



УДК: 579.6:631.8:633.1; 60.604

БАКТЕРІАЛЬНІ ЕНДОФІТИ ПШЕНИЦІ ТА ЇХНЯ РОЛЬ У ПОКРАЩЕННІ МІКРОЕЛЕМЕНТНОГО СКЛАДУ ЗЕРНА

О. О. Макар , Н. Д. Романюк 

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

Makar, O. O., & Romanyuk, N. D. (2022). Endophytic bacteria of wheat and the potential to improve microelement composition of grain. *Studia Biologica*, 16(3): 101–128. doi:10.30970/sbi.1603.692

У сталому сільському господарстві значно частіше застосовуватимуться мікробіологічні препарати, особливо ріст-стимулювальні бактерії (*plant growth promoting bacteria*, PGPB), які здатні доповнити фенотипову пластичність і адаптаційну здатність рослин; стимулювати ріст і розвиток, підвищувати стійкість до стресів.

Ендофітні PGPB розглядають як перспективні елементи технологій ефективного засвоєння мінеральних елементів та стимулювання росту і врожайності пшениці (*Triticum* spp.). Бактерії-ендофіти потрапляють у рослину горизонтально, тобто з навколишнього середовища (ризосфера, філосфера), або вертикально, з насінням, від покоління до покоління. Їхні ріст-стимулювальні ефекти опосередковані синтезом та виділенням фітогормонів і вторинних метаболітів; здатністю засвоювати N₂, пригнічувати розвиток бактеріальних і/чи грибкових фітопатогенів; покращеним мінеральним живленням.

В огляді висвітлено актуальну інформацію про наявність бактеріальних ендоефітів у різних органах пшениці й подано їхню характеристику як потенційних PGPB. Наведено дані про найпоширеніші роди бактеріальних ендоефітів пшениці (*Bacillus*, *Micrococcus*, *Staphylococcus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Kosakonia* та ін.) й охарактеризовано їхню дію на рослини, зокрема, їхній вплив на поглинання важливих для рослин і людини мікроелементів Заліза (Fe), Цинку (Zn), стійкість до стресових чинників, ріст. Відзначено наявність сортових відмінностей у видовому складі мікробіому пшениці. Зростання ефективності поглинання та засвоєння мікроелементів за участю ендоефітних бактерій пов'язують зі змінами ендегенного вмісту ауксинів і етилену, виділенням органічних кислот, сидерофорів, з опосередкованим активуванням метал-транспортерів та ін. Механізми, що лежать в основі стимулювання



росту рослин, ускладнені взаємодією між окремими мікроорганізмами та мікробіомом рослини, їхніми змінами в ході онтогенезу рослини. Аналіз даних наукових публікацій засвідчує необхідність подальших досліджень видового складу та механізмів взаємодії ендоефітних PGPB з метою розробки нових стратегій покращення мінерального живлення пшениці та мікроелементної біофортифікації зерна. Це реальна та перспективна технологія майбутнього для подолання проблем прихованого голоду й забезпечення якісними харчовими продуктами населення світу: доступними ресурсами і якомога меншим негативним впливом на навколишнє середовище.

Ключові слова: бактеріальні ендоефіти, PGPB, пшениця, біофортифікація, Zn, Fe

ВСТУП

Беручи до уваги прогнозований ріст народонаселення Землі до понад 9 млрд осіб у 2050 р. і до 11 млрд у 2100 р., людству потрібно удвічі збільшити виробництво рослинної продукції (Van Der Straeten *et al.*, 2017; Unated Nations, 2015). Проте одночасно з підвищенням врожайності варто звертати увагу і на поживну цінність. На жаль, селекція сортів пшениці минулих років супроводжувалася частковим зниженням якості зерна: нижчим вмістом білків, мікроелементів і вітамінів (Saini *et al.*, 2020; Galanakis, 2021), а також поглибленням явища прихованого голоду (Melash & Mengistu, 2020; Lowe, 2021). Проблема прихованого голоду як наслідок нестачі вітамінів і мікроелементів стосується близько 2 млрд людей, тобто кожної третьої людини у світі (Ramzan *et al.*, 2020; Lowe, 2021; Jaiswal *et al.*, 2022). Особливо відзначають нестачу вітаміну А, Цинку (Zn), йоду, фолієвої кислоти і Заліза (Fe) (Jawaldeh *et al.*, 2019). Приміром, від дефіциту Zn і Fe страждає більше половини населення світу, здебільшого країн, що розвиваються; саме у їхньому харчовому раціоні переважають зернові – пшениця, рис, кукурудза (Ramzan *et al.*, 2020; Sun *et al.*, 2021; Jaiswal *et al.*, 2022). Як один із ефективних можливих способів вирішення проблеми прихованого голоду розглядають біофортифікацію, що полягає у зміні властивостей самої рослини, а не в додатковому внесенні мікронутрієнтів у харчові продукти (White & Broadley, 2009; Gupta *et al.*, 2021; Ramzan *et al.*, 2020; Dhaliwal *et al.*, 2022; Ali & Borrill, 2020; Zou *et al.*, 2019; Jaiswal *et al.*, 2022).

У сталому сільському господарстві значно ширше застосовуватимуться мікробіологічні препарати (Singh *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2018; Rehman *et al.*, 2018). Особливої уваги надають застосуванню ріст-стимулювальних бактерій (*plant growth promoting bacteria*, PGPB) (Sun *et al.*, 2021), які здатні доповнити фенотипову пластичність і адаптаційну здатність рослин (Vasconcelos *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2020). Це реальна та перспективна технологія майбутнього для забезпечення якісними харчовими продуктами населення світу: доступними ресурсами і якомога меншим негативним впливом на навколишнє середовище.

Для низки ендоефітних PGPB експериментально показано здатність покращувати умови мінерального живлення рослин, унаслідок солюбілізування, мобілізації та полегшення переміщення необхідних мікроелементів до різних органів (Singh *et al.*, 2020; Thompson, 2020; Saldierna Guzmán *et al.*, 2021). Такі мікроорганізми можна використати для збільшення концентрації (біофортифікація) потрібних

макро- та мікроелементів у зерні пшениці (Singh & Prasanna, 2020), що входить до переліку найважливіших продуктів харчування для більш ніж половини населення світу (Lomolino *et al.*, 2017; Langridge & Reynolds, 2021; FAOSTAT, 2020).

Водночас варто пам'ятати, що ендоефітний фітомікробіом утворений групами взаємозалежних мікроорганізмів (Chouhan *et al.*, 2021; Lyu *et al.*, 2021). Саме тому необхідні дослідження різноманіття ендоефітного мікробіому різних сортів пшениці, пошук і виявлення вирашного складу бактеріальних угруповань, які надалі можна використати у технологіях біофортифікації (Singh *et al.*, 2017; Rehman *et al.*, 2018; White *et al.*, 2018; Solanki *et al.*, 2019; White *et al.*, 2019; Cherif-Silini *et al.*, 2016). Метою цього огляду є аналіз даних наукової літератури щодо складу, поширення бактеріальних ендоефітів пшениці та характеру їхньої взаємодії з рослиною з акцентом на забезпечення мікроелементами.

РОСЛИНИ, ЕНДОФІТИ Й ЕНДОМІКРОБІОМ

Між рослиною та мікроорганізмами (P-MO) можливі ендоефітні, епіфітні чи ризосферні взаємодії (Рис. 1). Термін ендоефіт уперше використав у 1886 р. Антуан де Барі для позначення мікроорганізмів (грибів, дріжджів і бактерій), які колонізують внутрішні тканини рослин (De Bary, 1884; за Woźniak *et al.*, 2019). У 1904 р. розпочато перші дослідження ендоефітів *Agrostemma githago* L., спрямовані на визначення їхньої чисельності й видового різноманіття (за Tan, Zou 2001). Після 1980-х років, у період активного ізолювання ендоефітів із багатьох видів трав'янистих рослин, хвойних і листяних дерев, завдяки розвитку нових молекулярно-генетичних методів досліджень розпочинається вивчення їхніх взаємодій із рослинами (Petriani, 1996; Carroll & Petriani, 1983). Нещодавній швидкий прогрес у високопродуктивній технології секвенування ДНК, методів геномного та метагеномного аналізів дав можливість набагато повніше досліджувати мікроорганізми ендосфери важливих сільськогосподарських культур і модельних видів рослин, відкриваючи відмінності структури мікробних угруповань, залежні від частини рослини й умов середовища, поглиблювати наше розуміння ролі рослинного мікробіому (Shahzad *et al.*, 2018). У 2021–2022 роках загальна кількість індексованих наукових публікацій за пошуком “Wheat + bacterial endophytes” у PubMed перевищила 1500 публікацій, у Scopus налічувала 1858 і 1612, відповідно, зростаючи більш як удвічі, порівняно з 2018 р. Визначення терміна ендоефіти за сторіччя зазнало уточнень. У роботі P. R. Hardoim зі співавторами (2015) ендоефітами названо організм, який має існувати всередині рослини незалежно від функцій і наслідків асоціації з нею. Згодом K. Le Cocq *et al.* (2017) і L. S. van Overbeek та K. Saikkonen (2016) ендоефітами запропонували вважати “мікроорганізми, що колонізують внутрішні тканини рослин, принаймні упродовж частини їхнього життєвого циклу, не спричиняючи симптомів захворювання”. Тепер бактеріями-ендоефітами рослин називають мікроорганізми, життєвий цикл яких частково або повністю відбувається всередині рослини. Кожен вид рослин має свій особливий ендоефітний мікробіом, який існує взаємовигідно, нейтрально або вигідно для рослини (Kushwaha *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2019).

Ендоефітні бактерії формують із рослинами різні типи взаємодій: симбіотичні, мутуалістичні, коменсалізм (Jayakumar *et al.*, 2020; Woźniak *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2017). Для повноцінного використання потенціалу таких взаємодій необхідно чітко розуміти фундаментальні механізми, що лежать у їхній основі. У разі мутуалістичних

взаємодій (Woźniak *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2017) рослина забезпечує бактерії поживними речовинами, а бактерії захищають рослину від патогенів, підвищують стресостійкість, сприяють синтезу фітогормонів і фіксації азоту, а також підвищують поглинання мінеральних речовин, стимулюють ріст і розвиток рослин (Suhandono *et al.*, 2016).

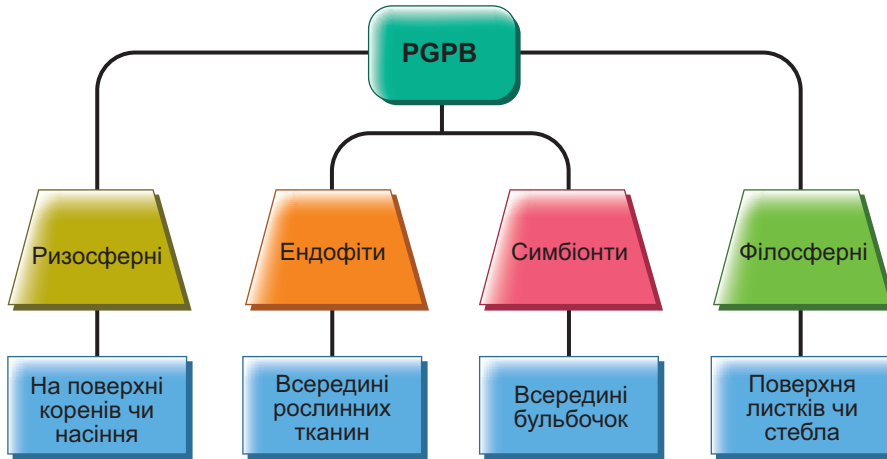


Рис. 1. Типи взаємодій між ріст-стимулювальними бактеріями (PGPB) і рослинами (Glick, 2014)

Fig. 1. Types of interaction of plant growth promoting bacteria (PGPB) with plants (Glick, 2014)

Як правило, ендofіти локалізовані у внутрішньо- та міжклітинних просторах або в судинній тканині, їх можна ізолювати як із надземної частини, так і з коренів (Santos *et al.*, 2018). Колонізаційна поведінка ендofітів залежить від багатьох чинників, зокрема, від генотипу рослини, типу рослинної тканини, біотичних і абіотичних факторів навколишнього середовища (Mengistu, 2020; Verma *et al.*, 2021).

Важливим у процесах колонізації бактеріями-ендofітами є генотип рослини та природний склад ґрунту (Bulgarelli *et al.*, 2012). Окрім того, асоціації ендofітних бактерій змінюються з віком рослини та зі зміною факторів середовища (Johnston-Monje *et al.*, 2014). Основним органом потрапляння мікроорганізмів іззовні вважають корінь, і саме для коренів властиве найвище різноманіття бактерій-ендofітів. Багато таких бактерій походять із ризосфери рослин завдяки кореневим виділенням (Edwards *et al.*, 2015; Cordovez *et al.*, 2019). Різні типи ґрунтів заселені різними угрупованнями бактерій, які стають початковим інокулятом для коренів рослин (Verma *et al.*, 2021; Cordovez *et al.*, 2019). З іншого боку, є повідомлення про відносну сталість бактеріального мікробіому різного ґрунтового походження, порівняно з істотними відмінностями мікробіому насіння різних сортів пшениці (Özkurt *et al.*, 2020). Колонізація листових поверхонь і їхніх внутрішніх тканин, як правило, утруднена дією УФ-світла, нестачею поживних речовин та води (Hardoim *et al.*, 2015).

