

**Бражникова Е.В.<sup>1</sup>, Мукашева Т.Д.<sup>2</sup>,  
Игнатова Л.В.<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>e-mail: PoLB\_4@mail.ru, <sup>2</sup>e-mail: Togzhan.Mukasheva@kaznu.kz,

<sup>3</sup>e-mail: Lyudmila.Ignatova@kaznu.kz

Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы

## **СКРИНИНГ ШТАММОВ МИКРОМИЦЕТОВ, ПЕРСПЕКТИВНЫХ ДЛЯ СТИМУЛЯЦИИ РОСТА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР**

Одним из актуальных направлений развития интенсивного земледелия является разработка микробных биотехнологий, способствующих экологизации сельскохозяйственного производства. Микроорганизмы способны стимулировать рост и развитие растений с помощью различных прямых и опосредованных механизмов. Интерес к таким микроорганизмам связан с возможностью их применения для повышения урожайности агрокультур, улучшения качества сельскохозяйственной продукции, восстановления плодородия почв и т.д. В настоящей работе изучены биотехнологически ценные свойства 848 штаммов микромицетов (653 изолята мицелиальных грибов и 195 дрожжей), выделенных из агроценозов зерновых, кормовых и масличных культур Казахстана. Выявлены штаммы, способные продуцировать фитогормоны ауксины и гидролитические ферменты, обладающие способностью к фосфат-мобилизации, проявляющие целлюлозолитическую и антагонистическую активности, а также устойчивость к тяжелым металлам. В результате проведенного скрининга отобрано 44 штамма, продемонстрировавших наибольшую активность и обладающих сразу несколькими ценными свойствами. Предпосевная обработка семян данными штаммами (в 35 случаях из 44) привела к стимулирующему эффекту, выражающемуся в повышении всхожести семян и увеличении морфометрических параметров 14-дневных проростков ячменя. В результате было отобрано 35 штаммов для дальнейшего детального исследования их свойств и возможности применения для стимуляции роста сельскохозяйственных культур.

**Ключевые слова:** микромицеты, ростстимулирующая активность, фитогормоны, фосфат-мобилизация, антагонизм.

Brazhnikova Y.V.<sup>1</sup>, Mukasheva T.D.<sup>2</sup>, Ignatova L.V.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>e-mail: PoLB\_4@mail.ru, <sup>2</sup>e-mail: Togzhan.Mukasheva@kaznu.kz,

<sup>3</sup>e-mail: Lyudmila.Ignatova@kaznu.kz

al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty

### **Screening of micromycete strains that are promising for crop growth promotion**

One of the current trends in the development of sustainable agriculture is the microbial biotechnology, contributing to the greening of agricultural production. Microorganisms are able to promote the growth and development of plants through various direct and indirect mechanisms. The interest in such microorganisms is associated with the possibility of using them to increase the yield of agricultural crops, improve the quality of agricultural products, restore soil fertility, etc. In the present study we examined the biotechnologically valuable properties of 848 micromycete strains (653 filamentous fungi and 195 yeasts) isolated from the agroecosystems of grain, forage and oilseeds of Kazakhstan. The strains capable of producing phytohormones auxins and hydrolytic enzymes, the isolates with phosphate-mobilizing ability, cellulolytic and antagonistic activities, as well as tolerant to heavy metals, were identified. As a result of the screening, 44 strains that demonstrated the highest activity and possess several valuable properties were selected. Seed pre-treatment with these strains (in 35 cases out of 45) led to the promoting effect expressed in enhancing seed germination and increasing morphometric parameters of 14-day-old barley seedlings. As a result, 35 strains were selected for further detailed study of their properties and the possibility of application them for crop growth promotion.

**Key words:** micromycetes, plant growth promoting activity, phytohormones, phosphate-mobilization, antagonism.

Бражникова Е.В.<sup>1</sup>, Мукашева Т.Д.<sup>2</sup>, Игнатова Л.В.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>e-mail: PoLB\_4@mail.ru, <sup>2</sup>e-mail: Togzhan.Mukasheva@kaznu.kz,

<sup>3</sup>e-mail: Lyudmila.Ignatova@kaznu.kz

әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ.

