

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКОЇ МІКРОБІОЛОГІЇ
ТА АГРОПРОМИСЛОВОГО ВИРОБНИЦТВА

**ПРИЙОМИ ОПТИМІЗАЦІЇ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ
СОНЯШНИКУ ЗА РАХУНОК ІНТРОДУКЦІЇ
В АГРОЦЕНОЗИ АГРОНОМІЧНО КОРИСНИХ
МІКРООРГАНІЗМІВ ТА ОПТИМАЛЬНИХ НОРМ
МІНЕРАЛЬНИХ ДОБРІВ**

(науково-методичні рекомендації)

Чернігів
2025

УДК 631.847.21:579.262
П75

Прийоми оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів та оптимальних норм мінеральних добрив (науково-методичні рекомендації) / Л. М. Токмакова. Чернігів : видавець Агеев В. О., 2025. 52 с.

ISBN 978-617-95517-3-4

Науково-методичні рекомендації базуються на результатах досліджень щодо розробки прийомів оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів та оптимальних норм мінеральних добрив. Дослідження проведені за завданням 08.00.03.01.ф «Розробити мікробний препарат з функціями рідстимуляції та активізації процесу засвоєння рослинами поживних речовин з ґрунту та систему удобрення соняшнику» в межах виконання ПНД НААН 8 «Сільськогосподарська мікробіологія».

*Розроблено та впроваджено у виробництво прийоми оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 [мікробний препарат Біофосфорин — ТУ У 20.2-00497360-013:2024 (технічні умови)] та оптимальних норм мінеральних добрив ($N_{90}P_{90}K_{90}$), які сприяють збільшенню чисельності фосфатмобілізувальних бактерій, підвищенню фосфатазної активності й ступеня рухомості фосфатів у ризосферному ґрунті рослин, що впливає на підсилення засвоєння ними фосфору, і, як наслідок, підвищується винос його з урожаєм культури з 47,3 кг/га до 74,8 кг/га (63,2 %), а ефективність фосфорного живлення рослин складає 53,8 % (по фоні $N_{90}P_{90}K_{90}$). Це опосередковано свідчить, що інтродукція до корневих сфер активного штаму фосфатмобілізувальної бактерії *Bacillus pumilus* за досліджених агрофонів є успішною.*

Бактеризація насіння соняшнику Біофосфорином позитивно впливає на зростання площі асиміляційної поверхні листків, що дає змогу рослинам накопичити більше органічної речовини, необхідної для формування майбутнього урожаю. Вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах соняшнику збільшується, що свідчить про вплив фізіологічно активних речовин — продуктів метаболізму *Bacillus pumilus* на активування біосинтезу молекул пігментів.

Бактеризація суттєво впливає на процес продуктивності соняшнику по всіх досліджуваних агрофонах, у т. ч. й високому. Найбільшу врожайність насіння отримано від дії мікробного препарату Біофосфорину по агрофону $N_{90}P_{90}K_{90}$ — 2,9 т/га (+31,0 % у порівнянні з контролем (1,5 т/га)). Екологічно доцільними агрофонами для соняшнику можна вважати вирощування культури за внесення мінеральних добрив у дозах, що не перевищують $N_{90}P_{90}K_{90}$.

Використання нової технології вирощування соняшнику в землеробстві є дієвим засобом підвищення економічної ефективності виробництва: додатковий прибуток складає 9722 грн/га, окупність додаткових витрат, грн/грн — 35,76.

Перевага запропонованої розробки полягає в інтенсифікації фосфорного живлення рослин соняшнику за незначних фінансових вкладень, а також в екологічній доцільності запропонованого агроприйому.

Основними споживачами Біофосфорину є сільськогосподарські підприємства.

Розраховано на наукових працівників, викладачів, керівників і спеціалістів сільськогосподарських підприємств.

УДК 631.847.21:579.262

Рецензенти:

В. П. Патика — д. б. н., професор, академік НААН України

О. В. Надкернична — д. б. н., професор

Рекомендовано до друку вченою радою Інституту сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН (протокол № 13 від 17.11.2025 р.) і координаційно-методичною радою Інституту сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН — головної установи з виконання ПНД 8 «Сільськогосподарська мікробіологія» (протокол № 3 від 26.11.2025 р.).

© Національна академія аграрних наук України
© Інститут сільськогосподарської мікробіології
та агропромислового виробництва, 2025

ISBN 978-617-95517-3-4

ЗМІСТ

Вступ	5
РОЗДІЛ 1. Прийоми оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів <i>Bacillus pumilus</i> — ІМВ В-8058 та оптимальних норм мінеральних добрив	8
1.1. Характеристика нового експериментального мікробного препарату Біофосфорину та технологія його застосування	9
1.2. Механізм перетворення бактеріями <i>Bacillus pumilus</i> — ІМВ В-8058 недоступних рослинам фосфорних сполук ґрунту в доступні	10
1.3. Здатність бактерій <i>Bacillus pumilus</i> — ІМВ В-8058 синтезувати біологічно активні речовини	12
1.4. Характер життєдіяльності бактерій інокулюму <i>Bacillus pumilus</i> — ІМВ В-8058 на поверхні насіння та в зоні коріння соняшнику гібрида Кадет (в умовах мікроділянкового дослідю)	19
1.5. Біологічна трансформація фосфору в кореневій зоні рослин соняшнику за різного ступеня удобрення культури	23
1.6. Вплив біологічно активних речовин — продуктів метаболізму бактерій <i>Bacillus pumilus</i> — ІМВ В-8058 на фізіологічний стан рослин соняшнику	36
1.7. Ефективність мікробного препарату Біофосфорину за різних норм мінеральних добрив при вирощуванні соняшнику гібрида Кадет в умовах польового дослідю	39
Рекомендації виробництву	42
Перелік джерел посилання	43

ВСТУП

Світовий досвід інтенсифікації використання земельних ресурсів переконливо доводить, що 30–40 % приросту сільськогосподарської продукції в країнах Західної Європи та США одержують за рахунок використання мінеральних добрив. Відомо, що ступінь засвоєння сільськогосподарськими культурами діючої речовини з азотних добрив не перевищує 35–50 %, фосфорних — 20 %, калійних — 27–60 % залежно від виду сільськогосподарської культури та ґрунтово-кліматичних умов. Враховуючи низькі коефіцієнти засвоєння культурними рослинами діючої речовини з добрив, треба дійти висновку як про економічну, так і екологічну неприйнятність таких підходів до удобрення сільськогосподарських культур.

Безсистемне застосування агрохімікатів призвело до деградації ґрунтового покриву планети й змусило переглянути основні аспекти процесів кореневого живлення рослин. У зв'язку з цим нині в багатьох країнах ведуться дослідження можливості заміни хімічних добрив мікробіологічними. Сьогодні вже не викликає сумніву визначальна роль ризосферних мікроорганізмів у забезпеченні рослин елементами живлення й біологічно активними речовинами. Застосування мікробних препаратів є невід'ємною частиною більшості технологічних процесів сільського господарства [1]. Відомо, що застосування мікробних препаратів сприяє суттєвому зростанню коефіцієнтів засвоєння культурними рослинами діючої речовини з добрив і ґрунту [2; 3]. Є відомий спосіб поєданого застосування мінеральних добрив і бактеріальних препаратів [4]. Відповідно до корисної моделі в умовах польових дослідів на чорноземах типових Лівобережного Лісостепу України під передпосівну культивуацію внесення мінеральних добрив в нормі $N_{30}P_{30}K_{30}$ при бактеризації насіння кукурудзи Поліміксобактерином (д. ч. фосфатмобілізувальні бактерії *Paenibacillus polymyxa* KB) забезпечило підвищення врожаю зеленої маси

кукурудзи на 36,0 % до контролю, що за своєю ефективністю перевершує застосування мінеральних добрив в дозі $N_{60}P_{60}K_{60}$ на фоні без бактеризації насіння.

У зв'язку з цим надзвичайно актуальним питанням аграрної науки є дослідження умов ефективного поєднання бактеризації насіння соняшнику мікробним препаратом із мінеральними добривами. Головна ідея досліджень полягає у необхідності науково-теоретичного обґрунтування поєднання бактеризації насіння соняшнику експериментальним мікробним препаратом Біофосфорином на основі фосфатмобілізувальних бактерій — представників *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 з мінеральними добривами.

Соняшник (*Helianthus annuus* L.) — одна з найцінніших сільськогосподарських культур. Це основна олійна культура в нашій країні. Вирощування соняшнику та виробництво соняшникової олії — це одна з тих галузей, де Україна є одним зі світових лідерів. Використання високоолеїнової соняшникової олії у харчовій промисловості в усьому світі дуже зростає, що тримає попит на високому рівні і є ключовим фактором для збільшення ринку. Посівні площі соняшнику в Україні у 2025 році оцінюються приблизно в 5,16–5,5 млн га, найбільші посівні площі були на Дніпропетровщині, Кіровоградщині та Харківщині. Посівні площі високоолеїнового соняшнику у 2026 році збільшаться (+21 % до 2024/25 рр.).

Ефективність вирощування соняшнику суттєво залежить від мінерального живлення рослин. Лише повне та абсолютно збалансоване живлення рослин соняшнику забезпечить високі та якісні врожаї. Зокрема, для формування 1 т врожаю насіння рослинам необхідно засвоїти 20–30 кг фосфору. Соняшник основу й найнеобхіднішу частину фосфору засвоює протягом всієї вегетації, а посилено — у початкових фазах розвитку рослин. Рослини соняшнику засвоюють поживні речовини з ґрунту за допомогою своєї добре розвиненої кореневої системи, яка може

проникати на значну глибину. Засвоєння фосфору рослинами забезпечує інтенсивний розвиток кореневої системи, що підвищує стійкість рослин для подальшого їх розвитку.

У зв'язку з цим проведення досліджень щодо розроблення прийомів оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів та оптимальних норм мінеральних добрив, тобто розроблення системи удобрення соняшнику, яка охоплює використання розробленого мікробного препарату Біофосфорину та оптимальні норми мінеральних добрив, є актуальним питанням сучасного землеробства.

РОЗДІЛ 1. ПРИЙОМИ ОПТИМІЗАЦІЇ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ СОНЯШНИКУ ЗА РАХУНОК ІНТРОДУКЦІЇ В АГРОЦЕНОЗИ АГРОНОМІЧНО КОРИСНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 ТА ОПТИМАЛЬНИХ НОРМ МІНЕРАЛЬНИХ ДОБРІВ

Відомо, що поживний режим ґрунтів обмежується недостатньою кількістю фосфору, який може засвоюватись рослинами, оскільки його доступність знижується через швидке формування нерозчинних комплексів із катіонами Ca^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+} та ін. [5]. Проблема загострюється ще й безповоротністю втрат фосфору, зумовленою виносом цього елемента з ґрунту рослинами, оскільки накопичення його переважає в зерні та плодах, а не у вегетативній масі, яка після збирання врожаю в процесі мікробіологічного розкладу поповнює запаси недоступних для рослин елементів. Тому проблема фосфору постає як питання доступності його сполук для рослин, збільшення їхньої рухомості, тобто перетворення їх з нерозчинних у розчинні з наступним переходом у ґрунтовий розчин [6].

Провідну роль у трансформації фосфоровмісних сполук ґрунту відіграють мікроорганізми, які внаслідок своєї життєдіяльності здатні виділяти органічні кислоти й ферменти і, перебуваючи у тісній взаємодії з рослинами та іншими мікроорганізмами, можуть збільшувати вміст розчинних сполук фосфору в ризосферному ґрунті і тим самим покращувати фосфорне живлення рослин [7; 8].

Мобілізація важкорозчинних сполук фосфору ґрунтовими мікроорганізмами є однією з найважливіших ланок колообігу елементу й забезпечується представниками різних видів бактерій і мікроміцетів. За даними Vanerjee зі співавт. [9], активними фосфатмобілізаторами є представники родів *Bacillus* і *Pseudomonas*. Продукуючи органічні кислоти, ферменти й діоксид вуглецю (CO_2), вони активно трансформують фосфоровмісні сполуки [10; 11].

Окрім того, фосфатмобілізувальні мікроорганізми синтезують метаболіти, які беруть участь у стимулюванні ростових процесів рослин (фітогормони, вітаміни, амінокислоти тощо) та захисті від фітопатогенів (антибіотики, літичні ферменти, сидерофори тощо) [12].

Сучасне виробництво мікробних препаратів базується на використанні селекціонованих мікроорганізмів, які сприяють постачанню рослинам елементів мінерального живлення (азоту, фосфору, калію) з ґрунту внаслідок впливу фізіологічно активних речовин (фітогормонів, вітамінів та ін.) на процеси ризогенезу та формування абсорбційної поверхні коріння рослин [13–15].

