

УДК 579.65

## ЗАСТОСУВАННЯ БАКТЕРІЙ ДЛЯ МОБІЛІЗАЦІЇ ХІМІЧНИХ ЕЛЕМЕНТІВ З АНОРТОЗИТУ ТА ОПТИМІЗАЦІЇ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

І. Є. Заєць<sup>1,2</sup>, Д. В. Лукашов<sup>1</sup>, О. В. Митрохін<sup>1</sup>, С. П. Машковська<sup>3</sup>, Н. О. Козировська<sup>2</sup>

*Застосування бактерій для мобілізації хімічних елементів з анортозиту та оптимізації живлення рослин – Заєць І. Є., Лукашов Д. В., Митрохін О. В., Машковська С. П., Козировська Н. О.* – Використання мікробних спільнот для праймування рослин дозволить полегшити адаптацію рослин до стресів та підтримувати розвиток рослин у несприятливих умовах. Консорціум корисних для рослин бактерій використовували для вирощування чорнобривців розлогих (*Tagetes patula* L.) на анортозиті, субстраті з малодоступними елементами живлення. Оброблені бактеріями рослини краще сходили (на 70-80 %), розвивалися (приріст біомаси 45 %) та зацвітали, на відміну від контрольних рослин, оброблених дистильованою водою. Бактерії консорціуму вивільняли деякі елементи з анортозиту (Fe, Ni, Co, Cu, Zn, Cr) в умовах спільного культивування у мінімальному середовищі. Колонізація рослин змішаною культурою бактерій призводила до збільшення накопичення рослинами калію (18 %), магнію (70 %) і кобальту (50 %) і до зниження рівня накопичення важких металів: Ni, Cr – 50 %, Zn – 60 %, Fe – 70 %. Аналіз бактерійної спільноти показав, що всі різновиди бактерій колонізували коріння рослин на рівні log 5-7 КУО/г коріння протягом вегетаційного періоду чорнобривців.

**Ключові слова:** *Tagetes patula* L., штучно створена асоціація бактерій, анортозит.

**Адреса:** <sup>1</sup> - Київський Національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64, 01033, Київ, Україна, ladomir1981@list.ru;

<sup>2</sup> - Інститут молекулярної біології та генетики НАНУ, вул. Заболотного, 150, Київ, 03143, Україна;

<sup>3</sup> - Ботанічний сад ім. М. М. Гришка НАНУ, вул. Тимирязівська, 1, Київ, 01014, Україна.

*Effect of bacteria on chemical element mobilization from anorthosite and optimal plant nutrition.* – Zaets I. E., Lukashov D. V., Mytrokhyn O. V., Mashkovska S. P., Kozirovska N. O. – The use of microbial communities for priming plants will allow to facilitate adaptation to stressful conditions and to support the plant development under growth limiting conditions. Consortium of plant-associated bacteria were used for growing French marigold (*Tagetes patula* L.) in anorthosite, a substrate of low bioavailability. The inoculated plants showed better germination capacity (70-80 %), better plant biomass gaining (45 %), and the flowering, in contrast to control plants treated by distilled water. Bacteria of consortium were able to liberate some elements (Fe, Ni, Co, Cu, Zn, Cr) from substrate anorthosite under simultaneous cultivating in a minimal medium. Plant colonization by mixed culture of bacterial strains resulted in increase of accumulation of potassium (18 %), magnesium (70 %) and cobalt (50 %) by the plant and in lowering the level of heavy metal accumulation: Ni, Cr – 50 %, Zn – 60 %, Fe – 70 %. Analysis of bacterial community composition showed that all species colonized plant roots at the rate of log 5-7 CFU/g of roots within the vegetation period of marigold.

**Key words:** *Tagetes patula* L., rationally assembled bacterial consortium, anorthosite.

**Address:** <sup>1</sup> – Taras Shevchenko Kyiv National University, Volodymyrska str., 64, 01033 Kyiv, Ukraine;

<sup>2</sup> - Institute of Molecular Biology & Genetics of NASU, Acad. Zabolotnoho str., 150, 03143 Kyiv, Ukraine;

<sup>3</sup> - Botanical Garden of NASU, Tymiryazivska str., 1, 01014 Kyiv, Ukraine.

**Вступ.** Освоєння Місяця вимагає створення замкненої регенераційної системи життєзабезпечення на місячних базах для зниження витрат на утримання дослідників. Розробка технології на основі місцевих гірських порід та застосування мікроорганізмів для підвищення їх біодоступності за рахунок вилучення елементів живлення рослин має першочергове значення для вирішення цього завдання. Серед видів, що відносяться до родів

*Acidithiobacillus*, *Bacillus* та *Pseudomonas*, є бактерії, здатні до деструкції алюміносілікатів, преципітації оксигідроксидів заліза, розчинення і перетворення лужних видів металів і формування алюмінієвих, сілікатних і кальцитних мінералів [21, 30]. Гриби роду *Cladosporium* можуть відновлювати залізо (II) і розчиняти алюміносілікати [26].

