

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ

УДК 58.07

doi: 10.26907/2542-064X.2023.2.231-262

## РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИКРОБИОМ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, СОСТАВ И ФУНКЦИИ

*Г.Ш. Галиева, П.Ю. Галицкая, С.Ю. Селивановская*

*Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия*

### Аннотация

Микроорганизмы играют важную роль для роста и развития растения на всех этапах его жизни. Современные методы молекулярно-биологического анализа позволили значительно углубить понимание о составе и функциях эпифитной, ризосферной и эндосферной микробиоты и выявить механизмы ряда процессов. В настоящем обзоре рассмотрены виды микробных сообществ, связанных с растениями, описаны источники их происхождения, представлен видовой состав, продемонстрирована роль таких сообществ в формировании иммунного ответа растений при воздействии фитопатогенов, в улучшении элементного питания растений, в отпугивании травоядных животных, в выработке фитогормонов, в способности растений развиваться в экстремальных условиях окружающей среды.

**Ключевые слова:** фитобиом, ризосферный микrobiом, филлосферный микrobiом, эпифитный микrobiом, эндосферный микrobiом, микориза, вертикальный и горизонтальный перенос эндофитных микроорганизмов, фитогормоны, иммунный ответ растений, питание растений, фитопатогены.

### 1. Виды микробных сообществ, связанных с растениями

Согласно современным представлениям, растения рассматриваются как холобионты – метаорганизмы, состоящие из собственно растения и связанных с ним микроорганизмов, протист, простейших и некоторых других видов, в эволюционном отборе которых растение участвует с целью получения выгоды и достижения общей стабильности системы [1].

Организмы, обитающие в большом количестве в зоне влияния, на и внутри растений, составляют фитобиом растений, основной составляющей которого являются микроорганизмы – прежде всего бактерии, а также микроскопические грибы. Кроме того, растительный фитобиом включает таксоны вирусов, архей, которые являются постоянными членами сообщества и способны влиять на структуру фитобиомов, однако на данный момент их функция в растительной среде до конца не изучена [2]. Представители фитобиома коммуницируют, влияют друг на друга посредством круговорота питательных веществ, химического антагонизма или прямого хищничества. Взаимодействия устанавливаются, регулируются, подавляются посредством производства и восприятия физических и химических сигналов [1, 2]. Бактерии и микроскопические грибы, позволяющие растению увеличивать интенсивность своего роста, бороться с

патогенами или противостоять им, объединены в группы PGPB и PGPF соответственно (plant growth promoting bacteria and fungi) [3–5].

Поскольку фитобиом напрямую влияет на функционирование растений, в частности их урожайность, вопросы, связанные с его составом и свойствами, активно изучаются учеными в течение десятилетий. Однако появление методов молекулярной биологии позволило значительно углубить и скорректировать имеющийся пул знаний [6].

Именно управление фитобиомом растений, основанное на понимании сложных эволюционных и экологических механизмов его функционирования и взаимодействия с растениями, рассматривается в настоящее время как перспективный и практически безальтернативный способ повышения урожайности в сельском хозяйстве, требуемого в связи с недостатком площадей пахотных почв и значительным ростом народонаселения [7, 8]. В настоящем обзоре рассмотрены вопросы разнообразия и роли эндофитных популяций, а также сложные взаимодействия эндофитов с растением и наоборот, включая взаимодействия, ведущие к колонизации растений. Представлено описание биотических и абиотических факторов, влияющих на эндофитные бактериальные сообщества.

## 2. Экологические ниши фитобиома

Разные органы и ткани растений представляют собой отдельные ниши для фитобиома. Более всего по своим физико-химическим и биологическим характеристикам различаются подземные и надземные ниши. Внутри каждой из них выделяются зоны, более или менее подверженные влиянию выделений растений (в частности корневых экссудатов), более или менее освещенные, насыщенные влагой и пр. [7].

Подземная часть растения представлена корнем, и микроорганизмы могут обитать как непосредственно на нем (ризоплана), так и в тончайшем слое почвы, непосредственно примыкающем к нему и связанном с ним обменом химическими соединениями (экссудатами и продуктами микробной жизнедеятельности) (ризосфера). Надземная ниша (филлосфера) подразделяется на ряд подниш в зависимости от частей и органов растений – стеблей, листьев, цветов, плодов – каулосферу, филлоплану, антосферу и капросферу соответственно. Как в наземной, так и в подземной нишах микроорганизмы могут обитать снаружи (эпифиты) и внутри (эндофиты) растительных тканей (рис. 1) [1].

В результате сложных взаимодействий между хозяином, микроорганизмами и окружающей средой в указанных нишах формируются разные по составу и функциям микробные сообщества, объединяемые в ризосферную (ризоплановую и собственно ризосферную), филлосферную (филлоплановую и собственно филлосферную) и эндосферную (внутрикорневую, внутрилистовую, внутрисклебовую, внутрисеменную и пр.) микрофлору. Интересную группу представляют собой симбионтные микроскопические грибы, формирующие с корнем растения систему – микоризу, позволяющие ему улучшить обеспечение водой, элементами питания, противостоять патогенам и экстремальным факторам среды (засуха, засоленность, загрязненность). Микоризные грибы могут обитать как снаружи, так и внутри корня (экто- и эндомикориза), а также одновременно и там, и там [2, 6, 9].

Наибольшим количеством и разнообразием микроорганизмов обладают ризосфера и ризоплана (табл. 1). В 1 г ризосферной почвы содержится  $10^7$ – $10^9$

бактериальных и  $10^4$ – $10^5$  грибных КОЕ, или  $10^6$ – $10^{12}$  копий генов бактериальных 16S рРНК и  $10^3$ – $10^8$  копий генов грибных 18S рРНК, а индекс разнообразия Шеннона изменяется в диапазоне 2.5–6.8 и 3.1–3.7 соответственно [2, 8, 10–14]. Бактерии представлены широким разнообразием таксонов – *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Cyanobacteria*, *Planctomycetes*, *Verrucomicrobia*, *Gemmatimonadetes*, *Acidobacteria*, среди микромицетов преобладают – *Ascomycetes* (порядка 75%) и *Basidiomycetes* (порядка 20%), имеются представители других таксонов (порядка 5%) [8].

Структура растительного фитобиома представлена на рис. 1.

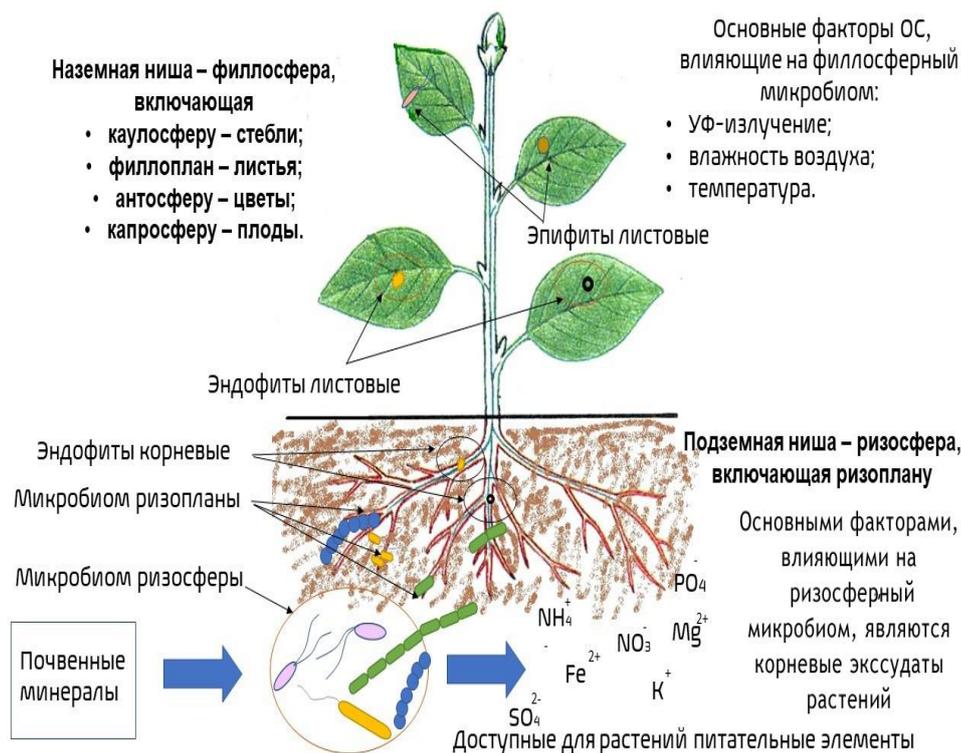


Рис. 1. Структура растительного фитобиома

Филлосфера растений более подвержена влияниям окружающей среды, чаще всего обогащена *Proteobacteria*, а также *Firmicutes*, *Bacteroidetes* и *Actinobacteria* [15, 16]. В филлосфере количество бактерий составляет  $10^2$ – $10^5$  КОЭ/г свежего листа или  $10^2$ – $10^7$  16S рРНК копий ген/г свежего листа [2, 15] в зависимости от климатических условий произрастания растений. Индекс разнообразия Шеннона может изменяться в диапазоне 2.2–4.1 [14, 17]. В грибном филлосферном сообществе увеличивается доля *Ascomycetes* до 95% [8]. Количество грибов определяется на уровне  $10^1$  КОЭ\*см<sup>2</sup> листа или  $10^1$ – $10^3$  18S рРНК копий ген/г свежего листа [2, 19], при этом индекс разнообразия Шеннона может изменяться в диапазоне 1.5–2.2 [12, 14].

В корневой эндосфере численность эндофитных бактерий и грибов изменяется в диапазоне  $10^5$ – $10^7$  и  $10^1$  КОЕ/г свежих корневых тканей соответственно [11, 20], индекс разнообразия Шеннона может составлять при этом 3.5 и

от 0.25 до 2.2 соответственно [12, 21, 22]. Отмечается, что количество бактериальных генов составляет от  $10^5$  до  $10^7$  16S рРНК копий/г свежей корневой ткани [11, 20]. Данные о количестве грибных копий генов в эндосфере корней растений практически отсутствуют в научной литературе [12, 21, 22]. Среди бактерий доминируют *Proteobacteria* (до 50%), однако представлены и *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Acidobacteria*, определены и другие типы бактерий – *Chloroflexi*, *Cyanobacteria*, *Armatimonadetes*, *Verrucomicrobia*, *Planctomycetes* и *Nitrospirae*, которые представляют меньшую часть сообщества [11, 23–25]. У микромицетов распределение таксонов сходно с таковым в ризосфере, за исключением того, что суммарно на долю *Ascomycota* и *Basidiomycota* приходится более 98% организмов. Важнейшие для функционирования растений арбускулярные микоризные грибы, в основном относящиеся к подтипу *Glomeromycotina*, крайне немногочисленны (менее 2%) [8].

Табл. 1

Количественные данные о бактериальных и грибных сообществах, ассоциированных с растениями

Микробные сообщества	Бактерии			Грибы		
	Количество		Индекс разнообразия Шеннона	Количество		Индекс разнообразия Шеннона
	КОЕ	16S рРНК копий ген		КОЕ	18S рРНК копий ген	
Ризосфера	$10^7$ – $10^9$ г <sup>-1</sup> ризосферной почвы [11]	$10^6$ – $10^{12}$ г <sup>-1</sup> почвы [2]	2.5–6.8 [8, 13]	$10^4$ – $10^5$ г <sup>-1</sup> ризосферной почвы [11]	$10^3$ – $10^8$ г <sup>-1</sup> свежего листа [2]	3.1–3.7 [12, 14]
Филлосфера	$10^2$ – $10^5$ г <sup>-1</sup> свежего листа [15]	$10^2$ – $10^7$ г <sup>-1</sup> свежего листа [2, 15]	2.2–4.1 [14, 17]	$10^1$ см <sup>2</sup> листа [19]	$10^1$ – $10^3$ г <sup>-1</sup> свежего листа [2]	1.5–2.2 [12, 14]
Эндифиты корня	$10^5$ – $10^7$ г <sup>-1</sup> свежей массы корня [11]	до $10^9$ г <sup>-1</sup> свежей массы корня [26]	3.5 [21]	$10^1$ г <sup>-1</sup> свежей массы корня [20]	$10^1$ * [12]	0.25–2.2 [12, 22]
Эндифиты листа	$10^3$ – $10^4$ г <sup>-1</sup> свежей массы листа [11]	до $10^8$ г <sup>-1</sup> свежей массы листа [26]	1.8–3.6 [13, 21]	$10^{-2}$ см <sup>2</sup> листа [19]	$10^1$ * [12]	0.1–1.8 [12, 22]

В листовой эндосфере численность бактерий и грибов колеблется в пределах  $10^3$ – $10^4$  КОЕ/г свежей массы листа и  $10^{-2}$  КОЕ/см<sup>2</sup> листа соответственно [11, 19], а индекс разнообразия Шеннона может изменяться от 1.8 до 3.6 и от 0.1 до 1.8 соответственно [12, 13, 21, 22]. При этом в целом в эндосфере пре-

обладают таксоны бактерий *Proteobacteria* (50% и более), при этом суммарная доля *Ascomycota* и *Basidiomycota* в грибом эндофитном микробиоме увеличивается до 99% [8].

Следует отметить, что кроме физико-химических и биотических факторов экологических ниш на фитобиом влияют генетические особенности и стадия развития растения, а также географическое положение, климат, тип и свойства почвы, на которой оно произрастает [23].

### 3. Основной и дополнительный микробиом; виды-хабы

Использование методов молекулярной биологии для изучения растительных микробиомов позволило не только получить представление об их видовом и генетическом разнообразии, но и выявить ряд закономерностей. В частности, было установлено, что в микробиомах растений одного вида вне зависимости от условий их произрастания присутствует ряд одних и тех же микроорганизмов, на долю которых приходится до 75% от общего количества видов в фитобиоме [27]. Указанные постоянно ассоциированные с растением микроорганизмы были объединены в понятие «основной микробиом растений» (core plant microbiome) (рис. 2).