Багато досліджень зосереджено на виділенні й ідентифікуванні ендofітних бактерій із різних органів і тканин пшениці (Žiarovská *et al.*, 2020; Kuzniar *et al.*, 2020; Ridout *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2017; Pasychnuk *et al.*, 2005). Ендofіти насіння надзвичайно цікаві для досліджень завдяки їхній здатності до вертикального пере-

несення і наявності в наступних поколіннях (Santos *et al.*, 2018; Hardoim *et al.*, 2015; Truyens *et al.*, 2015; Compant *et al.*, 2020; Özkurt *et al.*, 2020). Корисна ендоефітна спільнота передається нащадкам разом із її корисними властивостями (Ferreira *et al.*, 2008), забезпечуючи становлення і сталість бактеріального мікробіому проростків, що продемонстровано на різних культурах, таких як: рис (Kaga *et al.*, 2009), евкаліпт (Ferreira *et al.*, 2008), кукурудза (Rijavec *et al.*, 2007). Особливістю цієї групи ендоефітів є їхня здатність утворювати ендоспори, забезпечуючи таким чином захист від зміни умов усередині насіння. Асоційовані з насінням мікроорганізми також важливі для його збереження та проростання, оскільки можуть виділяти цитокиніни – фітогормони, які порушують стан спокою насіння та пригнічують мікробні інвазії (Shahzad *et al.*, 2018; Chee-Sanford *et al.*, 2006). Вважають, що ендоефіти із насінневих зародків розмножуються під час проростання у зародкових листках, далі мігруючи до стебла і генеративних органів (Shahzad *et al.*, 2018). Аналіз 16S рибосомальних РНК з'ясував ідентичність майже 30 % бактерій-ендоефітів у дорослих особин і проростків, вирощених зі стерилізованого насіння, що вказує на важливість ендоефітного мікробіому насіння для дорослої рослини (Core-Selby *et al.*, 2017).

Достовірних даних щодо бактеріальних ендоефітів зерна пшениці та справжнього вертикального перенесення їх відносно мало (Hardoim *et al.*, 2015; Compant *et al.*, 2021; Özkurt *et al.*, 2020). На прикладі ізольованих зародків *Triticum aestivum*, показано, що справжнє вертикальне перенесення відбувається не завжди: поверхнево стерильні зародки без жодного успіху інкубували з потенційними ендоефітами (Robinson *et al.*, 2016). Водночас саме ці бактерії цікаві з комерційного погляду – для створення біодобрив і біоремедіації.

Більшість виділених культивованих штамів бактерій мають ріст-стимулювальний ефект і здатні підвищувати стійкість рослин до несприятливих умов середовища (див. **Таблицю**). Вони належать до різних родів: *Achromobacter*, *Acinetobacter*, *Arthrobacter*, *Bacillus* (Sun *et al.*, 2021; Makar *et al.*, 2021; Patel *et al.*, 2021; Gerna *et al.*, 2020; Kiani *et al.*, 2021; Shah *et al.*, 2021; Minervini *et al.*, 2017; Pang *et al.*, 2022), *Chitinophaga*, *Corynebacterium*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Kocuria*, *Flavobacterium*, *Klebsiella*, *Leifsonia*, *Microbispora*, *Micrococcus*, *Micromonospora*, *Mycobacterium*, *Paenibacillus* (Žiarovská *et al.*, 2020; Kuzniar *et al.*, 2021; Patel *et al.*, 2021; Gerna *et al.*, 2020; Pastoshchuk *et al.*, 2022), *Pantoea* (Makar *et al.*, 2021; Gerna *et al.*, 2020; Soluch *et al.*, 2021; Johnston-Monje *et al.*, 2021), *Pseudomonas* (Diaz Herrera *et al.*, 2016; Patel *et al.*, 2021; Gerna *et al.*, 2020), *Roseomonas*, *Kosakonia*, *Sphingobium*, *Staphylococcus*, *Streptomyces* і *Xanthomonas* (Rana *et al.*, 2020; Žiarovská *et al.*, 2020; Verma *et al.*, 2015; Emami *et al.*, 2019) та ін.

Ендоефітні бактерії роду *Staphylococcus* часто виділяють із різних органів багатьох рослин (Jayakumar *et al.*, 2020; Haidar *et al.*, 2018; Razzaghi Komaresofla *et al.*, 2020; Makar *et al.*, 2021), однак лише нещодавно їх ідентифікували як корисні рослинні ендоефіти, PGPB. Їхній вплив на фітотікроміом, а отже, і на саму рослину може виявлятися як стимулювання росту і/чи підвищення стійкості до біотичних і абіотичних стресів (посухи, засолення тощо) (Afridi *et al.*, 2019; Jayakumar *et al.*, 2020). Використання штаму PGPB *Staphylococcus* sp., виділеного з коренів *Salicornia* sp. для інокуляції пшениці, зменшувало негативний вплив засолення та підвищувало врожайність пшениці (Razzaghi Komaresofla *et al.*, 2020). Водночас бактерії цього роду, наприклад, *S. aureus*, продукують токсини, які можуть спричинити харчову інтоксикацію людини (Doolotkeldieva, 2010).

Різноманіття культивованих бактерій-ендофітів пшениці, ізольованих із різних органів пшениці, й ефекти їхньої взаємодії з рослинами

The diversity of wheat endophytic bacteria isolated from different wheat organs and the effects of their interaction with plants

Бактерії	Рослина, орган	Властивості	Механізм взаємодії	Цитування
1	2	3	4	5
Поліпшене мінеральне живлення				
<i>Arthrobacter sulfonivorans</i> DS-68, <i>Arthrobacter</i> sp. (DS-179)	<i>Triticum aestivum</i> L.	Синтез сидерофорів і солюбілізування Zn, підвищені концентрації Fe і Zn у коренях, пагонах, насінні; нижчі концентрації фітинової кислоти в зерні, вища врожайність	Надекспресія генів <i>TaZIP3</i> і <i>TaZIP7</i> у коренях і пагонах, зміни складу екскудатів і анатомії	Singh <i>et al.</i> , 2017
<i>Bacillus subtilis</i> (DS-178), <i>Enterococcus hirae</i> (DS-163)	<i>T. aestivum</i> , інокуляція			Singh <i>et al.</i> , 2018
<i>Trichoderma asperellum</i> (T34)	–	Полепшене поглинання Fe, Cu, Mn, Zn	–	de Santiago <i>et al.</i> , 2011
<i>Bacillus alitudinis</i> (WR10)	<i>T. aestivum</i> cv. Zhoumai 36	Fe біофортificaція, позитивна кореляція між кількістю <i>Bacillus</i> spp. і вмістом N, K, і Fe в зерні, особливо в зародку й ендоспермі	–	Sun <i>et al.</i> , 2021
<i>Staphylococcus Pantoea</i> , <i>Sphingobium</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Kosakonia</i> , <i>Micrococcus</i> spp.	<i>T. aestivum</i> , <i>T. durum</i> , <i>T. dicoccoides</i> , насінина ярих сортів	Покращене мінеральне живлення, вищий вміст Zn, Fe, Cu у зерні	Синтез ІОК	Makar <i>et al.</i> , 2021
<i>Pseudomonas</i> sp., <i>Bacillus</i> sp., <i>Raenibacillus</i> sp., <i>Microbacterium</i> sp., <i>Exiguobacterium</i> sp.	<i>Triticum</i> spp., надземні органи	Ріст-стимулювальна дія, солюбілізування P, Zn	Синтез ІОК, амонію (93 %), нітрогеназна активність, ген <i>nifH</i> (33 %)	Patel <i>et al.</i> , 2021
<i>Pseudomonas</i> sp (MN12)	<i>T. aestivum</i> замочування насіння, обприскування листків у поєднанні з Zn	Зростання врожайності й концентрації Zn у цільному зерні, зародках, алейроновому шарі та ендоспермі	–	Rehman <i>et al.</i> , 2018
<i>Pseudomonas mosselii</i>	<i>T. aestivum</i> замочування насіння разом із ризосферними бактеріями	Зростання концентрації P, Zn, і Fe в зерні, вища врожайність	–	Emami <i>et al.</i> , 2018
<i>Pseudomonas aeruginosa</i> , <i>Bacillus alitudinis</i> , <i>B. aryabhatai</i> , <i>B. wiedmannii</i> , <i>Burkholderia gladioli</i>	<i>T. aestivum</i> , насінина трьох сортів	Стимулювання росту, стійкість до посухи та засолення	Каталазна активність, синтез ІОК, асимілювання нітрогену, солюбілізування фосфору, здатність до продукції сидерофорів	Shah <i>et al.</i> , 2021

Продовження табл.

1	2	3	4	5
<i>Bacillus aryabhattai</i> , <i>B. stratosphericus</i> , <i>Leclercia adscarboxylata</i> , <i>Pseudomonas oryzae</i>	<i>Triticum</i> spp. корінь, стебло, листки, насіння на різних етапах онтогенезу	Стимулювання росту, покращене мінеральне живлення	Синтез ІОК, солюбілізування органічного та неорганічного фосфору, солюбілізування калію	Pang <i>et al.</i> , 2022
<i>Azospirillum brasilense</i> (102)	<i>T. aestivum</i> кореневі волоски, паренхіма кореня, міжклетинники коренів пшениці ярої	Покращене азотне живлення	Висока нітрогеназна активність	Корулов, <i>et al.</i> , 2009
150 штамів бактерій	<i>T. aestivum</i> корені зі стерилізованою поверхнею різних сортів	Стимулювання росту, підвищення врожайності	Синтез ІОК, солюбілізування Р	Emami <i>et al.</i> , 2019
Поєднання покращеного мінерального живлення та надання стійкості до фітопатогенів				
<i>Raenibacillus polyuxa</i> P6	<i>T. aestivum</i> зерно с. Подолянка	Стимулювання росту, здатність до солюбілізації фосфатів, олігонітротрофії та продукції ауксинів, антагонізм щодо фітопатогенних псевдомонад	Виділення екзотаболітів із антимікробною активністю	Pastoshchuk <i>et al.</i> , 2022
<i>Ochrobactrum</i> spp., <i>Acinetobacter</i> spp., <i>Pseudomonas mediterranea</i>	<i>T. aestivum</i> ризосфера, ендосфера та філосфера пшениці на етапі збирання врожаю	Стимулювання росту, інгібування патогенних грибів (25–56 %) здатність до солюбілізації мінеральних елементів (індекс солюбілізації 2.3–4),	Синтез протигрибкових сполук	Ullah <i>et al.</i> , 2020
<i>Streptomyces</i> sp. (F6) <i>Streptomyces</i> sp. (F39)	<i>T. aestivum</i> проростки	Стимулювання проростання насіння, вплив на засвоєння Fe, антагонізм щодо <i>Penicillium</i> sp. Z17	Синтез сидерофорів	Deng <i>et al.</i> , 2021
Стійкість до фітопатогенів і патогенів				
<i>Raenibacillus</i> sp.	<i>T. aestivum</i> комерційні сорти	Стимулювання росту, біоконтроль <i>Fusarium graminearum</i>	Здатність утворювати біоплівку	Díaz Herrera <i>et al.</i> , 2016
<i>Pantoea</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Raenibacillus</i> sp.	<i>T. aestivum</i> насіння і проростки	Виділення і метаболізм H ₂ O ₂	Висока каталазна активність	Gema <i>et al.</i> , 2020

Закінчення табл.