Перші рослини місячної оранжереї повинні мати комплекс ознак, що забезпечать їх виживання в стресових умовах (змінена величина світлового дня та гравітації, низький атмосферний тиск) та можливість переробки рослинних решток на субстрат для вирощування наступних генерацій рослин, таких як пшениця, рис, соя тощо. Поєднання декоративного значення з лікувальними, харчовими та біопестицидними властивостями роблять чорнобривці розлогі (*Tagetes patula* L.) оптимальним об'єктом дослідження для визначення перспективності використання їх як перших рослин для агроіндустрії Місяця. Ріст чорнобривців на субстраті, мінералогічно та хімічно подібному до місячної гірської породи [17] було показано в попередніх експериментах [23, 24]. Колонізація субстрату та насіння чорнобривців штучно створеною асоціацією мікроорганізмів надавала рослинам ряд переваг, покращуючи проростання насіння та забезпечуючи кращий розвиток рослин.

Створення місячної оранжереї на основі місцевого матеріалу є економічно вигідним. Однак, до складу місячного анортозиту входить досить широкий діапазон макро- і мікроелементів, співвідношення яких може значно відрізнятись від оптимального для рослин. Так, надходження важких металів негативно впливає на розвиток рослин [16]. Проте, бар'єри на шляхах поглинання і транспорту елементів та утворення молекулярних форм фізіологічно-активних сполук, менш чутливих до дії важких металів забезпечують металостійкість рослин [8]. У значній мірі толерантність рослин до надлишку металів визначають механізми взаємодії рослин з кореневою мікрофлорою. У тісній співпраці біологічні об'єкти можуть здійснювати мобілізацію (переведення сполук металів в розчинну форму), іммобілізацію (осадження) та акумуляцію металів (накопичення всередині клітин та сорбція на їх поверхні), а також утворення летких сполук металів [10,11]. За допомогою останніх трьох механізмів рослини та їх мікрофлора можуть знижувати біодоступність хімічних елементів, що є доречним при високих концентраціях важких металів. Акумулювання в мікробних клітинах поживних речовин, з одного боку, запобігає їх вимиванню з ґрунту, а з іншого – веде до тимчасового переводу розчинних речовин в недоступні для живлення рослин форми [2], однак останнє є суттєвим лише при нестачі мінеральних елементів у субстраті.

З іншого боку, бактерії відіграють суттєву роль у доставці макро- та мікроелементів у рослини. Припускають, що поживні речовини можуть транспортуватися ланцюжками бактеріальних клітин з ґрунту до кореня [2]. Окрім того, споживання та руйнування кореневих виділень може покращувати доступність іонів для рослини. Азотфіксатори, продуценти

стимуляторів (вітамінів, ауксинів, гіберелінів, тощо) та антибіотиків сприяють активації біохімічних процесів в рослинах та підвищенню їх стійкості до хвороб [2].

Отже, роль мікроорганізмів у розвитку рослин неоднозначна, проте, ретельний відбір бактерій може забезпечити оптимальний режим живлення рослини в умовах низької поживної якості субстрату та зведення небажаного побічного впливу важких металів до мінімуму. Метою цього дослідження було визначення здатності бактерій штучної асоціації, підбраної для підтримки розвитку рослини у субстраті низької біодоступності, до вилучення макро- й мікроелементів з анортозиту та ролі у накопиченні їх у чорнобривцях.