### Ауыл шаруашылығы дақылдарының өсуін ынталандыру үшін перспективалы микромицеттер штамдарына скрининг жүргізу

Қарқынды егін шаруашылығын дамытудың өзекті бағыттарының бірі ауыл шаруашылық өндірісін экологияландыруға ықпал ететін микробтық биотехнологияларды әзірлеу болып табылады. Микроорганизмдер өсімдіктердің өсуі мен дамуын әртүрлі тікелей және жанама тетіктердің көмегімен ынталандыруға қабілетті. Мұндай микроорганизмдерге деген қызығушылық оларды агрокультураның өнімділігін арттыру, ауыл шаруашылығы өнімдерінің сапасын жақсарту, топырақтың құнарлылығын және т. б. қалпына келтіру үшін қолдану мүмкіндігімен байланысты. Осы жұмыста Қазақстанның дәнді, жем-шөп және майлы дақылдарының агроценоздарынан бөлінген 848 микромицет штамдарының (653 мицелиалды саңырауқұлақтардың және 195 ашытқылардың изоляттары) биотехнологиялық құнды қасиеттері зерттелінді. Бөлініп алынған штамдар ауксин фитогормондары мен гидролитикалық ферменттер өндіруге, фосфат-мобилизациялауға қабілетті, сондай-ақ целлюлолитикалық және антагонистік белсенділіктері мен ауыр металдарға төзімді екенін көрсетті. Жүргізілген скринингтің нәтижесінде аса жоғары белсенділікті көрсеткен және бірнеше құнды қасиеттерге ие болған 44 штамм іріктелініп алынды. Осы штамдармен тұқымдарды себу алдында өңдеу (45-тен 35 жағдайда) тұқымдардың өнгіштігін арттыруда және 14 күндік арпа өскіндерінің морфометриялық параметрлері артуда. Нәтижесінде ауыл шаруашылығы дақылдарының өсуін ынталандыру үшін олардың қасиеттері мен қолдану мүмкіндіктерін әрі қарай егжей-тегжейлі зерттеу үшін 35 штамм алынды.

**Түйін сөздер:** микромицеттер, өсуді ынталандыратын белсенділік, фитогормондар, фосфат-мобилизация, антагонизм.

## Введение

Всё большее внимание исследователей в последнее время привлекает способность ряда микроорганизмов стимулировать рост растений. Интерес к таким микроорганизмам связан главным образом с возможностью их применения для решения одновременно несколько задач: повышение урожайности агрокультур, улучшение качества сельскохозяйственной продукции, защита растений от болезней и вредителей и т.д.. Применение таких микроорганизмов представляется привлекательной альтернативой химическим удобрениям, позволяющей уменьшить загрязнение окружающей среды [1-4].

Вступая в сложные ассоциативные и симбиотические взаимоотношения с растениями, данные микроорганизмы способны обеспечить целый ряд положительных эффектов, основными из которых являются:

– выработка фитогормонов, которые способствуют ускорению роста корневой системы, а также регулируют развитие растений [7,8];

– повышение доступности для растений элементов питания (в том числе, доступности воды) и увеличение коэффициента использования питательных веществ из удобрений и почвы [9-13];

– повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям внешней среды (недо-

статок влаги, высокие температуры, загрязнение почв и др.) [14-16];

– ограничение (биоконтроль) роста фитопатогенной микрофлоры с помощью таких механизмов, как выделение антибиотических соединений, растворение гиф патогенных грибов с помощью гидролитических ферментов, конкуренция за места заселения на корнях, перехват питательных веществ и др. [17-19];

– подавление у растений стрессовых реакций и индукция системного иммунитета [20, 21].

Использование биопрепаратов на основе микроорганизмов как для стимуляции роста растений, так и для защиты растений от неблагоприятных факторов является одним из приоритетных направлений в биотехнологии и защите окружающей среды [1-4]. В настоящее время исследования направлены на получение многокомпонентных биопрепаратов широкого спектра действия. Их сущность заключается в селекции микроорганизмов, обладающих комплексом положительных свойств; выяснении механизмов положительного действия; изучении их колонизирующей и конкурентной способности, влияния на резидентную микрофлору ризосферы и ризопланы растений; оценке технологичности и эффективности.

