

МІКРОБНІ ДОБРИВА ТА ШЛЯХИ ОПТИМІЗАЦІЇ ЕФЕКТИВНОСТІ ЇХ ЗАСТОСУВАННЯ У РОСЛИННИЦТВІ

А.С. Левішко, П.М. Маменко

Інститут агроекології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)

e-mail: alodua2@gmail.com; ORCID: 0000-0003-4037-1730

e-mail: p_tamlenko@ukr.net; ORCID: 0009-0001-9945-8462

Біодобрива є найпоширенішою категорією біопродуктів на сільськогосподарському ринку, попит на яку з кожним роком постійно зростає. Застосування біологічних засобів удобрення та захисту рослин вважається ознакою високорозвинутої економіки країн світу. У статті розглядаються основні механізми дії мікробних добрив та чинники, що впливають на їх ефективність у сільському господарстві. Описано біодобрива в класичному розумінні, тобто як субстрат, що містить живі клітини мікроорганізмів або/ї продукти їх метаболізму. За даними ринку, найбільшу частку серед таких препаратів посідають азотфіксатори (близько 79 %) та фосфатмобілізатори (близько 15 %). Ці цифри базуються на аналітичних звітах міжнародних дослідницьких агентств і галузевих оглядах ринку. Особливу увагу приділено симбіотичним азотфіксаторам роду *Rhizobium*, які утворюють бульбочки на коренях бобових. Розкрито механізми регуляції симбіозу з боку рослин-господарів, зокрема систем зворотного зв'язку, які дають змогу контролювати формування бульбочок на коренях, залежно від умов живлення. Показано, що надмірне внесення мінерального азоту може повністю пригнічувати симбіоз, навіть за наявності ефективного біопрепарату. Окреслено значення зовнішніх екологічних чинників вологості, рН, температури та типу ґрунту для активності ризобій. Розглянуто агрономічні переваги несимбіотичних азотфіксувальних бактерій (*Azotobacter*, *Azospirillum* та ін.) як альтернативи традиційним джерелам азоту для культур, що не вступають у симбіоз із симбіотичними мікроорганізмами (ризобіями). Зокрема, описано їхню здатність до продукування екзополісахаридів, фітогормонів та біологічно активних речовин, які покращують структуру ґрунту та підвищують стійкість рослин до абіотичних і біотичних стресів. Окрему увагу приділено фосфатмобілізуюльним мікроорганізмам і механізмам солюбілізації фосфатів, а також мобілізації калію та заліза. Описано дію сидерофорів, які поліпшують біодоступність мікроелементів і сприяють детоксикації ґрунтів від важких металів. Продemonстровано, що завдяки складним та різноманітним взаємодіям у мікробіомі ґрунту, мікроорганізми мають ключове значення у покращанні доступності та засвоєнні поживних речовин рослинами. Наведено чинники, що визначають ефективність мікробних добрив, означено поширені помилки за їх застосування та надано рекомендації щодо зберігання якості препаратів на тривалий час.

Ключові слова: біопрепарати, азотфіксатори, фосфатмобілізатори, біопестициди, екологічні чинники.

ВСТУП

Ґрунти України є найціннішим ресурсом країни, адже сільське господарство дає найбільший внесок в її економічний розвиток та задовольняє основні потреби суспільства. Воно є однією з найпотужніших галузей економіки або господарства та важливим джерелом ВВП, забезпечуючи робочі місця для працівників різного рівня кваліфікації, і використовує значну площу земель країни [1].

Слід відмітити, що на сьогодні в Україні стан сільськогосподарських угідь, серйозно страждає і продовжує потерпати від активних воєнних дій та застосування різних видів зброї, що є також і великою екологічною проблемою. У зв'язку із воєнними діями, що відбуваються на всій території України здійснюється постійний викид неосяжної кількості різноманітних токсичних речовин. Вони мають критично негативний вплив на всі живі об'єкти навколишнього середовища, та передусім по-

гіршуючи мікробіологічні показники ґрунту і відповідно знижуючи родючість ґрунту [2]. Насамперед відбувається вплив на мікробіоту ґрунту, що призводить до змін у складі найважливіших еколого-трофічних груп мікроорганізмів [2; 3].

Загалом, мікробні угруповання постійно адаптуються до змін навколишнього середовища і тому є чутливими показниками стану ґрунту. Внаслідок впливу токсичних речовин, часто відбувається загибель корисних мікроорганізмів та інтенсивний розвиток нових агресивних патогенних видів. Все це може призвести до величезних збитків від втрат урожаїв. Однак, також треба не забувати, що не лише в цьому існує загроза для ґрунтів. Так, платою за непомірне використання інтенсивних агротехнологій стало безпрецедентне погіршення глобальної екологічної ситуації: забруднення навколишнього середовища (зокрема й біозабруднення у вигляді зростання кількості патогенів та шкідників), втрата природної родючості ґрунтів, широко відмічається тенденція до зникнення певних груп мікроорганізмів та збільшення їх шкідливих видів, зниження біорізноманіття природних екосистем та як результат різке погіршення умов життя населення багатьох країн світу. Зрозуміло, що досягнення біобезпеки має здійснюватися із дотриманням принципу застереження та запобігання заподіяння екологічної шкоди. Тому, дедалі більше уваги відводиться розвитку екологічно стійких сільськогосподарських систем, де продуктивність рослин і тварин забезпечується використанням їх біологічних можливостей, за мінімального застосування агрохімікатів, як-от мінеральні добрива, пестициди тощо. Такий перехід від інтенсивного до екологічно стійкого землеробства, в якому продуктивність рослин гарантується використанням біопрепаратів за мінімального використання екологічно небезпечних агрохімікатів, отримує дедалі більшу поширеність у всьому світі [4; 5].

Відомо, що рослини живляться мінеральними речовинами з ґрунту за допомогою діяльності мікроорганізмів, які існують

у їх ризосфері. Найбільш вивчені механізми стимулювання росту рослин бактеріями включають забезпечення рослин поживними речовинами, які є дефіцитними або важкодоступними, як-от азот, фосфор, калій, залізо. Багато ґрунтів сільськогосподарського призначення не мають достатньої кількості одного або більше цих елементів, і тому не може реалізуватись потенціал росту рослин. Щоб усунути цю проблему та отримати високі врожаї, фермери стають дедалі більш залежними від хімічних джерел даних елементів. Окрім того, що хімічні добрива є досить високоєфективними, їх виробництво вимагає використання невідновлювальних джерел — нафти та природного газу, що негативно впливає як на людство, так і на навколишнє середовище загалом [5; 6]. На противагу цьому, мікробні продукти мають величезне значення як інструменти сталого рослинництва, особливо внаслідок зміни клімату, що частково спричинена й штучними добривами. Незважаючи на зростаючий інтерес до біопрепаратів, їх потенціал ще не повністю досліджений і використання в багатьох країнах світу знаходиться в початковому стані [7]. Існує потреба пролити світло на минулі, поточні та майбутні перспективи біодобрив, щоб розкрити їх потенціал та покращити розуміння їх особливостей.

