

Н.В. Титаренко, Н.І. Теслюк, В.О. Іваниця

Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65082, Україна,
тел.: +38(048) 746 61 02, e-mail: tatti383@gmail.com

ПЕРСПЕКТИВИ ВИКОРИСТАННЯ БАКТЕРІЙ У КУЛЬТУРІ КЛІТИН ТА ТКАНИН РОСЛИН

*В огляді представлені дані сучасних джерел літератури про взаємодію бактерій та рослин. Наведено особливості співіснування рослин і епіфітних та ендоефітних мікроорганізмів у природних умовах і в культурі *in vitro*. Освітлено переваги взаємодії рослин і бактерій та проблеми відсутності мікробіоти у саджанців рослин при мікроклональному розмноженні. Детально описано досвід використання мікроорганізмів у культурі клітин та тканин рослин. Описано процеси інокуляції бактерій на мікроклони рослин. Також розглянута культура рослин *in vitro* як модель взаємодії бактерій та рослин. Освітлено ріст-стимулювальні та антагоністичні властивості бактерій роду *Bacillus*, що потенційно можуть мати корисний вплив на рослини під час адаптації до умов *ex vitro*. Розглянуто перспективи використання бактерій роду *Bacillus* на етапі акліматизації рослин до умов *ex vitro*. Наведено приклади успішного використання бактерій роду *Bacillus* для стимуляції росту рослин та для захисту від патогенів.*

*Ключові слова: взаємодія бактерій та рослин, мікроклональне розмноження, бактерії роду *Bacillus*, адаптація від умов *in vitro* до *ex vitro*.*

Життєвий цикл рослин передбачає контакт із бактеріями протягом усього існування. Разом із іншими мікроорганізмами вони впливають на різноманітні метаболічні процеси у рослин та є важливими регуляторами процесів їх життєдіяльності.

Патогенні мікроорганізми, а також комахи-шкідники та несприятливі умови навколишнього середовища можуть бути серйозною загрозою для росту і розвитку рослин. Проте, корисні бактерії можуть бути використані як захист рослин проти перелічених негативних чинників. Такі бактерії можуть мати різноманітні механізми позитивного впливу на рослини:

- запобігання хворобам рослин;
- регуляція росту;
- допомога у подоланні стресових умов;
- інактивація речовин, що забруднюють ґрунт;
- зміна метаболізму таким чином, що рослина стає непридатною для споживання.



Приблизно 25% врожаю у світі втрачається кожного року. Переважно, це відбувається через захворювання, спричинені грибами, іншими патогенами та шкідниками. Засоби для захисту рослин сьогодні широко представлені на ринку для боротьби із цими захворюваннями. На сьогоднішній день, це, здебільшого, хімічні препарати, використання яких може бути загрозливим для здоров'я людей та забруднювати середовище. Контроль захворювань за допомогою корисних мікроорганізмів є альтернативним шляхом, що дозволить вести сільське господарство безпечно для населення і середовища. Використання мікробних препаратів для захисту рослин зустрічається все частіше, а їх важливість буде тільки зростати, у тому числі, з огляду на політичний та суспільний тиск.

Чисельність населення у світі збільшується, і тому кількість їжі, необхідної у 2050 році, буде удвічі більшою, ніж та, що виробляється зараз. У той самий час, площі культивованих земель поступово скорочуються. Однією з основних задач людства є підвищення кількості врожаїв безпечним для середовища способом – наприклад, заміною хімічних регуляторів росту рослин на мікробіологічні. Очевидно, що використання потенціалу певних бактерій може суттєво допомогти із рішенням цієї проблеми [13].

Окрім того, велика частина сільськогосподарських угідь потерпає від посухи чи засолення. Глобальне потепління сприятиме розширенню таких зон. Дуже сухі або засолені ґрунти унеможливають їх ефективне використання як орних земель через пригнічення росту рослин. На сьогодні вже було ефективно доведено, що деякі бактерії можна успішно застосовувати для пом'якшення подібних стресових умов [78, 80, 86].

Хімічне забруднення ґрунтів також може значно сповільнити або взагалі припинити ріст рослин. Навіть за умови, що сільськогосподарські рослини все-таки можуть рости на таких землях, врожай часто виявляється забрудненим та непридатним для споживання. Але цю проблему можна подолати – деякі мікроорганізми вже були успішно використані для детоксикації хімічних забруднювачів ґрунту та видалення важких металів, що дозволяло виростити здорові рослини.

Таким чином, вивчаючи взаємодії рослин та бактерій загалом, можна успішно використовувати набуті знання для вирішення загальносвітових продовольчих та екологічних проблем.

Мета роботи – розгляд та узагальнення сучасних наукових досліджень про взаємодію бактерій та рослин і вивчення перспектив використання бактерій у культурі клітин та тканин рослин.

Якщо розглядати значення мікроорганізмів у життєдіяльності рослин предметно, то варто відзначити, що асоційовані з рослинами бактерії формують як епіфітні, так і ендofітні популяції у різних рослинах [78], включаючи меристемні клітини чи пилки. Сукупність популяцій бактерій, що колонізують рослину, мають назву мікробіом [78].

Найбільше різноманіття бактерій, що контактують з рослинами, знаходиться у прикореневій зоні – тут живе величезний спектр мікроорганізмів, метаболіти яких тісно взаємодіють з метаболітами рослин. Саме через корені бактерії найчастіше проникають всередину рослини, хоча, це можливо також



і через інші вегетативні та генеративні органи. Часто бактерії колонізують цілу рослину [21] і можуть передаватися через покоління як вертикально – через статеве розмноження, так і горизонтально – через вегетативне.

Корені рослин та зона у декілька міліметрів навколо них формують ризосферу – складний комплекс взаємодій підземної частини рослини із мікробіотою ґрунту. За аналогією з цим терміном було створено також поняття філосфера – надземна частина рослин, що є «біомом» для мікроорганізмів. У ризосфері зазвичай панує ендofітна мікробіота, а у філосфері - здебільшого епіфітна.

Переваги асоціацій рослин та бактерій

Корисний вплив бактерій на рослини залежить від специфіки видових характеристик та взаємодій між ними. Певні бактерії здатні продукувати не тільки рослинні фітогормони, але і інші регулятори росту, невластиві рослинам, що можуть впливати на життєдіяльність останніх. Наприклад, дослідження Vereecke та ін. [81] показало, що супернатант середовища з *Rhodococcus fascians*, що спричиняє *in vivo* та *in vitro* деформації органів рослин (галли, стеблові фасції і т.п.), містив 11 окремих цитокінінів, що впливали на метаболізм рослин. Цей вплив розповсюджувався також і на морфогенез *in vitro*. Інший приклад – родестрин. Цей фітогормон, що подібний до ауксинів, але не синтезується рослинами, було отримано з бактерії *Rhodobacter sphaeroides* [70]. На сьогодні відомо, що ауксини великої групи бактерій здатні безпосередньо впливати на розвиток кореневої системи рослин, посилюючи абсорбцію поживних речовин та води із ґрунту [57].

Бактерії здатні не тільки продукувати регулятори росту рослин, але і стимулювати синтез та розподіл цих сполук всередині рослини [80]. Цитокініни подовжують час асиміляційних процесів у листі, підвищуючи кількість продуктів фотосинтезу і замінюючи рослинні цитокініни, що було втрачено через засушливі умови середовища [7]. Giron та ін. [30] підкреслювали роль бактеріальних цитокінінів як ключових регуляторів ростових та захисних процесів.

Бактеріальні гібереліни підтримують ріст рослин незалежно та у взаємодії із іншими гормонами [14]. Рівень етилену може знижуватися завдяки бактеріальній 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат (АЦК) деаміназі, таким чином, знижується сприйнятливість рослин до стресів [65].

Індоліл-оцтова кислота (ІОК) бактеріального походження відома як проміжний чинник формування рослинно-бактеріальних взаємодій [46]. Бактерії, асоційовані з резистентністю до хвороб, можуть також працювати як чинники біоконтролю. Зменшена сприйнятливість до патогенів може бути пов'язана із впливом конкурентної колонізації тканин, або з антибіозисом – шляхом зміни метаболізму, знищення патогенів або їх токсинів чи чинників вірулентності завдяки активації (праймінгу) систем резистентності рослини [21].

Бактерії також роблять свій внесок у захисті рослин від тварин-шкідників. Aballay та ін. [1] виявили, що 7 бактерій, ізольованих з виноградників, скоротили популяцію нематод та потенційну шкоду для вирощених *in vitro* рослин винограду в тепличних умовах.

Захист від абіотичних стресів може бути результатом впливу речовин, які



змінюють відповідь на стрес або стимулюють рослину активувати метаболічні реакції, пов'язані з толерантністю до стресу. Це такі речовини, як осмопротектори – гліцин, бетаїн або пролін [34]. Наприклад, *Burkholderia phytofirmans* PsJN може адаптувати рослини винограду до холоду шляхом модифікації вуглеводного обміну, що нагадує природну акліматизацію [28], і шляхом модифікації системи антиоксидантного захисту [72]. До бактерій, що забезпечують захист від посухи, відносяться *Azospirillum brasilense* (покращення водного балансу у пшениці), *Achromobacter piechaudii* (системна толерантність перцю та помідорів, спричинена АЦК-деаміназою), *Bacillus megaterium* (підвищення рівня ІОК та проліну у *Trifolium*), *Pseudomonas mendocina* (підвищена стійкість рослин салату до посухи через покращення антиоксидантного статусу), *Pseudomonas polytuxa* (змінений гормональний баланс та провідність у стеблах *Phaseolus vulgaris*) [34].

Інші дослідження [64] повідомляли, що бактерії трьох видів – *Pseudomonas plecoglossicida*, *Acinetobacter calcoaceticus* та *Sphingobacterium canadense* здатні захищати рослини винограду від посухи. *Pseudomonas fluorescens* YsS6 та *P. migulae* 8R6 синтезують АЦК-деаміназу та суттєво знижують шкідливий ефект від засолених ґрунтів при вирощуванні помідорів [3]. Серед загальних особливостей цих бактерій є вироблення ІОК, здатність до розчинення фосфатів, стійкість до 20% поліетиленгліколю і здатність рости в температурних межах від 4 до 42 °С [65].

