

УДК 631.461.5:576.80

## РОСТСТИМУЛИРУЮЩИЕ РИЗОБАКТЕРИИ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ

В.В. МОРГУН, С.Я. КОЦЬ, Е.В. КИРИЧЕНКО

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины  
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17*

В обзоре обобщены данные литературы и результаты собственных исследований авторов об агрономически полезной группе почвенных микроорганизмов, стимулирующих рост растений (plant growth-promoting rhizobacteria — PGPR-бактерий). Рассмотрен ряд положительных эффектов действия PGPR-бактерий на растения, среди которых определяющими являются способность к фиксации молекулярного азота атмосферы, синтезу веществ гормональной и антибиотической природы, мобилизации труднорастворимых фосфатов почвы и разложению вредных химических соединений. Представлены данные, свидетельствующие о перспективности использования данных микроорганизмов в разработке технологий экологического земледелия с целью повышения продуктивности растений, биоконтроля над развитием заболеваний растений, снижения химической нагрузки на почву, повышения ее плодородия.

**Ключевые слова:** ризобактерии, инокуляция, фитогормоны, ростстимулирующая активность, азотфиксация, сельскохозяйственные культуры, минеральный азот, урожайность.

Одним из актуальных направлений развития экологического земледелия [29] является создание микробных биотехнологий, способствующих интенсификации сельскохозяйственного производства и сохранению плодородия почв [48]. Для современной системы земледелия важное значение имеют микробиологические факторы, использование которых дает возможность существенно повысить плодородие почвы и степень реализации генетического потенциала культурных растений [11, 26, 30].

Почвенная микрофлора — обязательный компонент любого агрофитоценоза, где между растениями и микроорганизмами осуществляются молекулярные взаимодействия, суть которых заключается в обмене метаболитами и их трансформации [6, 10, 58]. Микроорганизмы способствуют формированию в ризосферной зоне фонда доступных растению питательных веществ и физиологически активных соединений, регулирующих метаболизм и взаимоотношения между партнерами [6, 10, 42, 45, 58]. В состав метаболитов ризосферных микроорганизмов входят также антибиотические вещества, угнетающие развитие фитопатогенов [64]. Очевидно, что спектр механизмов взаимодействия партнеров агрофитоценоза находится под влиянием различных экологических факторов и может эффективно осуществляться при оптимальных условиях.

Необходимым условием развития экологического земледелия является создание методов и технологий формирования, поддержания и эф-

фективного функционирования высокоинтегрированных микробно-растительных систем, сочетающих в себе полезные свойства и растений, и микроорганизмов. Перспективным с этой точки зрения является создание в почве многокомпонентных систем, воспроизводящих оптимальные природные агрофитоценозы и обеспечивающих высокую устойчивость земледелия [26]. Исследования, направленные на создание высокопродуктивных агрофитоценозов путем селекции активных комплементарных партнеров (растение + микроорганизмы), актуальны для растениеводства.

Повышение урожайности сельскохозяйственных культур в значительной степени зависит от их обеспеченности элементами минерального питания, в первую очередь — азотом. Источником экологически чистого биологического азота в почве являются микроорганизмы, способные фиксировать молекулярный азот атмосферы [45, 47].

В корневой зоне небобовых растений обитают микроорганизмы, относящиеся к разным систематическим группам, а именно: *Acetobacter*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Azoarcus*, *Azomonas*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Derxia*, *Herbaspirillum*, *Enterobacter*, *Erwinia*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*. Однако не все они способны к ассоциативной азотфиксации [43]. Из корневой зоны с высоким потенциалом азотфиксации выделяют бактерии, принадлежащие к родам *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Herbaspirillum*, *Beijerinckia*, *Achromobacter* — ризосфера риса; *Bacillus*, *Enterobacter*, *Clostridium*, *Agrobacterium* — ризосфера пшеницы; *Azotobacter*, *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter* — ризосфера ржи [43].

Согласно результатам, полученным Патыкой и соавт. [45], продуктивность азотфиксации в агроценозах с озимой пшеницей на юге Украины может составлять до 60, с просом — до 40 кг/га азота за вегетационный период. На дерново-подзолистых почвах в агроценозах с озимой рожью аккумуляция фиксированного микроорганизмами азота достигала 9,2 кг/га за сезон [35]. На дерново-подзолистой тяжелосуглинистой почве Подмоскovie за вегетационный период в корневой зоне ячменя связывалось почти 40 кг/га азота [51]. Аналогичные результаты получены украинскими учеными [5] при оценке продуктивности азотфиксации под ячменем в условиях Черниговского Полесья на дерново-подзолистой пыльно-супесчаной почве. Определение продуктивности азотфиксации на дерново-подзолистой супесчаной почве под злаковыми травами засвидетельствовало фиксацию азота в количестве от 16 до 22 кг/га за 150 сут вегетационного периода в зависимости от вида трав, тогда как на почве без растений (пар) количество фиксированного азота составило 4,2 кг/га [45].

Таким образом, продуктивность ассоциативной азотфиксации в агроценозах зоны умеренных широт не превышает 20–60 кг/га азота за вегетационный период растений, что на порядок ниже продуктивности симбиотической азотфиксации [5, 45].

Использование в практике сельского хозяйства биологических препаратов, созданных на основе азотфиксирующих микроорганизмов и ризобактерий, стимулирующих рост растений (plant growth-promoting rhizobacteria — PGPR-бактерий), является одним из технологических приемов, способствующих повышению урожая культурных растений [16, 22, 46, 55, 82] и накоплению в почве биологического азота [5, 42]. Перспективны также двух-, трех- и четырехкомпонентные микробные пре-

параты, включающие клубеньковые бактерии, ризобактерии, микоризные грибы и биологически активные вещества.

PGPR-бактерии характеризуются рядом положительных (прямых и опосредованных) эффектов действия на растения, среди которых определяющими являются способность к фиксации молекулярного азота атмосферы, синтез веществ гормональной природы, а именно, ауксиновой, гиббереллиновой, цитокининовой, витаминов, веществ антибиотической и антифунгальной природы, способность к мобилизации трудно-растворимых фосфатов почвы и разложению вредных химических соединений [4, 24, 50, 52—54, 70, 71, 83, 89].

Многие микроорганизмы, ассоциированные с растениями, способны синтезировать вещества фитогормональной природы, необходимые им как для собственного развития, так и для установления связей с растениями и другими почвенными микроорганизмами. Образование гормонов — одно из важных свойств ризосферных, эпифитных и симбиотических бактерий, стимулирующих рост растений [15, 52].

Ризобактерии, синтезирующие ИУК из триптофана через индолил-3-ПБК и индолил-3-уксусный альдегид, принадлежат к родам *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Klebsiella* и др. Эпифитная и ризосферная микрофлора растений играет первостепенную роль в превращении триптофана, содержащегося в корневых экссудатах, в ИУК [23, 25]. На питательной среде без триптофана микроорганизмы характеризуются невысоким уровнем продукции ИУК, при внесении экзогенного триптофана выход фитогормона увеличивается в десятки раз и составляет у наиболее активных штаммов-продуцентов 80—100 мкг ИУК/мл культуральной среды [38, 52]. Самые высокоэффективные продуценты ауксинов встречаются среди микроорганизмов, обитающих в ризосфере и филлосфере растений [3, 38, 52]. Максимальное количество ИУК образуют бактерии в стационарной фазе роста, а ионы аммония и глутамин ингибируют биосинтез ИУК [38, 39].

В растениях ИУК связывается с сахарами, аминокислотами, белками, образуя запасные (неактивные) формы, из которых фитогормон высвобождается при необходимости. Инактивация и метаболизация ИУК происходят с помощью ИУК- или полифенолоксидазы. ИУК-оксидазные функции выполняют определенные молекулярные изоформы пероксидазы [8, 32].

Из ризосферной почвы пшеницы выделены изоляты и проведен их скрининг по способности к синтезу ауксинов *in vitro* [73]. Показана различная ауксинообразующая активность изолятов, которые синтезировали данный гормон в количествах от 1,1 до 12,1 мг/л. Обогащение культуральной среды триптофаном приводило к увеличению продукции гормона от 1,8 до 24,8 мг/л. В культуральных фильтратах обнаружены основные вещества ауксиновой природы, а именно, ИУК и индоацетамид. При инокуляции проростков пшеницы ризобактериями отмечено стимулирование роста корней в длину (до 17,3 %), массы сухого вещества (до 13,5 %), удлинение проростков и накопление их массы (соответственно до 37,7 и 36,3 %). Между синтезом ауксинов *in vitro* и увеличением ростовых параметров проростков установлена линейная положительная корреляция. На основании показателей биосинтеза ауксинов и ростовой активности изоляты определены как PGPR-бактерии. При постановке опытов с растениями пшеницы в стерильной и нестерильной почве отмечено различие биосинтеза ауксинов, на основании чего авторы сдела-

ли вывод о преимуществе селективных PGPR-бактерий над местной микрофлорой и возможности использования теста на биосинтез ауксинов как инструмента для отбора эффективных PGPR-штаммов [73].