Тому, **метою нашої роботи** було висвітлити питання умов застосування функціонально різноманітних біодобрив мікробного походження в рослинництві, що прокладе шлях до їх більш ширшого використання.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

За даними Продовольчої та сільськогосподарської організації (FAO), оціночна чисельність населення світу на 2025 р. становитиме майже $8,5 \times 10^9$ мешканців. Таке збільшення неминуче вимагатиме значного додаткового сільськогосподарського виробництва $\sim 2,4 \times 10^9$ т/рік. У той самий час сільське господарство стикається з декількома неочікуваними екологічними проблемами, які особливо гострі в країнах

із низьким рівнем доходу, оскільки сільське господарство є домінантною частиною їхньої економіки. Нестача їжі та води може призвести до подальших заворушень та проблем. Зазвичай вважається, що посилення сільськогосподарського виробництва має ґрунтуватися не на збільшенні орних площ, а скоріше на посиленні виробництва на існуючих сільськогосподарських угіддях за рахунок підвищення продуктивності культур. І саме тут пошук альтернативних рішень для сільського господарства спонукав багатьох дослідників поглянути по-новому на сферу агрономічно корисних мікроорганізмів [5; 6; 8]. Це стало поштовхом до швидкого зростання виробництва біодобрив, біопестицидів та інших препаратів на основі мікробів. Ці мікроорганізми загалом представлені різноманітними їх природними групами. Агрономічно корисні мікробні популяції включають бактерії, ціанобактерії чи гриби, що сприяють розвитку рослин, забезпечують рослини важкодоступними елементами або пригнічують хвороби рослин, ендofіти, що підвищують стійкість до стресів, мікроорганізми-біодеструктори та ін. [5; 8; 9].

З огляду на властивості мікроорганізмів, які є основою певного препарату, біопрепарати містять у собі — біодобрива, біопестициди або регулятори росту рослин. На сьогодні всі ці категорії біопрепаратів впевнено посіли своє місце на аграрному ринку та необхідна їх кількість із кожним роком неупинно збільшується. Такий приріст обумовлений переважно збільшеними площами органічних сільськогосподарських угідь, а також широким визнанням біопрепаратів серед фермерів. Розмір світового ринку лише біодобрив досягнув 2,70 млрд дол. США в 2024 р. та очікується, що стане 4,78 млрд дол. США до 2029 р., зростаючи на 12,09% в рік. На ринку біодобрив існують також дані щодо прогнозованого їх приросту, відштовхуючись від культур мікроорганізмів-продуцентів, яке безпосередньо має зв'язок із функціоналом препаратів, в основі яких вони знаходяться. Так, на частку азотфіксаторів припадає близько 79% світового попиту, а частка

фосфатмобілізаторів становить 15%. Існує низка компаній-виробників, які очолюють світовий ринок біопрепаратів, наприклад, Novozymes (Данія), International Panacea Limited (Індія), Symborg (Іспанія), Kiwa Biotech (Китай), Mapleton Agribiotech (Австралія), Lallemand Inc. (Канада) та Rizobacter Argentina S.A. (Аргентина) [10; 11]. Провідні агрохімічні компанії, як-от BASF, Bayer та Syngenta останніми роками також активно включають у своє портфоліо біологічні препарати на основі мікроорганізмів, що лише підтверджує дедалі щоразу більший на них попит.

Водночас, застосування мікробних композицій зазвичай вважається сучасним і новим біотехнологічним підходом у аграрному секторі, інокуляція сільськогосподарських культур ефективними мікроорганізмами для підвищення врожайності є столітньою практикою. Загалом, біопрепарати для сільського господарства на основі мікроорганізмів використовуються у комерційних цілях понад 120 років. Перші спроби створення ризобактеріальних препаратів відносяться до кінця XVIII ст., коли французький вчений Жан-Батіст Буссінго (1801–1887 рр.) визнав, що ріст рослин пропорційний кількості азоту. Пізніше це спостереження пов'язано з відновленням N_2 до NH_4^+ , і тому виготовлено перше комерційне біодобриво Nitragin® на основі бактерій роду *Rhizobium*. Через суперечливу ефективність біопрепаратів порівняно з мінеральними добривами застосування біодобрив сповільнилося, але поживалося після наступних десятиліть досліджень, які дали обнадійливі результати з використанням *Pseudomonas* spp., *Azotobacter* та *Bacillus* spp. Перший препарат для стимуляції росту злаків «Alinite» на основі *B. ellenbachensis* створено та запроваджено у Німеччині. Так, комерціалізація біопрепаратів поступово поширилася в усьому світі. З тих пір розроблено багато біодобрив, а також були вдалі спроби створити бактеріальні препарати для удобрення небобових культур [7]. Актуальність цього питання не згасає, адже кількість відповідних препаратів постійно зростає, попри

зусилля таких науковців, як А.А. Бунас, У.М. Adal, В.Н. Aloo, S. Timmusk та ін. [5; 7; 8; 10] спрямовані на його популяризацію та роз'яснення. На сьогодні зареєстровано близько 150 мікробних штамів, які використовуються у сільському господарстві. Американське товариство мікробіологів висловило думку, що саме мікроорганізми стануть результативним рішенням для стійкого збільшення екологічного сільськогосподарського виробництва [6]. І безумовно, саме мікроорганізми, будуть відігравати провідну роль у революційних підходах до ведення сільського господарства впродовж наступних десятиліть, щоб допомогти задовольнити потреби щоразу збільшення кількості населення. Використання саме біопрепаратів є важливою стратегією стійкого сільського господарства, що дасть можливість зменшити екологічні проблеми за рахунок зниження застосування хімічних добрив.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Варто відзначити, що біопрепарати можуть бути як на основі живих культур мікроорганізмів, так і на основі лише продуктів їх життєдіяльності (фітогормони, речовини антибіотичної дії, ферменти тощо). У класичному розумінні біопрепарат має містити в собі живі клітини мікроорганізмів. Для ефективної інокуляції, насіння або коренів рослин, біологічні препарати на основі живих мікроорганізмів мають володіти такими властивостями: 1) бути здатними колонізувати поверхню кореня (або вступати в симбіотичні, ендоефітні чи асоціативні відносини); 2) виживати, розмножуватися та конкурувати з іншою мікробіотою принаймні впродовж часу, необхідного для стимуляції/захисту росту рослин і 3) сприяти росту рослин [5–9].

Вплив корисних мікроорганізмів на розвиток рослин може бути прямим — через механізми забезпечення поживними елементами (біодобрива) або регуляцію метаболізму (регулятори росту) та опосередкованим — шляхом захисту від збудників хвороб, шкідників (біопестициди)

або підвищення ефективності власних механізмів захисту рослин (модулятори стресостійкості). Механізми, за допомогою яких мікроорганізми стимулюють ріст рослин знаходяться під контролем генетичних процесів. Окрім того, у більшості вивчених випадків, одні й ті самі мікроби володіють кількома властивостями, зокрема й біологічного контролю [5–8; 10–13].

Для ефективного та безпечного використання біологічних препаратів потрібно чітко розуміти, якого типу препарат необхідний для вирішення того чи іншого типу проблем. Тому, нижче наведено коротку характеристику основних механізмів сприяння росту і розвитку рослин корисними мікроорганізмами.

Найвивченіші механізми стимулювання росту рослин бактеріями включають забезпечення рослин поживними речовинами, які є дефіцитними або важкодоступними, як-от азот, фосфор, калій, залізо. Ці специфічні ґрунтові мікроорганізми здатні замінити використання значної частини агрохімікатів і завдяки синтезованим ними біологічно активними речовинам комплексно збільшують урожайність сільськогосподарських культур та покращують її якість.

