

ФИТОИММУНИТЕТ И МИКРОБИОМ РАСТЕНИЙ

PLANT IMMUNITY AND PLANT MICROBIOME

Максимов И.В., Хайруллин Р.М.

Институт биохимии иммунитета растений УФИЦ РАН
450054, Россия, г. Уфа, пр. Октября, 71.
E-mail: igor.mak2011@yandex.ru

Разработанная Н.И. Вавиловым теория иммунитета растений к вредным организмам в последнее время получила развитие в познании тонких механизмов межорганизменных взаимоотношений не только в двухкомпонентной системе «растение-хозяин — паразит», но и в многомерном метабоме — метаорганизме, включающем, кроме самого растения, вирусы, бактерии, грибы и насекомых. В работе обсуждается участие в защитных реакциях растений в качестве одного из компонентов этого метаорганизма — эндофитных микроорганизмов, проявляющих, с одной стороны, прямое защитное действие — антибиотическое, инсектицидное, противовирусное, а с другой — опосредованное ими праймирование устойчивости (иммунитета) в клетках растений. По мнению авторов, стратегия разработки новых экологически безопасных препаратов для защиты растений должна учитывать роль мутуалистического микробиома в устойчивости хозяина к вредным организмам.

Ключевые слова: фитоиммунитет, микробиом, эндофиты, бактерии рода *Bacillus*.

Для цитирования: Максимов И.В., Хайруллин Р.М. ФИТОИММУНИТЕТ И МИКРОБИОМ РАСТЕНИЙ. *Аграрная наука*. 2019; (2): 40–44.

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-40-44>

Maksimov I.V., Khairullin R.M.

Institute of biochemistry and genetics — division of Ufa research centre RAS
450054, Russia, Ufa, October Ave., 71
E-mail: igor.mak2011@yandex.ru

Vavilov's theory of plant immunity to harmful organisms has been recently branching out in the knowledge of the subtle mechanisms of interaction not only in the two-component system "plant-host — parasite", but also in the multidimensional metabiome — metaorganism, including, another of plant, viruses, bacteria, fungi and insects. The paper (article) discusses the participation in the protective reactions of plants as one of the components of this metaorganism — endophytic microorganisms, exhibiting, on the one hand, a direct protective effect — antibiotic, insecticidal, antiviral, and on the other — their mediated priming of resistance (immunity) in plant cells. According to the authors, the strategy for the development of new environmentally friendly drugs for plant protection should take into account the role of the mutualistic microbiome in host resistance to harmful organisms.

Key words: plant immunity, microbiome, endophytes, bacteria *Bacillus*.

For citation: Maksimov I.V., Khairullin R.M. PLANT IMMUNITY AND PLANT MICROBIOME. *Agrarian science*. 2019; (2): 40–44. (In Russ.)
<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-40-44>

Формирование современного агроценоза, одновременно рентабельного и устойчивого к абиотическим, биотическим и антропогенным стрессовым факторам среды — одна из актуальных научных и практических задач, решение которой позволит сформировать технологию адаптивного растениеводства, в корне отличающуюся от ранее принятых, основанных на интенсивной химизации, включающей борьбу с вредителями и болезнями высокотоксичными пестицидами. Важно заметить, что продукция, получаемая при этом, должна отвечать современным санитарно-гигиеническим нормам и не провоцировать развитие болезней у населения.

Использование для защиты растений химикатов практически не предусматривает оценки физиологического состояния растений и избавляет ценозы от вредных организмов, зачастую нарушая видовую структуру ценоза в целом, а также функционирование физиологических систем растения, негативно отражаясь на качестве получаемой продукции. Например, нами наблюдалось более активное заселение патогенной микрофлорой при хранении клубней картофеля, обработанных ранее в полевых условиях пестицидами, в сравнении с контрольными и обработанными биопрепаратами [1]. Кроме того, по мере использования химических пестицидов у патогенов и вредителей формируется резистентность к ним, которая может свести на нет защитные мероприятия впоследствии.