Из культуральных экстрактов *Azospirillum brasilense* выделено ауксиноподобное вещество (фенилуксусная кислота), синтез которого бактериями происходит с участием индол-3-пируватдекарбоксилазы, ранее идентифицированной у азоспирилл как ключевой фермент в биосинтезе ИУК [86]. Установлено, что при выращивании бактерий на минимальной среде роста биосинтез фенилуксусной кислоты происходит только при наличии фенилаланина или его предшественников. Это предполагает наиболее вероятный путь синтеза ауксиноподобного вещества (фенилуксусной кислоты) у *Azospirillum brasilense* через дезаминирование фенилаланина, декарбоксилирование фенилпирувата и последующее окисление фенилацетальдегида [86].

**Образование гиббереллинов** свойственно эпифитным и ризосферным бактериям — представителям родов *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Flavobacterium*, *Clostridium*, *Agrobacterium* [52]. Инокуляция диазотрофными бактериями рода *Azospirillum* карликового риса, неспособного синтезировать гиббереллины, существенно стимулировала рост растений. Данный эффект связан со способностью бактерий метаболизировать экзогенно добавленную ГК<sub>20</sub> в биологически активную форму ГК<sub>1</sub>.

**Цитокинины** образуются ризобактериями, принадлежащими к родам *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus* и др. [2, 37, 52]. Микроорганизмы способны синтезировать кинетин, зеатин, изопентениладенин и некоторые другие производные. Считается, что в растениях цитокинины могут содержаться как в свободном виде, так и в форме рибозидов или глюкозидов, биологическая активность которых снижена или отсутствует. Путем присоединения углеводов к молекуле фитогормона в клетке регулируется концентрация активных цитокининов [8]. Аналогичные зеатинрибозидные комплексы также могут образовывать ризосферные бактерии родов *Azotobacter* и *Bacillus*.

Изучение содержания цитокининов, фотосинтетических пигментов, морфологических параметров проростков пшеницы после введения в их ризосферу аликвот бактериальных культур *Bacillus*, различающихся по синтезу цитокининов, показало, что общее содержание фитогормонов в растениях при инокуляции бактериями, неспособными синтезировать цитокинины, не отличалось от контроля [2]. Ростстимулирующий эффект данных бактерий на растения был выражен слабо или статистически недостоверен. Инокуляция бактериями, продуцирующими цитокинины, привела к существенному увеличению в растениях суммарного содержания цитокининов и накоплению отдельных их форм. На 2-е сутки после инокуляции отмечено многократное увеличение содержания зеатинрибозида и зеатин-О-глюкозида в корнях, далее — зеатина и зеатинрибозида в побегах. Повышение уровня цитокининов сопровождалось стимуляцией роста растений: увеличивалась длина и ширина листьев, ускорялось накопление массы сырого и сухого вещества растений. В листьях растений повышалось содержание хлорофилла, уровень которого был сравним с растениями, обработанными синтетическим БАП. Полученные результаты позволяют рассматривать цитокинины, продуцируемые бактериями, как важный фактор, обеспечивающий ростстимулирующее действие микроорганизмов на растения [2].

Известны данные, указывающие на то, что смешанные культуры ризобактерий продуцируют большее количество фитогормонов [52]. Так, смешанные культуры *Azospirillum brasilense* и *Arthrobacter diacomelloi* способны синтезировать большее количество ауксинов, гиббереллинов и цитокининов, чем чистые культуры этих бактерий. В природе микроорганизмы находятся в сообществах, поэтому биосинтез молекул, стимулирующих рост и развитие как растений, так и самих микроорганизмов, усиливается при их взаимодействии. Этому способствует и то, что предшественники фитогормонов, например триптофан, выделяются в ризосферную зону с корневыми экссудатами растений [23]. Метаболиты растений, экскретируемые в ризосферную почву, содержат разнообразные питательные вещества, привлекающие микроорганизмы [25, 37].

Считают, что выделение ИУК бактериями в неблагоприятных для их существования условиях может иметь важное функциональное значение, повышая вероятность образования ассоциации с растением [39, 41]. Это предположение основано на результатах, свидетельствующих о том, что максимальные количества ИУК синтезируются бактериями в стационарной фазе роста, когда в среде выращивания истощаются питательные вещества [39]. Микроорганизмы, заселяющие корневую поверхность и способные продуцировать фитогормоны, получают преимущество при колонизации растительных тканей [41].

PGPR-штаммы бактерий стимулируют рост и развитие растений не только за счет образования биологически активных веществ, но и за счет способности к азотфиксации, улучшению водного и минерального питания растений, предотвращению или уменьшению роста фитопатогенов благодаря возможности синтезировать вещества бактерицидного и фунгицидного действия [7, 24].

Стимулирующее действие ризосферных микроорганизмов на рост растений связано с активизацией ассоциативной и симбиотической азотфиксации и физиологических процессов в растениях, улучшением минерального, в том числе и азотного питания, увеличением накопления биологического азота в них.

Азотобактер считают типичным представителем свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов, однако экспериментально доказано его наличие в ризоплане ячменя и других культур [11, 30, 50, 89]. При этом выявлено, что инокуляция семян азотобактером приводила к увеличению содержания азота в зерне ячменя и уменьшению его использования из почвы, т.е. растения интенсивнее использовали биологический, а не минеральный азот [50]. Сотрудниками отдела симбиотической азотфиксации ИФРГ НАН Украины установлено, что в чистой культуре штаммы азотобактера характеризуются достаточно высокой азотфиксирующей способностью [21], что позволяет применять их для инокуляции семян сельскохозяйственных культур с целью улучшения азотного питания растений, повышения их продуктивности и плодородия почвы [11, 17, 21, 22, 30]. Установлено, что нитрогеназная активность культуры азотобактера определяется наличием генов, ответственных за экспрессию данного фермента [66].

Скрининг почвенных ризосферных микроорганизмов по признаку высокой азотфиксирующей активности [18] позволяет выделять новые виды и штаммы бактерий, которые могут быть использованы в качестве эффективных инокулянтов зерновых культур [16, 18, 19].

К комплексу положительных эффектов, оказываемых PGPR-бактериями на растение, принадлежит и их способность трансформировать

недоступные соединения фосфора, содержащиеся в почве. Микроорганизмы, растворяющие фосфаты, способствуют росту и развитию растений. Известно, что ризосферные микроорганизмы родов *Bacillus* и *Enterobacter* способны мобилизовать труднорастворимые фосфаты почвы вследствие функционирования бактериальных фосфатаз. Установлено, что у *Enterobacter* sp.4 фосфатазу кодирует ген *phoI* [70], который был клонирован в *E. coli* и секвенирован. Анализом последовательностей обнаружена одна открытая рамка считывания, кодирующая белок из 269 аминокислот с мол. м. 29 кД. PhoI принадлежит к семейству В кислой фосфатазы. Оптимальные pH и температура для фосфатазной активности составляют 5,5 и 40 °C, при которых специфическая активность фермента с п-нитрофенилфосфатом была 70 усл. ед./мг. Ферментативную активность ингибировали ЭДТА, ДТТ,  $Al^{3+}$ , однако ионы  $Cu^{2+}$  активировали ее в 5 раз (до 350 усл. ед./мг). Отмечено сильное синергическое взаимодействие PhoI с очищенной фитазой AppA *E. coli* [70]. Изучение данных ферментов у бактерий раскрывает перспективы их практического применения в растениеводстве. Ускорение роста растений и увеличение поглощения фосфора — не единственные механизмы положительного влияния этих микроорганизмов на растения. Микробиологически опосредованное растворение фосфатов путем высвобождения органических кислот часто сочетается с образованием других метаболитов, которые участвуют в биоконтроле фитопатогенов, передающихся через почву [91].

К опосредованным эффектам влияния PGPR-бактерий на растения относится способность микроорганизмов синтезировать вещества, обладающие антибактериальным и фунгитоксическим действием [44, 65, 80]. В условиях *in vitro* показано, что фосформобилизующие микроорганизмы синтезируют и высвобождают метаболиты, подавляющие фитопатогены, а именно, сидерофоры, фитогормоны, литические ферменты [91]. В результате действия данных веществ на патогенную микрофлору (грибы, бактерии) ризобактерии осуществляют биоконтроль заражения растений [44, 64, 91].

Так, из ризосферы овощных культур (брокколи, перца, томата, розмарина) выделены 39 изолятов грамположительных бактерий и в условиях *in vitro* проверена их активность относительно фитопатогенов *Botrytis cinerea*, *Pythium ultimum*, *Rizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* [65]. Установлено, что 16 изолятов подавляют радиальный рост колоний патогенов, 11 из них идентифицированы как *Bacillus cereus*, 1 — как *B. mycoides*, остальные — как *B.adius*, *B. pumilis* и *B. subtilis*. Максимальной фунгитоксической активностью по отношению к патогенам *Fusarium oxysporum* и *Rizoctonia solani* обладает штамм *B. cereus* M123. Показана способность большинства изолятов к синтезу хитиназ, антибиотиков, формированию биопленки, однако сидерофоры и летучие антибиотические вещества не обнаружены [65].

Из 19 изолятов эндофитных бактерий, ингибирующих рост *Phytophthora capsici*, проявляющих антагонизм по отношению к *Fusarium oxysporum* f. sp. *cucumerinum* и *Ralstonia solanacearum*, 7 обладали способностью к подавлению роста трех патогенов, 6 — ускоряли рост растений перца и томата, осуществляли биоконтроль загнивания плодов перца, вызванного *Phytophthora*. Шесть эндофитных бактериальных изолятов, подавляющих рост патогенов и ускоряющих рост томатов, идентифицированы как *Bacillus* sp., 2 из них — как *Bacillus subtilis* [79].

