

<https://doi.org/10.15407/frg2021.02.128>

УДК 581.1:581.557:579.6

## БІОЛОГІЧНА ФІКСАЦІЯ АЗОТУ: ДОСЯГНЕННЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ РОЗВИТКУ

С.Я. КОЦЬ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: kots@ifrg.kiev.ua*

Наведено результати більш як 60-річної роботи науковців відділу симбіотичної азотфіксації з вивчення проблеми біологічної фіксації азоту. Розглянуто дослідження фізіолого-біохімічних характеристик та умов регуляції синтезу і функціонування нітрогенази симбіотичних систем люпину та сої. Висвітлено внесок співробітників відділу у вивчення взаємозв'язку азотфіксації, фотосинтезу й дихання в симбіотичних системах за різних умов їх формування та функціонування. Особливу увагу приділено дослідженням взаємодії симбіонтів при формуванні симбіотичних і асоціативних азотфіксувальних систем, значенню мікробіому ризосфери рослин для їх розвитку, розкриттю ролі лектинів і вуглеводів в утворенні й подальшому функціонуванні рослинно-бактеріальних систем. Обговорено питання впливу зовнішніх чинників (мінерального азотного живлення, водозабезпечення, регуляторів росту рослин, фунгіцидів) на симбіотичні системи, ролі фітогормонів та антиоксидантних ферментів у їх функціонуванні та розробці заходів підвищення ефективності симбіозу, зокрема за стресових умов. Висвітлено не лише теоретичне, а й практичне значення роботи науковців відділу: створення нових високопродуктивних сортів сої, отримання нових штамів азотфіксувальних бактерій (зокрема тих, що є основою бактеріальних добрив для стратегічних сільськогосподарських культур), розробка мікробних препаратів нового покоління, налагодження напівпромислового їх виготовлення, розробка і впровадження у виробництво екологічно чистої технології отримання рослинного білка, створення та підтримання Колекції штамів симбіотичних та асоціативних азотфіксувальних мікроорганізмів, що має статус національного надбання. Обговорено перспективи фундаментальних досліджень та прикладних розробок, що стосуються біологічної фіксації азоту.

**Ключові слова:** біологічна фіксація азоту, штами, лектини, полісахариди, ризобії, мікробні препарати.

Основною ланкою колообігу азоту, що має першочергове значення для землеробства, є біологічна фіксація молекулярного азоту, яку здійснюють прокаріоти — ґрунтові мікроорганізми-азотфіксатори. Здатність до азотфіксації — доволі поширена властивість прокаріотів, але активно фіксують азот атмосфери лише представники певних родів. Процес азотфіксації за масштабністю можна порівняти із фо-

Цитування: Коць С.Я. Біологічна фіксація азоту: досягнення та перспективи розвитку. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 2. С. 128—159. <https://doi.org/10.15407/frg2021.02.128>

тосинтезом, з яким він тісно пов'язаний. Це єдиний шлях забезпечення рослин азотом, який не порушує екологію природного середовища [1].

Унаслідок фіксації молекулярного азоту симбіотичними системами бобових рослин і бульбочкових бактерій, а також асоціативними і вільноіснуючими мікробами-азотфіксаторами до орного шару ґрунту щороку надходить приблизно стільки ж біологічного азоту, скільки його вносять із мінеральними азотними добривами.

Фундаментальні дослідження біологічної фіксації атмосферного азоту, що їх проводять учені багатьох країн світу, спрямовані на вивчення її механізмів, деталізацію перебігу фізіолого-біохімічних процесів, які відбуваються під час зв'язування біологічно інертної молекули азоту в доступні для рослин азотні сполуки. Практичний аспект розробок у цьому напрямі полягає в пошуку шляхів мобілізації внутрішніх резервів азотфіксаторів для досягнення максимальної інтенсифікації процесу.

Успішне вирішення цих завдань можливе лише за умови з'ясування суті багатьох фізіологічних і біохімічних реакцій, що сприяють посиленому синтезу й функціонуванню ферментного нітрогеназного комплексу, який відповідає за біологічне зв'язування молекулярного азоту. Незважаючи на значні успіхи в дослідженні цієї проблеми, інтенсивність процесу азотфіксації у широкомасштабному виробництві значно нижча від рівня, отриманого в дослідках, проведених у контрольованих умовах, тобто біологічний потенціал азотфіксувальних мікроорганізмів на сьогодні реалізований ще далеко не повністю.

Науковці Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, починаючи із середини 1960-х років широко досліджують процес симбіотичного зв'язування молекулярного азоту атмосфери, зокрема вивчають фізіолого-біохімічні характеристики та умови регуляції синтезу і функціонування нітрогенази симбіотичних систем люпин—*Rhizobium lupini* та соя—*Bradyrhizobium japonicum*.

Значну увагу приділено дослідженню біохімічних процесів при функціонуванні симбіотичних азотфіксувальних систем, у тому числі вивченню ролі макро- і мікросимбіонтів, визначенню впливу деяких чинників на діяльність партнерів азотфіксувального симбіозу [2].

Манорик і Старченков [3], працюючи з бульбочками сої та люпину, отримали в анаеробних умовах азотфіксувальний гомогенат (кашку), а далі методом диференційного центрифугування розділили його на три фракції: бактероїдну, мембранну і розчинну, які інкубували в атмосфері, збагаченій азотом ( $N_2$ ). Так їм вдалося встановити, що азотфіксувальна активність, а відтак і ферментний азотфіксувальний комплекс локалізовані в симбіотичних системах бобових рослин у бактероїдах бульбочок, що дало можливість вивчати механізм симбіотичної фіксації азоту атмосфери на рівні ензиму нітрогенази.

Дослідження нітрогеназного комплексу бактероїдів люпину, розпочаті в ІФРГ НАН України наприкінці 1960-х років, були пов'язані насамперед із необхідністю проведення низки методичних розробок, оскільки на той час не існувало багатьох методів вивчення симбіотичних систем на ензимному рівні, а були лише пристосовані для такого дослідження на вільноіснуючих мікроорганізмах. Тому було роз-

роблено нові й модифіковано існуючі методи для нового об'єкта досліджень — бобової рослини люпину [4—6].

У результаті роботи Старченков [7] установив, що до складу компонента I нітрогенази бактероїдів люпину входять метали — залізо і молібден, а до складу компонента II — лише залізо, у зв'язку з чим ці компоненти відповідно назвали MoFe-білок і Fe-білок. Методами ультрацентрифугування та гельфільтрації на сефадексі G-200 було доведено, що молекулярна маса MoFe-білка нітрогенази люпину становить 240—280, а Fe-білка — 45—70 кД. Коефіцієнти седиментації цих білків відповідно дорівнювали 34 і 20 S. Зазначені білки виявляють оптимальну азотфіксувальну здатність за їх об'єднання у співвідношенні 1 : 3 ... 1 : 4 мг або 1 : 12 ... 1 : 13 моль. Отже, було встановлено, що нітрогеназа бактероїдів люпину за фізіологічними і фізико-хімічними властивостями, молекулярною масою, вмістом молібдену і заліза, субодиночним складом та іншими параметрами подібна до нітрогеназ різних азотфіксаторів, описаних іншими авторами.