Под руководством академика Н.И. Вавилова в России была собрана уникальная коллекция растительного материала практически со всего мира, впоследствии позволившая рассматривать стратегию защиты растений с экологической точки зрения. Наблюдения, проведенные Н.И. Вавиловым, а также обобщенные им труды других исследователей, еще 100 лет тому назад,

показали, что, несмотря на отсутствие у растений специфической иммунной системы, разные образцы одной и той же культуры характеризуются различной степенью восприимчивости к патогенам, а один и тот же образец может быть устойчив к одному изоляту патогена, но восприимчив к другому. Таким образом, растения проявляют внешние атрибуты иммунитета.

В своей работе «Иммунитет растений к инфекционным болезням» Н.И. Вавилов [2], впервые обобщив работы по генетическим механизмам устойчивости культурных растений к болезням, выявил их различия в пределах родов и видов, исследовал физиологические реакции растений-хозяев разных форм на внедрение определенных паразитов. Им была разработана теория взаимной эволюции хозяев и их патогенов, которая позволяла с высокой вероятностью оценить, является ли иммунным весь род или только определенные виды в пределах этого рода, а также — может ли иммунитет служить видовым признаком. Основываясь на этом, Н.И. Вавилов определил новое положение пшеницы *Triticum persicum* (*T. carthlicum*) в видовой систематике. В результате таких работ по иммунитету были выявлены и генетические особенности патогенов, определены расы. Выяснилось, что паразиты могут специализированно паразитировать на определенных видах и даже сортах растений. Более полно эта теория была развита и дополнена в последующем работами Я. Ван дер Планка [3], Л.В. Метлицкого [4], Ю.Т. Дьякова [5], И.А. Тарчевского [6] и др. Современная ее интерпретация подробно описана в обзорной работе J.D. Jones и J.L. Dangi [7].

Следует вместе с тем заметить, что описанные в этих работах вопросы фитоиммунитета рассматриваются взаимоотношениями в «двумерной» биологической системе между патогеном (вредителем) и его хозяином

(растением). В то же время, нам известно, что как одна, так и другая «сторона» этой системы находятся в постоянном взаимодействии с другими микроорганизмами (микросимбионтами), и можно предположить, что и они вовлекаются в взаимоотношения растение-патоген (вредитель) [8]. Кроме того, исследования взаимоотношений между растениями и, например, их патогенами (симбионтами) долгое время проводились в рамках двух разных областей научных исследований — фитопатологии и фитосимбиоза (мутуализма), с одной стороны, имеющие кардинальные различия, но с другой проявляющие определенное сходство.

Метаболические связи симбиоза включают установление мутуалистических трофических связей между макро- и микросимбионтами, при которых партнеры обмениваются определенными веществами, не синтезируемыми одним из них и приобретением одним из партнеров, как правило, хозяином, не присущих другим формам и видам этой экологической ниши свойств [9]. Взамен, микросимбионту предоставляются ресурсы в качестве экологической ниши. Партнеры симбиотических (мутуалистических) взаимоотношений образуют совместную систему, у которой отличается от исходных организмов обмен веществ, что позволяет, например, растениям произрастать или существовать в условиях, где оба или один из партнеров не могут существовать. Используя совершенную систему сигналов, их рецепторов и регуляторов уровня воздействия, участники патогенной, а также партнеры симбиотической систем, регулируют метаболические функции друг друга, их интенсивность, репродуктивную активность и, соответственно, численность популяции.

Не вызывает сомнения, что партнеры симбиоза часто не могут существовать по отдельности, поскольку составляют единый метаорганизм, где участники взаимно влияют и не только помогают совместно выживать в таких условиях, где каждый в отдельности не смог бы существовать, но определяют путь эволюции. Например, происхождение эукариот тесно связано с формированием симбиозов между неким простейшим организмом и предшественниками митохондрий и плазмид. После осуществления полного сиквенса геномов хлоропластов и цианобактерий и установления гомологий их последовательностей нуклеиновых кислот, гипотеза эндосимбиотического происхождения растений считается неоспоримой. На симбиозе основаны важнейшие функциональные блоки биосферы. В качестве высокоуровня партнерства можно привести целую группу менее специфических симбиозов, собранных под общим названием лишайники, с участием грибов и водорослей. Особый практический интерес у растениеводов вызывают бобово-ризобийный и микоризный симбиозы высших растений, формирующиеся, соответственно, с бактериями и грибами. В таких системах, как правило, микросимбионт помогает макросимбионту в нахождении новых форм питательных веществ (азота, фосфора), а макросимбионт снабжает микросимбионт сложными органическими веществами.