### Матеріали і методи

Досліджувана модельна система рослини-бактерії-порода включала чорнобривці розлогі (*Tagetes patula* L.) сорту Кармен, анортозит Турчинського типу в якості субстрату та штучно створену асоціацію бактерій. Анортозит Турчинського типу (Коростенський плутон, Житомирська область) складається з олівіну, ортопіроксену, мінералів плагіоклазу (головним чином лабрадориту) та містить всі необхідні макро- та мікроелементи для розвитку рослин. Рослини вирощували в пластикових камерах (160 x 90 мм), заповнених анортозитом або ґрунтом (400 г/камеру), при інтенсивності освітлення 55 мкМоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> і 22 °С; для поливу використовували дистильовану воду. Насіння стерилізували послідовно 70 %-ним розчином етанолу (5 хв) та 1 %-ним розчином гіпохлориту натрію, що містить 0,1% Твін-20 (1 хв) з наступним промиванням дистильованою водою. Для передпосівної обробки насіння чорнобривців використовували суміш рівних аліквот культур *Pseudomonas* sp. ІМБГ163, *Pseudomonas aureofaciens* ІМБГ164, *Paenibacillus* sp. ІМБГ156, *Klebsiella oxytoca* ІМБГ26 (Rif<sup>r</sup>) і *Pantoea agglomerans* ІМБ56 у концентрації 10<sup>6</sup> КУО/мл. Бактерії вирощували у рідких середовищах: *Paenibacillus* sp. – на МЗ [27] та *Pseudomonas* sp. – на КВ [22], решта штамів – на ЛВ [25] протягом 18-24 годин. Через 5 тижнів визначали наявність культивованих форм бактерій у ризосфері рослин, а у період масового цвітіння чорнобривців (через 8 тижнів) визначали також елементний склад рослин. Змив з коріння здійснювали за допомогою фізрозчину, що містить 0,02% Твін 20 на шутері (100 об/хв протягом 1 год). Серійні розведення висівали на селективні середовища для детекції суб'єктів асоціації: *P. aureofaciens* та *P. agglomerans* (за оранжевим і жовтим кольорами колоній, відповідно) – на ЛВ, *Pseudomonas* sp. – на КВ (за утворенням гало навкруги колоній), *Paenibacillus* sp. – на МЗ, *K. oxytoca* – на ЛВ з додаванням рифампіцину (50 мкг/мл). Аналіз хімічних елементів проводили методом полум'яної атомно-

абсорбційної спектрофотометрії, використовуючи С115-М1 (Селмі, Україна).

Для оцінки мобілізації та акумулювання макро- і мікроелементів бактеріями асоціації проводили періодичне культивування змішаної культури в 100 мл середовища MZ, що містило 20% анортозиту. Через 7 та 48 діб перевіряли вміст елементів в культуральній рідині та осаді бактеріальних клітин, а також визначали кількість членів асоціації бактерій, що культивуються.

Вилучення бактеріями макро- і мікроелементів з анортозиту та їх вплив на розвиток чорнобривців

Штучно створена бактеріальна асоціація руйнує анортозит та сприяє вивільненню з його складу певної кількості Mg, K, Ca, Fe, Mn, Zn, Cu, Ni, Cr, Co (Табл. 1, Рис. 1). Значна частина іонів металів акумулюється бактеріями в (на) клітинах. Так, після 7 діб культивування в (на) клітини бактерій переходить 30-70% вилучених елементів. На 48 добу ця величина зростає до 60-80%.

### Результати та їх обговорення

Таблиця 1 Концентрація елементів, вилучених бактеріями з анортозиту, при спільному культивуванні, мг/л

Table 1. Concentration of elements released by bacteria from anorthosite under the simultaneous cultivation, mg/l

Варіант	Mn		Fe		Zn		Cu		Ni	
	7 діб	48 діб	7 діб	48 діб	7 діб	48 діб	7 діб	48 діб	7 діб	48 діб
Асоціація, культуральна рідина	0	0	0.630	2.340	0.068	0.133	0	0.036	0.018	0
Асоціація, осад клітин	0.046	0.223	1.576	10.129	0.036	0.310	0.014	0.049	0.028	0.072
Контроль	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примітка. Концентрація елементів у анортозиті Турчинського покладу, (ppm) Fe (46722-75426), Mn (924-693), Zn (44.0-24.0), Cu (18.2-16.7), Ni (68.8-42.7) (Митрохін, не опубліковано).

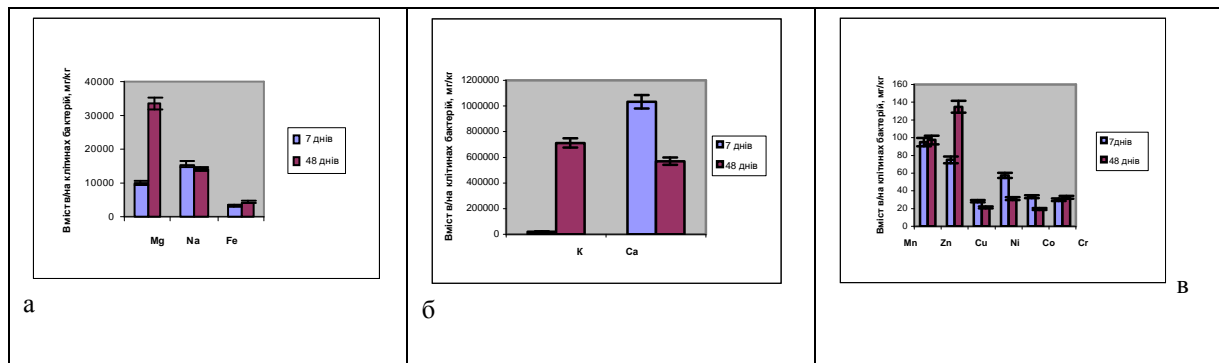


Рис. 1. Накопичення хімічних елементів змішаною культурою бактерій протягом їхнього культивування з анортозитом.