Старченков та співавт. [8], а також Крикунець і Білима [9] довели, що для досягнення максимальної фіксації азоту атмосфери відокремленими від коріння (інтактними) бульбочками бобових рослин, тобто за умови, коли нітрогеназа не виділена з бактероїдів, а останні знаходяться всередині бульбочок, потрібна наявність значної кількості кисню. Пізніше ці дані було підтверджено хоча й опосередкованим, але значно чутливішим ацетиленовим методом [10]. Було висунуто гіпотезу [10], що фізіологічна роль леггемоглобіну полягає не в створенні умов для проникнення до бактероїдів вільного кисню в дуже малих концентраціях і таким чином захисті нітрогенази від кисню, а в тому, щоб постійно і за будь-яких обставин, зокрема і за надмірного зволоження чи вирощування бобових на важких ущільнених ґрунтах, забезпечувати бактероїди достатніми кількостями кисню, за яких синтез АТФ у процесі окиснювального фосфорилування не обмежувався б нестачею цього елемента. Фізіологічні особливості леггемоглобіну та його розміщення у бульбочках саме і відповідають такій його ролі. На підставі цього автори припустили, що в бактероїдах функціонує механізм протикисневого захисту нітрогенази, аналогічний тому, який діє у азотобактера — так званий дихальний захист, інтенсивність якого тісно пов'язана з надмірною концентрацією кисню (O<sub>2</sub>) в культурі, хоча таке дихання і не тотожне звичайному фосфорилуючому, в процесі якого генерується АТФ. На користь такого дихання свідчить існування в азотфіксаторів оксидазних систем, зміни у функціонуванні яких корелюють із їхньою азотфіксувальною здатністю. На думку дослідників, усім вимогам, що ставляться до протикисневого захисту нітрогенази метаболічного типу, відповідає система окиснювального гідроксилування — властивий усім вищим рослинам і багатьом мікроорганізмам процес, у якому бере участь цитохром P-450. Цей гемопротеїд міститься й у складі бактероїдів ризобій, проте відсутній у їхній культуральній формі.

Питання про здатність бульбочкових бактерій фіксувати молекулярний азот поза симбіозом із рослиною-хазяїном здавна привертало пильну увагу вчених. Це пояснюють насамперед тим, що в дослідників у разі позитивного вирішення цього питання з'явилася б

можливість обмежити сферу своїх робіт при вивченні складної симбіотичної системи одним її компонентом — мікросимбіонтом. Останнє уможливило б проведення широких досліджень із фіксації молекулярного азоту цими системами й досягнення подальшого прогресу у вивченні фізіологічних, біохімічних, молекулярно-біологічних і генетичних процесів, пов'язаних із азотфіксацією симбіотичними системами у цілому.

Співробітники ІФРГ НАН України Маліченко, Старченков, Нічик та ін. [11—16] встановили, що 50 % досліджених музейних штамів повільнорослих бульбочкових бактерій *R. lupini*, *B. japonicum*, *R. vigna* поза симбіозом із рослиною властива нітрогеназна активність за вирощування на певних лабораторних середовищах. Рівень цієї активності залежав від складу середовища вирощування, віку культури, фази розвитку клітин, умов інкубації при визначенні активності ензиму і кисневого режиму. Кореляції між нітрогеназною активністю штамів *R. lupini* різної активності в чистій культурі та у симбіозі не виявлено.

Отримані дані підтвердили локалізацію генів азотфіксації в геномі ризобій. Гени, що контролюють синтез нітрогенази в бульбочкових бактеріях, депресуються під впливом вуглеводів та органічних кислот, які є основними продуктами обміну речовин рослини-хазяїна. Проте основну роль у депресії *nif*-оперону відіграє кисень. Найпереконливішим доказом зосередження генів, що контролюють не лише функціонування, а й синтез нітрогенази в геномі бульбочкових бактерій, було виявлення цього ензиму у вільноіснуючих ризобіях люпину.

Науковці Інституту встановили [7, 17], що безклітинні екстракти чистої культури *R. lupini* як ефективного, так і неефективного штамів здатні каталізувати відновлення ацетилену до етилену. Методами електрофоретичного розділення та анаеробної гельфільтрації на колонці з сефадексом G-200 в екстрактах виявлено дві групи білків, сумірні з MoFe- і Fe-білками нітрогенази бактероїдів. І, нарешті, хроматографуванням на ДЕАЕ-целюлозі частково очищеного екстракту культури бульбочкових бактерій люпину отримано білковий комплекс, який за вмістом заліза, молекулярною масою і коефіцієнтом седиментації подібний до нітрогеназного комплексу не лише бактероїдів люпину, а й інших азотфіксаторів. Отримані результати доволі важливі для розробок критеріїв ефективності бульбочкових бактерій і симбіотичних систем, вивчення біохімічних й генетичних аспектів фіксації молекулярного азоту, з'ясування причин різної ефективності симбіозу та створення нових високоефективних систем.

Науковці відділу симбіотичної азотфіксації зробили вагомий внесок у вивчення взаємозв'язків азотфіксації, фотосинтезу і дихання, впливу мінерального азотного живлення, регуляторів росту рослин та фунгіцидів на інтенсивність цих процесів у бобових культур.

Ефективність бобово-ризобіального симбіозу тісно пов'язана з особливостями азотного живлення рослин, а також із впливом інших фізіологічних чинників, тому в роботі науковців відділу важливе місце посідали і посідають дослідження стимулювальної та депресивної дії різних форм і доз мінерального азоту, впливу бактеризації

різними за активністю штамми ризобій на перебіг основних метаболічних процесів — фіксацію молекулярного азоту, фотосинтез, дихання і, як наслідок, на продуктивність бобових культур [11, 18—20]. Показано, що в умовах дефіциту мінерального азоту в ґрунті інтенсивність симбіотичної азотфіксації люцерни визначає рівень фотосинтезу в рослин. Розширено уявлення про значення мінерального азоту в функціонуванні симбіотичних систем багаторічних бобових трав і зернобобових культур [1, 19—22].

Вчені Інституту дослідили молекулярно-генетичні особливості функціонування симбіотичних систем, розробили засоби підвищення їхньої ефективності [23].

Зусиллями науковців створено низку високопродуктивних сортів сої, які характеризуються підвищеною інтенсивністю біологічної фіксації азоту в різних ґрунтово-кліматичних умовах України, при цьому не поступаються, а за низкою ознак навіть перевершують зарубіжні аналоги, вдало поєднують високі врожайність і вміст білка. При цьому селекцію сої було спрямовано на підвищення частки рослин, здатних повноцінно розвиватися внаслідок саме симбіотичного живлення азотом [24, 25].

Важливим елементом реалізації концепції сталого розвитку є дослідження мікробіому ризосфери рослин. Ризосферні мікроорганізми, продукуючи фітогормони та інші рістстимулювальні сполуки [20, 26], здатні впливати на розвиток рослин, зокрема на проростання насіння і формування проростків бобових, у тому числі деревних, наприклад акації [25, 27]. Деякі з ризобактерій, виділені науковцями відділу симбіотичної азотфіксації з ризосферного ґрунту сої та гороху, стимулювали проростання насіння сої та поліпшували ріст проростків [27]. Бульбочкові бактерії, які населяють ризосферу бобових, також здатні поліпшувати розвиток рослин, зокрема за допомогою продукування екзополісахаридів [28]. Зазначені вуглеводні біополімери відіграють певну роль і у формуванні бобово-ризобіального симбіозу [29].

Формування симбіотичних і асоціативних фітобактеріальних систем починається з дистанційної взаємодії симбіонтів [30], яка здійснюється внаслідок молекулярного сигналіngu із залученням екзометаболітів як рослин, так і мікроорганізмів. Показано [31], що на рівні дистанційної взаємодії потенційних симбіонтів хемотаксис ризобій до органічних речовин (амінокислот, органічних кислот, їхніх солей, вуглеводів) відіграє істотну роль. Разом із речовинами, до яких бульбочкові бактерії незалежно від їх симбіотичних властивостей виявляють хемотаксисні реакції, існують речовини зі специфічною дією стосовно того чи іншого штаму [31]. Вибірковість у хемотаксисних реакціях ризобій на речовини цієї групи пов'язана з такою симбіотичною характеристикою бактерій, як конкурентоспроможність. Не виявлено істотної відмінності у хемотаксисних реакціях бульбочкових бактерій, які відрізняються за специфічністю до рослини-хазяїна та азотфіксувальною активністю, до цих речовин, що вказує на неспецифічний характер хемотаксису бактерій відносно молекул такого типу. За дії антропогенного стресора (високий мінеральний азотний фон) хемотаксисні реакції бульбочкових бактерій змінювалися

[32], хемоефекторні функції перерозподілялись між речовинами кореневих виділень рослини.