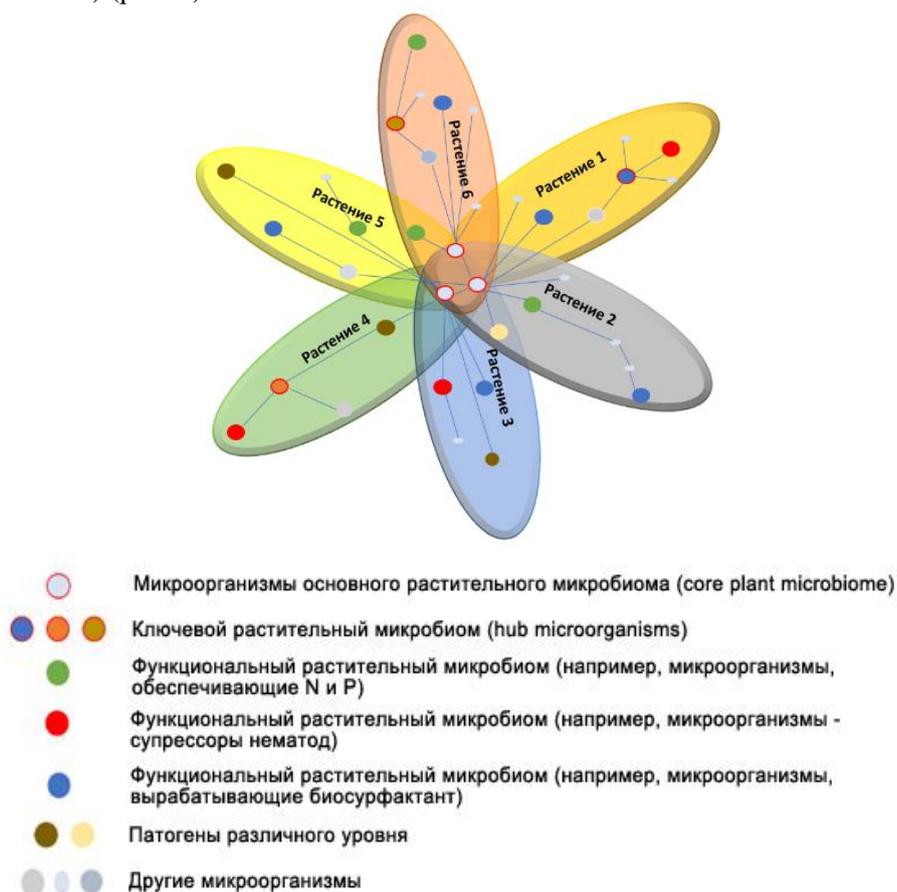


Рис. 2. Члены микробных сообществ, ассоциированных с растениями: основные, дополнительные, виды-хабы, виды-сателлиты

Микроорганизмы основного микробиома являются критически важными для питания, защиты и благополучия растений в целом, причем они могут выполнять функции как непосредственно, так и путем формирования связей с микроорганизмами неосновного (дополнительного) микробиома. Механизмы формирования и стабильности основного микробиома растений не изучены полностью, однако предполагаются как минимум два из них: передача части важных для растений микроорганизмов внутри семени, эволюционно сформированная селекция и обогащение из окружающей среды (почвы или воздуха) [8, 28]. Источниками формирования дополнительного микробиома являются пулы в окружающей среде (почве, воде, воздухе), при этом заселение и/или проникновение микроорганизмов в растение может быть как направленным (привлечение сигнальными молекулами, выработка специфичных ферментов бактериями, способствующими разрушению клеточной стенки растений, использование эндوفитами систем секреции белков, отличных от патогенных микроорганизмов), так и случайным (через микротрещины и раны) [11, 23].

Наряду с понятием основного растительного микробиома в публикациях последних лет часто используется понятие ключевых видов, или видов-хабов. И хотя множества микроорганизмов основного микробиома и видов-хабов зачастую пересекаются, понятия эти принципиально различны, поскольку принадлежность к основному микробиому определяется количеством и присутствием видов, а принадлежность к хабу – их функциями. Так, виды-хабы – это микроорганизмы, которые могут присутствовать в фитобиоме как в минорных, так и в доминирующих количествах, но основной их характеристикой является способность формировать консорциумы с другими видами (сателлитами), влияя на их обилие и функции. Alexandre Jousset с соавторами [29] в своем обзоре показал, что некоторые редкие виды микробиома могут играть сверхпропорциональную роль в биогеохимических циклах и могут быть двигателями функционирования микробиома – такие редкие виды тоже относятся к хабу. Виды-хабы могут присутствовать как в дополнительном, так и в основном микробиоме растений, при этом их доля в основном, как правило, выше [29–31].

С точки зрения видов межпопуляционных взаимодействий фитобиом состоит из полезных, нейтральных и вредных (патогенных) для растения микроорганизмов. Преимущества, получаемые растением-хозяином от полезных микроорганизмов, могут быть прямыми, включая преобразование и перемещение основных питательных элементов в почве, синтез фитогормонов или защиту от патогенов, а также опосредованными, такими как, например, усиление реакций устойчивости (иммунитета) растений или смягчение экологических стрессов, например, засухи, воздействия тяжелых металлов [11].

В целом представление об основном микробиоме растений и ключевых для его функционирования видах-хабах является крайне важным для понимания экологии растений, а также управления растительными метаорганизмами, в частности при разработке удобрений и биопрепаратов для сельского хозяйства [1, 29, 32, 33].

#### **4. Ризосферные микроорганизмы**

Ризосферу определяют как область почвы, где процессы, опосредованные микроорганизмами, находятся под особым влиянием корневой системы, в частности корневых экссудатов – аминокислот, жирных кислот, фенолов, регу-

ляторов роста, формирующих так называемый ризосферный эффект, привлекающий микроорганизмы из почвы [34, 35]. Сама почва, являясь уникальной нишей для развития и сосуществования аэробных и анаэробных микроорганизмов, представляет собой самый большой «банк-хранилище» микробиологического разнообразия на планете [23, 36]. Таким образом, множество микроорганизмов ризосферы является подмножеством микроорганизмов почвы, в которой произрастает растение. Действительно, показано, что к основным бактериальным таксонам почвы относятся *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Bacteroidetes*, *Verrucomicrobia*, *Firmicutes*, *Cyanobacteria*, а ризосферы – *Proteobacteria*. К основным грибным типам почвы относятся *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, а ризосферы – *Basidiomycetes* [7, 37–39]. При этом состав сообществ на уровне операционных таксономических единиц в почве и ризосфере сходен [38, 39].

Ризосферные микроорганизмы и растения-хозяева взаимодействуют благодаря сложному набору выделяемых ими химических соединений. К важным корневым экссудатам растений, вызывающим хемотаксис бактерий, относятся стриголактоны и флавоноиды, распространенные, в частности, у бобовых. Растения также способны вырабатывать биомолекулы для привлечения полезного грибного сообщества. В исследовании Rozpadek et al. [40] показано, что стриголактоны, секретлируемые корнями *Arabidopsis thaliana*, действует как сигнальная молекула для их колонизации грибами вида *Mucor*.

Микроорганизмы, например, бактерии родов *Azospirillum*, *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Bradyrhizobium*, *Erwinia*, *Enterobacter*, *Herbaspirillum* и *Gluconoacetobacter*, осуществляют окисление, растворение или хелатирование минералов, превращение их в доступные для растений соединения фосфора, азота, калия, микроэлементов, фиксируют атмосферный азот (табл. 2) [8, 39]. Для повышения эффективности колонизации корней бактерии (ризобии, псевдомонады и др.) способны вырабатывать экзополисахариды и олигосахариды, способствующие образованию клубеньков и созданию биопленок [41, 42].

Ризосферные микроорганизмы также вырабатывают специфические амфифильные (гифрофильно-гидрофобные) вещества – биосурфактанты, которым в последнее время уделяется значительное внимание исследователей в связи с возможностью их использования в различных биотехнологиях – от добычи нефти до кондитерского дела [43, 44]. Цели синтеза биосурфактантов у микроорганизмов ризосферы различны – это формирование биопленок, нарушение мембран и угнетение подвижности видов-конкурентов и видов-хищников, взаимодействие с растением-хозяином и др. [45, 46]. Биосурфактанты, способны защитить растение-хозяина от широкого спектра фитопатогенов, поскольку они являются структурно разнообразными активными противомикробными соединениями [47].

Помимо антимикробной активности биосурфактанты известны своей способностью усиливать разложение химических инсектицидов и пестицидов, существующих или накапливающихся в сельскохозяйственных почвах [43]. Исследование [48] продемонстрировало, что биосурфактант, синтезируемый *Bacillus subtilis* МТСС1427, значительно увеличивает разложение эндосульфана в почве. Показана значительная противогрибковая активность ризосферного бактериального изолята *Bacillus altitudinis* MS16 в отношении *Colletotrichum*

*gloeosporioides* и *Sclerotinia sclerotiorum*, что открывает возможность использования штамма в биофунгицидах [44].

Табл. 2  
Функции ассоциированных с растениями микробных сообществ, занимающих различные экологические ниши

Функции фитобиома	Растительный микробиом			
	Ризосфера	в том числе микориза	Филлосфера	Эндосфера (надземной и подземной частей растений)
Обеспечение азотом	++	+++		+
Обеспечение фосфором	++	+++		+
Хелатирование минералов	++	+		+
Подавление фитопатогенов (выработка антибиотиков, фунгицидов, инсектицидов)	+	+++	+	++
Выделение биосурфактантов	++	+	++	+
Улучшение структуры почвы	+	+++		
Снижение стрессовых факторов окружающей среды растения (засуха, засоление, холод)	+	+	+	+++
Производство фитогормонов	+	++		+++
Отпугивание травоядных		+	+	+

Сообщества ризосферных микроорганизмов распределены неоднородно как во времени, так и в пространстве. На различных стадиях роста растение выделяет различные количества экссудатов, поэтому состав сообществ, находящихся под влиянием этих экссудатов, меняется. Так, например, показано, что в корневой зоне молодых растений доминируют грамотрицательные бактерии родов *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Azotobacter*, которые по мере старения растений сменяются грамположительными – бактериями рода *Bacillus* и актинобактериями родов *Mycobacterium*, *Streptomyces*. Таким образом, бактерии, питающиеся корневыми экссудатами, заменяются на бактерии-гидролитики, разлагающие корневой опад, отмершие корешки, микробную биомассу [49]. Ризосферный эффект увеличивается после прорастания семени и достигает максимума в период цветения и плодоношения растений [50].

Колонизация бактериями корневых зон зависит от подвижности бактерий, наличия биохимических процессов, способствующих метаболизму экссудатов корней растений, а также скорости роста самих бактерий [51]. Кроме того, бактерии с различной успешностью колонизируют те или иные участки корня (корневые волоски, главный или боковые корни). Обилие нарастает в области молодых верхушечных корней, где происходит максимальное выделение растворимых органических соединений [52, 53]. Установлено, что гены, кодирующие белки, участвующие в бактериальном хемотаксисе, сборке жгутиков, бактериальной подвижности, образовании биопленок, бактериальной секреции и двухкомпонентных регуляторных системах, широко распространены в мик-

роорганизмах и микробных сообществах, обнаруживаемых в ризосфере [8]. Наличие генов устойчивости к антибиотикам является еще одной из характерных особенностей ризосферных бактерий [54].

Ризосферные грибы дополнительно к описанным выше общим для всех ризосферных микроорганизмов функциям играют следующие роли: а) своеобразных «дополнительных корней» и б) средообразователей (табл. 2) [14]. Наиболее важными ризосферными грибами являются грибы микоризы, образующие сложную систему симбиотических связей с корнями растений [55]. Микоризные грибы могут образовывать структуры либо снаружи (эктомикориза), либо внутри (эндомикориза) корней, кроме того, описано много случаев, когда часть грибного организма находится внутри клеток корней растений, тогда как другая часть прорастает наружу. Таким образом, в случае микоризных грибов провести жесткое разделение между ризосферными и эндосферными корневыми организмами сложно. Как «дополнительные корни» гифы микоризных грибов позволяют корням контактировать с большим объемом почвы по сравнению с тем, который охватывают собственно корневые волоски. Они помогают растению увеличить поглощение питательных веществ в целом, способствуют селективному поглощению ряда ионов, при этом выполнение данных функций осуществляется и в экстремальных для растения условиях окружающей среды, тем самым позволяя ему противостоять стрессу [56]. Как средообразователи наружные гифы микоризных грибов способны выделять гломалин и гликопротеин, которые агрегируют частицы почвы, увеличивая влагостойкость почвенных агрегатов и улучшая структуру почвы [57]. Некоторые виды микоризных грибов увеличивают солубилизацию питательных веществ, таких как фосфор, участвуют в доставке азота из почвенного органического вещества растениям-хозяевам [58]. Интересно, что характер экссудации растений может измениться после колонизации микоризными грибами, что повлияет на микробные и макрофаунистические сообщества ризосферы [57].

Необходимо выделить особых представителей эндомикоризных ризосферных грибов – арбускулярные грибы, которые присутствуют в корнях большинства наземных, пастбищных и мангровых растений [59]. Арбускулярные микоризные грибы способны повышать доступность питательных веществ за счет транспорта через мицелий и специализированные структуры, называемые арбускулами, непосредственно в цитоплазму хозяина, а также превращать аргинин в мочевины и далее в  $\text{NH}_4^+$ , увеличивая тем самым доступность азота для растений [8, 42, 56].

### **5. Микроорганизмы поверхности наземных частей растений (эпифиты филлосферы)**

Микробиом поверхности листьев и других наземных частей растений разнообразен и включает множество родов бактерий, мицелиарных грибов, дрожжей, реже водорослей, простейших. Эпифиты сталкиваются с экстремальной и нестабильной средой, которая оказывает непосредственное влияние на их разнообразие и обилие. Основными абиотическими факторами, оказывающими воздействие на эпифитные сообщества, являются ультрафиолетовое излучение и относительная влажность воздуха, возраст и положение листьев, к основным же биотическим факторам относится наличие патогенов и вредителей [60]. В качестве питательных субстратов микроорганизмы филлосферы используют

простые сахара, например, глюкозу, фруктозу, сахарозу, выщелачиваемые из внутренних частей растений. Именно поэтому сообщества этих микроорганизмов сосредоточены в местах локализации питательных субстратов – трихом, устьиц и пр. [61].

Бактерии являются самыми многочисленными представителями эпифитной микробиоты. Интересно, что популяции бактерий различаются среди растений одного и того же вида и в течение вегетационного периода, что обусловлено значительными колебаниями физических условий и ограничениями доступа к питательным элементам в течение жизни растения [6].

Для приспособления к факторам среды бактерии филлосферы выработали ряд механизмов. Так, для защиты от ультрафиолетового излучения многие представители этой группы пигментированы [62]. Другим способом защиты от ультрафиолета является механизм репарации ДНК, выявленный, например, у одного из наиболее изученных представителей эпифитной микрофлоры *P. syringae*. Показано, что толерантность данного вида к ультрафиолетовому излучению была связана с индуцируемыми таким излучением плазмидными генами *rutAB*, обеспечивающими репарацию [61]. Для закрепления и перемещения на поверхности листьев и стеблей растений-хозяев, а также для повышения доступности элементов питания и борьбы с конкурентами эпифитные микроорганизмы вырабатывают биосурфактанты. Покрытие листьев этими веществами выгодно и для самих растений, поскольку оно увеличивает смачиваемость листьев (табл. 2) [16, 61, 63].

Эпифитный грибной микробиом находится под воздействием тех же абиотических факторов, что и бактериальный, и вынужден приспосабливаться к ним [64]. Существенным отличием грибного эпифитного микробиома от бактериального является то, что первый менее зависим от выделений растений (сахаров). Именно поэтому эпифитное грибное сообщество менее специфично, в большей степени обусловлено микробиомом прилежащих слоев атмосферы и, таким образом, сильнее различается между растениями одного вида [38]. На сегодня практический интерес для исследователей представляет использование эпифитных грибов в качестве агентов биоконтроля [39].