Целью настоящего исследования явился скрининг штаммов и отбор наиболее активных

изолятов, обладающих биотехнологически ценными свойствами, для дальнейшего их применения для стимуляции роста сельскохозяйственных культур.

### Материалы и методы

Материалом исследования служили 848 штаммов микромицетов (653 изолята мицелиальных грибов и 195 дрожжей), выделенных из агроценозов зерновых, кормовых и масличных культур Казахстана.

Для определения способности микромицетов продуцировать фитогормоны ауксины штаммы культивировали в жидкой питательной среде Сабуро с L-Трп (в концентрации 1000 мг/л) в качестве предшественника. Наличие ауксинов в культуральной жидкости выявляли с помощью высокоспецифичной качественной реакции Сальковского на индольные вещества. К 1мл супернатанта (фильтрата) добавляли 1мл реагента Сальковского, выдерживали в течение 30 мин и отмечали изменение окраски [22].

Фосфат-мобилизующую активность выявляли по способности штаммов расти на плотной питательной среде Пиковской, содержащей труднорастворимые фосфаты кальция в виде  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  и формировать зоны гало (зоны просветления) вокруг колоний. Способность к фосфат-мобилизации оценивали путем определения индекса солубилизации (ИС), который вычисляли по отношению диаметра зоны просветления к диаметру колонии [23].

Для определения целлюлолитической активности микромицетов использовали экспресс-метод, основанный на формировании комплексов полисахарида с хромогенным красителем. Производили посев культур на поверхность агаризованной среды с добавлением натриевой соли карбоксиметилцеллюлозы (Na-КМЦ) в качестве единственного источника углерода. Способность штаммов к гидролизу целлюлозы оценивали по наличию и величине зоны просветления вокруг колоний после прокрашивания чашек 0,1% красителем конго красным [24].

Свойство микромицетов аккумулировать тяжелые металлы определяли по способности штаммов расти на плотной питательной среде Сабуро с добавлением тяжелых металлов (цинк, кадмий, свинец) в концентрации 1 мМ. Устойчивость к тяжелым металлам оценивали путем вычисления индекса толерантности (ИТ) по отношению диаметра колонии в опыте и контроле [25].

Антагонистическая активность штаммов была исследована методом агаровых блоков в отношении фитопатогенных грибов *Fusarium solani*, *Phytophthora infestans* и *Alternaria alternata*. Способность к антагонизму оценивали путем измерения зоны подавления роста фитопатогенов [26].

Для изучения протеазной активности использовали среду «молочный агар» следующего состава: 500 мл обезжиренного молока, 500 мл воды, 20 г агара. Штаммы изучаемых микромицетов засеивали уколом на поверхность среды. Продолжительность культивирования составляла 7 сут. Гидролиз казеина обнаруживали по зоне просветления среды вокруг выросшей культуры микроорганизма [27].

Для изучения амилазной активности использовали среду с крахмалом следующего состава (г/л): пептон 10,0;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  5,0; крахмал 2,0; агар 15,0. Штаммы изучаемых микромицетов засеивали уколом на поверхность среды, посеивали инкубировали 7 сут. Для проявления зон растворения крахмала чашки после инкубации заливали 10 мл раствора Люголя. Среда, содержащая крахмал, окрашивалась в синий цвет. При наличии амилазной активности у штаммов зоны вокруг колоний окрашивались либо в красно-бурый цвет – гидролиз дошел до стадии декстринов, либо оставались бесцветными – гидролиз прошел до стадии образования сахара. Зону гидролиза крахмала измеряли в мм от края колонии до границы светлой зоны [28].

Для изучения липазной активности использовали среду следующего состава (г/л): пептон 10,0;  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  0,5;  $\text{MgSO}_4$  0,5;  $\text{FeSO}_4$  0,1;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  1,0; Бромтимоловый синий 0,05% 10,0; агар 15,0. Среду разливали по чашкам Петри, после застывания на поверхность среды наносили 100 мкл стерильного подсолнечного масла и равномерно распределяли шпателем. Штаммы исследуемых микромицетов засеивали уколом на поверхность среды, посеивали инкубировали 7 сут. По изменению окраски индикатора от синего до желтого, свидетельствующей о гидролизе жиров с образованием жирных кислот, судили о наличии липазной активности у штаммов [28].