Бактерії також можуть покращити рослинний метаболізм, виробляючи позаклітинні летючі (від англ. volatiles) речовини [40]. Наприклад, *Bacillus subtilis* GB03 виділяє летючі метаболіти, які в довгостроковій перспективі стимулюють ріст, ефективність фотосинтезу, накопичення заліза і призводять до більшого врожаю насіння в *Arabidopsis thaliana* [84]. Летючі речовини *Bacillus badius* M12 стимулювали регенерацію пагонів з калусу у *Sesamum indicum* та збільшували вміст хлорофілу, каротиноїдів та фенолів, індукували органогенез у калусах тютюну [33]. *Zamioudis* та ін. [85] показали, що три штами *Pseudomonas spp.*, ізольовані з ризосфери, крім забезпечення захисту від абіотичних стресів та активізації системи захисту від низки хвороб, мали можливість перепрограмувати режим росту первинних корінців у *Arabidopsis thaliana*.

Ендофітні бактерії також можуть брати участь у захисті фотосистем рослин від екстремальних умов навколишнього середовища шляхом активації гормонозалежної системи захисту рослин та покращення транспорту електронів у фотосистемі II [16]. Різноманітний позитивний вплив мікроорганізмів після інокуляції їх на рослини іноді називають «праймінг». Після процедури «праймінгу» рослини можуть швидше та ефективніше реагувати на майбутній стрес [31].

Багато ендофітів існують у рослинах у стані спокою, підтримуючи базовий метаболізм, але вони можуть відновити активний стан при зміні умов навколишнього середовища. Було встановлено, що ендогенна бактеріальна популяція може бути активована шляхом додавання корисних бактерій до середовища росту [4]. Також відомо, що інокуляція рослин картоплі штамом *Methylobacterium* індукувала систему захисту рослин від бактеріальних та



грибкових збудників із силою, залежною від штаму та щільності інокулята патогена. *Methylobacterium* сам по собі не мали антагоністичної активності проти патогенів, але інокуляція суттєво змінила склад всієї популяції ендоефітів у рослинній тканині і тим самим підвищила ступінь резистентності. Це показує, що вплив бактерій, що вводяться в рослинні тканини, також може активувати інші наявні ендоефіти [6].

Однак, не завжди зрозуміло, чи прискорений ріст або підвищена стійкість є результатом виключно бактеріальних метаболітів, або також завдяки індукції генетичного апарату рослини ендоефітними метаболітами. На думку Ludwig-Muller [45], рослини та ендоефіти є рівноправними партнерами у виробництві вторинних метаболітів і можуть взаємодіяти під час синтезу сполук та створювати речовини, нові для обох організмів. Наприклад, Scherling та ін. [66] встановили, що в культурах тканин тополі, інокульованої *Paenibacillus sp. strain 22*, зазнали змін 11 метаболітів рослини, а особливо ті, що стосуються засвоєння азоту.

Дослідниками також були відзначені відмінності видового складу бактерій у різних органах рослин. Lucero та ін. [44], використовуючи мікробіологічні і мікроскопічні методи в комбінації з секвенуванням, виявили різноманітні консорціуми у регенованих коренях та листах двох видів *Atriplex*. Консорціуми склалися як з відомих бактерій, так і невідомих, а також грибів.

Бактерії в культурі рослин *in vitro*

Протягом багатьох років присутність бактерій в культурі клітин і тканин рослин ніяк не висвітлювалася у наукових джерелах та вважалася недоліком роботи дослідника, оскільки культури *in vitro* мають підтримуватися виключно у стерильних умовах. Однак, з часом стало зрозуміло, що, не дивлячись на поверхневу стерилізацію ініціальних експлантів, культури необов'язково є вільними від бактерій. Присутність певних бактерій може бути встановлена на початковій стадії введення експланта в культуру, але в інший час контамінація може не видавати себе до стадії розмноження, або навіть пізніше, коли на стадії акліматизації виникає значний сплеск росту бактерій.

Контамінація рослинних експлантів, виявлення та видалення бактерій-контамінантів вивчалися у різноманітних дослідженнях [63, 17, 27]. Проте, існує дуже мало робіт щодо виявлення корисних бактерій в культурі рослин *in vitro* [51, 53].

Мікроорганізми в культурі *in vitro*, навіть непатогенні або некультивовані, можуть мати негативний вплив на культури рослин та уповільнювати швидкість розмноження, чи навіть спотворювати результати наукових експериментів [77].

Не виявлені вчасно бактерії можуть почати розмножуватися у культурі після довгого періоду часу. Патогенна *Xanthomonas axonopodis* асимптоматично персистувала в культурах пагонів антуріуму протягом цілого року [50], і патогенна *Agrobacterium vitis* знаходилася в латентному стані в культурі пагонів *Vitis vinifera* протягом 14 тижнів [59].

На сьогодні існує достатньо доказів, що внутрішні тканини рослинних експлантів для культури *in vitro* колонізовані певною кількістю бактерій [63].



Вони є такими, що живуть вільно, а також такими, що живуть у рослинах, тваринах, переробленій їжі, сточних водах, та навіть є патогенами людини [29]. Наприклад, Thomas та ін. [76] виділили 14 ізолятів бактерій з апексу стебла папаї довжиною 1 см, що був поверхнево простерилізований. Бактерії виявилися приналежними до 9 родів, включаючи ті, що традиційно пов'язані з тваринами та людиною. Деякі з них розмножувалися на живильному середовищі тільки за присутності пагонів папаї чи екстрактів з них.

De Almeida та ін. [22] за допомогою електронної мікроскопії виявили бактеріальні ендосимбіонти всередині клітин пагонів персикової пальми, вирощуваних *in vitro*. Культура при цьому вважалася асептичною. Подальший аналіз цих ендосимбіонтів з використанням полімеразної ланцюгової реакції та електрофорезу у денатурувальному градієнтному гелі показав присутність трьох некультивованих видів бактерій, що показали схожість рРНК послідовностей до *Moraxella sp.*, *Brevibacillus sp.* та ціанобактерій. Подібний молекулярний аналіз, проведений Abreu-Tarazi та ін. [2], виявив бактеріальні ендofіти, що належали до *Actinobacteria*, *Alphaproteobacteria* та *Betaproteobacteria* в 5-річній асептичній культурі ананасу, поверхнево простерилізованій перед виділенням ДНК.

Автори спостерігали відмінності видового складу 13 родів від меристемних експлантів 6 культиварів *Aglaonema*, при цьому 30% ізольованих колоній складала *Pseudomonas aeruginosa*. У дослідженні бактерій-контамінантів культур рослин *in vitro*, проведених у Польщі, було виявлено 108 ізолятів декількох родів. Найбільш широко представленими були роди *Bacillus*, *Methylobacterium* і *Pseudomonas* [39]. Всі ізоляти у цьому дослідженні, за виключенням деяких стафілококів, були отримані з живих, візуально здорових експлантів.

Незважаючи на те, що бактерії не завжди вдається виявити, вони можуть продовжувати негативно впливати на культуру рослин *in vitro* [74, 75]. Наприклад, бактерії *Bacillus circulans*, *Sphingomonas paucimobilis*, *Staphylococcus huminis* та *Micrococcus kristinae* знижували рівень проліферації у культурах пагонів абрикосу [47]. Перелічені бактерії змінювали склад живильного середовища, а також склад повітря навколо експланту у ємності для культивування, що негативно впливало на ріст культури.

«Звикання» (англ. *habituation*) рослинних культур *in vitro* відомо достатньо давно і також може бути результатом бактеріальної контамінації. Це дозволяє рослинним культурам у певний момент продовжувати рости за відсутності екзогенних фітогормонів у середовищі. Порівняння транскриптів рослин зі «звиканням» та без нього виявили різну експресію 800 генів у клітинах *Arabidopsis thaliana*, включаючи гени, що кодуєть рецептори до цитокініну [58]. Враховуючи велику складність у виявленні ендofітних мікроорганізмів, якнайменше деякі випадки «звикання» можуть розглядатися як зміна балансу гормонів, спричинена метаболічною активністю ендofітів. Це можливо завдяки тому, що ендofіти здатні синтезувати ауксини, цитокініни, гібереліни та інші фітогормони [42, 83].

Досвід використання бактерій у культурі рослин *in vitro*

Тісне співіснування бактерій та рослин спонукало дослідників до спроб



імітації корисних симбіозів у рослинництві, включаючи мікроклональне розмноження. Прикладом ефективного практичного використання бактерій є досліді з *Agrobacterium tumefaciens* та *A. rhizogenes*. Дані ґрунтові бактерії викликають патогенез у багатьох рослин та мають генетичний апарат, що дозволяє колонізувати рослинні клітини. Починаючи з 1980 року, модифіковані форми (позбавлені від генів бактеріального раку рослин) використовувалися як вектори для передачі необхідної генетичної інформації [55]. Модифіковані бактерії можуть внести специфічну генетичну конструкцію до ядра або пластиди рослини. Якщо ця конструкція стабільно приєднується до рослинної ДНК, вона може бути передана дочірнім клітинам. Регенерація цілих рослин з таких "генетично збагачених" клітин лежить в основі трансгенезу, і є прекрасним джерелом нової генетичної мінливості, яку можна використовувати в селекції рослин [87].

Багато таксонів бактерій було виділено з культур рослин *in vitro*, і найімовірніше деякі з них показали можливість збільшити темпи росту рослин або впливати на морфогенез. Для наукових досліджень чи виробництва іноді простіше організувати оптимальні умови у культурі *in vitro*, ніж вирощувати рослини *ex vitro*. Рослини, які є складними для культивування, не мають ефективної регенерації на середовищі, високого коефіцієнту розмноження або вкорінення, можуть підтримуватися у культурі завдяки інокуляції корисними бактеріями. Наприклад, *Rhodobacter sphaeroides* синтезує фітогормон родестрин, посилюючи ефективність вкорінення пагонів шовковиці [70], а *Bacillus spp.* продукує ІОК, що сприяє вкоріненню полуниці [24]. Quambusch та ін. [60] виявили зв'язок між ендоефітними бактеріями та ефективністю мікророзмноження генотипів *Prunus avium*.

