято обозначать как PGPR (от Plant Growth-Promoting Rhizobacteria – ризобактерии, способствующие росту растений). Исследования этой перспективной для практического использования группы ризобактерий вызывают большой интерес, чем обусловлено регулярное проведение международных симпозиумов по проблеме изучения и практического использования PGPR. Среди PGPR различных таксономических групп выделяются широким набором полезных для растений свойств ризосферные PGPR *Pseudomonas*, которые являются потенциальными объектами агробиотехнологии для разработки на их основе биологических средств защиты растений от фитопатогенов, а также биопрепараторов, стимулирующих рост и повышающих продуктивность растений [1, 2].

МЕХАНИЗМЫ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ВЛИЯНИЯ PGPR *PSEUDOMONAS* НА РАСТЕНИЯ

Все изученные к настоящему времени механизмы положительного влияния псевдомонад на растения можно условно разделить на два типа: 1) прямая или непосредственная стимуляция роста растений за счет синтеза различных метаболитов, полезных для растений; 2) опосредованная стимуляция роста растений за счет вытеснения и подавления развития почвенных фитопатогенов или микроорганизмов, угнетающих рост растений. К первому типу прежде всего можно отнести способность PGPR *Pseudomonas* синтезировать регуляторы роста растений и улучшать фосфорное питание растений. Кроме того, некоторые штаммы псевдомонад способны к фиксации атмосферного азота и индукции у растений устойчивости к фитопатогенам.

Прямая стимуляция роста растений

Синтез регуляторов роста растений. У ризосферных псевдомонад наиболее хорошо изучена способность к синтезу индолил-3-уксусной кислоты (ИУК), которая, как известно, стимулирует развитие корневой системы растений. Однако большинство штаммов псевдомонад, стимулирующих рост растений, производят ИУК в незначительных количествах (3–5 мкг/мл), тогда как псевдомонады, угнетающие рост растений, производят до 20 мкг/мл ИУК. Исследования синтеза ИУК у PGPR *Pseudomonas* демонстрируют возможность получения генетически модифицированных штаммов PGPR *Pseudomonas*, способных к повышенному синтезу ИУК [3]. Перенос в PGPR *Pseudomonas* некоторых плазмид биодеградации нафталина также способствует увеличению уровня синтеза ИУК у ризосферных псев-

домонад, что обусловлено наличием в составе этих плазмид гена, ответственного за синтез нафтилдиоксигеназы (первого фермента в пути окисления нафталина), вовлекаемого в процесс биосинтеза ИУК. Следует отметить, что помимо ИУК бактерии рода *Pseudomonas* могут продуцировать и другие регуляторы роста растений, как, например, гиббереллиноподобные вещества

Улучшение фосфорного питания растений. Фосфор присутствует в почве в виде органических (отложения растительного, животного и микробного происхождения) и неорганических или минеральных соединений. Из этого общего пула фосфорных соединений только около 5% доступны растениям. Некоторые микроорганизмы, в особенности мицелиальные грибы и некоторые ризобактерии, способны усиливать поступление фосфора в растения. Бактерии могут использовать две системы повышения концентрации экзогенного фосфата: 1) за счет гидролиза органических фосфатов под действием фосфатаз; 2) путем растворения минеральных фосфатов за счет продукции кислот. Бактерии рода *Pseudomonas* способны к эффективному растворению фосфорных соединений, что можно использовать для улучшения фосфорного питания растений (рис. 2).