Из 500 ризобактерий, выделенных из почвы, ризосферы и ризоплазмы здоровых растений томатов, отобран 1 вид, являющийся хорошим индуктором системной устойчивости растений [80]. Он идентифицирован как *Bacillus cereus*. Метаболиты данных микроорганизмов использовали в качестве элиситоров системной устойчивости растений (при обработке корней) против грибных и бактериальных патогенов, поражающих листья.

При бинарной инокуляции растений томата ризобактериями (*Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida*, *Enterobacter cloacae*) и микоризным грибом (*Glomus intraradices*) зафиксировано уменьшение фузариозного увядания до 58,6 %, стимулирование роста растений, увеличение содержания фосфора в корнях [59].

Одним из свойств ризосферных микроорганизмов является их способность к синтезу экзополисахаридов (ЭПС), обеспечивающих вязкость и дающих бактериям возможность агрегироваться с другими почвенными микроорганизмами, образуя ассоциации, прилипать к разным почвенным и растительным тканям, защищать клетку от действия факторов окружающей среды. Так, у *Azotobacter vinelandii* установлена способность синтезировать ЭПС при выращивании культуры на 4-оксибензойной кислоте [90]. При сравнительном изучении свойств ЭПС азотобактера и альгината, используемого в качестве носителя для препаратов ризобактерий [88], установлено, что в альгинате содержатся одинаковые количества маннуронозильных и гулуринозильных остатков, тогда как в ЭПС — больше остатков гулуринозила, что обеспечивает большую вязкость растворов и преимущество ЭПС перед альгинатом [90]. Воздействие на бактериальные клетки *Azotobacter chroococcum* факторов окружающей среды, а именно УФ-излучения и мутагенов (метилнитрозогуанидина), приводит к появлению бактериальных мутантов, утративших способность к синтезу ЭПС [78].

Установлено, что азотфиксирующие ризобактерии оказывают влияние на устойчивость растений к абиотическим стрессовым факторам. Так, из листьев мискантуса (*Miscanthus sinensis*) выделены микроорганизмы *Clostridium* sp. Каг 201-1, из стеблей — *Enterobacter* sp. В 901-2. В условиях вегетационного опыта 32-суточные растения мискантуса обрабатывали бинарной культурой данных микроорганизмов и на 66-е сутки подвергали действию засоления (100, 300 мМ NaCl) [94]. После засоления 100 мМ NaCl лучше росли инокулированные растения, что свидетельствует о положительном влиянии diaзотрофов на формирование устойчивости растений к стрессовому фактору. Засоление 300 мМ NaCl приводило к гибели всех растений через 2 мес. При выращивании в фитотроне растения инокулировали бинарной культурой микроорганизмов, а также монокультурой *Enterobacter* sp. В 901-2 28-суточных растений и подвергали их далее действию стресса (засоление 100 мМ NaCl) на 47-е сутки. Результаты показали, что через 2 недели после действия стресс-фактора рост растений затормозился, а через 7 недель неинокулированные растения погибли. При сравнении действия моно- и бинарной инокуляции установлено, что растения, инокулированные смесью штаммов, менее повреждены, чем при использовании монокультуры. В конце эксперимента (111 сут) численность колоний *Clostridium* в тканях растений была выше в варианте без засоления. Считают [94], что сообщество азотфиксирующих эндофитных микроорганизмов повышает системную устойчивость растений, но этот эффект не связан с их способностью к

азотфиксации, поскольку в варианте без действия стресс-фактора инокуляция данными эндофитами не оказывала положительного влияния на рост растений.

Важным свойством ризобактерий, принадлежащих к роду *Azotobacter*, является способность некоторых видов (*A. vinelandii*) разлагать химические соединения, например тетрацианоникелят, загрязняющие окружающую среду [71]. Установлено, что *Azotobacter vinelandii* разлагает 1 ммоль/л тетрацианоникелята с образованием аммиака и метанола. Экзогенные аммиак и нитрит ингибировали деградацию тетрацианоникелята, а после добавления глюкозы (0,8 %) скорость утилизации тетрацианоникелята существенно увеличивалась. В работах, выполненных сотрудниками отдела симбиотической азотфиксации ИФРГ НАН Украины в условиях вегетационных опытов, показана перспективность использования как клубеньковых бактерий (*Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii*, *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae*), так и ризобактерий (*Pseudomonas*), несущих плазмиду биodeградации ксенобиотиков RP4:TOL, с целью биоремедиации почв, загрязненных бензоатом [27, 28].

Комплекс положительных эффектов влияния PGPR-бактерий на растения и почву широко используется в практике растениеводства, а именно, в применении бактериальной инокуляции семян или обработке растений в период вегетации. Предпосевная инокуляция семян ризобактериями родов *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Flavobacterium*, *Clostridium*, *Agrobacterium* и других существенно стимулирует всхожесть и прорастание семян, рост и урожайность растений.

Положительный эффект бактериализации семян зависит от ряда факторов: активности штамма микроорганизма, концентрации суспензии клеток, количества биологически активных веществ в суспензии, продолжительности обработки семян, вида растений, состояния аборигенной микрофлоры в момент посева, особенностей почвы, условий агротехнического комплекса [42]. Установлено, что намного успешнее происходит интродукция штаммами, первоначально изолированными из ризопланы или ризосферы того же вида растений [3].

Ризобактерии родов *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Enterobacter*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Flavobacterium*, *Clostridium*, *Agrobacterium*, *Klebsiella* используют для инокуляции различных сельскохозяйственных культур — злаковых, овощных, сидератов, бобовых и др. [3, 9, 11, 13, 30, 34, 46, 72, 77, 82].

Установлено [13], что при предпосевной инокуляции семян ярового ячменя и подсолнечника бактериями *Klebsiella terrigena* Е6 происходит колонизация растительных тканей данными микроорганизмами: численность бактерий у ячменя увеличивается до  $6,7 \cdot 10^4$ , у подсолнечника — до  $2,2 \cdot 10^4$  колониеобразующих единиц на грамм сухой биомассы, т.е. *K. terrigena* является эндофитом. При этом выявлено стимулирующее действие инокуляции на энергию прорастания семян и рост растений ячменя сорта Зерноградский 321. На основании полученных результатов авторы пришли к заключению, что *K. terrigena* как эндофит обеспечивает растение физиологически активными веществами и азотом и может быть использована для повышения урожайности исследуемых культур.

При изучении активности колонизации корней 3-, 5- и 7-суточных растений томата в трех зонах: верхушка корня + зона удлинения корня, зона корневых волосков, корневая шейка штаммом ризобактерий *Pseudomonas fluorescens* установлено, что кончики корней лишены бакте-

рий, а по мере удаления от верхушки корня скопления бактериальных клеток становились все более заметными. Жизнеспособность бактерий была высокой в зоне удлинения корня, но уменьшалась в более старых его участках [67].

Инокуляция семян растений-сидератов ассоциативными штаммами бактерий привела к увеличению всхожести семян, площади листьев, массы корней и надземной части растений. Прибавка урожая горчицы белой, редьки масличной, рапса, рассчитанная по массе растений, составила соответственно 12—50, 15—24 и 51—129 % [34].

В условиях вегетационного опыта на слабокарбонатной песчано-глинистой почве с рН 6,7, хорошо обеспеченной фосфором, калием и слабо — азотом, изучали эффективность инокуляции озимой ржи разными штаммами *Azospirillum* (*A. brasilense* 29145, *A. lipoferum* 5364, *A. lipoferum* 18<sub>1</sub> и *Azospirillum* sp. 18<sub>2</sub>). Оценка показателей нитрогеназной активности микроорганизмов, роста растений, накопления массы сухого вещества стеблей, длины и массы колоса, массы сухого вещества зерна на сосуд и общей сухой биомассы на сосуд позволила установить положительное влияние предпосевной инокуляции семян. Получена статистически достоверная прибавка урожая зерна ржи при инокуляции *A. lipoferum* 5364, *A. lipoferum* 18<sub>1</sub> и *Azospirillum* sp. 18<sub>2</sub> [9].

Бактеризация семян ярового ячменя биопрепаратом микрогумин (биоагент *Azospirillum brasilense* 410) на дерново-подзолистой почве обеспечила увеличение урожайности культуры на 11,0—16,4 % [5]. Содержание белка в зерне ячменя составило 8,55 % по сравнению с 8,28 % в контроле. Предпосевная бактеризация семян яровой пшеницы препаратами ризоагрин (биоагент *Agrobacterium radiobacter* 204 [46]) и ризоэнтерин (биоагент *Enterobacter aerogenes* 30 [46]) способствовала повышению зерновой продуктивности соответственно на 15,2 и 21,9 %, что составило 4,94 и 7,14 ц/га (для сорта Ранняя 93), 4,7 и 24,9 % или 1,43 и 7,57 ц/га (для сорта Коллективная 3) при выращивании растений на светло-серой оподзоленной легкосуглинистой почве [22].

Одним из приемов, используемых для повышения реализации биологического потенциала растений и микроорганизмов агрофитоценозов, является комплексная бактеризация семян. Препараты поливалентного действия на основе композиций нескольких микроорганизмов при условии индивидуального комплементарного подбора характеризуются большими стабильностью и эффективностью в разных агроклиматических условиях [1, 16, 20, 22].