Фіксація азоту. Впродовж багатьох років здатність ґрунтових мікроорганізмів до біологічної фіксації молекулярного азоту, є одним з найважливіших питань біології. Здатність відновлювати N_2 до NH_4^+ виявлено у представників усіх основних груп прокаріот — еубактерій, ціанобактерій, актиноміцетів та архебактерій. Мікроорганізми, які перетворюють атмосферний N_2 в доступну для споживання рослинами форму, шляхом біологічної фіксації називаються діазотрофами або азотфіксувальними мікроорганізмами, і для забезпечення цього процесу використовують складну систему ферментів, відому як нітрогеназний комплекс. Мікробіологічні добрива, що містять азотфіксувальні бактерії, вносяться в ґрунт або на насіння. Після потрапляння в сприятливе середовище бактерії починають активно розмножуватися і колонізувати корені рослин. Завдяки

симбіотичним відносинам із рослинами, бактерії отримують від них вуглеводи та інші органічні речовини, а натомість забезпечують рослини доступним азотом. Азот, фіксований біологічним шляхом, менш схильний до вилугування, сублімації та денітрифікації, оскільки ця хімічна речовина використовується на місці і тому вважається важливим біологічним процесом, який робить свій внесок у сталий розвиток сільського господарства. У більшості сільськогосподарських районів урожайність визначається вмістом азоту в ґрунті. Однак, він пов'язаний із гумусом і лише частину його містять свіжі рослинні залишки або внесені органічні залишки, які швидко мінералізуються із вивільненням аміаку. Біологічна фіксація азоту є економічно вигідною та екологічно безпечною альтернативою хімічним добривам [5; 10; 12–16].

У процесі трансформації азоту в ґрунті основна роль відведена мікроорганізмам, що беруть участь в амоніфікації, нітрифікації, азотфіксації та денітрифікації. За умов достатньої уваги до мікроорганізмів задіяних у трансформації азоту можна отримати високий рівень ефективності використання азотних добрив без надмірного нагромадження нітратів та запобігти забрудненню навколишнього середовища.

Взагалі, відомо два основних шляхи зв'язування молекулярного азоту в природі — фізико-хімічний та біологічний. Перший пов'язаний із впливом на молекулярний азот електричних розрядів, які бувають під час грози. Кількість зв'язаного таким способом азоту незначна та не відіграє великої ролі в живленні рослин. Другий шлях фіксації молекулярного азоту — із життєдіяльністю мікроорганізмів, що належать до двох груп: мікроби, які перебувають у симбіозі з рослинами, та азотфіксатори, що вільно живуть у ґрунті та воді.

Азотфіксувальні організми, що класифікуються як симбіотичні, здатні утворювати симбіоз із бобовими (наприклад, *Rhizobium*) і небобовими рослинами (наприклад, *Frankia*) і несимбіотичні (вільно існуючі, асоціативні та ендоситні) *Azospiril-*

lum, *Azotobacter*, *Gluconoacetobacter diazotrophicus* і *Azocarus* і т. д. азотфіксатори та ціанобактерії (*Anabaena*, *Nostoc*), які здатні утворювати необлігатні взаємодії з рослинами. Азотфіксувальні бактерії підвищують урожайність багатьох культур, як-от соняшник, морква, буряки цукрові, цукрова тростина, баклажани, перець, бавовна, пшениця, рис, овес, ячмінь, гірчиця, сезам, льон, кукурудза, сорго, джут, тютюн, тощо [5; 9; 12–15].

Найвідомішим прикладом успішного використання бактерій є обробка насіння бобових симбіотичними мікроорганізмами — ризобіями (*Rhizobium*), яка спрямована на максимальну реалізацію потенціалу врожайності шляхом внесення великої кількості життєздатних ризобій до ризосфери, для забезпечення швидкої колонізації, нодуляції і фіксації атмосферного азоту за допомогою обраного штаму інокулянту [16].

Під *Rhizobia*, що належить до родини *Rhizobiaceae*, — загальна назва для широкого кола бактерій, що фіксують азот у симбіозі з бобовими рослинами. До *Rhizobia* входять багато видів бактерій, які функціонально не ідентичні один одному. Їх загальна особливість — формування симбіотичних зв'язків із рослинами-господарями та викликати розростання тканин коренів рослини у вигляді кореневих бульбочок, галлів та ін. Це фенотипово гетерогенні, переважно аеробні, неспоруутворювані, ґрунтові бактерії, які здатні до сапрофітного існування без рослини-господаря. Важливо пам'ятати, що кожний вид бобової рослини може вступати в симбіоз із певним видом бактерій. Наприклад, соя реагує лише на види *Bradyrhizobium japonicum* (найбільш ефективні та поширені), *Bradyrhizobium elkanii* або *Sinorhizobium fredii* (*Ensifer fredii*) (табл.).

Представники *Rhizobia* можуть жити в бульбочках і фіксувати атмосферний азот для виробництва іонів амонію, доступної для рослин форми азоту. Щоб підтримувати цей симбіоз, рослини-господарі мають використовувати фотосинтати як енергію для утворення бульбочок і підтримки бак-

Бактерії-симбіонти бобових рослин

Рослина	Бактерія-симбіонт
Соя	<i>Bradyrhizobium japonicum</i>
Горох	<i>Rhizobium leguminosarum</i>
Люпин	<i>Bradyrhizobium</i> sp.
Нут	<i>Mesorhizobium ciceri</i>
Сочевиця	<i>Rhizobium leguminosarum</i>
Квасоля	<i>Rhizobium phaseoli</i>
Люцерна	<i>Sinorhizobium meliloti</i> (<i>Ensifer meliloti</i>)
Конюшина	<i>Rhizobium trifolii</i>
Козлятник	<i>Rhizobium galegae</i>
Ляденець	<i>Mesorhizobium loti</i>
Еспарцет	<i>Rhizobium simplex</i>

терій. Хоча ця симбіотична взаємодія є корисною в умовах обмеженої кількості азоту, вартість цих фотосинтатів висока для рослини. Тому, саме рослини-господарі мають збалансувати переваги азотного живлення, що забезпечується ризобіями, і витрати на джерела вуглецю для утворення бульбочок. Щоб оптимізувати цей симбіоз, бобові контролюють кількість бульбочок, використовуючи системи негативного/позитивного зворотного зв'язку на великій відстані у відповідь на ризобіальну інфекцію та доступність поживних речовин у ґрунті. Загалом, взаємодія мікро- та макрорпартнерів у випадку створення даного симбіозу є складним багатоступеневим процесом, що викликає глибокі фізіологічні та метаболічні зміни в обох партнерів — рослини та мікроорганізму. Розвиток ризобій у бульбочках суворо контролюється рослиною та в ній відбуваються процеси схожі з реакцією на пошкодження фітопатогенними бактеріями: синтез етилену, фенолів, пероксидаз тощо. Проте, у цьому випадку не відбувається інактивації мікроорганізму, а має місце регуляція розмноження ризобій. Серед існуючих зовнішніх чинників гальмування бульбочкоутворення є контроль наявності у ґрунті азотних сполук. Це дає змогу рослині знизити витрати на формування бульбочок і фіксацію азоту, коли у ґрунті присутня достатня кількість джерел

азоту. Тобто, завдяки механізму азотного зондування, що діє локально у коренях, рослина сама керує процесом утворення симбіозу. І саме тому під час внесення в ґрунт високих доз азотних добрив, навіть за наявності обробки якісним та ефективним біопрепаратом утворення бульбочок не відбувається [17].