Для изучения влияния штаммов мицелиальных грибов и дрожжей на рост растений проводили модельные эксперименты в лабораторных условиях на растениях ярового ячменя (*Hordeum vulgare*) сорта *Байшешек*. Штаммы выращивали в жидкой питательной среде Сабуро при 25°C в течение 7 сут, после чего отделяли биомассу путем фильтрования (для грибов) или центрифуги-

рования (для дрожжей). Полученный фильтрат (супернатант) использовали для предпосевной обработки семян путем их замачивания на 6 ч. В качестве контроля использовали семена, замоченные в водопроводной воде. Семена проращивали в сосудах с почвой в течение 14 суток, после чего оценивали влияние штамма, учитывая всхожесть семян, длину и биомассу стеблей и корней двухнедельных проростков.

### Результаты исследований и обсуждение

Одним из важнейших свойств микроорганизмов, стимулирующих рост и развитие растений является продуцирование ими фитогормонов таких, как: ауксины, гиббереллины и цитокинины [7,8]. Многие микроорганизмы выделяют ауксины в ризосферную зону растений, способ-

ствуя увеличению площади поверхности корня и количества корневых волосков, а также индуцируя рост растений путем растяжения клеток [29]. Результаты исследований по определению ауксин-синтезирующей способности у 848 штаммов микромицетов в качественной реакции Сальковского с разделением по интенсивности окрашивания культуральной жидкости демонстрируют неоднородность распределения этого признака среди исследуемых культур. Наибольшее количество ауксин-положительных штаммов обнаружено среди дрожжевых изолятов (39,5% от общего числа дрожжевых культур). Мицелиальные грибы в значительно меньшей степени проявили способность продуцировать данный фитогормон (6,7% от общего числа грибных штаммов). Соответствующие данные представлены на рисунке 1.