Известна эффективность действия микроорганизмов рода *Azotobacter* в ассоциации с другими почвенными бактериями родов *Clostridium*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Agrobacterium*, а также клубеньковыми бактериями [12, 21, 22, 36]. В исследованиях сотрудников отдела симбиотической азотфиксации ИФРГ НАН Украины показано, что бинарная инокуляция семян сои и пшеницы бактериальной композицией нового штамма *Azotobacter chroococcum* T79 соответственно с клубеньковыми бактериями *Bradyrhizobium japonicum* 6346 или *Agrobacterium radiobacter* 204 повышала симбиотический потенциал соево-ризобийного симбиоза, увеличивала продуктивность бобовых и злаковых культур в условиях вегетационных и полевых экспериментов [21, 22].

Совместная инокуляция сои сорта Enrei клубеньковыми бактериями *Bradyrhizobium japonicum* A1017 с gusA-мечеными штаммами *Pseudomonas fluorescens* 2137, *P. fluorescens* WCS365, *Azomonas agilis* 125, *Azo-*

*spirillum lipoferum* 137 показала эффективную колонизацию корней ризобактериями. Самой высокой активностью колонизации обладал штамм *P. fluorescens* 2137 при моно- и бинарной с ризобиями инокуляции. Совместная инокуляция клубеньковыми бактериями и псевдомонадами увеличивала колонизационную способность *B. japonicum* A1017 на корнях, количество корневых клубеньков, их нитрогеназную активность. В этой комбинации микроорганизмов усиливался рост ризобий на маннитно-дрожжевом бульоне, что указывает на вероятность синтеза *P. fluorescens* 2137 веществ, стимулирующих жизнедеятельность клубеньковых бактерий. Однако при совместной инокуляции ризобий сои с другим штаммом псевдомонад (*P. fluorescens* WCS365) отмечено снижение числа корневых клубеньков [63].

Среди изолятов из ризосферы фасоли отобраны не образующие корневые клубеньки *Agrobacterium*-подобные штаммы (*Agrobacterium*-like strains — ALS) и помечены *gusA*-репортерным геном, кодирующим β-глюкуронидазу (GUS). Совместная инокуляция *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli* и *gusA*-ALS показала, что ALS активно колонизируют клубеньки, образуемые ризобиями. С помощью анализа ПЦР-амплифицированных 16S рРНК установлена смешанная популяция *Rhizobium* и ALS во всех клубеньках, проявляющих GUS активность [76]. ПЦР-амплификация гена *nifH* и тесты на нодуляцию не выявили приобретения симбиотического гена путем латерального переноса из *Rhizobium* в ALS. Более того, штаммы ALS обладали способностью проникать в зрелые клубеньки, образованные *Rhizobium*. На основании анализа последовательностей 16S рРНК установлено, что один из этих ALS на 99,4 % сходен с эталонным штаммом *Agrobacterium* bv. 1 и на 99 % — с *Agrobacterium* bv. 1, выделенным из *Acocai mollissima* в Сенегале. Штаммы *Agrobacterium tumefaciens* C58 и AT123, в отличие от других ALS, не обладали способностью колонизировать корневые клубеньки фасоли. Совместная инокуляция семян фасоли штаммами *Agrobacterium* и *Rhizobium* не приводила к усилению нодуляционной активности ризобий и увеличению урожая [76].

Использование в сельскохозяйственном производстве минеральных удобрений оказывает существенное влияние на развитие микроорганизмов в ризосфере культурных растений и эффективность инокуляции семян ризобактериями [12, 14, 49, 77, 85].

При изучении формирования продуктивности посевов яровой пшеницы в зависимости от уровня азотного питания и ассоциативных азотфиксаторов выявлен положительный эффект предпосевной бактериализации семян ризобактериями родов *Azotobacter* и *Clostridium* [12]. Семена яровой пшеницы сорта Московская 35 инокулировали *Azotobacter vinelandii*, *Azotobacter chroococcum* и смесью *Azotobacter* + *Clostridium* на фоне  $P_{90}K_{90}$ ,  $N_{30}P_{90}K_{90}$ ,  $N_{60}P_{90}K_{90}$ ,  $N_{90}P_{90}K_{90}$ . Показано, что инокуляция способствует развитию растений и увеличению площади листовой поверхности на фоне  $P_{90}K_{90}$  и  $N_{30}P_{90}K_{90}$ . Максимальный эффект для пшеницы наблюдался в фазу выхода в трубку [12]. Установлено [92], что подкормка растений пшеницы азотными удобрениями в фазу выхода в трубку оказывает заметное воздействие на динамику старения корней и листьев, замедляя старение и снижая активность пероксидазы. После азотной подкормки растения характеризовались высокой активностью нитратредуктазы и супероксиддисмутазы в корнях, более высоким содержанием хлорофилла в листьях. Высокий пик содержания малонового диальдегида во флаговых листьях наступал на 8–10 сут позднее. Содер-

жание АБК было низким. Высокая физиологическая активность растений в фазу выхода в трубку и последующие фазы развития приводила к заметному увеличению числа зерен в колосе, массы 1000 зерен, повышению урожая зерна и содержания белка в зерне [92]. Инокуляция семян яровой пшеницы сорта Московская 35 штаммами азотобактера увеличивала фотосинтетический потенциал на 4,8—6,5 %, полевую всхожесть семян, густоту продуктивного стеблестоя, число и массу зерен в колосе. Отмечено снижение поражаемости растений корневыми гнилями. В результате выполненных исследований рекомендовано проводить предпосевную инокуляцию семян яровой пшеницы штаммами *Azotobacter* на фоне применения азотных удобрений в количестве  $N_{30}$  и меньше [12].

При изучении инокуляции семян озимой ржи препаратом ризоагрина (штамм *Agrobacterium radiobacter*) с внесением минеральных удобрений в дозе  $N_{30-60}P_{60}K_{60}$  на разных фонах (1 — черноземный пар с внесением органического удобрения — подстилочного навоза крупного рогатого скота из расчета 60 т/га; 2 — сидеральный пар, посев вико-овсяных смесей с предпосевной инокуляцией семян вики штаммом для вики, овса — ризоагрином; 3 — сидеральный пар, посев вико-овсяных смесей без инокуляции семян; 4 — сидеральный пар, посев рапса ярового с инокуляцией семян биопрепаратом мизорин; 5 — сидеральный пар, посев рапса ярового без инокуляции семян) показано, что максимальный урожай (от 32,8 до 38,5 ц/га) получен на фоне 1 с инокуляцией диазототрофами [49].

При инокуляции черенков шелковицы перед посадкой изолятами азоспириллы (штамм А) и азотобактера (штамм AtP4) (моно- и бинарная инокуляция) на фоне внесения разных доз минеральных удобрений ( $N_{300}P_{120}K_{120}$  — полная доза или часть дозы) показано увеличение общего урожая листьев и содержания в них хлорофиллов *a* и *b*. При комбинации полной дозы удобрений и бинарной инокуляции культурами урожай листьев составил 67 687 кг/га и превышал контрольный показатель (на фоне полной дозы удобрений без инокуляции) на 23,2 %. Оптимальным признан вариант с бинарной инокуляцией на фоне  $N_{225}P_{90}K_{90}$ , в котором урожай составил 63 087 кг/га, а содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях увеличивалось соответственно на 48,5 и 33,5 % [85].

Результаты трехлетних опытов по изучению влияния инокуляции семян *Azospirillum brasilense* штаммом В-4485 на урожай и качество льна на разных фонах минеральных удобрений —  $P_{60}K_{60}$ ,  $N_{15}P_{60}K_{90}$ ,  $N_{30}P_{60}K_{90}$ ,  $N_{45}P_{60}K_{90}$  (хорошая обеспеченность фосфором и калием, содержание гумуса в почве 1,55—1,76 %, pH 5,4—5,7) подтвердили, что инокуляция семян ризобактериями равноценна использованию минеральных азотных удобрений в норме  $N_{15}$ . По влиянию на урожай и качество льна (урожай соломы, семян, волокна, длинного волокна, индекс качества, прочность стебля, техническая длина стебля) вариант с использованием азота в дозе  $N_{15}$  и инокуляции ризобактериями равноценен варианту с применением лишь минеральных удобрений с азотом в дозе  $N_{30}$ , из чего авторы сделали вывод об экономической и экологической целесообразности предпосевной инокуляции льна азоспириллой на фоне азотных удобрений меньше  $N_{30}$  [77].

Содержание азотных удобрений в почве влияет на азотфиксирующую способность микроорганизмов. Так, при изучении продуктивности азотфиксации, урожайности зеленой массы злаковых трав и содержания в них нитратов в зависимости от азотного питания (дозы азота от 10 до

280 кг/га на фоне  $P_{60}K_{60}$ ) [5] высокая азотфиксирующая активность (превышающая контроль) зафиксирована в вариантах с применением азотного удобрения 10–80 кг/га. Доза 120 кг/га обеспечивала показатель азотфиксации на уровне контроля, тогда как дозы, превышающие 120 кг/га, угнетали биологическую фиксацию молекулярного азота. На основании полученных результатов сделан вывод, что экологически оптимальной является доза минерального азота 20 кг/га, тогда как дозы азота до 120 кг/га — экологически приемлемы. При выращивании озимой пшеницы на луго-черноземной почве экологически оптимальной дозой минерального азота является 30 кг/га, экологически целесообразной — 60–90 кг/га. Дальнейшее увеличение дозы азота признано нецелесообразным [5]. При выращивании ярового ячменя на дерново-подзолистой окультуренной почве оптимальный агрофон составляет  $N_{60}K_{25}$  в сочетании с биоудобрением микрогумин (биоагент *Azospirillum brasilense* 410). Урожайность при использовании данных технологий выращивания ячменя увеличилась на 17,9–28,7 %, содержание белка в зерне составило 10,88 % по сравнению с 10,55 % в контроле [5].