Іноді несподівана морфологія або незвичний приріст культур можуть мати місце завдяки активності ендоефітних бактерій. Наприклад, культури бузини, природно заражені *Methylobacterium*, утворюють менше за кількістю, але більше за довжиною додаткових пагонів порівняно з незараженими. Пагони малини, контаміновані *Curtobacterium*, є більш колючими та довгими порівняно з тими, що не контаміновані. Ці та інші бактерії були виділені та випробувані на культурах троянди, хризантеми та гербери *in vitro*. Жодна з бактерій не завдала шкоди експлантам, і деякі комбінації бактерій та видів рослин суттєво покращили розмноження та вкорінення [86]. У цьому дослідженні бактерії роду *Curtobacterium* збільшили проліферацію пагонів рослин усіх трьох видів, а також вкорінення троянди, *Methylobacterium* підвищили продуктивність гербери, а *Bacillus* підвищили довжину пагонів хризантем.

Найважливіша роль корисних бактерій у сфері мікророзмноження пов'язана з акліматизацією клонованих рослин, що часто виявляється складним етапом з великою часткою втраченого рослинного матеріалу. Продихи, що слабо функціонують, погано розвинені коренева система та фотосинтетичний апарат ускладнюють адаптацію для мікророслин в нестерильних умовах зі змінними параметрами оточуючого середовища. Інокуляція рослин корисними бактеріями на останній стадії мікророзмноження або в період адаптації може допомогти у подоланні цієї проблеми [51, 56]. Бактерії, що належать до 13 родів (*Azorhizobium*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Curtobacterium*,



Enterobacter, *Halomonas*, *Methylobacterium*, *Microbacterium*, *Methilophylus*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Rhodococcus*, *Rhodopseudomonas* та *Sphingopyxis*) у дослідженнях спричиняли позитивний ефект на процеси мікророзмноження, та у деяких випадках були вивчені механізми, що відповідали за підвищення продуктивності рослин. Бактерії стимулювали подовження пагонів, збільшували масу пагонів, кількість листків, ріст додаткових пагонів, прискорене вкорінення, збільшували темпи укорінення пагонів, збільшували кількість і довжину коренів, індукували соматичний ембріогенез та допомагали акліматизації рослин до умов *ex vitro*.

***In vitro* та *ex vitro* інокуляція рослин**

Використання певних бактерій для підтримки росту рослин, біозахисту та як біодобрив сьогодні є дуже перспективним напрямом в Україні та світі. Це екологічно та економічно виправдано, оскільки дозволить зменшити об'єми використання мінеральних добрив та пестицидів, а також скоротить витрати на їх виробництво. Бактеріальна інокуляція має особливе значення у, так званому, органічному рослинництві. Дуже багато видів бактерій було ідентифіковано як корисні для рослин, але їх реальна ефективність не була доведена у реальних польових дослідженнях, або такі дослідження взагалі не проводилися [54].

Ефективність препаратів на основі живих організмів дуже залежить від умов навколишнього середовища. Особливо складним моментом є підтримка високої щільності популяції бактерій у ґрунті під час колонізації рослин. Дослідження мають зосереджуватися на пошуку найбільш ефективних бактерій, включаючи покращені генно-інженерні штами, стійкі до неоптимальних умов навколишнього середовища. Пріоритетним є також створення штучних консорціумів мікроорганізмів, які принаймні частково імітують природний рослинний мікробіом – численний та багатофункціональний. Іншою проблемою є виявлення або створення сортів рослин, що будуть ефективно заохочувати взаємодію з корисними бактеріями [54].

Історія бактеріальної інокуляції детально розглядалася у минулому різними авторами [10], а ідея застосування бактерій для підвищення ефективності мікророзмноження виникла понад три десятиліття тому. Можливість покращення мікророзмноження рослин в культурі *in vitro* за допомогою деяких бактеріальних «контамінантів» спочатку була запропонована ще у 1987 році дослідником Herman [36]. Про результати інокуляції рослинних культур повідомляли також Digat та ін. [25], які виявили позитивний вплив бактерій *Pseudomonas fluorescens* та *P. putida* на вкорінення та акліматизацію мікропагонів примули. Подальші роботи показали корисний вплив *Pseudomonas sp.* та *P. mucidolens* у попередженні надлишкової оводненості культур орегано та малини [79].

Nowak [51] розглянув ідею *in vitro* інокуляції експлантів після спостереження низки корисних ефектів, спричинених деякими бактеріями в культурах *in vitro*. Дослідник наголошував і на корисному впливі бактерій на рослини і після виходу з культури *in vitro*.

Клоновані рослини піддаються підвищеному навантаженню під час переведення в умови *ex vitro*, коли вони повинні стати повноцінними автотроф-



ними організмами. У цей період слабкий розвиток провідних і покривних тканин, недостатність функціональних коренів, сухість листя, погане функціонування фотосинтетичного апарату, зараження хвороботворними мікроорганізмами становлять реальну загрозу гибелі для рослини.

Корисні бактерії можуть допомогти в боротьбі зі стресом не тільки шляхом синтезу регуляторів росту, поглинання поживних речовин та прямого чи непрямого захисту від стресів, але і шляхом ініціювання власних реакцій захисту рослин у процесі біогарденінгу (англ. biohardening) або праймінгу [18, 56]. Цей процес широко описаний у культурі картоплі [52]. Comprant та ін. [21] зазначали, що корисні бактерії, які використовуються при інокуляції експлантів на стадії *in vitro*, здатні стимулювати індукцію захисних реакцій, що може бути вирішальним у подоланні акліматизаційного стресу.

Хоча в технічному відношенні інокуляція експлантів під час культивування *in vitro* є відносно легкою, слід дотримуватися деяких умов стосовно таких параметрів, як щільність і температура інокуляції [5]. Як було сказано вище, внесення бактерій не завжди є раціональним на стадії розмноження *in vitro*, але може значно допомогти під час акліматизації та додається на стадії адаптації після промивання коренів, або у субстрат для росту. Приклади інокуляції включають *Rhizobium* для *Robinia* [8] або *Bacillus* для банану [69]. Ефект інокуляції до або під час акліматизації може залишатися також під час вирощування у відкритому ґрунті, позитивно впливаючи на ріст та врожайність рослин постійною присутністю бактерій у рослинах або роботою захисних процесів, активованих ще на попередніх стадіях росту.

Незважаючи на те, що інокулювати експланти в культурі *in vitro* доволі просто, дана стратегія не є кращою у всіх випадках. Thomas та ін. [73] встановили, що інокуляція на стадії вкорінення *in vitro* мікропагонів чаю з *Pseudomonas fluorescens* та *Azospirillum brasilense*, виділеними з диких рослин цього ж виду, не є ефективною, оскільки перший мікроорганізм не колонізує мікроклони, а другий дає рясний приріст на середовищі та гальмує ріст пагонів. Однак, коли ці бактерії були додані до субстрата під час акліматизації в теплиці, вони збільшили приживлюваність на 30% для *Pseudomonas fluorescens* та на 60% для *Azospirillum brasilense*, та стимулювали ріст коріння та пагонів. Перевага використання бактерій для покращення росту та праймінг для підвищення стійкості проти стресів все ще залежить від генотипів бактерій та рослин-господарів, а також умов вирощування як *in vitro*, так і *in vivo*.

Культура рослин *in vitro* як модель взаємодії бактерій та рослин

Спосіб використання бактерій та визначення відповіді на їх вплив рослин в умовах *in vitro* є важливими чинниками, які слід враховувати при попередньому відборі відповідних мікроорганізмів як біопротекторів або біодобрив для застосування у польових умовах. Наприклад, було вивчено вплив *Burkholderia phytofirmans PsJN* на здатність культур винограду *in vitro* протистояти низьким температурам (4 °C), використовуючи як маркери масу коренів рослин [9], активність антиоксидантної системи [72] та вуглеводного обміну [28]. Чутливість рослин картоплі до високих температур (33 °C) була знижена в лабораторних умовах за допомогою *PsJN* і виражена збільшенням



довжини стебла, біомаси пагона і кореня, та посиленням бульбоутворення після виходу з *in vitro* [11].

Rakotoniriana та ін. [62] випробували *in vitro* можливість захисту *Centella asiatica* від *Colletotrichum higginsianum* за допомогою *Bacillus subtilis* BSA31. Gonzalez та ін. [32] виявили, що мікропагони рослин жожоба, інокульовані *in vitro* з *Azospirillum brasilense*, є менш чутливими до NaCl у середовищі, що виражається збереженням здатності рослин до укорінення. *B. phytofirmans* PsJN інокульовали на мікропагони винограду, що забезпечило їм захист проти сірої цвілі. Це вказує на можливість використання даного мікроорганізму в польових умовах з тією самою метою.

Культури *in vitro* на сьогодні були використані для вивчення потенціалу бактерій як біодобрив у декількох дослідженнях. Wang та ін. [82] випробували вплив *in vitro* PsJN на рослинах проса і виявили, що інокульовані саджанці мали більшу біомасу – це є дуже хорошою ознакою, що може свідчити про придатність використання цієї бактерії під час вирощування польових культур. Guglielmetti та ін. [35] *in vitro* випробували вплив *Luteibacter rhizovicinus* MIMR1 на ріст коренів у саджанців ячменю. Даний мікроорганізм синтезує ІОК і молекули, що хелатують йони заліза та розчиняють фосфат кальцію для підвищення біодоступності мінеральних речовин у ґрунті. Таким чином, було встановлено на прикладі культури мікроклонів, що *L. rhizovicinus* MIMR1 є потенційно хорошим кандидатом для застосування як компонент біодобрива. Montanez та ін. [48] і Naveed та ін. [49], підтвердили, що метод, який використовує культуру *in vitro* для тестування корисного впливу бактерій на стимулювання росту кукурудзи, може бути використаний для попереднього відбору цих мікроорганізмів як інокулянтів в умовах відкритого ґрунту.