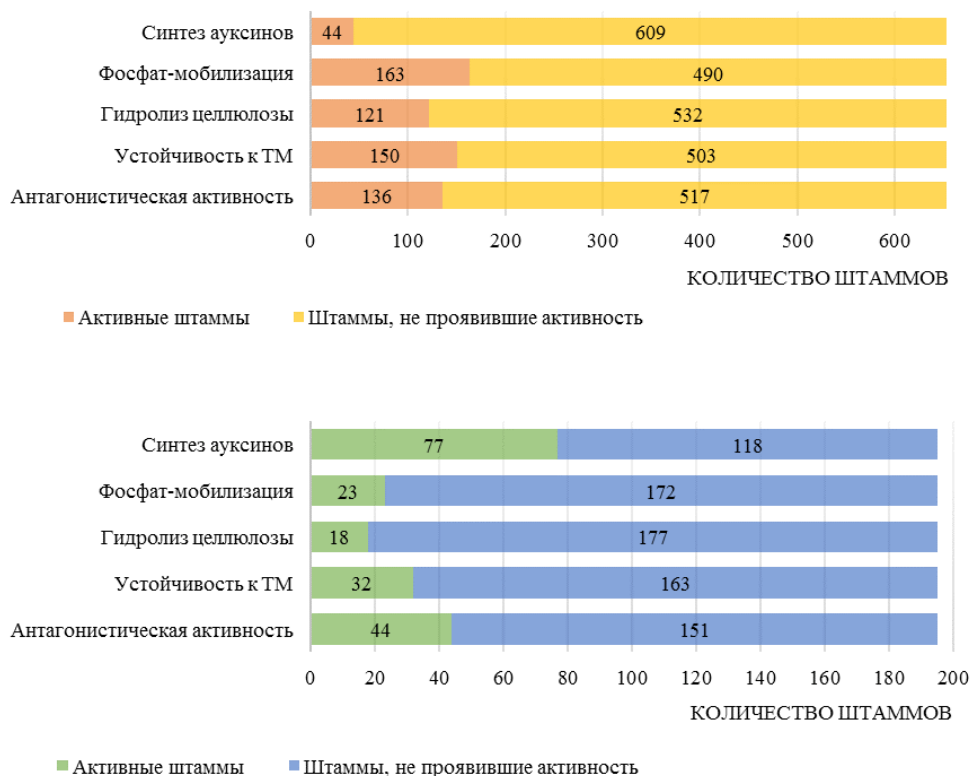


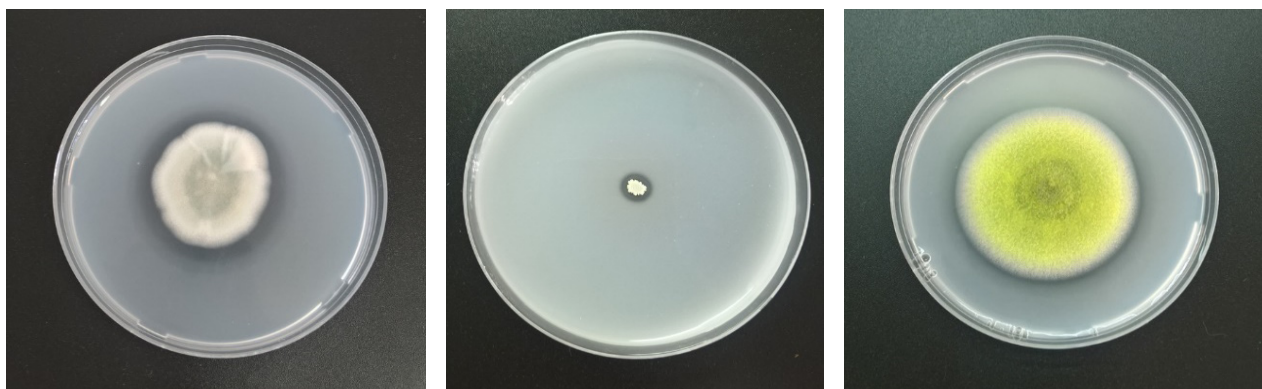
Рисунок 1 – Количество штаммов микромицетов с биотехнологически ценными свойствами. А – мицелиальные грибы, Б – дрожжи

Микроорганизмы могут стимулировать рост и развитие растений за счет повышения доступности элементов питания [9, 10]. Поскольку биодоступность содержащегося в почве фос-

фора весьма ограничена ввиду нахождения его в труднорастворимых формах, для улучшения фосфорного питания растений применяются микроорганизмы, способные мобилизовать и

переводить нерастворимые соединения фосфора почвы в доступную для растений форму [11-13]. При росте культур микромицетов на плотной питательной среде Пиковской, содержащей труднорастворимый фосфат в виде  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , наблюдалось формирование зон просветления вокруг колоний на изначально мутной среде, что свидетельствовало о наличии фосфат-мобилизу-

ющей активности у штаммов (рисунок 2). Из 653 исследованных грибных изолятов данная активность была характерна для 24,9 % (рисунок 1). Дрожжи в меньшей степени продемонстрировали способность к мобилизации труднорастворимых фосфатов. Индекс солубилизации варьировали в диапазоне от 1,05 до 1,54 в зависимости от штамма.



*Aspergillus sp.* T17 *Cryptococcus sp.* K3 *Penicillium sp.* AC 14

**Рисунок 2** – Гало зоны вокруг колоний штаммов, обладающих фосфат-мобилизующей активностью

Одним из опосредованных механизмов стимуляции роста и развития растений с помощью микроорганизмов является их влияние на почвенное плодородие, которое в значительной мере зависит от запасов органических соединений и процессов их разложения. Целлюлоза составляет до 60% сухой массы органического вещества, в следствие этого микроорганизмам, обладающим целлюлозолитической активностью, принадлежит важная роль в формировании главного свойства почвы плодородия [30, 31]. При проведении скрининга на наличие целлюлозолитической активности 139 культур из 848 изученных продемонстрировали способность к деградации целлюлозосодержащего субстрата при культивировании на среде с Na-КМЦ в качестве единственного источника углерода (рисунок 1). Целлюлозолитическая активность в большей степени была характерна для штаммов мицелиальных грибов, размер гало зон у которых достигал 23,3 мм, в то время как у дрожжей данный показатель не превышал 7,3 мм.