1.1. Характеристика нового експериментального мікробного препарату Біофосфорину та технологія його застосування

В Інституті сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва (ІСМАВ НААН) на базі лабораторії екології ґрунтових мікроорганізмів створено новий експериментальний мікробний препарат Біофосфорин [Мікробний препарат Біофосфорин — ТУ У 20.2-00497360-013:2024 (технічні умови)], який містить живі клітини бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 і позаклітинні продукти метаболізму з фосфатмобілізувальною, рістстимулювальною та антифунгальною активністю.

Новий природний штам *Bacillus pumilus* ІМВ В 8058 був селекціонований Токмаковою Любов'ю Миколаївною в 1986 році (виділений із сірого підзолистого супіщаного ґрунту ризосфери кормового буряку з живильного середовища Муромцева (м. Луцьк, Волинська дослідна станція, Україна).

Бактерія *Bacillus pumilus* є грампозитивною, аеробною, спороутворюючою бацилою, зазвичай зустрічається в ґрунті. Спори *B. pumilus* демонструють високу стійкість до стресів навколишнього середовища, зокрема вплив ультрафіолету, висихання й присутність окислювачів, таких як перекис водню.

Бактерії *Bacillus pumilus* — IMB В-8058 — діючий чинник (д. ч.) нового мікробного препарату Біофосфोरину, який належить до класу токсичності — Класифікація ВООЗ: IV (препарат не має токсичної дії на організм людини, тварин, комах, рослин — біологічно безпечний). Мікроорганізми цього класу небезпеки дозволені МОЗ України до використання у виробництві.

Біофосфорин є екологічно чистим мікробним препаратом, рекомендується для застосування в сільському господарстві в технологіях вирощування сільськогосподарських культур, а саме соняшнику, шляхом бактеризації насіння, і призначений для посилення засвоєння рослинами сполук фосфору з ґрунту та добрив, покращення їх фосфатного живлення, стимулювання росту сільськогосподарських культур, підвищення їхньої продуктивності та поліпшення екологічного стану навколишнього природного середовища.

Основними споживачами Біофосфोरину є сільськогосподарські підприємства.

1.2. Механізм перетворення бактеріями *Bacillus pumilus* — IMB В-8058 недоступних рослинам фосфорних сполук ґрунту в доступні

У процесі життєдіяльності бактерії можуть використовувати декілька механізмів трансформації фосфору в ґрунті. Здатність бактерій трансформувати важкорозчинні сполуки фосфору в розчинний стан зумовлена складом і властивостями їхніх метаболітів, а також речовин, які утворюються при розкладанні їхньої біомаси [16]. Процеси деструкції мінеральних фосфатів пов'язують переважно з дією органічних кислот, які спроможні підкислювати природне середовище, що є чинником перетворення фосфатів у доступні для рослин форми [17; 18]. Різноманітні види бактерій продукують глюконову, оцтову, бурштинову, уронову, молочну та ін. кислоти [19]. Бактерія *Paenibacillus polymyxa* KB та *Achromobacter album* 1122. продукують молочну, оцтову, масляну та інші кислоти [20].

Визначено здатність бактерій *Bacillus pumilus* — IMB В-8058 до розчинення за складом мінеральних сполук фосфору із катіонами Ca^{2+} та органічного фосфату кальцій гліцерофосфат.

При кількісному визначенні здатності бактерій *B. pumilus* розчиняти фосфати в рідкому середовищі Муромцева за методом Ердеї встановлено, що при внесенні у середовище 5 г/л $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ (P_2O_5 229 мг/100 мл) бактерії переводять із мінерального фосфату у розчин 94,0 мг P_2O_5 /100 мл розчину та при внесенні 6,0 г/л $\text{C}_3\text{H}_5(\text{OH})_2\text{PO}_4\text{Ca}$ (P_2O_5 203 мг/100 мл) — 42,3 мг P_2O_5 /100 мл розчину.

Щоб перевірити здатність фосфатмобілізуювальних бактерій *B. pumilus* продукувати метаболіти кислого характеру, за методом Вігнера було визначено вміст органічних кислот у їх культуральній рідині (рН = 4,0). Виявлено, що механізм дії бактерій *B. pumilus* пов'язаний з їхньою властивістю підкислювати середовище, продукуючи органічні кислоти, зокрема оцтову, масляну та інші.

У літературних джерелах є дані щодо можливості розчинення ґрунтових фосфатів за участі бактеріальних екзополісахаридів [21]. Доведено здатність *B. pumilus* продукувати екзополісахариди. Ми дослідили два різні типи полісахаридів: один із них — амілопектин (рисунок 1), який утворюється шляхом синтезу його компонентів у клітині з подальшою секрецією назовні, другий — леван (рисунок 2), синтез якого здійснюється за межами клітини з дисахаридів середовища за допомогою позаклітинних ферментів.

Колонії бактерій, що синтезують леван, були більш опуклі, ослизнені і в'язкі, мали блискучу поверхню.

Тобто фосфатмобілізуювальні бактерії *Bacillus pumilus* — IMB В-8058 є активним продуцентом карбонових кислот, екзополісахаридів (амілопектину та левану), які здатні активізувати процеси мінералізації-імобілізації фосфатів ґрунту у ризосфері соняшнику.



Рисунок 1 — Здатність бактерій *Bacillus pumilus* — IMB B-8058 синтезувати амілопектин.

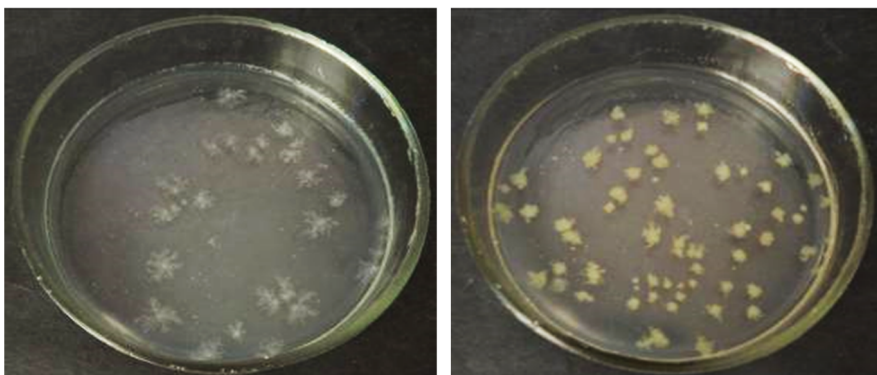


Рисунок 2 — Здатність фосфатмобілізувальних бактерій *Bacillus pumilus* продукувати леван за зовнішнім виглядом колоній на живильному середовищі без цукрів (ліворуч) та із сахарозою (праворуч).

1.3. Здатність бактерій *Bacillus pumilus* — IMB B-8058 синтезувати біологічно активні речовини

Однією з найбільш важливих властивостей симбіотичних, ризосферних та епіфітних бактерій, що стимулюють і покращують ріст і розвиток рослин, є продукування ними широкого спектру біологічно активних речовин, а саме: фітогормонів (ауксинів, гіберелінів, цитокінінів), вітамінів, аміно- та органічних кислот, екзополісахаридів (ЕПС), ферментів, антибіотичних та

антифунгальних сполук тощо [22–24]. Варто зазначити, що фізіологічно активні сполуки відіграють важливу роль у процесах обміну продуктами метаболізму між рослиною і бактеріями, що позитивно впливає на ростові й формотворні процеси у рослин [25]. Позитивні ефекти застосування інокулянтів можуть бути пов'язані зі здатністю мінералізувати органічні сполуки за рахунок продукування позаклітинних ферментів. До того ж метаболіти, що продукуються мікроорганізмами, можуть впливати на формування стійкості рослин до хвороб [26].

Відомо, що ріст і розвиток рослин упродовж онтогенезу, з моменту проростання і до повного відмирання, контролюється фітогормонами — сполуками, які синтезуються рослиною [27]. Однак за несприятливих умов навколишнього середовища та з інших причин рослини можуть синтезувати недостатню кількість фітогормонів для оптимального росту й розвитку. У цьому разі оптимізувати перебіг метаболічних процесів у рослині можуть екзогенні фітогормони. Вони здатні змінювати баланс ендогенних рівнів гормонів, що дозволяє модифікувати ріст і розвиток у бажаному напрямку [28]. Потенційним джерелом екзогенних фітогормонів є мікробіота ґрунту. Переважна більшість ґрунтових мікроорганізмів вивільняє ці сполуки як вторинні метаболіти [29]. Численні ризосферні бактерії, у тому числі фосфатмобілізувальні, здатні синтезувати фітогормони, які стимулюють ріст рослин на різних стадіях розвитку, беруть участь у поділі клітин і диференціюванні тканин [30; 31], розвитку кореневої системи та активному засвоєнню поживних речовин із ґрунту. [32–34].

Важливою особливістю бактерії може бути також продукування фітогормонів. Під час досліджень виявлено, що бактерія *B. pumilus* продукує біологічно активні речовини: вміст індол-3-оцтової кислоти сягав 54,0 мкг/г сухої біомаси, індол-3-оцтової кислоти гідрозид — 39,0 мкг/г сухої біомаси бактерій, індол-3-карбоксілової кислоти — 23,0 мкг/г сухої біомаси (неактивна форма ауксинів, що утворюється в процесі деградації ІОК), абсцизової кислоти (АБК) — 31,0 мкг/г сухої біомаси (табл. 1).

Таблиця 1 — Синтез позаклітинних фітогормонів
Bacillus pumilus

Фітогормони	Вміст, мкг/г сухої біомаси
Ауксини	
Індол-3-оцтова кислота (ІОК)	54,0
Індол-3-карбоксилова кислота (ІСА)	39,0
Індол-3-карбоксальдегід (ІСal) (неактивна форма ауксинів, що утворюється в процесі деградації ІОК)	23,0
Сумарний вміст	116,0
Абсцизова кислота	31,03
Гібереліни	
Гіберелові кислоти ГК ₃	3,17
Гіберелові кислоти ГК ₄	1,91
Цитокініни	
Зеатин	16,42
Зеатин-рибозид	не виявлено
Кінетин	6,78
Ізопентеніл-аденін	не виявлено
Ізопентеніл-аденозин	9,03

Здатність синтезувати АБК, особливо в стресових умовах, наприклад, при засоленні, і впливати на її рівень у рослинах, виявлена у бактерій родів *Azospirillum*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Brevibacterium*, *Lysinibacillus* [35; 36]. Авторами [37; 38] показано, що інокуляція рослин кукурудзи одним із таких штамів — *Azospirillum lipoferum* USA 59 b індукувала підвищення рівня АБК у рослинах і стимулювала їхній ріст в умовах посухи. Це дозволяє нам зробити припущення, що АБК, яку продукує *B. pumilus*, може мати потенційно важливе значення для сільськогосподарських культур, оскільки підвищує стійкість до біотичних та абіотичних стресів.

З літератури [39] відомо про здатність представників роду *Bacillus* до синтезу гіберелінів. Функціональна дія сполук цього класу фітогормонів пов'язана з видовженням стебла рослин за рахунок розтягнення клітин, а не їх поділу, збільшенням кількості міжвузлів, індукції цвітіння, стимулювання процесів проростання насіння.

У нашому дослідженні *B. pumilus* продукувала гіберелові кислоти: ГК₃ у кількості 3,17 мкг/г та ГК₄ — 1,91 мкг/г сухої біомаси бактерій (див. табл. 1), тож можна очікувати значний вплив на ріст і розвиток рослин за використання бактерій як інокулянта.

Основний вплив фітогормонів цитокінінової природи виявляється в регуляції поділу й диференціації клітин, а також вони беруть участь у процесі утворення й росту кореневих бульбочок [40]. Як зазначено в роботі Архипової зі співавт. [41], за інокуляції рослин бактеріями, які продукують цитокініни, відбувалося збільшення вмісту зеатинрибозиду і зеатинглюкозиду в коренях і зеатину й зеатинрибозиду в паростках пшениці, що супроводжувалося стимуляцією росту рослин. Інокуляція рослин салату цитокінінпродукуючою бактерією *Bacillus subtilis* підвищувала вміст цитокініну як у пагонах, так і в коренях, що вплинуло на загальне збільшення маси коренів і пагонів [42]. Відомо, що серед представників роду *Bacillus* здатні синтезувати цитокініни також і *Paenibacillus polymyxa* [43].

Серед цитокінінів у КР *B. pumilus* виявлено зеатин у кількості 16,42 мкг/г, кінетин — 6,78 мкг/г, ізопентеніл-аденін — 9,03 мкг/г біомаси мікроорганізмів (див. табл. 1).

Отже, досліджуваний штам *B. pumilus* продукує фітогормони, і практична цінність бактерії як інокулянта може полягати не лише у трансформації важкорозчинних ґрунтових сполук фосфору, але й у забезпеченні рослин речовинами фітогормональної природи. На нашу думку, інтродукція *B. pumilus* у кореневу зону культурних рослин може забезпечувати пролонговане надходження фізіологічно активних речовин для рослин у міру роз-

витку бактерії в корневих сферах, що ефективніше, ніж одно-разове застосування фітогормональних сполук.