Із початком набухання і проростання насіння бобова рослина виділяє в навколишнє середовище низку біологічно активних речовин, які впливають на мікробну спільноту ризосфери [33, 34] та взаємодію мікро- і макроорганізмів під час формування симбіотичних азотфіксувальних систем [35, 36]. Кореневі екsudати бобових рослин також відіграють значну роль у розвитку рослинно-мікробних симбіозів [20, 37, 38], змінюють активність бульбочкоутворення, рівень азотфіксації та наростання вегетативної маси у рослин. До складу корневих виділень рослин входять біологічно активні сполуки вуглеводної та протейнової природи, зокрема моносахариди і лектини.

Роботи з виділення й дослідження фізіолого-біохімічних властивостей аглютинувальних білків насіння і коренів проростків люпину було розпочато у відділі симбіотичної азотфіксації у 1980-х роках. Показано, що лектини люпину є галактозоспецифічними, встановлено їх ідентичність за вуглеводною специфічністю, фракційним та амінокислотним складами [39, 40]. При дослідженні молекулярних основ специфічності симбіонтів виявлено, що лектин люпину є компонентом вуглевод-білкової системи «розпізнавання» рослини-хазяїна і бульбочкових бактерій, оскільки він виявляв рецепторну активність до ризобіальних екзополісахаридів [18, 41, 42]. Встановлено, що екзополісахариди повільнорослих ризобій люпину і сої, а також специфічні для рослин лектини за екзогенної дії посилювали вірулентність бульбочкових бактерій і нітрогеназну активність корневих бульбочок [18]. Зазначено, що концентрації мінерального азоту, які пригнічували процес бульбочкоутворення у рослин, не інгібували синтез лектину в коренях і не змінювали основну його властивість — вуглеводну специфічність, але при цьому пригнічували синтез позаклітинних полісахаридів у бульбочкових бактерій, впливали на кількісне співвідношення моносахаридів, що входять до їх складу [18].

Роль лектинів у формуванні симбіозу не обмежується лише їх зв'язуванням із глікополімерами мікросимбіонта на початкових етапах контакту з коренями рослин. Науковці відділу встановили специфічність модуляторного впливу цих білків на формування і подальше функціонування симбіозу сої. Такий вплив виявляється у стимулюванні гомологічним лектином партнерів симбіозу. Отримані результати, а також літературні дані засвідчили, що лектини як рецепторні молекули беруть участь не лише на перших етапах взаємодії ризобій із коренями рослини-хазяїна, а й виконують роль сигнальних молекул і біологічно активних речовин у подальшому формуванні й функціонуванні азотфіксувальної симбіотичної системи [43, 44].

Нами вперше виявлено пряму залежність між лектиноюю та азотфіксувальною активностями бульбочок люпину і сої, що вказує на безпосередню участь лектинів у роботі азотфіксувального апарату. Симбіотичні властивості ризобій, від яких залежить рівень азотфіксувальної активності бобових, істотно впливають на лектинову активність не лише утворених ними бульбочок, а й інших органів цих рослин [45, 46]. Зміна показників інтенсивності фотосинтезу за різного забезпечення сої мінеральним і біологічним азотом також супровод-

жується зміною гемаглютинувальної активності білків у листках, що свідчить на користь гіпотези щодо участі лектинів у функціонуванні асиміляційної системи бульбочок і фотосинтетичного апарату [47].

Науковці відділу симбіотичної азотфіксації виділили лектин насіння безбульбочкової ізолінії сої, провели його біохімічні й імунохімічні дослідження, показали, що лектин насіння сої, яка не формує симбіотичні взаємовідносини з ризобіями, дещо відрізняється від гемаглютинувального білка насіння звичайної сої за амінокислотним складом і вуглеводною специфічністю [48—50]. Білковий екстракт насіння безбульбочкової сої відрізняється від звичайної сої за кількісним співвідношенням високомолекулярних білків і містить дві лектинові фракції з різною вуглеводною специфічністю [51]. Білок безбульбочкової сої майже не взаємодіє з ліпополісахаридами бульбочкових бактерій люпину [52]. Лектин насіння генетично зміненої сої може поліпшувати проростання насіння і формування проростків звичайної сої [53], а також утворення й функціонування бобово-ризобіального симбіозу.

Дослідження останніх років [54, 55] вказують на значущість лектинів бобових у життєвому циклі рослин, оскільки ці білки беруть участь у різних фізіологічних процесах, що відбуваються у рослинному організмі. Водночас гемаглютиніни впливають на формування бульбочок на головному і бічних коренях рослин, а також на активність розвитку симбіозу на ранніх етапах його становлення [23, 56], виявляють залежний від концентрації ефект [57]. Поєднання лектинів із різною вуглеводною специфічністю може чинити синергічний ефект на азотфіксувальну активність, бульбочкоутворення та формування надземної маси рослин [58].

Зважаючи на значущість лектинів у формуванні та функціонуванні бобово-ризобіальних систем [43] та їх роль у відповіді рослин на стрес, було висунуто припущення про можливість використання цих білків для регуляції становлення взаємовідносин між симбіонтами в умовах посухи. У результаті проведення відповідних досліджень було виявлено, що інкубація *S. meliloti* із гемаглютинінами люцерни посилює азотфіксувальну активність корневих бульбочок, сформованих цими ризобіями, стимулює ріст вегетативної маси рослин, підвищує стійкість симбіотичної системи до нестачі вологи [59]. Також показано можливість використання гетерологічного лектину сої при внесенні його у бактеріальну суспензію для активізації процесу відновлення молекулярного азоту симбіотичною системою люцерни—*S. meliloti* за недостатнього водозабезпечення [60]. У польових умовах доведено стимулювальний вплив лектину сої на ріст надземної маси та формування бобів на рослинах люцерни на фоні інокуляції. При цьому приріст надземної маси рослин за використання лектину спостерігався впродовж двох років вегетації люцерни [61]. Показано [62], що передпосівна обробка насіння люцерни лектином сої посилює продукування етилену рослинами, пригнічує нодуляцію на початкових етапах формування бобово-ризобіального симбіозу, проте сприяє утворенню ефективних азотфіксувальних систем, здатних до повноцінного відновлення після дії посухи.

Було досліджено вплив різних способів застосування екзогенного гомологічного лектину на бобово-ризобіальні симбіотичні системи, сформовані в умовах різного водозабезпечення. Встановлено, що цей білок знижує негативну дію посухи на рослинно-бактеріальні системи сої, створені за участю активного (634б) та неактивного (604к) штамів ризобій, стимулює ріст і розвиток, підвищує продуктивність рослин сої. Показано, що за недостатнього водозабезпечення екзогенний лектин за обробки ним як насіння, так і ризобій інтенсифікує перебіг основних фізіологічних процесів у рослинному організмі, зокрема підвищує активність фіксації молекулярного азоту симбіотичними системами [63, 64], посилює інтенсивність  $\text{CO}_2$ -газообміну, підвищує вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах [65, 66], а також стимулює їх асиміляційну активність, що підтверджує збільшення продигової провідності листків. При цьому ефективною є інкубація ризобій із лектином.