Выдвигаются идеи о том, что способность растениями формировать симбиозы с микроскопическими грибами способствовала заселению ими суши [9]. Предполагается, что параллельная эволюция грибов, формирующих с растениями арбускулярную микоризу, привела к их совместному росту и развитию в относительно неблагоприятных для развития водорослей в условиях с относительной засухой. По данным анализа ископаемых форм, микориза обнаружена у самых ранних

форм высших растений [10]. Предполагается, что благодаря взаимодействию с микроскопическими грибами древнейшие растения оказались способными выйти из водной среды и образовать новую экологическую нишу, где микориза могла выполнять роль корней и снабжала растения водой и минеральными веществами. Кроме этого выдвигаются предположения, что способность растений активно синтезировать лигнин так же тесно эволюционно связана с процессами взаимоотношения грибов с тканями растений [5]. Соответственно, активная продукция растениями этого слабо деградируемого микроорганизмами полимерного материала способствовала впоследствии формированию современного почвенного покрова.

К настоящему времени обнаружен и следующий, более высокоорганизованный тип мутуалистических отношений между растениями и их микробиомом, направленный на формирование у хозяина устойчивости к ряду неблагоприятных факторов среды абиотической и биотической природы [11]. Так, у термостойкой травы *Dichanthelium lanuginosum*, близкой родственницы проса, произрастающей в Йеллоустонском национальном парке (США) на горячей почве вблизи геотермальных источников, был обнаружен симбиоз с эндофитным грибом *Curvularia protuberata*, который в свою очередь был инфицирован РНК-содержащим вирусом [12]. Интересно, что освобождение растений от эндофита, а также удаление вируса из организма гриба приводили к потере термоустойчивости у ранее инфицированных растений. Как видно из этой работы, симбиотические системы бывают не только двухкомпонентными. Аналогичная, но уже трехкомпонентная защита организма от потенциальных паразитов была продемонстрирована недавно при формировании «защитной» системы у гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* против наездника *Aphidius ervi*. В этой системе взаимоотношений выявлено, что тли, инфицированные симбиотической протеобактерией *Hamiltonella defense*, оказались более устойчивыми к заселению личинками наездника. При этом, однако, было обнаружено, что некоторые штаммы бактерий защищали своего хозяина более эффективно, чем другие. Дальнейшие исследования показали, что в этой симбио-паразитической системе важное место занимают бактериофаги APSE, которыми оказывались инфицированы только штаммы бактерий, активно защищающие тлей от наездников [13]. Обнаружено, что наездники, зараженные вирусами PDV, более успешно инфицировали своих хозяев, что было связано со способностью таких насекомых подавлять защитный ответ хозяина [14]. Подобные многокомпонентные и многоуровневые по эволюционному развитию симбио-паразитические системы находят и у других организмов, наличие микросимбионтов в которых способствует их более успешному паразитированию на своих хозяевах. Так, в мицелии многих видов грибов, формирующих арбускулярную микоризу, исследователи находят структуры, подобные бактериям или вирусам. С помощью молекулярно-биологических тестов они были описаны как грибные эндофиты, относящиеся к 19 видам бактерий из родов *Methylobacillus*, *Bacillus* и *Paenibacillus* [15]. Доля бактериального ДНК в таких грибах в некоторых случаях достигала 40% от общего содержания [16].

Человек уже давно обратил внимание, что симбиозы бактерий и грибов можно использовать в практических целях для повышения продуктивности некоторых культур. Так, применение в производственных целях ризобий, формирующих симбиозы с бобовыми, можно счи-

тат одной из успешных биотехнологических индустрий, способствующих усвоению растениями атмосферного азота. Использование микоризных грибов в целях повышения доступности почвенного фосфора растениям, так же является перспективным. Поиск наиболее вирулентных штаммов микросимбионтов и, соответственно, высоко восприимчивых к ним форм макросимбионтов является особой и активно исследуемой отраслью современной биологической науки, интерес к которой с каждым годом повышается, так как в этом усматривается, в первую очередь, переход растениеводства на более безопасные технологии получения качественной продукции, не содержащей остаточных пестицидов.