Такі зовнішні чинники, як склад ґрунту, наявність вологи, температура і рН також впливають на ріст рослин і ризобій, а також розвиток бульбочок [18]. Утворенню бульбочок, тобто створенню ефективного симбіотичного апарату також можуть перешкоджати багато зовнішніх чинників, зокрема як-от низький рН ґрунту. На думку багатьох дослідників, рН-чутливий етап для бульбочок спостерігається на початку інфекційного процесу, де прикріплення ризобій до корневих волосків є одним з етапів, які найбільше «страждають» від кислого середовища в ґрунтах. Деякі вчені вважають, що кислотність має більш серйозні наслідки для розмноження ризобій та становлення симбіозу, ніж низький рівень фосфору або токсичний вплив алюмінію. Висока концентрація іонів водню порушує обмін сигналами між рослиною-господарем і мікросимбіонтом. Зниження секреції рослинами флавоноїдів зменшує експресію Nod-генів ризобій і обмежує виділення Nod-факторів. Зниження Nod-факторного сигналіну призводить до блокування таких фаз, як-от деформація кореневого волоска та його скручування. Також як було показано, що низьке значення рН впливає на здатність ризобій прикріплюватися до корневих волосків і колонізувати їх, що призводить до зниження кількості утворених бульбочок. Окрім того, низький рівень рН ґрунту значно послаблює процеси, що відбуваються після, або паралельно з інфікуванням кореневого волоска. Вони включають експресію генів ранньої нодуляції, ініціацію поділу клітин та створення примордій. Ліном зі співавт. на досліді з використанням мутантної AON-дефіцитної лінії сої визначено, що GmNARK-залежний системний механізм має ключове значення у гальмуванні формування бульбочок на

бобових рослинах за дії низького рН і його контроль відбувається безпосередньо у надземній частині. Це інгібування індуковано вже на початкових етапах онтогенезу бульбочок, між 12–96 год після інокуляції штамом *Bradyrhizobium japonicum*. Крім того, у відповідь на кислотний стрес пригнічується транскрипція великої кількості відомих генів ранньої нодуляції і таке пригнічення є системним. Такі експериментально доказові дані, що низький рН діє системно через рецепторну кіназу GmNARK у пагоні, щоб пригнічувати розвиток бульбочок у корені, є проривом у встановленні одного з механізмів, відповідальних за гальмування бульбочкоутворення у бобових культурах за умов низького рН ґрунту, які підкреслюють складність регулювання цього процесу. Тому, кислотність ґрунту не лише впливає на ріст і розвиток ризобій чи бобових рослин, а й безпосередньо інгібує утворення бульбочок як за рахунок локальних, так і системних чинників [19]. Все це є важливим моментом, який звертає нашу увагу на необхідності регуляції такого ключового елемента як кислотність ґрунту. Найпростіший підхід до вирішення проблеми низького рН ґрунту полягає у його піднятті на відповідний рівень. Найпоширенішим засобом підвищення рН ґрунту є вапнування. Застосовуючи CaCO_3 , ми зв'язуємо надлишок іонів H^+ і в той самий час вивільняємо іони Ca^{2+} , які можуть бути використані як елементи живлення.

Також треба зазначити, що крім надання симбіотичного азоту, деякі представники симбіотичних бактерій здатні до синтезу фітогормонів та речовин, що стимулюють ріст рослин, як-от індол-3-оцтові кислоти, цитокиніни, гібереліни, рибофлавін, Nod-фактори тощо. Тому, ризобії здатні позитивно впливати на рослину не лише завдяки забезпечення її азотом, а й утворенням різноманітних метаболітів.

Ефективні мікроорганізми, що місять у собі біопрепарати на основі ризобій, за правильних умов застосування, демонструють високий рівень фіксації азоту та успішно конкурують із аборигенними популяціями ризобій. Багаторічними дослідженнями доведе-

но, що середній приріст урожаю від застосування ефективного інокулянту становить близько 120 кг сої на га порівняно з інфікуванням «дикими» расами бактерій. Такий ефект отримується за рахунок внесення бактерій прямо на насіння, бо в ґрунті вони містяться хаотично та насамперед високої активності лабораторно селекціонованих мікроорганізмів за створення мікробного препарату.

Як було зазначено вище, існує група несимбіотичних азотфіксувальних бактерій — *Azotobacter*, *Azospirillum*, а також окремі представники *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Erwinia*, *Citrobacter* та ін. Ці мікроорганізми набувають дедалі більшої поширеності серед існуючих біодобрив завдяки своїй універсальності та широкому колу рослин із якими вони взаємодіють. Представники цих бактерій, окрім здатності фіксувати азот, володіють низкою корисних для рослин функцій. Наприклад, можуть виробляти вітаміни, як-от тіамін і рибофлавін, рослини гормони — гетероауксин, гібереліни, цитокиніни, а також поліпшувати структуру ґрунту шляхом синтезу слизових речовин, які склеюють ґрунтові частинки, покращуючи її структуру. Деякі представники *Azotobacter* та *Azospirillum* здатні істотно поліпшувати ріст рослин і посилювати їх стійкість до посухи завдяки підвищенню схожості насіння та збільшенню площі коренів. Бактерії роду *Azospirillum* часто характеризуються здатністю продукувати біологічно активні речовини, під впливом яких активізується хлоропластогенез, ріст і розвиток рослин, підвищується стійкість рослин до несприятливих чинників навколишнього середовища та збудників хвороб рослин [20; 21]. Пізні представники несимбіотичних азотфіксаторів, як-от *Azotobacter chroococcum*, *Azotobacter vinelandii*, *Azotobacter salinestris*, *Methylobacterium symbioticum*, *Azospirillum lipoferum*, *Azospirillum brasilense* зареєстровані як добрива для підвищення продуктивності різних культур. Цікавим є той факт, що, наприклад, інокуляція бактеріями *Azospirillum* може змінювати кореневу морфологію за допомогою продукування рістрегулювальних сполук

та сидерофорів. Це також збільшує число бічних коренів і посилює утворення кореневих волосків, що забезпечує більшу площу поверхні кореня і дає змогу абсорбувати достатню кількість вологи та поживних речовин.

На ринку є багато препаратів, як на основі вільних чи асоціативних азотфіксаторів — азотобактер та азоспіриллюм, як-от — Vixeran (Syngenta), BlueN (Corteva Agriscience), Raise-N (Санагро Україна), BioMag (Ензим), так і на основі симбіотичних бактерій — Optimize (Bayer), Hi Stick Soy (BASF), Vault (BASF), Excalibre (ABM), Premium Inoculant (Legume Technology), Wealth N (Санагро Україна), AgriBacter (Lallemand for Agritema), Ризолайн (Жива земля, БТУ-Центр), BioMag-соя (Ензим) тощо.