Вперше виявлено зростання вмісту фітогормонів цитокінінової природи в листках, коренях і бульбочках сої за інокуляції ризобіями, модифікованими лектином [67]. Такий ефект може свідчити про підвищення стійкості симбіотичної системи до посухи, оскільки збільшення вмісту саме цих фітогормонів у різних органах рослинного організму є важливою ланкою в механізмі швидкого дистанційного сигналіngu про стрес. Зафіксовано зміни активності аскорбат- і гваяколпероксидаз, а також каталази у рослинах сої під впливом екзогенного лектину за оптимального і недостатнього водозабезпечення. Отримані дані доводять роль лектину в регуляції процесів формування і функціонування симбіозу та в реакції рослин інокульованої сої на посуху [68]. Встановлено збільшення врожаю насіння сої за недостатнього водозабезпечення в разі використання лектину для обробки насіння та як компонента інокуляційної суспензії до 19 і 20 % відповідно, що є експериментальним підтвердженням можливості застосування цього білка для підвищення продуктивності симбіотичних систем сої за посушливих умов.

Дослідження взаємодії рослинних лектинів із різними видами ґрунтових азотфіксувальних мікроорганізмів в умовах *in vitro* показало, що аглютиніни із різним ступенем специфічності взаємодіяли не тільки з бульбочковими бактеріями, а й з іншими видами ризосферних азотфіксувальних мікроорганізмів, ступінь спорідненості лектину до яких був на рівні його взаємодії з неспецифічними для певної рослини ризобіями [69]. На основі отриманих результатів запропоновано оцінювати лектин-бактеріальну взаємодію як основу для створення комплексних лектин-бактеріальних композицій за принципом максимальної комплементарності компонентів [20, 70]. Доведено перспективність використання комплексних біологічних композицій на основі лектинів бобових рослин (гороху, сої) і специфічних ризобій, а також аглютиніну зародків пшениці й азотфіксувальних бактерій роду *Azotobacter* для передпосівної обробки насіння з метою оптимізації процесу біологічної фіксації атмосферного азоту й підвищення насінневої продуктивності рослин [20, 71].

Екзогенні лектини і лектиновмісні екстракти зі спектром протекторних властивостей фітолектинів (фунгітоксична, інсектицидна, про-



тивірусна активності тощо), а також адаптогенною активністю цих протеїнів [72, 73] можна використовувати, зокрема, для розробки біологічних методів захисту рослин від фітопатогенів [74], регуляції стійкості рослин за дії абіотичних чинників навколишнього середовища [61].

Окрім лектинів ціла низка сполук, продукованих обома партнерами симбіозу, діє як специфічні ефектори, зумовлює особливості формування та функціонування азотфіксуючого апарату. Так, екзополісахариди ризобіальних штамів впливають на активність нодуляції рослин гомологічними бульбочковими бактеріями, посилюють нітрогеназну активність корневих бульбочок і ризогенез, підвищують продуктивність рослин. На інфекційні властивості ризобій та активність нодуляції впливають також глюкани і ліпополісахариди [1, 75]. Доведено [76], що ризобіальний глюкан діє на рослину як екзогенний біоефектор. Обробка проростків люцерни периплазматичним глюканом ризобій люцерни із наступною бактеризацією ризобіями стимулює ріст рослин, підвищує пероксидазну активність у коренях і листках. За недостатнього водозабезпечення застосування розчину глюкану та інокуляції *S. meliloti* стимулює формування і функціонування азотфіксуючого апарату, сприяє наростанню надземної маси люцерни [77].

Отримані результати свідчать також про істотний вплив полісахаридів неризобіального походження на формування і функціонування симбіозу, вказують на можливість підвищення ефективності симбіозу неспецифічними глікополімерами [1].

У результаті встановлення симбіотичних відносин між бобовою рослиною і бульбочковими бактеріями формується високоспеціалізована структура — коренева бульбочка, розвиток і функціонування якої потребують складної регуляції, зокрема за участю фітогормонів. І хоча питання гормональної регуляції симбіотичної азотфіксації та впливу екзогенних фітогормонів на симбіоз є дуже важливими, вони залишаються малодослідженими. Під час оцінювання здатності штамів і Tn5-мутантів *B. japonicum* у чистій культурі синтезувати фітогормони ауксинової природи виявлено чітку залежність між азотфіксуючою активністю штаму та його здатністю до синтезу індолілоцтової кислоти (ІОК). Культуральні рідини вискоефективних ризобій містили у кілька разів більше ІОК порівняно з мало- чи неефективними бактеріями [78]. З'ясовано, що ауксини відіграють неспецифічну роль, яка полягає у стимулюванні росту і розвитку рослинного організму, ініціації бульбочкоутворення, збільшенні кореневої системи, внаслідок чого поліпшується обмін поживними речовинами в системі ґрунт—мікроорганізми—рослина. Характер дії ауксинів зумовлений взаємодією та співвідношенням з іншими фітогормонами, зокрема цитокінінами.

Доведено важливу роль цитокінінів у гормональному регулюванні процесів ініціації та розвитку азотфіксуючого апарату симбіотичних систем сої з бульбочковими бактеріями [79, 80]. Виявлено прямий зв'язок між кількістю зеатинрибозиду, утвореного ризобіями *in vitro*, та азотфіксуючою активністю сформованого за їх участю симбіозу, що свідчить про можливість використання показника вмісту цього гормону в чистій культурі як маркерної ознаки при доборі ефективних у симбіозі штамів роду *Bradyrhizobium*.

Доведено, що на ранніх етапах становлення симбіотичних взаємовідносин вміст фітогормонів у корневих бульбочках істотно вищий, ніж у коренях сої, що підтверджує можливий внесок мікросимбіонта в гормональний баланс рослини і значущість синтезованих ним гормонів для формування симбіозу [78—80].

Експериментально встановлено можливість підвищення продуктивності бобових трав в умовах водного стресу регуляцією речовинами фітогормональної дії процесів становлення симбіотичних взаємовідносин і функціонування створених ними симбіотичних систем. Обробка люцерни у вегетаційний період розчинами регуляторів росту рослин цитокінінової (ПС-К) і ауксинової (ПС-А-6) дії та комплексного препарату ПТМБ (продуктів термофільного метанового бродіння) сприяє реалізації азотфіксувального потенціалу симбіозу внаслідок збільшення кількості й маси корневих бульбочок та їх нітрогеназної активності [81], а також підвищує активність відновлення нітратів у коренях рослин за нестачі вологи. Застосування ПС-К і ПТМБ подовжує період активної азотфіксації, а відтак — істотніше накопичується азот у надземній масі рослин. Підтверджено, що комплексне застосування інокуляції активними штамми та обробки ПС-К люцерни у фазу прихованої бутонізації забезпечує збільшення надземної маси рослин першого і другого укосів, а також підвищує врожай насіння люцерни як за оптимального, так і недостатнього водозабезпечення, що дало підставу рекомендувати цей прийом як спосіб підвищення азотфіксувальної активності та продуктивності симбіотичних систем люцерни [82].

Дослідження білкового складу симбіотичних систем, утворених за участю ризобій із різними характеристиками, дало б змогу ідентифікувати протеїни, задіяні у формуванні й функціонуванні бульбочок та зрозуміти роль цих біологічних макромолекул на різних етапах розвитку симбіозу. Результати наших досліджень підтвердили, що на початкових етапах функціонування симбіотичної системи сої з детермінованим типом розвитку бульбочок існує прямий зв'язок між рівнем активності синтезу білків та азотфіксацією цієї системи. Підвищення активності останньої супроводжується збільшенням вмісту протеїнів. Із розвитком симбіотичних систем зростає вміст поліпептидів із молекулярною масою 15 кД, які є продуктами генів рослини-хазяїна і можуть бути або певними низькомолекулярними функціональними білками, або ензимами. Вміст цитоплазматичних поліпептидів із молекулярною масою 160 кД у бактероїдах бульбочок сої пов'язаний з ефективністю роботи нітрогеназного комплексу. Крім того, важливими для роботи нітрогеназного комплексу є мембранні поліпептиди з молекулярною масою 70 кД [83].