Одними из наиболее привлекательных объектов для промышленного производства препаратов, активно используемых в сельскохозяйственной практике, являются ризосферные и эндофитные штаммы бактерий рода *Bacillus*. Например, среди выделенных из тканей здоровых растений хлопчатника (Душанбе, Таджикистан) 76-и штаммов спорообразующих бактерий преобладал *B. subtilis* [17]. При обработке эндофитными штаммами *B. subtilis*, выделенными из этой культуры, замечено уменьшение степени колонизации корней грибами рода *Fusarium* и, соответственно, ослабление развития вилта. На основе одного из штаммов *B. subtilis* 26Д создан препарат Фитоспорин, эффективный против плесневения и гнилей семян различных культур, черной ножки, фитофтороза, альтернариоза картофеля. На основе линии *B. subtilis* GB07 создан препарат, эффективный против патогенов рода *Pythium* на хлопчатнике. Защитная эффективность бактерии *B. subtilis* FZB-24 на растениях спаржи и картофеля была высокой по отношению к патогенам *F. oxysporum* Schlecht, *Streptomyces scabies*, *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica* [18]. Препарат Бациспецин БМ на основе *B. subtilis* 739 использовался для подавления развития корневых гнилей, аэрогенных инфекций (желтая, бурая и стеблевая ржавчины) на посевах пшеницы, где его эффективность действия не уступала химическим пестицидам [19]. Применение препарата Бактофит на основе *B. subtilis* ИПМ-215 снижало развитие корневых гнилей озимой пшеницы до 4-х раз и поражение мучнистой росой до 10-ти раз. Обнаружена стимуляция роста растений и антагонизм в отношении *M. incognita* при их обработке бактериальными штаммами *B. cereus* S-18, *B. subtilis* VM-1–32 и *Pseudomonas* sp. W-34. При обработке семян пшеницы CPPM снижалась зараженность возбудителями корневых гнилей до 51,0%, а возбудителями листостебельных болезней — до 63,5%. Величина сохраненного урожая доходила, например, у пшеницы, томатов, яблони до 25%, кукурузы и картофеля — до 20%, ячменя, люцерны и хлопчатника — до 15%, капусты — до 10%, а биологическая эффективность защиты — до 96,4% [20].

Важная составляющая защитного эффекта бактерий растительного микробиома — способность продуцировать антибиотики. Это, например, циклические олигопептиды, ингибирующие синтез клеточных стенок патогенов; линейные и циклические олигопептиды, действующие на мембранные структуры клеток; пептиды, ингибирующие образование комплекса инициации на малой субъединице рибосом; аминокликозидные соединения, действующие на функцию рибосом. При этом показано, что штаммы *B. subtilis* вырабатывают индивидуальный набор антибиотиков (полимиксин, циркулин и колистин) [21], активный против бактерий, фитопатогенных грибов *Alternaria solani*, *Aspergillus flavus*, *Botryosphaeria ribis*, *Colletotrichum gloeosporioides*,

F. oxysporum, *Helminthosporium maydis*, *Phomopsis gossypii*.

К другим защитным соединениям, продуцируемым участниками микробиома являются алкалоиды, повышающих устойчивость к вредителям, например, эндофитных гриба *Acremonium coenophialum* у овсяницы тростниковой [22], гриба *Claviceps purpurea* — у пшеницы [26].

Таким образом, микробиом растений, вырабатывая различные метаболиты, формирует вокруг растения антибиотический эшелон обороны, препятствующий заселению растений патогенами или поеданию фитофагами.