1	2	3	4	5
<i>Rantoea agglomerans</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i> 3П, <i>Bacillus</i> sp. K-1	<i>T. aestivum</i> насіння, листки 10 ярих сортів	Біоконтроль <i>P. syringae</i> pv. <i>atrofaciens</i>	–	Rasychnyuk et al., 2005
<i>Rantoea agglomerans</i>	<i>T. aestivum</i> насіння	Колонізування кореневої системи проростків	Утворення біоплівки, активна ацил- гомомериллактон синтаза	Soluch et al., 2021
<i>Serratia marcescens</i> 3A, <i>Bacillus megaterium</i> 6A, <i>Panibacillus xylanexedens</i> 7A, <i>B. subtilis</i> 11A, <i>Staphylococcus agensis</i> 15A	<i>T. aestivum</i> насіння стійких до іржі сорти	Інгібування проростання, уредіоспор <i>Russinia striiformis</i> f. sp. <i>tritici</i> (Pst)	Високі концентрації ензимів антиоксидантного захисту, експресія PR-генів	Kiani et al., 2021
<i>Bacillus velezensis</i> CC09	<i>T. aestivum</i> усі тканини: епідерміс, кора, килпема	Стойкість до патогенів	Утворення біоплівки на поверхні коренів, контроль експресії промотора p _{ru}	Kang et al., 2018
<i>Serratia</i> spp., <i>Enterobacter</i> spp.	<i>T. aestivum</i> корені	Антагонізм до <i>Gaeumannomyces</i> <i>graminis</i> var. <i>tritici</i>	Активування або підсилення механізмів захисту від хвороб	Durán et al., 2018
Невстановлена дія				
<i>Raenibacillus</i> , <i>Propionibacterium</i> sp.	Ендосперм <i>T. aestivum</i> L. і <i>T. spelta</i> L.	–	–	Kuźniar et al., 2020
<i>Rantoea</i> , <i>Enterobacter</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Klebsiella</i> , <i>Massilia</i> spp.	Насіння, ризосфера, пагони, квіти різних культур	–	–	Johnston-Monje et al., 2021
<i>Proteobacteria</i> , <i>Firmicutes</i> , <i>Actinobacteria</i> , <i>Bacteroidetes</i> , <i>Raenibacillaceae</i> <i>Halomonadaceae</i> <i>Vibrionaceae</i>	Насіння і проростки <i>T. dicoccoides</i> , <i>T. aestivum</i> <i>T. urartu</i> , <i>T. boeoticum</i>	–	–	Özkurt et al., 2020
<i>Lactobacillus</i> , <i>Streptococcus</i> , <i>Enterococcus</i> , <i>Lactococcus</i> <i>Bacillus</i> , <i>Exiguobacterium</i> , <i>Raenibacillus</i> , <i>Staphylococcus</i>	<i>T. durum</i> колоски на етапі фізіологічної зрілості	–	–	Minervini et al., 2017

PGPB роду *Kosakonia* останнім часом виявлено у тканинах багатьох важливих сільськогосподарських культур, зокрема, і пшениці, де вони істотно впливають на врожайність і якість зерна (Brady *et al.*, 2013; Witzel *et al.*, 2012; Remus *et al.*, 2000; Becker *et al.*, 2018; Berger *et al.*, 2015). Зокрема, штам *Kosakonia radicincitans* DSM 16656T (раніше відомий як *Erwinia radicincitans* DSM 16656T і як *Pantoea agglomerans* D5/23) (Brady *et al.*, 2013), виділений із філосфери озимої пшениці, має потенціал до біологічної фіксації атмосферного азоту (Witzel *et al.*, 2012). Цей штам PGPB може колонізувати як ризосферу, так і філосферу злакових культур, і мігрувати всередині рослини (Pasychnyk *et al.*, 2005). Також є дані, що *P. agglomerans* стимулює ріст кореневої системи пшениці *T. aestivum* (Remus *et al.*, 2000). Посилений ріст коренів за наявності ендоефітів покращує поглинання води та засвоєння мінеральних елементів, збільшуючи врожайність (Becker *et al.*, 2018).

Ендоефіти роду *Bacillus* стимулюють ріст пшениці, в основному їх виділяють із насіння та коренів (Solanki *et al.*, 2019; Tao *et al.*, 2014; Cherif-Silini *et al.*, 2016). Повідомляють, що багато ендоефітів *Bacillus* sp. виявляють антагонізм до фітопатогенних видів *Fusarium* (Bacon & Hinton, 2007; Ntushelo *et al.*, 2019; Khan *et al.*, 2018). Зокрема, у працях D. Pan зі співавторами (2015) штамми *B. megaterium* (BM1) та *B. subtilis* (BS43, BSM0, BSM2), виділені із зерна пшениці, мали високу антагоністичну активність проти *F. graminearum*. Протигрибкову активність мали ендоефіти пшениці *B. gibsonii* і *B. pumilus* (Comby *et al.*, 2017).

Бактерії роду *Pantoea* (родина *Erwiniaceae*) мають ріст-стимулювальну активність і підвищують стресостійкість рослин. За даними M. G. Links зі співавторами (2014), ендоефіти *Pantoea* sp. антагоністично впливають на фітопатогенні гриби зерна пшениці. Штами бактерій *Pantoea* sp., зокрема, *P. alhagi*, підвищують стійкість пшениці до водного дефіциту (Chen *et al.*, 2017). Інокулювання насіння твердої пшениці *T. durum* L. штамом *P. agglomerans* Pa покращувало проростання насіння, у таких проростках був вищий вміст хлорофілів, змінювався вміст проліну та нагромадження K^+ (Cherif-Silini *et al.*, 2019). Також цьому штамму характерна здатність синтезувати вторинні метаболіти, які пом'якшують стресові реакції на засолення і стимулюють ріст рослин. У результаті штам *P. agglomerans* Pa пропонують застосовувати як біодобриво для вирощування пшениці в посушливих і засолених регіонах. *P. agglomerans* характерні також властивості, які можна використовувати для профілактики та/або лікування хвороб людей і тварин, а також для біоремедіації навколишнього середовища (Dutkiewicz *et al.*, 2016). Інші бактерії цього роду, *P. dispersa* spp., виділені з *Ipomoea batatas*, виявляли фунгістатичну дію проти фітопатогенного гриба *Ceratocytis fimbriata* (Jiang *et al.*, 2019). Останніми роками деякі жовті грамнегативні бактерії роду *Pantoea* використовують у комерційних цілях для боротьби з хворобами бактеріальних опіків яблунь і груш, наприклад, BlightBan C9-1 та Bloomtime™ Biological. Деякі штамми мають потенціал до біоремедіації ґрунтів, оскільки здатні перетворювати гербіциди без утворення токсичних продуктів.

Бактерії *Sphingobium* sp. – типові ендоефіти, які виділені з *Oryza sativa* (Cheng *et al.*, 2021), ризосфери арахісу (Yu *et al.*, 2019), *Ammophila breviligulata* (Wanees *et al.*, 2018), *Fortunella hindsii* (Young *et al.*, 2008), кукурудзи (Peiffer *et al.*, 2013), пшениці (Makar *et al.*, 2021). Ці ендобактерії ізольовані з тканин різних органів – коренів, листків, квітів. Синтезуючи фітогормони, вони стимулюють ріст і розвиток рослин (Khan *et al.*, 2014; Asaf *et al.*, 2017); захищають рослини від фітопатогенів (Khan *et al.*, 2014;

Luo *et al.*, 2019). Інокуляція насіння пшениці штамом *Sphingomonas* spp. зумовлювала розвиток потужнішої кореневої системи та зростання концентрації поживних речовин (Xu, 2018). Вищезгадані властивості *Sphingobium* spp. становлять особливий інтерес з огляду на можливість використання їх для стимулювання росту й розвитку рослин.

Грамотрикативний рід *Erwinia* часто асоціюється з фітопатогенами, наприклад, у насінні квасолі (Marín *et al.*, 2011) чи рису (Tabei *et al.*, 1988). Однак бактерії роду *Erwinia* також пов'язують із біоконтролем грибкових патогенів у зерні пшениці (Deroo *et al.*, 2022). Штам A4 *Erwinia gerundensis*, виділений із тканин листків мигдалю, здатний колонізувати підземні та надземні тканини іншого виду (*Arabidopsis thaliana*), стимулювати ріст, полегшувати доступність поживних речовин і продукувати поліамін спермідин, який зменшує негативний вплив стресу (Saldierna Guzmán *et al.*, 2021). Усе це створює передумови для дослідження можливості використання цього штаму на зернових культурах. Інокуляція пшениці сорту AAI-W6 бактеріями *Erwinia* sp. зумовила значне підвищення схожості насіння та збільшення довжини коренів і пагонів, порівняно з неінокульованим контролем (Sagar *et al.*, 2018).

Бактеріальні ендоефіти роду *Kocuria* вперше виділені з *Prosopis laevis*. Бактерії *Kocuria* sp. підвищують солестійкість рослин (Román-Ponce *et al.*, 2016; Dif *et al.*, 2021). Інокуляція пшениці бактеріями *Kocuria* sp. 26E приводило до зменшення шкідливого впливу засолення, збільшення сухої маси кореня, вмісту хлорофілів, концентрації Фосфору (P) у коренях і маси 1000 зерен (Bakhtiyarifar *et al.*, 2021). *Kocuria kristinae*, виділені з пшениці, антагоністично діяли проти *Fusarium graminearum* (Verma, 2015). *Kocuria* sp. штам MBL_B19, отриманий із *Corchorus olitorius*, мав високу здатність до синтезу ІОК та сольобілізування фосфату (Haidar *et al.*, 2018). Інокуляція насіння сої *K. rhizophila* збільшило біомасу рослин (Hussain *et al.*, 2019), кукурудзи – покращило стійкість до сольового стресу способом регулювання концентрації фітогормонів, поглинання поживних речовин, окисно-відновного потенціалу, іонного гомеостазу, фотосинтетичної здатності й експресії генів, які реагують на стрес (Li *et al.*, 2020).

Механізми стимулювання росту рослин і стрес-протекторної активності бактеріальних ендоефітів узагальнено в низці оглядових робіт. Вони включають: 1) секрецію органічних кислот і екструзію протонів, як наслідок – сольобілізування елементів мінерального живлення; 2) опосередковане активування метал-транспортів Zn і Fe; 3) секрецію фітогормонів (ауксинів ІОК, цитокінінів, абсцизової кислоти, брасиностероїдів, етилену, гіберелінів, жасмонатів, стриголактонів), деяких амінокислот і низки вторинних метаболітів (Matthijs *et al.*, 2007; Ek-Ramos *et al.*, 2019; Brader *et al.*, 2014; Santoyo *et al.*, 2016; Rehman *et al.*, 2018; Singh & Prasanna, 2020; Afridi *et al.*, 2019).

Синтез бактеріями індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) класифікують як фактор прямого стимулювання росту: ІОК ендоефітів діє синергічно разом з ендегенною ІОК рослини (Rehman *et al.*, 2018; Ek-Ramos *et al.*, 2019). Окрім цього, ІОК є основною ефекторною молекулою у фітостимулюванні, забезпеченні імунітету під час Р-МО взаємодії (Qi *et al.*, 2012; Bianco *et al.*, 2006; Liu & Nester, 2006; Spaepen *et al.*, 2007). М. Woźniak зі співавторами (2019) зазначають, що більшість ізольованих бактеріальних ендоефітів відрізняється за здатністю продукувати ІОК залежно від: 1) штаму та роду бактерій, 2) рослини, з якої вони виділені, 3) наявності в середовищі амінокислоти-попередника.

Деякі бактерії-ендофіти здатні синтезувати ензим АСС-дезаміназу, яка блокує надмірне виділення етилену (Penrose *et al.*, 2001; Glick, 2014). Оптимальне функціонування цих бактерій супроводжується синергізмом взаємодії між АСС-дезаміназою і як ауксинами рослини, так і бактеріальною ІОК. Ці бактерії не тільки безпосередньо сприяють росту рослин, вони також захищають рослини від затоплення, посухи, засолення, в'янення квітів, іонів металів, органічних забруднень, а також від бактеріальних і грибкових патогенів.

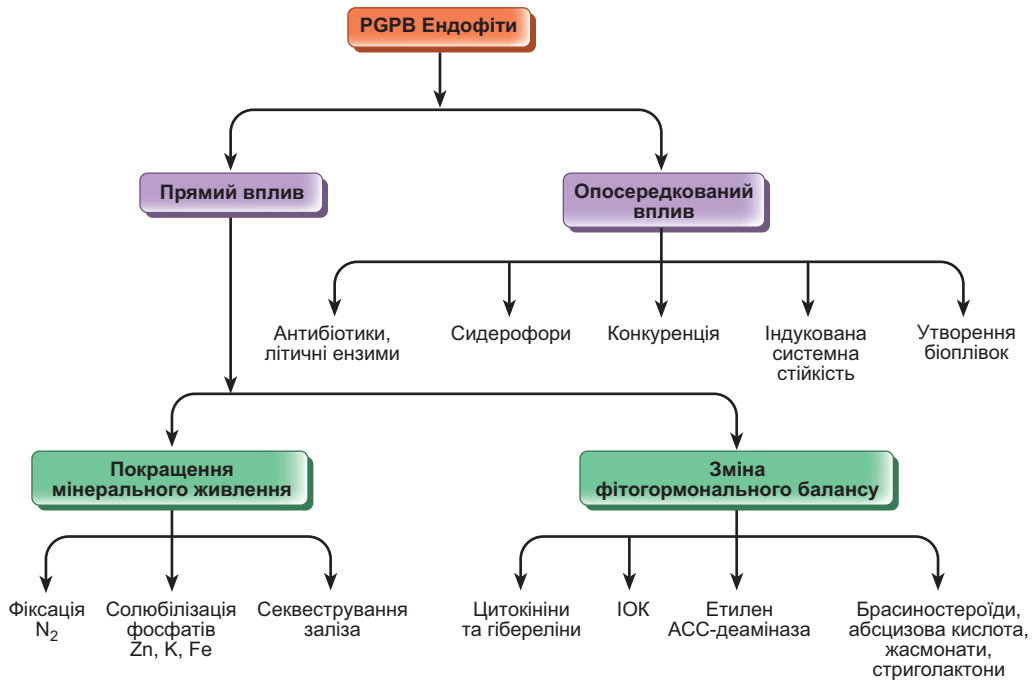


Рис. 2. Імовірні механізми ріст-стимулювального впливу ендофітних PGPB на рослину

Fig. 2. Possible ways of the endophytic PGPB growth-promoting activities on plant organism

МІКРООРГАНІЗМИ ТА МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН: РОЛЬ БАКТЕРІЙ-ЕНДОФІТІВ

Про те, що ґрунтові мікроорганізми впливають на доступність необхідних макро- та мікроелементів унаслідок переведення в доступну форму (солюбілізування) чи хелатування, відомо вже досить давно (Khan *et al.*, 2019; Ribeiro *et al.*, 2020; Athukorala, 2021). З'ясовано, що біодоступність основних мінеральних елементів підвищують більшість PGPB (і ендофітів, і ризосферних бактерій). Величезне різноманіття метаболічних шляхів, властивих ендофітам, надзвичайно важливе для солюбілізування Фосфору (P), Калію (K), Цинку (Zn), Заліза (Fe), Купруму (Cu); фіксації N₂ і стимулювання таким чином росту й розвитку, підвищення врожайності рослин. Окрім цього, такі властивості можна застосувати і для біоремедіації середовища (Rodriguez, Redman, 2008; Kim *et al.*, 2012).