В органогенезі рослин важливу роль можуть відігравати вітаміни групи В [44; 45]. Визначено, що в КР *B. pumilus* концентрація вітамінів сягала позначки: тіаміну (вітамін В₁) — 1,13 мг/дм³, рибофламіну (вітамін В₂) — 0,68 мг/дм³, піридоксину (вітамін В₆) — 0,46 мг/дм³, масова частка вітаміну В₉ (фолієва кислота) — 0,37 мг/дм³ (табл. 2).

Таблиця 2 — Вміст вітамінів групи В у культуральній рідині *B. pumilus*

Вітаміни	Вміст вітамінів, мг/дм ³
Тіамін (вітамін В ₁)	1,13
Рибофламін (вітамін В ₂)	0,68
Піридоксин (вітамін В ₆)	0,46
Фолієва кислота (вітамін В ₉)	0,37

Як відомо, мікроорганізми синтезують значну кількість ендогенних ферментів, основна функція яких полягає у прискоренні й регулюванні хімічних реакцій, необхідних для життєдіяльності. Крім того, більшість мікроорганізмів мають здатність продукувати позаклітинні ферменти, активність яких у багато разів перевищує активність внутрішньоклітинних [46].

За даними Авдєєвої зі співавт. [47], бактеріям роду *Bacillus* властива висока ферментна гідролітична активність, зокрема целюлозолітична, ксиланазна, пектолітична й ліполітична.

Найбільш розповсюдженими серед гідролітичних ферментів є позаклітинні протеази, які синтезуються різними мікроорганізмами [48; 49]. Протеолітичні ферменти каталізують розщеплення білків на фрагменти: полі- і олігопептиди. Повідомляється, що протеази виділяються різними видами бацил, актиноміцетів, мікроміцетів [50]. Білки як джерело азоту доступні лише тим мікроорганізмам, які утворюють протеолітичні ферменти, виділя-

ючи їх у середовище (тобто в екзоформі). За дії цих ферментів білки розщеплюються до низькомолекулярних речовин — пептонів і амінокислот [51].

Ферментативну активність — протеолітичну, амілолітичну, пектолітичну, фосфатазну — визначали у культуральній рідині (КР) бактерій *B. pumilus*, які входять до складу експериментального мікробного препарату.

При культивуванні *B. pumilus* на живильному середовищі з желатином за характером і швидкістю його розчинення встановлено, що бактерія проявляє протеолітичну активність (рис. 3 а).

Амілолітична активність характерна для мікроорганізмів, здатних використовувати продукти гідролізу крохмалю як джерело вуглецю і енергії. Відомо, що активними продуцентами амілаз є різні види бацил, псевдомонад, стрептоміцетів і міцеліальних грибів [52]. Здатність *Bacillus* гідролізувати крохмаль спостерігали в чашках Петрі після обробки агарової поверхні розчином Люголя. Виявлено, що навколо штрихів (рис. 3 б) з'являлися чіткі знебарвлені зони з умістом продуктів гідролізу. Зона росту бактерій, де гідроліз крохмалю відсутній, зафарбовувалась у темно-синій колір. Здатність *Bacillus* гідролізувати крохмаль спостерігали в чашках Петрі після обробки агарової поверхні розчином Люголя. Виявлено, що навколо штрихів (рис. 3 б) з'являлися чіткі знебарвлені зони з умістом продуктів гідролізу. Зона росту бактерій, де гідроліз крохмалю відсутній, зафарбовувалась у темно-синій колір.

У дефосфорилуванні органофосфатів у ґрунті мікроорганізм належить первинна роль. Розчинення органічних сполук фосфору досягається за їх гідролізу позаклітинними ферментами мікроорганізмів — вузькоспеціалізованими до субстрату фосфатазами — нуклеазами, нуклеопротеазами, фітазами, фосфоліпазами тощо [53; 54]. При вирощуванні досліджуваних бактерій на живильному середовищі МПА з фенолфталеїнфосфатом натрію спостерігали позитивну реакцію *B. pumilus* на утво-

рення фосфатази — колонії набували рожевого забарвлення (рис. 3 в).

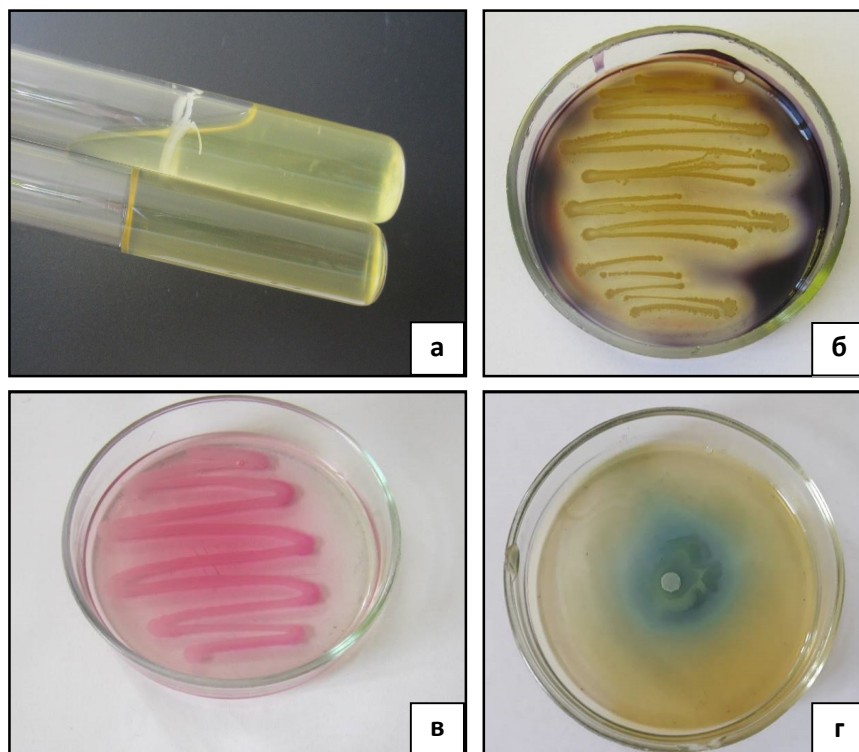


Рисунок 3 — Ферментативна активність *Bacillus pumilus* — IMB B-8058: а — протеолітична; б — амілазна; в — фосфатазна; г — пектиназна.

Отже, інтродукція до агроценозів активного штаму бактерії *Bacillus pumilus*, який характеризується фосфатазною активністю ґрунту може забезпечити підвищення і пришвидшення мінералізації органічних фосфатів при вирощуванні сільськогосподарських культур, що активізує процес засвоєння фосфору рослинами, внаслідок чого покращує фосфорне живлення рослин.

Пектинази — гетерогенна група споріднених ферментів, які гідролізують пектинові речовини, що є основним компонентом клітинної стінки всіх наземних рослин і охоплює ряд полісахаридів, багатих галактурановою кислотою. Мікробні пектинази можуть синтезуватися багатьма мікроорганізмами [47; 55].

Утворення пектинолітичних ферментів *B. pumilus* оцінювали за їхньою дією на пектин — за появою чітких зон диетерифікованого пектинового субстрату. За дії бромтимолового синього спостерігали прозорі сині зони (рис. 3 г).

Отже, здатність *B. pumilus* використовувати як поживні субстрати різні високомолекулярні сполуки: полісахариди, білки і ін., можлива завдяки гідролізу, який здійснюється за дії екзоферментів класу гідролаз. Поряд із здатністю продукувати фітогормони та інші фізіологічно активні речовини, синтез ферментів є одним із важливих механізмів, за допомогою яких ризобактерії сприяють росту рослин сільськогосподарських культур [56; 57].

1.4. Характер життєдіяльності бактерій інокулюму *Bacillus pumilus* — IMB B-8058 на поверхні насіння та в зоні коріння соняшнику гібрида Кадет (в умовах мікроділянкового дослідю)

Ю. Возняковська [58] в результаті проведення багаторічних досліджень констатує, що використання мікробних препаратів у землеробстві може бути ефективним тоді, коли мікроорганізми — біоагенти препаратів проявляють життєздатність на поверхні насіння сільськогосподарських культур та в зоні коріння рослин. Здебільшого виживання бактерій у кореневій зоні рослин залежить від їхньої здатності займати окрему зону кореня і успішно конкурувати за неї з іншими мікроорганізмами [59]. Тому впливати на активність і спрямованість рослинно-мікробних взаємодій можливо лише за умови вивчення конкурентоспроможності бактерій при інтродукції у кореневу зону рослин, їхнього

впливу на функціонування наявного мікробного угруповання, а також впливу умов середовища на його активність [60; 61].

Досліджено, що клітини бактерій *Bacillus pumilus* здатні доволі довго (до трьох місяців) зберігатися на насінні соняшнику (рис. 4). Це можна пояснити споровою природою зазначених бактерій, які легко можуть переносити несприятливі умови у стані спокою, а також здатністю продукувати екзополісахаридний слиз, який виконує захисну функцію.

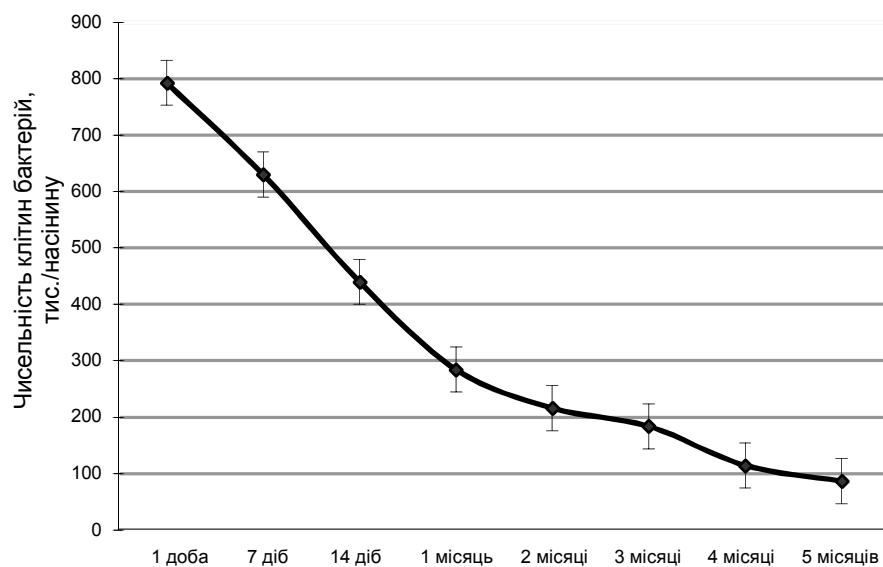


Рисунок 4 — Динаміка збереження клітин бактерій *Bacillus pumilus* на насінні соняшнику гібрида Кадет.

Як відомо, позитивний вплив на рослини внаслідок інокуляції може бути пов'язаний не лише з інтенсивним розвитком клітин інтродукованої бактерії у корневих сферах рослин, а й із первинною дією бактеріальних речовин фітогормональної природи, здатних стимулювати розвиток кореневої системи рослин, підвищувати інтенсивність фотосинтезу й перебіг окремих метаболічних процесів, що дає можливість додаткового розвитку

аборигенної мікробіоти [62]. Лише за умови приживання й розвитку інокулянта в кореневій зоні рослин можна говорити про пряму чи опосередковану позитивну дію на рослини саме інтродукованих бактерій. Приживлюваність бактерій *Bacillus pumilus* у кореневій зоні інокульованих рослин соняшнику вивчали на чорноземі вилуженому в умовах мікропольового дослідження на базі дослідного поля Інституту сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН України. Бактеризацію насіння соняшнику проводили суспензією досліджуваних штамів фосфатмобілізуючих бактерій *Bacillus pumilus* з розрахунку 0,5 млн клітин на насінину. При цьому використовували марковані штами бактерій, адаптовані до стрептоміцину.

Як видно з рисунку 5, у ризосфері бактеризованих рослин соняшнику у фазу 4 листків виявлено значну Str^R бактерій *Bacillus pumilus* — IMB B-8058, їх чисельність складала 884,2 тис./г ґрунту. Чисельність клітин інокулянта зменшувалася в наступні етапи органогенезу — у фазу 7 листків (540,0 тис./г ґрунту), у фазу бутонізації (358,3 тис./г ґрунту) та у фазу цвітіння — (225,7 тис./г ґрунту). Таку особливість приживання *Bacillus pumilus* можна пояснити тим, що в процесі розвитку рослин збільшується об'єм ризосфери, внаслідок чого зростає загальна чисельність ризосферних мікроорганізмів і це призводить до зменшення чисельності інокулянта відносно загальної чисельності ризосферної мікробіоти.