Fig. 1. Accumulation of chemical elements by mixed bacterial culture under cultivating with anorthosite.

При перерахунку кількості вилучених елементів на бактеріальну біомасу з'ясувалося, що є тенденція до зміни накопичення окремих елементів з часом: зменшення у випадку Ca, Cu, Ni, Co та зростання для Mg, K, Zn (див. Рис. 1). Це може бути пов'язано з включенням механізмів металостійкості до токсичних доз одних металів та задоволенням фізіологічної потреби бактерій в інших при їх значному надходженні в середовище

в результаті руйнування породи. Протягом експерименту проводився моніторинг живих клітин бактерій, що культивуються, на селективних середовищах для диференціації окремих видів зі змішаної культури. Бактерія виду *Paenibacillus* sp. мала стабільну популяцію як через тиждень від початку культивування змішаної культури з анортозитом, так і після 7 тижнів (Рис. 2). У три рази зменшувалася популяція *Pseudomonas* sp. протягом періоду

культивування та майже на порядок зростала чисельність клітин *K. oxytoca*. Інші види бактерій не визначалися через 7 діб на рівні  $10^3$  КУО/мл. Таким чином, основний внесок у вилучення хімічних елементів з анортозиту зробили три види бактерій.

Обробка бактеріями підвищувала ефективність проростання насіння чорнобривців на анортозиті до 100 %. Схожість контрольного насіння була значно нижчою і становила 20-30 %, що очікувалося, оскільки низький рівень сходів та незадовільний розвиток рослин у субстраті з високим вмістом важких металів добре відомі [16, 18]. На перших етапах розвитку спостерігалось побуріння листових пластинок чорнобривців, що у контрольних рослин збереглося до закінчення вегетації. Крім того, рослини були карликовими у порівнянні з вирощеними на ґрунті та відставали у розвитку на 20-24 діб. Незважаючи на низькорослість, оброблені асоціацією бактерій

варіанти рослин незначно зменшували суху масу у 8 тижневому віці (у 4.3 рази). При обробці насіння культурою *Paenibacillus* sp. рослини відставали у розвитку і відповідно набирали меншу біомасу (у 6.8 рази), у той час як необроблені рослини на анортозиті набирали у 7.7 рази меншу масу, порівняно з рослинами на ґрунті. Контрольні чорнобривці незначно відрізнялися від оброблених бактеріями за висотою стебла, однак галуження пагону, характерного для оброблених рослин не спостерігалось. Інокуляція бактеріями сприяла потовщенню стебла з відновленням галуження, а також зменшенню строків цвітіння на 5-7 днів (аналогічний строковий зсув цвітіння чорнобривців відбувався і на ґрунті). Позитивний вплив обробки бактеріями рослини, що росте в умовах надлишку важких металів, зазначено і в інших дослідженнях [19, 32].

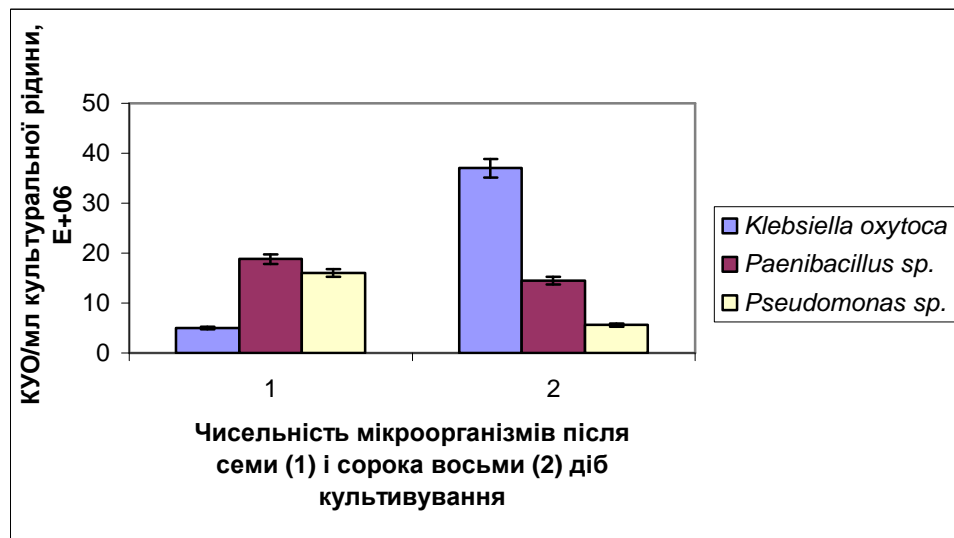


Рис. 2. Вживання штучно створеної асоціації бактерій при періодичному культивуванні у синтетичному середовищі з анортозитом.