Таким образом, применение способа инокуляции семян бактериальными препаратами на основе азотфиксирующих ризобактерий способствует увеличению продуктивности сельскохозяйственных культур, снижению количеств вносимых азотных удобрений и повышению плодородия почвы за счет активного развития агрономически полезной группы ризосферных diaзотрофных микроорганизмов.

Исходя из представленного материала, очевидной является перспективность проведения работ, раскрывающих возможности получения и использования новых штаммов ризобактерий в практике растениеводства, экологического земледелия, биоконтроля над развитием болезней и биоремедиации почв [59, 60, 64, 71, 91].

Для получения новых штаммов ризобактерий используют традиционные методы аналитической селекции, проводя скрининг микроорганизмов по свойствам, полезным для растения (например, высокая азотфиксирующая активность, способность синтезировать фитогормоны, трансформировать фосфаты, осуществлять биоконтроль над развитием болезней и др.), а также методы химического и транспозонового мутагенеза [18, 24, 61, 64, 73, 93].

Разнообразие природных форм почвенных микроорганизмов позволяет выделять их новые штаммы с агрономически-полезными свойствами, адаптированные к корневым выделениям тех или иных сельскохозяйственных растений, неприхотливые к условиям существования, с высокой активностью роста, за счет чего они способны легко интродуцироваться в ризосферу культурных растений [16, 40, 56]. Поиск и выделение из разных почв и ризосферы растений методом аналитической селекции новых штаммов микроорганизмов, характеризующихся высокой азотфиксирующей активностью, и создание на их основе бактериальных препаратов под зерновые культуры является актуальным направлением сельскохозяйственной биотехнологии.

Из корней растений риса методом аналитической селекции выделена азотфиксирующая бактерия штамм СОС8Т, которая на основании анализа последовательностей 16S рРНК и хемотаксономических характеристик отнесена к микроорганизмам рода *Azospirillum* (96 % гомологии). Этому штамму присвоено название *Azospirillum oryzae* sp. nov. штамм СОС8Т [93]. Молекулярно-генетический анализ на основе 16S

рРНК, скрининга генов, кодирующих азотфиксацию (*nifH*), используется широко в мире для идентификации азотфиксирующих бактерий из почвенных образцов [87].

На основании оценки антагонистической, нитрогеназной и рост-стимулирующей активности трех выделенных из почвы штаммов бактерий, принадлежащих к роду *Azotobacter*, показана перспективность использования штамма *Azotobacter vinelandii* как основы для создания биопрепаратов с целью инокуляции семян мягкой яровой пшеницы и защиты растений от поражения корневыми гнилями [33]. Сотрудниками отдела симбиотической азотфиксации ИФРГ НАН Украины методом аналитической селекции из черноземной почвы выделен новый штамм *Azotobacter chroococcum* T79 [21]. В условиях полевых и вегетационных экспериментов показана эффективность его применения для инокуляции семян яровой пшеницы с целью повышения зерновой продуктивности растений и улучшения микробиологических показателей почвы за счет активного развития ризосферных азотфиксирующих микроорганизмов [17, 22].

Методом химического мутагенеза получены клоны *Pseudomonas fluorescens* ATCC13525, среди которых отобраны холодоустойчивые мутанты, хорошо растущие при температурах 25 и 10 °С. В условиях *in vitro* и *in situ* показано, что при обеих температурах мутант CRPF9 стимулирует рост растений в большей степени, чем дикий штамм. Он эффективно формирует колонии, существенно увеличивая рост корней (на 35 %) и длину побега (на 28 %) растений фасоли в нестерильных почвенных системах [72].

С использованием Tn5-мутанта *Azospirillum brasilense* Sp7 (Sp7::Tn5-55), который характеризуется повышенной азотфиксирующей активностью по сравнению с диким типом в условиях *in vitro*, установлено, что данное свойство мутанта коррелировало с повышенной активностью (в 1,5 раза) и нитратредуктазы. По способности синтезировать ауксины и колонизировать корни пшеницы оба штамма не отличались. Кроме того, мутантный штамм способствовал увеличению суммарной массы сухого вещества растений, хотя содержание в ней азота существенно не отличалось у растений, инокулированных мутантом и родительским штаммом [61].

Преимущества генетически модифицированных организмов (ГМО) по сравнению с родительскими формами (как растений, так и микроорганизмов) обуславливают перспективы их использования в сельскохозяйственном производстве. ГМО перспективны с точки зрения возможности увеличения производства сельскохозяйственной продукции, однако вероятность нежелательных последствий от их применения, а именно, влияние ГМО на микробиологические сообщества в почвах, изучена далеко не полностью. Имеющиеся на сегодня экспериментальные данные противоречивы и недостаточны для получения четких заключений о безопасности использования генетически модифицированных организмов в практическом растениеводстве и земледелии [62]. Следовательно, практическому применению ГМО должно предшествовать многолетнее всестороннее исследование их влияния на все компоненты системы микроорганизмы—почва—растения для исключения вероятности непредсказуемых эффектов действия.

Также требует всестороннего изучения влияние на почвенные микробные популяции широко применяемых в сельскохозяйственном про-

изводстве пестицидов, гербицидов, инсектицидов, фунгицидов с целью подбора эффективных и нетоксичных (или малотоксичных) для агрономически полезных микроорганизмов доз применения [31, 68, 69, 74, 75]. Так, в условиях вегетационного опыта показано [31], что гербицид прометрин опосредованно через растения влияет на сообщество микроорганизмов ризосферы яровой пшеницы. С одной стороны, ингибируя фотосинтез, он снижает продуктивность растений, что ведет к уменьшению количества корневых экссудатов и снижению числа их потребителей, с другой — способствуя отмиранию корневых тканей, он активизирует деструкцию свежего органического вещества сначала с участием быстрорастущих гетеротрофов, а на заключительных стадиях микробной сукцессии — целлюлозолитических микроорганизмов. На этом фоне биологически активный субстрат, используемый для обработки растений, активизирует почвенно-микробиологические процессы, снижает негативное влияние прометрина на развитие растений и создает более благоприятные условия для функционирования микроорганизмов.

Использование органо-фосфорного пестицида хлорпирифоса (2 и 4 мг/кг) привело к снижению суммарного количества почвенных бактерий и актиномицетов [84]. Однако при этом существенно увеличилась популяция почвенных грибов. Выделены штаммы грибов, способные использовать хлорпирифос в качестве единственного источника углерода и энергии. Пестицид концентрацией 10 мг/кг оказывал ингибирующее влияние на все исследуемые микроорганизмы.

Изучение влияния нового неоникотиноидного пестицида (тиаметоксама), проявляющего антагонистическую активность по отношению к ацетилхолиновым рецепторам насекомых, и продуктов его фотодегградации на микробную активность показало, что чем больше концентрация пестицида, тем существеннее его отрицательное влияние [75]. Ингибиторные эффекты пестицида исчезали через 10 сут после его применения. Продукты фотодегградации тиаметоксама оказывали положительное влияние на микробиологическую активность почвы, поэтому авторы пришли к заключению о малотоксичности данного пестицида.

Действие пяти коммерческих инсектицидов — хлоробана, нувона, метацида, тиамета и данета исследовали по отношению к популяции азотфиксирующих азоспирилл [68]. Установлено, что хлоробан, нувон и метацид оказывают стимулирующее влияние на популяцию бактерий в концентрации 10 кг/га в течение 7 и 14 сут инкубации, тиамет и данет ингибировали культуру бактерий. При увеличении периода инкубации независимо от действия препарата популяция бактерий уменьшалась. Инсектициды концентрацией 5 кг/га стимулировали развитие бактерий и повышали их азотфиксирующую активность.

Таким образом, результаты работ, проведенных в течение последнего десятилетия, свидетельствуют об актуальности различных направлений исследования ростстимулирующих PGPR-бактерий, их действия на растения и почву, способствующих практическому применению данных микроорганизмов в растениеводстве и экологическом земледелии.

Практическое применение в сельскохозяйственном производстве препаратов ассоциативных микроорганизмов активизирует рост и развитие растений, способствует существенному повышению урожайности и содержания белка, позволяет снизить количество вносимых минеральных удобрений. Продуктивность процесса ассоциативной азотфиксации можно существенно повысить целенаправленным подбором генотипов

растений, отзывчивых на инокуляцию активными штаммами ассоциативных diaзотрофов, и более полной реализацией потенциала азотфиксации внесением в почву физиологически оптимальных доз минерального азота, обработкой микроэлементами и стимуляторами роста растений.