Незважаючи на відносне зменшення чисельності інтродукованих мікроорганізмів, за час існування їхнього підвищеного пулу вони поліпшують стартові умови розвитку рослини за рахунок продукування фітогормонів і розчинення важкодоступних фосфатів ґрунту. Відомо, що в початкові періоди вегетації рослин потреба у фосфорі особливо висока й швидкість його поглинання на одиницю ваги сухої маси вища, ніж на наступних етапах розвитку [63]. Отже, період активного поглинання фосфору рослинами цілком співпадає з активним розвитком фосфатмобілізуючих бактерій, інтродукованих в зону коріння соняшнику,

що свідчить про високу агрономічну цінність такого заходу, як бактеризація насіння бактеріями *Bacillus pumilus*.

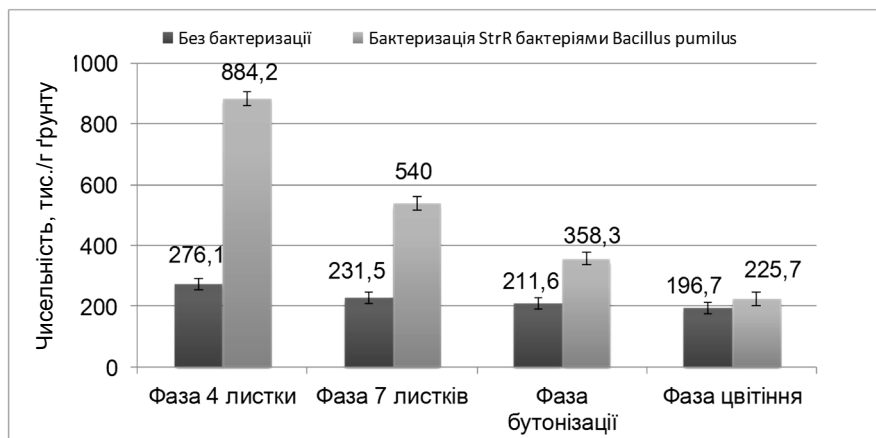


Рисунок 5 — Динаміка чисельності стрептоміцинстійких бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 у кореневій зоні рослин соняшнику гібрида Кадет.

Одержані результати досліджень свідчать про високий ступінь приживання бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 у зоні коренів рослин соняшнику. За свідченнями літературних джерел, незважаючи на відсутність патогенних чи симбіотичних властивостей, бактерії володіють здатністю прикріплюватися до поверхні кореня рослин за допомогою полісахаридів і поверхневих білків клітин та навіть активно колонізувати внутрішні тканини кореня [64]. При інтродукції у кореневу зону рослин ця здатність може надавати перевагу досліджуваним бактеріям у конкуренції з аборигенною мікрофлорою за ареал існування та поживні речовини, тобто сприяти кращому їх приживанню.

1.5. Біологічна трансформація фосфору в кореневій зоні рослин соняшнику за різного ступеня удобрення культури

Активна мобілізація фосфору з нерозчинних його сполук відбувається у ризосфері рослин, де велика кількість гетеротрофних бактерій, які функціонують за рахунок корневих виділень, утворює в процесі дихання CO_2 (як і самі корені) і продукує органічні кислоти та ферменти, що сприяє розчиненню фосфатів. Стійкість фосфорних сполук до мікробного розкладання залежить від природи катіонів, з якими зв'язаний фосфат-іон. Найлегше мобілізується фосфат марганцю; фосфати кальцію та алюмінію менше піддаються розчиненню, а фосфат заліза надзвичайно стійкий до дії бактеріальних метаболітів [65].

Реалізація потенціалу урожайності сільськогосподарських культур можлива лише за умови оптимального живлення рослин, у т. ч. й фосфорного, що залежить від наявності поживних речовин у ґрунті та ступеня їхньої доступності. Важливим при цьому є формування специфічних мікробних угруповань у кореневій зоні рослин. Для корекції їхнього складу й функцій застосовують мікробні препарати шляхом бактеризації насіння сільськогосподарських культур [66]. Суттєвою особливістю фосфорного живлення інокерованих рослин є можливість залучення елемента з нижніх горизонтів ґрунтового профілю, куди поступово з роками переміщуються сполуки фосфору. Розвинена коренева система ініційованих бактеризацією рослин здатна проникати на значні глибини, залучаючи до рослинного метаболізму фосфати, які не можуть бути використані рослинами за інших умов. По суті, інокеровані рослини є своєюрідною біологічною помпою, за допомогою якої відбувається повернення фосфатів у верхні горизонти ґрунтового профілю. Крім того, фосфатмобілізувальні бактерії часто проявляють фітостимульовальні властивості й антагонізм до фітопатогенів [67].

Визначення ролі фосфатмобілізувальної бактерії *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 у процесах трансформації фосфору ґрунту й добрив у кореневій зоні рослин сояшнику та дослідження умов ефективного поєднання бактеризації з мінеральними добривами проводили в 2021–2025 рр. на базі дослідного поля Інституту сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН відповідно до загальноприйнятих методик. Ґрунт — чорнозем вилужений, який містить 2,12 % гумусу, 95,2 мг/кг азоту легкогідролізованого, 226 мг/кг фосфору, 108 мг/кг обмінного калію, рН_{сол.} — 5,30.

Схема досліду із сояшником гібрида Кадет передбачала такі варіанти:

Без бактеризації:

1. Контроль — без добрив.

2. N₃₀P₃₀K₃₀.

3. N₆₀P₆₀K₆₀.

4. N₉₀P₉₀K₉₀.

5. N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀.

Бактеризація насіння *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058:

6–10 — аналогічні до 1–5 варіанти удобрення.

Площа дослідної ділянки становила 50,4 м², повторність досліду — трьохразова. Бактеризацію насіння сояшнику здійснювали культуральною рідиною мікробного препарату Біофосфорину, яка містить живі клітини бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058, їхні спори й позаклітинні метаболіти з фосфатмобілізувальною та рістстимувальною активністю у розрахунку 0,5 млн клітин на насінину.

Мінеральні добрива (нітроамофоску) вносили під передпосівну культивування згідно зі схемою досліду.

Сояшник гібрида Кадет (ранньостиглий, тривалість вегетаційного періоду 101–105 днів), створений в Інституті рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН та Селекційно-генетичному інституті — Національному центрі насіннезнавства та сортовивчення

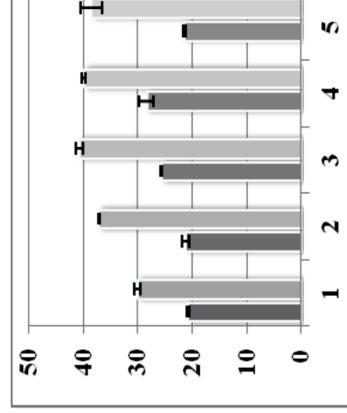
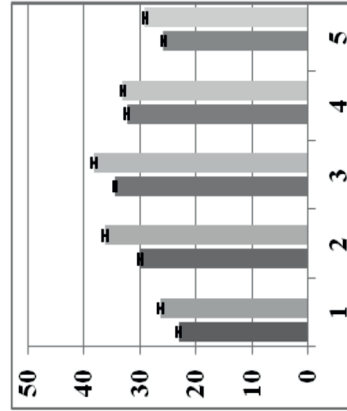
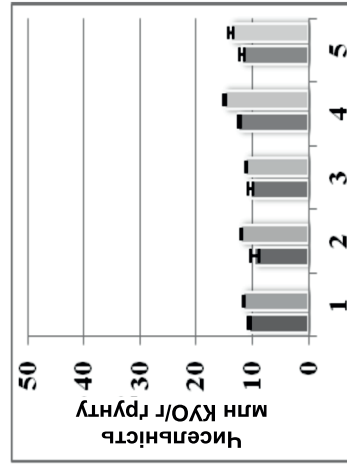
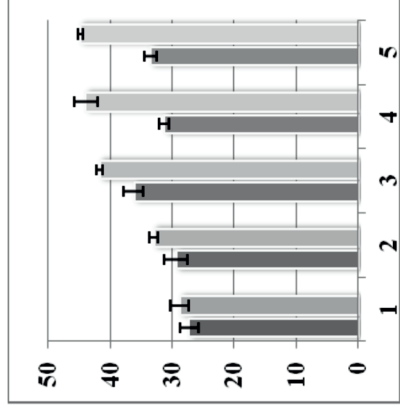
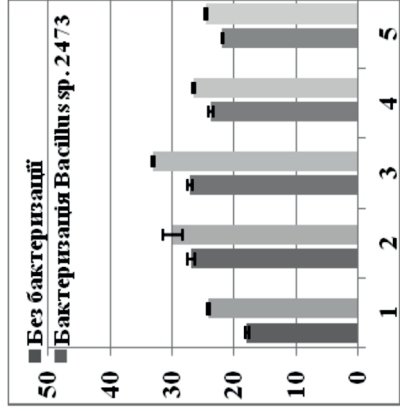
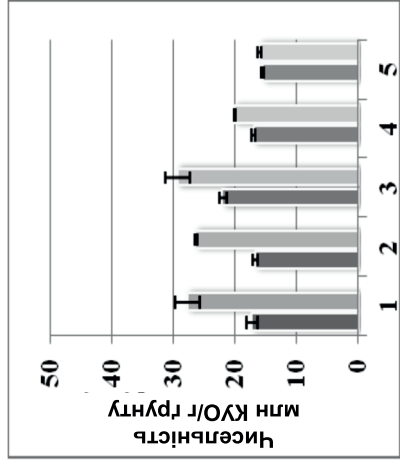
(Одеса), внесений до Реєстру сортів України з 2011 р., рекомендований до вирощування у Лісостепу України.

Висота рослини — 160–175 см; кошик сильно опуклої форми діаметром 19–20 см. Має високу стійкість до вилягання, обсіпання. Витривалий до посухи. Толерантний до гнилі кошика.

Лужність — до 22,5 %; маса 1000 насінин — 65,5–69,0 г; вміст олії в насінні — 48,8 %, олеїнової кислоти в олії — 87,1 %. Потенціал урожайності гібрида — 4,2 т/га, урожайність на демонстраційному полігоні Інституту рослинництва імені В. Я. Юр'єва — 3,88 т/га. Рекомендована густина посіву до збирання — 50 тис. рослин/1 га.

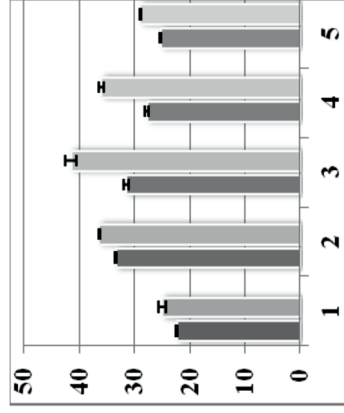
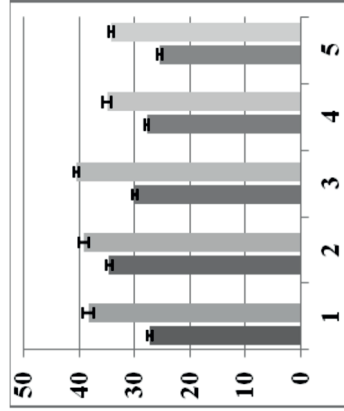
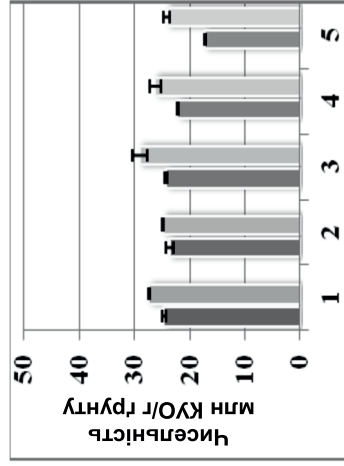
Особливості насінництва. Батьківські компоненти на ділянках гібридизації висівають одночасно. Співвідношення материнських та батьківських рядків на ділянках гібридизації може бути 6:2; 8:4; 10:2; 12:4.

Чисельність фосфатмобілізувальних бактерій у кореневій зоні рослин сояшнику під впливом бактеризації та різних норм мінеральних добрив. У кореневій зоні рослин сояшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 й оптимальних норм мінеральних добрив в умовах польового досліду на чорноземі вилуженому досліджено, що бактеризація сприяє активному розвитку мікроорганізмів, які гідролізують мінеральні сполуки фосфору й органічні фосфати ґрунту. Щодо бактерій, які мінералізують фосфати Кальцію, їх чисельність зростає за внесення добрив у невеликих кількостях (рисунок 6 а). Високі норми добрив — N₉₀P₉₀K₉₀ і вище не забезпечують позитивного ефекту, тому їх застосування з цієї позиції недоцільне. На фоні бактеризації чисельність цієї групи бактерій суттєво вища за відповідні контролю по всіх варіантах досліду і, наприклад, у фазу 7–8 листків становить від 17,3 (контроль без добрив) до 27,7 млн КУО/г ґрунту.