Метаболиты микробиома способны не только защищать хозяина, но и индуцировать в его клетках реакции устойчивости. Так в растениях арабидопсиса интерлейкин-подобные рецепторы TIR, содержащие нуклеотид-связывающий сайт и рецепторы, содержащие лейцин-богатые повторности (LRR), участвуют в системной индуцированной устойчивости (СИУ), активированной клетками *B. cereus* AR156, против гнили, вызываемой *P. syringae* pv. *tomato* (Pst) DC3000 [24]. Ассоциированные с растениями микроорганизмы (*Pseudomonas* и *Bacillus* spp.) индуцируют фитоиммунную систему хозяев через механизм запуска жасмонат-этиленового сигнального пути, опосредованного сигнальным белком NRP-1, с участием бактериальных детерминантов, в том числе и липопептидов. Показано, что штамм *B. subtilis* BBG111 запускает СИУ к возбудителю ризоктониоза *R. solani* в ризосфере риса, по меньшей мере, благодаря секреции фенгигина и сурфактина, тем самым вызывая реакцию сверхчувствительности и гибель клеток, причем иммунные реакции развиваются по ЖК/этилен-, АБК- и ауксин-зависимым сигнальным путям, что блокирует рост и развитие патогена на ранней стадии патогенеза [24]. Обнаружена способность суфрактин *B. subtilis* запускать системную индуцированную устойчивость (СИУ) через активацию таких компонентов, как липоксигеназы, липидпероксидазы, продукцию АФК, фениланинаммияк-лиазы, а также подщелачивание среды и накопление пероксида водорода [25].

Еще одной отличительной особенностью СК-независимой СИУ, опосредованной CPPB, является отсутствие прямой активации экспрессии PR-генов и развитие устойчивости по механизму сенсibilизации, названному прайминг [26–28]. Феномен праймирования бактериальными агентами заключается в приобретении растительными клетками повышенной чувствительности к воздействию чужеродных веществ и характеризуется более быстрой и сильной активацией клеточных механизмов защиты растения при атаке патогенами или насекомыми и может длиться довольно долго, что приводит к повышению устойчивости растений [26; 28]. СИУ, развивающаяся по пути прайминга, проявляется на различных этапах взаимодействия растений с патогенами и насекомыми, начиная от ранних ответов, контролируемых гормональной системой, активирующей различные сигнальные и защитные белки, и заканчивая долгосрочными ответами, вовлекающими регулированные изменения хроматина и метилирование ДНК [28]. Такой эффект, проявляемый эндофитными бактериями к растениям, способствует возможности разработки препаратов для защиты растений с пролонгированным действием, эффективным не только в условиях вегетативного их роста в полевых условиях, но и при хранении.

Таким образом, идея коэволюции растения-хозяина и патогена, выдвинутая еще 100 лет тому назад ака-

демиком Н.И. Вавиловым, нашла не только подтверждение, но и развивается далее, расширяя наши представления о патосистеме не как двухкомпонентной, а многомерной, в которой одну из главных ролей, наряду с патогеном может играть и мутуалистический эндифит растения, или инфекция самого патогена. Расшифровка механизмов взаимодействия участников это сложной многоуровневой и многомерной системы позволит раз-

рабатывать новые стратегии и новые препараты защиты сельскохозяйственных культур от вредных организмов.

Работа выполнена в рамках госзадания по теме «Интегральные механизмы сигнальной регуляции иммунитета растений» (№ в системе регистрации Парус 0246–2018–0035. № гос. регистрации ЦИТИС — АА-АА-А16–116020350027–7) и частично из средств РФ-ФИ-офи № 17–29–08014.