Fig. 2. Survival of rationally assembled bacterial consortium under a periodic cultivation in mineral medium with anorthosite.

Визначення складу бактеріальної асоціації в ризосфері чорнобривців проводилося через 5 і 8 тижнів після посіву. Показано виживання всіх членів асоціації як на ґрунті, так і на анортозиті протягом 8 тижнів. Однак чисельність бактерій *Pseudomonas* sp. та *P. agglomerans* на корінні рослини на анортозиті зменшилась на два порядки, а *P. aureofaciens*, *K. oxytoca*,

*Paenibacillus* sp. – на один порядок (Рис. 3). Попередні наші дані з виживання бактерій штучної асоціації на корінні чорнобривців того ж сорту, але оброблених не дистильованою водою, а розчином фосфату калію, практично відтворюють таку ж картину, що свідчить про стабільність асоціації в умовах, наближених до стресу [23].

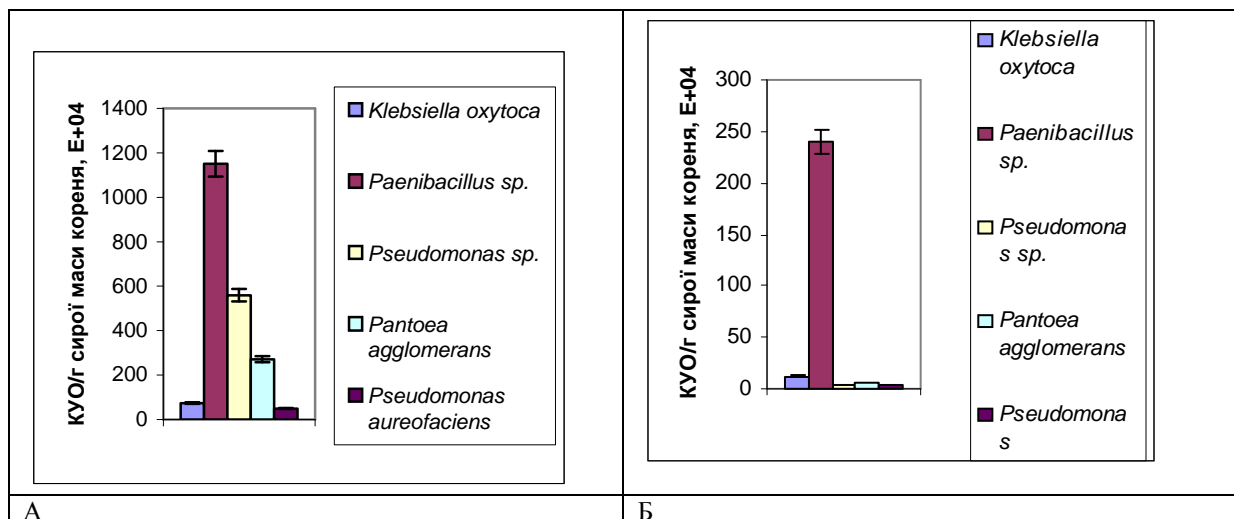


Рис. 3. Чисельність бактерій штучно створеної асоціації в ризосфері чорнобривців, що вирощувались на анортозиті протягом 35-ти (А) та 70-ти (Б) діб (КУО/г сирої маси кореня).

Fig. 3. The number of bacteria in the rhizosphere of marigold grown in anorthosite during 35 (A) and 70 (B) day-period (cfu/g of root).

#### Накопичення чорнобривцями макро- і мікроелементів, вилучених з анортозиту

Відомо, що чорнобривці різних видів, у тому числі розлогі, здатні до накопичення важких металів [1], однак, чи здатні вони вилучати елементи з породи, було невідомо. Аналіз даних з елементного складу рослин у нашому дослідженні виявив деякі розбіжності в співвідношенні окремих хімічних елементів у рослин, вирощених на ґрунті та анортозиті (Табл. 2). Так, через високий вміст та розмаїття елементів у анортозиті, у чорнобривців спостерігалось гіперакумулявання Fe, Na, Ni, Cr. Зазначимо, що вміст Ni більше 25-40 мг/кг вважається токсичним для більшості рослин [16]. Крім того, Ni і Zn, Fe і Cr проявляють синергізм, тобто спільна дія важких металів токсичніша, ніж кожного з них окремо [1, 3]. Оскільки вміст Zn в породі в півтора рази менший, ніж Ni, то останній ймовірно пригнічує надходження Zn. Co, Cu, Ni є стереохімічними аналогами Zn, Fe, Mn та Mg, тому між ними може спостерігатись конкуренція за транспортні системи [16]. Виходячи з того, що рослини погано виживали на анортозиті, мали антоціанове забарвлення листків, то можна припустити, що причиною обмежень у розвитку міг бути не лише дефіцит окремих елементів (Mg та Mn), але й інтоксикація важкими металами. Вірогідно, у цьому випадку механізм детоксикації важких металів, що рослина надмірно накопичувала, не спрацював у повному обсязі.