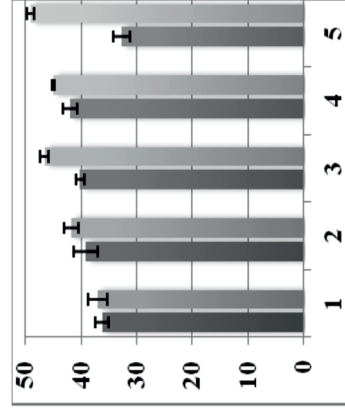
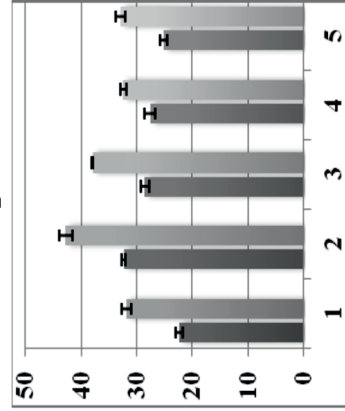
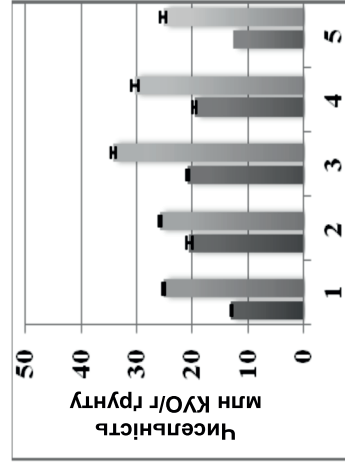


а

б



в



фаза 7–8 листків

фаза цвітіння

фаза досягання насіння

Рисунок 6 — Чисельність фосфатмобілізувальних бактерій, які розчиняють фосфати Ca (а), Al (б), Fe (в), органічних фосфатів (г) у ризосферному ґрунті рослин соняшнику.

Без бактеризації: 1. Контроль — без добрив. 2. N₃₀P₃₀K₃₀. 3. N₆₀P₆₀K₆₀. 4. N₉₀P₉₀K₉₀. 5. N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀.
6–10 — аналогічні варіанти, але з бактеризацією насіння *Bacillus pumilus*.

Чисельність бактерій, які розчиняють фосфати Al, у кореневій зоні рослин соняшнику починає зростати лише у фазу цвітіння (див. рис. 6 б). Імовірно, на початкових етапах розвитку рослин ґрунт насичений більш доступним для засвоєння фосфатом Ca з добрив, а в ризосферній зоні домінують бактерії, що його розчиняють, тому у додатковому розчиненні фосфату алюмінію немає необхідності. В подальшому як внесення добрив, так і бактеризація сприяють підвищенню кількості бактерій цієї групи. Причиною може бути кращий ріст і розвиток рослин, що сприяє збільшенню об'єму кореневої системи й кількості корневих виділень, якими живляться ґрунтові бактерії.

Подібна ситуація спостерігалася при визначенні чисельності бактерій, які розчиняють фосфати Fe, у ризосферному ґрунті рослин соняшнику (див. рис. 6 в).

Значну частину мікробоценозу кореневої зони рослин соняшнику становлять бактерії, які мобілізують орґанофосфати. Оскільки *Bacillus pumilus* — IMB B-8058 (за попередніми дослідженнями) активно розчиняє гліцерофосфат кальцію та продукує фосфатазу, логічним є збільшення у кореневій зоні інокульованих рослин соняшнику чисельності бактерій, що мобілізують фосфор з орґанічних фосфатів (див. рис. 6 г). Зокрема у фазу цвітіння їх кількість сягала 38,3 млн КУО/г ґрунту за контрольного показника на рівні 27,2 млн КУО/г ґрунту.

Оцінюючи вплив варіантів удобрення на формування угруповання фосфатмобілізувальних бактерій, треба відзначити зростання їх чисельності у порівнянні з показниками контрольного варіанту. Загалом оптимальним із позицій компромісу між впливом добрив на розвиток фосфатмобілізувальних мікроорґанізмів є застосування мінеральних добрив у нормі, що не перевищує N₉₀P₉₀K₉₀. Підвищення норми мінеральних добрив вище зазначеної демонструє тенденцію до негативної дії на розвиток цих мікроорґанізмів.

Активність фосфатази в кореневій зоні рослин соняшнику. Фосфор орґанічних сполук не може безпосередньо використовуватися живими орґанізмами, оскільки в такій формі не може проникнути в клітину рослин. Для цього його треба мінералізувати, що досягається шляхом гідролітичного розщеплення, яке каталізується ферментами фосфатазами. У ґрунті в цьому процесі можуть брати участь до 70–80 % мікроорґанізмів. Ця мікробіота секретує, або вивільняє після відмирання фосфатази з більшою або меншою субстратною специфічністю [68; 69]. Рівень фосфатазної активності відображає потенційну інтенсивність і спрямованість процесів біохімічної мобілізації фосфору в ґрунті та є важливою характеристикою його родючості, оскільки дослідники відзначають існування кореляційних зв'язків між активністю фосфатази й родючістю ґрунту [70], а також вважається чутливим індикатором для оцінки рівня деградації ґрунту в природних екосистемах [71]. При вивченні активності фосфатази в ризосферному ґрунті рослин соняшнику за дії фосфатмобілізувальної бактерії *Bacillus pumilus* на фоні різних норм мінеральних добрив виявлено, що фосфатазна активність динамічна протягом вегетаційного періоду та сягає найвищих значень у фазу досягання насіння (рис. 7).

Вірогідним поясненням є збіднення на рухомі фосфати ґрунту кореневої зони, оскільки до цього періоду рослини соняшнику поглинають основну кількість необхідного фосфору. Це може слугувати пусковим механізмом для активізації процесів мікробного розчинення менш доступних ґрунтових фосфатів, зокрема й орґанічних форм, що відбувається за участі фосфатаз.

Ступінь рухомості фосфатів у кореневій зоні рослин соняшнику за впливу Біофосфорину. Забезпеченість рослин достатньою кількістю фосфатів залежить від їх запасів у ґрунті, ступеня рухомості та низки умов, що впливають на споживання фосфатів із ґрунтів і добрив. Більшість ґрунтового фосфору, який використовує рослина, перебуває у формі іонів ортофос-

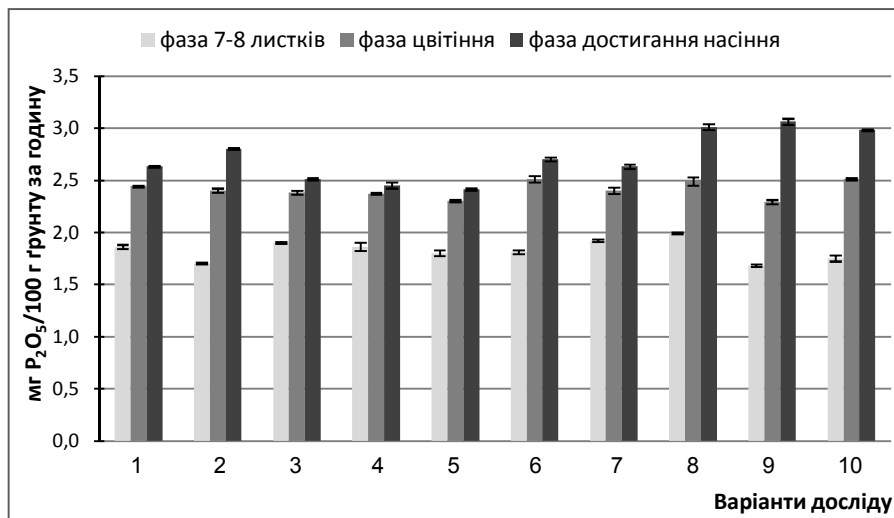


Рисунок 7 — Загальна фосфатазна активність у ризосферному ґрунті рослин соняшнику гібрида Кадет за впливу *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 та добрив.

Примітка: без бактеризації: 1. Контроль — без добрив. 2. N₃₀P₃₀K₃₀. 3. N₆₀P₆₀K₆₀. 4. N₉₀P₉₀K₉₀. 5. N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀. 6–10 — аналогічні варіанти, але з бактеризацією насіння *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058.

фату в ґрунтовому розчині. Оскільки за однакового запасу рухомого фосфору в ґрунті ступінь його доступності для рослин може бути різною, для оцінки фосфатного стану ґрунту використовують фактор «інтенсивності» — ступінь рухомості розчинних фосфатів. За свідченням дослідників, ступінь рухомості фосфатів в ґрунті прямо залежить від вмісту загального фосфору і його рухомих форм [72]. Підвищення ступеня рухомості фосфатів у кореневій зоні рослин соняшнику виражається у зниженні вмісту рухомих форм фосфатів у ризосферному ґрунті внаслідок посиленого поглинання їх рослинами. Найнижчі показники вмісту P₂O₅ у ґрунті відзначали за дії фосфатомобілізувальних бактерій *Bacillus pumilus* (рис. 8). Так, уміст фосфору у ризосферному ґрунті рослин соняшнику знижувався у фазу

7–8 листків від 0,25 мг P₂O₅/дм³ до 0,21 мг P₂O₅/дм³ ґрунтового розчину, у фазу цвітіння — від 0,42 мг P₂O₅/дм³ до 0,31 мг P₂O₅/дм³, фазу досягання насіння — від 0,24 мг P₂O₅/дм³ до 0,21 мг P₂O₅/дм³.

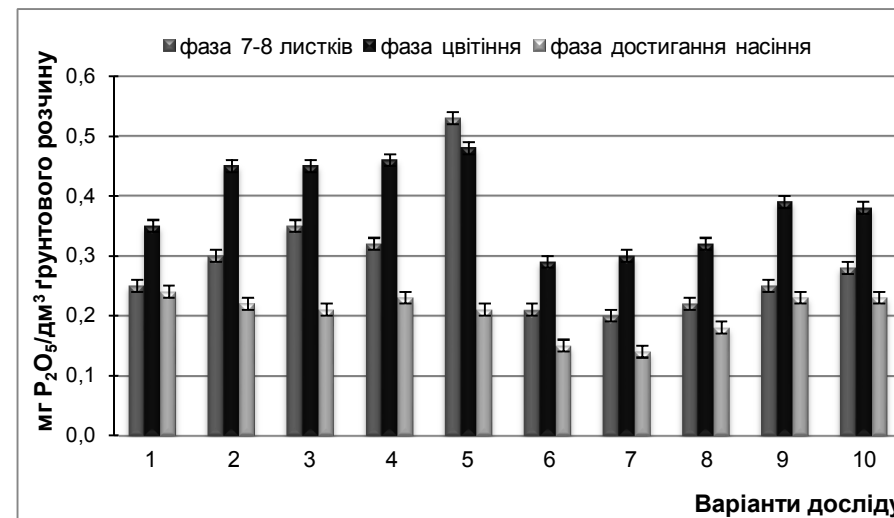


Рисунок 8 — Ступінь рухомості фосфатів у ризосферному ґрунті рослин соняшнику гібрида Кадет.

Бактеризація насіння соняшнику позитивно позначилася на ступені рухомості фосфатів за внесення добрив, що свідчить про підвищення доступності фосфатів добрив для рослин та поліпшення його фосфорного живлення. Отримані результати демонструють, що з кожною додатковою дозою добрив відсоток фосфору в насінні соняшнику зростає і становить від 1,36 % (контроль) до 1,68 % за внесення N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀ (табл. 3). Бактеризація Біофосфорином підвищує ці показники по кожному з варіантів, причому ефективність використання добрив зростає, наприклад, фосфору в насінні за внесення N₆₀P₆₀K₆₀ сумісно з бактеризацією накопичується стільки ж, як і за дії N₉₀P₉₀K₉₀ без інокулянта.

Таблиця 3 — Вміст фосфору, азоту та сирого протеїну в насінні соняшнику за впливу Біофосфорину й мінеральних добрив

Варіанти дослідів	Вміст фосфору, %	Вміст азоту, %	Вміст сирого протеїну, %
Без бактеризації			
Контроль — без добрив	1,36 ± 0,03	3,17 ± 0,03	17,4 ± 0,02
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀	1,37 ± 0,02	3,36 ± 0,02	18,5 ± 0,01
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	1,43 ± 0,02	3,43 ± 0,05	18,9 ± 0,03
N ₉₀ P ₉₀ K ₉₀	1,57 ± 0,01	3,68 ± 0,01	20,2 ± 0,01
N ₁₂₀ P ₁₂₀ K ₁₂₀	1,68 ± 0,03	3,54 ± 0,06	19,5 ± 0,03
Бактеризація Біофосфорином			
Контроль — без добрив	1,47 ± 0,01	3,68 ± 0,03	20,2 ± 0,02
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀	1,50 ± 0,01	4,12 ± 0,03	22,7 ± 0,02
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	1,61 ± 0,03	4,02 ± 0,01	22,1 ± 0,01
N ₉₀ P ₉₀ K ₉₀	1,78 ± 0,01	3,95 ± 0,01	21,7 ± 0,01
N ₁₂₀ P ₁₂₀ K ₁₂₀	1,81 ± 0,03	4,16 ± 0,03	22,9 ± 0,01

Вміст макроелементів (фосфору й азоту) у зерні соняшнику за дії *B. pumilus* характеризує вплив досліджуваних факторів — бактеризації та удобрення — на мінеральне живлення рослин. Зокрема, ці дані є показником засвоєння поживних елементів з добрив, що особливо важливо, оскільки зазвичай рослини здатні засвоїти з них лише невелику частку, решта переходить у недоступну форму. Роль фосфору в процесах метаболізму азоту в рослині відома, зокрема за участі цього елемента відбуваються відновлення нітратів до аміаку, утворення амінокислот, їх дезамінування і переамінування. Нестача фосфору негативно позначається на синтезі органічних кислот у рослині, що призводить до погіршення засвоєння азоту, порушується синтез білка та зменшується його вміст у рослинах, уповільнюється ріст і затримується дозрівання рослин, знижується урожай і погіршується його якість [73].