К комплексу положительных эффектов, оказываемых PGPF на растения, принадлежит их способность защищать растения от неблагоприятных биотических и абиотических факторов окружающей среды [1,2, 14-16].

Тяжелые металлы (ТМ) являются сильным абиотическим стресс-фактором для растений, приводят к задержке их роста и развития, а в определенных случаях и к гибели. Многие микроорганизмы, проявляющие устойчивость к ТМ, участвуют в процессах их трансформации, биосорбции и биоаккумуляции [16, 32]. При культивировании штаммов микромицетов на плотных питательных средах с добавлением тяжелых металлов (цинк, кадмий, свинец) в концентрации 1 мМ выявлено, что 23% мицелиальных грибов и 16,4% дрожжевых культур обладают устойчивостью к исследуемым металлам (рисунок 1). Индекс толерантности варьировал в диапазоне от 0,27 до 1,12. Ряд изолятов продемонстрировал устойчивость одновременно к нескольким тяжелым металлам (рисунок 3).

Среди неблагоприятных факторов биотической природы ключевое значение имеет фитопатогенная микрофлора. Уровень развития фитопатогенных грибов в почве и на семенном материале в последнее время достиг критического значения. Уровень потерь урожая вследствие поражения сельскохозяйственных растений фитопатогенными микроорганизмами постоянно растет [17, 33]. В связи с этим следующим критерием скрининга стала способность штам-

мов подавлять рост и развитие фитопатогенной микрофлоры. Исследование антагонистической активности у 848 изолятов микромицетов по отношению к *Fusarium solani*, *Phytophthora infestans* и *Alternaria alternata* позволило установить, что доля штаммов, способных подавлять развитие фитопатогенных грибов, довольно высока и со-

ставляет около 21,2% от общего числа микромицетов (рисунок 1). Кроме того, установлено, что 11,5% всех выделенных штаммов в той или иной степени подавляли развитие сразу нескольких фитопатогенов. Зона подавления роста варьировала в диапазоне от  $3,1 \pm 0,1$  до  $22,4 \pm 0,7$  мм в зависимости от штамма.



Контроль  $Zn^{2+}$   $Cd^{2+}$   $Pb^{2+}$

**Рисунок 3** – Рост штамма *Beauveria* sp. T7 на средах с добавлением тяжелых металлов в концентрации 1 мМ

Одним из механизмов, обеспечивающим биоконтроль фитопатогенной микрофлоры штаммами микромицетов, является синтез гидролитических ферментов, таких как протеазы, амилазы, липазы, хитиназы и др., которые могут лизировать клетки грибных фитопатогенов [17-19]. При проведении скрининга на способность микромицетов к синтезу гидролитических фер-

ментов наличие протеаз выявлено у 16,9% исследуемых штаммов, амилаз – 24,4%, липаз – у 13,4% культур (таблица 1). Следует отметить, что некоторые штаммы характеризовались комплексной активностью – продуцировали сразу несколько ферментов, в то время как ряд изолятов имел четко выраженную способность к синтезу только определенного фермента.

**Таблица 1** – Штаммы, обладающие способностью синтезировать гидролитические ферменты

	Общее количество штаммов	Количество штаммов, продуцирующих гидролитические ферменты		
		Протеаза	Амилаза	Липаза
Мицелиальные грибы	653	129	177	97
Дрожжи	195	14	31	17
Всего	848	143	207	114

В результате проведенного скрининга из 848 изолятов почвенных и эндофитных микромицетов было отобрано 44 штамма, проявивших наибольшую активность и обладающих сразу несколькими биотехнологически ценными свойствами. Данные штаммы были использованы для проведения модельных экспериментов по изучению их влияния на рост растений.

В ряде случаев предпосевная обработка семян филтратом отобранных грибных культур

и супернатантами дрожжей не привела к стимулирующему эффекту: длина и масса проростков не превышала данные показатели в контрольном варианте с водой. Однако у 35 штаммов была выявлена ростстимулирующая способность, о чем свидетельствовали достоверные отличия по сравнению с контролем по таким морфометрическим показателям как длина и сырая масса стебля и корня. Отмечено увеличение данных параметров в 1,2 -1,5 раза в зависимости

от штамма. Количество проросших семян в вариантах с обработкой штаммами достигало 99%, в то время как в контроле данный показатель составил 95%. Следует отметить, что в некоторых случаях прорастание семян начиналось раньше по сравнению с контрольным вариантом.