## 6. Эндосферные микроорганизмы (эндосфера корня и листа)

Эндофитные микроорганизмы обитают внутри растений, в отличие от других связанных с растением микроорганизмов, их экологические ниши являются более стабильными с точки зрения влажности, освещенности, обеспечения питательными элементами и других факторов. Принципы формирования и функционирования эндофитного микробиома и взаимодействия эндофитов с растением-хозяином одинаковы для подземных и надземных частей растений, поэтому в данном разделе будут совместно рассмотрены эндосферные микроорганизмы корня и листа [23]. Интересно, что в широком понимании к эндофитам относятся все микроорганизмы, обитающие внутри растения, – как полезные для него, так и нейтральные и даже патогенные. В узком же понимании эндофитами являются полезные для растений микроорганизмы, при этом факультативными называют такие, которые полезны в течение части жизненного цикла растения, могут обитать как внутри растения, так и вне его и не являются видо-

специфичными, а облигатными называют такие эндофиты, которые полезны для растения в течение всего (или большей части) жизненного цикла. Как правило, облигатные эндофиты передаются от растения к растению вертикально (через семена) и являются видоспецифичными [66]. Получая от растений благоприятную среду для обитания, эндофиты могут приносить ему следующую пользу: они производят фитогормоны, облегчают получение элементов питания, помогают противостоять экстремальным условиям окружающей среды, участвуют в борьбе с патогенами, отпугивают травоядных животных (табл. 2) [67].

Эндосферная микробиота может быть сформирована как из микроорганизмов ризосферы и филлосферы (так называемый горизонтальный перенос), так и из микроорганизмов, передаваемых от родительского растения к дочернему (вертикальный перенос) [68].

Горизонтальный перенос происходит благодаря проникновению микроорганизмов из внешней среды растения во внутреннюю. Интересно, что часть этого процесса схожа для (полезных) эндофитов и фитопатогенов. Предварительный этап горизонтального переноса состоит в приближении микроорганизмов к клеткам растений в результате хемотаксиса, формирования пилей и закрепления на поверхности растительных клеток (прежде всего клеток корня). Собственно перенос может быть пассивным и активным. Пассивное проникновение осуществляется через трещины, раны, места прикрепления корневых волосков. Активное проникновение осуществляется путем направленного повреждения клеточной стенки растения-хозяина, передвижения внутрь клетки и закрепления в ней. Для осуществления активного проникновения микроорганизмы вырабатывают лизоцим, пектиназы, целлюлазы и другие ферменты с целью создать повреждение растительной клеточной стенки, для передвижения используют жгутики, а для закрепления формируют пили и вырабатывают полисахариды [23]. Вне зависимости от способа – активного или пассивного – проникновение вызывает активацию иммунного ответа растений. Во избежание его запуска или для снижения его интенсивности (полезные) эндофиты выработали ряд приспособлений, которые позволяют им успешно колонизировать растения. В отличие от животных, растения не обладают специфическими подвижными клетками, участвующими в иммунной реакции. Напротив, каждая клетка растений способна к выработке специфических соединений, обеспечивающих подавление чужеродных микроорганизмов или укрепление растительной клеточной стенки, в ответ на наличие молекул, продуцируемых такими чужеродными микроорганизмами [69]. Эти молекулы, называемые МАРPs (microbe-associated molecular patterns, микробно-ассоциированные молекулярные паттерны), присутствуют в большинстве микроорганизмов, но отсутствуют в самих клетках растений [70]. К МАРPs относятся, например, флагеллин бактерий или хитин микромицетов. В частности, показано, что синтетический флагеллин (*flg22*) вызывает индукцию как минимум 1100 генов у *Arabidopsis thaliana* в течение часа после воздействия [71]. Эндофиты, в отличие от большей части микроорганизмов, не вырабатывают МАРPs, заменяя их молекулами со сходными функциями. Такие молекулы не распознаются специфическими рецепторами растений, не запускают каскад иммунных реакций, что позволяет эндофитам успешно колонизировать растительные клетки. Описаны случаи, когда эндофиты вырабатывали МАРPs, но значительно снижали их количество для успешной колонизации или частично изменяли их структуру с по-

мощью дополнительных ферментов, что также предотвращало распознавание эндофитов рецепторами [72]. Другим механизмом защиты эндофитов от иммунного ответа растений является детоксикация активных форм кислорода с помощью ферментов супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы, алкил гидропероксидредуктазы и ряда других [11, 73–75]. Дело в том, что при соединении MAMPs с соответствующими рецепторами могут высвободиться активные формы кислорода, которые, собственно, и запускают каскад реакций, обеспечивающих иммунный ответ. Изъятие активных форм кислорода из среды с помощью указанных ферментов тормозит иммунный ответ [76]. Третьим механизмом защиты эндофитов является сниженное относительно фитопатогенов количество литических ферментов, вырабатываемых ими для повреждения растительной стенки с целью внедрения в клетку, что также предотвращает или снижает активацию иммунной системы [77]. Еще одним интересным приспособлением является изменение способов поставки эффекторных белков в клетку хозяина. Фитопатогенные микроорганизмы секретируют целый ряд таких белков для разных целей, прежде всего для подавления иммунной системы хозяина. Секретция производится в основном с использованием двух из девяти возможных секреторных систем – T3SS и T4SS. И именно наличие этих двух систем индуцирует эффекторно-связанный иммунитет растений. Показано, что у эндофитов отсутствуют гены, кодирующие две указанные секреторные системы, либо их количество значительно снижено. Например, прочтение генома мутуалистического азотфиксирующего эндофита злаков *Azoarcus sp.* штамм BH72 показало отсутствие систем секреции белков как T3SS, так и T4SS, а также других важных компонентов клеточной поверхности, которые обычно присущи патогенам [78].

Вертикальный перенос эндофитных микроорганизмов осуществляется от родительского растения через семена или пыльцу [79]. Зачастую акторами вертикального переноса являются насекомые-опылители [80]. Предполагается, что родительское растение передает дочернему те эндофиты, которые выполняют какую-либо незаменимую функцию в условиях произрастания данного растения, например, вертикально передаются бактерии – фосфатмобилизаторы, азотфиксаторы, а также продуценты фитогормонов [81, 82]. Современные методы анализа показали наличие значительного числа разнообразных таксонов бактерий в различных частях семян, включая кожуру, эндосперм, зародышевые ткани, и в пыльце. Бактерии были обнаружены в поверхностно стерилизованных семенах различных растений, как в культурных (рис, кукуруза, табак, кофе, фасоль обыкновенная, ячмень, тыква), так и в диких видах (эвкалипт, ель, райграсс) [79]. Хорошо изученными примерами последовательной передачи от поколения поколению являются примеры передачи эндофитных грибов трав *Epichloë* и *Neotyphodium* [83].

В ряде работ утверждается, что вертикальная передача эндофитных бактерий через семена может быть основным источником бактериального разнообразия растения, дополняемого при дальнейшем росте и развитии из почвы или воздуха [84]. Интересно, что при попытке отслеживания вертикального переноса эндофитного микробиома через несколько поколений не было выявлено его постоянства. Вероятно, это не противоречит первому утверждению о передаче жизненно важных видов от родителя к потомству, но означает, что перечень таких жизненно важных эндофитных видов зависит от условий произрас-

тания каждого последующего родительского растения и корректируется в зависимости от них [85, 86]. Более того, в проростках, полученных от семян одного и того же родительского растения, может развиваться разный эндофитный микробиом в зависимости от условий их произрастания [87].

Эндофиты могут бессимптомно обитать внутри хозяина, получая от него благоприятную для жизни среду, однако в большинстве описанных случаев они приносят хозяину несомненную пользу [23]. Рассмотрим ряд примеров такой пользы (табл. 2).

Эндофитные бактерии способны вырабатывать ряд фитогормонов, например ауксины (прежде всего индолилуксусную кислоту), абсцизины, цитокинины, гибберелины, этилен и др. В метагеномах эндофитных сообществ часто обнаруживают повышенное содержание генов, кодирующих указанные вещества [23, 79]. Так, например, в эндомикробиоме корня томата обнаружены гены, кодирующие все четыре метаболических пути синтеза индолилуксусной кислоты [75]. Интересно, что продукция фитогормонов может влиять на растение как напрямую (ускоряя его рост или созревание), так и косвенно (ускоряя или замедляя рост и созревание отдельных его органов в зависимости от условий окружающей среды) [88]. Такая избирательная стимуляция роста является одной из стратегий выживания растений в условиях стресса – засоления, засухи и т. д. [23]. Показано, например, что бактерии из эндосферы однолетника статицы (*Limonium sinense*) обладали высокой активностью фермента АЦК-деаминазы, разрушающего АЦК (1-аминоциклопропан-1-карбоксилат) – прекурсор этилена. Снижение количества АЦК в корнях растения способствовало снижению количества стрессового этилена, что улучшало устойчивость растения в условиях засоления [89].

Абиотические стрессы, такие как засуха, экстремальные температуры, засоление, воздействие токсичных веществ, представляют угрозу в целом для растений и в частности для агроэкосистем. Эндофитные микроорганизмы выработали различные механизмы, способствующие повышению устойчивости растений к абиотическим стрессам. К таким механизмам относится индукция экспрессии генов, кодирующих синтез веществ, укрепляющих растительные клеточные стенки, позволяющих растениям противостоять холоду, обладающих антиоксидантной активностью и др. Экспрессия таких генов вызывает физиологические изменения в растениях [72]. Так, например, инокуляция растений томатов эндофитными бактериями *Pseudomonas vancouverensis* OB155 и *P. frederiksbergensis* OS261 в условиях холодного стресса привела к снижению повреждения клеточных мембран, повышению антиоксидантной активности и индуцировала экспрессию генов устойчивости растений к холоду (*LeCBF1* и *LeCBF3*) [90]. А инокуляция растений картофеля, киноа и арабидопсиса эндофитным штаммом *Burkholderia phytofirmans* PsJN привела к укреплению растительных стенок, экспрессии генов, отвечающих за гомеостаз и детоксикацию активных форм кислорода в условиях засухи, засоления или пониженных температур [91–93].

Эндофитные бактерии способны снижать токсичность органических и неорганических соединений, используя механизмы внеклеточного осаждения, внутриклеточного накопления, секвестрации, разложения или биотрансформации в менее токсичные формы [72, 94]. Продемонстрировано, что инокуляция растений томатов эндофитными бактериями *Methylobacterium oryzae* и

*Burkholderia sp.* приводила к повышению толерантности растений к никелю и кадмию при их накоплении в корнях и дальнейшей транслокации из корней в побеги [95]. В ряде работ продемонстрирована способность эндофитных бактерий разлагать гербициды [84, 96].

Эндофиты играют значительную роль в обеспечении растений элементами питания – азотом, фосфором, а также микроэлементами, прежде всего железом [97]. Анализ эндофитной среды растений с использованием метагеномных методов показывает наличие бактериальных генов, участвующих в процессах нитрификации (*amoA*), денитрификации (*nirS-K*, *nosZ*) и фиксации азота (*nifH*) [98, 99]. Показано, что для многих хвойных деревьев азотфиксирующие эндофиты являются стабильным источником азота [99]. Продемонстрирована способность азотфиксирующего штамма *Paenibacillus polymyxa* P2b-2R к стимулированию роста кукурузы [100]. Но вклад, вносимый эндофитами в общую степень обеспечения растений азотом, еще предстоит выяснить [23].

Эндофиты играют роль и в обеспечении растений фосфором и железом. Оба этих элемента содержатся в почве, но в недоступных для растений формах – фосфор в виде комплексов с кальцием, алюминием и железом, железо – в виде трехвалентных гидроксидов и оксидов [4, 101, 102]. В случае с фосфором бактерии выделяют в окружающую среду кислоты (глюконовую, яблочную, лимонную и салициловую) и продуцируют фитазы, в случае с железом – выделяют соединения, образующие с железом хелаты (так называемые сидерофоры) [4, 23]. Мобилизация фосфатов и продукция сидерофоров достаточно хорошо описаны для ризосферных микроорганизмов, а также микоризных грибов, обитающих на стыках внешней и внутренней среды растения [23, 103]. Однако в последнее время в научной литературе появились сообщения о таких функциях и у микроорганизмов эндосферы. Так, например, показано, что в эндосферном сообществе *Miscanthus giganteus* присутствовали гены *pqqA*, *pqqB*, *pqqC*, *pqqD*, *pqqE*, кодирующие фермент глюкозодегидрогеназу и задействованные в синтезе глюконовой кислоты, являющейся основным агентом мобилизации соединений фосфора [102]. Частично необходимость перевода фосфора в доступную форму именно эндосферными микроорганизмами обусловлена тем, что фосфаты легко образуют комплексы, уже находясь внутри растений. Однако, по всей вероятности, кислоты и хелаты, продуцируемые эндофитами, могут транспортироваться растением в почву вместе с другими экссудатами и использоваться во внешней среде [102]. Механизм такого транспорта недостаточно описан в научной литературе.

Велика роль эндофитов и в борьбе с фитопатогенными микроорганизмами. Эндофиты способны воздействовать на патогены напрямую, выделяя токсичные для них вещества или нарушая их чувство кворума (quorum sensing, QS), а также косвенно, стимулируя иммунную систему растений [104].

В качестве веществ, прямо подавляющих развитие патогенов, можно отметить вещества с антибактериальной, антигрибной и инсектицидной активностью (например, биосурфактанты итурин и рамнолипид), цианид водорода (HCN). В этом ряду особо стоит отметить разнообразный класс летучих органических соединений, эффективность которых для борьбы с фитопатогенами была неоднократно показана в научной литературе [105, 106]. Так, например, показано, что эндофитная бактерия *Enterobacter aerogenes* способна вырабатывать 2,3-бутандиол, обладающий фунгицидной активностью по отношению к

патогенам кукурузы [107]. В работе De la Cruz-López et al. [108] эндофитные штаммы *B. subtilis*, выделенные из различных частей растения какао, ингибировали рост мицелия *M. royeri* до 100% за счет продуцирования различных соединений, включая пирозин, кетон, терпен, производные бензола и пр. QS является важным для выживания микроорганизмов, в частности фитопатогенов, поскольку позволяет начать экспрессию генов, обеспечивающую формирование биопленок, ускорение или замедление размножения, адаптацию к условиям среды [109]. QS осуществляется через сигнальные молекулы, а эндофиты обладают способностью разрушать такие молекулы с помощью специфических ферментов. Так, например, показано, что у эндофитных бактерий родов *Bacillus* и *Pseudomonas* широко распространен ген *carAB*, кодирующий увеличение скорости деградации сигнальных соединений DSF (diffusive signal factor) патогенных бактерий родов *Xanthomonas* и *Xylella* [110].