Збільшення концентрації мікроелементів у зерні пшениці внаслідок інокуляції ендофітами різних родів останніми роками заявлено як один із обнадійливих під-

ходів до біофортифікації пшениці (Singh *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2018; Kamran *et al.*, 2017; Singh & Prasanna, 2020; White *et al.*, 2018; Tripathi *et al.*, 2022; Jaiswal *et al.*, 2022). Мікроорганізмам відводять вирішальну роль у технологіях біозбагачення зерна злаків Цинком і Залізом (Singh *et al.*, 2020; Rana *et al.*, 2012; Sharma, 2012). Важливо, щоб ці елементи концентрувалися в ендоспермі та зародках, оскільки насінневі покриви втрачаються під час технологічної обробки зерна (Olsen & Palmgren, 2014). Якщо порівнювати вплив ендофітів із ризосферними бактеріями, то окремо виділяють їхню здатність опосередковано впливати на роботу транспортерів металів під час контакту з рослинними тканинами (Weyens *et al.*, 2013; Dudeja *et al.*, 2021; Lu *et al.*, 2021). Ендофіти здатні виробляти сидерофори, сполуки, які хелатують іони Fe, утворюючи Fe³⁺, котрий згодом потрапляє всередину клітини мікроорганізму. Конкуруючи за цей елемент із фітопатогенами, ендофіти захищають рослину-хазяїна від хвороб (Ek-Ramos *et al.*, 2019; Sabaté *et al.*, 2018). Сидерофори *Pseudomonas* spp. здатні утворювати комплекси з іонами двовалентних металів (Zn²⁺, Ni²⁺, Co²⁺, Cu²⁺, Cd²⁺, Mn²⁺) в умовах їхнього надлишку, а тому розглядають можливості використання їх не лише в агробіотехнологіях, а й у біоремедіації різних середовищ (Rusakova *et al.*, 2014). Солюбілізування Zn ендофітами визначають за кількістю споживання Zn рослиною як відповідь на потреби рослин і мікроорганізмів для нормального росту й розвитку.

Встановлено, що інокуляція коренів пшениці бактеріями-ендофітами збагачує мікробіом, впливає на синтез сидерофорів і тим самим покращує ефективність поглинання мікроелементів (White *et al.*, 2019). Дані експериментальних досліджень свідчать, що у забезпечення гомеостазу Fe та Zn у злакових залучений фітогормон ауксин, здатність до синтезу якого властива більшості ендофітних PGPB (Qi *et al.*, 2012; Xu *et al.*, 2014; Garnica *et al.*, 2018; Makar *et al.*, 2021). Але поки що його конкретна роль залишається недостатньо вивченою. Відомо, що фактор транскрипції OsARF12 активує ген ауксинової відповіді та впливає на накопичення й розподіл Fe в рису (Qi *et al.*, 2012). Водночас OsABC1 залучений у процесах транспортування ауксину та гомеостазі Fe (Xu *et al.*, 2014). Для пшениці також показано, що ауксин індукує виділення сидерофорів (Garnica *et al.*, 2018), регулює реакцію-відповідь коренів на дефіцит Fe та впливає на стійкість пшениці до токсичних концентрацій Fe (Kabir *et al.*, 2016).

Незважаючи на зростання кількості наукових публікацій, знання про роль окремих родів ендофітних бактерій у засвоєнні мікроелементів у польових умовах недостатні (Rana *et al.*, 2020; Singh *et al.*, 2018; Singh *et al.*, 2020; Ramesh *et al.*, 2014). Приміром, позакореневе одночасне внесення ендофітних бактерій *Enterobacter* sp. MN17 і *Burkholderia phytofirmans* PsJNу та мікродобрив у польовому експерименті збільшило концентрацію макро- (N, P, K) і мікроелементів (Fe, Cu, Mn, Zn і B) у зерні, підвищило загальну врожайність (Yaseen, 2018). Ендофіти *Bacillus* spp., *Arthrobacter* spp. (Singh *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2018; Kamran *et al.*, 2017; Verma *et al.*, 2015) та *Pantaea* spp. (Kamran *et al.*, 2017) збільшували вміст Zn.

Штами *Bacillus* spp. утворюють спори та широко досліджуються PGPB у сучасному рослинництві з різними цілями. Повідомлено про кореляцію між вмістом заліза в зерні та наявністю ендофітних бактерій *Bacillus* spp., зокрема, *Bacillus altitudinis* WR10, в усіх вегетативних органах пшениці (Sun *et al.*, 2021). Вони виділяють сидерофори, органічні кислоти й інші сполуки, що полегшують поглинання іонів Fe в ризосфері пшениці, посилюють експресію генів, що кодують феритин

(Sun *et al.*, 2017), мають високу фітазну активність та утворюють біоплівки (Yue *et al.*, 2019). Бактерії цього штаму, з одного боку, внаслідок своєї активності, підвищували доступність Заліза для рослин і сприяли його акумулюванню у тканинах; а з іншого боку – виділяли у середовище фітазу і так збільшували біодоступність для харчування людини. Подібні результати виявлено під час інокуляції зерна пшениці ендоефітами *B. subtilis* DS-178e й *Arthrobacter* sp. DC-179, вміст іонів Zn у тканинах зростав удвічі, що сприяло росту рослин і збільшувало врожайність як у лабораторних, так і в польових дослідженнях (Singh *et al.*, 2017; Singh *et al.*, 2018).

Bacillus aryabhattai (Ramesh *et al.*, 2014), *B. amyloliquefaciens*, *B. megaterium* та інші штами *Bacillus* spp. (Hussain *et al.*, 2015; Verma *et al.*, 2015) перетворюють Zn у розчинну форму, стимулюючи ріст і збільшуючи концентрації цього мікроелемента у рослині (Fasim *et al.*, 2002; Kamran *et al.*, 2017). Деякі бактерії роду *Bacillus* здатні до солюбілізуванню одразу кількох елементів: P, K, Zn (Verma *et al.*, 2015). Цікаві результати отримано для штамів *P. dispersa* і *P. agglomerans*, які були виділені з пшениці (Kamran *et al.*, 2017). Інокуляція пшениці штамом *P. agglomerans* (EPS 17) із високим рівнем синтезу ІОК привело до збільшення кількості доступного Zn для рослин, значного зростання його концентрації у коренях і зерні пшениці. Штам *Kosakonia oryzae* EPS 7, ізольований із пшениці, підвищував ефективність мінерального живлення пшениці та синтезував сидерофори (Kamran *et al.*, 2017).

Ендоефітам *Micrococcus* sp., а саме *Micrococcus luteus* із зерна пшениці *T. aestivum* властива здатність солюбілізувати Фосфор і синтезувати гіберелінову кислоту (Solanki *et al.*, 2019; Verma *et al.*, 2014). Окрім цього, бактерії *M. luteus* є частиною природної мікрофлори шкіри людини та синтезують антимікробні метаболіти із пробіотичними властивостями (Wendel *et al.*, 2015). Також бактерії роду *Erwinia* характеризуються здатністю до фіксації N₂, синтезу сидерофорів, ІОК та солюбілізуванню Zn і P (Thompson, 2020). Зокрема, штам *Erwinia persicina* EU-A3SK3, отриманий із кореневих тканин пшениці, описують як солюбілізатор P (Devi *et al.*, 2022).

ВИСНОВКИ

Огляд наукової літератури засвідчив зростання кількості експериментальних даних щодо виділення, культивування й ідентифікування бактерій-ендоефітів із різних органів і різних сортів пшениці *Triticum* spp. Більшість повідомлень про вплив ендоефітних PGPB стосується їхньої здатності стимулювати ріст, забезпечувати стійкість до біотичних і абіотичних стресових чинників, покращувати мінеральне живлення рослин. Ендоефітні бактерії насіння як найбільш перспективні компоненти ефективних мікробіологічних препаратів із ріст-стимулювальною, стрес-протекторною дією доцільно виділяти із різних рослинних об'єктів і досліджувати з урахуванням умов потенційної здатності стимулювати врожайність і якість рослинної продукції. Мутуалізм взаємодії P-МО заснований на здатності PGPB виділяти фітогормони, речовини вторинного метаболізму, сприяти переходові в біодоступну форму нутрієнтів в умовах недостатнього мінерального живлення. Сучасні дослідження сприяють розробці нових стратегій біофортифікації та підвищенню продовольчої безпеки. Збільшення вмісту іонів Fe, Zn, Cu у насінні пшениці внаслідок інокуляції корисними ендоефітними PGPB, здебільшого штамми родів *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, підвищуватиме якість зерна та може стати елементом вирішення проблеми прихованого голоду, зумовленого дефіцитом мікроелементів.

ACKNOWLEDGMENTS AND FUNDING SOURCES

We are kindly grateful to all respondents who cooperated and helped to guide this work to completion, Prof. Dr.Sci. Olga Terek for valuable advice, Dr. Yana Kavulych for support. We thank Mr. Igor Starunko, who provided assistance with a figures and reference list, and also cordially thank two anonymous reviewers for their valuable inputs that enhanced the quality of this manuscript.

This work was supported by the Visegrad Fund, Visegrad Scholarship grant number 51810815 (O.M.), and partially supported by the Small Research Grant of the U.S.–Ukraine Foundation BioTech Initiative (N.R.).

COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Animal Rights: This article does not contain any studies with animal subjects performed by the any of the authors.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization, [O.M.; N.R.]; methodology, [O.M.; N.R.]; validation, [N.R.]; formal analysis, [O.M.; N.R.]; investigation, [O.M.]; resources, [O.M.; N.R.]; writing – original draft preparation, [O.M.]; writing – review and editing, [O.M.; N.R.]; visualization, [O.M.] supervision, [N.R.]; project administration, [O.M.; N.R.]; funding acquisition, [O.M.; N.R.].