Розчинення фосфатів і мобілізація калію, заліза. Недоступність фосфору (P) в ґрунті є серйозною проблемою і вважається головним обмежувальним чинником зниження врожайності сільськогосподарських культур у сучасній сільськогосподарській екосистемі. У кислому ґрунті фосфор переважно іммобілізований у двох формах, тобто неорганічний фосфор (Pi) і органічний фосфор (Po). Він може бути захоплений мінеральними сполуками гідроксидів заліза (Fe) або алюмінію (Al), або — включений у породи, багаті мінеральними оксидами, як-от гематит, гетит і гіббсит. У лужному ґрунті P утримується в менш розчинних мінеральних сполуках (варисцит, стренгіт і апатит) магнію (Mg) і кальцію (Ca). Органічний фосфор (Po) становить від 30% до 50% загального фосфору, присутнього в ґрунті, переважно у формі інозитолфосфатів, фосфоліпідів і цукрофосфатів. Реакції мінералізації ґрунту зазвичай активуються ґрунтовими мікробами в поєднанні з ферментом фосфатазою в ризосфері рослин для вивільнення Pi з фіксованих резервуарів P. Чинники навколишнього середовища, як-от рН ґрунту, температура, вміст вологи та фізико-хімічні властивості (текстура, органічні речовини та електропровідність), впливають на процес мінералізації. Рос-

лини природним способом поглинають Pi (неорганічний фосфор) із ґрунтових розчинів у формі H_2PO_4^- і HPO_4^{2-} , які перебувають у вузькому діапазоні рН (6,0–6,5). Однак, якщо Pi знерухомлений у твердому ґрунті або перетворений на Po, він переважно буде недоступний для рослин [22].

У сучасній сільськогосподарській практиці фермери застосовують хімічні фосфорні добрива для збільшення росту та врожайності культур. Інтенсивне використання фосфорних добрив викликає надмірне накопичення фосфору в ґрунті. Лише 10–20% загального P, внесеного в ґрунт, поглинається рослинами у вигляді Pi. Частина накопиченого фосфору в добривах, внесених у ґрунт, вимивається у навколишні водойми, що впливає на якість води. Це є причиною того, що застосування штучних фосфорних добрив не рекомендовано для покращання родючості ґрунту, через високі ризики забруднення підземних вод, ураховуючи те, що хімічні добрива лише тимчасово посилюють рівень P у ґрунті. Крім того, запаси фосфоритів (невідновлювані джерела фосфору) постійно скорочуються. Очікується, що в найближчі 50–100 років природні джерела запасів фосфору будуть вичерпані. Тому, розуміючи динаміку фосфору в ґрунті, важливо знати можливі альтернативи для підвищення кількості доступного фосфору в ґрунті, найперспективнішою з яких вважається використання мікробних препаратів [22; 23].

Механізм солюбілізації фосфору, який застосовується мікроорганізмами, містить: (1) вивільнення комплексних сполук — аніони органічних кислот, сидерофори, протони, гідроксильні іони, CO_2 , (2) вивільнення позаклітинних ферментів або це також називають біохімічною мінералізацією фосфору та (3) вивільнення фосфору під час деградації субстрату [23; 24].

Найефективнішими фосфатмобілізуювальними бактеріями є представники родів, як-от *Bacillus*, *Beijerinckia*, *Burkholderia*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Ervwinia*, *Flavobacterium*, *Microbacterium*, *Micrococcus*, *Pseudomonas*, *Serratia* і *Rhizobium*, *Aspergillus*, *Bacillus* і *Clostridium*. Вони часто виявляються в

ризосфері різних рослин та є ефективними для підвищення доступності фосфору, та деякі калію, в ґрунті.

Найрепрезентативнішими родами фосфатмобілізаторів є *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Gluconobacter* і *Burkholderia*, тоді інші роди, як-от *Rhizobium*, вважаються менш дослідженими [23; 25].

Солюбілізація бактеріями неорганічних ґрунтових фосфатів, як-от $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, FePO_4 і AlPO_4 , відбувається за рахунок виробництва органічних кислот (1), сидерофорів (2) і гідроксильних іонів (3).

Розчинення неорганічного фосфору здійснюється в результаті дії низькомолекулярних органічних кислот. Виробництво органічних кислот, зокрема, глюконових і карбонових, є одним із добре вивчених механізмів, що використовують мікроорганізми для розчинення неорганічних фосфатів. Бактерії *Bacillus*, *Rhodococcus*, *Arthrobacter*, *Serratia*, *Chryseobacterium*, *Gordonia*, *Phyllobacterium* і *Delftia* застосовують для цього лимонну, глюконову, молочну, янтарну та пропіонову кислоти. Стресостійкі бактерії *Burkholderia vietnamiensis* виробляють глюконову і 2-кетоглюконову кислоти, які беруть участь у розчиненні фосфатів. Ендوفіти *Pantoea dispersa*, ефективно розчиняють $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, FePO_4 і AlPO_4 , шляхом виділення саліцилової кислоти, бензол-оцтової та інших органічних кислот, до того ж у ґрунті підвищується концентрація розчинного фосфору, а також збільшується розмір і різноманітність мікробної популяції ґрунту [22; 23].

Через секрецію продукції органічної кислоти мікроорганізми відіграють важливу роль у солюбілізації Р (і) завдяки зниженню рН або реакції хелатування катіонів, зв'язаних із Р шляхом конкуренції з Р за місця адсорбції в ґрунті. Так, наприклад, зниження рН середовища свідчить про секрецію органічних кислот мікроорганізмами фосфатмобілізаторами через прямий шлях окислення, який відбувається на зовнішній стороні їх цитоплазматичної мембрани. Коли Р потрапляє в ґрунт, він вступає у взаємодію з іншими металами, як-от Fe, Al і Ca, що робить Р недоступним для

рослин через утворення фосфату дво-валентного заліза, фосфату алюмінію, фосфату кальцію тощо. Вивільнення органічних кислот за допомогою фосфатмобілізаторів призводить до реакції хелатування, і через це зв'язаний Р з іншими металевими елементами звільняється і стає доступним для рослин. Іншим механізмом солюбілізації є утворення H_2S , який реагує з фосфатом заліза, утворюючи сульфат заліза з виділенням фосфату. Це може бути тому, що активність фосфатмобілізаторів відбувається, як наслідок мікробного окислення сірки, виробництва нітратів і утворення CO_2 . Ці процеси зрештою призводять до утворення неорганічних кислот, як-от сірчана кислота [22; 23].

Продуктування сидерофорів є одним із механізмів, що не досить часто зустрічається у мікроорганізмів, але багато видів бактерій та грибів виробляють сидерофори у відповідь на нестачу заліза в навколишньому середовищі. Існує велика різноманітність сидерофорів, які відрізняються за своєю структурою та властивостями. Деякі з них є специфічними для певних видів мікроорганізмів, тоді як інші можуть траплятися у різних представників мікробіоти. Сидерофори — це вторинні метаболіти у вигляді низькомолекулярних сполук (<1 кДа) з високою специфічністю та спорідненістю до хелатування або зв'язування заліза чи фосфору та подальшим транспортуванням і накопиченням його в бактеріальних клітинах. Виділення сидерофорів бактеріями може стимулювати ріст рослин, шляхом покращання живлення (пряма дія) або інгібування розвитку фітопатогенів через секвестрування заліза чи фосфору з навколишнього середовища (непрямий ефект). Сидерофори допомагають рослинам не тільки забезпечувати необхідні поживні речовини в умовах стресу, але — очищати ґрунт від важких екологічно небезпечних металів. Вони можуть зв'язувати метали, як-от Al, Cd, Cu, Ga, In, Pb і Zn, а також радіонукліди, включаючи U і Nr. Тому, бактеріальні сидерофори можуть полегшити стреси, які накладаються на рослини, через високий рівень

токсичних елементів у ґрунті. У деяких випадках такі метали секвеструються поза клітинами. Таки види бактерій, як *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Grimontella*, *Klebsiella*, *Stenotrophomonas*, *Rhizobium*, *Herbaspirillum* і *Citrobacter* мають здатність до продукування цих сполук [26–29].