Различают несколько механизмов влияния ростстимулирующих ризобактерий на растения:

- увеличение фиксации атмосферного азота и его поступления в растения за счет функционирования бактериальной нитрогеназы;
- трансформация труднорастворимых соединений, в первую очередь фосфорных, в легкоусвояемые для растений благодаря функционированию бактериальных фосфатаз;
- повышение ассимиляции нитратов за счет активности бактериальной нитратредуктазы;
- синтез микроорганизмами физиологически активных веществ (гормонов, витаминов, аминокислот и др.), осуществляющих прямую гормональную регуляцию роста растений;
- способность микроорганизмов к синтезу экзополисахаридов, являющихся природными прилипателями бактерий к растительным тканям и почвенным частицам;
- колонизация ризосферы и биоконтроль заражения растений патогенами за счет способности бактерий к синтезу веществ антибиотического и фунгитоксического действия;
- изменение проницаемости мембран клеток корневых тканей и увеличение поглотительной способности корней растений.

В сельскохозяйственном производстве широкое применение получили бактериальные препараты, созданные украинскими учеными (Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, Институт сельскохозяйственной микробиологии УААН, Институт агроэкологии и биотехнологии УААН) на основе ростстимулирующих ризобактерий, а именно, азотфиксирующих и фосфатмобилизирующих микроорганизмов (диазофит, ризоагрин, ризоэнтерин, флавобактерин, диазобактерин, ризобофит, азотобактерин, агрофил, азогран, азоризин), а также комплексные препараты (микрогумин, полимиксобактерин, альбобактерин, биогран, биоторфяное удобрение — БТУ) и препараты защитного действия (фитоспорин, хетомик, битоксибациллин, лепидоцит, бактероденцид, полимиксобактерин). Для бактеризации семян сельскохозяйственных культур (бобовых и небобовых) за рубежом используют нитрагин и дабл-ноктин (США), нитросоил (Аргентина), нитрагин и парадор (Мексика), нитросоил и нитрум (Уругвай), ризокоут (Новая Зеландия), тропикал-инокулянте, нодулейт и нитроджерм (Австралия), различные марки арисс агро (Индия), окадин (Египет), ризонит-торфе (Венгрия).

В отделе симбиотической азотфиксации Института физиологии растений и генетики НАН Украины созданы комплексные биологические композиции поливалентного действия на основе изолятов ризосферных diaзотрофов, выделенных из корневой зоны озимой и яровой пшеницы (коктейль), а также почвенных азотфиксирующих бактерий *Azotobacter chroococcum* T79 и растительного лектина как биологически активного вещества (азолек). В условиях вегетационных, полевых и производственных экспериментов доказана эффективность их применения для предпосевной обработки семян зерновых культур (пшеница яровая и озимая, ячмень яровой, тритикале) с целью повышения продуктивно-

сти растений и улучшения плодородия почв за счет развития агрономически-полезной группы азотфиксирующих микроорганизмов.

Разработаны технологии изготовления бактериальных препаратов, которые выпускают в виде культуральных суспензий (жидкая форма), на твердых субстратах (торфе, лигнине, перлите, вермикулите и др.), в виде гелевых форм. Применение препаратов предусматривает предпосевную обработку семян из расчета 100 мл на гектарную норму семян, которую предварительно разбавляют в определенном количестве воды так, чтобы соотношение водной суспензии биопрепарата к массе семян составляло 0,6—3,0 %. В качестве прилипателей бактерий к семенам используют пектин, гумат натрия, технический желатин или казеин, латекс, клейстер из муки или крахмала, которые прочно удерживают компоненты препарата на поверхности семян, не оказывают негативного действия на бактерии и всхожесть семян. Главные требования к технологии предпосевной обработки семян всеми формами биопрепаратов заключаются в обеспечении равномерного распределения препарата по всей массе семян, исключении его осыпания с их поверхности, максимальном сокращении времени от момента обработки семян до их посева, исключении воздействия прямых солнечных лучей при обработке.

Таким образом, грамотное применение бактериальных препаратов на основе ростстимулирующих ризобактерий как элемента экологического земледелия в технологиях выращивания различных сельскохозяйственных культур позволяет существенно снизить химическую нагрузку на экосистемы вследствие уменьшения количеств применяемых минеральных удобрений и химических средств защиты растений, приводит к повышению урожайности и улучшению качества экологически чистой сельскохозяйственной продукции.

1. Андреюк Е.И., Антипчук А.Ф., Рангелова В.Н., Танцюренко Е.В. БТУ — новое комплексное бактериальное удобрение // Микробиол. журн. — 1999. — 60, № 2. — С. 45—53.
2. Архипова Т.Н., Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Мартыненко Е.В. Сравнение действия штаммов бактерий, различающихся по способности синтезировать цитокинины, на рост и содержание цитокининов в растениях пшеницы // Физиология растений. — 2006. — 53, № 4. — С. 567—574.
3. Белимов А.А., Иванчиков А.Ю., Юдкин Л.В. и др. Характеристика и интродукция новых штаммов ассоциативных ростстимулирующих бактерий, доминирующих в ризоплане проростков ячменя // Микробиология. — 1999. — 68, № 3. — С. 392—397.
4. Волкогон В.В. Ассоциативные азотфиксирующие микроорганизмы // Микробиол. журн. — 2000. — 62, № 2. — С. 51—68.
5. Волкогон В.В. Мікробіологічні аспекти оптимізації азотного удобрення сільськогосподарських культур. — К.: Аграрна наука, 2007. — 143 с.
6. Гиляров М.С., Кривоуцкий Д.А. Жизнь в почве / Отв. ред. А.Г. Воронов. — Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 2003. — 240 с.
7. Глик Б., Пастернак Дж. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение. — М.: Мир, 2002. — С. 306—330.
8. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. — М.: Мир, 1985. — 304 с.
9. Димитрова А. Влияние на инокуляция с штамом *Azospirillum* върху развитието и добрива на ръж // Почвоведение, агрохимия и екология. — 2003. — 38, № 4. — С. 84—86.
10. Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. — 282 с.
11. Дятлова К.Д. Микробные препараты в растениеводстве // Соросовский образовательный журн. Биология. — 2001. — 7, № 5. — С. 4—18.
12. Ежова Л.А. Формирование продуктивности посевов яровой пшеницы в зависимости от уровня азотного питания и ассоциативных азотфиксаторов в условиях светло-серых лесных почв юго-востока Нечерноземья: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Балашиха, 2001. — 19 с.

13. Злотников А.К., Казакова М.Л., Злотников К.М., Казаков А.В. Новый бактериальный эндофит сельскохозяйственных культур // С.-х. биология. Сер. Биология растений. — 2006. — № 3. — С. 62—66.
14. Исра М.М., Ефимов В.Н., Кожемяков А.П. Влияние ассоциативных ризобактерий на продуктивность и минеральное питание растений // Гумус и почвообразование: Сб. науч. тр. — СПб.: СПб. аграр. ун-т, 2005. — С. 56—63.
15. Каменева С.В., Муронец Е.М. Генетический контроль процессов взаимодействия бактерий с растениями в ассоциациях // Генетика. — 1999. — 35, № 11. — С. 1480—1494.
16. Кириченко О.В., Жемойда А.В., Капралова Ю.О. Особливості розвитку рослин ярої пшениці та ризосферних мікроорганізмів-азотфіксаторів за умов передпосівної бактеризації насіння // Живлення рослин: теорія і практика. — Київ: Логос, 2005. — С. 306—314.
17. Кириченко О.В., Жемойда А.В., Коць С.Я. Влияние растительно-бактериальной композиции на продуктивность яровой пшеницы // Агрохимия. — 2005. — № 10. — С. 41—47.
18. Кириченко О.В., Титова Л.В., Коць С.Я. Скринінг ефективних азотфіксуючих мікроорганізмів ризосферного ґрунту // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. — К.: Логос, 2007. — С. 351—355.
19. Кожухар Т.В., Кохан С.С., Кириченко О.В. Вплив біологічних препаратів на посівні властивості насіння озимої пшениці за різних режимів зберігання // Наук. вісн. нац. аграр. ун-ту. — 2007. — № 105. — С. 99—105.
20. Козар С.Ф., Надкєрничний С.П., Шерстобєєв М.К., Пати́ка В.П. Виробництво біопрепаратів комплексної дії: проблеми становлення // Бюл. Ін-ту с.-г. мікробіології. — 1998. — № 2. — С. 30—33.
21. Коць С.Я., Титова Л.В., Кириченко О.В. та ін. Штам бактерій *Azotobacter chroococcum* T79 для одержання бактеріального добрива під сою // Патент України на винахід № 62820A C05F11/08, C12N1/20. — 15.12.2003, Бюл. № 12.
22. Коць С.Я., Титова Л.В., Кириченко О.В. та ін. Ефективність препаратів ризосферних діазототрофів при вирощуванні ярої пшениці // Живлення рослин: теорія і практика. — К.: Логос, 2005. — С. 328—337.
23. Кравченко Л.В., Азарова Т.С., Макарова Н.М., Тихонович И.А. Роль триптофана в корневых экзометаболитах для фитостимулирующей активности ризобактерий // Микробиология. — 2004. — 73, № 2. — С. 195—198.
24. Кравченко Л.В., Макарова Н.М., Азарова Т.С. и др. Выделение и фенотипическая характеристика ростстимулирующих ризобактерий (PGPR), сочетающих высокую активность колонизации корней и ингибирования фитопатогенных грибов // Микробиология. — 2002. — 71, № 4. — С. 521—525.
25. Кравченко Л.В. Роль корневых экзометаболитов в интеграции микроорганизмов с растениями: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 2000. — 51 с.
26. Кружлов Ю.В. Микробиологические аспекты плодородия почвы и проблемы устойчивого земледелия // Плодородие. — 2006. — № 5. — С. 9—12.
27. Кружова О.Д., Кириченко О.В. Симбіоз рослин гороху і конюшини з модифікованими штамми ризобій — деструкторами ксенобіотиків // III міжнар. конф. «Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі: фізіолого-біохімічні та екологічні аспекти», 2—4 жов. — Львів, 2007. — С. 210.
28. Кружова О.Д., Мандровська Н.М., Кірізій Д.А., Косенко Л.В. Зміна вмісту вуглецю і азоту в партнерів симбіозу *Pisum sativum* L.—*Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* під впливом різних умов азотного живлення // Физиология и биохимия культ. растений. — 2000. — 32, № 3. — С. 200—208.
29. Круть В.М., Кириченко В.П., Кириченко Е.В. и др. Научные основы экологического земледелия. — Киев: Урожай, 1995. — 175 с.
30. Кудриш И.К. Гранулированные микробные препараты для растениеводства: наука и практика. — Киев: КВЦ, 2001. — 412 с.
31. Кутузова Р.С., Воробьев Н.И., Кружлов Ю.В. Структура микробного комплекса ризосферы пшеницы в условиях гербицидного стресса // Почвоведение. — 2006. — № 2. — С. 220—227.
32. Лисицина Р.А., Рахимбаев И.Р. Фитогормоны — регуляторы роста растений. — М.: Наука, 1980. — С. 106—119.
33. Логинов О.Н., Пугачева Е.Г., Силищев Н.Н. и др. Оценка влияния штаммов бактерий-антагонистов рода *Azotobacter* на поражение корневых гнилями и урожайность посевов яровой мягкой пшеницы // С.-х. биология. Сер. Биология растений. — 2004. — № 5. — С. 104—108.
34. Макаров П.Н., Юргина В.С., Трофимова А.Ф., Лисофенко И.Б. Влияние семенной инокуляции ассоциативными штаммами бактерий на рост и продуктивность растений-си-