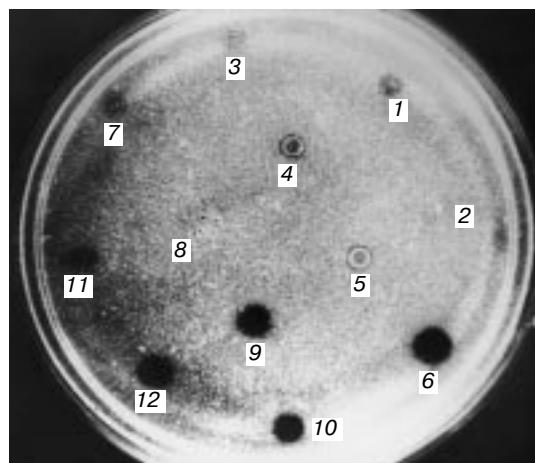


Рис. 2. Растворение фосфатов PGPR *Pseudomonas*. Исследуемые штаммы высевали на специально подготовленную синтетическую агаризованную среду без фосфора, на поверхность которой напыляли мелкодисперсный порошок гидроксиалапатита (ГАП). Темные пятна – прозрачные зоны растворения ГАП в месте высева фосфатсолябилизирующих бактерий. 6, 9, 10–12 – различные штаммы PGPR *Pseudomonas*; 1–5, 7, 8 – различные штаммы *E. coli*, *Erwinia atroseptica* и *Pseudomonas aeruginosa*, не способные к растворению фосфатов

Фиксация атмосферного азота. К настоящему времени известно немного азотфикссирующих штаммов псевдомонад и нет строгих доказательств того, что осуществляемый ими процесс азотфиксации

вносит какой-либо существенный вклад в стимуляцию роста растений. Тем не менее роль PGPR *Pseudomonas* в процессах ассоциативной азотфиксации активно обсуждается, поскольку такие штаммы способны к непосредственной стимуляции роста растений при отсутствии фитопатогенов. Интересно, что в холодных климатических зонах в ризосфере растений азотфикссирующие псевдомонады доминируют над представителями других таксономических групп азотфиксаторов. Преимущество псевдомонад выражается в их холодаустойчивости, поскольку оптимальная температура для азотфиксации 14–20°C. В то же время для процесса азотфиксации других ассоциативных диазотрофов, как, например, бактерий рода *Azospirillum*, оптимальной температурой является 25°C. Несмотря на ограниченную информацию о роли азотфиксации в стимуляции роста растений псевдомонадами и слабую интенсивность этого процесса у псевдомонад, можно заключить, что ризобактерии *Pseudomonas* наряду с другими свободноживущими и ассоциативными диазотрофами родов *Azotobacter*, *Bacillus*, *Klebsiella* и *Azospirillum* могут играть существенную роль как в ассоциативных, так и в симбиотических азотфикссирующих сообществах, улучшая, к примеру, клубенькообразование у бобовых при совместном использовании с некоторыми штаммами *Rhizobium* и *Bradyrhizobium*.

Индукция резистентности к фитопатогенам. Обработка растений авирулентными или несовместимыми формами фитопатогенов может индуцировать резистентность растений к заболеваниям. Аналогичный эффект достигается при инокуляции корней растений некоторыми штаммами PGPR *Pseudomonas*. Например, обработка корней бобов и гвоздики определенными штаммами PGPR *P. putida* повышает устойчивость растений к фитопатогенному грибу *Fusarium solani*. При этом отмечается усиление лигнификации корневой ткани и повышение содержания фитоаллексинов в стеблях растений. При индукции резистентности у растений иногда трудно понять, вызывается ли это прямым или опосредованным воздействием бактерий на растения. Так, например, штамм *P. fluorescens* CHAO продуцирует помимо антибиотиков и сидерофоров цианистый водород и эффективно подавляет заболевание табака, вызываемое грибом *Thielaviopsis basicola*. Накопление цианистого водорода в корнях индуцирует устойчивость табака к указанному выше грибу, однако эта устойчивость в целом представляет собой результат действия не только цианистого водорода, но и опосредованных факторов (синтез сидерофоров и антибиотиков).