### Заключение

В настоящей работе были изучены биотехнологически ценные свойства 848 штаммов микромицетов (653 изолята мицелиальных грибов и 195 дрожжей), выделенных из агроценозов зерновых, кормовых и масличных культур Казахстана. Выявлены штаммы, способные продуцировать фитогормоны ауксины и гидролитические ферменты (амилазы, протеазы, липазы),

обладающие способностью к фосфат-мобилизации, проявляющие целлюлозолитическую и антагонистическую активности, а также устойчивость к тяжелым металлам (цинк, кадмий, свинец). В результате проведенного скрининга было отобрано 44 штамма, продемонстрировавших наибольшую активность и обладающих сразу несколькими ценными свойствами. Предпосевная обработка семян данными штаммами (в 35 случаях из 44) привела к стимулирующему эффекту, выражающемуся в повышении всхожести и увеличении морфометрических параметров 14-дневных проростков ячменя. В результате было отобрано 35 штаммов для дальнейшего детального исследования их свойств и возможности применения для стимуляции роста сельскохозяйственных культур.

### References

- 1 Pérez-Montaño F., Alías-Villegas C., Bellogín R.A., del Cerro P., Espuny M.R. (2014) Plant growth promotion in cereal and leguminous agricultural important plants: from microorganism capacities to crop production. *Microbiol Res.*, vol.169 (5-6), pp. 325-36.
- 2 Dixon G.R., Tilston E.L. *Soil microbiology and sustainable crop production*. Netherlands: Springer; 2010.
- 3 Kim Y.C., Leveau J., McSpadden Gardener B.B., Pierson E.A. (2011) The multifactorial basis for plant health promotion by plant-associated bacteria. *Appl Environ Microbiol.*, vol. 77(5), pp. 1548–55.
- 4 Vessey J.K. (2003) Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil*, vol. 255, pp.571–86.
- 5 Martínez-Viveros O., Jorquera M.A., Crowley D.E., Gajardo G., Mora M.L. (2010) Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria. *J. Soil Sci Plant Nutr.*, vol. 10(3), pp. 293–319.
- 6 Vessey J.K. (2003) Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil*, vol. 255, pp. 571–86.
- 7 Spaepen S. (2015) Plant Hormones Produced by Microbes. In: Lugtenberg B. (eds) *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer, Cham
- 8 Shi T.Q., Peng H., Zeng S.Y., Ji R.Y., Shi K., Huang H., Ji X.J. (2017) Microbial production of plant hormones: Opportunities and challenges. *Bioengineered.*, vol. 8(2), pp. 124–128
- 9 Adesemoye A., Torbert H., Klopper, J. (2008). Enhanced plant nutrient use efficiency with PGPR and AMF in an integrated nutrient management system. *Can. J. Microbiol.*, vol. 54, pp. 876–86.
- 10 Richardson A.E., Barea J.M., McNeill A.M., Prigent-Combaret C. (2009) Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms. *Plant Soil*, vol. 321, pp. 305–339.
- 11 Budania K., Yadav J. (2014) Effects of PGPR blended biochar and different levels of phosphorus on yield and nutrient uptake by chickpea. *Ann. Agric. Bio Res.*, vol. 19, pp. 408–412.
- 12 Satyavir S.S., Phour M., Choudhary S.R., Chaudhary D. (2014) Phosphorus cycling prospects of using rhizosphere microorganisms for improving phosphorus nutrition of plants. *Geomicrobiol. Biogeochem.*, vol. 39, pp.199-237
- 13 Johri A.K., Oelmüller R., Dua M., Yadav V., Kumar M., Tuteja, N., et.al. (2015) Fungal association and utilization of phosphate by plants: success, limitations, and future prospects. *Frontiers in microbiology*, vol. 6, pp. 984.
- 14 Meena K.K., Sorty A.M., Bitla U.M., Choudhary K., Gupta P., Pareek, A. et.al. (2017) Abiotic Stress Responses and Microbe-Mediated Mitigation in Plants: The Omics Strategies. *Frontiers in plant science*, vol. 8, pp. 172.
- 15 Enebe M.C., Babalola O.O. (2019) The impact of microbes in the orchestration of plants' resistance to biotic stress: a disease management approach. *Appl Microbiol Biotechnol.*, vol. 103, pp. 9.
- 16 Rajkumar M, Sandhya S, Prasad M.NV, Freitas H. (2012) Perspectives of plant-associated microbes in heavy metal phytoremediation. *Biotechnol Adv*, vol. 30, pp.1562–1574
- 17 Compant S, Duffy B, Nowak J, Clément C. (2005) Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Appl Environ Microbiol.*, vol. 71(9), pp. 4951–9.
- 18 Narayanasamy P. (2013) Mechanisms of Action of Fungal Biological Control Agents. In: *Biological Management of Diseases of Crops*. Progress in Biological Control, vol 15. Springer, Dordrecht
- 19 Whipps J.M. (2001) Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J Exp Bot.*, vol.52, pp.487- 511.
- 20 Choudhary D.K., Prakash A., Johri, B.N. (2008). Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. *Indian journal of microbiology*, vol. 47(4), pp. 289–297.