Вивчаючи вплив посухи на процеси становлення і функціонування бобово-ризобіального симбіозу, співробітники відділу виявили відмінності загального вмісту й складу білків коренів та бульбочок сої за водного дефіциту, які засвідчили адаптаційні зміни в них, що сприяють відновленню нормального перебігу метаболічних процесів, забезпечують регуляцію взаємодії рослин із ризобіями за стресових умов. Встановлено, що дефіцит вологи призводить до зниження загального вмісту білка як у коренях, так і в бульбочках сої. Утворення бобо-

во-ризобіального симбіозу сприяє деякому ослабленню негативних наслідків дії нестачі вологи на рослини сої та швидшому відновленню інтенсивності процесу біосинтезу білка за поновлення поливу [84].

При дослідженні динаміки та вмісту основних груп біохімічних сполук (амінокислот, спиртів, вуглеводів, органічних кислот) коренів сої при формуванні симбіотичних систем різної активності встановлено, що в процесі формування симбіозу активуються синтез і накопичення моно- та олігосахаридів у коренях інфікованих рослин [85, 86]. У відповідь на інокуляцію синтезується низка сполук, які є активними компонентами системи захисту рослин від стресу і які залучені не лише у процесі формування і функціонування симбіозу, а й здатні створювати передумови для підвищення стійкості рослин до стресових чинників [87]. Особливою відмінністю активного симбіозу від неактивного є вищий рівень вмісту вільних амінокислот — основних продуктів депонування зв'язаного біологічного азоту [88].

Виявлено істотні метаболічні якісні та кількісні зміни вмісту основних органічних кислот у коренях сої, а саме: малонової, масляної, яблучної, бурштинової, пропіонової, оцтової, шавлевої, пальмітинової, стеаринової, бензойної, що пов'язані з онтогенетичним розвитком рослин сої. Фунгіциди февер і стандак топ за протруювання насіння з подальшою інокуляцією ризобіями істотно змінюють рівень накопичення сполук цього класу, значно підвищують вміст пропіонової, яблучної, бурштинової, оцтової кислот [89]. Зміни вмісту органічних кислот можна розглядати як складову адаптації бобових рослин до дії антропогенного стресора і підтримання за таких умов функціонування симбіотичних систем.

Одним із підходів при вивченні імунної відповіді макросимбіонта на інфікування бульбочковими бактеріями є дослідження активності антиоксидантних ферментів у симбіотичних системах різної ефективності. З цією метою проводяться численні дослідження з використанням штамів і транспозонових мутантів *B. japonicum* із різними симбіотичними властивостями з музейної колекції Інституту. Показано, що пероксидазна активність листків, коренів і кореневих бульбочок сої прямо залежить від азотфіксувальної активності штаму-інокулянта, тоді як каталазна активність листків і коренів, на відміну від бульбочок, не виявляє чіткої залежності від активності ризобій [90—92]. На основі цього зроблено висновок щодо підвищеного рівня пероксидазної активності у сої, інокульованої Tn5-мутантами із високою азотфіксувальною активністю, що може свідчити про зміни фітогормонального статусу симбіотичної системи у відповідь на інфікування активнішими мутантами бульбочкових бактерій [93]. При цьому зміна фітогормонального балансу за інокуляції впливає на ростові процеси всієї рослини. Показано, що поліфенолоксидаза рослин-симбіонтів як ензим, що задіяний у біохімічних реакціях перетворення фенолів на ранніх етапах утворення симбіозу, пов'язана з вірулентністю ризобій і неістотно залежить від азотфіксувальної активності [94, 95].

Значна частина досліджень науковців зосереджена на вивченні участі антиоксидантних систем у формуванні та функціонуванні бобово-ризобіальних симбіозів як за оптимальних, так і за несприятливих

умов вирощування рослин. Проводяться роботи з метою пошуку ефективних засобів регуляції адаптаційної здатності соєво-ризобіальних симбіозів для оптимізації процесу азотфіксації за дії стресових чинників довкілля. Встановлено, що ефективність роботи симбіотичного апарату в соєво-ризобіальних симбіозах зумовлена їх здатністю до максимального збереження функціонування нодуляційних та азотфіксувальних процесів за дії посухи та після відновлення поливу рослин [96]. Формування захисних реакцій рослин сої у симбіозі з *V. japonicum* за дії зневоднення пов'язане з активацією супероксиддисмутази, адаптаційними змінами активності каталази і ферментів аскорбат-глутатіонового циклу, що забезпечує регуляцію вмісту пероксидів та інтенсивності процесів ліпопероксидації [97, 98]. Доведено, що активізація процесу пероксидного окиснення ліпідів є універсальною реакцією різних за ефективністю симбіотичних систем на дію посухи, інтенсивність розвитку якої залежить від їх здатності реалізувати свій адаптаційний потенціал за несприятливих умов вирощування [99].

Показано, що обробка насіння сої фунгіцидами февер та максимум XL разом з інокулянтом (штам *V. japonicum* 6346) індукує підвищення рівня активності ферментів із пероксидазною активністю, сприяє збереженню ефективності роботи симбіотичного апарату [100]. Визначено, що сумісна обробка насіння сої фунгіцидами та ризобіями, інкубованими з лектином, підвищує активність супероксиддисмутази й аскорбатпероксидази, знижує активність гваяколпероксидази у корневих бульбочках і коренях сої, що пов'язано з реакцією ензимів на комплексну обробку як своєрідний стрес для рослин. З'ясовано, що обробка насіння сої фунгіцидами змінює активність ферментів фенольного метаболізму в ефективній симбіотичній системі, що спричинює адаптаційні зміни метаболізму рослин [102]. При цьому інтенсифікується виділення етилену рослинами сої, інокульованої активними за фіксацією азоту ризобіями, що супроводжується збільшенням кількості корневих бульбочок, підвищенням їх питомої азотфіксувальної активності в ранні фази формування [103].

При дослідженні фізіолого-біохімічних особливостей формування і функціонування соєво-ризобіальних симбіозів за використання фізіологічно активних речовин із фунгіцидною активністю, а також визначенні оптимальних способів застосування протруйників, які б забезпечували високу ефективність симбіозу та продуктивність сої, співробітники відділу довели, що ефективність формування та функціонування симбіотичних систем залежить від комплексу чинників, зокрема діючої речовини протруйника, способу і терміну обробки, умов вирощування рослин, а знизити негативний вплив протруйників на формування корневих бульбочок і їх азотфіксувальну активність можна завчасною обробкою насіння та застосуванням фунгіцидів по вегетації [104–107].

У відділі симбіотичної азотфіксації ІФРГ НАН України вчені понад 50 років проводять роботи із селекції ефективних штамів азотфіксувальних мікроорганізмів та створення на їх основі бактеріальних добрив для підвищення продуктивності стратегічних для України сільськогосподарських культур — бобових і зернових, а також збереження й відновлення родючості ґрунтів. Лише за останні 10 років ме-

тодами аналітичної селекції та генетичної інженерії створено понад 20 штамів азотфіксувальних мікроорганізмів, захищених авторськими свідоцтвами і патентами України на винаходи [20, 23, 108—113].