Опосредованная стимуляция роста растений

Бактерии рода *Pseudomonas* – одна из наиболее изученных групп бактерий-антагонистов почвенных фитопатогенов. К настоящему времени выделя-

но множество штаммов ризосферных псевдомонад, подавляющих или замедляющих рост и развитие фитопатогенных грибов и бактерий. Литература, посвященная этому вопросу, настолько обширна, что не позволяет рассмотреть все аспекты проблемы в рамках данного обзора. Механизмы антагонистических взаимодействий псевдомонад и фитопатогенов весьма различны. Рассмотрим два из них, наиболее хорошо изученных и важных с точки зрения практического использования ризобактерий *Pseudomonas*.

Продукция сидерофоров. Хорошо известна способность псевдомонад продуцировать желто-зеленые флуоресцирующие водорастворимые пигменты, называемые сидерофорами, которые выполняют функцию связывания и транспорта железа в клетки бактерий. Сидерофоры флуоресцирующих псевдомонад имеют различную химическую структуру и обладают, как правило, высоким сродством к трехвалентному железу, образуя с ним стабильные комплексы, недоступные для использования фитопатогенами. Фитопатогены продуцируют собственные сидерофоры, однако в отличие от сидерофоров псевдомонад они гораздо медленнее связываются с ионами железа, и псевдомонады выигрывают в конкурентной борьбе с фитопатогенами за такой жизненно важный элемент, как железо. Таким образом, связывание железа сидерофорами псевдомонад приводит к ограничению роста фитопатогенов и улучшению роста растений.

Важная роль сидерофоров в антагонистических взаимоотношениях ризосферных псевдомонад с почвенными фитопатогенами и в стимуляции роста растений неоднократно доказана при инокуляции растений штаммами, продуцирующими сидерофоры, и их мутантами, дефектными по синтезу сидерофоров. При этом отмечено не только супрессирующее действие сидерофоров на фитопатогены, но и стимулирующее воздействие на растения. Это подтверждается также в экспериментах с очищенным сидерофором одного из штаммов *P. putida* – B10 псевдогабактином, который оказывает стимулирующее действие на рост картофеля.

Следует отметить, что антагонизм псевдомонад в отношении фитопатогенов, обусловленный конкуренцией за железо, эффективен только при низком содержании железа в почве. Резко снижается защитный эффект сидерофорпродуцирующих штаммов в кислых почвах, где растворимость железа и его доступность для всех микроорганизмов возрастают. Избыток железа приводит также к репрессии синтеза сидерофоров. Помочь в решении этой проблемы могут дерепрессированные мутанты сидерофорпродуцирующих штаммов, способные к конститтивному синтезу сидерофоров, не зависящему от концентрации железа в почве. Возможность получения таких регуляторных мутантов

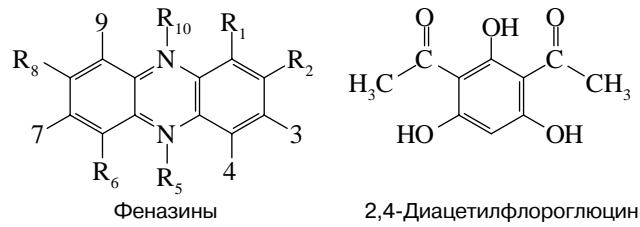
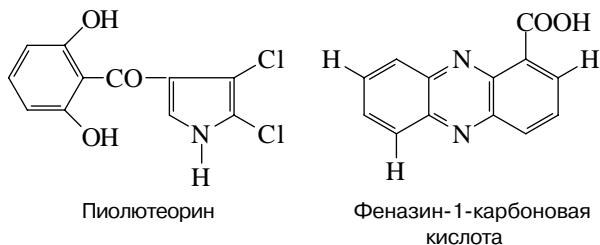


Рис. 3. Продуцируемые PGPR *Pseudomonas* антибиотики, супрессирующие рост и развитие фитопатогенных микроорганизмов

продемонстрирована на одном из штаммов PGPR *Pseudomonas* sp. – M114.