ЛИТЕРАТУРА

1. Максимов И.В., Пусенкова Л.И., Абизгильдина Р.Р. Поствегетационное сохранение защитного потенциала в клубнях картофеля против патогенов биопрепаратами на основе эндифитной бактерии *Bacillus subtilis* 26Д // *Агрохимия*, — 2011, — №6. — С.43–48.
2. Вавилов Н.И. «Иммунитет растений к инфекционным болезням» // *Изв. Петровской с.-х. академии*. — 1918, вып.1. 4. — 244 с.
3. Ван дер Планк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир. — 1981. — 236 с.
4. Метлицкий Л.В., Дьяков Ю.Т., Озеретковская О.Л. Индукторно-супрессорная гипотеза фитоиммунитета // *Журнал общей биологии*. — 1986. — Т. 57, — №6. — С.748–758.
5. Дьяков Ю.Т., Озеретковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Из-во Об-ва фитопатологов. — 2001. — 302 с.
6. Тарчевский И.А. Сигнальные системы растений. М.: Наука, — 2002. — 294 с.
7. Jones J.D., Dangi J.L. The plant immune system. // *Nature*. — 2006. — V. 444(7117). — P. 323–329.
8. Сорокань А. В., Румянцев С. Д., Беньковская Г. В., Максимов И. В. Экологическая роль микросимбионтов во взаимоотношениях растений и насекомых — фитофагов // *Успехи современной биологии*. — 2017. — Т. 138, № 2. — С.135–150.
9. Тихонович, И.А., Проворов Н.А., Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та. — 2009. — 210 с.
10. Barker S.J., Tagu D., Delp G. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbioses // *Plant Physiology*. — 1998. — V.116. — P.1201–1207.
11. Hacquard S., Spaepen S., Garrido-Oter R., Schulze-Lefert P. Interplay Between Innate Immunity and the Plant Microbiota // *Ann. Rev. of Phytopathol.* -2017. — V.55(1). — P.565–589
12. Márquez L., Redman R., Rodriguez R., Roossinck M.J. A virus in a fungus in a plant: three-way symbiosis required for thermal tolerance. // *Science*. — 2007. — V. 315(5811). — P.513–515. doi:10.1126/science.1136237.
13. Oliver K.M., Degnam P.H., Hunter M.S., Morgan N.A. Bacteriophages encode factor required for protection in symbiotic mutualism // *Science*. — 2009. — V. 325. — P.992–994.
14. Bézier A., Herbinière J., Lanzrein B., Drezen J.M. Polydnavirus hidden face: the genes producing virus particles of parasitic wasps. // *J. Invertebr. Pathol.* — 2009. — V.101(3). — P.194–203. doi: 10.1016/j.jip.2009.04.006.
15. Lioussannel L., Jolicœur M., St-Arnaud M. Diversity of *Glomus mosseae* spore associated bacteria and their antagonism on soilborne plant pathogens in vitro // *Abstr. 5-th int. conf. on Mycorrhiza "Mycorrhiza for Science and society"* Granada, Spain. 2006. — P.203.
16. Bianciotto V., Lumini E., Lanfranco L., Minerdi D.,

REFERENCE

1. Maksimov I.V., Pusenkova L.B., Abisgildina R.R. The biopreparation with endophytic bacterium *Bacillus subtilis* 26D created post harvest defence effect in potato tubers // *Agrochimia (Agrichemistry)*, — 2011. — N6. — P.43–48.
2. Vavilov N.I. «Plant immunity to infectious diseases» // *Izv. Petrovskoi s.-h. akademii*. — 1918, — вып.1. 4. — 244 с.
3. Van der Plank J. Genetic and molecular basis of pathogenesis in plants. M.: Mir. — 1981. — 236 p.
4. Metlitzkii L.V., D'jakov J.T., Ozeretkovskaya O.L. Inductor-suppressor hypothesis of phytoimmunity // *J. obshe biology*, — 1986. — V.57(6). — P.748–758.
5. D'jakov J.T., Ozeretkovskaya O.L., Djavakhia V.G., Bagirova S.F. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Изд-во Plant

Bonfante P., Perotto S. Detection and identification of bacterial endosymbionts in arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the family Gigasporaceae // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2000. — V. 66. — P.4503–4509.

17. Козачко И.А., Выюницкая В.А., Бережницкая Т.Г., Резник С.Р., Смирнов В.В. Эндифитные бактерии рода *Bacillus* — перспективные культуры для создания биологических средств защиты растений от болезней. *Микробиологический журнал* (Киев), — 1995, — V. 57(5). — P.69–78.

18. Kilian M., Steiner U., Krebs B., Junge H., Schmiedeknecht G., Hain R. FZB24® *Bacillus subtilis*— mode of action of a microbial agent enhancing plant vitality // *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*. — 2000. — V.1, — P.172–193

19. Мелентьев А. И. Аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus* Coh. в агроэкосистемах. М.: Наука. 2007. — 147 с.

20. Романенко Н.Д., Попов И.О., Таболин С.Б., Бугаева Е.Н., Заец В.Г. Перспективы использования бактерий-антагонистов против наиболее фитопатогенных видов нематод, вирусов и грибов // *Агро XXI*. — 2008. — № 1–3. — С.23–27.

21. Fira D., Dimkić I., Berić T., Lozo J., Stanković S. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species // *J. of Biotechnology*. — 2018. — V. 285. — P. 44–55. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2018.07.044.

22. Simons L., Bultman T.L., Sullivan T.J. Effects of methyl jasmonate and an endophytic fungus on plant resistance to insect herbivores // *J. Chem. Ecology*. -2008. — V.34. — P.1511–1517.