Порівняння вмісту елементів контрольного та дослідного варіантів показало, що завдяки бактеріям чорнобривці накопичують більше K, Mn, Mg, Co, частково покриваючи дефіцит Mn,

Mg. Важливою обставиною виявилось зменшення надлишкового накопичення рослиною Na, Ca, Fe, Ni, Cr, що ймовірно запобігало отруєнню рослин надлишком Fe, Ni та Cr. Ці дані угоджуються з відомостями щодо здатності бактерій *Ochrobacterium intermedium*, *Brevibacillus*, *Kluyvera ascorbata* обмежувати надходження хрому, цинку, нікелю, свинцю у рослини [18, 19, 28].

Як відомо, рослини взаємодіють лише з доступними формами металів, кількість яких тісно пов'язана з буферністю ґрунтів [5, 6]. Більшість реакцій хімічної іммобілізації важких металів є залежними від лужних значень pH [20]. У наших дослідках pH водного розчину, пропущеного через анортозит, підвищувався до 8,6 – 8,8 у варіантах з бактеріями, на відміну від контрольного варіанту. Тому зменшення накопичення Fe, Ca, Mg, Zn у інокульованих бактеріями чорнобривцях можна пояснити зниженням розчинності їх солей у лужному середовищі (зокрема, утворенням нерозчинних цинкатів кальцію) [14].

Слід зазначити роль окремих бактерій асоціації у мобілізації та надходженні елементів до рослини. Так, *Paenibacillus sp.* сприяє накопиченню Mg, Mn (на анортозиті), Ni (на ґрунті), K, Co, Cu (в обох варіантах). При цьому знижується акумулювання Fe, Na, Ni, Cr, Zn (на анортозиті) та Ca (в обох варіантах). Бактеріальна асоціація сприяє надходженню Ni (на ґрунті), Mn, K, Co, Cu (в обох варіантах), та знижує вміст Fe, Na, Ni, Cr, Zn, Mg (на анортозиті) та Ca (в обох варіантах).

Таблиця 2 Накопичення хімічних елементів рослинами *Tagetes patula* L. (сорт Кармен) при вирощуванні їх у ґрунті та анортозиті протягом 70 діб (мг/кг маси сухої речовини)

Table 2 Accumulation of chemical elements by *Tagetes patula* L. (Carmen cultivar) grown in soil or anorthosite during 70 days (mg/kg of dry weight)

Варіант	K	Ca	Mg	Na	Mn	Fe	Zn	Cu	Ni	Cr	Co
Контроль без обробки (ґрунт)	12747± 1443	61710± 5882	8940 ± 1560	451± 76	601 ± 4	95± 3	69,4± 4,0	6,65± 1,6	3,1± 0,5	2,7± 3,0	0,6± 0,1
Оброблено бактерією <i>Paenibacillus</i> sp. (ґрунт)	15010± 2870	57392± 7855	8493 ± 2574	435± 63	520 ± 140	70± 22	58,2± 11,4	7,0± 1,8	5,1± 0,9	1,9± 1,1	0,9± 0,5
Оброблено асоціацією бактерій (ґрунт)	14850± 2335	55966± 7419	9604 ± 382	373± 58	835 ± 104	75± 3	71,0± 2,7	7,4± 0,7	6,6± 2,7	2,0± 2,2	1,3± 1,1
Контроль (анортозит)	19551± 1948	179050 ± 51548	1752 ± 469	1162 ± 71	306 ± 86	340 ± 17	80,4± 14,3	2,0± 2,2	27,2± 3,1	35,4± 11,8	<0,5
<i>Paenibacillus</i> sp. (анортозит)	20629± 2285	81505± 3279	3005± 652	678± 148	384± 81	143± 42	30,1± 10,4	2,55± 0,7	13,6± 0,1	3,1± 1,4	2,6± 0,9
Асоціація (анортозит)	23705± 2780	63373± 13435	1786± 421	383± 23	423± 62	81± 13	29,4± 6,5	3,27± 1,1	14,2± 3,9	18,0± 5,5	1,5± 0,4

Примітка. Концентрація елементів у анортозиті Турчинського покладу, (ppm) Ca (52226-65746), Fe (46722-75426), Mn (924-693), Zn (44.0-24.0), Cu (18.2-16.7), Ni (68.8-42.7), Co (63.5-41.4) (Митрохін, не опубліковано).