All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

REFERENCES

- Afridi, M. S., Amna, Sumaira, Mahmood, T., Salam, A., Mukhtar, T., Mehmood, S., Ali, J., Khatoon, Z., Bibi, M., Javed, M. T., Sultan, T., & Chaudhary, H. J. (2019). Induction of tolerance to salinity in wheat genotypes by plant growth promoting endophytes: Involvement of ACC deaminase and antioxidant enzymes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 569–577. doi:10.1016/j.plaphy.2019.03.041
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ali, M. W., & Borrill, P. (2020). Applying genomic resources to accelerate wheat biofortification. *Heredity*, 125(6), 386–395. doi:10.1038/s41437-020-0326-8
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Asaf, S., Khan, M. A., Khan, A. L., Waqas, M., Shahzad, R., Kim, A.-Y., Kang, S.-M., & Lee, I.-J. (2017). Bacterial endophytes from arid land plants regulate endogenous hormone content and promote growth in crop plants: an example of *Sphingomonas* sp. and *Serratia marcescens*. *Journal of Plant Interactions*, 12(1), 31–38. doi:10.1080/17429145.2016.1274060
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Athukorala, A. D. S. N. P. (2021). Solubilization of micronutrients using indigenous microorganisms (pp. 365–417). In: P. Bhatt, S. Gangola, D. Udayanga, & G. Kumar (Eds). *Microbial technology for sustainable environment*. Singapore: Springer. doi:10.1007/978-981-16-3840-4_21
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Bacon, C. W., & Hinton, D. M. (2007). Potential for control of seedling blight of wheat caused by *Fusarium graminearum* and related species using the bacterial endophyte *Bacillus mojavensis*. *Biocontrol Science and Technology*, 17(1), 81–94. doi:10.1080/09583150600937006
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Bakhtiyarifar, M., Enayatizamir, N., & Mehdi Khanlou, K. (2020). Biochemical and molecular investigation of non-rhizobial endophytic bacteria as potential biofertilisers. *Archives of Microbiology*, 203(2), 513–521. doi:10.1007/s00203-020-02038-z
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Becker, M., Patz, S., Becker, Y., Berger, B., Drungowski, M., Bunk, B., Overmann, J., Spröer, C., Reetz, J., Tchuissu Tchakounte, G. V., & Ruppel, S. (2018). Comparative genomics reveal a flagellar system, a type VI secretion system and plant growth-promoting gene clusters unique to the endophytic bacterium *Kosakonia radicincitans*. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1997. doi:10.3389/fmicb.2018.01997
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Berger, B., Wiesner, M., Brock, A. K., Schreiner, M., & Ruppel, S. (2015). *K. radicincitans*, a beneficial bacteria that promotes radish growth under field conditions. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4), 1521–1528. doi:10.1007/s13593-015-0324-z
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Bianco, C., Imperlini, E., Calogero, R., Senatore, B., Amoresano, A., Carpentieri, A., Pucci, P., & Defez, R. (2006). Indole-3-acetic acid improves *Escherichia coli*'s defences to stress. *Archives of Microbiology*, 185(5), 373–382. doi:10.1007/s00203-006-0103-y
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Brader, G., Compant, S., Mitter, B., Trognitz, F., & Sessitsch, A. (2014). Metabolic potential of endophytic bacteria. *Current Opinion in Biotechnology*, 27, 30–37. doi:10.1016/j.copbio.2013.09.012
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Brady, C., Cleenwerck, I., Venter, S., Coutinho, T., & De Vos, P. (2013). Taxonomic evaluation of the genus *Enterobacter* based on multilocus sequence analysis (MLSA): proposal to reclassify *E. nimipressuralis* and *E. amnigenus* into *Lelliottia* gen. nov. as *Lelliottia nimipressuralis* comb. nov. and *Lelliottia amnigena* comb. nov., respectively, *E. gergoviae* and *E. pyrinus* into *Pluralibacter* gen. nov. as *Pluralibacter gergoviae* comb. nov. and *Pluralibacter pyrinus* comb. nov., respectively, *E. cowanii*, *E. radicincitans*, *E. oryzae* and *E. arachidis* into *Kosakonia* gen. nov. as *Kosakonia cowanii* comb. nov., *Kosakonia radicincitans* comb. nov., *Kosakonia oryzae* comb. nov. and *Kosakonia arachidis* comb. nov., respectively, and *E. turicensis*, *E. helveticus* and *E. pulveris* into *Cronobacter* as *Cronobacter zurichensis* nom. nov., *Cronobacter helveticus* comb. nov. and *Cronobacter pulveris* comb. nov., respectively, and emended description of the genera *Enterobacter* and *Cronobacter*. *Systematic and Applied Microbiology*, 36(5), 309–319. doi:10.1016/j.syapm.2013.03.005
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Bulgarelli, D., Rott, M., Schlaeppi, K., Ver Loren van Themaat, E., Ahmadinejad, N., Assenza, F., Rauf, P., Huettel, B., Reinhardt, R., Schmelzer, E., Peplies, J., Gloeckner, F. O., Amann, R., Eickhorst, T., & Schulze-Lefert, P. (2012). Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 488(7409), 91–95. doi:10.1038/nature11336
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Carroll, G., & Petrini, O. (1983). Patterns of substrate utilization by some fungal endophytes from coniferous foliage. *Mycologia*, 75(1), 53–63. doi:10.1080/00275514.1983.12021637
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Chee-Sanford, J. C., Williams, M. M., Davis, A. S., & Sims, G. K. (2006). Do microorganisms influence seed-bank dynamics? *Weed Science*, 54(3), 575–587. doi:10.1614/ws-05-055r.1
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Chen, C., Xin, K., Liu, H., Cheng, J., Shen, X., Wang, Y., & Zhang, L. (2017). *Pantoea alhagi*, a novel endophytic bacterium with ability to improve growth and drought tolerance in wheat. *Scientific Reports*, 7(1), 41564. doi:10.1038/srep41564
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Cheng, C., Wang, R., Sun, L., He, L., & Sheng, X. (2021). Cadmium-resistant and arginine decarboxylase-producing endophytic *Sphingomonas* sp. C40 decreases cadmium accumulation in host rice (*Oryza sativa* Ciliangyou 513). *Chemosphere*, 275, 130109. doi:10.1016/j.chemosphere.2021.130109
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)