Отримані ризобії мають унікальні контрастні симбіотичні властивості, серед них є штами з високою азотфіксувальною активністю, які адаптовані до ґрунтово-кліматичних умов України і сприяють формуванню високих урожаїв зі значним вмістом білка у продукції, характеризуються підвищеною комплементарністю до сортів, районованих на території України, що значною мірою підвищує ефективність застосування мікробних препаратів. Особливо цінними є штами мікроорганізмів, ефективність і стабільність яких доведена багаторічними випробуваннями, здатні до виживання і формування ефективного симбіозу з рослиною-хазяїном у стресових умовах, що особливо актуально для сучасного аграрного виробництва.

У результаті багаторічних досліджень селекціоновано високоефективні конкурентоспроможні штами бульбочкових бактерій під основні бобові культури, які забезпечують приріст урожаю на 15—22 % порівняно зі штамми-стандартами. Серед них особливе місце посідають штами з підвищеною стійкістю до несприятливих екологічних умов — низьких позитивних температур, нестачі вологи, надмірних кількостей азоту в ґрунті та пестицидів [19, 23, 114, 115].

Створена і підтримується у життєдіяльному стані одна з найбільших в Україні колекція різних за азотфіксувальною активністю штамів повільно- і швидкорослих симбіотичних мікроорганізмів (понад 880 культур), куди входять штами, селекціоновані як ученими нашого Інституту, так і працівниками інших наукових установ України і країн СНД. Крім того, у колекційному фонді зберігається низка штамів асоціативних і вільноіснуючих азотфіксувальних мікроорганізмів. Використання цієї колекції сприятиме вирішенню багатьох теоретичних і науково-прикладних завдань у сфері біологічної фіксації атмосферного азоту. «Колекція штамів симбіотичних та асоціативних азотфіксувальних мікроорганізмів» має статус національного надбання. У цьому колекційному фонді зберігаються і підтримуються цінні біологічні об'єкти — азотфіксувальні мікроорганізми, які мають стратегічно важливе значення для економічного розвитку України, оскільки використовуються для виготовлення біологічних препаратів під бобові й небобові культури, застосування яких у агровиробництві дає змогу зменшити використання мінеральних добрив та енергетичних ресурсів, знизити негативне навантаження на довкілля. Мікроорганізми з колекційного фонду постійно використовують для наукових досліджень у галузі фізіології рослин, біотехнології, генетики, мікробіології. Щороку колекція поповнюється новими штамми, які вивчають за культурально-морфологічними, симбіотичними властивостями та оцінюють їх за господарсько-корисними ознаками [114—119].

Із використанням класичних і сучасних технологій науковці відділу створили препарати нового покоління ризостим та ризостим-М (рідка й порошкоподібна форми) для бобових культур. Біологічною основою препаратів слугують запатентовані високоефективні штами бульбочкових бактерій сої, гороху, інших бобових культур, які характеризуються підвищеним продукуванням екзополісахаридів, стійкістю до

несприятливих чинників довкілля, мають інтенсивнішу азотфіксувальну активність (в 1,5—2,0 рази), вірулентність (на 10—20 %), сприяють збільшенню врожаю зерна на 12,0—14,5 % порівняно з класичними препаратами. Після збирання врожаю у ґрунті та пожнивних рештках залишається велика кількість азотовмісних сполук органічного походження. Високу ефективність ризостиму та ризостиму-М забезпечує комплекс біополімерних сполук рослинного походження, який включає лектин насіння сої або гороху, що пришвидшують формування симбіозу, активізують процес біологічної фіксації молекулярного азоту, підвищують стійкість рослин до несприятливих чинників довкілля, а також унікальний компонент, який поліпшує прилипання бактерій до насіння і подовжує їх збереження на насінній поверхні. Мікробні препарати створено на основі штамів бульбочкових бактерій, стійких до дії сучасних фунгіцидів, що дуже важливо, оскільки дають змогу завчасно обробляти насіння, використовувати інокулянт сумісно із засобами захисту рослин при протруванні насіння [120—124].

Упродовж останніх п'яти років проводяться дослідження із вдосконалення та оптимізації бактеріальних препаратів під бобові культури із залученням нанотехнологій. У результаті цих досліджень встановлено, що застосування ультрадисперсних частинок феруму, молібдену та германію як компонентів інокуляційної суспензії забезпечує найвищий приріст біомаси *V. japonicum* 634б у чистій культурі [125]. Використання нанокарбоксилатів феруму, молібдену та германію як компонентів поживного середовища для бульбочкових бактерій стимулює азотфіксувальну активність соєво-ризобіального симбіозу. При цьому нанокарбоксилат германію максимально активує процес нодуляції та азотфіксувальну активність симбіотичних систем. Експериментально доведено, що застосування нанокарбоксилату германію як компонента ризобіальної суспензії приводить до істотного й максимального серед усіх досліджених нанокарбоксилатів підвищення інтенсивності газообміну листків сої [126].

Окрім цього виявлено, що ефективним є застосування як компонента бактеріальних препаратів не одного мікроелемента, а й їх сумішей. Зокрема, суміш нанокарбоксилатів германію та феруму в комплексі з активними штамми *V. japonicum* у співвідношенні 1 : 1 : 1000 забезпечує рослини додатковими елементами живлення, формує ефективні рослинно-мікробні системи, сприяє збільшенню врожаю насіння сої на 13—15 % порівняно з інокуляцією без використання мікроелементів. Встановлено, що застосування бактеріального препарату ризобій сої на основі нанокарбоксилатів германію і феруму гарантує не лише активне формування й функціонування симбіотичного апарату рослин та їх високу продуктивність, а також забезпечує збереження фізіологічної активності бактерій за їх довготривалого зберігання, що дає змогу виготовляти мікробний препарат завчасно без зменшення його ефективності [127].

Ще однією інноваційною розробкою науковців останніх років є препарат азолек — інокулянт для зернових культур, що містить виділений нами методом аналітичної селекції та запатентований штам ґрунтових азотфіксувальних мікроорганізмів, а також аглютинін за-

родків пшениці, який визначає, зокрема, взаємодію рослин і мікроорганізмів, сприяє повнішій реалізації потенціалу продуктивності зернових культур. Мікроорганізми, що входять до складу препарату, характеризуються здатністю до фіксації молекулярного азоту, продукують низку біологічно активних речовин, сприяють формуванню агрономічно корисної мікробіоти у кореневій зоні рослин унаслідок інтродукції бактеріальних клітин інокулянта, що, у свою чергу, поліпшує агроекологічні характеристики ґрунту. Фітопротеїн (аглютинін зародків пшениці) має рістстимулювальну, фітопротекторну, адаптогенну дію на рослини і мікроорганізми, а також фунгіцидний ефект щодо певного кола фітопатогенів. Ефективність цього препарату підтверджена багаторічними дослідженнями: урожай зерна пшениці за його застосування для передпосівної обробки насіння зростає на 10–16 % [120].

У разі використання для передпосівної обробки насіння комплексної бактеріальної композиції на основі трьох ізолятів азотфіксуювальних мікроорганізмів із ризосфери ярої та озимої пшениці зернова продуктивність культур підвищувалась у середньому на 12–19 %.

В Інституті налагоджено напівпромислове виробництво бактеріальних препаратів, які за технологічністю й ефективністю перевершують вітчизняні та зарубіжні аналоги.

Співробітники Інституту в творчій співдружності з установами НААН України розробили і впровадили у виробництво екологічно чисту технологію отримання рослинного білка на основі використання симбіотичної взаємодії високоефективних мікроорганізмів із сучасними сортами бобових рослин.

Розроблена технологія має широкомасштабне впровадження. Доведено, що використання симбіотично фіксованого азоту сприяє здешевленню білка в 10 разів порівняно з внесенням мінеральних азотних добрив. Ефективне використання бобово-ризобіальних систем із застосуванням передпосівної бактеризації насіння дає змогу економити до 90 кг/га мінерального азоту, отримувати екологічно чисту продукцію, сприяє збереженню родючості ґрунтів, забезпечує прибуток до 2100 грн/га залежно від культури. Економічний ефект від її застосування становить понад 1 млрд грн на рік [128].