Синтез антибиотиков. PGPR *Pseudomonas* способны продуцировать широкий спектр вторичных метаболитов, в том числе антибиотиков [4]. Наиболее хорошо изученными антибиотиками, играющими важную роль в супрессии болезней растений, являются антибиотики группы феназинов, флороглюцинов, пиолютеорин, пирролнитрин и оомицин А (рис. 3, 4). Роль продукции антибиотиков в защите растений непосредственно в почве была показана в исследованиях Л. Томашов по бактеризации семян пшеницы штаммом *P. fluorescens* 2–79 и его дефектным по синтезу феназинового антибиотика (феназин-1-карбоновой кислоты) мутантом. Защиту рас-

тений от одного из возбудителей корневой гнили обеспечивал только исходный штамм с нормальной продукцией антибиотика, тогда как мутантный штамм хотя и не полностью, но в значительной степени утрачивал эту способность. Следует отметить, что мутанты PGPR *Pseudomonas*, характеризующиеся повышенным синтезом антибиотика, не улучшали защиты растений от фитопатогенов. Недавно была охарактеризована генетическая система, контролирующая биосинтез феназин-1-карбоновой кислоты у штамма *P. fluorescens* 2–79. Определена нуклеотидная последовательность фрагмента геномной ДНК штамма 2–79 размером 8505 п.н., и в секвенированном участке локализованы три опорона – *phzABCDEG*, *phzI* и *phzR* из области генов биосинтеза феназин-1-карбоновой кислоты. Изучена роль отдельных структурных генов в биосинтезе феназин-1-карбоновой кислоты в клетках *E. coli*, содержащих клонированные гены *phz*, а также в соответствующих мутантах *P. fluorescens*. Предложена принципиальная схема пути биосинтеза этого антибиотика [5].

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА КОЛОНИЗАЦИЮ PGPR PSEUDOMONAS РИЗОСФЕРЫ РАСТЕНИЙ

PGPR *Pseudomonas* могут оказывать положительное действие на растение только при успешной колонизации ими его ризосферы. В случае использования живых клеток PGPR *Pseudomonas* в качестве средств защиты растений от фитопатогенов речь идет об интродукции этих микроорганизмов в данную экологическую нишу. Поэтому чрезвычайно важно углубленное изучение процесса колонизации PGPR *Pseudomonas* ризосферы растений. Известно много факторов, влияющих на колонизацию бактериями корней растений и жизнедеятельность псевдомонад в почве и ризосфере.

Адгезия клеток к корневой поверхности. Важность этого фактора (способности ризобактерий прикрепляться к поверхности корней растений) продемонстрирована в экспериментах по адгезии клеток ризосферных псевдомонад к поверхности стерильных корней картофеля, редиса, бобов. Хотя к настоящему времени не идентифицированы соответствующие рецепторные молекулы на поверхности

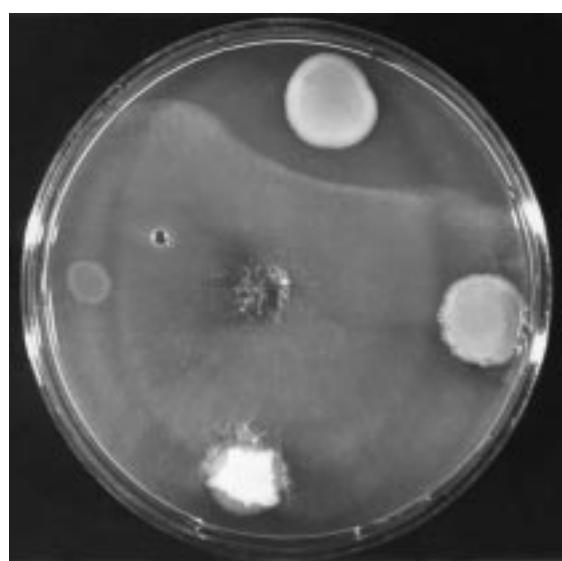


Рис. 4. Супрессия роста фитопатогенного гриба *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* штаммом *Pseudomonas aureofaciens* BS1393, продуцирующим комплекс феназиновых антибиотиков. В центр чашки с дектрозо-картофельным агаром, на которой предварительно выращен исследуемый штамм, помещали фрагмент мицелия фитопатогенного гриба. Через 5 суток инкубации при 22–24°C регистрировали зоны подавления роста мицелия фитопатогенного гриба

растительных и бактериальных клеток, имеются доказательства того, что в прикреплении клеток PGPR *Pseudomonas* к корням бобовых участвуют специфические антитела корневой поверхности.