Солюбілізація органічного фосфату.

Фосфор може вивільнятися в ґрунті з органічних сполук трьома групами ферментів: 1) неспецифічними фосфатазами, які призводять до дефосфорилювання фосфоєфірних або фосфоангідридних зв'язків в органічній речовині; 2) фітазами, які переважно вивільняють Р, який є незмінним у формі фітинової кислоти та 3) фосфонатів і С–Р-ліаз. Це ферменти, які здійснюють розщеплення С–Р в орґанофосфонатах. Доступність органічних фосфатних сполук для живлення рослин може бути обмеженою, оскільки фосфор є високоактивним та здатний взаємодіяти з іншими металевими елементами, які присутні в ґрунті чи ризосфері, та стає недоступним для рослин, що затримує їх ріст і, як наслідок, урожайність. Тому, здатність ферментів виконувати бажану функцію в ризосфері є вирішальним аспектом їх ефективності в живленні рослин.

Уже давно вченими продемонстровано важливу роль мікробних екзополісахаридів у солюбілізації фосфатів. Мікробні екзополісахариди — це полімери, які переважно складаються з вуглеводів, що виділяються деякими бактеріями та грибами на зовнішню поверхню їх клітинних стінок. Існує безліч бактеріальних штамів, як наприклад, *Enterobacter* sp. (EnHy-401), *Arthrobacter* sp. (ArHy-505), *Azotobacter* sp. (AzHy-510) і *Enterobacter* sp. (EnHy-402), що можуть розчиняти трифосфат кальцію [30]. Мікроорганізми із цією здатністю можна виділити із ґрунтів як органічного, так і інтенсивного землеробства, що було подано в одній із наших попередніх робіт [31].

Органічні форми фосфору, зокрема фітати, переважають у більшості ґрунтів (10–50% від загального фосфору) і мінералізуються за допомогою фітаз (міо-інозитол,

гексакіфосфат, фосфогідролаз). Бактерії з фітазною активністю виділені з ризосфери і запропоновані як агрономічно корисні мікроорганізми для використання в ґрунтах із високим вмістом органічного фосфору. Виробництвом фітаз характеризуються ризосферні бактерії, як-от *Bacillus* sp., *Celulosimicrobium* sp., *Tetrathiobacter*, *Acetobacter* sp., *Klebsiella terrigena*, *Pseudomonas* sp., *Paenibacillus* sp. та *Enterobacter* sp.

Мінералізація органічного фосфору відбувається шляхом синтезу багатьох різних фосфатаз, каталізацією гідролізу складних ефірів фосфорної кислоти. Важливо відзначити, що розчинення фосфатів і їх мінералізація можуть співіснувати в одному бактеріальному штамі.

Окремою групою фосфатмобілізуювальних мікроорганізмів є ендомікоризні гриби (AMF), які можуть сформувати мережу гіф, що взаємодіє з корінням рослин для поліпшення перенесення поживних речовин і захисту рослин від збудників хвороб і деяких форм абіотичних стресів. Серед AMF, що широко використовуються в сільському господарстві, переважають гломероміцети, які найефективніше трансформують фосфор [22; 27].

На нашому ринку існує велика кількість препаратів, які мають фосфатмобілізуювальні мікроорганізми та здатні покращувати доступність цього елементу в ґрунті — (Граундфікс (Жива земля, БТУ-Центр), Біофосфорин (Ензим), Raise PK (Санагро Україна), Bi fosfor (Agrarius) тощо). Однак, на жаль, препарати, як-от Rise P від Lallemand та Jump start від Novozymes, що є світовими лідерами в цьому секторі практично відсутні в доступі для наших аграріїв.

Ефективність бактеріальних препаратів визначається низкою показників, які пов'язані з їх механізмом дії та типом мікроорганізму, що постає основною діючою речовиною.

1. Важливим чинником ефективності біопрепаратів на основі симбіотичних мікроорганізмів є наявність у бульбочкових бактерій таких властивостей:

- *специфічність до рослини-господаря* — здатність вступати у симбіоз із чітко ви-

значеною кількістю видів бобових рослин;

- *вірулентність і конкурентоспроможність* — здатність проникати в корінь рослини-господаря і викликати утворення бульбочок у присутності аборигенних штамів бульбочкових бактерій;
- *азотфіксувальна активність* — властивість перетворювати молекулярний азот в іони амонію за рахунок діяльності спеціалізованої ферментної системи;
- *здатність створювати ефективний симбіоз* — тобто підвищувати врожай і вміст азоту (білка) у рослини-господаря, що пов'язано зі спроможністю до синтезу додаткових фізіологічно активних сполук;
- *комплементарність* — ефективність взаємодії з різними сортами відповідних рослин-господарів.

2. Стартова норма внесеного азоту є істотним чинником за застосування препаратів на основі симбіотичних азотфіксувальних бактерій. Невеликі стартові норми азотних добрив (N_{10-20}) не впливають негативно на інтенсивність азотфіксації. Як було зазначено вище, завдяки механізму азотного зондування присутнього у коренях бобових, рослина може керувати процесом утворення симбіозу. Тобто, за внесення в ґрунт високих доз азотних добрив, навіть за наявності обробки якісним та ефектним біопрепаратом утворення бульбочок буде пригнічуватися (їх азотфіксувальна здатність знижуватись) або ж їх утворення взагалі не відбудеться.

3. Однією з умов високої ефективності будь-яких бактеріальних добрив є їх виготовлення в асептичних умовах. Контамінація (забруднення) препаратів іншою мікробіотою знижує їхню вірулентність та конкурентоспроможність щодо диких рас ґрунтових мікроорганізмів.

4. Препарат має містити необхідну концентрацію бактерій для здатності цілком реалізувати свій потенціал у ґрунті.

5. За обробки насіння бактеріальними препаратами необхідно забезпечити рівномірну його обробку. Під час передпосівного оброблення насіння втрати можуть

виникати в разі використання застарілої або невідкаліброваної техніки. У такому випадку більша частина робочого розчину потрапляє на насіння, яке надходить першим, решта, що поступає пізніше, залишається практично не обробленою. Як наслідок, близько 20–30% насіння дістає надлишок препарату, близько третини отримує розраховану кількість, а решта залишається без належної обробки. Технології обробки насіння та налаштування машин аналогічні таким за протруювання. Потрібно, щоб препарат рівномірно розподілявся по всьому зерну і утримувався на ньому. Перед обробленням насіння машину для протруювання слід ретельно очистити, промити, дезінфікувати згідно з санітарними правилами.