Наші роботи отримали гідне визнання наукової громадськості. Вони відзначені двома Державними преміями України в галузі науки і техніки (2012, 2013), трьома іменними преміями Національної академії наук України: премією імені М.Г. Холодного (1998), премією імені Д.К. Заболотного (2005), премією імені В.Я. Юр'єва (2016), а також Премією Верховної Ради України (2009), Премією Кабінету Міністрів України (2009), почесною відзнакою УААН (2009), премією НААН України «За видатні досягнення в аграрній науці» (2016), медаллю, шістьма преміями НАН України для молодих учених (1994, 2000, 2005, 2006, 2010, 2015), відзнакою НАН України «За професійні здобутки» (2015), Почесною грамотою Кабінету Міністрів України (2013), а також численними грамотами і подяками.

Науковці відділу є авторами 19 монографій, 3 навчальних посібників, 42 патентів і авторських свідоцтв, численних статей у про-

відних фахових наукових виданнях. Із часу створення відділу тут підготовлено 5 докторів та 31 кандидат біологічних наук.

Зважаючи на значні кліматичні зміни та відповідно до сучасних потреб і вимог суспільства перспективним є пошук шляхів підвищення продуктивності азотфіксувальних симбіотичних систем, їх адаптаційних можливостей, зокрема впливу екологічних (у тому числі стресових) чинників на взаємовідносини рослин і мікроорганізмів, з'ясування механізмів підвищення стійкості рослин до впливу абіотичних чинників і фітопатогенів з метою збільшення врожайності рослин.

Залишається маловивченою участь прооксидантно-антиоксидантних систем в індукції та регуляції захисних реакцій, що забезпечують підтримання гомеостазу клітин у мікробно-рослинних взаємодіях. У цьому аспекті, з одного боку, перспективними й актуальними будуть дослідження ролі активних форм кисню та продуктів процесу ліпопероксидації клітинних мембран у сигналінгу, регуляції та підтриманні гомеостазу рослинних клітин за дії стресорів різноманітної природи, з іншого — з'ясування участі антиоксидантних систем у включенні стрес-захисних механізмів та розвитку адаптивних реакцій, спрямованих на підвищення стресостійкості рослинних клітин бобових у симбіозі з бульбочковими бактеріями.

Зважаючи на істотне значення фітогормонів у регуляції росту й розвитку рослин, важливим є вивчення їх ролі у процесах нодуляції та азотфіксації бобових у симбіозі з бульбочковими бактеріями за дії різних чинників (як природних чинників довкілля, так і сполук, що їх використовують у практиці сільськогосподарського виробництва). Зокрема актуальними є дослідження щодо з'ясування послідовності передачі сигналу в геном рослини-хазяїна під час бактеріальної інвазії та участі в цьому процесі фітогормонів.

Доробок зарубіжних і вітчизняних науковців вказує на особливу актуальність досліджень мікробіомів, які тісно пов'язані з життєдіяльністю живих організмів, зокрема рослин, оскільки мікробні угруповання здатні значною мірою впливати на розвиток макроорганізму. Так, важливим є створення та застосування багатокомпонентних рослинно-мікробних систем із корисними для рослин ґрунтовими мікроорганізмами, такими як арбускулярні мікоризні гриби, бульбочкові бактерії, рістстимулювальні бактерії (PGPB). З огляду на здатність бульбочкових бактерій синтезувати біологічно активні речовини та їх інші корисні властивості як перспективний науковий напрям розглядають вивчення потенціалу цих мікроорганізмів у поліпшенні росту й розвитку цінних бобових і небобових сільськогосподарських культур, підвищенні їх продуктивності.

На сьогодні відповідно до запитів на органічно чисту продукцію рослинництва не втрачає актуальності розробка екологічно безпечних способів підвищення продуктивності зернобобових культур, що базуються на передпосівній інокуляції насіння мікробіологічними препаратами та створенні високопродуктивних сортів, які не є ГМО, а призначені передусім для екологічного землеробства. Оскільки моноінокулянти чутливіші до дії абіотичних і біотичних чинників довкілля, стабілізації та оптимізації їх агрономічно корисних ефектів можна досягнути внаслідок комплексної дії як основного агента препарату, так і



додаткових біологічних агентів із рістстимулювальною, фітопротекторною, адаптогенною дією та іншими властивостями, якими можуть бути не лише мікроорганізми з різними екологічними функціями, а й біологічно активні сполуки природного походження. Зокрема перспективними є: вивчення можливості розширення спектра реалізації симбіотичних властивостей бульбочкових бактерій унаслідок модулювального впливу біологічно активних сполук протеїнової (фітолектини) та вуглеводної (моносахариди) природи, які задіяні в сигналінгу і молекулярних взаємодіях рослини-хазяїна й мікросимбіонта при утворенні бобово-ризобіальних симбіозів за дії різних чинників довкілля.

Використання біологічно активних речовин природного походження було й залишається дієвим засобом регуляції росту та розвитку рослин, оптимізації їх взаємовідносин із мікроорганізмами. При цьому дослідження ефективності комплексного застосування біопрепаратів, виготовлених на основі активних штамів мікроорганізмів-азотфіксаторів, із біологічними засобами захисту рослин від збудників хвороб для створення високоефективних симбіотичних систем, профілактики і захисту бобових культур від фітопатогенів різної етіології набувають особливої актуальності.

У зв'язку зі значними успіхами в галузі дослідження і модифікації геномів живих організмів перспективними є роботи зі створення генно-інженерними методами нових штамів бульбочкових бактерій. При цьому необхідний скринінг перспективних мікроорганізмів, отриманих різними методами, у певних агроекологічних умовах за ознакою ефективного впливу на продуктивність і якість рослин. Особливе місце в цьому аспекті посідають дослідження чутливості активних штамів ризобій до біотичних і абіотичних чинників, зокрема впливу важких металів, які, потрапивши у довкілля, акумулюються ґрунтовим покривом, можуть спричинити біохімічні порушення метаболізму рослин, стати стресовим чинником при формуванні та функціонуванні симбіотичних систем. Не менш важливою є перевірка стійкості штамів бульбочкових бактерій до нових, сучасних засобів захисту рослин, асортимент яких постійно оновлюється і розширюється у зв'язку з появою резистентних форм фітопатогенних мікроорганізмів до існуючих на сьогодні діючих речовин або їхніх комплексів.

Перспективним напрямом досліджень є вдосконалення елементів технології застосування мікробних препаратів, виготовлених на основі активних штамів бульбочкових бактерій, унаслідок використання преінокулянтів, а також високоефективних сучасних прилипачів, речовин-екстендерів, здатних забезпечувати живлення і захист ризобій на насінні.