Эндофиты способны вырабатывать вещества, сходные с таковыми для фитопатогенов, которые запускают каскад иммунных реакций в растении – прежде всего речь идет о сигнальных путях жасмоновой, салициловой кислот и этилена или их комбинации [111]. Производя первое «столкновение» растений с веществами, запускающими иммунный ответ, эндофитные микроорганизмы осуществляют прайминг [23]. В дальнейшем при внедрении патогенов запуск иммунного ответа в праймированном растении происходит при значительно меньших дозах жасмоновой, салициловой кислот и этилена, чем это было бы в наивном растении. Именно поэтому иммунный ответ наступает быстрее, а интенсивность его выше [111]. Продемонстрировано, что инокуляция растений резуховидки (*Arabidopsis*) и томатов (*Solanum lycopersicum*) бактериями родов *Enterobacter radicincitans* DSM 16656 и *R. radiobacter* F4 значительно усиливало их иммунные ответы к *Xanthomonas translucens* и *P. syringae* патогенам [23, 112].

Интересна роль эндофитов и в отпугивании травоядных животных – насекомых, зверей, птиц. Эндофиты способны продуцировать вещества, портящие вкус или запах стеблей и плодов, и таким образом снижать их привлекательность [67]. В качестве примера можно привести алкалоиды, вырабатываемые эндофитными микромицетами *Neotyphodium sp.* и *Epichloë sp.* в травах овсяницы, защищающие растение от тли [113].

В процессе длительной совместной эволюции гены, кодирующие выработку отпугивающих травоядных животных соединений, в ряде случаев передавались от эндофитов к растениям-хозяевам. Так, вещество альтернариол, являющееся типичным метаболитом грибов *Alternaria*, было обнаружено в экстрактах цветной капусты [114]. Также вторичные метаболиты эндофитных грибов альтунезин, макроспорин, метилалатернин были обнаружены в растениях-хозяевах *Polygonum senegalense* и *Urospermum picroides* [67].

В целом разнообразные и значительные роли эндофитов для роста и развития растений вызывают высокий интерес к ним как к агентам биоконтроля [67, 115].

### Заключение

Развитие методов молекулярной биологии и аналитической химии позволило получить пул новых данных о составе и функционировании микробных сообществ, в частности сообществ, ассоциированных с растениями – на или

внутри их наземных и подземных частей. В данном обзоре проведена попытка отразить современные представления о составе и структуре растительных фитобиомов, раскрыть роль микробных сообществ в функционировании растений, а также описать механизмы растительно-микробных взаимодействий.

**Благодарности.** Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности, проект № FZSM-2022-0003.

#### Литература

1. *Compant S., Samad A., Faist H., Sessitsch A.* A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application // *J. Adv. Res.* 2019. V. 19. P. 29–37. doi: 10.1016/j.jare.2019.03.004.
2. *Leach J.E., Triplett L.R., Argueso C.T., Trivedi P.* Communication in the phytobiome // *Cell.* 2017. V. 169, No 4. P. 587–596. doi: 10.1016/j.cell.2017.04.025.
3. *Zhang H., Li X., Yang Q., Sun L., Yang X., Zhou M., Deng R., Bi L.* Plant growth, antibiotic uptake, and prevalence of antibiotic resistance in an endophytic system of pakchoi under antibiotic exposure // *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2017. V. 14, No 11. art. 1336. doi: 10.3390/ijerph14111336.
4. *de Souza R., Ambrosini A., Passaglia L.M.P.* Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils // *Genet. Mol. Biol.* 2015. V. 38, No 4. P. 401–419. doi: 10.1590/S1415-475738420150053.
5. *Gray E.J., Smith D.L.* Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes // *Soil Biol. Biochem.* 2005. V. 37, No 3. P. 395–412. doi: 10.1016/j.soilbio.2004.08.030.
6. *Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., van Themaat E.V.L., Schulze-Lefert P.* Structure and functions of the bacterial microbiota of plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2013. V. 64. P. 807–838. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106.
7. *Hassani M.A., Durán P., Hacquard S.* Microbial interactions within the plant holobiont // *Microbiome.* 2018. V. 6, No 1. art. 58. doi: 10.1186/s40168-018-0445-0.
8. *Trivedi P., Leach J.E., Tringe S.G., Sa T., Singh B.K.* Plant–microbiome interactions: From community assembly to plant health // *Nat. Rev. Microbiol.* 2020. V. 18, No 11. P. 607–621. doi: 10.1038/s41579-020-0412-1.
9. *Begum N., Qin C., Ahanger M.A., Raza S., Khan M.I., Ashraf M., Ahmed M., Zhang L.* Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: Implications in abiotic stress tolerance // *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. art. 1068. doi: 10.3389/fpls.2019.01068.
10. *Semenov M., Nikitin D.A., Stepanov A.L., Semenov V.M.* The structure of bacterial and fungal communities in the rhizosphere and root-free loci of gray forest soil // *Eurasian Soil Sci.* 2019. V. 3. P. 355–369. doi: 10.1134/S1064229319010137.
11. *Afzal I., Shinwari Z.K., Sikandar S., Shahzad S.* Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants // *Microbiol. Res.* 2019. V. 221. P. 36–49. doi: 10.1016/j.micres.2019.02.001.
12. *Dong C., Wang L., Li Q., Shang Q.* Epiphytic and endophytic fungal communities of tomato plants // *Hortic. Plant J.* 2021. V. 7, No 1. P. 38–48. doi: 10.1016/j.hpj.2020.09.002.
13. *Lopez-Echarte E., Strojcek M., Mukherjee S., Uhlik O., Yrjälä K.* Bacterial succession in oil-contaminated soil under phytoremediation with poplars // *Chemosphere.* 2020. V. 243. art. 125242. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.125242.

14. Hamonts K., Trivedi P., Garg A., Janitz C., Grinyer J., Holford P., Botha F.C., Anderson I.C., Singh B.K. Field study reveals core plant microbiota and relative importance of their drivers // *Environ. Microbiol.* 2018. V. 20, No 1. P. 124–140. doi: 10.1111/1462-2920.14031.
15. Rastogi G., Sbodio A., Tech J.J., Suslow T.V., Coaker G.L., Leveau J.H.J. Leaf microbiota in an agroecosystem: Spatiotemporal variation in bacterial community composition on field-grown lettuce // *ISME J.* 2012. V. 6, No 10. P. 1812–1822. doi: 10.1038/ismej.2012.32.
16. Ruppel S., Krumbein A., Schreiner M. Composition of the phyllospheric microbial populations on vegetable plants with different glucosinolate and carotenoid compositions // *Microb. Ecol.* 2008. V. 56, No 2. P. 364–372. doi: 10.1007/s00248-007-9354-7.
17. Steven B., Huntley R.B., Zeng Q. The influence of flower anatomy and apple cultivar on the apple flower phytobiome // *Phytobiomes Journal.* 2018. V. 2, No 3. P. 171–179. doi: 10.1094/PBIOMES-03-18-0015-R.
18. Inácio J., Pereira P., Carvalho M., Fonseca Á., Amaral-Collaço M.T., Spencer-Martins I. Estimation and diversity of phylloplane mycobiota on selected plants in a Mediterranean-type ecosystem in Portugal // *Microb. Ecol.* 2002. V. 44, No 4. P. 344–353. doi: 10.1007/s00248-002-2022-z.
19. Preto G., Martins F., Pereira J.A., Baptista P. Fungal community in olive fruits of cultivars with different susceptibilities to anthracnose and selection of isolates to be used as biocontrol agents // *Biol. Control.* 2017. V. 110. P. 1–9. doi: 10.1016/j.biocontrol.2017.03.011.
20. Rivas-Franco F., Hampton J.G., Narciso J., Rostás M., Wessman P., Saville D.J., Jackson T.A., Glare T.A. Effects of a maize root pest and fungal pathogen on entomopathogenic fungal rhizosphere colonization, endophytism and induction of plant hormones // *Biol. Control.* 2020. V. 150. art. 104347. doi: 10.1016/j.biocontrol.2020.104347.
21. Ma B., Lv X., Warren A., Gong J. Shifts in diversity and community structure of endophytic bacteria and archaea across root, stem and leaf tissues in the common reed, *Phragmites australis*, along a salinity gradient in a marine tidal wetland of northern China // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2013. V. 104, No 5. P. 759–768. doi: 10.1007/s10482-013-9984-3.
22. Zuo Y., Hu Q., Zhang K., He X. Host and tissue affiliations of culturable endophytic fungi associated with xerophytic plants in the desert region of Northwest China // *Agronomy.* 2022. V. 12, No 3. art. 727. doi: 10.3390/agronomy12030727.
23. Liu H., Carvalhais L.C., Crawford M., Singh E., Dennis P.G., Pieterse C.M.J., Schenk P.M. Inner plant values: Diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. art. 2552. doi: 10.3389/fmicb.2017.02552.
24. Chebotar V.K., Malfanova N.V., Shcherbakov A.V., Ahtemova G.A., Borisov A.Y., Lugtenberg B., Tikhonovich I.A. Endophytic bacteria in microbial drugs that improve plant development (Review) // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2015. V. 51, No 3. P. 271–277. doi: 10.1134/S0003683815030059.
25. Durán M., San Emeterio L., Canals R.M. Comparison of culturing and metabarcoding methods to describe the fungal endophytic assemblage of *Brachypodium rupestre* growing in a range of anthropized disturbance regimes // *Biology.* 2021. V. 10, No 12. art. 1246. doi: 10.3390/biology10121246.
26. Duan M., Li H., Gu J., Tuo X., Sun W., Qian X., Wang X. Effects of biochar on reducing the abundance of oxytetracycline, antibiotic resistance genes, and human pathogenic bacteria in soil and lettuce // *Environ. Pollut.* 2017. V. 224. P. 787–795. doi: 10.1016/j.envpol.2017.01.021.

27. *Taye Z.M., Helgason B.L., Bell J.K., Norris C.E., Vail S., Robinson S.J., Parkin I.A.P., Arcand M., Mamet S., Links M.G., Dowhy T., Siciliano S., Lamb E.G.* Core and differentially abundant bacterial taxa in the rhizosphere of field grown *Brassica napus* genotypes: Implications for canola breeding // *Front. Microbiol.* 2020. V. 10. art. 3007. doi: 10.3389/fmicb.2019.03007.
28. *Toju H., Peay K.G., Yamamichi M., Narisawa K., Hiruma K., Naito K., Fukuda S., Ushio M., Nakaoka S., Onoda Y., Yoshida K., Schlaeppi K., Bai Y., Sugiura R., Ichihashi Y., Minamisawa K., Kiers E.T.* Core microbiomes for sustainable agroecosystems // *Nat. Plants.* 2018. V. 4, No 5. P. 247–257. doi: 10.1038/s41477-018-0139-4.
29. *Jousset A., Bienhold C., Chatzinotas A., Gallien L., Gobet A., Kurm V., Küssel K., Rillig M.C., Rivett D.W., Salles J.F., van der Heijden M.G.A., Youssef N.H., Zhang X., Wei Z., Hol W.H.G.* Where less may be more: How the rare biosphere pulls ecosystems strings // *ISME J.* 2017. V. 11, No 4. P. 853–862. doi: 10.1038/ismej.2016.174.
30. *Hanski I.* Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis // *Oikos.* 1982. V. 38, No 2. P. 210–221. doi: 10.2307/3544021.
31. *Chambers L.G., Guevara R., Boyer J.N., Troxler T.G., Davis S.E.* Effects of salinity and inundation on microbial community structure and function in a mangrove peat soil // *Wetlands.* 2016. V. 36, No 2. P. 361–371. doi: 10.1007/s13157-016-0745-8.
32. *Lemanceau P., Blouin M., Muller D., Moënne-Loccoz Y.* Let the core microbiota be functional // *Trends Plant Sci.* 2017. V. 22, No 7. P. 583–595. doi: 10.1016/j.tplants.2017.04.008.
33. *Hol W.H.G., de Boer W., de Hollander M., Kuramae E.E., Meisner A., van der Putten W.H.* Context dependency and saturating effects of loss of rare soil microbes on plant productivity // *Front. Plant Sci.* 2015. V. 6. art. 485. doi: 10.3389/fpls.2015.00485.
34. *Zhang Y.-J., Hu H.-W., Chen Q.-L., Singh B.K., Yan H., Chen D., He J.-Z.* Transfer of antibiotic resistance from manure-amended soils to vegetable microbiomes // *Environ. Int.* 2019. V. 130. art. 104912. doi: 10.1016/j.envint.2019.104912.
35. *Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M.* The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms // *FEMS Microbiol. Rev.* 2013. V. 37, No 5. P. 634–663. doi: 10.1111/1574-6976.12028.
36. *Gans J., Wolinsky M., Dunbar J.* Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil // *Science.* 2005. V. 309, No 5739. P. 1387–1390. doi: 10.1126/science.1112665.
37. *Zarraonaindia I., Owens S.M., Weisenhorn P., West K., Hampton-Marcell J., Lax S., Bokulich N.A., Mills D.A., Martin G., Taghavi S., van der Lelie D., Gilbert J.A.* The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota // *mBio.* 2015. V. 6, No 2. art. e02527-14. doi: 10.1128/mBio.02527-14.
38. *Coleman-Derr D., Desgarnes D., Fonseca-Garcia C., Gross S., Clingenpeel S., Woyke T., North G., Visel A., Partida-Martinez L.P., Tringe S.G.* Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species // *New Phytol.* 2016. V. 209, No 2. P. 798–811. doi: 10.1111/nph.13697.
39. *de Souza R.S.C., Okura V.K., Armanhi J.S.L., Jorrín B., Lozano N., da Silva M.J., González-Guerrero M., de Araújo L.M., Verza N.C., Bagheri H.C., Imperial J., Arruda P.* Unlocking the bacterial and fungal communities assemblages of sugarcane microbiome // *Sci. Rep.* 2016. V. 6, No 1. art. 28774. doi: 10.1038/srep28774.
40. *Rozpądek P., Domka A.M., Nosek M., Ważny R., Jędrzejczyk R.J., Wiciarz M., Turnau K.* The role of strigolactone in the cross-talk between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Mucor* sp. // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. art. 441. doi: 10.3389/fmicb.2018.00441.