Хемотаксис и подвижность клеток псевдомонад. Хемотаксис ризобактерий в направлении корневых экссудатов (способность бактериальных клеток перемещаться к корням растений, секретирующими широкий набор источников углеродного и азотного питания для микроорганизмов) показан многими исследователями. Однако роль хемотаксиса и подвижности клеток ризосферных псевдомонад в колонизации корней растений окончательно не выяснена. По данным одних исследований, подвижность флуоресцирующих псевдомонад является очень важным фактором колонизации корней картофеля, другие исследования не выявили какой-либо роли хемотаксиса и подвижности бактериальных клеток в колонизации корней.

Скорость размножения бактерий. До сих пор остается неясным влияние скорости размножения бактериальных клеток на колонизацию корней растений. По данным некоторых авторов, нет корреляции между временем генерации бактерий в лабораторных условиях и способностью штаммов колонизовать корни растений. Однако имеются работы, демонстрирующие повышенную способность к колонизации корней растений у PGPR *Pseudomonas* с более высокой скоростью роста в лабораторных условиях.

Выживаемость PGPR *Pseudomonas* в ризосфере. Для выживания в ризосфере бактерии должны адаптироваться к специфическим условиям этой экологической ниши. В частности, бактерии должны быть резистентны к губительным для них ферментам (пероксидазы, протеазы) или токсичным соединениям (фенольные соединения растений), а также обладать в некоторых случаях осмотерантностью. Например, осмотерантность или устойчивость псевдомонад к высушиванию является очень важной характеристикой для сельскохозяйственной практики, поскольку эти бактерии неспособны образовывать покоящиеся или защитные формы типа цист или спор. В работе Лопер с соавторами показана прямая корреляция осмотерантности и размеров популяций для восьми штаммов псевдомонад на корнях картофеля. В то же время некоторые чувствительные к осмотическому шоку мутанты штамма *P. putida* MK280 способны хорошо колонизировать корни хлопка в условиях сухой почвы. Отсутствие других данных по влиянию осмотерантности псевдомонад на их выживаемость и эффективность в ризосфере указывает на необходимость специальных исследований.

Биотическими факторами, влияющими на выживаемость ризобактерий, является наличие в ризосфере конкурентов или других организмов, оказывающих негативный эффект на PGPR *Pseudomonas*,

таких, как простейшие (амебы и инфузории), хищные бактерии и бактериофаги. Эти факторы плохо изучены и имеются только отдельные сведения о такого рода взаимодействиях. Например, есть данные о том, что присутствие в почве специфического бактериофага значительно ухудшает колонизацию корней сахарной свеклы чувствительным к этому фагу штаммом PGPR *Pseudomonas*. В настоящее время показано наличие бактериофагов у флуоресцирующих бактерий рода *Pseudomonas*, однако отсутствуют какие-либо данные об их роли во взаимодействии ризосферных бактерий и растений.

PGPR *PSEUDOMONAS* КАК АГЕНТЫ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ ФИТОПАТОГЕНОВ

Возможность применения биологических, и в частности микробиологических, объектов для защиты растений от фитопатогенов исследуется около 70 лет. Специалисты, занимающиеся этой проблемой, часто называют биологическую защиту растений с помощью других организмов биологическим контролем фитопатогенов [6]. В начале 80-х годов интерес к биологическому контролю резко возрос в связи с появляющимися возможностями получения биопрепаратов и биотехнологий, конкурентных химическим средствам защиты растений.