Бактеризація Біофосфорином позитивно вплинула на вміст азоту в продукції та зумовила його підвищення на 0,51 % до контролю. Аналогічний показник отримано від застосування мінеральних добрив у нормі N₉₀P₉₀K₉₀. Бактеризація по фоні удобрення сприяла накопиченню азоту в насінні соняшнику на 0,99 % більше, ніж у контролі (N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀).

Подібну ситуацію спостерігали щодо вмісту сирого протеїну в насінні досліджуваної культури. Накопичення білка в інокуюваних рослинах на 2,80 % перевищувало контрольний показник, а на фоні добрив зростало на 5,5 %, сягаючи рівня 22,9 % (по фоні N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀).

Тобто застосування бактеризації насіння соняшнику гібрида Кадет *Bacillus pumilus* при вирощуванні культури за мінерального удобрення позитивно діє на засвоєння азоту та накопичення білка в насінні, тобто сприяє покращенню якості продукції цієї культури.

Вплив Поліміксобактерину на вміст фосфору в листостебловій масі та в зерні соняшнику і його винос з урожаєм. Підтвердженням поліпшення фосфатного живлення рослин соняшнику за дії Біофосфорину є підвищення вмісту фосфору у листовій масі інокуюваних рослин і зерні щодо контролю. Додаткове надходження фосфору в інокуювані рослини соняшнику пов'язане зі збільшенням його вносу з ґрунту з урожаєм (рис. 9).

Доведено, що винос фосфору насінням збільшувався від 24,5 кг/га у контролі до 40,3 кг/га, листостебловою масою — від 7,6 кг/га у контролі до 10,1 кг/га на високих фонах удобрення. Бактеризація забезпечила зростання вносу фосфору від 36,8 кг/га (насіння) до 60,5 кг/га та від 10,5 кг/га до 14,3 кг/га (листочкова маса) і сприяла значному підвищенню значень цього показника по кожному з варіантів дослідів.

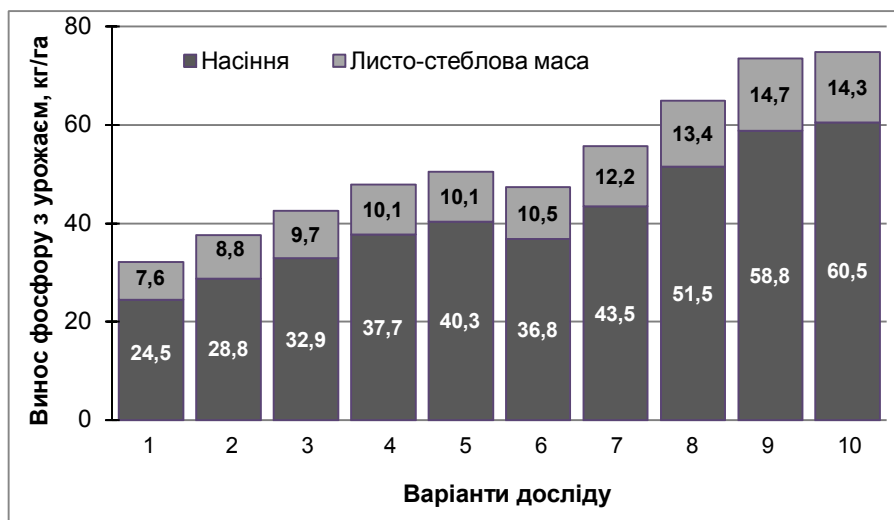


Рисунок 9 — Винос фосфору насінням і побічною продукцією соняшнику за впливу Біофосфорину та добрив.

Винос фосфору зерном і листо-стеблевою масою соняшнику. Загальний винос фосфору з урожаєм соняшнику при застосуванні добрив становив від 32,1 кг/га (у контролі) до 50,4 кг/га (табл. 4). Внесення $N_{120}P_{120}K_{120}$ забезпечило ефективність фосфорного живлення на рівні 57,0 %, але така висока норма удобрення є недоцільною з економічного та екологічного погляду.

Бактеризація також суттєво вплинула на цей показник. Найвищі значення отримані на фоні $N_{90}P_{90}K_{90}$, де зафіксоване зростання виносу фосфору на 53,8 % до контролю, що свідчить про найбільш ефективне використання добрив рослинами в цьому варіанті дослідження. Важливість одержаних результатів зростає з огляду на те, що посилене живлення рослин фосфором прискорює їхній розвиток та дозволяє отримати більш ранній урожай, активізує синтез амінокислот та інші біохімічні процеси, відповідно підвищуються якісні показники продукції [74].

Таблиця 4 — Загальний винос фосфору з урожаєм соняшнику за впливу *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 і різних норм мінеральних добрив

Варіанти дослідження	Загальний винос фосфору з урожаєм, кг/га	Ефективність фосфорного живлення рослин*			
		за дії кожної наступної дози добрив		за дії бактеризації	
		кг/га	%	кг/га	%
Без бактеризації					
Контроль — без добрив	32,1	—	—	—	—
$N_{30}P_{30}K_{30}$	37,6	5,5	17,1	—	—
$N_{60}P_{60}K_{60}$	42,6	10,5	32,7	—	—
$N_{90}P_{90}K_{90}$	47,8	15,7	48,9	—	—
$N_{120}P_{120}K_{120}$	50,4	18,3	57,0	—	—
Бактеризація Біофосфорином					
Контроль — без добрив	47,3	—	—	15,2	47,4
$N_{30}P_{30}K_{30}$	55,7	—	—	18,1	48,1
$N_{60}P_{60}K_{60}$	64,9	—	—	22,3	52,3
$N_{90}P_{90}K_{90}$	73,5	—	—	25,7	53,8
$N_{120}P_{120}K_{120}$	74,8	—	—	24,4	48,4

Примітка: * — різниця між показниками загального виносу фосфору з урожаєм досліджуваного і контрольного варіантів.

Тобто за впливу фосфатмобілізувальної бактерії *Bacillus pumilus* активізуються процеси трансформації фосфору в кореневій зоні рослин соняшнику, зростає чисельність фосфатмобілізувальних бактерій, підвищується фосфатазна активність і ступінь рухомості фосфатів у ризосферному ґрунті рослин, що впливає на підсилення засвоєння ними фосфору, і, як наслідок, підвищується винос його з урожаєм культури від 47,3 кг/га до 73,5 кг/га, а ефективність фосфорного живлення рослин складає 53,8 % (по фоні $N_{90}P_{90}K_{90}$).

1.6. Вплив біологічно активних речовин — продуктів метаболізму бактерій *Bacillus pumilus* на фізіологічний стан рослин соняшнику

Відомо, що розмір урожаю рослин соняшнику великою мірою зумовлений площею листової поверхні, яка здатна акумулювати сонячну енергію в процесі фотосинтезу, та споживанням елементів живлення для створення органічної речовини [75]. Чим більша площа листової поверхні, тим повніше фіксується посівами сонячна радіація і тим енергійніше йде накопичення органічної речовини, що зумовлює збільшення урожайності культури. Оскільки площа листової поверхні є одним з найбільш динамічних показників фотосинтетичної діяльності рослин, у фазі цвітіння рослин соняшнику при визначенні площі листового апарату відзначена значна різниця між варіантами. Темпи наростання асиміляційної поверхні рослин соняшнику збільшуються з підвищенням норм мінеральних добрив від 1164,0 см²/рослину (контроль — без добрив) до 2188,0 см²/рослину по фоні N₉₀P₉₀K₉₀, бактеризація — до 2882,0 см²/рослину, бактеризація по фоні N₉₀P₉₀K₉₀ — до 3764,0 см²/рослину (рис. 10). Це впливає на можливість рослинам накопичити більше органічної речовини, необхідної для формування майбутнього урожаю.

Відомо, що фотосинтез — процес, при якому в клітинах, що містять хлорофіл, під дією енергії світла утворюються органічні речовини з неорганічних. При фотосинтезі рослина поглинає вуглекислий газ і воду, синтезує органічні речовини й виділяє кисень як побічний продукт фотосинтезу. Рослина тільки тоді зможе ефективно використати всі інші зовнішні та внутрішні фактори, коли вона проявить високу фотосинтетичну активність і створить запас асимілятів [76].

Хлорофіли й каротиноїди в рослинних організмах є найважливішими компонентами фотосинтетичного апарату листків і чутливим індикатором інтенсивності процесу фотосинтезу. Їхній вміст є фізіологічним показником для характеристики дії різних

чинників на рослини [77]. Як встановлено дослідженнями, на вміст хлорофілів значною мірою можуть впливати регулятори росту рослин, які залежно від основного діючого компонента та норм і способів застосування сприяють підвищенню його вмісту в листках сільськогосподарських культур.

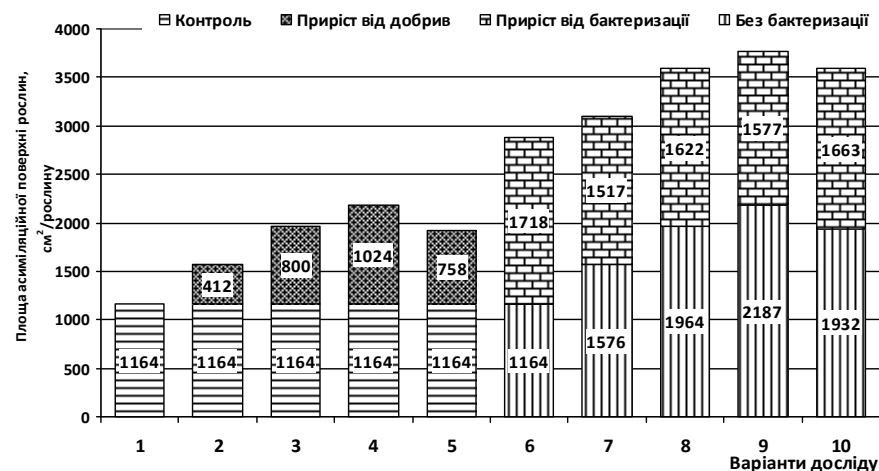


Рисунок 10 — Вплив фізіологічно активних речовин — продуктів метаболізму бактерій *Bacillus pumilus* на площу асиміляційної поверхні рослин соняшнику.

1–5 — без бактеризації: 1. Контроль — без добрив. 2. N₃₀P₃₀K₃₀. 3. N₆₀P₆₀K₆₀. 4. N₉₀P₉₀K₉₀. 5. N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀. 6–10 — аналогічні варіанти, але з бактеризацією насіння *Bacillus pumilus*.

Накопичення хлорофілу *a* в листках рослин соняшнику під впливом фізіологічно активних речовин — продуктів метаболізму *Bacillus pumilus* зростає від 88,9 мг/100 г листя (контроль — без добрив до 91,2 мг/100 г листя (N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀), сумарний вміст хлорофілів — від 118,4 мг/100 г листя до 122,6 мг/100 г листя відповідно (рис. 11). Вміст хлорофілу *b* в листках рослин також збільшувався під впливом бактеризації. Підвищення норм внесення мінеральних добрив активізувало процес фотосинтезу,

особливо за дії фізіологічно активних речовин — продуктів метаболізму *Bacillus pumilus* (див. рис. 11).

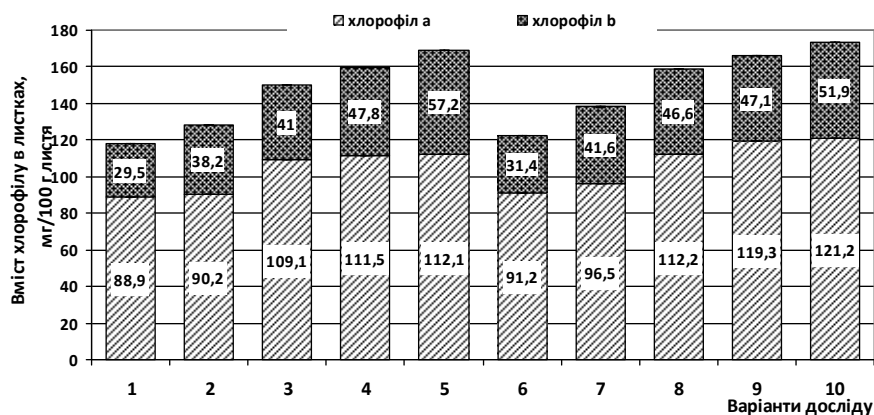


Рисунок 11 — Вплив фізіологічно активних речовин — продуктів метаболізму бактерій *Bacillus pumilus* на вміст хлорофілів а і б в листках рослин соняшнику.