Перспективи використання бактерій роду *Bacillus* на етапі акліматизації рослин до умов *ex vitro*

Певні представники грампозитивних родів *Bacillus* та *Paenibacillus* виявляють здатність колонізувати рослини і тим самим позитивно впливати на їх ріст і здоров'я. На даний час бацили є найбільш широко використовуваними бактеріями на ринку біопестицидів [13]. В основному, це пов'язано з їх здатністю утворювати стійкі ендоспори, що дозволяє виробляти стабільні біопрепарати із тривалим терміном зберігання. Бактерії виду *B. subtilis*, а також подібні до них *B. amyloliquefaciens* та *B. pumilus*, виявилися ефективними у сприянні росту рослин та біоконтролю проти рослинних патогенів. Штами *B. subtilis* та *B. amyloliquefaciens* важко диференціювати один від іншого, і тому нерідкою є ситуація, коли препарати, що складаються зі спор *B. subtilis*, насправді містять у складі асоційовані з рослиною *B. amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* [13].

Бактерії роду *Bacillus*, що використовуються як основа для створення біопрепаратів, відрізняються за характером метаболізму. Наприклад, *B. amyloliquefaciens* є суворим аеробом, у той час як *B. licheniformis* та *B. pumilus* – факультативні анаероби. Різними є також і механізми стимулювального та захисного впливу на рослини у мікроорганізмів даного роду. *B. firmus* GB126 здатний контролювати чисельність нематод у прикореневій



зоні рослин (комерційна назва – BioNem AgroGreen), а препарат BioArc на основі *B. megaterium* використовується як фунгіцид. Бактерії виду *Paenibacillus polymyxa* здатні стимулювати ріст рослин шляхом синтезу фітогормонів (ІОК, цитокінінів, гіберелінів, етилену) та специфічних летючих речовин. Вони також здатні до фіксації азоту та синтезу великого спектру вторинних метаболітів з антибактеріальними та фунгіцидними властивостями. Споріднений вид *P. mucilaginosus* здатний переводити нерозчинні мінеральні сполуки ґрунту у розчинний стан, вивільнюючи корисні для рослин йони натрію та фосфору [13].

Згідно з новими дослідженнями [68], перспективними щодо стимуляції росту та захисту рослин від патогенів є штами роду *Bacillus*, виділені з незвичних біотопів – наприклад, з донних відкладень Чорного моря. Геном штама *B. velezensis* ONU 553 було детально проаналізовано та виявлено здатність цього мікроорганізму до синтезу цілого спектру поверхнево-активних речовин, ліпопептидів, сидерофорів, антимікотиків та антибіотиків. Враховуючи вищезазначене, *B. velezensis* ONU 553 володіє великим потенціалом у майбутніх дослідженнях його взаємодії з рослинами.

Одним з перших питань на шляху створення біопрепарату є ефективна колонізація рослини корисними бактеріями. Згідно з відомими на сьогодні дослідженнями [15, 20], штучне внесення бактерій роду *Bacillus* у ґрунт чи безпосередньо на корені рослин є доволі ефективним, але різні види рослин колонізуються не однаковою мірою, а кількість бактерій має тенденцію знижуватися з часом [41].

Здатність бацил підтримувати процеси росту і розвитку неодноразово спостерігалася у дослідженнях [13], але знання про молекулярні основи цього ефекту ще далеко не повні. На даний момент, основними способами корисного впливу на рослини вважаються:

1. Триптофан-залежний синтез фітогормону ІОК [71]
2. Летючі речовини, такі як 2,3-бутандіол та ацетоїн – вони включаються у біохімічні цикли рослини [13]
3. Синтез фітази – ферменту, що дозволяє отримувати розчинну форму фосфатів, доступну для рослин [38]
4. Фіксація азоту [78]
5. Секреція макромолекул, що руйнують певні ензими [13].

Окремим пунктом варто виділити також і захист рослин шляхом синтезу антимікробних сполук. На сьогодні у цьому плані найбільш відомим є *B. amyloliquefaciens* FZB42. При інокуляції на листя салату даний мікроорганізм ефективно пригнічував ріст фітопатогена *Rhizoctonia solani* [20]. Геномний аналіз показав, що приблизно 10% генома у цього штаму відповідають за синтез антимікробних метаболітів [12]. Ці метаболіти представлені сполуками різного біохімічного походження і структури. Наприклад, циклічні ліпопептиди синтезуються поза рибосомами та є найсильнішими фунгіцидами (наприклад, бациломіцин D), що синтезує штам FZB42. Окрім того, циклічні ліпопептиди відповідають за формування матриксу під час утворення біоплівки бактерій [19]. До групи полікетидів належить дифіцидин – найбільш активна антибактеріальна сполука штаму, що ефективно працює проти патогенів.



ну рослин *Erwinia amylovora*. Інша антимікробна сполука *B. amyloliquefaciens* FZB42 – дипептид бацилізин, що також пригнічує ріст *Erwinia*, а також показав ефективність у боротьбі з *Microcystis aeruginosa* – головним агентом «цвітіння» прісних водоймищ.

Цікаво, що протягом довгого часу всі виявлені антимікробні сполуки білкового походження, синтезовані *B. amyloliquefaciens* FZB42, були продуктами нерибосомного синтезу [37]. Тільки після вивчення мутантного штаму, нездатного до нерибосомного синтезу, було виявлено, що *Bacillus* здатні і до рибосомного синтезу антимікробних пептидів. Виявлені сполуки, наприклад, плантазоліцин, показали здатність до пригнічення росту споріднених грампозитивних бактерій, а також помірну активність проти нематод [43]. У *B. amyloliquefaciens* FZB42 виявили також і бактеріоцини – амілоцикліцин [67]. Він показав себе у дослідженнях як пригнічувач патогена *Clavibacter michiganensis* та деяких грампозитивних бактерій.

Загалом, тільки у *B. amyloliquefaciens* FZB42 було виявлено близько 20 антимікробних сполук. Зважаючи на цей факт, у науковому середовищі довгий час вважалося, що саме вони у першу чергу відповідальні за стимуляцію росту та захист рослин. Але у подальшому було виявлено, що концентрація антимікробних сполук у ризосфері занадто мала для ефективної дії проти патогенів [23]. Тому більш вірогідним варіантом корисної дії на рослини вважається стимуляція Індукованої Системи Резистентності (ICP) рослини. ICP починає активно працювати, коли система захисних механізмів рослини індукується шляхом контакту з патогеном [26]. Було показано, що летючі органічні речовини та циклічні ліпопептиди бактерій роду *Bacillus* є стимуляторами ICP [61].

На даний момент проводиться багато польових досліджень щодо впливу різних бактерій роду *Bacillus* та препаратів на їх основі на рослини, а антагоністичні взаємодії з фітопатогенами та синтез метаболітів вивчаються в умовах *in vitro* в лабораторіях.

Узагальнення

Бактерії на сьогоднішній день широко і успішно використовуються як основа для створення біопрепаратів для захисту рослин. Вони є природними мешканцями ґрунту і часто формують симбіотичні відносини з рослинами у ризосферній зоні, нерідко колонізують внутрішній простір рослин. Дуже часто у цій ролі виступають саме бактерії роду *Bacillus*. Способи позитивного впливу бактерій при цьому дуже різноманітні: це і синтез фітогормонів, антибіотиків, специфічних летючих речовин, полегшення засвоєння мінеральних елементів з ґрунту, фіксація азоту тощо. На даний момент, у науковому середовищі як найважливіший механізм відмічається саме стимуляція індукованої системи резистентності, так званого «імунітету» рослини, що запускає ланцюг захисних реакцій проти фітопатогенів та допомагає рослині переносити несприятливі умови оточуючого середовища.

У свою чергу, мікроклонально розмножені рослини особливо потребують захисту від хвороб та несприятливих умов, оскільки мають слабо розвинену кореневу систему та транспіраційний апарат, і позбавлені жодного контакту з нестерильним повітрям та ґрунтом безпосередньо до етапу адаптації.



Зважаючи на вище перелічені властивості, бактерії роду *Bacillus* мають великий потенціал щодо їх використання під час виходу рослин із культури *in vitro* для підвищення рівня приживлюваності, захисту від патогенів та пом'якшення стресових умов вирощування у відкритому ґрунті.

Н.В. Титаренко, Н.І. Теслюк, В.А. Іваниця

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина,
тел.: +38(048) 746 61 02, e-mail: tatti383@gmail.com

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БАКТЕРИЙ В КУЛЬТУРЕ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ РАСТЕНИЙ

Реферат

*В обзоре представлены данные современных источников литературы о взаимодействии бактерий и растений. Приведены особенности сосуществования растений и эпифитных и эндофитных микроорганизмов в естественных условиях и в культуре *in vitro*. Освещены преимущества взаимодействия растений и бактерий и проблемы отсутствия микробиоты у саженцев растений при микроклональном размножении. Подробно описан опыт использования микроорганизмов в культуре клеток и тканей растений. Описаны процессы инокуляции бактерий на микроклоны растений. Также рассмотрена культура растений *in vitro* как модель взаимодействия бактерий и растений. Освещены рост-стимулирующие и антагонистические свойства бактерий рода *Bacillus*, которые могут иметь полезное влияние на растения во время адаптации к условиям *ex vitro*. Рассмотрены перспективы использования бактерий рода *Bacillus* на этапе акклиматизации растений к условиям *ex vitro*. Приведены примеры успешного использования бактерий рода *Bacillus* для стимуляции роста растений и для защиты от патогенов.*

*Ключевые слова: взаимодействие бактерий и растений, микроклональное размножение, бактерии рода *Bacillus*, адаптация из условий *in vitro* в *ex vitro*.*

N.V. Tytarenko, N.I. Tesliuk, V.O. Ivanytsia

Odesa I.I. Mechnykov National University,
2, Dvoryanska St., Odesa, 65082. Ukraine,
tel.: +38(048) 746 61 02, e-mail: tatti383@gmail.com

PERSPECTIVES OF USING BACTERIA FOR CELL AND TISSUE PLANT CULTURE

Summary

The review presents data from modern literature according the interaction of bacteria and plants. Peculiarities of coexistence of plants and epiphytic and endophytic microorganisms in natural conditions and in aseptic culture are given. The advantages of the interaction of plants and bacteria and the problems of lack of microbiota in plant seedlings during microclonal propagation are highlighted.



The experience of using microorganisms in the culture of plant cells and tissues is described in detail. The processes of bacterial inoculation on plant microclones are described. In vitro plant culture is also considered as a model of interaction between bacteria and plants. The growth-stimulating and antagonistic properties of bacteria of the genus Bacillus, which can potentially have a beneficial effect on plants during adaptation to ex vitro conditions, are highlighted. Prospects for the use of bacteria of the genus Bacillus at the stage of acclimatization of plants to ex vitro conditions are considered. Examples of successful use of bacteria of the genus Bacillus to stimulate plant growth and to protect against pathogens are given.