Рассмотренные выше механизмы антагонизма ризосферных псевдомонад и фитопатогенов являются основными, но не единственными механизмами опосредованной стимуляции роста растений. Очень часто биологический контроль фитопатогенов ризосферными псевдомонадами представляет собой результат комплексного действия различных механизмов, включающих помимо синтеза сидерофоров и антибиотиков и другие менее изученные пока способы воздействия ризобактерий *Pseudomonas* на почвенных патогенов. При этом возможно одновременное супрессирующее влияние псевдомонад на фитопатогены как за счет синтеза сидерофоров, антибиотиков и других вторичных метаболитов, так и за счет простой конкуренции PGPR *Pseudomonas* и фитопатогенов за источники азотного и углеродного питания.

Одним из примеров такого рода является штамм *P. fluorescens* СНАО. Биологический контроль фитопатогенного гриба *Thielaviopsis basicola* наблюдается в результате суммарного эффекта как минимум трех вторичных метаболитов, образуемых штаммом СНАО, а именно: сидерофора пиовердинового типа, антибиотика 2,4-диацетилфлороглюцина и цианистого водорода. Практически во всех случаях биологический контроль ризосферными псевдомонадами почвенных фитопатогенов представляет собой суммарный эффект комплексного действия ряда механизмов. При этом в различных условиях (состав почвы, температура, pH) превалируют разные механизмы. Например, синтез сидерофоров в условиях кислого pH или повышенной температуры у

псевдомонад подавлен и основными механизмами в биологическом контроле могут стать синтез антибиотиков или конкуренция с фитопатогенами за источники питания. Вероятно, что не все механизмы, вносящие свой вклад в биологический контроль фитопатогенов у ризосферных псевдомонад, выявлены и изучены.

Биологический контроль псевдомонадами фитопатогенов *in vitro* является до сих пор одним из основных критериев отбора практически полезных штаммов PGPR *Pseudomonas*. Однако скринг штаммов-антагонистов *in vitro* имеет существенный недостаток. Антагонизм *in vitro* и *in vivo* не всегда коррелирует, что требует обязательной проверки штамма-антагониста в опытах на растениях.

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ PGPR PSEUDOMONAS

Обработка посевного материала, а также корней и проростков растений некоторыми штаммами PGPR *Pseudomonas* может существенно снижать пораженность растений фитопатогенами и увеличивать урожайность сельскохозяйственных культур. Использование таких штаммов в сельскохозяйственной практике, по мнению многих исследователей, уже в ближайшее время найдет широкое применение в современной агробиотехнологии. В некоторых случаях возможно использование смешанных препаратов совместимых бактерий, в том числе и бактерий различных таксономических групп с обязательным включением бактерий рода *Pseudomonas*. Использование таких препаратов может преследовать различные цели: защиту растений и урожая от фитопатогенов, стимуляцию прорастания семян и роста растений, улучшение фосфорного питания растений, стимуляцию образования клубеньков у бобовых, получение компостов, супрессирующих возбудителей корневых гнилей растений и т.д. Наши исследования наглядно демонстрируют перспективность использования некоторых ризосферных штаммов псевдомонад в сельскохозяйственной

практике [7]. Широкомасштабное использование в сельском хозяйстве биопрепаратов на основе ризосферных бактерий рода *Pseudomonas* сдерживается отсутствием стандартных технологий их производства. В настоящее время ведутся разработки технологий получения биопрепаратов различного назначения на основе ризосферных псевдомонад. Исследуются различные способы консервации этих биопрепаратов и улучшения их прикрепления к поверхности семян и корней растений с использованием различных kleящих средств типа метилцеллюлозы, альгинатов, ксантанов и др. Кроме того, успешно развиваются исследования антагонистических взаимоотношений ризосферных псевдомонад с фитопатогенными нематодами, вызывающими значительные потери урожая. Проводятся эксперименты по переносу в ризосферные псевдомонады бактериальных генов других таксономических групп (например, *Bacillus thuringiensis*), контролирующих необычные для псевдомонад свойства, как, например, способность к синтезу токсинов, вызывающих гибель некоторых насекомых – вредителей растений.