1–5 — без бактеризації: 1. Контроль — без добрив. 2. $N_{30}P_{30}K_{30}$. 3. $N_{60}P_{60}K_{60}$. 4. $N_{90}P_{90}K_{90}$. 5. $N_{120}P_{120}K_{120}$. 6–10 — аналогічні варіанти, але з бактеризацією насіння *Bacillus pumilus*.

Як свідчать отримані дані, дія фізіологічно активних речовин — продуктів метаболізму бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 на посівах соняшнику сприяє поліпшенню живлення рослин, що позитивно впливає на активне накопичення листками рослин соняшнику фотосинтетичних пігментів, особливо за рахунок збільшення вмісту фізіологічно активного хлорофілу а, та посилення функціональної активності фотосинтетичного апарату. Завдяки цьому рослинам соняшнику, при вирощуванні яких застосовували Біофосфорин, характерне уповільнене старіння і вони зберігають зелений колір листків довше протягом вегетаційного періоду, ніж рослини контрольного варіанту, що має велике значення, оскільки відомо, що вміст основних пігментів фотосинтезу визначає фізіологічний стан рослин, їхню здатність до

формування врожаю, а також впливає на їхню стійкість до несприятливих умов довкілля.

1.7. Ефективність мікробного препарату Біофосфорину за різних норм мінеральних добрив при вирощуванні соняшнику гібрида Кадет в умовах польового досліджу

На сьогодні застосування мікробних препаратів є невід'ємною частиною більшості технологічних процесів сільського господарства і одним із важливих агротехнічних заходів для підвищення продуктивності сільськогосподарських культур [1; 78–79]. Мікробні препарати застосовують у технологіях вирощування сільськогосподарських культур шляхом бактеризації насіння [14]. Суттєвою особливістю фосфорного живлення інокульованих рослин є можливість залучення елементу з нижніх горизонтів ґрунтового профілю, куди поступово з роками переміщуються сполуки фосфору. Розвинена коренева система ініційованих бактеризацією рослин здатна проникати на значні глибини, залучаючи до рослинного метаболізму фосфати, які не можуть бути використані рослинами за інших умов. По суті, інокульовані рослини є своєрідною біологічною помпою, за допомогою якої відбувається повернення фосфатів у верхні горизонти ґрунтового профілю. Крім того, фосфатмобілізувальні бактерії часто проявляють фітостимулювальні властивості й антагонізм до фітопатогенів [80].

У рослинництві використовують як мікробну масу (живі організми), так і метаболіти мікроорганізмів або обидва компоненти разом (мікроорганізми + метаболіти) [81].

Застосування мікробного препарату Біофосфорину — регулятора росту рослин на соняшнику сприяло зростанню рівня врожайності культури. Оцінюючи вплив варіантів удобрення та дію Біофосфорину на формування продуктивності соняшнику гібрида Кадет треба відзначити, що урожайність культури зростає зі збільшенням доз мінеральних добрив. Приріст урожайності

насіння соняшнику від впливу різних норм мінеральних добрив складає від 0,2 т/га, або 13,3 % (N₃₀P₃₀K₃₀) до 0,6 т/га (N₉₀P₉₀K₉₀ і N₁₂₀P₁₂₀K₁₂₀), за дії бактеризації — 0,8 т/га, або 28,6 % та дії мікробного препарату по фонам мінеральних добрив — від 0,7 т/га, або 29,1 % (N₃₀P₃₀K₃₀) до 0,9 т/га, або до 31,0 % (N₉₀P₉₀K₉₀) (табл. 5). Бактеризація насіння Біофосфорином забезпечує практично таку ж продуктивність, як і застосування N₉₀P₉₀K₉₀.

Таблиця 5 — Урожайність насіння соняшнику гібрида Кадет за дії мікробного препарату Біофосфорины та різних норм мінеральних добрив

Варіанти дослідів	Урожайність, т/га	Приріст					
		від добрив		від бактеризації		від взаємодії факторів	
		т/га	%	т/га	%	т/га	%
<i>Без бактеризації</i>							
Контроль — без добрив	1,5	—	—	—	—	—	—
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀	1,7	0,2	11,7	—	—	—	—
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	1,9	0,4	21,1	—	—	—	—
N ₉₀ P ₉₀ K ₉₀	2,0	0,5	25,0	—	—	—	—
N ₁₂₀ P ₁₂₀ K ₁₂₀	2,0	0,5	25,0	—	—	—	—
<i>Бактеризація Біофосфорином</i>							
Контроль — без добрив	2,0	—	—	0,5	25,0	—	—
N ₃₀ P ₃₀ K ₃₀	2,4	—	—	0,7	29,1	0,9	60,0
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	2,7	—	—	0,8	29,6	1,2	80,0
N ₉₀ P ₉₀ K ₉₀	2,9	—	—	0,9	31,0	1,4	93,0
N ₁₂₀ P ₁₂₀ K ₁₂₀	2,8	—	—	0,8	28,6	1,3	86,0
НІР ₀₅ по досліді	0,21						
для агрофонів	0,13						
для інокуляції та взаємодії	0,12						

Урожайність насіння соняшнику при взаємодії факторів бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 і мінеральних добрив

збільшується на 0,9 т/га або 60,0 % (N₃₀P₃₀K₃₀) — 1,4 т/га або 93,0 % (N₉₀P₉₀K₉₀) залежно від варіантів дослідів по фоні різних норм мінеральних добрив.

Тобто бактеризація суттєво впливає на процес продуктивності соняшнику гібрида Кадет по всіх агрофонах, у т. ч. й високому. Найбільшу врожайність насіння отримано від дії мікробним препаратом Біофосфорином по агрофону N₉₀P₉₀K₉₀ — 2,9 т/га, або 31,0 % у порівнянні з контролем (1,5 т/га). Екологічно доцільними агрофонами для соняшнику можна вважати вирощування культури за внесення мінеральних добрив у дозах, що не перевищують N₉₀P₉₀K₉₀.

Економічну ефективність застосування прийомів оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів та оптимальних норм мінеральних добрив, що включають бактеризацію насіння мікробним препаратом Біофосфорином, який містить живі клітини бактерій *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 та позаклітинні продукти метаболізму з фосфатмобілізуювальною і рістстимулювальною активністю та мінеральні добрива (N₉₀P₉₀K₉₀), визначено на підставі урожайних даних, отриманих в умовах польових дослідів на чорноземі вилуженому за допомогою загальноприйнятих методологічних і методичних підходів [82; 83]. Використання нової технології вирощування соняшнику в землеробстві є дієвим засобом підвищення економічної ефективності виробництва: додатковий прибуток складає 9722 грн/га, окупність додаткових витрат, грн/грн — 35,76 (N₉₀P₉₀K₉₀).

Впровадження розробки можливе за наявних технологій вирощування соняшнику у сільськогосподарських підприємствах.

Перевага запропонованої розробки полягає в інтенсифікації фосфорного живлення рослин соняшнику за незначних фінансових вкладень, а також в екологічній доцільності запропонованого агроприйому.

Основними споживачами Біофосфорины є сільськогосподарські підприємства.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ВИРОБНИЦТВУ

Розроблено та рекомендовано для впровадження у виробництво прийоми оптимізації кореневого живлення соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози агрономічно корисних мікроорганізмів *Bacillus pumilus* — ІМВ В-8058 (**мікробний препарат Біофосфорин**) та оптимальних норм мінеральних добрив (**N₉₀P₉₀K₉₀**).

Використання агроприйому в технології вирощування соняшнику забезпечує оптимізацію фосфорного живлення рослин, підвищення продукційного процесу культури, позитивно впливає на рівень урожайності та якості продукції і є дієвим засобом підвищення економічної ефективності виробництва.

ПЕРЕЛІК ДЖЕРЕЛ ПОСИЛАННЯ

1. Мікробні препарати в сучасних аграрних технологіях (науково-практичні рекомендації) / За ред. В. В. Волкогона. Київ, 2015. 248 с.
2. Методологія і практика використання мікробних препаратів у технологіях вирощування сільськогосподарських культур / За ред. В. В. Волкогона. Київ, 2011. 156 с.
3. Остапчук М. О., Поліщук І. С., Мазур О. В., Максимов А. М. Використання біопрепаратів — перспективний напрямок вдосконалення агротехнологій. *Сільське господарство та лісівництво*. 2015. № 2. С. 5–17.
4. Пат. України № 45812, МПК С05F 11/08 (2009.01), Спосіб поєднаного застосування мінеральних добрив та бактеріальних препаратів / О. В. Доценко. Заявник і патентовласник: Національний науковий центр «Інститут ґрунтознавства та агрохімії імені О. Н. Соколовського». Заявл. 18.06.2009. Опубл. 25.11.2009. Бюл. № 22.
5. Носко Б. С. Сучасні проблеми фосфору в землеробстві і шляхи їх розв'язання. *Вісник аграрної науки*. 2017. № 6. С. 5–12.
6. Орлов Д. С. Химия почв. Москва : Изд-во МГУ, 1985. 376 с.
7. Yazdani M., Bahmanyar M. A., Pirdashti H., Esmaili M. A. Effect of Phosphate Solubilization Microorganisms (PSM) and Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) on yield and yield components of Corn (*Zea mays* L). *World Academy of Science, Engineering and Technology*. 2009. Vol. 49. P. 90–92.
8. Alori E. T., Glick B. R., Babalola O. O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*. 2017. Vol. 8. P. 9–17. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00971>
9. Banerjee M. R., Yesmin L., Vessey J. K., Rai M. Plant-growth-promoting rhizobacteria as biofertilizers and biopesticides. *Handbook of microbial biofertilizers*. New York : Food Products Press, 2005. P. 137–181. ISBN 9781560222705

10. Khosro M. Phosphorus solubilizing bacteria: occurrence, mechanisms and their role in crop production. *Resources Environment*. 2012. Vol. 2. P. 80–85.

11. Sharma S., Kumar V., Tripathi R. B. Isolation of phosphate solubilizing microorganism (PSMs) from soil. *Journal of Microbiology and Biotechnology Research*. 2017. Vol. 1. P. 90–95. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587>

12. Jacoby R., Peukert M., Succurro A., Koprivova A., Kopriva S. The Role of Soil Microorganisms in Plant Mineral Nutrition-Current Knowledge and Future Directions. *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. P. 1–16. <https://doi.org/10.12691/wjar-7-2-5>

13. Vessey J. K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil*. 2003. 225. 571–586.

14. Курдиш І. К. Інтродукція мікроорганізмів у агроєкосистеми. Київ : Наукова думка, 2010. 197 с.

15. Puri A., Padda K. P., Chanway C. P. Evidence of nitrogen fixation and growth promotion in canola (*Brassica napus* L.) by an endophytic diazotroph *Paenibacillus polymyxa* P2b-2R. *Biol Fertil Soils*. 2016. 52. 119–125.

16. Аристовская Т. В., Драган А. Ю., Зыкина Л. В. [и др.]. Микробиологические факторы миграции некоторых минеральных элементов в почвах. *Почвоведение*. 1969. № 9. С. 95–104.

17. Whitelaw M. A., Harden T. J., Helyar K. R. Phosphate solubilization in solution culture by the soil fungus *Penicillium radicum*. *Soil Biol. Biochem*. 1999. Vol. 31. P. 655–665.

18. Vessey J. K. Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant and Soil*. 2003. Vol. 225. P. 571–586.

19. Taha S. M., Mahmoud S. A. Z., Halim ei-Damaty A. [et al.]. Activity of phosphate-dissolving bacteria in egyptian soils. *Plant and Soil*. 1969. Vol. 31, № 1. P. 149–160.

20. Токмакова Л. Н. Штаммы *Bacillus polymyxa* и *Achromobacter albus* — основа для создания бактериальных препаратов. *Микробиол. журнал*. 1997. Т. 59, № 4. С. 131–138.

21. Подгорский В. С., Малиновская И. Н. Бактериальное выщелачивание кремнийсодержащей породы с помощью *Bacillus mucilaginosus*. *Микробиол. журнал*. 1988. Т. 50, № 1. С. 25–30.