Key words: interaction of bacteria and plants, clonal micropropagation, bacteria of the genus Bacillus, adaptation from in vitro to ex vitro conditions.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Aballay E., Martensson A., Persson P.* Screening of rhizosphere bacteria from grapevine for their suppressive effect on *Xiphinema index* Thorne & Allen on in vitro grape plants // *Plant Soil*. – 2011. – Vol. 347. – P. 313–325.
2. *Abreu-Tarazi M.F., Navarrete A.A., Andreote F.D., Almeida C.V., Tsai S.M., Almeida M.* Endophytic bacteria in long-term in vitro cultivated “axenic” pineapple microplants revealed by PCR–DGGE // *World J Microbiol Biotechnol*. – 2010. – Vol. 26. – P. 555–560.
3. *Ali S., Duan J., Charles T.C., Glick B.R.* A bioinformatics approach to the determination of genes involved in endophytic behavior in *Burkholderia* spp // *J Theor Biol*. – 2014. – Vol. 343. – P. 193 – 198.
4. *Andreote F.D., da Rocha U.N., Araujo W.L., Azevedo J.L., van Overbeek L.S.* Effect of bacterial inoculation, plant genotype and developmental stage on root-associated and endophytic bacterial communities in potato (*Solanum tuberosum*) // *Antonie Van Leeuwenhoek*. – 2010 – Vol. 97. – P. 389 – 399.
5. *Ardanov P., Ovcharenko L., Zaets I., Kozyrovska N., Pirttila A.* Endophytic bacteria enhancing growth and disease resistance of potato (*Solanum tuberosum* L.) // *Biol Control*. – 2011. – Vol. 56. – P. 43 – 49.
6. *Ardanov P., Sessitsch A., Haggman H., Kozyrovska N., Pirttila A.M.* Methylobacterium-induced endophyte community changes correspond with protection of plants against pathogen attack // *PLoS ONE*. – 2012. – Vol. 7. – Art. 46802
7. *Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martinenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R.* Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil // *Plant Soil*. – 2007. – Vol. 292. – P. 305 – 315
8. *Balla I., Vertesy J., Koves-Pechy K., Voros I., Bujtas Z., Biro B.* Acclimation results of micropropagated black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) improved by symbiotic micro-organisms // *Plant Cell Tissue Organ Cult*. – 1998. – Vol. 52. – P. 113 – 115.
9. *Barka E.A., Nowak J., Clement S.* Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growthpromoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN // *Appl Env Microbiol*. – 2006.
10. *Bashan Y., de-Bashan L.E., Prabhu S.R., Hernandez J.P.* Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013) // *Plant Soil*. – 2014. – Vol. 378. – P. 1–33.



11. *Bensalim S., Nowak J., Asiedu S.K.* A plant growth promoting rhizobacterium and temperature effects on performance of 18 clones of potato // *Am J Potato Res.* – 1998.
12. *Borriss R.* Comparative analysis of the complete genome sequence of the plant growthpromoting bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // *de Brujn FJ (ed) Molecular microbial ecology of the rhizosphere.* – 2013. – Vol. 2. – P. 883–898
13. *Borriss R.* Use of plant-associated *Bacillus* strains as biofertilizers and bio-control agents // *Maheshwari DK (ed). Bacteria in agrobiology: plant growth responses.* – 2011. – P. 41–76.
14. *Bottini R., Cassan F., Piccoli P.* Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase // *Appl Microbiol Biotechnol.* – 2004. – Vol. 65. – P. 497–503.
15. *Budiharjo A., Chowdhury S.P., Dietel K.* Transposon mutagenesis of the plantassociated *Bacillus amyloliquefaciens* ssp. *plantarum* FZB42 revealed that the *nfrA* and the *RBAM17410* genes are involved in plant-microbe interactions // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9. – Art. 5.
16. *Burlak O.P., de Vera J.P., Yatsenko V., Kozyrovska N.O.* Putative mechanisms of bacterial effects on plant photosystem under stress // *Biopolym Cell.* – 2013. – Vol. 29. – P. 3–10.
17. *Cassells A.C.* Detection and elimination of microbial endophytes and prevention of contamination in plant tissue culture // *Plant tissue culture, development, and biotechnology.* – 2011. – Vol. 378. – P. 223–238.
18. *Chandra S., Bandopadhyay R., Kumar V., Chandra R.* Acclimatization of tissue cultured plantlets: from laboratory to land // *Biotechnol Lett.* – 2010. – Vol. 32. – P. 1199–1205
19. *Chen X.H., Koumoutsi A., Scholz R.* Genome analysis of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 reveals its potential for biocontrol of plant pathogens // *J. Biotechnol.* – 2009. – Vol. 140. – P. 27–37.
20. *Chowdhury S.P., Dietel K., Randler M.* Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 on lettuce growth and health under pathogen pressure and its impact on the rhizosphere bacterial community // *PLoS One.* – 2013. – Vol. 8. – Art.7
21. *Compant S., Brader G., Muzammil S., Sessitsch A., Lebrühi A., Mathieu F.* Use of beneficial bacteria and their secondary metabolites to control grapevine pathogen diseases // *Biocontrol.* – 2013. – Vol. 58. – P. 435–455.
22. *de Almeida C.V., Andreote F.D., Yara R., Tanaka F.A.O., Azevedo J.L., de Almeida M.* Bacteriosomes in axenic plants: endophytes as stable endosymbionts // *World J Microbiol Biotechnol.* – 2009. – Vol. 25. – P. 1757–1764.
23. *Debois D., Jourdan E., Smargiasso N.* Spatiotemporal monitoring of the anti-biome secreted by *Bacillus* biofilms on plant roots using MALDI mass spectrometry imaging // *Analyt Chem.* – 2014. – Vol. 86. – P. 4431–4438.
24. *Dias A.C.F., Costa F.E.C. Andreote F.D., Lacava P.T., Teixeira M.A., Assumpcao L.C., Araujo W.L., Azevedo J.L., Melo I.S.* Isolation of micropropagated strawberry endophytic bacteria and assessment of their potential for plant growth promotion // *World J Microbiol Biotechnol.* – 2009. – Vol. 25. – P. 189–195.



25. *Digat B., Brochard P., Hermelin V., Tozet M.* Interest of bacterized synthetic substrates MILCAP for in vitro culture // *Acta Hort.* – 1987. – Vol. 212. – P. 375 – 378.
26. *Doornbos R.F., van Loon L.C., Bakker P.A.* Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review // *Agron Sustain Dev.* – 2012. – Vol. 32. – P. 227–243.
27. *Dunaeva S., Osledkin Y.* Bacterial microorganisms associated with the plant tissue culture: identification and possible role // *Agric Biol.* – 2015. – Vol. 50. – P. 3–15.
28. *Fernandez O., Theocharis A., Bordiec S., Feil R., Jacquens L., Clement C., Fontaine F., Ait Barka E.* Burkholderia phytofirmans PsJN acclimates grapevine to cold by modulating carbohydrate metabolism // *Mol Plant–Microbe Int.* – 2012.
29. *Fletcher J., Leach J.E., Eversole K., Tauxe R.* Human pathogens on plants: designing a multidisciplinary strategy for research // *Phytopathology.* – 2013. – Vol. 103. – P. 306–315.
30. *Giron D., Frago E., Glevarec G., Pieterse C.M.J., Dicke M.* Cytokinins as key regulators in plant–microbe–insect interactions: connecting plant growth and defence // *Funct Ecol.* – 2013. – Vol. 27. – P. 599–609.
31. *Goellner K., Conrath U.* Priming: it's all the world to induced disease resistance // *Sustainable disease management in a European context.* – 2008. – P. 233–242.
32. *Gonzalez A.J., Larraburu E.E., Llorente B.E.* Azospirillum brasilense increased salt tolerance of jojoba during in vitro rooting // *Ind Crops Prod.* – 2015. – Vol. 76. – P. 41–48.
33. *Gopinath S., Kumaran K.S., Sundararaman M.* A new initiative in micropropagation: airborne bacterial volatiles modulate organogenesis and antioxidant activity in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) callus // *In Vitro Cell Dev Biol.* – 2015. – Vol. 51. – P. 514–523.
34. *Grover M., Ali S.Z., Sandhya V., Rasul A., Venkateswarlu B.* Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses // *World J Microbiol Biotechnol.* – 2011. – Vol. 27. – P. 1231–1240.
35. *Guglielmetti S., Basilio R., Taverniti V., Arioli S., Piagnani C., Bernacchi A.* Luteibacter rhizovicinus MIMR1 promotes root development in barley (*Hordeum vulgare* L.) under laboratory conditions // *World J Microbiol Biotechnol.* – 2013. – Vol. 29. – P. 2025–2032.
36. *Herman E.* Toward control of micropropagation contamination // *Agricell Rep.* – 1987. – Vol. 2129. – P. 33–35.
37. *Herzner A.M., Dischinger J., Szekat C.* Expression of the lantibiotic mersacidin in *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // *PLoS One.* – 2011. – Vol. 6. – Art. e22389
38. *Idris E.E.S., Iglesias D.J., Talon M.* Tryptophan dependent production of indole-3-acetic acid (IAA) affects level of plant growth promotion by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // *Mol Plant Microbe Interact.* – 2007. – Vol. 20. – P. 619–626.