- дератов семейства крестоцветных // Сургут. гос. ун-т. Сб. науч. тр. — 2005. — № 2. — С. 79—82.
35. Мальцева Н.Н., Надкерничная Е.В., Волкогон В.В., Ушакова М.А. Активность азотфиксации и азотфиксирующие микроорганизмы ризосферы озимой ржи // Микробиол. журн. — 1992. — **54**, № 6. — С. 10—15.
  36. Мельникова Н.Н., Булавенко Л.В., Кудриш И.К. и др. Формирование и функционирование бобово-ризобияльного симбиоза у растений сои при интродукции штаммов родов *Azotobacter* и *Bacillus* // Прикл. биохимия и микробиология. — 2002. — **38**, № 4. — С. 427—432.
  37. Мишке И.В. Микробные фитогормоны в растениеводстве. — Рига: Зинатне, 1988. — 151 с.
  38. Мордухова Е.А., Скворцова Н.П., Кочетков В.В. и др. Синтез фитогормона индолил-3-уксусной кислоты ризосферными бактериями рода *Pseudomonas* // Микробиология. — 1991. — **60**, № 3. — С. 494—500.
  39. Муронец Е.М., Белавина Н.В., Митронова Т.Н., Каменева С.В. Синтез индолилуксусной кислоты сапрофитной ассоциативной бактерией *Agrobacterium radiobacter* // Там же. — 1997. — **66**, № 4. — С. 506—513.
  40. Надкернична О.В. Здатність діазотрофів до формування асоціативних систем з рослинами озимого жита // Агроекол. журн. — 2003. — № 3. — С. 17—20.
  41. Олюнина Л.Н., Шабает В.П. Продуцирование индолил-3-уксусной кислоты ризосферными бактериями рода *Pseudomonas* в процессе роста // Микробиология. — 1996. — **65**, № 6. — С. 813—817.
  42. Патыка В.Ф. Агроэкологическая роль азотфиксирующих микроорганизмов. — Киев, 2004. — 320 с.
  43. Пати́ка В.П., Волкогон В.В., Надкернична О.В. та ін. Біологічна азотфіксація: вчора, сьогодні, завтра // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. — Київ, 2001. — Т. 1. — С. 212—226.
  44. Пати́ка В.П., Копилов Є.П., Надкерничний С.П. Вплив азотфіксуючих бактерій на підвищення імунітету рослин ярого ячменю до збудників кореневих гнилей // Физиология и биохимия культ. растений. — 2001. — **33**, № 4. — С. 279—284.
  45. Пати́ка В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В. та ін. Біологічний азот. — К.: Світ, 2003. — 424 с.
  46. Пати́ка В.П. Стан і перспективи досліджень мікробної азотфіксації // Онтогенез рослин, біологічна фіксація молекулярного азоту та азотний метаболізм. — Тернопіль, 2001. — С. 111—115.
  47. Посыпанов Г.С., Дозоров А.В., Дозорова Т.А. Биологический азот и его эколого-экономическое значение в растениеводстве // Зерновые культуры. — 2000. — № 2. — С. 24—26.
  48. Смірнов В.В., Пати́ка В.П., Підгорський В.С. та ін. Мікробні біотехнології в сільському господарстві // Агроекол. журн. — 2002. — № 3. — С. 3—9.
  49. Соколов В.А., Корнилаев А.А. Влияние различных сочетаний удобрений и ассоциативных диазотрофов на продуктивность озимой ржи // Вопросы стабилизации плодородия и урожайности в Верхневолжье. — Иваново, 2006. — С. 104—109.
  50. Троицкая Т.М., Троицкий Н.А. Азотфиксация *Azotobacter chroococcum* в ассоциации с ячменем // Микробиология. — 1988. — **57**, № 2. — С. 288—291.
  51. Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. — 136 с.
  52. Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцев Т.А., Нетрусов А.И. Гормоны и гормоноподобные соединения микроорганизмов // Прикл. биохимия и микробиология. — 2006. — **42**, № 3. — С. 261—268.
  53. Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцев Т.А., Нетрусов А.И. Микроорганизмы — продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение // Там же. — № 2. — С. 133—143.
  54. Цавкелова Е.А., Чердынцев Т.А., Нетрусов А.И. Образование ауксинов бактериями, ассоциированными с корнями орхидей // Микробиология. — 2005. — **74**, № 1. — С. 55—62.
  55. Шерстобоева Е.В., Дудинова И.А., Крамаренко С.Н., Шерстобоев Н.К. Биопрепараты азотфиксирующих бактерий: проблемы и перспективы применения // Микробиол. журн. — 1997. — **59**, № 4. — С. 109—119.
  56. Шерстобоева О.В. Реакція мікробного угруповання кореневої зони озимої пшениці на інтродукцію діазотрофів // Агроекол. журн. — 2003. — № 3. — С. 42—46.
  57. Шерстобоева О.В., Шевченко О.І., Твердохліб О.І., Кузьменко Г.І. Ефективність застосування мікробіологічних препаратів для підвищення продуктивності ярої та озимої пшениці // Там само. — № 1. — С. 47—50.