41. Arora N.K., Mishra J. Prospecting the roles of metabolites and additives in future bioformulations for sustainable agriculture // *Appl. Soil Ecol.* 2016. V. 107. P. 405–407. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.05.020.
42. Oldroyd G.E.D. Speak, friend, and enter: Signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants // *Nat. Rev. Microbiol.* 2013. V. 11, No 4. P. 252–263. doi: 10.1038/nrmicro2990.
43. Adebajo S.O., Akintokun P.O., Ojo A.E., Akintokun A.K., Badmos O.A. Recovery of biosurfactant using different extraction solvent by rhizospheric bacteria isolated from rice-husk and poultry waste biochar amended soil // *Egypt. J. Basic Appl. Sci.* 2020. V. 7, No 1. P. 252–266. doi: 10.1080/2314808X.2020.1797377.
44. Goswami M., Deka S. Biosurfactant production by a rhizosphere bacteria *Bacillus altitudinis* MS16 and its promising emulsification and antifungal activity // *Colloids Surf., B.* 2019. V. 178. P. 285–296. doi: 10.1016/j.colsurfb.2019.03.003.
45. Pessione E., Garcia-Contreras R. Non-conventional antimicrobial agents // Rezaei N. (Ed.) *Encyclopedia of Infection and Immunity.* V. 4. Elsevier, 2022. P. 586–607. doi: 10.1016/B978-0-12-818731-9.00136-1.
46. Wang F., Fu Y.-H., Sheng H.-J., Topp E., Jiang X., Zhu Y.-G., Tiedje J.M. Antibiotic resistance in the soil ecosystem: A One Health perspective // *Curr. Opin. Environ. Sci. Health.* 2021. V. 20. art. 100230. doi: 10.1016/j.coesh.2021.100230.
47. Malfanova N., Franzil L., Lugtenberg B., Chebotar V., Ongena M. Cyclic lipopeptide profile of the plant-beneficial endophytic bacterium *Bacillus subtilis* HC8 // *Arch. Microbiol.* 2012. V. 194, No 11. P. 893–899. doi: 10.1007/s00203-012-0823-0.
48. Awasthi N., Kumar A., Makkar R., Cameotra S.S. Biodegradation of soil-applied endosulfan in the presence of a biosurfactant // *J. Environ. Sci. Health, Part B.* 1999. V. 34, No 5. P. 793–803. doi: 10.1080/03601239909373226.
49. Добровольская Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. 282 с.
50. Феоктистова Н.В., Марданова А.М., Хадиева Г.Ф., Шарипова М.Р. Ризосферные бактерии // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* 2016. Т. 158, кн. 2. С. 207–224.
51. Matilla M.A., Espinosa-Urgel M., Rodríguez-Herva J.J., Ramos J.L., Ramos-González M.I. Genomic analysis reveals the major driving forces of bacterial life in the rhizosphere // *Genome Biol.* 2007. V. 8, No 9. art. R179. doi: 10.1186/gb-2007-8-9-r179.
52. Gamalero E., Lingua G., Berta G., Lemanceau P. Methods for studying root colonization by introduced beneficial bacteria // Lichtfouse E., Navarrete M., Debaeke P., Véronique S., Alberola C. (Eds.) *Sustainable Agriculture.* Dordrecht: Springer, 2009. P. 601–615. doi: 10.1007/978-90-481-2666-8\_37.
53. Compant S., Clément C., Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42, No 5. P. 669–678. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.11.024.
54. Jiménez-Bremont J.F., Marina M., Guerrero-González M. de la L., Rossi F.R., Sánchez-Rangel D., Rodríguez-Kessler M., Ruiz O.A., Gárriz A. Physiological and molecular implications of plant polyamine metabolism during biotic interactions // *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. art. 95. doi: 10.3389/fpls.2014.00095.
55. Лабумова Н.М. Взаимоотношения эндомикоризных грибов с микроорганизмами ризосферы // *Микология и фитопатология.* 2009. Т. 43, вып. 1. С. 3–19.
56. Pattnaik S.S., Busi S. Rhizospheric fungi: Diversity and potential biotechnological applications // Yadav A., Mishra S., Singh S., Gupta A. (Eds) *Recent Advancement in*

- White Biotechnology Through Fungi. Vol. 1: Diversity and enzymes perspectives. Ser.: Fungal Biology. Cham: Springer, 2019. P. 63–84. doi: 10.1007/978-3-030-10480-1\_2.
57. Kennedy A.C., de Luna L.Z. Rhizosphere // Hillel D. (Ed.) Encyclopedia of Soils in the Environment. V. 4. Acad. Press, 2005. P. 399–406. doi: 10.1016/B0-12-348530-4/00163-6.
58. Poveda J., Eugui D., Abril-Urías P., Velasco P. Endophytic fungi as direct plant growth promoters for sustainable agricultural production // Symbiosis. 2021. V. 85, No 1. P. 1–19. doi: 10.1007/s13199-021-00789-x.
59. Rajkumar H.G., Seema H.S., Sunil Kumar C.P. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with some medicinal plants in Western Ghats of Karnataka region, India // World J. Nucl. Sci. Technol. 2012. V. 2, No 1. P. 13–20.
60. Coutinho T.A., Bophela K.N. Chapter 7 – Tree leaves as a habitat for phyllobacteria // Asiegbu F.O., Kovalchuk A. (Eds.) Forest Microbiology. Vol. 1: Tree microbiome: Phyllosphere, endosphere and rhizosphere. Acad. Press, 2021. P. 133–144. doi: 10.1016/B978-0-12-822542-4.00001-2.
61. Lindow S.E., Brandl M.T. Microbiology of the phyllosphere // Appl. Environ. Microbiol. 2003. V. 69, No 4. P. 1875–1883. doi: 10.1128/AEM.69.4.1875-1883.2003.
62. Sundin G.W., Jacobs J.L. Ultraviolet radiation (UVR) sensitivity analysis and UVR survival strategies of a bacterial community from the phyllosphere of field-grown peanut (*Arachis hypogaea* L.) // Microb. Ecol. 1999. V. 38, No 1. P. 27–38. doi: 10.1007/s002489900152.
63. Bunster L., Fokkema N.J., Schippers B. Effect of surface-active *Pseudomonas* spp. on leaf wettability // Appl. Environ. Microbiol. 1989. V. 55, No 6. P. 1340–1345. doi: 10.1128/aem.55.6.1340-1345.1989.
64. Yao H., Sun X., He C., Maitra P., Li X.-C., Guo L.-D. Phyllosphere epiphytic and endophytic fungal community and network structures differ in a tropical mangrove ecosystem // Microbiome. 2019. V. 7, No 1. art. 57. doi: 10.1186/s40168-019-0671-0.
65. Rodrigo S., García-Latorre C., Santamaria O. Metabolites produced by fungi against fungal phytopathogens: Review, implementation and perspectives // Plants. 2022. V. 11, No 1. art. 81. doi: 10.3390/plants11010081.
66. Rosenblueth M., Martínez-Romero E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts // Mol. Plant Microbe Interact. 2006. V. 19, No 8. P. 827–837. doi: 10.1094/MPMI-19-0827.
67. Alam B., Li J., Gě Q., Khan M.A., Gōng J., Mehmood S., Yuán Y., Gōng W. Endophytic fungi: From symbiosis to secondary metabolite communications or vice versa? // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. art. 791033. doi: 10.3389/fpls.2021.791033.
68. Zhang H., Li X., Yang Q., Sun L., Yang X., Zhou M., Deng R., Bi L. Plant growth, antibiotic uptake, and prevalence of antibiotic resistance in an endophytic system of pakchoi under antibiotic exposure // Int. J. Environ. Res. Public Health. 2017. V. 14, No 11. art. 1336. doi: 10.3390/ijerph14111336.
69. Buschart A., Sachs S., Chen X., Herglotz J., Krause A., Reinhold-Hurek B. Flagella mediate endophytic competence rather than act as MAMPS in rice – *Azoarcus* sp. strain BH72 interactions // Mol. Plant-Microbe Interact. 2012. V. 25, No 2. P. 191–199. doi: 10.1094/MPMI-05-11-0138.
70. Vandenkoornhuyse P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A. The importance of the microbiome of the plant holobiont // New Phytol. 2015. V. 206, No 4. P. 1196–1206. doi: 10.1111/nph.13312.

71. Zipfel C., Robatzek S., Navarro L., Oakeley E.J., Jones J.D.G., Felix G., Boller T. Bacterial disease resistance in *Arabidopsis* through flagellin perception // *Nature*. 2004. V. 428, No 6984. P. 764–767. doi: 10.1038/nature02485.
72. Khare E., Mishra J., Arora N.K. Multifaceted interactions between endophytes and plant: Developments and prospects // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. art. 2732. doi: 10.3389/fmicb.2018.02732.
73. Bhore S.J., Nithya R., Loh C.Y. Screening of endophytic bacteria isolated from leaves of Sambung Nyawa [*Gynura procumbens* (Lour.) Merr.] for cytokinin-like compounds // *Bioinformation*. 2010. V. 5, No 5. P. 191–197. doi: 10.6026/97320630005191.
74. Shahzad R., Waqas M., Khan A.L., Asaf S., Khan M.A., Kang S.-M., Yun B.-W., Lee I.-J. Seed-borne endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 produces gibberellins and regulates endogenous phytohormones of *Oryza sativa* // *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 106. P. 236–243. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.05.006.
75. Tian B.-Y., Cao Y., Zhang K.-Q. Metagenomic insights into communities, functions of endophytes and their associates with infection by root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato roots // *Sci. Rep.* 2015. V. 5, No 1. art. 17087. doi: 10.1038/srep17087.
76. Sessitsch A., Hardoim P., Döring J., Weilharter A., Krause A., Woyke T., Mitter B., Hauberg-Lotte L., Friedrich F., Rahalkar M., Hurek T., Sarkar A., Bodrossy L., van Overbeek L., Brar D., van Elsas J.D., Reinhold-Hurek B. Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis // *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2012. V. 25, No 1. P. 28–36. doi: 10.1094/MPMI-08-11-0204.
77. Ye W., Murata Y. Microbe associated molecular pattern signaling in guard cells // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. art. 583. doi: 10.3389/fpls.2016.00583.
78. Krause A., Ramakumar A., Bartels D., Battistoni F., Bekel T., Boch J., Böhm M., Friedrich F., Hurek T., Krause L., Linke B., McHardy A.C., Sarkar A., Schneiker S., Syed A.A., Thauer R., Vorhölter F.-J., Weidner S., Pühler A., Reinhold-Hurek B., Kaiser O., Goesmann A. Complete genome of the mutualistic, N<sub>2</sub>-fixing grass endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72 // *Nat. Biotechnol.* 2006. V. 24, No 11. P. 1384–1391. doi: 10.1038/nbt1243.
79. Frank A.C., Saldierna Guzmán J.P., Shay J.E. Transmission of bacterial endophytes // *Microorganisms*. 2017. V. 5, No 4. art. 70. doi: 10.3390/microorganisms5040070.
80. Lopez-Fernandez S., Mazzoni V., Pedrazzoli F., Pertot I., Campisano A. A phloem-feeding insect transfers bacterial endophytic communities between grapevine plants // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. art. 834. doi: 10.3389/fmicb.2017.00834.
81. Puente M.E., Li C.Y., Bashan Y. Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings // *Environ. Exp. Bot.* 2009. V. 66, No 3. P. 402–408. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.04.007.
82. Rout M.E., Chrzanowski T.H., Westlie T.K., DeLuca T.H., Callaway R.M., Holben W.E. Bacterial endophytes enhance competition by invasive plants // *Am. J. Bot.* 2013. V. 100, No 9. P. 1726–1737. doi: 10.3732/ajb.1200577.
83. Schardl C.L. *Epichloë festucae* and related mutualistic symbionts of grasses // *Fungal Genet. Biol.* 2001. V. 33, No 2. P. 69–82. doi: 10.1006/fgbi.2001.1275.
84. Cope-Selby N., Cookson A., Squance M., Donnison I., Flavell R., Farrar K. Endophytic bacteria in *Miscanthus* seed: Implications for germination, vertical inheritance of endophytes, plant evolution and breeding // *GCB Bioenergy*. 2017. V. 9, No 1. P. 57–77. doi: 10.1111/gcbb.12364.

85. Barret M., Briand M., Bonneau S., Prèveaux A., Valière S., Bouchez O., Hunault G., Simoneau P., Jacquesa M.-A. Emergence shapes the structure of the seed microbiota // Appl. Environ. Microbiol. 2015. V. 81, No 4. P. 1257–1266. doi: 10.1128/AEM.03722-14.
86. Truyens S., Weyens N., Cuypers A., Vangronsveld J. Bacterial seed endophytes: Genera, vertical transmission and interaction with plants // Environ. Microbiol. Rep. 2015. V. 7, No 1. P. 40–50. doi: 10.1111/1758-2229.12181.
87. Thomas P., Sahu P.K. Vertical transmission of diverse cultivation-recalcitrant endophytic bacteria elucidated using watermelon seed embryos // Front. Microbiol. 2021. V. 12. art. 635810. doi: 10.3389/fmicb.2021.635810.
88. Khan A.L., Waqas M., Kang S.-M., Al-Harrasi A., Hussain J., Al-Rawahi A., Al-Khiziri S., Ullah I., Ali L., Jung H.-Y., Lee I.-J. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth // J. Microbiol. 2014. V. 52, No 8. P. 689–695. doi: 10.1007/s12275-014-4002-7.
89. Qin S., Zhang Y.-J., Yuan B., Xu P.-Y., Xing K., Wang J., Jiang J.-H. Isolation of ACC deaminase-producing habitat-adapted symbiotic bacteria associated with halophyte *Limonium sinense* (Girard) Kuntze and evaluating their plant growth-promoting activity under salt stress // Plant Soil. 2013. V. 374, No 1. P. 753–766. doi: 10.1007/s11104-013-1918-3.
90. Subramanian P., Mageswari A., Kim K., Lee Y., Sa T. Psychrotolerant endophytic *Pseudomonas* sp. strains OB155 and OS261 induced chilling resistance in tomato plants (*Solanum lycopersicum* Mill.) by activation of their antioxidant capacity // Mol. Plant-Microbe Interact. 2015. V. 28, No 10. P. 1073–1081. doi: 10.1094/MPMI-01-15-0021-R.
91. Su F., Jacquard C., Villaume S., Michel J., Rabenoelina F., Clément C., Barka E.A., Dhondt-Cordelier S., Vaillant-Gaveau N. *Burkholderia phytofirmans* PsJN reduces impact of freezing temperatures on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana* // Front. Plant Sci. 2015. V. 6. art. 810. doi: 10.3389/fpls.2015.00810.
92. Yang A., Akhtar S.S., Fu Q., Naveed M., Iqbal S., Roitsch T., Jacobsen S.-E. *Burkholderia phytofirmans* PsJN stimulate growth and yield of quinoa under salinity stress // Plants. 2020. V. 9, No 6. art. 672. doi: 10.3390/plants9060672.
93. Theocharis A., Bordiec S., Fernandez O., Paquis S., Dhondt-Cordelier S., Baillieul F., Clément C., Barka E.A. *Burkholderia phytofirmans* PsJN primes *Vitis vinifera* L. and confers a better tolerance to low nonfreezing temperatures // Mol. Plant-Microbe Interact. 2012. V. 25, No 2. P. 241–249. doi: 10.1094/MPMI-05-11-0124.
94. Ma Y., Rajkumar M., Zhang C., Freitas H. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation // J. Environ. Manage. 2016. V. 174. P. 14–25. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.02.047.
95. Madhaiyan M., Poonguzhali S., Sa T. Metal tolerating methylotrophic bacteria reduces nickel and cadmium toxicity and promotes plant growth of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) // Chemosphere. 2007. V. 69, No 2. P. 220–228. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.04.017.
96. Lafi F.F., AlBladi M.L., Salem N.M., Al-Banna L., Alam I., Bajic V.B., Hirt H., Saad M.M. Draft genome sequence of the plant growth-promoting *Pseudomonas punonensis* strain D1-6 isolated from the desert plant *Erodium hirtum* in Jordan // Genome Announce. 2017. V. 5, No 2. art. e01437-16. doi: 10.1128/genomeA.01437-16.
97. Gourion B., Berrabah F., Ratet P., Stacey G. Rhizobium–legume symbioses: The crucial role of plant immunity // Trends Plant Sci. 2015. V. 20, No 3. P. 186–194. doi: 10.1016/j.tplants.2014.11.008.
98. Straub D., Rothballer M., Hartmann A., Ludewig U. The genome of the endophytic bacterium *H. frisingense* GSF30<sup>T</sup> identifies diverse strategies in the *Herbaspirillum*