- Cherif-Silini, H., Silini, A., Yahiaoui, B., Ouzari, I., & Boudabous, A. (2016). Phylogenetic and plant-growth-promoting characteristics of *Bacillus* isolated from the wheat rhizosphere. *Annals of Microbiology*, 66(3), 1087–1097. doi:10.1007/s13213-016-1194-6
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Cherif-Silini, H., Thissera, B., Bouket, A. C., Saadaoui, N., Silini, A., Eshelli, M., Alenezi, F. N., Vallat, A., Luptakova, L., Yahiaoui, B., Cherrad, S., Vacher, S., Rateb, M. E., & Belbahri, L. (2019). Durum wheat stress tolerance induced by endophyte *Pantoea agglomerans* with genes contributing to plant functions and secondary metabolite arsenal. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(16), 3989. doi:10.3390/ijms20163989
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Chouhan, G. K., Verma, J. P., Jaiswal, D. K., Mukherjee, A., Singh, S., de Araujo Pereira, A. P., Liu, H., Abd_Allah, E. F., & Singh, B. K. (2021). Phytomicrobiome for promoting sustainable agriculture and food security: opportunities, challenges, and solutions. *Microbiological Research*, 248, 126763. doi:10.1016/j.micres.2021.126763
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Comby, M., Gacoin, M., Robineau, M., Rabenoelina, F., Ptas, S., Dupont, J., Profizi, C., & Baillieul, F. (2017). Screening of wheat endophytes as biological control agents against *Fusarium* head blight using two different *in vitro* tests. *Microbiological Research*, 202, 11–20. doi:10.1016/j.micres.2017.04.014
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Compant, S., Cambon, M. C., Vacher, C., Mitter, B., Samad, A., & Sessitsch, A. (2020). The plant endosphere world – bacterial life within plants. *Environmental Microbiology*, 23(4), 1812–1829. doi:10.1111/1462-2920.15240
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Cope-Selby, N., Cookson, A., Squance, M., Donnison, I., Flavell, R., & Farrar, K. (2016). Endophytic bacteria in *Miscanthus* seed: implications for germination, vertical inheritance of endophytes, plant evolution and breeding. *GCB Bioenergy*, 9(1), 57–77. doi:10.1111/gcbb.12364
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Cordovez, V., Dini-Andreote, F., Carrión, V. J., & Raaijmakers, J. M. (2019). Ecology and evolution of plant microbiomes. *Annual Review of Microbiology*, 73(1), 69–88. doi:10.1146/annurev-micro-090817-062524
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- De Bary, A (1884). *Vergleichende morphologie und biologie der pilze mycetozen und bacterien*. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. doi:10.5962/bhl.title.42380
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- de Santiago, A., Quintero, J. M., Avilés, M., & Delgado, A. (2010). Effect of *Trichoderma asperellum* strain T34 on iron, copper, manganese, and zinc uptake by wheat grown on a calcareous medium. *Plant and Soil*, 342(1–2), 97–104. doi:10.1007/s11104-010-0670-1
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Deng, S., Liu, Y., Deng, Z., & Huang, Y. (2021). Isolation of actinobacterial endophytes from wheat sprouts as biocontrol agents to control seed pathogenic fungi. *Archives of Microbiology*, 203(10), 6163–6171. doi:10.1007/s00203-021-02581-3
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Deroo, W., De Troyer, L., Dumoulin, F., De Saeger, S., De Boevre, M., Vandenabeele, S., De Gelder, L., & Audenaert, K. (2022). A novel in planta enrichment method employing *Fusarium graminearum*-infected wheat spikes to select for competitive biocontrol bacteria. *Toxins*, 14(3), 222. doi:10.3390/toxins14030222
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Devi, R., Kaur, T., Kour, D., Yadav, A. N., & Suman, A. (2022). Potential applications of mineral solubilizing rhizospheric and nitrogen fixing endophytic bacteria as microbial consortium for the growth promotion of chilli (*Capsicum annum* L.). *Biologia*. doi:10.1007/s11756-022-01127-2
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Dhaliwal, S. S., Sharma, V., Shukla, A. K., Verma, V., Kaur, M., Shivay, Y. S., Nisar, S., Gaber, A., Brestic, M., Barek, V., Skalicky, M., Ondrisik, P., & Hossain, A. (2022). Biofortification-A frontier novel approach to enrich micronutrients in field crops to encounter the nutritional security. *Molecules*, 27(4), 1340. doi:10.3390/molecules27041340
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Díaz Herrera, S., Grossi, C., Zawoznik, M., & Groppa, M. D. (2016). Wheat seeds harbour bacterial endophytes with potential as plant growth promoters and biocontrol agents of *Fusarium graminearum*. *Microbiological Research*, 186–187, 37–43. doi:10.1016/j.micres.2016.03.002
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Dif, G., Belaoui, H. A., Goudjal, Y., Yekkour, A., Djemouai, N., & Zitouni, A. (2021). Potential for plant growth promotion of *Kocuria arsenatis* Strain ST19 on tomato under salt stress conditions. *South African Journal of Botany*, 138, 94–104. doi:10.1016/j.sajb.2020.12.014
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Doolotkeldieva, T. D. (2010). Microbiological control of flour-manufacture: dissemination of mycotoxins producing fungi in cereal products. *Microbiology Insights*, 3, MBI.S3822. doi:10.4137/mbi.s3822
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Dudeja, S. S., Suneja-Madan, P., Paul, M., Maheswari, R., & Kothe, E. (2021). Bacterial endophytes: molecular interactions with their hosts. *Journal of Basic Microbiology*, 61(6), 475–505. doi:10.1002/jobm.202000657
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Durán, P., Tortella, G., Viscardi, S., Barra, P. J., Carrión, V. J., Mora, M. de la L., & Pozo, M. J. (2018). Microbial community composition in take-all suppressive soils. *Frontiers in Microbiology*, 9. doi:10.3389/fmicb.2018.02198
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Dutkiewicz, J., Mackiewicz, B., Lemieszek, M. K., Golec, M., & Milanowski, J. (2016). *Pantoea agglomerans*: a mysterious bacterium of evil and good. Part IV. Beneficial effects. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 23(2), 206–222. doi:10.5604/12321966.1203879
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Edwards, J., Johnson, C., Santos-Medellín, C., Lurie, E., Podishetty, N. K., Bhatnagar, S., Eisen, J. A., & Sundareshan, V. (2015). Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(8). doi:10.1073/pnas.1414592112
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Ek-Ramos, M. J., Gomez-Flores, R., Orozco-Flores, A. A., Rodríguez-Padilla, C., González-Ochoa, G., & Tamez-Guerra, P. (2019). Bioactive products from plant-endophytic Gram-positive bacteria. *Frontiers in Microbiology*, 10, 463. doi:10.3389/fmicb.2019.00463
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Emami, S., Alikhani, H. A., Pourbabaei, A. A., Etesami, H., Motashare Zadeh, B., & Sarmadian, F. (2018). Improved growth and nutrient acquisition of wheat genotypes in phosphorus deficient soils by plant growth-promoting rhizospheric and endophytic bacteria. *Soil Science and Plant Nutrition*, 64(6), 719–727. doi:10.1080/00380768.2018.1510284
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Emami, S., Alikhani, H. A., Pourbabaei, A. A., Etesami, H., Sarmadian, F., & Motesharezadeh, B. (2019). Effect of rhizospheric and endophytic bacteria with multiple plant growth promoting traits on wheat growth. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(19), 19804–19813. doi:10.1007/s11356-019-05284-x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Erdemci, İ. (2021). Effects of seed microbial Inoculant on growth, yield, and nutrition of durum wheat (*Triticum Durum* L.). *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 52(7), 792–801. doi:10.1080/00103624.2020.1869764
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- FAOSTAT (2020). Food and agriculture organization of the united nations. Food Agric data. Retrieved from <http://www.fao.org/faostat/en/#data>
[Google Scholar](#)
- Fasim, F., Ahmed, N., Parsons, R., & Gadd, G. M. (2002). Solubilization of zinc salts by a bacterium isolated from the air environment of a tannery. *FEMS Microbiology Letters*, 213(1), 1–6. doi:10.1111/j.1574-6968.2002.tb11277.x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ferreira, A., Quecine, M. C., Lacava, P. T., Oda, S., Azevedo, J. L., & AraÃjo, W. L. (2008). Diversity of endophytic bacteria from *Eucalyptus* species seeds and colonization of seedlings by *Pantoea agglomerans*. *FEMS Microbiology Letters*, 287(1), 8–14. doi:10.1111/j.1574-6968.2008.01258.x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Galanakis, C. M. (Ed.). (2021). *Trends in wheat and bread making*. Academic Press.
[Google Scholar](#)
- Garnica, M., Bacaicoa, E., Mora, V., San Francisco, S., Baigorri, R., Zamarreño, A. M., & Garcia-Mina, J. M. (2018). Shoot iron status and auxin are involved in iron deficiency-induced phytosiderophores release in wheat. *BMC Plant Biology*, 18(1), 105. doi:10.1186/s12870-018-1324-3
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Gerna, D., Roach, T., Mitter, B., Stöggel, W., & Kranner, I. (2020). Hydrogen peroxide metabolism in interkingdom interaction between bacteria and wheat seeds and seedlings. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 33(2), 336–348. doi:10.1094/mpmi-09-19-0248-r
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Glick, B. R. (2014). Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world. *Microbiological Research*, 169(1), 30–39. doi:10.1016/j.micres.2013.09.009
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Gupta, P. K., Balyan, H. S., Sharma, S., & Kumar, R. (2020). Biofortification and bioavailability of Zn, Fe and Se in wheat: present status and future prospects. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(1), 1–35. doi:10.1007/s00122-020-03709-7
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Haidar, B., Ferdous, M., Fatema, B., Ferdous, A. S., Islam, M. R., & Khan, H. (2018). Population diversity of bacterial endophytes from jute (*Corchorus olitorius*) and evaluation of their potential role as bioinoculants. *Microbiological Research*, 208, 43–53. doi:10.1016/j.micres.2018.01.008
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Hardoim, P. R., van Overbeek, L. S., Berg, G., Pirttilä, A. M., Compant, S., Campisano, A., Döring, M., & Sessitsch, A. (2015). The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 79(3), 293–320. doi:10.1128/mmb.00050-14
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Hussain, A., Amna, Kamran, M. A., Javed, M. T., Hayat, K., Farooq, M. A., Ali, N., Ali, M., Manghwar, H., Jan, F., & Chaudhary, H. J. (2019). Individual and combinatorial application of *Kocuria rhizophila* and citric acid on phytoextraction of multi-metal contaminated soils by *Glycine max* L. *Environmental and Experimental Botany*, 159, 23–33. doi:10.1016/j.envexpbot.2018.12.006
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Hussain, A., Arshad, M., Zahir, Z. A. & Asghar, M. (2015). Prospects of zinc solubilizing bacteria for enhancing growth of maize. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences*, 52, 915–922.
[Google Scholar](#)
- Jaiswal, D. K., Krishna, R., Chouhan, G. K., de Araujo Pereira, A. P., Ade, A. B., Prakash, S., Verma, S. K., Prasad, R., Yadav, J., & Verma, J. P. (2022). Bio-fortification of minerals in crops: current scenario and future prospects for sustainable agriculture and human health. *Plant Growth Regulation*, 98(1), 5–22. doi:10.1007/s10725-022-00847-4
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Jawaldeh, A. A., Pena-Rosas, J. P., McColl, K., Johnson, Q., Elmadfa, I., & Nasreddine, L. (2019). Wheat flour fortification in the Eastern Mediterranean Region. Cairo: WHO Regional Office for the Eastern Mediterranean. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.
[Google Scholar](#)
- Jayakumar, A., Krishna, A., Nair, I. C., & Radhakrishnan, E. K. (2020). Drought-tolerant and plant growth-promoting endophytic *Staphylococcus* sp. having synergistic effect with silicate supplementation. *Archives of Microbiology*, 202(7), 1899–1906. doi:10.1007/s00203-020-01911-1
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Jiang, L., Jeong, J. C., Lee, J.-S., Park, J. M., Yang, J.-W., Lee, M. H., Choi, S. H., Kim, C. Y., Kim, D.-H., Kim, S. W., & Lee, J. (2019). Potential of *Pantoea dispersa* as an effective biocontrol agent for black rot in sweet potato. *Scientific Reports*, 9(1), 16354. doi:10.1038/s41598-019-52804-3
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Johnston-Monje, D., Gutiérrez, J. P., & Lopez-Lavalle, L. A. B. (2021). Seed-transmitted bacteria and fungi dominate juvenile plant microbiomes. *Frontiers in Microbiology*, 12, 737616. doi:10.3389/fmicb.2021.737616
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Johnston-Monje, D., Mousa, W. K., Lazarovits, G., & Raizada, M. N. (2014). Impact of swapping soils on the endophytic bacterial communities of pre-domesticated, ancient and modern maize. *BMC Plant Biology*, 14(1), 233. doi:10.1186/s12870-014-0233-3
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kabir, A. H., Khatun, M. A., Hossain, M. M., Haider, S. A., Alam, M. F., & Paul, N. K. (2016). Regulation of phytosiderophore release and antioxidant defense in roots driven by shoot-based auxin signalling confers tolerance to excess iron in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1684. doi:10.3389/fpls.2016.01684
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kaga, H., Mano, H., Tanaka, F., Watanabe, A., Kaneko, S., & Morisaki, H. (2009). Rice seeds as sources of endophytic bacteria. *Microbes and Environments*, 24(2), 154–162. doi:10.1264/jsm2.ME09113
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kamran, S., Shahid, I., Baig, D. N., Rizwan, M., Malik, K. A., & Mehnaz, S. (2017). Contribution of zinc solubilizing bacteria in growth promotion and zinc content of wheat. *Frontiers in Microbiology*, 8, 2593. doi:10.3389/fmicb.2017.02593
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- 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. (2014). Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth. *Journal of Microbiology*, 52(8), 689–695. doi:10.1007/s12275-014-4002-7
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kang, X., Zhang, W., Cai, X., Zhu, T., Xue, Y., & Liu, C. (2018). *Bacillus velezensis* CC09: a potential ‘vaccine’ for controlling wheat diseases. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31(6), 623–632. doi:10.1094/MPMI-09-17-0227-R
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Khan, N., Martínez-Hidalgo, P., Ice, T. A., Maymon, M., Humm, E. A., Nejat, N., Sanders, E. R., Kaplan, D., & Hirsch, A. M. (2018). Antifungal activity of *Bacillus* species against *Fusarium* and analysis of the potential mechanisms used in biocontrol. *Frontiers in Microbiology*, 9, 2363. doi:10.3389/fmicb.2018.02363
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Khan, A., Singh, J., Upadhyay, V. K., Singh, A. V., & Shah, S. (2019). Microbial biofortification: a green technology through plant growth promoting microorganisms (pp. 255–269). In S. Shah, V. Venkatramanan, & R. Prasad (Eds). *Sustainable green technologies for environmental management*. Singapore: Springer. doi:10.1007/978-981-13-2772-8_13
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Kiani, T., Mehboob, F., Hyder, M. Z., Zainy, Z., Xu, L., Huang, L., & Farrakh, S. (2021). Control of stripe rust of wheat using indigenous endophytic bacteria at seedling and adult plant stage. *Scientific Reports*, 11(1), 14473. doi:10.1038/s41598-021-93939-6
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kim, T. U., Cho, S. H., Han, J. H., Shin, Y. M., Lee, H. B., & Kim, S. B. (2012). Diversity and physiological properties of root endophytic actinobacteria in native herbaceous plants of Korea. *The Journal of Microbiology*, 50(1), 50–57. doi:10.1007/s12275-012-1417-x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kopylov, E. P., Mamchur, O. E., & Strekalov, V. M. (2009). Nitrogen-fixing bacteria of *Azospirillum* genus as spring wheat plants endophytes. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 25, 13–18. (In Ukrainian)
[Google Scholar](#)
- Kushwaha, P., Kashyap, P. L., Bhardwaj, A. K., Kuppasamy, P., Srivastava, A. K., & Tiwari, R. K. (2020). Bacterial endophyte mediated plant tolerance to salinity: growth responses and mechanisms of action. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 36(2), 26. doi:10.1007/s11274-020-2804-9
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Kuźniar, A., Włodarczyk, K., Grządziel, J., Woźniak, M., Furtak, K., Gałązka, A., Dziadczyk, E., Skórzyńska-Polit, E., & Wolińska, A. (2020). New insight into the composition of wheat seed microbiota. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(13), 4634. doi:10.3390/ijms21134634
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Kuźniar, A., Włodarczyk, K., Sadok, I., Staniszewska, M., Woźniak, M., Furtak, K., Grządziel, J., Gałązka, A., Skórzyńska-Polit, E., & Wolińska, A. (2021). A comprehensive analysis using colorimetry, liquid chromatography-tandem mass spectrometry and bioassays for the assessment of indole related compounds produced by endophytes of selected wheat cultivars. *Molecules*, 26(5), 1394. doi:10.3390/molecules26051394
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Lanridge, P., & Reynolds, M. (2021). Breeding for drought and heat tolerance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(6), 1753–1769. doi:10.1007/s00122-021-03795-1
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Le Cocq, K., Gurr, S. J., Hirsch, P. R., & Mauchline, T. H. (2017). Exploitation of endophytes for sustainable agricultural intensification. *Molecular Plant Pathology*, 18(3), 469–473. doi:10.1111/mpp.12483
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Li, X., Sun, P., Zhang, Y., Jin, C., & Guan, C. (2020). A novel PGPR strain *Kocuria rhizophila* Y1 enhances salt stress tolerance in maize by regulating phytohormone levels, nutrient acquisition, redox potential, ion homeostasis, photosynthetic capacity and stress-responsive genes expression. *Environmental and Experimental Botany*, 174, 104023. doi:10.1016/j.envexpbot.2020.104023
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Links, M. G., Demeke, T., Gräfenhan, T., Hill, J. E., Hemmingsen, S. M., & Dumonceaux, T. J. (2014). Simultaneous profiling of seed-associated bacteria and fungi reveals antagonistic interactions between microorganisms within a shared epiphytic microbiome on *Triticum* and *Brassica* seeds. *New Phytologist*, 202(2), 542–553. doi:10.1111/nph.12693
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Liu, P., & Nester, E. W. (2006). Indoleacetic acid, a product of transferred DNA, inhibits *vir* gene expression and growth of *Agrobacterium tumefaciens* C58. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(12), 4658–4662. doi:10.1073/pnas.0600366103
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Liu, H., Carvalhais, L. C., Crawford, M., Singh, E., Dennis, P. G., Pieterse, C. M. J., & Schenk, P. M. (2017). Inner plant values: diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria. *Frontiers in Microbiology*, 8, 2552. doi:10.3389/fmicb.2017.02552
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Lomolino, G., Morari, F., Dal Ferro, N., Vincenzi, S., & Pasini, G. (2017). Investigating the einkorn (*Triticum monococcum*) and common wheat (*Triticum aestivum*) bread crumb structure with X-ray microtomography: effects on rheological and sensory properties. *International Journal of Food Science & Technology*, 52(6), 1498–1507. doi:10.1111/ijfs.13425
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Lowe, N. M. (2021). The global challenge of hidden hunger: perspectives from the field. *Proceedings of the Nutrition Society*, 80(3), 283–289. doi:10.1017/S0029665121000902
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Lu, H., Wei, T., Lou, H., Shu, X., & Chen, Q. (2021). A critical review on communication mechanism within plant-endophytic fungi interactions to cope with biotic and abiotic stresses. *Journal of Fungi*, 7(9), 719. doi:10.3390/jof7090719
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Luo, Y., Wang, F., Huang, Y., Zhou, M., Gao, J., Yan, T., Sheng, H., & An, L. (2019). *Sphingomonas* sp. Cra20 increases plant growth rate and alters rhizosphere microbial community structure of *Arabidopsis thaliana* under drought stress. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1221. doi:10.3389/fmicb.2019.01221
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Lyu, D., Zajonc, J., Pagé, A., Tanney, C. A. S., Shah, A., Monjezi, N., Msimbira, L. A., Antar, M., Nazari, M., Backer, R., & Smith, D. L. (2021). Plant holobiont theory: the phytomicrobiome plays a central role in evolution and success. *Microorganisms*, 9(4), 675. doi:10.3390/microorganisms9040675
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Makar, O., Kuźniar, A., Patsula, O., Kavulych, Y., Kozlovskyy, V., Wolińska, A., Skórzyńska-Polit, E., Vatamaniuk, O., Terek, O., & Romanyuk, N. (2021). Bacterial endophytes of spring wheat grains and the potential to acquire Fe, Cu, and Zn under their low soil bioavailability. *Biology*, 10(5), 409. doi:10.3390/biology10050409
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Marín, F., Santos, M., Carretero, F., Yau, J. A., & Diáñez, F. (2011). *Erwinia aphidicola* isolated from commercial bean seeds (*Phaseolus vulgaris*). *Phytoparasitica*, 39(5), 483–489. doi:10.1007/s12600-011-0190-4
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Matthijs, S., Tehrani, K. A., Laus, G., Jackson, R. W., Cooper, R. M., & Cornelis, P. (2007). Thioquinolobactin, a *Pseudomonas* siderophore with antifungal and anti-*Pythium* activity. *Environmental Microbiology*, 9(2), 425–434. doi:10.1111/j.1462-2920.2006.01154.x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Melash, A. A., & Mengistu, D. K. (2020). Improving grain micronutrient content of durum wheat (*Triticum turgidum* var. durum) through agronomic biofortification to alleviate the hidden hunger. *Advances in Agriculture*, 1–6. doi:10.1155/2020/7825413
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Mengistu, A. A. (2020). Endophytes: colonization, behaviour, and their role in defense mechanism. *International Journal of Microbiology*, 2020, 6927219. doi:10.1155/2020/6927219
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Minervini, F., Lattanzi, A., Dinardo, F. R., De Angelis, M., & Gobbetti, M. (2017). Wheat endophytic lactobacilli drive the microbial and biochemical features of sourdoughs. *Food Microbiology*, 70, 162–171. doi:10.1016/j.fm.2017.09.006
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ntushelo, K., Ledwaba, L. K., Rauwane, M. E., Adebo, O. A., & Njobeh, P. B. (2019). The mode of action of *Bacillus* species against *Fusarium graminearum*, tools for investigation, and future prospects. *Toxins*, 11(10), 606. doi:10.3390/toxins11100606
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Olsen, L. I., & Palmgren, M. G. (2014). Many rivers to cross: the journey of zinc from soil to seed. *Frontiers in Plant Science*, 5, 30. doi:10.3389/fpls.2014.00030
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- Özkurt, E., Hassani, M. A., Sesiz, U., Künzel, S., Dagan, T., Özkan, H., & Stukenbrock, E. H. (2020). Seed-derived microbial colonization of wild emmer and domesticated bread wheat (*Triticum dicoccoides* and *T. aestivum*) seedlings shows pronounced differences in overall diversity and composition. *MBio*, 11(6), e02637-20. doi:10.1128/mBio.02637-20
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Pan, D., Mionetto, A., Tiscornia, S., & Bettucci, L. (2015). Endophytic bacteria from wheat grain as biocontrol agents of *Fusarium graminearum* and deoxynivalenol production in wheat. *Mycotoxin Research*, 31(3), 137–143. doi:10.1007/s12550-015-0224-8
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Pang, F., Tao, A., Ayra-Pardo, C., Wang, T., Yu, Z., & Huang, S. (2022). Plant organ- and growth stage-diversity of endophytic bacteria with potential as biofertilisers isolated from wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Plant Biology*, 22(1), 276. doi:10.1186/s12870-022-03615-8
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Pasychnyk, L., Gvozdyak, R., & Khodos, S. (2005). Epifitna ta endofitna mikroflora zdravoho zerna ta vehetuiuchykh roslyn pshenytsi [Epiphytic and endophytic microflora of healthy grain and vegetating wheat plants]. *Visnyk DAU*, 2(15), 141–148. Retrieved from http://ir.znau.edu.ua/bitstream/123456789/7066/1/DAU_2005_2_15_141-148.pdf (In Ukrainian)
[Google Scholar](#)
- Pastoshchuk, A., Shustyk, D., Zelena, P., Yumyna, Yu., & Skivka, L. (2022). Antimicrobial activity of exometabolites of *Paenibacillus polymyxa*, isolated from endophytic community of winter wheat grain. *Naukovi Dopovidi Nacional'nogo Universitetu Bioresursiv i Prirodokoristuvannâ Ukraïni*, 1(95). doi.org/10.31548/dopovidi2022.01.005 (In Ukrainian)
[Crossref](#)
- Patel, J. K., Gohel, K., Patel, H., & Solanki, T. (2021). Wheat growth dependent succession of culturable endophytic bacteria and their plant growth promoting traits. *Current Microbiology*, 78(12), 4103–4114. doi:10.1007/s00284-021-02668-6
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Peiffer, J. A., Spor, A., Koren, O., Jin, Z., Tringe, S. G., Dangl, J. L., Buckler, E. S., & Ley, R. E. (2013). Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16), 6548–6553. doi:10.1073/pnas.1302837110
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Penrose, D. M., Moffatt, B. A., & Glick, B. R. (2001). Determination of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) to assess the effects of ACC deaminase-containing bacteria on roots of canola seedlings. *Canadian Journal of Microbiology*, 47(1), 77–80. doi:10.1139/w00-128
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Petrini, O. (1996). Ecological and physiological aspects of host specificity in endophytic fungi (pp. 87–100). In: S. C. Redlin & L. M. Carris (Eds). *Endophytic fungi in grasses and woody plants*. St. Paul: APS Press.
[Google Scholar](#)
- Qi, Y., Wang, S., Shen, C., Zhang, S., Chen, Y., Xu, Y., Liu, Y., Wu, Y., & Jiang, D. (2012). OsARF12, a transcription activator on auxin response gene, regulates root elongation and affects iron accumulation in rice (*Oryza sativa*). *New Phytologist*, 193(1), 109–120. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03910.x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ramesh, A., Sharma, S. K., Sharma, M. P., Yadav, N., & Joshi, O. P. (2014). Inoculation of zinc solubilizing *Bacillus aryabhatai* strains for improved growth, mobilization and biofortification of zinc in soybean and wheat cultivated in Vertisols of central India. *Applied Soil Ecology*, 73, 87–96. doi:10.1016/j.apsoil.2013.08.009
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Ramzan, Y., Hafeez, M. B., Khan, S., Nadeem, M., Saleem-ur-Rahman, Batool, S., & Ahmad, J. (2020). Biofortification with zinc and iron improves the grain quality and yield of wheat crop. *International Journal of Plant Production*, 14(3), 501–510. doi:10.1007/s42106-020-00100-w
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Rana, A., Joshi, M., Prasanna, R., Shivay, Y. S., & Nain, L. (2012). Biofortification of wheat through inoculation of plant growth promoting rhizobacteria and cyanobacteria. *European Journal of Soil Biology*, 50, 118–126. doi:10.1016/j.ejsobi.2012.01.005
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Rana, K. L., Kour, D., Kaur, T., Sheikh, I., Yadav, A. N., Kumar, V., Suman, A., & Dhaliwal, H. S. (2020). Endophytic microbes from diverse wheat genotypes and their potential biotechnological applications in plant growth promotion and nutrient uptake. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 90(5), 969–979. doi:10.1007/s40011-020-01168-0
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Razzaghi Komaresofla, B., Alikhani, H. A., & Etesami, H. (2020). Effect of *Staphylococcus* sp. bacteria isolated from *Salicornia* plant on wheat growth. *Journal of Water and Soil Conservation*, 26(6), 179–196. doi:10.22069/JWSC.2019.16079.3133
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Rehman, A., Farooq, M., Naveed, M., Nawaz, A., & Shahzad, B. (2018). Seed priming of Zn with endophytic bacteria improves the productivity and grain biofortification of bread wheat. *European Journal of Agronomy*, 94, 98–107. doi:10.1016/j.eja.2018.01.017
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Remus, R., Ruppel, S., Jacob, H.-J., Hecht-Buchholz, C., & Merbach, W. (2000). Colonization behaviour of two enterobacterial strains on cereals. *Biology and Fertility of Soils*, 30(5–6), 550–557. doi:10.1007/s003740050035
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Ribeiro, I. D. A., Volpiano, C. G., Vargas, L. K., Granada, C. E., Lisboa, B. B., & Passaglia, L. M. P. (2020). Use of mineral weathering bacteria to enhance nutrient availability in crops: a review. *Frontiers in Plant Science*, 11, 590774. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.590774>
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Ridout, M. E., Schroeder, K. L., Hunter, S. S., Styer, J., & Newcombe, G. (2019). Priority effects of wheat seed endophytes on a rhizosphere symbiosis. *Symbiosis*, 78(1), 19–31. doi:10.1007/s13199-019-00606-6
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Rijavec, T., Lapanje, A., Dermastia, M., & Rupnik, M. (2007). Isolation of bacterial endophytes from germinated maize kernels. *Canadian Journal of Microbiology*, 53(6), 802–808. doi:10.1139/W07-048
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Robinson, R. J., Fraaije, B. A., Clark, I. M., Jackson, R. W., Hirsch, P. R., & Mauchline, T. H. (2016). Endophytic bacterial community composition in wheat (*Triticum aestivum*) is determined by plant tissue type, developmental stage and soil nutrient availability. *Plant and Soil*, 405(1–2), 381–396. doi:10.1007/s11104-015-2495-4
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Rodriguez, R., & Redman, R. (2008). More than 400 million years of evolution and some plants still can't make it on their own: plant stress tolerance via fungal symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 59(5), 1109–1114. doi:10.1093/jxb/erm342
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Román-Ponce, B., Ramos-Garza, J., Vásquez-Murrieta, M. S., Rivera-Orduña, F. N., Chen, W. F., Yan, J., Estrada-de los Santos, P., & Wang, E. T. (2016). Cultivable endophytic bacteria from heavy metal(loid)-tolerant plants. *Archives of Microbiology*, 198(10), 941–956. doi:10.1007/s00203-016-1252-2
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Rusakova, M. Yu., Galkin, B. M., Filipova, T. O., Ivah, V. V., & Titlianov, O. O. (2014). The siderophore production by *Pseudomonas* bacteria. *Microbiology and Biotechnology*, 4, 88–95. doi:10.18524/2307-4663.2014.4(28).48430 (In Ukrainian)
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Sabaté, D. C., Brandan, C. P., Petroselli, G., Erra-Balsells, R., & Audisio, M. C. (2018). Biocontrol of *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary on common bean by native lipopeptide-producer *Bacillus* strains. *Microbiological Research*, 211, 21–30. doi:10.1016/j.micres.2018.04.003
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Sagar, A., Thomas, G., Rai, S., Mishra, R. K., & Ramteke, P. W. (2018). Enhancement of growth and yield parameters of wheat variety AAI-W6 by an organic farm isolate of plant growth promoting erwinia species (KP226572). *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, 11(1), 159–171.
[Google Scholar](#)
- Saini, D. K., Devi, P., & Kaushik, P. (2020). Advances in genomic interventions for wheat biofortification: a review. *Agronomy*, 10(1), 62. doi:10.3390/agronomy10010062
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Saldierna Guzmán, J. P., Reyes-Prieto, M., & Hart, S. C. (2021). Characterization of *Erwinia gerundensis* A4, an almond-derived plant growth-promoting endophyte. *Frontiers in Microbiology*, 12, 687971. doi:10.3389/fmicb.2021.687971
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Santos, M. L. dos, Berlitz, D. L., Wiest, S. L. F., Schünemann, R., Knaak, N., & Fiuza, L. M. (2018). Benefits associated with the interaction of endophytic bacteria and plants. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 61(0), e18160431. doi:10.1590/1678-4324-2018160431
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Santoyo, G., Moreno-Hagelsieb, G., del Carmen Orozco-Mosqueda, Ma., & Glick, B. R. (2016). Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiological Research*, 183, 92–99. doi:10.1016/j.micres.2015.11.008
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Shah, D., Khan, M. S., Aziz, S., Ali, H., & Pecoraro, L. (2021). Molecular and biochemical characterization, antimicrobial activity, stress tolerance, and plant growth-promoting effect of endophytic bacteria isolated from wheat varieties. *Microorganisms*, 10(1), 21. doi:10.3390/microorganisms10010021
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Shahzad, R., Khan, A. L., Bilal, S., Asaf, S., & Lee, I.-J. (2018). What is there in seeds? Vertically transmitted endophytic resources for sustainable improvement in plant growth. *Frontiers in Plant Science*, 9, 24. doi:10.3389/fpls.2018.00024
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Sharma, S. K., Sharma, M. P., Ramesh, A., & Joshi, O. P. (2012). Characterization of zinc-solubilizing *Bacillus* isolates and their potential to influence zinc assimilation in soybean seeds. *Journal of Microbiology and Biotechnology*, 22(3), 352–359. doi:10.4014/jmb.1106.05063
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Singh, D., & Prasanna, R. (2020). Potential of microbes in the biofortification of Zn and Fe in dietary food grains. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 40(2), 15. doi:10.1007/s13593-020-00619-2
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Singh, D., Geat, N., Rajawat, M. V. S., Prasanna, R., & Saxena, A. K. (2020). Performance of low and high Fe accumulator wheat genotypes grown on soils with low or high available Fe and endophyte inoculation. *Acta Physiologiae Plantarum*, 42(2), 24. doi:10.1007/s11738-019-2997-4
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Singh, D., Geat, N., Rajawat, M. V. S., Prasanna, R., Kar, A., Singh, A. M., & Saxena, A. K. (2018). Prospecting endophytes from different Fe or Zn accumulating wheat genotypes for their influence as inoculants on plant growth, yield, and micronutrient content. *Annals of Microbiology*, 68(12), 815–833. doi:10.1007/s13213-018-1388-1
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Singh, D., Rajawat, M. V. S., Kaushik, R., Prasanna, R., & Saxena, A. K. (2017). Beneficial role of endophytes in biofortification of Zn in wheat genotypes varying in nutrient use efficiency grown in soils sufficient and deficient in Zn. *Plant and Soil*, 416(1–2), 107–116. doi:10.1007/s11104-017-3189-x
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Solanki, M. K., Abdelfattah, A., Britzi, M., Zakin, V., Wisniewski, M., Droby, S., & Sionov, E. (2019). Shifts in the composition of the microbiota of stored wheat grains in response to fumigation. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1098. doi:10.3389/fmicb.2019.01098
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Soluch, R., Hülter, N. F., Romero Picazo, D., Özkurt, E., Stukenbrock, E. H., & Dagan, T. (2021). Colonization dynamics of *Pantoea agglomerans* in the wheat root habitat. *Environmental Microbiology*, 23(4), 2260–2273. doi:10.1111/1462-2920.15430
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Spaepen, S., Vanderleyden, J., & Remans, R. (2007). Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling. *FEMS Microbiology Reviews*, 31(4), 425–448. doi:10.1111/j.1574-6976.2007.00072.x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Suhanono, S., Kusumawardhani, M. K., & Aditiawati, P. (2016). Isolation and molecular identification of endophytic bacteria from Rambutan fruits (*Nephelium lappaceum* L.) cultivar Binjai. *HAYATI Journal of Biosciences*, 23(1), 39–44. doi:10.1016/j.hjb.2016.01.005
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Sun, Z., Liu, K., Zhang, J., Zhang, Y., Xu, K., Yu, D., Wang, J., Hu, L., Chen, L., & Li, C. (2017). IAA producing *Bacillus altitudinis* alleviates iron stress in *Triticum aestivum* L. seedling by both bioleaching of iron and up-regulation of genes encoding ferritins. *Plant and Soil*, 419(1–2), 1–11. doi:10.1007/s11104-017-3218-9
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Sun, Z., Yue, Z., Liu, H., Ma, K., & Li, C. (2021). Microbial-assisted wheat iron biofortification using endophytic *Bacillus altitudinis* WR10. *Frontiers in Nutrition*, 8, 704030. doi:10.3389/frnut.2021.704030
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Tabei, H., Azegami, K., & Fukuda, T. (1988). Infection site of rice grain with *Erwinia herbicola*, the causal agent of bacterial palea browning of rice. *Japanese Journal of Phytopathology*, 54(5), 637–639. doi:10.3186/jjphytopath.54.637
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Tan, R. X., & Zou, W. X. (2001). Endophytes: a rich source of functional metabolites. *Natural Product Reports*, 18(4), 448–459. doi:10.1039/b100918o
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Tao, A., Pang, F., Huang, S., Yu, G., Li, B., & Wang, T. (2014). Characterisation of endophytic *Bacillus thuringiensis* strains isolated from wheat plants as biocontrol agents against wheat flag smut. *Biocontrol Science and Technology*, 24(8), 901–924. doi:10.1080/09583157.2014.904502
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Thompson, B. (2020). Isolation and characterization of bacterial endophytes for growth promotion of *Phaseolus vulgaris* under salinity stress. University of the Western Cape, Cape Town, South Africa.
[Google Scholar](#)
- Tripathi, S., Bahuguna, R. N., Shrivastava, N., Singh, S., Chatterjee, A., Varma, A., & Jagadish, S. K. (2022). Microbial biofortification: a sustainable route to grow nutrient-rich crops under changing climate. *Field Crops Research*, 287, 108662. doi:10.1016/j.fcr.2022.108662
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Truyens, S., Weyens, N., Cuypers, A., & Vangronsveld, J. (2015). Bacterial seed endophytes: genera, vertical transmission and interaction with plants. *Environmental Microbiology Reports*, 7(1), 40–50. doi:10.1111/1758-2229.12181
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Ullah, H., Yasmin, H., Mumtaz, S., Jabeen, Z., Naz, R., Nosheen, A., & Hassan, M. N. (2020). Multitrait *Pseudomonas* spp. isolated from monocropped wheat (*Triticum aestivum*) suppress Fusarium root and grown rot. *Phytopathology*, 110(3), 582–592. doi:10.1094/phyto-10-19-0383-r
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- United Nations (UN). (2015). World population prospects: the 2015 revision. Retrieved from https://population.un.org/wpp/Publications/Files/Key_Findings_WPP_2015.pdf
[Google Scholar](#)
- Van Der Straeten, D., Fitzpatrick, T. B., & De Steur, H. (2017). Editorial overview: biofortification of crops: achievements, future challenges, socio-economic, health and ethical aspects. *Current Opinion in Biotechnology*, 44, vii–x. doi:10.1016/j.copbio.2017.03.007
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Van Overbeek, L. S., & Saikkonen, K. (2016). Impact of bacterial–fungal interactions on the colonization of the endosphere. *Trends in Plant Science*, 21(3), 230–242. doi:10.1016/j.tplants.2016.01.003
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Vasconcelos, M. W., Gruissem, W., & Bhullar, N. K. (2017). Iron biofortification in the 21st century: setting realistic targets, overcoming obstacles, and new strategies for healthy nutrition. *Current Opinion in Biotechnology*, 44, 8–15. doi:10.1016/j.copbio.2016.10.001
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Verma, P., Yadav, A. N., Kazy, S. K., Saxena, A. K., & Suman, A. (2014). Evaluating the diversity and phylogeny of plant growth promoting bacteria associated with wheat (*Triticum aestivum*) growing in central zone of India. *International Journal Current Microbiology and Applied Science*, 3, 432–447.
[Google Scholar](#)
- Verma, P., Yadav, A. N., Khannam, K. S., Panjiar, N., Kumar, S., Saxena, A. K., & Suman, A. (2015). Assessment of genetic diversity and plant growth promoting attributes of psychrotolerant bacteria allied with wheat (*Triticum aestivum*) from the northern hills zone of India. *Annals of Microbiology*, 65(4), 1885–1899. doi:10.1007/s13213-014-1027-4
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Verma, S. K., Sahu, P. K., Kumar, K., Pal, G., Gond, S. K., Kharwar, R. N., & White, J. F. (2021). Endophyte roles in nutrient acquisition, root system architecture development and oxidative stress tolerance. *Journal of Applied Microbiology*, 131(5), 2161–2177. doi:10.1111/jam.15111
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Wanees, A. E., Zaslow, S. J., Potter, S. J., Hsieh, B. P., Boss, B. L., & Izquierdo, J. A. (2018). Draft genome sequence of the plant growth-promoting *Sphingobium* sp. strain AEW4, isolated from the rhizosphere of the beachgrass *Ammophila breviligulata*. *Genome Announcements*, 6(21), e00410-18. doi:10.1128/genomeA.00410-18
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Wendel, S. O., Menon, S., Alshetaiwi, H., Shrestha, T. B., Chlebanowski, L., Hsu, W.-W., Bossmann, S. H., Narayanan, S., & Troyer, D. L. (2015). Cell based drug delivery: *Micrococcus luteus* loaded neutrophils as chlorhexidine delivery vehicles in a mouse model of liver abscesses in cattle. *PLoS One*, 10(5), e0128144. doi:10.1371/journal.pone.0128144
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Weyens, N., Beckers, B., Schellingen, K., Ceulemans, R., Croes, S., Janssen, J., Haenen, S., Witters, N., & Vangronsveld, J. (2013). Plant-associated bacteria and their role in the success or failure of metal phytoextraction projects: first observations of a field-related experiment. *Microbial Biotechnology*, 6(3), 288–299. doi:10.1111/1751-7915.12038
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- White, J. F., Kingsley, K. L., Zhang, Q., Verma, R., Obi, N., Dvinskikh, S., Elmore, M. T., Verma, S. K., Gond, S. K., & Kowalski, K. P. (2019). Endophytic microbes and their potential applications in crop management. *Pest Management Science*, 75(10), 2558–2565. doi:10.1002/ps.5527
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