39. Kaluzna M., Mikicinsk A., Sobiczewski P., Zawadzka M., Zenkteleer E., Orlikowska T. Detection, isolation, and preliminary characterization of bacteria contaminating plant tissue cultures // *Acta Agrobot.* – 2013. – Vol. 66. – P. 81–92
40. Kanchiswamy C.N., Malnoy M., Mafei M.E. Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity // *Front Plant Sci.* – 2015. – Vol. 6. – Art. 151.
41. Krober M., Wibberg D., Grosch R. Effect of the strain *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 on the microbial community in the rhizosphere of lettuce under field conditions analyzed by whole metagenome sequencing // *Front Microbiol.* – 2014. – Vol. 5. – Art. 252.
42. Lata H., Li X.C., Silva B., Moraes R.M., Halda-Alija L. Identification of IAA-producing endophytic bacteria from micropropagated Echinacea plants using 16S rRNA sequencing // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* – 2006. – Vol. 85. – P. 353–359.
43. Liu Z., Budiharjo A., Wang P. The highly modified microcin peptide plantazolicin is associated with nematicidal activity of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // *Appl Microbiol Biotechnol.* – 2013. – Vol. 97 – Art. 10081–90.
44. Lucero M.E., Unc A., Cooke P., Dowd S., Sun S. Endophyte microbiome diversity in micropropagated *Atriplex canescens* and *Atriplex torreyi* var *griithsii* // *PLoS ONE.* – 2011. – Vol. 6. – Art. e17693.
45. Ludwig-Muller J. Plants and endophytes: equal partners in secondary metabolite production? // *Biotechnol Lett.* – 2015. – Vol. 37. – P. 1325–1334.
46. Ludwig-Muller J. Bacteria and fungi controlling plant growth by manipulating auxin: balance between development and defense // *J Plant Physiol.* – 2015. – Vol. 172. – P. 4–12.
47. Marino G., Altan A.D., Biavati B. The effect of bacterial contamination on the growth and gas evolution of in vitro cultured apricot shoots // *In Vitro Cell Dev Biol.* – 1996. – Vol. 32. – P. 51–56.
48. Montanez A., Blanco A.R., Barlocco C., Beracochea M., Sicardi M. Characterization of cultivable putative endophytic plant growth promoting bacteria associated with maize cultivars (*Zea mays* L.) and their inoculation effects in vitro // *Appl Soil Ecol.* – 2012. – Vol. 58. – P. 21–28.
49. Naveed M., Mitter B., Reichenauer T.G., Wiczorek K., Sessitsch A. Increased drought stress resilience of maize through endophytic colonization by *Burkholderia phytofirmans* PsJN and *Enterobacter* sp. FD17 // *Environ Exp Bot.* – 2014. – Vol. 97. – P. 30–39.
50. Norman D.J., Alvarez A.M. Latent infections of in vitro anthurium caused by *Xanthomonas campestris* pv. *Diefenbachiae* // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* – 1994. – Vol. 39. – P. 55–61.
51. Nowak J. Benefits of in vitro “biotization” of plant tissue cultures with microbial inoculants // *In Vitro Cell Dev Biol.* – 1998. – Vol. 34. – P. 122–130.
52. Nowak J., Bensalim S., Smith C.D., Dunbar C., Asiedu S.K., Madani A., Lazarovits G., Northcott D., Sturz A.V. Behaviour of plant material issued from in vitro tuberization // *Potato Res.* – 1999. – Vol. 42. – P. 505–519.



53. *Orlikowska T., Nowak K., Reed B.* Bacteria in the plant tissue culture environment // *Plant Cell Tiss Organ Cult.* – 2017. – Vol. 128. – P. 487–508.
54. *Owen D., Williams A.P., Griith G.W., Withers P.J.A.* Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphorous acquisition // *Appl Soil Ecol.* – 2015. – Vol. 86. – P. 41–54.
55. *Pacurar D.I., Thordal-Christensen H., Pacurar M.L., Pamil D., Botez C., Bellini C.* *Agrobacterium tumefaciens*: From crown gall tumors to genetic transformation // *Physiol Mol Plant Pathol.* – 2011. – Vol. 76. – P. 76–81.
56. *Panigrahi S., Aruna Lakshmi K., Venkateshwarulu Y., Umesh N.* Biohardening of micropropagated plants with PGPR and endophytic bacteria enhances the protein content // *Biotechnology and bioforensics, forensic and medical bioinformatics.* – 2015. – P. 51–55.
57. *Patten C.L., Glick B.R.* Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system // *Appl Environ Microbiol.* – 2002. – Vol. 68 – P. 3795–3801.
58. *Pischke M.S., Huttlin E.L., Hegeman A.D., Sussman M.R.* A transcriptome-based characterization of habituation in plant tissue culture // *Plant Physiol.* – 2006. – Vol. 140. – P. 1255–1278.
59. *Poppenberger B., Leonhardt W., Redl H.* Latent persistence of *Agrobacterium vitis* in micropropagated *Vitis vinifera* // *VITIS-J Grapevine Res.* – 2002. – Vol. 41. – P. 113–114.
60. *Quambusch M., Pirttila A.M., Tejesvi M.V., Winkelmann T., Bartsch M.* Endophytic bacteria in plant tissue culture: differences between easy- and difficult-to-propagate *Prunus avium* genotypes // *Tree Physiol.* – 2014. – Vol. 34. – P. 524–533.
61. *Raaijmakers J., De Bruin I., Nybroe O.* Natural functions of cyclic lipopeptides from *Bacillus* and *Pseudomonas*: more than surfactants and antibiotics // *FEMS Microbiol Rev.* – 2010. – Vol. 34. – P. 1037–1062.
62. *Rakotoniriana E.F., Rafamantanana M.* Study in vitro of the impact of endophytic bacteria isolated from *Centella asiatica* on the disease incidence caused by the hemibiotrophic fungus *Colletotrichum higginsianum* // *Antonie Van Leeuwenhoek.* – 2013. – Vol. 103. – P. 121–133.
63. *Reed B.M., Mentzer J., Tanprasert P., Yu X.* Internal bacterial contamination of micropropagated hazelnut: identification and antibiotic treatment // *Pathogen and microbial contamination management in micropropagation.* – 1997. – P. 233–236.
64. *Rolli E., Marasco R., Viganì G., Ettoumi B., Mapelli F.* Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait // *Environ Microbiol.* – 2015. – Vol. 17. – P. 316–331.
65. *Saravanakumar D.* Rhizobacterial ACC deaminase in plant growth and stress amelioration // *Bacteria in agrobiolgy: stress management.* – 2012. – P. 187–210.
66. *Scherling C., Ulrich K., Ewald D., Weckwerth W.* A metabolic signature of the beneficial interaction of the endophyte *Paenibacillus* sp. isolate and in vitro-grown poplar plants revealed by metabolomics // *Mol Plant–Microbe Interact MPMI.* – 2009. – Vol. 22. – P. 1032–1037.



67. Scholz R., Vater J., Budiharjo A. Amylocyclicin, a novel circular bacteriocin produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 // *J Bacteriol.* – 2014. – Vol. 196. – P. 1842–1852.
68. Shtenikov M.D., Ostapchuk A.M., Vasylieva N.Y. Characteristics of genome of *Bacillus velezensis* ONU 553 strain isolated from the bottom sediments of the Black Sea // *Microbiological journal.* . – 2020. – Vol. 82 – № 3.
69. Suada E.P., Jasim B., Jimtha C.J., Gayatri G.P., Radhakrishnan E.K., Remakanthan A. Phytostimulatory and hardening periodreducing effects of plant-associated bacteria on micropropagated *Musa acuminata* cv. Grand Naine // *In Vitro Cell Dev Biol.* – 2014. – Vol. 51. – P. 682–687.
70. Sunayana M.R., Sasikala C., Ramana C.V. Rhodestrin: A novel indole terpenoid phytohormone from *Rhodobacter sphaeroides* // *Biotechnol Lett.* – 2005. – Vol. 27. – P. 1897–1900.
71. Talboys P.J., Owen D.W., Healey J.R. Auxin secretion by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 both stimulates root exudation and limits phosphorus uptake in *Triticum aestivum* // *BMC Plant Biol.* – 2014. – Vol. 14. – Art. 51.
72. Theocharis A., Bordiec S., Fernandez O., Paquis S., Dhondt-Cordelier S., Baillieul F., Clement C., Barka E.A. *Burkholderia* phytofirmans PsJN primes *Vitis vinifera* L. and confers a better tolerance to low nonfreezing temperatures // *Mol Plant–Microbe Interact MPMI.* – 2012. – Vol. 25. – P. 241–249.
73. Thomas J., Ajay D., Raj Kumar R., Mandal A.K.A. Influence of beneficial microorganisms during in vivo acclimatization of in vitro-derived tea (*Camellia sinensis*) plants // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* – 2010. – Vol. 101. – P. 365–370.
74. Thomas P. Isolation of *Bacillus pumilus* from in vitro grapes as a long-term alcohol-surviving and rhizogenesis inducing covert endophyte // *J Appl Microbiol.* – 2004. – Vol. 97. – P. 114–123.
75. Thomas P. Intense association of non-culturable endophytic bacteria with antibiotic-cleansed in vitro watermelon and their activation in degenerating cultures // *Plant Cell Rep.* – 2011. – Vol. 30. – P. 2313–2325.
76. Thomas P., Kumari S., Swarna G.K., Gowda T.K.S. Papaya shoot tip associated endophytic bacteria isolated from in vitro cultures and host-endophyte interaction in vitro and in vivo // *Can J Microbiol.* – 2007. – Vol. 53. – P. 380–390.
77. Tsao C.W., Postman J.D., Reed B.M. Virus infections reduce in vitro multiplication of “Malling Landmark” raspberry // *In Vitro Cell Dev Biol Plant.* – 2000. – Vol. 36. – P. 65–68.
78. Turner T.R., James E.K., Poole P.S. The plant microbiome // *Genome Biol.* – 2013. – Vol. 14. – Art. 209.
79. Ueno K., Cheplick S., Shetty K. Reduced hyperhydricity and enhanced growth of tissue culture-generated raspberry (*Rubus* sp.) clonal lines by *Pseudomonas* sp. isolated from oregano // *Process Biochem.* – 1998. – Vol. 33. – P. 441–445.
80. Vacheron J., Desbrosses G., Boufaud M.L., Touraine B., Moenne Loccoz Y., Muller D., Legendre L., Wisniewski-Dye F., Prigent-Combaret C. Plant



- growth-promoting rhizobacteria and root system functioning // *Front Plant Sci.* – 2013. – Vol. 4. – Art. 356.
81. Vereecke D., Burssens S., Simon-Mateo C., Inze D., Van Montagu M., Goethals K., Jaziri M. The *Rhodococcus fascians*-plant interaction: morphological traits and biotechnological applications // *Planta.* – 2000. – Vol. 210. – P. 241–251.
 82. Wang B., Mei C., Seiler J.R. Early growth promotion and leaf level physiology changes in *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN inoculated switchgrass // *Plant Physiol Biochem.* – 2015. – Vol. 86. – P. 16–23.
 83. Weilharter A., Mitter B., Shin M.V., Chain P.S.G., Nowak J., Sessitsch A. Complete genome sequence of the plant growth-promoting endophyte *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN // *J Bacteriol.* – 2011. – Vol. 193. – P. 3383–3384.
 84. Xie X., Zhang H., Pare P.W. Sustained growth promotion in arabidopsis with long-term exposure to the beneficial soil bacterium *Bacillus subtilis* (GB03) // *Plant Signal Behav.* – 2009. – Vol. 4. – P. 948 – 953.
 85. Zamioudis C., Mastranesti P., Dhonukshe P., Blilou I., Pieterse C.M.J. Unraveling root developmental programs initiated by beneficial *Pseudomonas* spp. Bacteria // *Plant Physiol.* – 2013. – Vol. 162. – P. 304–318.
 86. Zawadzka M., Trzcinski P., Nowak K., Orlikowska T. The impact of three bacteria isolated from contaminated plant cultures on in vitro multiplication and rooting of microshoots of four ornamental plants // *J Hortic Res.* – 2014. – Vol. 21. – Art. 41.
 87. Ziemienowicz A. Agrobacterium-mediated plant transformation: factors, applications and recent advances // *Biocatal Agric Biotechnol.* – 2014. – Vol. 3. – P. 95–102.