Оскільки *Paenibacillus* sp. інтенсивніше знижує надходження Cr у відсутності інших членів асоціації, то це може свідчити про наявність у неї механізмів зв'язування Cr (зокрема, полісахаридом капсули, який інші бактерії руйнують). Окремі види бактерій асоціації сприяють надходженню більшої концентрації Co, ніж *Paenibacillus* sp. Однак, окремі члени асоціації можуть самі акумулювати цей елемент (для потреб клітини) або іммобілізувати (на користь цього свідчить зменшення його накопичення як в клітинах бактерій, так і у рослин з часом) [31]. Відомо, що деякі види родів *Pseudomonas* та *Klebsiella* мають резистентність до токсичних концентрацій хрому та кобальту [29], отже існує ймовірність накопичення надлишку Co представниками цих бактерій у складі асоціації. Маніпулювання складом бактерій асоціації та введення до мікробного співтовариства інших видів мікроорганізмів, таких як водорості та мікоризні гриби, дасть змогу керувати надходженням потрібних рослинні елементів та захистом від інших, небажаних, у разі використання анортозиту.

У більшості випадків важливим є не тільки вміст в рослині конкретних елементів, а їх співвідношення між собою. Так, деякі автори наводять оптимальним співвідношення Fe / Mn

(2,5 : 1,5) та Ca / Mg (3 : 1) [4]. Наші дані з цим не узгоджуються, оскільки у контрольних рослин на ґрунті співвідношення Fe / Mn становило 1 : 6, а у випадку варіантів з *Paenibacillus* sp. та асоціацією – 1 : 7,5 та 1 : 11, відповідно. У контрольних рослин, вирощених на анортозиті, різниці практично не було (1 : 1), тому можна вважати позитивним зсув співвідношення до 1 : 2,5 та 1 : 4 у випадку варіантів з *Paenibacillus* sp. та асоціацією, незважаючи на зниження вмісту Fe в рослині. Співвідношення Ca / Mg у різних варіантів на ґрунті практично не змінюється – 6,5 : 1 у контролі та з *Paenibacillus* sp.; 5,5 : 1 – у випадку асоціації. У контрольних рослин на анортозиті ця пропорція становить 100 : 1, що спричинене нестачею Mg (на користь цього свідчить буре забарвлення листків). Бактерії вирівнюють її до 27 : 1 та 30 : 1, компенсаторно знижуючи доступність Ca. Принагідно зазначимо, що нестача Mg могла виникати також в результаті надлишку K [9, 12, 13]. Отже, позитивним впливом бактерій на розвиток рослини можна також вважати те, що вони змінюють співвідношення Fe / Mn та Ca / Mg на користь рослин.

Таким чином, штучно створена асоціація бактерій сприяє росту та розвитку *Tagetes patula* L. сорту Кармен в екстремальних умовах мінерального живлення. Бактерії підвищують

доступність мінеральних елементів для рослин, запобігаючи їх дефіциту, та знижують

ймовірність інтоксикації рослини за високих концентрацій важких металів.