- White, P. J., & Broadley, M. R. (2009). Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets – iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine. *New Phytologist*, 182(1), 49–84. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02738.x
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- White, P., Pongrac, P., Sneddon, C., Thompson, J., & Wright, G. (2018). Limits to the biofortification of leafy brassicas with zinc. *Agriculture*, 8(3), 32. doi:10.3390/agriculture8030032
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Witzel, K., Gwinn-Giglio, M., Nadendla, S., Shefchek, K., & Ruppel, S. (2012). Genome sequence of *Enterobacter radincitans* DSM16656^T, a plant growth-promoting endophyte. *Journal of Bacteriology*, 194(19), 5469–5469. doi:10.1128/JB.01193-12
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Woźniak, M., Gałązka, A., Tyśkiewicz, R., & Jaroszuk-Ścisel, J. (2019). Endophytic bacteria potentially promote plant growth by synthesizing different metabolites and their phenotypic/physiological profiles in the Biolog GEN III MicroPlate™ test. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(21), 5283. doi:10.3390/ijms20215283
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Xu, J., Kloepper, J. W., Huang, P., McInroy, J. A., & Hu, C. H. (2018). Isolation and characterization of N₂-fixing bacteria from giant reed and switchgrass for plant growth promotion and nutrient uptake. *Journal of Basic Microbiology*, 58(5), 459–471. doi:10.1002/jobm.201700535
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Xu, Y., Zhang, S., Guo, H., Wang, S., Xu, L., Li, C., Qian, Q., Chen, F., Geisler, M., Qi, Y., & Jiang, D. A. (2014). OsABC14 functions in auxin transport and iron homeostasis in rice (*Oryza sativa* L.). *The Plant Journal*, 79(1), 106–117. doi:10.1111/tpj.12544
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Yaseen, M., Abbas, T., Aziz, M. Z., Wakeel, A., Yasmeen, H., Ahmed, W., Ullah, A., Naveed, M. (2018). Microbial assisted foliar feeding of micronutrients enhance growth, yield and biofortification of wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 353–360. doi:10.17957/ijab/15.0498
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Young, C. C., Arun, A. B., Kämpfer, P., Busse, H. J., Lai, W. A., Chen, W. M., Shen, F. T., & Rekha, P. D. (2008). *Sphingobium rhizovicinum* sp. nov., isolated from rhizosphere soil of *Fortunella hindsii* (Champ. ex Benth.) Swingle. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 58(8), 1801–1806. doi:10.1099/ijms.0.65564-0
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Yu, R.-Q., Kurt, Z., He, F., & Spain, J. C. (2019). Biodegradation of the allelopathic chemical pterostilbene by a *Sphingobium* sp. strain from the peanut rhizosphere. *Applied and Environmental Microbiology*, 85(5), e02154-18. doi:10.1128/AEM.02154-18
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Yue, Z., Shen, Y., Chen, Y., Liang, A., Chu, C., Chen, C., & Sun, Z. (2019). Microbiological insights into the stress-alleviating property of an endophytic *Bacillus altitudinis* WR10 in wheat under low-phosphorus and high-salinity stresses. *Microorganisms*, 7(11), 508. doi:10.3390/microorganisms7110508
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Zhang, P., Zhu, Y., Ma, D., Xu, W., Zhou, J., Yan, H., Yang, L., & Yin, J. (2019). Screening, identification, and optimization of fermentation conditions of an antagonistic endophyte to wheat head blight. *Agronomy*, 9(9), 476. doi:10.3390/agronomy9090476
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Žiarovská, J., Medo, J., Kyseľ, M., Zamiešková, L., & Kačániová, M. (2020). Endophytic bacterial microbiome diversity in early developmental stage plant tissues of wheat varieties. *Plants*, 9(2), 266. doi:10.3390/plants9020266
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)