References

1. Aballay E, Martensson A, Persson P. Screening of rhizosphere bacteria from grapevine for their suppressive effect on *Xiphinema index* Thorne & Allen on in vitro grape plants. *Plant Soil.* 2011;(347):313–325
2. Abreu-Tarazi MF, Navarrete AA, Andreote FD, Almeida CV, Tsai SM, Almeida M. Endophytic bacteria in long-term in vitro cultivated “axenic” pineapple microplants revealed by PCR–DGGE. *World J Microbiol Biotechnol.* 2010; (26):555–560
3. Ali S, Duan J, Charles TC, Glick BR. A bioinformatics approach to the determination of genes involved in endophytic behavior in *Burkholderia* spp. *J Theor Biol.* 2014;(343):193–198
4. Andreote FD, da Rocha UN, Araujo WL, Azevedo JL, van Overbeek LS. Effect of bacterial inoculation, plant genotype and developmental stage on root-associated and endophytic bacterial communities in potato (*Solanum tuberosum*). *Antonie Van Leeuwenhoek.* 2010;(97):389–399
5. Ardanov P, Ovcharenko L, Zaets I, Kozyrovska N, Pirttila A. Endophytic bacteria enhancing growth and disease resistance of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Biol Control.* 2011;(56):43–49
6. Ardanov P, Sessitsch A, Haggman H, Kozyrovska N, Pirttila AM. Methylobacterium-induced endophyte community changes correspond with protection of plants against pathogen attack. *PLoS ONE.* 2012; (7):46802



7. Arkhipova TN, Prinsen E, Veselov SU, Martinenko EV, Melentiev AI, Kudoyarova GR. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil*. 2007;(292):305–315
8. Balla I, Vertesy J, Koves-Pechy K, Voros I, Bujtas Z, Biro B. Acclimation results of micropropagated black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) improved by symbiotic micro-organisms. *Plant Cell Tissue Organ Cult*. 1998;(52):113–115
9. Barka EA, Nowak J, Clement S. Enhancement of chilling resistance of inoculated grapevine plantlets with a plant growthpromoting rhizobacterium, *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *Appl Env Microbiol*. 2006
10. Bashan Y, de-Bashan LE, Prabhu SR, Hernandez JP. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013). *Plant Soil*. 2014;(378):1–33
11. Bensalim S, Nowak J, Asiedu SK. A plant growth promoting rhizobacterium and temperature effects on performance of 18 clones of potato. *Am J Potato Res*. 1998
12. Borriss R. Comparative analysis of the complete genome sequence of the plant growthpromoting bacterium *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. 2013;(2):883–898
13. Borriss R. Use of plant-associated *Bacillus* strains as biofertilizers and biocontrol agents. *Bacteria in agrobiolgy: plant growth responses*. 2011; 41 – 76
14. Bottini R, Cassan F, Piccoli P. Gibberellin production by bacteria and its involvement in plant growth promotion and yield increase. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2004;(65):497–503
15. Budiharjo A, Chowdhury SP, Dietel K. Transposon mutagenesis of the plant-associated *Bacillus amyloliquefaciens* ssp. *plantarum* FZB42 revealed that the *nfrA* and the *RBAM17410* genes are involved in plant-microbe interactions. *PLoS One*. 2014;(9):5
16. Burlak OP, de Vera JP, Yatsenko V, Kozyrovska NO. Putative mechanisms of bacterial effects on plant photosystem under stress. *Biopolym Cell*. 2013;(29):3–10
17. Cassells AC. Detection and elimination of microbial endophytes and prevention of contamination in plant tissue culture. *Plant tissue culture, development, and biotechnology*. 2011;(378):223–238
18. Chandra S, Bandopadhyay R, Kumar V, Chandra R. Acclimatization of tissue cultured plantlets: from laboratory to land. *Biotechnol Lett*. 2010;(32):1199–1205
19. Chen XH, Koumoutsi A, Scholz R. Genome analysis of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 reveals its potential for biocontrol of plant pathogens. *J. Biotechnol*. 2009;(140):27–37
20. Chowdhury SP, Dietel K, Randler M. Effects of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 on lettuce growth and health under pathogen pressure and its impact on the rhizosphere bacterial community. *PLoS One*. 2013;(8):7
21. Compant S, Brader G, Muzammil S, Sessitsch A, Lebrhi A, Mathieu F. Use of beneficial bacteria and their secondary metabolites to control grapevine pathogen diseases. *Biocontrol*. 2013;(58):435–455



22. de Almeida CV, Andreote FD, Yara R, Tanaka FAO, Azevedo JL, de Almeida M. Bacteriosomes in axenic plants: endophytes as stable endosymbionts. *World J Microbiol Biotechnol.* 2009;(25):1757–1764
23. Debois D, Jourdan E, Smargiasso N. Spatiotemporal monitoring of the anti-biome secreted by *Bacillus* biofilms on plant roots using MALDI mass spectrometry imaging. *Analyt Chem.* 2014;(86):4431–4438
24. Dias ACF, Costa FEC, Andreote FD, Lacava PT, Teixeira MA, Assumpcao LC, Araujo WL, Azevedo JL, Melo IS. Isolation of micropropagated strawberry endophytic bacteria and assessment of their potential for plant growth promotion. *World J Microbiol Biotechnol.* 2009;(25):189–195
25. Digat B, Brochard P, Hermelin V, Tozet M. Interest of bacterized synthetic substrates MILCAP for in vitro culture. *Acta Hort.* 1987;(212):375–378
26. Doornbos RF, van Loon LC, Bakker PA. Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review. *Agron Sustain Dev.* 2012;(32):227–243
27. Dunaeva S, Osledkin Y. Bacterial microorganisms associated with the plant tissue culture: identification and possible role. *Agric Biol.* 2015;(50):3–15
28. Fernandez O, Theocharis A, Bordiec S, Feil R, Jacquens L, Clement C, Fontaine F, Ait Barka E. *Burkholderia phytofirmans* PsJN acclimates grapevine to cold by modulating carbohydrate metabolism. *Mol Plant–Microbe Int.* 2012.
29. Fletcher J, Leach JE, Eversole K, Tauxe R. Human pathogens on plants: designing a multidisciplinary strategy for research. *Phytopathology.* 2013;(103):306–315
30. Giron D, Frago E, Glevarec G, Pieterse CMJ, Dicke M. Cytokinins as key regulators in plant–microbe–insect interactions: connecting plant growth and defense. *Funct Ecol.* 2013;(27):599–609
31. Goellner K, Conrath U. Priming: it's all the world to induced disease resistance. *Sustainable disease management in a European context.* 2008;233–242
32. Gonzalez A.J., Larraburu E.E., Llorente B.E. *Azospirillum brasilense* increased salt tolerance of jojoba during in vitro rooting. *Ind Crops Prod.* 2015;(76):41–48
33. Gopinath S, Kumaran KS, Sundararaman M. A new initiative in micropropagation: airborne bacterial volatiles modulate organogenesis and antioxidant activity in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) callus. *In Vitro Cell Dev Biol.* 2015;(51):514–523
34. Grover M, Ali SZ, Sandhya V, Rasul A, Venkateswarlu B. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World J Microbiol Biotechnol.* 2011;(27):1231–1240
35. Guglielmetti S, Basilico R, Taverniti V, Arioli S, Piagnani C, Bernacchi A. *Luteibacter rhizovicinus* MIMR1 promotes root development in barley (*Hordeum vulgare* L.) under laboratory conditions. *World J Microbiol Biotechnol.* 2013;(29):2025–2032
36. Herman E. Toward control of micropropagation contamination. *Agricell Rep.* 1987;(2129):33–35