Треба зазначити, що існують такі методи обробки насіння хімічними протруйниками разом із біопрепаратом (у випадках, коли це дозволено виробником біопрепарату) — бакова суміш — змішування мікробного препарату з пестицидом в одній ємкості; волога обробка — одночасне нанесення інокулянту з пестицидом, що подаються з різних ємкостей; суха обробка — послідовне нанесення спочатку хімічного протруйника, а після його висихання на насінні наноситься інокулянт.

6. За необхідності створення однієї бакової суміші бактеріального препарату з будь-якими пестицидами потрібно провести їх лабораторне тестування на сумісність, навіть за наявності рекомендацій від виробника.

7. За обробки насіння будь-якими (рекомендованими та попередньо протестованими) хімічними пестицидами сумісно з біопрепаратами, передусім розводять у воді хімічний препарат, і лише потім додають у нього біологічний. Спочатку вода, потім — хімікати, і лише потім бактерії. Вода для розведення має бути чиста, нехлорована та нежорстка.

8. Необхідно не забувати, що майже всі мікроелементи є токсичними металами і їх концентрація у баковій суміші буде отруйною для бактерій (особливо кобальт, мідь і молібден). Тому, сумісне їх використання

з мікробними препаратами не рекомендовано всіма провідними виробниками біопрепаратів.

9. Відомо, що всі мікроорганізми є чутливими до дії сонячного ультрафіолету. Тому, наприклад, обробку насіння необхідно проводити у закритих приміщеннях чи під навісом, або в період низької сонячної активності (18:00–10:00) чи за хмарних умов. Допускається обробка вдень у безсонячну погоду за температури не нижче +5°C. Оптимальними умовами для дії біопрепарату вважається: рН 5,0–7,0; температура 15–40°C, вологість ґрунту 60–70%.

Для ефективного роботи біопрепаратів дуже важливо дотримуватися основних правил щодо їх зберігання. Їх необхідно зберігати за температури від +5°C до +10°C в темному, захищеному від прямих сонячних променів місці. Підвищення температури (як і перемерзання) за зберігання призводить до зменшення терміну придатності препарату. Дуже важливо не допускати замерзання мікробних препаратів і різких перепадів температур, а також уникати контакту з фумігантами під час зберігання і в процесі застосування.

Отже, ми розкрили всі ключові чинники, що визначають ефективність використання бактеріальних біопрепаратів у сільському господарстві, зокрема й на основі симбіотичних мікроорганізмів. Усвідомлення необхідності дотримання технологічних норм за використання біопрепаратів — зокрема забезпечення стерильності, правильного дозування, сумісності з іншими речовинами та захисту від дії ультрафіолету — є ключовим чинником їхньої ефективності. Лише чітка координація всіх етапів — від виробництва до внесення у ґрунт — гарантує високу результативність препаратів, підвищення врожайності, покращання якості продукції та сприяє сталому функціонуванню агроєкосистем.

Нині існує потреба в трансформації сільського господарства, яка забезпечить сталий розвиток агросектору у відповідь на глобальні виклики ХХІ ст.: зміни клімату, виснаження природних ресурсів та зростання попиту на екологічні продукти.

Використання мікробних препаратів допоможе фермерам підвищувати продуктивність, відновлювати родючість ґрунтів, зменшувати залежність від хімічних добрив і скорочувати вуглецевий слід агровиробництва.

На думку багатьох міжнародних експертів, у найближчі десятиліття, сталий розвиток сільського господарства буде залежати від ефективного та дозованого використання хімічних препаратів та агрономічно корисних мікроорганізмів. Вважається, що це може стати основою для другої зеленої революції в сільському господарстві. Сподіваймося, розуміння важливості мікроорганізмів для сільського господарства стане більш широким і необхідність їх застосування не буде викликати сумнівів.

ВИСНОВКИ

Ефективне застосування мікробних добрив у агросфері передбачає урахування функціонального різноманіття мікроорганізмів, умов їхньої дії та технологічних чинників, що визначають успішність впровадження біологічних рішень у практику землеробства. Корисні мікроорганізми відіграють ключову роль у підвищенні біодоступності макро- й мікроелементів, зокрема азоту, фосфору, калію та заліза, що підкреслює актуальність біодобрив у розвитку екологічно орієнтованих агросистем.

Особлива увага серед виробників біопрепаратів приділяється симбіотичним азотфіксаторам (рід *Rhizobium*), які ефективно забезпечують фіксацію атмосферного азоту для бобових культур за умов дотримання оптимального кислотно-лужного режиму ґрунту та помірного рівня мінерального азоту. Водночас несимбіотичні азотфіксувальні мікроорганізми, як от *Azotobacter* та *Azospirillum*, виявляють ширший спектр агрономічної дії завдяки здатності продукувати фітогормони, екзополісахариди, сидерофори та інші регуляторні метаболіти, що стимулюють розвиток рослин, активізують мікробіоту ґрунту та покращують його структуру.

Фосфатмобілізувальні мікроорганізми є потужним біологічним ресурсом для покращання фосфорного живлення, особливо у фосфорно-закріплених або малобуферних ґрунтах. Їх дія ґрунтується на синтезі органічних кислот, ферментів і хелатних сполук, що сприяють розчиненню мінералів і підвищенню доступності поживних речовин для рослин.

Ефективність дії мікробних добрив визначається не лише біологічною активністю штамів, а й низкою технологічних аспектів: якістю та формуляцією препарату, способом і часом внесення, умовами зберігання, сумісністю з агрохімікатами та агротехнічними прийомами. Для досягнення максимальної ефективності необхідно дотримуватись цілісного, інтегрованого підходу до застосування біодобрив у різних типах агроєкосистем.

Практична ефективність мікробних добрив підтверджується численними лабораторними та польовими дослідженнями. Їх систематичне використання може по-

зитивно впливати на поліпшення фізико-хімічних властивостей ґрунту, підвищення біологічної активності ризосфери, продуктивності сільськогосподарських культур і стійкості агроєкосистем до біотичних і абіотичних чинників. Завдяки цьому мікробні препарати розглядаються не лише як агрономічний інструмент, а й як складова екологічно збалансованої стратегії землекористування. Їх інтеграція в агросистеми сприяє гармонізації взаємодії між виробництвом і природними процесами, підтримуючи розвиток циркулярної біоекономіки та досягнення цілей сталого розвитку.

Отже, мікробні добрива постають як потужне біотехнологічне рішення, що поєднує продуктивність, екологічну відповідальність та інноваційність. Їх широке впровадження здатне забезпечити формування нової якості аграрного виробництва, адаптованого до кліматичних викликів і спрямованого на досягнення продовольчої безпеки на локальному та глобальному рівнях.