Zou, C., Du, Y., Rashid, A., Ram, H., Savasli, E., Pieterse, P. J., Ortiz-Monasterio, I., Yazici, A., Kaur, C., Mahmood, K., Singh, S., Le Roux, M. R., Kuang, W., Onder, O., Kalayci, M., & Cakmak, I. (2019). Simultaneous biofortification of wheat with zinc, iodine, selenium, and iron through foliar treatment of a micronutrient cocktail in six countries. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 67(29), 8096–8106. doi:10.1021/acs.jafc.9b01829
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)

ENDOPHYTIC BACTERIA OF WHEAT AND THE POTENTIAL TO IMPROVE MICROELEMENT COMPOSITION OF GRAIN

O. O. Makar, N. D. Romanyuk

Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevsky St., Lviv 79005, Ukraine

In sustainable agriculture, there is a tendency for an increased use of microbiological preparations, especially plant growth promoting bacteria (PGPB), that can supplement the phenotypic plasticity and adaptability of plants, promote their growth and development, increase stress-tolerance.

The endophytic PGPB could be a promising element of technologies for the improvement of mineral nutrition and promotion of growth and yield of wheat (*Triticum* spp.). They are transferred to the plant by a horizontal, from the environment (rhizosphere, phyllosphere), or a vertical, from the seeds (from generation to generation), way. The growth-promoting effect of endophytes is mediated by the synthesis and secretion of phytohormones and secondary metabolites as well as their ability to absorb N₂, suppress the development of bacterial and/or fungal phytopathogens; improve mineral nutrition.

The review elucidates current data on the presence of bacterial endophytes in various organs of wheat plants and their characterization as potential PGPB. Data on the most common genera of bacterial endophytes of wheat (*Bacillus*, *Micrococcus*, *Staphylococcus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Kosakonia*, etc.) are presented, and their influence on plants is described, in particular, the effect on the absorption of micronutrients important for plants and humans such as iron (Fe) and zinc (Zn), resistance to stress factors and growth. The varietal differences in the wheat endophytic microbiome are noted. An increased micronutrient acquisition and assimilation assisted by the bacterial endophytes are associated with the changes in endogenous auxins and ethylene, the release of organic acids, siderophores, indirect activation of metal transporters, etc. The mechanisms underlying plant growth stimulation are complex due to interactions between a microorganism and the whole plant microbiome and their changes during the plant ontogenesis. The analysis of the published data confirms the need for further studies of the microbiome composition and mechanisms of interaction of endophytic PGPB to develop new strategies for improving mineral nutrition of wheat and microelement biofortification of grain. It is a feasible and promising technology of the future to overcome the problems of hidden hunger and provide quality food products to the world population with available resources and a reduced negative impact on the environment.

Keywords: bacterial endophytes, PGPB, wheat, biofortification, Zn, Fe

Received / Одержано
24 August, 2022

Revision / Доопрацьовано
02 September, 2022

Accepted / Прийнято
21 September, 2022

Published / Опубліковано
04 October, 2022