- genus to interact with plants // *Front. Microbiol.* 2013. V. 4. art. 168. doi: 10.3389/fmicb.2013.00168.
99. Moyes A.B., Kueppers L.M., Pett-Ridge J., Carper D.L., Vandehey N., O'Neil J., Frank A.C. Evidence for foliar endophytic nitrogen fixation in a widely distributed subalpine conifer // *New Phytol.* 2016. V. 210, No 2. P. 657–668. doi: 10.1111/nph.13850.
100. Puri A., Padda K.P., Chanway C.P. Seedling growth promotion and nitrogen fixation by a bacterial endophyte *Paenibacillus polymyxa* P2b-2R and its GFP derivative in corn in a long-term trial // *Symbiosis.* 2016. V. 69, No 2. P. 123–129. doi: 10.1007/s13199-016-0385-z.
101. Schalk I.J., Hannauer M., Braud A. New roles for bacterial siderophores in metal transport and tolerance // *Environ. Microbiol.* 2011. V. 13, No 11. P. 2844–2854. doi: 10.1111/j.1462-2920.2011.02556.x.
102. Oteino N., Lally R.D., Kiwanuka S., Lloyd A., Ryan D., Germaine K.J., Dowling D.N. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates // *Front. Microbiol.* 2015. V. 6. art. 745. doi: 10.3389/fmicb.2015.00745.
103. Bodenhausen N., Somerville V., Desirò A., Walser J.-C., Borghi L., van der Heijden M.G.A., Schlaeppli K. Petunia- and Arabidopsis-specific root microbiota responses to phosphate supplementation // *Phytobiomes J.* 2019. V. 3, No 2. P. 112–124. doi: 10.1094/PBIOMES-12-18-0057-R.
104. Kusari P., Kusari S., Lamshöft M., Sezgin S., Spiteller M., Kayser O. Quorum quenching is an antivirulence strategy employed by endophytic bacteria // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2014. V. 98, No 16. P. 7173–7183. doi: 10.1007/s00253-014-5807-3.
105. Carrión V.J., Cordovez V., Tyc O., Etalo D.W., de Bruijn I., de Jager V.C.L., Medema M.H., Eberl L., Raaijmakers J.M. Involvement of Burkholderiaceae and sulfurous volatiles in disease-suppressive soils // *ISME J.* 2018. V. 12, No 9. P. 2307–2321. doi: 10.1038/s41396-018-0186-x.
106. Weisskopf L., Schulz S., Garbeva P. Microbial volatile organic compounds in intra-kingdom and inter-kingdom interactions // *Nat. Rev. Microbiol.* 2021. V. 19, No 6. P. 391–404. doi: 10.1038/s41579-020-00508-1.
107. D'Alessandro M., Erb M., Ton J., Brandenburg A., Karlen D., Zopfi J., Turlings T.C.J. Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions // *Plant Cell Environ.* 2014. V. 37, No 4. P. 813–826. doi: 10.1111/pce.12220.
108. De la Cruz-Lopez N., Cruz-López L., Holguín-Meléndez F., Guillén-Navarro G.K., Huerta-Palacios G. Volatile organic compounds produced by cacao endophytic bacteria and their inhibitory activity on *Moniliophthora roreri* // *Curr. Microbiol.* 2022. V. 79, No 2. art. 35. doi: 10.1007/s00284-021-02696-2.
109. Sibanda S., Moleleki L.N., Shyntum D.Y., Coutinho T.A. Quorum sensing in gram-negative plant pathogenic bacteria // Kimatu J.N. (Ed.) *Advances in Plant Pathology.* InTech, 2018. P. 67–89. doi: 0.5772/intechopen.78003.
110. Newman K.L., Chatterjee S., Ho K.A., Lindow S.E. Virulence of plant pathogenic bacteria attenuated by degradation of fatty acid cell-to-cell signaling factors // *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2008. V. 21, No 3. P. 326–334. doi: 10.1094/MPMI-21-3-0326.
111. Martínez-Medina A., Flors V., Heil M., Mauch-Mani B., Pieterse C.M.J., Pozo M.J., Ton J., van Dam N.M., Conrath U. Recognizing plant defense priming // *Trends Plant Sci.* 2016. V. 21, No 10. P. 818–822. doi: 10.1016/j.tplants.2016.07.009.
112. Glaeser S.P., Imani J., Alabid I., Guo H., Kumar N., Kämpfer P., Hardt M., Blom J., Goesmann A., Rothballer M., Hartmann A., Kogel K.-H. Non-pathogenic *Rhizobium*

- radiobacter F4 deploys plant beneficial activity independent of its host *Piriformospora indica* // ISME J. 2015. V. 10, No 4. P. 871–884. doi: 10.1038/ismej.2015.163.
113. Roberts E., Lindow S. Loline alkaloid production by fungal endophytes of *Fescue* species select for particular epiphytic bacterial microflora // ISME J. 2013. V. 8, No 2. P. 359–368. doi: 10.1038/ismej.2013.170.
114. Aly A.H., Debbab A., Kjer J., Proksch P. Fungal endophytes from higher plants: A prolific source of phytochemicals and other bioactive natural products // Fungal Diversity. 2010. V. 41, No 1. P. 1–16. doi: 10.1007/s13225-010-0034-4.
115. Abdel-Azeem A.M., Abdel-Azeem M.A., Khalil W.F. Chapter 21 – Endophytic fungi as a new source of antirheumatoid metabolites // Watson R.R., Preedy V. R. (Eds.) Bioactive Food as Dietary Interventions for Arthritis and Related Inflammatory Diseases. Acad. Press, 2019. P. 355–384. doi: 10.1016/B978-0-12-813820-5.00021-0.

Поступила в редакцию 12.07.2022

Принята к публикации 28.09.2022

---

**Галиева Гульназ Шайхицуровна** – научный сотрудник НИЛ OpenLab «Биоконтроль»

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия  
E-mail: [goolnaz@rambler.ru](mailto:goolnaz@rambler.ru)

**Галицкая Полина Юрьевна** – доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник НИЛ OpenLab «Биоконтроль»

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия  
E-mail: [gpolina33@yandex.ru](mailto:gpolina33@yandex.ru)

**Селивановская Светлана Юрьевна** – доктор биологических наук, профессор, директор Института экологии и природопользования, профессор кафедры прикладной экологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия  
E-mail: [svetlana.selivanovskaya@kpfu.ru](mailto:svetlana.selivanovskaya@kpfu.ru)

---

ISSN 2542-064X (Print)

ISSN 2500-218X (Online)

**UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI**  
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

**2023, vol. 165, no. 2, pp. 231–262**

---

REVIEW ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2023.2.231-262

### **Plant Microbiome: Origin, Composition, and Functions**

*G.Sh. Galieva*\*, *P.Yu. Galitskaya*\*\*, *S.Yu. Selivanovskaya*\*\*\*

*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

E-mail: \*[goolnaz@rambler.ru](mailto:goolnaz@rambler.ru), \*\*[gpolina33@yandex.ru](mailto:gpolina33@yandex.ru), \*\*\*[svetlana.selivanovskaya@kpfu.ru](mailto:svetlana.selivanovskaya@kpfu.ru)

Received July 12, 2022; Accepted September 28, 2022

### **Abstract**

Microorganisms play an important role in the growth and development of a plant throughout its entire life cycle. Recent advances in the methods of molecular biological analysis have expanded our understand-

ing of the composition and functions of plant microbiota (epiphytic, rhizosphere, and endosphere) and the molecular mechanisms associated with specific processes that govern plant-microorganism interactions. This article reviews the types of plant microbial communities, their sources of origin, and species composition, as well as the critical role they play in modulating the plant immune response against phytopathogens, improving the elemental nutrition of plants, scaring away herbivorous animals, producing phytohormones, and enabling plants to thrive under extreme environmental conditions.

**Keywords:** phytobiome, rhizosphere microbiome, phyllosphere microbiome, epiphytic microbiome, endosphere microbiome, mycorrhiza, vertical and horizontal transfer of endosphere microorganisms, phytohormones, plant immune response, plant nutrition, phytopathogens

**Acknowledgements.** This study was funded by the subsidy allocated to Kazan Federal University for the state assignment in the sphere of scientific activities (project no. FZSM-2022-0003).

### Figure Captions

Fig. 1. Plant phytobiome structure.

Fig. 2. Members of plant-associated microbial communities: main, additional, hub species, satellite species

### References

1. Compant S., Samad A., Faist H., Sessitsch A. A review on the plant microbiome: Ecology, functions, and emerging trends in microbial application. *J. Adv. Res.*, 2019, vol. 19, pp. 29–37. doi: 10.1016/j.jare.2019.03.004.
2. Leach J.E., Triplett L.R., Argueso C.T., Trivedi P. Communication in the phytobiome. *Cell*, 2017, vol. 169, no. 4, pp. 587–596. doi: 10.1016/j.cell.2017.04.025.
3. Zhang H., Li X., Yang Q., Sun L., Yang X., Zhou M., Deng R., Bi L. Plant growth, antibiotic uptake, and prevalence of antibiotic resistance in an endophytic system of pakchoi under antibiotic exposure. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 2017, vol. 14, no. 11, art. 1336. doi: 10.3390/ijerph14111336.
4. de Souza R., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genet. Mol. Biol.*, 2015, vol. 38, no. 4, pp. 401–419. doi: 10.1590/S1415-475738420150053.
5. Gray E.J., Smith D.L. Intracellular and extracellular PGPR: Commonalities and distinctions in the plant–bacterium signaling processes. *Soil Biol. Biochem.*, 2005, vol. 37, no. 3, pp. 395–412. doi: 10.1016/j.soilbio.2004.08.030.
6. Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., van Themaat E.V.L., Schulze-Lefert P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2013, vol. 64, pp. 807–838. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106.
7. Hassani M.A., Durán P., Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome*, 2018, vol. 6, no. 1, art. 58. doi: 10.1186/s40168-018-0445-0.
8. Trivedi P., Leach J.E., Tringe S.G., Sa T., Singh B.K. Plant–microbiome interactions: From community assembly to plant health. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2020, vol. 18, no. 11, pp. 607–621. doi: 10.1038/s41579-020-0412-1.
9. Begum N., Qin C., Ahanger M.A., Raza S., Khan M.I., Ashraf M., Ahmed M., Zhang L. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: Implications in abiotic stress tolerance. *Front. Plant Sci.*, 2019, vol. 10, art. 1068. doi: 10.3389/fpls.2019.01068.
10. Semenov M., Nikitin D.A., Stepanov A.L., Semenov V.M. The structure of bacterial and fungal communities in the rhizosphere and root-free loci of gray forest soil. *Eurasian Soil Sci.*, 2019, vol. 3, pp. 355–369. doi: 10.1134/S1064229319010137.
11. Afzal I., Shinwari Z.K., Sikandar S., Shahzad S. Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants. *Microbiol. Res.*, 2019, vol. 221, pp. 36–49. doi: 10.1016/j.micres.2019.02.001.
12. Dong C., Wang L., Li Q., Shang Q. Epiphytic and endophytic fungal communities of tomato plants. *Hortic. Plant J.*, 2021, vol. 7, no. 1, pp. 38–48. doi: 10.1016/j.hpj.2020.09.002.

13. Lopez-Echartea E., Strejcek M., Mukherjee S., Uhlík O., Yrjälä K. Bacterial succession in oil-contaminated soil under phytoremediation with poplars. *Chemosphere*, 2020, vol. 243, art. 125242. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.125242.
14. Hamonts K., Trivedi P., Garg A., Janitz C., Grinyer J., Holford P., Botha F.C., Anderson I.C., Singh B.K. Field study reveals core plant microbiota and relative importance of their drivers. *Environ. Microbiol.*, 2018, vol. 20, no. 1, pp. 124–140. doi: 10.1111/1462-2920.14031.
15. Rastogi G., Sbodio A., Tech J.J., Suslow T.V., Coaker G.L., Leveau J.H.J. Leaf microbiota in an agroecosystem: Spatiotemporal variation in bacterial community composition on field-grown lettuce. *ISME J.*, 2012, vol. 6, no. 10, pp. 1812–1822. doi: 10.1038/ismej.2012.32.
16. Ruppel S., Krumbein A., Schreiner M. Composition of the phyllospheric microbial populations on vegetable plants with different glucosinolate and carotenoid compositions. *Microb. Ecol.*, 2008, vol. 56, no. 2, pp. 364–372. doi: 10.1007/s00248-007-9354-7.
17. Steven B., Huntley R.B., Zeng Q. The influence of flower anatomy and apple cultivar on the apple flower phytobiome. *Phytobiomes J.*, 2018, vol. 2, no. 3, pp. 171–179. doi: 10.1094/PBIOMES-03-18-0015-R.
18. Inácio J., Pereira P., Carvalho M., Fonseca Á., Amaral-Collaço M.T., Spencer-Martins I. Estimation and diversity of phylloplane mycobiota on selected plants in a Mediterranean-type ecosystem in Portugal. *Microb. Ecol.*, 2002, vol. 44, no. 4, pp. 344–353. doi: 10.1007/s00248-002-2022-z.
19. Preto G., Martins F., Pereira J.A., Baptista P. Fungal community in olive fruits of cultivars with different susceptibilities to anthracnose and selection of isolates to be used as biocontrol agents. *Biol. Control*, 2017, vol. 110, pp. 1–9. doi: 10.1016/j.biocontrol.2017.03.011.
20. Rivas-Franco F., Hampton J.G., Narciso J., Rostás M., Wessman P., Saville D.J., Jackson T.A., Glare T.A. Effects of a maize root pest and fungal pathogen on entomopathogenic fungal rhizosphere colonization, endophytism and induction of plant hormones. *Biol. Control*, 2020, vol. 150, art. 104347. doi: 10.1016/j.biocontrol.2020.104347.
21. Ma B., Lv X., Warren A., Gong J. Shifts in diversity and community structure of endophytic bacteria and archaea across root, stem and leaf tissues in the common reed, *Phragmites australis*, along a salinity gradient in a marine tidal wetland of northern China. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2013, vol. 104, no. 5, pp. 759–768. doi: 10.1007/s10482-013-9984-3.
22. Zuo Y., Hu Q., Zhang K., He X. Host and tissue affiliations of culturable endophytic fungi associated with xerophytic plants in the desert region of Northwest China. *Agronomy*, 2022, vol. 12, no. 3, art. 727. doi: 10.3390/agronomy12030727.
23. Liu H., Carvalhais L.C., Crawford M., Singh E., Dennis P.G., Pieterse C.M.J., Schenk P.M. Inner plant values: Diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria. *Front. Microbiol.*, 2017, vol. 8, art. 2552. doi: 10.3389/fmicb.2017.02552.
24. Chebotar V.K., Malfanova N.V., Shcherbakov A.V., Ahtemova G.A., Borisov A.Y., Lugtenberg B., Tikhonovich I.A. Endophytic bacteria in microbial drugs that improve plant development (Review). *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2015, vol. 51, no. 3, pp. 271–277. doi: 10.1134/S0003683815030059.
25. Durán M., San Emeterio L., Canals R.M. Comparison of culturing and metabarcoding methods to describe the fungal endophytic assemblage of *Brachypodium rupestre* growing in a range of anthropized disturbance regimes. *Biology*, 2021, vol. 10, no. 12, art. 1246. doi: 10.3390/biology10121246.
26. Duan M., Li H., Gu J., Tuo X., Sun W., Qian X., Wang X. Effects of biochar on reducing the abundance of oxytetracycline, antibiotic resistance genes, and human pathogenic bacteria in soil and lettuce. *Environ. Pollut.*, 2017, vol. 224, pp. 787–795. doi: 10.1016/j.envpol.2017.01.021.
27. Taye Z.M., Helgason B.L., Bell J.K., Norris C.E., Vail S., Robinson S.J., Parkin I.A.P., Arcand M., Mamet S., Links M.G., Dowhy T., Siciliano S., Lamb E.G. Core and differentially abundant bacterial taxa in the rhizosphere of field grown *Brassica napus* genotypes: Implications for canola breeding. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 10, art. 3007. doi: 10.3389/fmicb.2019.03007.
28. Toju H., Peay K.G., Yamamichi M., Narisawa K., Hiruma K., Naito K., Fukuda S., Ushio M., Nakaoka S., Onoda Y., Yoshida K., Schlaeppi K., Bai Y., Sugiura R., Ichihashi Y., Minamisawa K., Kiers E.T. Core microbiomes for sustainable agroecosystems. *Nat. Plants*, 2018, vol. 4, no. 5, pp. 247–257. doi: 10.1038/s41477-018-0139-4.