1. Бессонова В. П., Иванченко О. С. Дія надлишку заліза і хрому на активність нітратредуктази у вегетативних органах чорнобривців розлогих і чини запашної // Физиология и биохимия культурных растений .- 2004.- 36.- С. 511-519.
2. Возняковская Ю. М. Микрофлора растений и урожай.- Л.: Колос.- 1969.- 240 с.
3. Илялетдинов А. Н. Биологическая мобилизация минеральных соединений.- Алма-Ата: Наука.- 1966.- 332 с.
4. Исаева Е. В., Шестопал З. А. Атлас болезней плодовых и ягодных культур.- К.: Урожай.- 1991.- 144 с.
5. Куркаев Т. В., Ерощкина С. М., Пономарев А. А. Сельскохозяйственный анализ и основы биохимии растений.- М.: Колос.- 1977.- 240 с.
6. Лебедев С. И. Физиология растений.- М.: Колос.- 1982.- 463 с.
7. Микроэлементы/ под ред. М.В. Катыльмова. - М.: ИЛ.- 1962.- 511с.
8. Растения в экстремальных условиях минерального питания : Эколого-физиологические исследования/ под ред. М.Я.Школьника, Н.В.Алексеевой-Поповой.- Л.: Наука.- 1983.- 176 с.
9. Слухай С. И. Водный режим и минеральное питание кукурузы.- К.: Наук.думка.- 1974.-246с.
10. Таширев А. Б. Взаимодействие микроорганизмов с металлами// Мікробіол. журн.- 1995.- 57.- №2.- С. 95-104.
11. Таширев А. Б. Теоретические аспекты взаимодействия микроорганизмов с металлами. Микробная аккумуляция металлов, обусловленная их стереохимической аналогией с макроэлементами// Мікробіол. журн.- 1994.- 56.- №6.- С. 89-100.
12. Уоллес А. Поглощение растениями питательных веществ из растворов.- М.: Колос.- 1965.- 280 с.
13. Физиологическая роль и практическое применение микроэлементов.-Рига: Зинатне.- 1976.- 200 с.
14. Химические элементы и аминокислоты в жизни растений, животных и человека/ под ред. П. А. Власюка.- К.: Наукова думка.- 1979.- 280 с.
15. Чернавина И. А. Физиология и биохимия микроэлементов/ под ред. Б.А.Рубина.- М.: Высш. шк.- 1970.- 310 с.
16. Шевченко О. В., Будзанівська І. Г., Патика В. П. та ін. Вплив важких металів на перебіг вірусних інфекцій рослин.- К.: Фітоцентр.- 2003.- 224 с.
17. Ashwal L.D. Anorthosites. Springer-Verlag, 1993.- 296 p.
18. Burd G. I., Dixon D. G., Glick B. R. Plant growth-promoting bacteria that decrease heavy metal toxicity in plants// Can. J. Microbiol.- 2000.- 46, N 3.- P. 237-245.
19. Faisal M., Hasnain S. Bacterial Cr(VI) reduction concurrently improves sunflower (*Helianthus Annuus* L.) growth// Biotechnol Lett.- 2005.- 27, N 13.- P. 943-947.
20. Giza K., Bala H. Pitting corrosion of  $ZrNi_{5-x}Co_x$  alloys in alkaline solution// Materials Chemistry and Physics.- 2004.- 83, N1.- P. 120-123.
21. Groudev S. N. Biobeneficiation of mineral raw materials // Minerals and Metallurgical Processing.- 1999.- 16, N 4.- P. 19-28.
22. King E., Ward M. K., Raney D. E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein// J. Lab. Clin. Med.- 1954.- 44.- P. 301-307.
23. Kozyrovska N. O., Korniiichuk O. S., Voznyuk, T.M., et al. Microbial community in a precursory scenario of growing *Tagetes patula* L. in a lunar greenhouse// Космічна наука і технологія .- 2004.- 10, N5/6.- P. 221-225 .
24. Kozyrovska N. O., Korniiichuk O. S., Voznyuk T. M., et al. Growing pioneer plants for a lunar base// Adv. Space Res.- 2006.-37.-P. 93-99.
25. Miller J. H. Experiments in molecular genetics// Cold Spring Harbor Laboratory.- 1972.- 432 p.
26. Natarajan K. A., Modak J. M., Anand P. Some microbiological aspects of bauxite mineralization and beneficiation. // Minerals&Metallurgical Processing.- 1997.- 14.- P. 47-53.
27. Negrutska V., N. Kozyrovska. Ecologically-friendly crop production with microbial inoculants. I. The Dual, technology for inoculant production// In: Int. Conf. Natural Ecosystems of the Carpathian Mountains Under Conditions of Intensive Anthropogenic Impact, Uzhhorod, Ukraine.- 2001, P. 76-79.
28. Rajkumar M., Nagendran R., Lee K. J., Lee W. H., Kim S. Z. Influence of plant growth promoting bacteria and Cr(6+) on the growth of Indian mustard// Chemosphere.- 2006.-62(5).-P.741-748.
29. Stoppel R.-D., Schlegel H. D. Nickel-resistant bacteria from anthropogenically nickel-polluted and naturally nickel-percolated ecosystems// Appl. Environ. Microbiol.- 1995.- 20, N 61.- P. 2276-2285.
30. Styriakova I., Styriak I., Galko I. et al. The release of iron-bearing minerals and dissolution of feldspars by heterotrophic bacteria of *Bacillus* species// Ceramics-silikaty.- 2003.- 47.- P. 20-26.
31. Trajanovska S., Britz M. L., Bhawe M. Detection of heavy metal ion resistance genes in gram-positive and gram-negative bacteria isolated from a lead-contaminated site// Biodegradation.- 1997.- 8.- P. 113-124.
32. Vivas A., Biro B., Ruiz-Lozano J.M. et al. Two bacterial strains isolated from a Zn-polluted soil enhance plant growth and mycorrhizal efficiency under Zn-toxicity// Chemosphere.- 2006.-62, N 9.- P.1523-1533.

Отримано: 20 січня 2007 р.

Прийнято до друку: 1 лютого 2007 р.