58. Экологическая роль микробных метаболитов / Под ред. Д.Г. Звягинцева. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. — 240 с.
59. Akkoprii A., Deneir S. Biological control of fusarium wilt in tomato caused by *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* by AMF *Glomus intraradices* and some rhizobacteria // J. Phytopathol. — 2005. — **153**, N 9. — P. 544—550.
60. Bashan Y., Holguin G., de-Bashan L.E. *Azospirillum*-plant relationships: Physiological, molecular, agricultural and environmental advances (1997—2003) // Can. J. Microbiol. — 2004. — **50**, N 8. — P. 521—557.
61. Bolzan de Campos S., Wurdig R.L.F., Bodanze Z.M.H., Pereira P.L.M. Relationship between in vitro enhanced nitrogenase activity of an *Azospirillum brasilense* Sp7 mutant and its growth-promoting activities in situ // Curr. Microbiol. — 2006. — **53**, N 1. — P. 43—47.
62. Bruinsma M., Kowalchuk G.A., Van Veen J.A. Effects of genetically modified plants on microbial communities and processes in soil // Biol. and Fert. Soil. — 2003. — **37**, N 6. — P. 329—337.
63. Chebotar V.K., Asis C.A., Akao S. Production of growth-promoting substances and high colonization ability of rhizobacteria enhance the nitrogen fixation of soybean when coinoculated with *Bradyrhizobium japonicum* // Ibid. — 2001. — **34**, N 6. — P. 427—432.
64. Compant S., Duffy B., Nowak J. et al. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: Principles, mechanisms of action, and future prospects // Appl. and Environ. Microbiol. — 2005. — **71**, N 9. — P. 4951—4959.
65. Cozzolino L., Rufolo A., Zeina A. et al. Biocontrol activity of *Bacillus* spp. strains isolated from the rhizosphere of vegetable crops // J. Plant Pathol. — 2005. — **87**, N 4. Spec. Issue. — P. 292.
66. Curatti L., Brown C.S., Ludden P.W., Rubio L.M. Genes required for rapid expression of nitrogenase activity in *Azotobacter vinelandii* // Proc. Nat. Acad. Sci USA. — 2005. — **102**, N 18. — P. 6291—6296.
67. Gamalero E., Lingua G., Tombolini R. et al. Colonization of tomato root seedling by *Pseudomonas fluorescens* 92rkG5: Spatio-temporal dynamics, localization, organization, viability and culturability // Microbial. Ecol. — 2005. — **50**, N 2. — P. 289—297.
68. Jaya M.R., Rangaswamy V. Effect of selected insecticides on population and nitrogen fixing efficiency of *Azospirillum* sp. in groundnut soils // J. Exotoxical. and Environ. Monit. — 2006. — **16**, N 2. — P. 157—169.
69. Kalam A., Mukherejee A.K. Influence of hexaconazole, carbofuran and ethion in soil microflora and dehydrogenase activities in soil and intact cell // Indian J. Exp. Biol. — 2001. — **39**, N 1. — P. 90—94.
70. Kang S.H., Cho K.K., Bok J.D. et al. Cloning, sequencing and characterization of a novel phosphatase gene, *phoI*, from soil bacterium *Enterobacter* sp.4 // Curr. Microbiol. — 2006. — **52**, N 4. — P. 243—248.
71. Kao C.M., Li S.H., Chen Y.L., Chen S.S. Utilization of the metano-cyano complex tetracyanonickelate by *Azotobacter vinelandii* // Lett. Appl. Microbiol. — 2005. — **41**, N 2. — P. 216—220.
72. Katiyar V., Goel R. Siderophore mediated plant growth promotion at low temperature by mutant of fluorescent pseudomonad // Plant Grow. Regul. — 2004. — **42**, N 3. — P. 239—244.
73. Khalid A., Arshad M., Zarhir Z.A. Screening plant growth-promoting rhizobacteria for improving growth and yield of wheat // J. Appl. Microbiol. — 2004. — **96**, N 3. — P. 473—480.
74. King C.A., Purcel L.C. Herbicide resistant dinitrogen fixing bacteria and method of use: Pat. 6872562 USA, МПК7 c12 N1/21. The Bard of Trustees of the Univ. of Arkansas, N.A., King C.A., Purcel L.C. N10/050593; 29.05.2005 НПК 435/252.2.
75. Liu G-g., Yao K., Zheng L-q., Zhou Q-x., Zhang F. Влияние тиаметоксама и продуктов его фотодегградации на активность почвенных микроорганизмов // J. Agro-Environ. Sci. — 2005. — **24**, N 5. — P. 870—873.
76. Mhamdi R., Mrabet M., Laguerre G. et al. Colonization of *Phaseolus vulgaris* nodules of *Agrobacterium*-like strains // Can. J. Microbiol. — 2005. — **51**, N 2. — P. 105—111.
77. Mikhailouskaya N. The effect of flax seed inoculation by *Azospirillum brasilense* on flax yield and its quality // Plant Soil and Environ. — 2006. — **52**, N 9. — P. 402—406.
78. Pal S.S., Paul A.K. Induction of mutation in *Azotobacter chroococcum* MAL-201 for improvement of P(3HB) production // Rom. Arch. Microbiol. and Immunol. — 2003. — **62**, N 3—4. — P. 203—215.
79. Qiu S., He H., Ruan H. et al. Селекция эндофитных бактерий с антифитопатогенными и стимулирующими рост растений свойствами // Chin. J. Appl. and Environ. Biol. — 2004. — **10**, N 5. — P. 655—659.

80. *Romeiro R.S., Filho L., Junior J.R.V. et al.* Macromolecules released by a plant growth-promoting rhizobacterium as elicitors of systemic resistance in tomato to bacterial and fungal pathogens // *J. Phytopathol.* — 2005. — **153**, N 2. — P. 120–123.
81. *Rosch C., Bothe H.* Improved assessment of denitrifying, N<sub>2</sub>-fixing, and total-community bacteria by terminal restriction fragment length polymorphism analysis using multiple restriction enzymes // *Appl. and Environ. Microbiol.* — 2005. — **71**, N 4. — P. 2026–2035.
82. *Salantur A., Ozturk A., Akten S.* Growth and yield response of spring wheat to inoculation with rhizobacteria // *Plant Soil and Environ.* — 2006. — **52**, N 3. — P. 111–118.
83. *Salmeron V., Martinez-Toledo M.V., Gonsales-Lopes J.* Nitrogen fixation and production of auxins, gibberellins and cytokinins by an *Azotobacter chroococcum* strain isolated from root of *Zea mays* in the presence of insoluble phosphate // *Chemosphere.* — 1990. — **20**, N 3/4. — P. 417–422.
84. *Shan M., Fang H., Wang X. et al.* Effect of chlorpyrifos on soil microbial populations and enzyme activities // *J. Environ. Sci.* — 2006. — **18**, N 1. — P. 4–5.
85. *Sivakumar U., Kennady Z.J., Kumutha K.* Influence of *Azospirillum* and *Azotobacter* in leaf yield and leaf chlorophyll content of mulberry (*Morus alba*) // *J. Ecobiol.* — 2004. — **16**, N 6. — P. 471–474.
86. *Somers E., Ptacek D., Gysegom P. et al.* *Azospirillum brasilense* produces the auxin-like phenylacetic acid by using the key enzyme for indole-3-acetic acid biosynthesis // *Appl. and Environ. Microbiol.* — 2005. — **71**, N 4. — P. 1803–1810.
87. *Tan Z., Hurek T., Reinhold-Hurek B.* Effect of N-fertilization, plant genotype and environmental conditions of nifH gene pools in roots of rice // *Environ. Microbiol.* — 2003. — **5**, N 10. — P. 1009–1015.
88. *Trivedi P., Pandey A., Palni L.M.S.* Carrier-based preparations of plant growth-promoting bacterial inoculants suitable for use in cooler regions // *World J. Microbiol. and Biotechnol.* — 2005. — **21**, N 6–7. — P. 941–945.
89. *Varga Sz.S., Koranyi P., Preininger E. et al.* Artificial associations between *Daucus* and nitrogen-fixing *Azotobacter* cells in vitro // *Physiol. Plant.* — 1994. — **90**, N 4. — P. 786–790.
90. *Vargas-Garcia M.C., Lopez M.J., Elorrieta M.A. et al.* Properties of polysaccharide produced by *Azotobacter vinelandii* cultured on 4-hydroxybenzoic acid // *J. Appl. Microbiol.* — 2003. — **94**, N 3. — P. 388–395.
91. *Vassilev N., Vassileva M., Nikolaeva I.* Simultaneous P-solubilizing and biocontrol activity of microorganisms: Potentials and future trends // *Appl. Microbiol. and Biotechnol.* — 2006. — **71**, N 2. — P. 137–144.
92. *Wei D-Z., Ning S-J.* Влияние азотных удобрений на процессы физиологического старения корней и листьев пшеницы в фазу выхода в трубку // *J. Agr. Univ. Hebei.* — 2003. — **26**, N 2. — P. 15–19.
93. *Xie C.-H., Yokota A.* *Azospirillum oryzae* sp. nov., a nitrogen-fixing bacterium isolated from the roots of the rice plant *Oryza sativa* // *Int. J. Syst. and Evol. Microbiol.* — 2005. — **55**, N 4. — P. 1435–1438.
94. *Ye B., Saito A., Minamisawa K.* Effect of inoculation with anaerobic nitrogen-fixing consortium on salt tolerance of *Miscanthus sinensis* // *Soil Sci. and Plant Nutr.* — 2005. — **51**, N 2. — P. 243–249.

Получено 08.12.2008

## РІСТСТИМУЛЮВАЛЬНІ РИЗОБАКТЕРІЇ ТА ЇХ ПРАКТИЧНЕ ВИКОРИСТАННЯ

В.В. Моргун, С.Я. Коць, О.В. Кириченко

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

В огляді узагальнено дані літератури та результати власних досліджень авторів щодо агрономічно корисної групи ґрунтових мікроорганізмів, які стимулюють ріст рослин (plant growth-promoting rhizobacteria — PGPR-бактерій). Розглянуто низку позитивних ефектів дії PGPR-бактерій на рослини, серед яких визначальними є здатність до фіксації молекулярного азоту атмосфери, синтезу речовин гормональної та антибіотичної природи, мобілізації важкорозчинних фосфатів ґрунту й розкладання шкідливих хімічних сполук. Наведено дані, які засвідчують перспективність використання цих мікроорганізмів у розробці технологій екологічного землеробства з метою підвищення продуктивності рослин, біоконтролю над розвитком захворювань рослин, зниження хімічного навантаження на ґрунт, підвищення його родючості.

GROWTH PROMOTING RHIZOBACTERIA AND THEIR USE ON PRACTICE

*V.V. Morgun, S.Ya. Kots, O.V. Kyrychenko*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylkivska St., 03022, Kyiv, Ukraine

The review summarizes literature data and the results of authors' investigations on agricultural useful group of soil microorganisms stimulating plant growth (Plant Growth Promoting Rhizobacteria — PGPR). The paper reports on the number of positive effects of PGPR on plants, the most determinative among which are the ability to fix molecular nitrogen of atmosphere, synthesis of hormonal and antibacterial substances, mobilization of sparingly soluble soil phosphates and decomposition of hazardous chemical compounds. The data provided indicates perspectives of the PGPR's use in the technologies of ecological farming in order to increase plants productivity, biological control over plant diseases progress, lowering of chemical contamination of soils and enhancing soil fertility.

*Key words:* rhizobacteria, inoculation, phytohormones, growth-promoting activity, nitrogen fixation, agricultural crops, mineral nitrogen, productivity.