29. Jousset A., Bienhold C., Chatzinotas A., Gallien L., Gobet A., Kurm V., Küsel K., Rillig M.C., Rivett D.W., Salles J.F., van der Heijden M.G.A., Youssef N.H., Zhang X., Wei Z., Hol W.H.G. Where less may be more: How the rare biosphere pulls ecosystems strings. *ISME J.*, 2017, vol. 11, no. 4, pp. 853–862. doi: 10.1038/ismej.2016.174.
30. Hanski I. Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 1982, vol. 38, no. 2, pp. 210–221. doi: 10.2307/3544021.
31. Chambers L.G., Guevara R., Boyer J.N., Troxler T.G., Davis S.E. Effects of salinity and inundation on microbial community structure and function in a mangrove peat soil. *Wetlands*, 2016, vol. 36, no. 2, pp. 361–371. doi: 10.1007/s13157-016-0745-8.
32. Lemanceau P., Blouin M., Muller D., Moëgne-Loccoz Y. Let the core microbiota be functional. *Trends Plant Sci.*, 2017, vol. 22, no. 7, pp. 583–595. doi: 10.1016/j.tplants.2017.04.008.
33. Hol W.H.G., de Boer W., de Hollander M., Kuramae E.E., Meisner A., van der Putten W.H. Context dependency and saturating effects of loss of rare soil microbes on plant productivity. *Front. Plant Sci.*, 2015, vol. 6, art. 485. doi: 10.3389/fpls.2015.00485.
34. Zhang Y.-J., Hu H.-W., Chen Q.-L., Singh B.K., Yan H., Chen D., He J.-Z. Transfer of antibiotic resistance from manure-amended soils to vegetable microbiomes. *Environ. Int.*, 2019, vol. 130, art. 104912. doi: 10.1016/j.envint.2019.104912.
35. Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiol. Rev.*, 2013, vol. 37, no. 5, pp. 634–663. doi: 10.1111/1574-6976.12028.
36. Gans J., Wolinsky M., Dunbar J. Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil. *Science*, 2005, vol. 309, no. 5739, pp. 1387–1390. doi: 10.1126/science.1112665.
37. Zarraindia I., Owens S.M., Weisenhorn P., West K., Hampton-Marcell J., Lax S., Bokulich N.A., Mills D.A., Martin G., Taghavi S., van der Lelie D., Gilbert J.A. The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota. *mBio*, 2015, vol. 6, no. 2, art. e02527-14. doi: 10.1128/mBio.02527-14.
38. Coleman-Derr D., Desgarenes D., Fonseca-Garcia C., Gross S., Clingenpeel S., Woyke T., North G., Visel A., Partida-Martinez L.P., Tringe S.G. Plant compartment and biogeography affect microbiome composition in cultivated and native *Agave* species. *New Phytol.*, 2016, vol. 209, no. 2, pp. 798–811. doi: 10.1111/nph.13697.
39. de Souza R.S.C., Okura V.K., Armanhi J.S.L., Jorrin B., Lozano N., da Silva M.J., González-Guerrero M., de Araújo L.M., Verza N.C., Bagheri H.C., Imperial J., Arruda P. Unlocking the bacterial and fungal communities assemblages of sugarcane microbiome. *Sci. Rep.*, 2016, vol. 6, no. 1, art. 28774. doi: 10.1038/srep28774.
40. Rozpądek P., Domka A.M., Nosek M., Ważny R., Jędrzejczyk R.J., Wiciarz M., Turnau K. The role of strigolactone in the cross-talk between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Mucor* sp. *Front. Microbiol.*, 2018, vol. 9, art. 441. doi: 10.3389/fmicb.2018.00441.
41. Arora N.K., Mishra J. Prospecting the roles of metabolites and additives in future bioformulations for sustainable agriculture. *Appl. Soil Ecol.*, 2016, vol. 107, pp. 405–407. doi: 10.1016/j.apsoil.2016.05.020.
42. Oldroyd G.E.D. Speak, friend, and enter: Signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2013, vol. 11, no. 4, pp. 252–263. doi: 10.1038/nrmicro2990.
43. Adebajo S.O., Akintokun P.O., Ojo A.E., Akintokun A.K., Badmos O.A. Recovery of biosurfactant using different extraction solvent by rhizospheric bacteria isolated from rice-husk and poultry waste biochar amended soil. *Egypt. J. Basic Appl. Sci.*, 2020, vol. 7, no. 1, pp. 252–266. doi: 10.1080/2314808X.2020.1797377.
44. Goswami M., Deka S. Biosurfactant production by a rhizosphere bacteria *Bacillus altitudinis* MS16 and its promising emulsification and antifungal activity. *Colloids Surf., B*, 2019, vol. 178, pp. 285–296. doi: 10.1016/j.colsurfb.2019.03.003.
45. Pessione E., Garcia-Contreras R. Non-conventional antimicrobial agents. In: Rezaei N. (Ed.) *Encyclopedia of Infection and Immunity*. Vol. 4. Elsevier, 2022. pp. 586–607. doi: 10.1016/B978-0-12-818731-9.00136-1.

46. Wang F., Fu Y.-H., Sheng H.-J., Topp E., Jiang X., Zhu Y.-G., Tiedje J.M. Antibiotic resistance in the soil ecosystem: A One Health perspective. *Curr. Opin. Environ. Sci. Health*, 2021, vol. 20, art. 100230. doi: 10.1016/j.coesh.2021.100230.
47. Malfanova N., Franzil L., Lugtenberg B., Chebotar V., Ongena M. Cyclic lipopeptide profile of the plant-beneficial endophytic bacterium *Bacillus subtilis* HC8. *Arch. Microbiol.*, 2012, vol. 194, no. 11, pp. 893–899. doi: 10.1007/s00203-012-0823-0.
48. Awasthi N., Kumar A., Makkar R., Cameotra S.S. Biodegradation of soil-applied endosulfan in the presence of a biosurfactant. *J. Environ. Sci. Health, Part B*, 1999, vol. 34, no. 5, pp. 793–803. doi: 10.1080/03601239909373226.
49. Dobrovolskaya T.G. *Struktura bakterial'nykh soobshchestv pochv* [The Structure of Soil Bacterial Communities]. Moscow, IKTs Akademkniga, 2002. 282 p. (In Russian)
50. Feoktistova N.V., Mardanova A.M., Hadiyeva G.F., Sharipova M.R. Rhizosphere bacteria. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2016, vol. 158, no. 2, pp. 207–224. (In Russian)
51. Matilla M.A., Espinosa-Urgel M., Rodríguez-Herva J.J., Ramos J.L., Ramos-González M.I. Genomic analysis reveals the major driving forces of bacterial life in the rhizosphere. *Genome Biol.*, 2007, vol. 8, no. 9, art. R179. doi: 10.1186/gb-2007-8-9-r179.
52. Gamalero E., Lingua G., Berta G., Lemanceau P. Methods for studying root colonization by introduced beneficial bacteria. In: Lichtfouse E., Navarrete M., Debaeke P., Véronique S., Alberola C. (Eds.) *Sustainable Agriculture*. Dordrecht, Springer, 2009, pp. 601–615. doi: 10.1007/978-90-481-2666-8\_37.
53. Compant S., Clément C., Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol. Biochem.*, 2010, vol. 42, no. 5, pp. 669–678. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.11.024.
54. Jiménez-Bremont J.F., Marina M., Guerrero-González M. de la L., Rossi F.R., Sánchez-Rangel D., Rodríguez-Kessler M., Ruiz O.A., Gárriz A. Physiological and molecular implications of plant polyamine metabolism during biotic interactions. *Front. Plant Sci.*, 2014, vol. 5, art. 95. doi: 10.3389/fpls.2014.00095.
55. Labutova N.M. Interactions between endomycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms. *Mikol. Fitopatol.*, 2009, vol. 43, no. 1, pp. 3–19. (In Russian)
56. Pattnaik S.S., Busi S. Rhizospheric fungi: Diversity and potential biotechnological applications. In: Yadav A., Mishra S., Singh S., Gupta A. (Eds.) *Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi*. Vol. 1: Diversity and enzymes perspectives. Ser.: Fungal Biology. Cham, Springer, 2019, pp. 63–84. doi: 10.1007/978-3-030-10480-1\_2.
57. Kennedy A.C., de Luna L.Z. Rhizosphere. In: Hillel D. (Ed.) *Encyclopedia of Soils in the Environment*. Vol. 4. Acad. Press, 2005, pp. 399–406. doi: 10.1016/B0-12-348530-4/00163-6.
58. Poveda J., Eugui D., Abril-Urías P., Velasco P. Endophytic fungi as direct plant growth promoters for sustainable agricultural production. *Symbiosis*, 2021, vol. 85, no. 1, pp. 1–19. doi: 10.1007/s13199-021-00789-x.
59. Rajkumar H.G., Seema H.S., Sunil Kumar C.P. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with some medicinal plants in Western Ghats of Karnataka region, India. *World J. Nucl. Sci. Technol.*, 2012, vol. 2, no. 1, pp. 13–20.
60. Coutinho T.A., Bophela K.N. Chapter 7 – Tree leaves as a habitat for phyllobacteria. In: Asiegbo F.O., Kovalchuk A. (Eds.) *Forest Microbiology*. Vol. 1: Tree microbiome: Phyllosphere, endosphere and rhizosphere. Acad. Press, 2021, pp. 133–144. doi: 10.1016/B978-0-12-822542-4.00001-2.
61. Lindow S.E., Brandl M.T. Microbiology of the phyllosphere. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2003, vol. 69, no. 4, pp. 1875–1883. doi: 10.1128/AEM.69.4.1875-1883.2003.
62. Sundin G.W., Jacobs J.L. Ultraviolet radiation (UVR) sensitivity analysis and UVR survival strategies of a bacterial community from the phyllosphere of field-grown peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Microb. Ecol.*, 1999, vol. 38, no. 1, pp. 27–38. doi: 10.1007/s002489900152.
63. Bunster L., Fokkema N.J., Schippers B. Effect of surface-active *Pseudomonas* spp. on leaf wettability. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1989, vol. 55, no. 6, pp. 1340–1345. doi: 10.1128/aem.55.6.1340-1345.1989.