23. Torres M.S., Singh A.P., Vorsa N., White J.F. An analysis of ergot alkaloids in the *Clavicipitaceae* (Hypocreales, Ascomycota) and ecological implications // *Symbiosis*. — 2008. — V.46. — P.11–19.

24. Nie P., Li X., Wang S., Guo J., Zhao H., Niu D. Induced Systemic Resistance against *Botrytis cinerea* by *Bacillus cereus* AR156 through a JA/ET- and NPR1-Dependent Signaling Pathway and Activates PAMP-Triggered Immunity in Arabidopsis. // *Front. PlantSci.* — 2017. — V.8. — Art.238. doi: 10.3389/fpls.2017.00238.

25. Jourdan E., Henry G., Duby F., Dommes J., Barthélemy J.P., Thonart P., Ongena M. Insights into the defense-related events occurring in plant cells following perception of surfactin-type lipopeptide from *Bacillus subtilis*. // *Mol. Plant Microbe Interact.* 2009. — V.22(4). — P.456–468. doi: 10.1094/MPMI-22-4-0456.

26. Conrath U., Beckers G.J.M., Flors V., García-Agustín P., Jakab G., Mauch F., Newman M.A., Pieterse C.M.J., Poinssot B., Pozo M.J., Pugin A., Schaffrath U., Ton J., Wendehenne W., Zimmerli L., Mauch-Mani B. Priming: getting ready for battle // *Mol. Plant-Microbe Interact.* — 2006. — V.19. — P.1062–1071.

27. Pastor V., Luna E., Mauch-Mani B., Ton J., Flors V. Primed plants do not forget // *Environ. Exp. Bot.* — 2013. — V.94. — P.46–56.

28. Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам // *Физиология растений*. — 2015. — Т. 62. — №6. — С.763–775.

pathology soc., — 2001. — 302 с.

6. Tarchevskii I.A. Signalnie sistemi rastenii (Signaling system of plants). M.: Nauka, — 2002. — 294 p.

7. Jones J.D., Dangi J.L. The plant immune system // *Nature*. — 2006. — V.444(7117). — P.323–329.

8. Sorokan A. V., Rumyantsev S. D., Benkovskaya G. V., and Maksimov I. V. The Ecological Role of Microsymbionts in the Interaction of Plants and Herbivorous Insects // *Biology Bulletin Reviews*, 2017, V.7(6), P.506–518. DOI: 10.1134/S207908641706007X

9. Тихонович, И.А., Проворов Н.А. Симбиозы растений I микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего (Symbioses of plants and microorganisms: molecular genetics of agricultural systems of the future). СПб.: Изд-во С.-Петербург ун-та. — 2009. — 210 p.