О перспективах практического использования PGPR *Pseudomonas* можно судить по списку уже разработанных биопрепаратов на основе PGPR *Pseudomonas*:

- 1) BlightBan A506 – продуцент *P. fluorescens* A506, используется для защиты растений от заморозков;
- 2) BioSave – продуцент *P. syringae* ESC 6–10, используется для защиты цитрусовых и плодовых деревьев от грибных патогенов;
- 3) Blue-Circle – продуцент *P. cepacia* type Wisconsin, используется против *Fusarium*, *Pythium* и сосущих нематод;
- 4) Intercept – продуцент *P. cepacia*, используется для защиты вегетирующих растений кукурузы, хлопка от *Pythium* sp., *Rhizoctonia solani*, *Fusarium* sp.;
- 5) Victus – продуцент *P. fluorescens* NCIB 12089, используется против бактериальной пятнистости растений.



Рис. 5. Эффект обработки семян озимой пшеницы биопрепаратом псевдобактерин: 1 – контроль; 2 – химический фунгицид (байтан-универсал); 3 – псевдобактерин

В России в настоящее время зарегистрирован единственный биопрепарат на основе *P. fluorescens* под коммерческим названием “ризоплан”. На заключительной стадии регистрации находится биопрепарат на основе штамма *P. aureofaciens* BS1393 (коммерческое название “псевдобактерин”), успешно прошедший полевые испытания в качестве средства защиты для зерновых и овощных культур от фитопатогенов (рис. 5).

Таким образом, уже в настоящее время возможно эффективное использование штаммов PGPR *Pseudomonas*, правильно подобранных к конкретным условиям определенного хозяйства в качестве биологических средств защиты растений, являющихся дополнением, а иногда и альтернативой химическим средствам. Активно ведущиеся исследования в этом направлении и разрабатываемые новые технологии существенно повысят эффективность этих биопрепаратов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Schroth M.N., Hancock J.G.* Disease – Suppressive Soil and Root-Colonizing Bacteria // *Science*. 1982. Vol. 216. P. 1376–1381.
2. *Соколов М.С., Литвишко Е.В.* Биологическая защита растений в США // Защита растений. 1993. № 11. С. 18–20.
3. *Мордухова Е.А., Кочетков В.В., Поликарпова Ф.Я., Боронин А.М.* Синтез индолил-3-уксусной кислоты ризосферными псевдомонадами: Влияние плазмид биодеградации нафтилина // Прикл. биохимия и микробиология. 1998. Т. 34, № 3. С. 287–292.

4. *Смирнов В.В., Киприанова Е.А.* Бактерии рода *Pseudomonas*. Киев: Наук. думка, 1990. С. 84–111.

5. *Мавроди Д.В., Ксензенко В.Н., Чатуев Б.М. и др.* Структурно-функциональная организация генов *Pseudomonas fluorescens*, кодирующих ферменты биосинтеза феназин-1-карбоновой кислоты // Молекуляр. биология. 1997. Т. 31. С. 76–82.

6. *Cook R.J., Baker K.F.* The Nature and Practice of Biological Control of Plants Pathogens // St. Paul (Minn.): Amer. Phytopathol. Soc., 1989. P. 1–539.

7. *Ермолаева Н.И., Иванова Н.И., Скворцова Н.П. и др.* Применение биометода в открытом и защищенном грунте: Использование ризосферных бактерий рода *Pseudomonas* для предпосевной обработки огурцов, капусты и картофеля // Защита растений. 1992. № 8. С. 24–25.

* * *

Александр Михайлович Боронин, доктор биологических наук, профессор, ректор Пущинского государственного университета, директор Института биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина РАН, член-корреспондент Российской академии наук. Область научных интересов: микробиология и генетика микроорганизмов, биология бактериальных плазмид, генетические аспекты деградации ксенобиотиков. Автор более 300 публикаций в отечественных и зарубежных изданиях.