22. Цавкелова Е. А., Климова С. Ю., Чердынцева Т. А., Нетрусов А. И. Микроорганизмы — продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение (обзор). *Прикладная биохимия и микробиология*. 2006. Т. 42, № 2. С. 133–143. <https://doi.org/10.1134/S0003683806020013>

23. Моргун В. В., Коць С. Я., Кириченко Е. В. Ростстимулирующие ризобактерии и их практическое применение. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2009. Т. 41, № 3. С. 187–206.

24. Грабова Г. Ю., Драговоз І. В., Леонова Н. О., Остапчук А. М., Авдеева Л. В. Экзометаболіти штаму *Bacillus amylo-liquefaciens* subsp. *plantarum* ІМВ В-7524 з рістстимулювальною активністю. *Мікробіологічний журнал*. 2017. Т. 79, № 2. С. 67–77. ISSN 0201-8462

25. Драговоз І. В., Леонова Н. О., Білявська Л. О., Яворська В. К., Іутинська Г. О. Продукування фітогормонів деякими вільноіснуючими та симбіотичними ґрунтовими мікроорганізмами. *Доповіді Національної академії наук України*. 2010. № 12. С. 154–159.

26. Olanrewaju O. S., Glick B. R., Babalola O. O. Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2017. Vol. 33, № 11. 197–204.

27. Davies P. J. Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 1987. 681 p.

28. Nickell L. G. Plant Growth Regulators: Agriculture Uses. New York : Springer Verlag, 1982. 173 p.

29. Frankenberger Jr. W. T., Arshad M. Phytohormones in Soil: Microbial Production and Function. New York : Marcel Dekker Inc., 1995. 503 p.

30. Zhou L., Zhang T., Tang S., Fu X., Yu S. Pan-genome analysis of *Paenibacillus polymyxa* strains reveals the mechanism of

plant growth promotion and biocontrol. *Antonie Van Leeuwenhoe*. 2020. 113. 1539–1558.

31. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин. Київ : Либідь, 2005. С. 541–546. ISBN 966-06-0373-8

32. Мікробні препарати у землеробстві. Теорія і практика: [монографія] / За ред. В. В. Волгогона. Київ : Аграрна наука, 2006. 312 с.

33. Шевченко Л. А. Розвиток кореневої системи рослин кукурудзи за впливу Поліміксобактерину — стимулятора росту рослин. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2017. Вип. 26. С. 42–48.

34. Пак О., Ким Дж., Рю К.-М., Парк К.-С. Колонизация и популяционные изменения агента биоконтроля, *Paenibacillus polymyxa* E681, в семенах и корнях. *Завод Патол J*. 2004. 20. 97–102.

35. Zou C., Li Z., Yu D. *Bacillus megaterium* XTBG34 promotes plant growth by producing 2-pentylfuran. *Journal of Microbiology*. 2010. 48. 460–466.

36. Belimov A. A., Dodd I. C., Safronova V. I., Dumova V. A., Shaposhnikov A. I., Ladatko A. G., Davies W. J. Abscisic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014. 74. 84–91.

37. Cohen A. C., Travaglia C. N., Bottini R., Piccoli P. N. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany*. 2009. 87. 455–462.

38. Mauch-Mani B., Mauch F. The role of abscisic acid in plant-pathogen interactions. *Current Opinion in Plant Biology*. 2005. 8. 409–414.

39. Farag M. A., Zhang H., Ryu C. M. Dynamic chemical communication between plants and bacteria through airborne signals: induced resistance by bacterial volatiles. *J. Chem. Ecol*. 2013. 39. 1007–1018.

40. Ferguson B. J., Mathesius U. Signaling interactions during nodule developmental. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2003. 22, № 1. 47–72.

41. 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. Вип. 53, № 4. С. 567–574.

42. Arkhipova T., Veselov S., Melentiev A., Martynenko E. V., Kudoyarova G. R. Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants. *Plant Soil*. 2005. 272. 201–209.

43. Токмакова Л. М., Шевченко Л. А., Трепач А. О. *Paenibacillus polymyxa* KB — продуцент біологічно активних речовин. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2022. Вип. 35. С. 42–57. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.35.42-57>

44. Nurmikko V., Soini J., Aaerimaa O. Formation of folate enzymes during the active growth phases of *Streptococcus thermophilus* and *Lactobacillus arabinosus*. *Acta Chem. Scand*. 1965. 19. 129–134.

45. Baya A. M., Boethling R. S., Ramos-Cormenzana A. Vitamin production in relation to phosphate solubilisation by soil bacteria. *Soil Biol. And Biochem*. 1981. 13, № 6. 527–531.

46. Прист Ф. Внеклеточные ферменты микроорганизмов. Москва : Мир, 1987. 117 с.

47. Авдєєва Л. В., Осадча А. І., Сафронова Л. А., Іляш В. М., Хархота М. А. Вплив рН поживного середовища на біосинтез гідролітичних ферментів у бацил. *Мікробіол. журн*. 2010. Т. 72, № 5. С. 3–7.

48. Смирнов В. В., Резник С. Р., Василевская И. А. Споробразующие аэробные бактерии — продуценты биологически активных веществ. Киев : Наукова думка, 1982. 279 с.

49. Мацелюх О. В., Левішко А. С., Варбанець Л. Д. Протеолітичні ферменти мікроорганізмів. *Мікробіологічний журнал*. 2010. Т. 72, № 4. С. 56–73.

50. Егоров Н. С. Выделение микробов антагонистов и биологические методы учета их антибиотической активности. Москва : Изд-во МГУ, 1957. 182 с.

51. Готтшалк Г. Метаболизм бактерий. Москва : Мир, 1982. 310.

52. Gupta R., Gigras P., Mohapatra H., Goswani V. K. Microbial α -amylases: A biotechnological perspective. *Process Biochemistry*. 2003. 38. 1599–1616.

53. Greaves M. P., Anderson G., Webley D. M. The hidrolisis of inositol phosphates by *Aerobacter aerogenes*. *Biochimica Biophysica Acta*. 1967. 132. 412–418.

54. Хазиев Ф. Х. Ферментативная активность почв. Москва : Наука, 1976. 180 с.

55. Roy K., Dey S., Uddin M. K., Barua R., Hossain M. T. Extracellular Pectinase from a Novel Bacterium *Chryseobacterium indologenes* Strain SD and Its Application in Fruit Juice Clarification. *Enzyme research*. 2018. 21. 1–12.

56. Сон С. Х., Хан З., Ким С. Г., Ким Ю. Х. Ризобактерии, способствующие росту растений, *Raenibacillus polytuxa* и *Raenibacillus lentimorbus*, подавляют комплекс заболеваний, вызываемых галловой нематодой и грибом фузариозного увядания. *J Appl Microbiol*. 2009. 107. 524–532.

57. Gholami A., Shahsavani S., Nezarat S. The effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on germination, seedling growth and yield of maize. *World Academy of Science, Engineering and Technology*. 2009. 49. 19–24.

58. Возняковская Ю. М. О подборе микроорганизмов для их использования в составе бактериальных удобрений. *Микробиология*. 1963. Т. XXXII, Вып. 1. С. 168–174.

59. Lugtenberg B. J. J., Dekkers L. C. What makes *Pseudomonas bacteria rhizosphere competent*. *Environ. Microbiol*. 1999. № 1(1). P. 9–13.

60. Біологічний азот / [В. П. Патика, С. Я. Коць, В. В. Волкогон та ін.]. Київ : Світ, 2003. 422 с.

61. Трепач А. О. Характер життєдіяльності *Rhizobium radiobacter* на поверхні насіння і в зоні коріння рослин пшениці озимої. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2013. Вип. 17. С. 31–38.

62. Чабанюк Я. В. Особливості колонізації коренів рослин мікроорганізмами-інтродуцентами. *Агроекологічний журнал*. 2008. № 2. С. 81–83.

63. Агрохимия / [под ред. Смирнова П. М., Муравина Э. А. / 2-е изд., перераб. и доп.]. Москва : Колос, 1984. 304 с.

64. Гузева И. С. Развитие микроорганизмов на поверхности корня. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1978. 28 с.

65. Bielecki R. L. Phosphate pools, phosphate transport, and phosphate availability. *Ann. Rev. Plant Physiol*. 1973. Vol. 24. P. 225–252.

66. Курдиш І. К. Інтродукція мікроорганізмів у агроєкосистеми. Київ : Наукова думка, 2010. 256 с. ISBN 978-966-00-0909-7

67. Kloepper J. W., Ryn C. M., Zhang S. A. Systemic resistance and promotion of plant growth of *Bacillus* sp. *Phytopathology*. 2004. Vol. 94. P. 1259–1266.

68. Токмакова Л. М., Трепач А. О., Ларченко І. В. Дія фосфатмобілізувальних бактерій *Agrobacterium radiobacter* на активність фосфатази у ризосфері рослин пшениці озимої. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2017. Вип. 26. С. 37–41.

69. Ehrlich H. L. Geomicrobiology. 4th ed. New York, 2002. 800 p. P. 161–198.

70. Dick W. A. Tabatai M. A. Potential uses of soil enzymes / F. B. Jr. Metting (Ed.). Soil Microbial Ecology: Applications in Agricultural and Environmental Management. Marcel Dekker. New York, 1992. P. 95–127.

71. Gianfreda L., Raoa M., Piotrowska A., Palumbo G., Colombo C. Soil enzyme activity esaffected by anthropogenic alterations: intensive agricultural practices and organic pollution. *Science of the Total Environment*. 2005. № 341. P. 265–279.

72. Карпинский Н. П., Глазунова Н. М. Изменение степени подвижности почвенных фосфатов в длительных микрополевых опытах при внесении фосфорных удобрений. *Агрoхимия*. 1993. № 9. С. 3.

73. Сидоренко А. В. Нове бачення у вирішенні проблеми підвищення білковості зерна озимих культур. Корми і кормовиробництво. Київ : Аграрна наука, 2004. С. 93–99.

74. Агрoхімічний аналіз: підручник / За ред. М. М. Городнього. 2-ге вид. Київ, 2005. 476 с.

75. Ничипорович А. А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности. *Теоретические основы фотосинтетической продуктивности*. Москва : Изд-во АН СССР, 1972. С. 511 – 527.

76. Saglam A., Saruhan N., Terzi R., Kadroglu A. The relations between antioxidant enzymes and chlorophyll fluorescence parameters in common bean cultivars differing in sensitivity to drought stress. *Физиология растений*. 2011. Т. 58, № 1. С. 58–66.

77. Мамчур О. В. Фізіолого-біохімічні особливості формування продуктивності кукурудзи за впливу регуляторів росту рослин. *Науковий вісник ЛНУВМБТ ім. С. З. Гжицького*. 2013. Т. 15, № 1(55), Частина 2. С. 152–159.

78. Russo A., Carrozza G. P., Vettori L. Plant Beneficial Microbes and Their Application in Plant Biotechnology. *Innovations in Biotechnology* / Edited by Eddy C. Agbo. 2012. P. 57–72.

79. Grobelak A., Napora A., Kasprzak M. Using plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) to improve plant growth. *Ecological Engineering*. 2015. Vol. 84. P. 22–28.5.

80. Kloepper J. W., Ryn C. M., Zhang S. A. Systemic resistance and promotion of plant growth of *Bacillus* sp. *Phytopathology*. 2004. Vol. 94. P. 1259–1266.

81. Ali Khan A., Jilani G., Akhtar M. S., Saqlan M. S., Rasheed M. Phosphorus Solubilizing Bacteria: Occurrence, Mechanisms and their Role in Crop Production. *J. Agric. Biol. Sci*. 2009. Vol. 1, № 1. P. 48–58.

82. Методика випробування і застосування пестицидів / С. О. Трибель та ін.; за ред. С. О. Трибеля. Київ : Світ, 2001. 448 с.

83. Определение экономической эффективности в земледелии и животноводстве разработок по сельскохозяйственной микробиологии (Методические рекомендации). Чернигов : УкрНИИСХМ УААН, 1991. 98 с.

Наукове видання

Прийоми оптимізації кореневого живлення
соняшнику за рахунок інтродукції в агроценози
агрономічно корисних мікроорганізмів та
оптимальних норм мінеральних добрив

(науково-методичні рекомендації)

Л. М. Токмакова

Комп'ютерна верстка та макетування *В. О. Агеєв*
Коректура *О. В. Ільчук*

Підписано до друку 19.12.2025 р. Формат 60×84/16.
Папір офсетний. Друк цифровий. Гарнітура Arial.
Умовн. друк. арк. 3,02. Обл.-вид. арк. 2,22.
Зам. № 25283-02. Наклад 50 прим.

Видавець та виготовлювач: ФОП Агеєв В. О.
Свід. про внесення до держ. реєстру видавців, виготовлювачів і розповсюджувачів
видавничої продукції серія ДК, № 8282 від 02.05.2025.
Запис в єдиному держ. реєстрі № 201035000000182294 від 01.08.2022.
Україна, 14005, м. Чернігів, вул. В'ячеслава Чорновола, 4, к. 15.
<http://siver-druk.com.ua> e-mail: siverdruk11@gmail.com