ЛІТЕРАТУРА

1. Гуменюк, І. І. (2022). Актуальні питання біобезпеки у сучасних умовах. У О. І. Дребот, А. І. Парфенюк (Ред.), *Екологічна та біологічна безпека України: моногр.* (с. 238–268). Київ: Видавництво НУБіП України.
2. Білявська, Л., Іутинська, Г., Скроцький, С., & Лобода, М. (2023). Екологічний стан орних ґрунтів, постраждалих унаслідок воєнних дій в Україні. *Екологічна і біологічна безпека в умовах війни: реалії України* (с. 19). Київ: ІАП.
3. Левішко, А., Мазур, С., & Гуменюк, І. (2023). Оцінка мікробного ценозу ґрунтів, що зазнали впливу активних військових дій. *Інноваційні екологобезпечні технології рослинництва в умовах воєнного стану* (с. 95). Київ: ІАП.
4. Левішко, А. С. (2023). Агрономічно корисні мікроорганізми як основа біологічної безпеки сільського господарства. У С. Т. Омельчука (Ред.), *Екологічні та гігієнічні проблеми сфери життєдіяльності людини* (с. 125–126). Київ: МВЦ «Медінформ». URL: <http://ir.librarynmu.com/bitstream/123456789/7014/1/Матеріали%20науково-практичної%20конференції.pdf>.
5. Adal, Y. M. (2024). The impact of beneficial microorganisms on soil vitality: a review. *Frontiers in Environmental Microbiology*, 10(2), 45–53. DOI: <https://doi.org/10.11648/j.fem.20241002.12>.
6. Singh, S., Chaudhry, D., & Verma, S. K. (2023). Soil microorganism and their role. *The agriculture magazine*, 2(3), 179–182. DOI: <https://fliphtml5.com/igkqp/syer/basic>.
7. Aloo, B. N., Tripathi, V., Makumba, B. A., & Mbeiga, E. R. (2022). Plant growth-promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production: The past, present, and future. *Front. Plant Sci. Sec. Plant Symbiotic Interactions*, 13. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1002448>.
8. Timmusk, S., Beheers, L., Muthoni, J., Muraya, A., & Aronsson, A. C. (2017). Perspectives and challenges of microbial application for crop improvement. *Frontier Plant Sciences*, 8, 49. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00049>.
9. Saeed, Q., Xiukang, W., Haider, F. U., Kucerik, J., Mumtaz, M. Z., Holatko, J., ... Naveed, M. (2021). Rhizosphere bacteria in plant growth promotion, biocontrol, and bioremediation of contaminated sites: a comprehensive review of effects and mechanisms. *International Journal of Molecular Sciences*, 22, 10529. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms221910529>.
10. Бунас, А. А., Ткач, Е. Д., & Дворецкий, В. В. (2024). Біопрепарати в Україні та світі: сучасні тренди й перспективи. *Агроєкологічний журнал*, 4, 132–140. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2024.317163>.
11. *Agrochemical Market Reports*. URL: <https://www.marketdataforecast.com/market-reports/global-biofertilizers-market>.
12. Kumar, S., Diksha, D., Sindhu, S. S., & Kumar, R.

- (2021). Biofertilizers: An ecofriendly technology for nutrient recycling and environmental sustainability. *Current Research in Microbial Sciences*, 20(3), 100094. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2021.100094>. PMID: 35024641; PMCID: PMC8724949.
13. Tiwari, A. K., & Pal, D. B. (2021). Beneficial bacterial microbes and their role in green remediation. In Virendra, Kumar, Mishra Ajay, Kumar (Eds.), *Sustainable Environmental Cleanup* (Vol. 15, pp. 315–332). DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823828-8.00015-3>.
 14. Bano, S., & Sheikh, M. I. (2016). Biological nitrogen fixation to improve plant growth and productivity. *International Journal of Agriculture Innovations and Research*, 4(4), 597–599.
 15. Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Ben-nis, I., Zeroual, Y., & Kadmiri, I. (2021). Nitrogen fixing *Azotobacter species* as potential soil biological enhancers for crop nutrition and yield stability. *Frontiers in Microbiology. Sec. Microbiotechnology*, 12. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>.
 16. Fahde, S., Boughribil, S., Sijilmassi, B., & Amri, A. (2023). *Rhizobia*: a promising source of plant growth-promoting molecules and their non-legume interactions: examining applications and mechanisms. *Agriculture*, 13(7), 1279. DOI: <https://doi.org/10.3390/agriculture13071279>.
 17. Okuma, N., & Kawaguchi, M. (2021). Systemic optimization of legume nodulation: A shoot-derived regulator, miR2111. *Frontiers of Plant Sciences*, 15(12), 682486. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.682486>.
 18. Miransari, M. (2016). Environmental Stresses in Soybean Production. *Soybean Production*, 2, 229–250. DOI: <https://doi.org/10.1016/C2014-0-00254-7>.
 19. Lin, M. H., Gresshoff, P. M., & Ferguson, B. J. (2012). Systemicregulation of soybean nodulation by acidic growth conditions. *Plant Physiology*, 160, 2028–2039. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.112.204149>.
 20. Parnell, J., Berka, R., Young, H. A., Sturino, J. M., Kang, Y., Barnhart, D.M., & DiLeo, M. V. (2016). From the lab to the farm: an industrial perspectives of plant beneficial microorganisms. *Frontiers in plant science*, 7, 1110. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01110>.
 21. Копилов, Є. П., Мамчур, О. Є., & Стрекалов, В. М. (2009). Діазотрофи роду *Azospirillum* як ендofіти рослин пшениці ярої. *Науковий Вісник Ужгородського університету. Сер. Біологія*, 25, 13–18.
 22. Ibrahim, M., Iqbal, M., Tang, Y.-T., Khan, S., Guan, D.-X., & Li, G. (2022). Phosphorus mobilization in plant–soil environments and inspired strategies for managing phosphorus: a review. *Agronomy*, 12, 2539. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy12102539>.
 23. Alori, E. T., Glick, B. R., & Babalola, O. O. (2017). Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology. Section Plant Pathogen Interactions*, 8. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>.
 24. Ingle, K. P., & Padole, D. A. (2017). Phosphate solubilizing microbes: an overview. *International journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(1), 844–852. DOI: <http://dx.doi.org/10.20546/ijcmas.2017.601.099>.
 25. Beltran Medina, I., Romero Perdomo, F., Molano Chavez, L., Gutiérrez, A. Y., Silva, A. M., & Estrada Bonilla, G. (2023). Inoculation of phosphate solubilizing bacteria improves soil phosphorus mobilization and maize productivity. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 126, 21–34. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10705-023-10268-y>.
 26. Rodriguez, H., & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnology Advances*, 17(4–5), 319–339. URL: https://www.researchgate.net/publication/9057353_Posphate_solubilizing_bacteria_and_their_role_in_plant_growth_promotion#fullTextFileContent.
 27. Kalayu, G. (2019). Phosphate solubilizing microorganisms: promising approach as biofertilizers. *International Journal of Agronomy*, 7. DOI: <https://doi.org/10.1155/2019/4917256>.
 28. Ahmed, E., & Holmstrom, S. J. M. (2014). Siderophores in environmental research. *Microbial Biotechnology*, 7, 196–208. DOI: <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12117>.
 29. Caracciolo, A. B., & Terenzi, V. (2021). Rhizosphere microbial communities and heavy metals. *Microorganisms*, 9(7), 1462. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071462>.
 30. Yi, Y., Huang, W., & Ge, Y. (2008). Exopolysaccharide: a novel important factor in the microbial dissolution of tricalcium phosphate. *World journal of Microbiology and Biotechnology*, 24, 1059–1065. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11274-007-9575-4>.
 31. Gumeniuk, I. I., Levishko, A. S., Demyanyuk, O. S., & Sherstoboeva, O. V. (2022). Properties of microorganisms iso-lated from soils under conventional and organic farming. *Microbiological journal*, 2, 12–23. DOI: <https://doi.org/10.15407/microbiolj84.02.012>.

Стаття надійшла до редакції журналу 03.02.2025