37. Herzner AM, Dischinger J, Szekat C. Expression of the lantibiotic mersacidin in *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *PLoS One*. 2011;(6):e22389
38. Idris EES, Iglesias DJ, Talon M. Tryptophan dependent production of indole-3-acetic acid (IAA) affects level of plant growth promotion by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Mol Plant Microbe Interact*. 2007;(20):619–626
39. Kaluzna M, Mikicinsk A, Sobiczewski P, Zawadzka M, Zenkteler E, Orlikowska T. Detection, isolation, and preliminary characterization of bacteria contaminating plant tissue cultures. *Acta Agrobot*. 2013;(66):81–92
40. Kanchiswamy CN, Malnoy M, Mafei ME. Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity. *Front Plant Sci*. 2015;(6):151
41. Krober M, Wibberg D, Grosch R. Effect of the strain *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 on the microbial community in the rhizosphere of lettuce under field conditions analyzed by whole metagenome sequencing. *Front Microbiol*. 2014;(5):252
42. Lata H, Li XC, Silva B, Moraes RM, Halda-Alija L. Identification of IAA-producing endophytic bacteria from micropropagated Echinacea plants using 16S rRNA sequencing. *Plant Cell Tissue Organ Cult*. 2006;(85):353–359
43. Liu Z, Budiharjo A, Wang P. The highly modified microcin peptide plantazolicin is associated with nematicidal activity of *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2013;(97):10081–90
44. Lucero ME, Unc A, Cooke P, Dowd S, Sun S. Endophyte microbiome diversity in micropropagated *Atriplex canescens* and *Atriplex torreyi* var *griithsii*. *PLoS ONE*. 2011;(6):e17693
45. Ludwig-Muller J. Plants and endophytes: equal partners in secondary metabolite production? *Biotechnol Lett*. 2015;(37):1325–1334
46. Ludwig-Muller J. Bacteria and fungi controlling plant growth by manipulating auxin: balance between development and defense. *J Plant Physiol*. 2015;(172):4–12
47. Marino G, Altan AD, Biavati B. The effect of bacterial contamination on the growth and gas evolution of in vitro cultured apricot shoots. *In Vitro Cell Dev Biol*. 1996;(32):51–56
48. Montanez A, Blanco AR, Barlocco C, Beracochea M, Sicardi M. Characterization of cultivable putative endophytic plant growth promoting bacteria associated with maize cultivars (*Zea mays* L.) and their inoculation effects in vitro. *Appl Soil Ecol*. 2012;(58):21–28
49. Naveed M, Mitter B, Reichenauer TG, Wiczorek K, Sessitsch A. Increased drought stress resilience of maize through endophytic colonization by *Burkholderia phytofirmans* PsJN and *Enterobacter* sp. FD17. *Environ Exp Bot*. 2014;(97):30–39
50. Norman DJ, Alvarez AM. Latent infections of in vitro anthurium caused by *Xanthomonas campestris* pv. *Diefenbachiae*. *Plant Cell Tissue Organ Cult*. 1994;(39):55–61
51. Nowak J. Benefits of in vitro “biotization” of plant tissue cultures with microbial inoculants. *In Vitro Cell Dev Biol*. 1998;(34):122–130.
52. Nowak J, Bensalim S, Smith CD, Dunbar C, Asiedu SK, Madani A, Laza-



- rovits G, Northcott D, Sturz AV. Behaviour of plant material issued from in vitro tuberization. *Potato Res.* 1999;(42):505–519
53. Orlikowska T, Nowak K, Reed B. Bacteria in the plant tissue culture environment. *Plant Cell Tiss Organ Cult.* 2017;(128):487–508
54. Owen D, Williams AP, Griith GW, Withers PJA. Use of commercial bio-inoculants to increase agricultural production through improved phosphorous acquisition. *Appl Soil Ecol.* 2015;(86):41–54
55. Pacurar DI, Thordal-Christensen H, Pacurar ML, Pamil D, Botez C, Bellini C. *Agrobacterium tumefaciens*: From crown gall tumors to genetic transformation. *Physiol Mol Plant Pathol.* 2011;(76):76–81
56. Panigrahi S, Aruna Lakshmi K, Venkateshwarulu Y, Umesh N. Biohardening of micropropagated plants with PGPR and endophytic bacteria enhances the protein content. *Biotechnology and bioforensics, forensic and medical bioinformatics.* 2015;51 – 55
57. Patten CL, Glick BR. Role of *Pseudomonas putida* indoleacetic acid in development of the host plant root system. *Appl Environ Microbiol.* 2002;(68):3795–3801
58. Pischke MS, Huttlin EL, Hegeman AD, Sussman MR. A transcriptome-based characterization of habituation in plant tissue culture. *Plant Physiol.* 2006;(140):1255–1278
59. Poppenberger B, Leonhardt W, Redl H. Latent persistence of *Agrobacterium vitis* in micropropagated *Vitis vinifera*. *VITIS-J Grapevine Res.* 2002;(41):113–114
60. Quambusch M, Pirttila AM, Tejesvi MV, Winkelmann T, Bartsch M. Endophytic bacteria in plant tissue culture: differences between easy- and difficult-to-propagate *Prunus avium* genotypes. *Tree Physiol.* 2014;(34):524–533
61. Raaijmakers J, De Bruin I, Nybroe O. Natural functions of cyclic lipopeptides from *Bacillus* and *Pseudomonas*: more than surfactants and antibiotics. *FEMS Microbiol Rev.* 2010;(34):1037–1062
62. Rakotoniriana EF, Rafamantanana M. Study in vitro of the impact of endophytic bacteria isolated from *Centella asiatica* on the disease incidence caused by the hemibiotrophic fungus *Colletotrichum higginsianum*. *Antonie Van Leeuwenhoek.* 2013;(103):121–133
63. Reed BM, Mentzer J, Tanprasert P, Yu X. Internal bacterial contamination of micropropagated hazelnut: identification and antibiotic treatment. *Pathogen and microbial contamination management in micropropagation.* 1997;233–236
64. Rolli E, Marasco R, Vigani G, Ettoumi B, Mapelli F. Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. *Environ Microbiol.* 2015;(17):316–331
65. Saravanakumar D. Rhizobacterial ACC deaminase in plant growth and stress amelioration. *Bacteria in agrobiolology: stress management.* 2012;187–210
66. Scherling C, Ulrich K, Ewald D, Weckwerth W. A metabolic signature of the beneficial interaction of the endophyte *Paenibacillus* sp. isolate and in vitro-grown poplar plants revealed by metabolomics. *Mol Plant–Microbe Interact MPMI.* 2009;(22):1032–1037



67. Scholz R, Vater J, Budiharjo A. Amylocyclicin, a novel circular bacteriocin produced by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42. *J Bacteriol.* 2014;(196):1842–1852
68. Shtenikov MD, Ostapchuk AM, Vasylieva NY. Characteristics of genome of *Bacillus velezensis* ONU 553 strain isolated from the bottom sediments of the Black Sea. *Microbiological journal.* 2020;(82):3
69. Suada EP, Jasim B, Jimtha CJ, Gayatri GP, Radhakrishnan EK, Remakanthan A. Phytostimulatory and hardening periodreducing effects of plant-associated bacteria on micropropagated *Musa acuminata* cv. Grand Naine. *In Vitro Cell Dev Biol.* 2014;(51):682–687
70. Sunayana MR, Sasikala C, Ramana CV. Rhodestrin: A novel indole terpenoid phytohormone from *Rhodobacter sphaeroides*. *Biotechnol Lett.* 2005;(27):1897–1900
71. Talboys PJ, Owen DW, Healey JR. Auxin secretion by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 both stimulates root exudation and limits phosphorus uptake in *Triticum aestivum*. *BMC Plant Biol.* 2014;(14):51
72. Theocharis A, Bordiec S, Fernandez O, Paquis S, Dhondt-Cordelier S, Baillicul F, Clement C, Barka EA. *Burkholderia phytofirmans* PsJN primes *Vitis vinifera* L. and confers a better tolerance to low nonfreezing temperatures. *Mol Plant–Microbe Interact MPMI.* 2012;(25):241–249
73. Thomas J, Ajay D, Raj Kumar R, Mandal AKA. Influence of beneficial microorganisms during in vivo acclimatization of in vitro-derived tea (*Camellia sinensis*) plants. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 2010;(101):365–370
74. Thomas P. Isolation of *Bacillus pumilus* from in vitro grapes as a long-term alcohol-surviving and rhizogenesis inducing covert endophyte. *J Appl Microbiol.* 2004;(97):114–123
75. Thomas P. Intense association of non-culturable endophytic bacteria with antibiotic-cleansed in vitro watermelon and their activation in degenerating cultures. *Plant Cell Rep.* 2011;(30):2313–2325
76. Thomas P, Kumari S, Swarna GK, Gowda TKS. Papaya shoot tip associated endophytic bacteria isolated from in vitro cultures and host-endophyte interaction in vitro and in vivo. *Can J Microbiol.* 2007;(53):380–390
77. Tsao CW, Postman JD, Reed BM. Virus infections reduce in vitro multiplication of “Malling Landmark” raspberry. *In Vitro Cell Dev Biol Plant.* 2000;(36):65–68
78. Turner TR, James EK, Poole PS. The plant microbiome. *Genome Biol.* 2013;(14):209
79. Ueno K, Cheplick S, Shetty K. Reduced hyperhydricity and enhanced growth of tissue culture-generated raspberry (*Rubus* spp.) clonal lines by *Pseudomonas* sp. isolated from oregano. *Process Biochem.* 1998;(33):441–445
80. Vacheron J, Desbrosses G, Boufaud ML, Touraine B, Moenne Loccoz Y, Muller D, Legendre L, Wisniewski-Dye F, Prigent-Combaret C. Plant growth-promoting rhizobacteria and root system functioning. *Front Plant Sci.* 2013;(4):356
81. Vereecke D, Burssens S, Simon-Mateo C, Inze D, Van Montagu M, Goethals K, Jaziri M. The *Rhodococcus fascians*-plant interaction: morphological



- traits and biotechnological applications. *Planta*. 2000;(210):241–251
82. Wang B, Mei C, Seiler JR. Early growth promotion and leaf level physiology changes in *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN inoculated switchgrass. *Plant Physiol Biochem*. 2015;(86):16–23
83. Weilharter A, Mitter B, Shin MV, Chain PSG, Nowak J, Sessitsch A. Complete genome sequence of the plant growth-promoting endophyte *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN. *J Bacteriol*. 2011;(193):3383–3384
84. Xie X, Zhang H, Pare PW. Sustained growth promotion in *Arabidopsis* with long-term exposure to the beneficial soil bacterium *Bacillus subtilis* (GB03). *Plant Signal Behav*. 2009;(4):948–953
85. Zamioudis C, Mastranesti P, Dhonukshe P, Blilou I, Pieterse CMJ. Unraveling root developmental programs initiated by beneficial *Pseudomonas* spp. *Bacteria*. *Plant Physiol*. 2013;(162):304–318
86. Zawadzka M, Trzcinski P, Nowak K, Orlikowska T. The impact of three bacteria isolated from contaminated plant cultures on *in vitro* multiplication and rooting of microshoots of four ornamental plants. *J Hortic Res*. 2014;(21):41
87. Ziemienowicz A. *Agrobacterium*-mediated plant transformation: factors, applications and recent advances. *Biocatal Agric Biotechnol*. 2014;(3):95–102

Стаття надійшла до редакції 13.10.2020 р.