10. Barker S.J., Tagu D., Delp G. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbioses // *Plant Physiology*. — 1998. — V.116. — P.1201–1207.
11. Hacquard S., Spaepen S., Garrido-Oter R., Schulze-Lefert P. Interplay Between Innate Immunity and the Plant Microbiota // *Annual Review of Phytopathology*, — 2017. — V.55(1). — P.565–589
12. Márquez L., Redman R., Rodríguez R., Roossinck M.J. A virus in a fungus in a plant: three-way symbiosis required for thermal tolerance. // *Science*, 2007. — V.315(5811). — P.513–515. doi:10.1126/science.1136237.
13. Oliver K.M., Degnam P.H., Hunter M.S., Morgan N.A. Bacteriophages encode factor required for protection in symbiotic mutualism // *Science*, — 2009. — V.325. — P.992–994.
14. Bézier A., Herbinère J., Lanzrein B., Drezen J.M. Polydnavirus hidden face: the genes producing virus particles of parasitic wasps // *J. Invertebr. Pathol.*, — 2009. — V.101(3). — P.194–203. doi: 10.1016/j.jip.2009.04.006.
15. Lioussannel L., Jolicœur M., St-Arnaud M. Diversity of *Glomus mosseae* spore associated bacteria and their antagonism on soilborne plant pathogens in vitro // *Abstr. 5-th int. conf. on Mycorrhiza "Mycorrhiza for Science and society" Granada, Spain*. — 2006. — P.203.
16. Bianciotto V., Lumini E., Lanfranco L., Minerdi D., Bonfante P., Perotto S. Detection and identification of bacterial endosymbionts in arbuscular mycorrhizal fungi belonging to the family Gigasporaceae // *Appl. Environ. Microbiol.*, — 2000. — V.66. — P.4503–4509.
17. Kozachko I.A., Vyunitskaya V.A., Berezhnitskaya T.G., Reznik S.R., Smirnov V.V. Endophytic bacteria of the *Bacillus* genus as promising cultures for creation of biological means of plants protection from diseases // *Mikrobiologichny Zhurnal (Kiev)*, 1995. — V.57(5). — P.69–78.
18. Kilian M., Steiner U., Krebs B., Junge H., Schmiedeknecht G., Hain R. FZB24® *Bacillus subtilis*— mode of action of a microbial agent enhancing plant vitality // *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*. — 2000. — V.1. — P. 172 — 193
19. Melent'ev A.I. Aerobnie sporoobrazuyushie bakterii *Bacillus* Coh. v agroekosystemach. (Aerobic spore-forming bacteria *Bacillus* Cohn. in agroecosystems). — M.: Nauka. — 2007. — 147 p.
20. Romanenko N.D., Popov I.O., Tabolin S.B., Bugaeva E.N., Zaets V.G. Prospects for the use of antagonist bacteria against the most phytopathogenic species of nematodes, viruses and fungi // *Agro XXI*, — 2008. — N1–3. — P.23–27.
21. Fira D., Dimkić I., Berić T., Lozo J., Stanković S. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species // *J. of Biotechnology*, — 2018. — V. 285. — P. 44–55. DOI: 10.1016/j.jbiotec.2018.07.044.
22. Simons L., Bultman T.L., Sullivan T.J. Effects of methyl jasmonate and an endophytic fungus on plant resistance to insect herbivores // *J. Chem. Ecology*, — 2008. — V.34. — P.1511–1517.
23. Torres M.S., Singh A.P., Vorsa N., White J.F. An analysis of ergot alkaloids in the Clavicipitaceae (Hypocreales, Ascomycota) and ecological implications // *Symbiosis*, — 2008. — V.46. — P.11–19.
24. Nie P., Li X., Wang S., Guo J., Zhao H., Niu D. Induced Systemic Resistance against *Botrytis cinerea* by *Bacillus cereus* AR156 through a JA/ET- and NPR1-Dependent Signaling Pathway and Activates PAMP-Triggered Immunity in Arabidopsis // *Front. Plant Sci.*, — 2017. — V.8. — Art. 238. doi: 10.3389/fpls.2017.00238.
25. Jourdan E., Henry G., Duby F., Dommes J., Barthélemy J.P., Thonart P., Ongena M. Insights into the defense-related events occurring in plant cells following perception of surfactin-type lipopeptide from *Bacillus subtilis* // *Mol. Plant Microbe Interact.*, — 2009. — V.22(4). — P.456–468. doi: 10.1094/MPMI-22-4-0456.
26. Conrath U., Beckers G.J.M., Flors V., García-Agustín P., Jakab G., Mauch F., Newman M.A., Pieterse C.M.J., Poinssot B., Pozo M.J., Pugin A., Schaffrath U., Ton J., Wendehenne W., Zimmerli L., Mauch-Mani B. Priming: getting ready for battle // *Mol. Plant–Microbe Interact.*, — 2006. — V.19. — P.1062–1071.
27. Pastor V., Luna E., Mauch-Mani B., Ton J., Flors V. Primed plants do not forget // *Environ. Exp. Bot.*, — 2013. — V. 94. — P.46–56.
28. Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., Sarvarova E.R., Khairullin R.M. Plant Growth-Promoting Bacteria in Regulation of Plant Resistance to Stress Factors // *Russian J. of Plant Physiology*, 2015. — V.62(6). — P.715–726. DOI: 10.1134/S1021443715060114.

ОБ АВТОРАХ:

Максимов И.В., доктор биологических наук, профессор,
Хайруллин Р.М., доктор биологических наук, профессор

ABOUT THE AUTHORS:

Maksimov I.V., M.D. in plant biology, Professor,
Khairullin R.M., M.D. in plant biology, Professor