- 21 Pieterse C.M., Zamioudis C., Berendsen R.L., Weller D.M., Van Wees S.C., Bakker P.A. (2014) Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annu Rev Phytopathol.*, vol. 52, pp. 347-75.
- 22 Glickmann E., Dessaux Y. (1995) A critical examination of the specificity of the Salkowski reagent for indolic compounds produced by phytopathogenic bacteria. *Applied and environmental microbiology*, vol. 61(2), pp. 793–796.
- 23 Jayadi M., Baharuddin, Ibrahim B. (2013) In vitro selection of rock phosphate solubility by microorganism from Ultisols in South Sulawesi, Indonesia. *American Journal of Agriculture and Forestry*, vol. 1(4), pp. 68-73
- 24 Yoon J.H., Park J.E., Suh D.Y., Hong S.B., Ko S.J., Kim S.H. (2007) Comparison of dyes for easy detection of extracellular cellulases in fungi. *Mycobiology*, vol. 35(1), pp. 21–24
- 25 Oladipo O.G., Awotoye O.O., Olayinka A., Bezuidenhout C.C., Maboeta M.S. (2018) Heavy metal tolerance traits of filamentous fungi isolated from gold and gemstone mining sites. *Braz J Microbiol.*, vol. 49(1), pp. 29-37.
- 26 Collins C., Grange J., Lyne P. *Microbiological Methods*. – 8th Edition. – London: Hodder Arnold, 2004. – 480 p.
- 27 Ariffin Z.Z., Ahmad M.S., Pepi R., Noor Z.M. (2016) Proteolytic fungi from virgin forest. *Jurnal Teknologi*, vol. 78(6-7), pp. 37-41
- 28 Saryono, Piska F, Sari N., Pratiwi N.W., Ardhi A. (2018) Morphological identification and hydrolytic enzyme producing abilities of fungi associated with wilting banana plants (*Musa sp.*). *Res J Chem Environ.*, pp. 79-86.
- 29 Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. (2007) Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiol.*, vol. 31, pp. 425–48.
- 30 Schulz S., Brankatschk R., Dumig A., Kogel-Knabner I., Schloter M., Zeyer J. (2013) The role of microorganisms at different stages of ecosystem development for soil formation. *Biogeosciences*, vol.10, pp. 3983–9
- 31 Khalid M., Yang W.J., Kishwar N., Rajput Z. I., Arijo, A. G. (2006). Study of cellulolytic soil fungi and two nova species and new medium. *Journal of Zhejiang University. Science. B*, vol. 7(6), pp. 459–466.
- 32 Gadd, G.M. (1992) Metals and microorganisms: A problem of definition. *FEMS Microbiol Lett.*, vol.100 (1-3), pp. 197-204.
- 33 Savary S., Ficke A., Aubertot J., Hollier C. (2012). Crop losses due to diseases and their implications for global food production losses and food security. *Food Security*, vol. 4(4), pp. 519-537.