64. Yao H., Sun X., He C., Maitra P., Li X.-C., Guo L.-D. Phyllosphere epiphytic and endophytic fungal community and network structures differ in a tropical mangrove ecosystem. *Microbiome*, 2019, vol. 7, no. 1, art. 57. doi: 10.1186/s40168-019-0671-0.
65. Rodrigo S., García-Latorre C., Santamaria O. Metabolites produced by fungi against fungal phytopathogens: Review, implementation and perspectives. *Plants*, 2022, vol. 11, no. 1, art. 81. doi: 10.3390/plants11010081.
66. Rosenblueth M., Martínez-Romero E. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 2006, vol. 19, no. 8, pp. 827–837. doi: 10.1094/MPMI-19-0827.
67. Alam B., Li J., Gě Q., Khan M.A., Gōng J., Mehmood S., Yuán Y., Gōng W. Endophytic fungi: From symbiosis to secondary metabolite communications or vice versa? *Front. Plant Sci.*, 2021, vol. 12, art. 791033. doi: 10.3389/fpls.2021.791033.
68. Zhang H., Li X., Yang Q., Sun L., Yang X., Zhou M., Deng R., Bi L. Plant growth, antibiotic uptake, and prevalence of antibiotic resistance in an endophytic system of pakchoi under antibiotic exposure. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 2017, vol. 14, no. 11, art. 1336. doi: 10.3390/ijerph14111336.
69. Buschart A., Sachs S., Chen X., Herglotz J., Krause A., Reinhold-Hurek B. Flagella mediate endophytic competence rather than act as MAMPS in rice – *Azoarcus* sp. strain BH72 interactions. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2012, vol. 25, no. 2, pp. 191–199. doi: 10.1094/MPMI-05-11-0138.
70. Vandenkoornhuys P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A. The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytol.*, 2015, vol. 206, no. 4, pp. 1196–1206. doi: 10.1111/nph.13312.
71. Zipfel C., Robatzek S., Navarro L., Oakeley E.J., Jones J.D.G., Felix G., Boller T. Bacterial disease resistance in *Arabidopsis* through flagellin perception. *Nature*, 2004, vol. 428, no. 6984, pp. 764 – 767. doi: 10.1038/nature02485.
72. Khare E., Mishra J., Arora N.K. Multifaceted interactions between endophytes and plant: Developments and prospects. *Front. Microbiol.*, 2018, vol. 9, art. 2732. doi: 10.3389/fmicb.2018.02732.
73. Bhore S.J., Nithya R., Loh C.Y. Screening of endophytic bacteria isolated from leaves of Sambung Nyawa [*Gynura procumbens* (Lour.) Merr.] for cytokinin-like compounds. *Bioinformation*, 2010, vol. 5, no. 5, pp. 191–197. doi: 10.6026/97320630005191.
74. Shahzad R., Waqas M., Khan A.L., Asaf S., Khan M.A., Kang S.-M., Yun B.-W., Lee I.-J. Seed-borne endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 produces gibberellins and regulates endogenous phytohormones of *Oryza sativa*. *Plant Physiol. Biochem.*, 2016, vol. 106, pp. 236–243. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.05.006.
75. Tian B.-Y., Cao Y., Zhang K.-Q. Metagenomic insights into communities, functions of endophytes and their associates with infection by root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato roots. *Sci. Rep.*, 2015, vol. 5, no. 1, art. 17087. doi: 10.1038/srep17087.
76. Sessitsch A., Hardoim P., Döring J., Weilharter A., Krause A., Woyke T., Mitter B., Hauberg-Lotte L., Friedrich F., Rahalkar M., Hurek T., Sarkar A., Bodrossy L., van Overbeek L., Brar D., van Elsas J.D., Reinhold-Hurek B. Functional characteristics of an endophyte community colonizing rice roots as revealed by metagenomic analysis. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2012, vol. 25, no. 1, pp. 28–36. doi: 10.1094/MPMI-08-11-0204.
77. Ye W., Murata Y. Microbe associated molecular pattern signaling in guard cells. *Front. Plant Sci.*, 2016, vol. 7, art. 583. doi: 10.3389/fpls.2016.00583.
78. Krause A., Ramakumar A., Bartels D., Battistoni F., Bekel T., Boch J., Böhm M., Friedrich F., Hurek T., Krause L., Linke B., McHardy A.C., Sarkar A., Schneiker S., Syed A.A., Thauer R., Vorhölter F.-J., Weidner S., Pühler A., Reinhold-Hurek B., Kaiser O., Goesmann A. Complete genome of the mutualistic, N<sub>2</sub>-fixing grass endophyte *Azoarcus* sp. strain BH72. *Nat. Biotechnol.*, 2006, vol. 24, no. 11, pp. 1384–1391. doi: 10.1038/nbt1243.
79. Frank A.C., Saldierna Guzmán J.P., Shay J.E. Transmission of bacterial endophytes. *Microorganisms*, 2017, vol. 5, no. 4, art. 70. doi: 10.3390/microorganisms5040070.
80. López-Fernández S., Mazzoni V., Pedrazzoli F., Pertot I., Campisano A. A phloem-feeding insect transfers bacterial endophytic communities between grapevine plants. *Front. Microbiol.*, 2017, vol. 8, art. 834. doi: 10.3389/fmicb.2017.00834.

81. Puente M.E., Li C.Y., Bashan Y. Endophytic bacteria in cacti seeds can improve the development of cactus seedlings. *Environ. Exp. Bot.*, 2009, vol. 66, no. 3, pp. 402–408. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.04.007.
82. Rout M.E., Chrzanowski T.H., Westlie T.K., DeLuca T.H., Callaway R.M., Holben W.E. Bacterial endophytes enhance competition by invasive plants. *Am. J. Bot.*, 2013, vol. 100, no. 9, pp. 1726 – 1737. doi: 10.3732/ajb.1200577.
83. Schardl C.L. *Epichloë festucae* and related mutualistic symbionts of grasses. *Fungal Genet. Biol.*, 2001, vol. 33, no. 2, pp. 69–82. doi: 10.1006/fgbi.2001.1275.
84. Cope-Selby N., Cookson A., Squance M., Donnison I., Flavell R., Farrar K. Endophytic bacteria in *Miscanthus* seed: Implications for germination, vertical inheritance of endophytes, plant evolution and breeding. *GCB Bioenergy*, 2017, vol. 9, no. 1, pp. 57–77. doi: 10.1111/gcbb.12364.
85. Barret M., Briand M., Bonneau S., Prèveaux A., Valière S., Bouchez O., Hunault G., Simoneau P., Jacquesa M.-A. Emergence shapes the structure of the seed microbiota. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2015, vol. 81, no. 4, pp. 1257–1266. doi: 10.1128/AEM.03722-14.
86. Truyens S., Weyens N., Cuypers A., Vangronsveld J. Bacterial seed endophytes: Genera, vertical transmission and interaction with plants. *Environ. Microbiol. Rep.*, 2015, vol. 7, no. 1, pp. 40–50. doi: 10.1111/1758-2229.12181.
87. Thomas P., Sahu P.K. Vertical transmission of diverse cultivation-recalcitrant endophytic bacteria elucidated using watermelon seed embryos. *Front. Microbiol.*, 2021, vol. 12, art. 635810. doi: 10.3389/fmicb.2021.635810.
88. Khan A.L., Waqas M., Kang S.-M., Al-Harrasi A., Hussain J., Al-Rawahi A., Al-Khiziri S., Ullah I., Ali L., Jung H.-Y., Lee I.-J. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth. *J. Microbiol.*, 2014, vol. 52, no. 8, pp. 689–695. doi: 10.1007/s12275-014-4002-7.
89. Qin S., Zhang Y.-J., Yuan B., Xu P.-Y., Xing K., Wang J., Jiang J.-H. Isolation of ACC deaminase-producing habitat-adapted symbiotic bacteria associated with halophyte *Limonium sinense* (Girard) Kuntze and evaluating their plant growth-promoting activity under salt stress. *Plant Soil*, 2013, vol. 374, no. 1, pp. 753–766. doi: 10.1007/s11104-013-1918-3.
90. Subramanian P., Mageswari A., Kim K., Lee Y., Sa T. Psychrotolerant endophytic *Pseudomonas* sp. strains OB155 and OS261 induced chilling resistance in tomato plants (*Solanum lycopersicum* Mill.) by activation of their antioxidant capacity. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2015, vol. 28, no. 10, pp. 1073–1081. doi: 10.1094/MPMI-01-15-0021-R.
91. Su F., Jacquard C., Villaume S., Michel J., Rabenoelina F., Clément C., Barka E.A., Dhondt-Cordelier S., Vaillant-Gaveau N. *Burkholderia phytofirmans* PsJN reduces impact of freezing temperatures on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.*, 2015, vol. 6, art. 810. doi: 10.3389/fpls.2015.00810.
92. Yang A., Akhtar S.S., Fu Q., Naveed M., Iqbal S., Roitsch T., Jacobsen S.-E. *Burkholderia phytofirmans* PsJN stimulate growth and yield of quinoa under salinity stress. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 6, art. 672. doi: 10.3390/plants9060672.
93. Theocharis A., Bordiec S., Fernandez O., Paquis S., Dhondt-Cordelier S., Baillieul F., Clément C., Barka E.A. *Burkholderia phytofirmans* PsJN primes *Vitis vinifera* L. and confers a better tolerance to low nonfreezing temperatures. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2012, vol. 25, no. 2, pp. 241–249. doi: 10.1094/MPMI-05-11-0124.
94. Ma Y., Rajkumar M., Zhang C., Freitas H. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation. *J. Environ. Manage.*, 2016, vol. 174, pp. 14–25. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.02.047.
95. Madhaiyan M., Poonguzhali S., Sa T. Metal tolerating methylotrophic bacteria reduces nickel and cadmium toxicity and promotes plant growth of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *Chemosphere*, 2007, vol. 69, no. 2, pp. 220–228. doi: 10.1016/j.chemosphere.2007.04.017.
96. Lafi F.F., AlBladi M.L., Salem N.M., Al-Banna L., Alam I., Bajic V.B., Hirt H., Saad M.M. Draft genome sequence of the plant growth-promoting *Pseudomonas punonensis* strain D1-6 isolated from the desert plant *Erodium hirtum* in Jordan. *Genome Announce.*, 2017, vol. 5, no. 2, art. e01437-16. doi: 10.1128/genomeA.01437-16.

97. Gourion B., Berrabah F., Ratet P., Stacey G. Rhizobium–legume symbioses: The crucial role of plant immunity. *Trends Plant Sci.*, 2015, vol. 20, no. 3, pp. 186–194. doi: 10.1016/j.tplants.2014.11.008.
98. Straub D., Rothballer M., Hartmann A., Ludewig U. The genome of the endophytic bacterium *H. frisingense* GSF30<sup>T</sup> identifies diverse strategies in the *Herbaspirillum* genus to interact with plants. *Front. Microbiol.*, 2013, vol. 4, art. 168. doi: 10.3389/fmicb.2013.00168.
99. Moyes A.B., Kueppers L.M., Pett-Ridge J., Carper D.L., Vandehey N., O’Neil J., Frank A.C. Evidence for foliar endophytic nitrogen fixation in a widely distributed subalpine conifer. *New Phytol.*, 2016, vol. 210, no. 2, pp. 657–668. doi: 10.1111/nph.13850.
100. Puri A., Padda K.P., Chanway C.P. Seedling growth promotion and nitrogen fixation by a bacterial endophyte *Paenibacillus polymyxa* P2b-2R and its GFP derivative in corn in a long-term trial. *Symbiosis*, 2016, vol. 69, no. 2, pp. 123–129. doi: 10.1007/s13199-016-0385-z.
101. Schalk I.J., Hannauer M., Braud A. New roles for bacterial siderophores in metal transport and tolerance. *Environ. Microbiol.*, 2011, vol. 13, no. 11, pp. 2844–2854. doi: 10.1111/j.1462-2920.2011.02556.x.
102. Oteino N., Lally R.D., Kiwanuka S., Lloyd A., Ryan D., Germaine K.J., Dowling D.N. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates. *Front. Microbiol.*, 2015, vol. 6, art. 745. doi: 10.3389/fmicb.2015.00745.
103. Bodenhausen N., Somerville V., Desirò A., Walser J.-C., Borghi L., van der Heijden M.G.A., Schlaeppi K. Petunia- and arabidopsis-specific root microbiota responses to phosphate supplementation. *Phytobiomes J.*, 2019, vol. 3, no. 2, pp. 112–124. doi: 10.1094/PBIOMES-12-18-0057-R.
104. Kusari P., Kusari S., Lamshöft M., Sezgin S., Spiteller M., Kayser O. Quorum quenching is an antivirulence strategy employed by endophytic bacteria. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2014, vol. 98, no. 16, pp. 7173–7183. doi: 10.1007/s00253-014-5807-3.
105. Carrión V.J. Cordovez V., Тyc O., Etalo D.W., de Bruijn I., de Jager V.C.L., Medema M.H., Eberl L., Raaijmakers J.M. Involvement of Burkholderiaceae and sulfurous volatiles in disease-suppressive soils. *ISME J.*, 2018, vol. 12, no. 9, pp. 2307–2321. doi: 10.1038/s41396-018-0186-x.
106. Weiskopf L., Schulz S., Garbeva P. Microbial volatile organic compounds in intra-kingdom and inter-kingdom interactions. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2021, vol. 19, no. 6, pp. 391–404. doi: 10.1038/s41579-020-00508-1.
107. D’Alessandro M., Erb M., Ton J., Brandenburg A., Karlen D., Zopfi J., Turlings T.C.J. Volatiles produced by soil-borne endophytic bacteria increase plant pathogen resistance and affect tritrophic interactions. *Plant Cell Environ.*, 2014, vol. 37, no. 4, pp. 813–826. doi: 10.1111/pce.12220.
108. De la Cruz-López N., Cruz-López L., Holguín-Meléndez F., Guillén-Navarro G.K., Huerta-Palacios G. Volatile organic compounds produced by cacao endophytic bacteria and their inhibitory activity on *Moniliophthora roreri*. *Curr. Microbiol.*, 2022, vol. 79, no. 2, art. 35. doi: 10.1007/s00284-021-02696-2.
109. Sibanda S., Moleleki L.N., Shyntum D.Y., Coutinho T.A. Quorum sensing in gram-negative plant pathogenic bacteria. In: Kimatu J.N. (Ed.) *Advances in Plant Pathology*. InTech, 2018, pp. 67–89. doi: 0.5772/intechopen.78003.
110. Newman K.L., Chatterjee S., Ho K.A., Lindow S.E. Virulence of plant pathogenic bacteria attenuated by degradation of fatty acid cell-to-cell signaling factors. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2008, vol. 21, no. 3, pp. 326–334. doi: 10.1094/MPMI-21-3-0326.
111. Martinez-Medina A., Flors V., Heil M., Mauch-Mani B., Pieterse C.M.J., Pozo M.J., Ton J., van Dam N.M., Conrath U. Recognizing plant defense priming. *Trends Plant Sci.*, 2016, vol. 21, no. 10, pp. 818–822. doi: 10.1016/j.tplants.2016.07.009.
112. Glaeser S.P., Imani J., Alabid I., Guo H., Kumar N., Kämpfer P., Hardt M., Blom J., Goesmann A., Rothballer M., Hartmann A., Kogel K.-H. Non-pathogenic *Rhizobium radiobacter* F4 deploys plant beneficial activity independent of its host *Piriformospora indica*. *ISME J.*, 2015, vol. 10, no. 4, pp. 871–884. doi: 10.1038/ismej.2015.163.
113. Roberts E., Lindow S. Loline alkaloid production by fungal endophytes of *Fescue* species select for particular epiphytic bacterial microflora. *ISME J.*, 2013, vol. 8, no. 2, pp. 359–368. doi: 10.1038/ismej.2013.170.

114. Aly A.H., Debbab A., Kjer J., Proksch P. Fungal endophytes from higher plants: A prolific source of phytochemicals and other bioactive natural products. *Fungal Diversity*, 2010, vol. 41, no. 1, pp. 1–16. doi: 10.1007/s13225-010-0034-4.
115. Abdel-Azeem A.M., Abdel-Azeem M.A., Khalil W.F. Chapter 21 – Endophytic fungi as a new source of antirheumatoid metabolites. In: Watson R.R., Preedy V. R. (Eds.) *Bioactive Food as Dietary Interventions for Arthritis and Related Inflammatory Diseases*. Acad. Press, 2019, pp. 355 -- 384. doi: 10.1016/B978-0-12-813820-5.00021-0.

⟨ **Для цитирования:** Галиева Г.Ш., Галицкая П.Ю., Селивановская С.Ю. Растительный микробиом: происхождение, состав и функции // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2023. Т. 165, кн. 2. С. 231–262. doi: 10.26907/2542-064X.2023.2.231-262. ⟩

⟨ **For citation:** Galieva G.Sh., Galitskaya P.Yu., Selivanovskaya S.Yu. Plant microbiome: Origin, composition, and functions. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2023, vol. 165, no. 2, pp. 231–262. doi: 10.26907/2542-064X.2023.2.231-262. (In Russian) ⟩