Подальше дослідження зазначених вище питань із використанням новітніх методів і прийомів дасть змогу не лише поглибити наявні на сьогодні фундаментальні знання з проблеми біологічної фіксації азоту, а й сприятиме розумінню значущості азотфіксувальних мікроорганізмів для росту й розвитку рослин, їх ролі у накопиченні біологічного азоту в ґрунті та перспективності використання у сільськогосподарській практиці.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф., Даценко В.К., Кругова Е.Д., Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н., Михалків Л.М. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобийный симбиоз. В 4 т. Киев: Логос, 2010. Т. 1. 508 с.
2. Патыка В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В., Шерстобоева О.В., Мельничук Т.М., Калініченко А.В., Гриник І.В. Біологічний азот. Київ: Світ, 2003. 424 с.
3. Манорик А.В., Старченков Е.П. Фиксация атмосферного азота фракциями, полученными из клубеньков люпина. Докл. АН СССР. 1969. **186**, № 4. С. 975–977.
4. Манорик А.В., Старченков Е.П., Даценко В.К. Методы получения и очистки бесклеточных азотфиксирующих препаратов из различных азотфиксирующих организмов. Киев: Наукова думка, 1971. 70 с.
5. Манорик А.В., Старченков Е.П., Даценко В.К. Использование  $^{15}\text{N}$  для изучения фиксации азота симбиотическими системами. Тез. Рабочего науч.-метод. совещ. по исполъз. стабильного изотопа  $^{15}\text{N}$  в исслед. по агрохимии, микробиологии, почвоведению и земледелию (Ленинград, 2–5 марта 1971). Ленинград, 1971. С. 31–32.
6. Манорик А.В., Старченков Ю.П., Даценко В.К. Одержання азотфіксуючих компонентів ферментної системи бактероїдів люпину жовтого. Дон. АН УРСР. 1971. № 4. С. 363–365.
7. Старченков Е.П. Нитрогеназа симбиотических систем люпин—*Rhizobium lupini* различной эффективности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва, 1982. 42 с.
8. Старченков Е.П., Яковлева Н.С., Даценко В.К. Влияние кислорода и условий хранения интактных клубеньков люпина желтого на фиксацию атмосферного азота. Физиология и биохимия культ. растений. 1971. **3**, № 1. С. 33–35.
9. Крикунець В.М., Білима Н.І. Вплив концентрації кисню на фіксацію азоту відокремленими бульбочками люпину жовтого залежно від фази вегетації рослин. Укр. бот. журн. 1977. **28**, № 4. С. 494–497.
10. Старченков Е.П., Даценко В.К., Проценко Н.А. Зависимость нитрогеназной активности бактериоидов клубеньков люпина от концентрации кислорода в газовой среде. Физиология и биохимия культ. растений. 1980. **12**, № 5. С. 504–510.
11. Старченков Е.П., Беліма Н.І., Желюк В.М. Связывание молекулярного азота клубеньковыми бактериями в симбиотических и культуральных условиях. Киев: Наукова думка, 1984. 224 с.
12. Маличенко С.М., Кругова Е.Д., Гнип И.А., Старченков Е.П. Синтез и функциональная активность нитрогеназы *Rhizobium* вне симбиоза с растением. Молекулярная биология. 1983. **5**. С. 57–61.
13. Маличенко С.М., Кругова Е.Д., Старченков Е.П. Иммунологическая идентификация нитрогеназных белков в асимбиотической форме *Rhizobium lupini*. Физиология и биохимия культ. растений. 1986. **18**, № 3. С. 232–239.
14. Маличенко С.М., Лисова Н.Е., Старченков Е.П. Экспрессия *nif*-оперона *Rhizobium japonicum* под влиянием цАМФ. Молекулярная биология. 1979. **24**. С. 50–54.
15. Маличенко С.М., Ничик М.М., Старченков Е.П. Экспериментальные доказательства локализации *nif*-оперона в микросимбионте при фиксации азота бобовыми растениями. Молекулярная биология. 1978. **19**. С. 78–82.
16. Старченков Е.П., Маличенко С.М., Ничик М.М. Экспрессия *nif*-генов *Rhizobium* различной активности *in vitro* и *in vivo*. Молекулярная биология. 1980. **26**. С. 27–33.
17. Старченков Е.П., Маличенко С.М., Кругова Е.Д. О синтезе нитрогеназы свободноживущими клубеньковыми бактериями люпина. Докл. АН СССР. 1981. **259**, № 4. С. 993–996.
18. Коць С.Я., Маличенко С.М., Кругова О.Д., Мандровська Н.М., Кириченко О.В. Фізіолого-біохімічні особливості живлення рослин біологічним азотом. Київ: Логос, 2001. 271 с.
19. Коць С.Я., Михалків Л.М. Фізіологія симбіозу та азотне живлення люцерни. Київ: Логос, 2005. 300 с.
20. Коць С.Я., Моргун В.В., Патыка В.Ф., Маличенко С.М., Маменко П.Н., Киризий Д.А., Михалків Л.М., Береговенко С.К., Мельникова Н.Н. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобийный симбиоз. В 4 т. Киев: Логос, 2011. Т. 2. 523 с.
21. Киризий Д.А., Воробей Н.А., Коць С.Я. Взаимосвязь азотфиксации и фотосинтеза как основных составляющих продукционного процесса у люцерны. Физиология растений. 2007. **54**, № 5. С. 666–671. <https://doi.org/10.1134/S1021443707050032>

22. Воробей Н.А., Коць С.Я. Азотфіксувальна активність та ріст вегетативних органів люцерни за сумісної інокуляції суспензіями на основі активного і неактивного штамів *Sinorhizobium meliloti*. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2009. **41**, № 2. С. 162—167.
23. Коць С.Я., Моргун В.В., Тихонович И.А., Проворов Н.А., Патыка В.Ф., Петриченко В.Ф., Мельникова Н.Н., Маменко П.Н. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобильный симбиоз. В 4 т. Киев: Логос, 2011. Т. 3. 404 с.
24. Марьошкин В.Ф., Даценко В.К., Курочкина Л.Л., Зарицкая-Бурденюк С.Д. Эффективность внутрисортного отбора у сои по азотфиксирующей активности. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1995. **27**, № 3. С. 165—169.
25. Авторське свідоцтво № 267, Україна. Соя Чорнобура. Мар'юшкін В.Ф., Даценко В.К., Січкач В.І., Михайлов В.Г., Фортуняк А.Т., Зарицька-Бурденюк С.Д. Заявл. 14.11.1989 № 9002847. Зареєстровано в Державному реєстрі сортів рослин в 1995 р.
26. Melnykova N., Gryshchuk O., Mykhalkiv L., Mamenko P., Kots S. Plant growth promoting properties of bacteria isolated from the rhizosphere of soybean and pea. *Natura Montenegrina, Podgorica*. 2013. N 12 (3-4). P. 915—923.
27. Melnykova N., Kots S. Effect of microorganisms from the rhizosphere of black locust on seed germination and seedling growth: Proc. Sci. Conf. Dendrologické dni v Arborete «Mlynany 2018» (Zvolen, October 2018). Arboretum Mlynany UEL SAV, Zvolen, 2018. P. 110—114.
28. Мельникова Н.Н., Михалкив Л.М., Омельчук С.В., Береговенко С.К. Ризосферные микроорганизмы как фактор регулирования формирования бобово-ризобильного симбиоза. *Физиология растений и генетика*. 2018. **50**, № 4. С. 299—321. <https://doi.org/10.15407/frg2018.04.299>
29. Мельникова Н.М. Вплив полісахаридів ризобій на проростання насіння сої та бульбочкоутворення при формуванні соєво-ризобіального симбіозу. *Физиология растений и генетика*. 2019. **51**, № 5. С. 436—446. <https://doi.org/10.15407/frg2019.05.436>
30. Кириченко Е.В. Взаимоотношения бобовых растений и клубеньковых бактерий на уровне доконтактных взаимодействий при формировании азотфиксирующих систем. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2002. **34**, № 2. С. 95—101.
31. Кириченко Е.В. Изучение хемотаксиса клубеньковых бактерий люпина к органическим веществам. *Микробиол. журн*. 2005. **67**, № 3. С. 19—26.
32. Кириченко О.В. Хемотаксис ризобій люпину до амінокислот, цукрів, солей органічних кислот у присутності мінерального азоту. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2005. **37**, № 4. С. 333—340.
33. Martins S.J., Medeiros F.H.V., Lakshmanan V., Bais H.P. Impact of seed exudates on growth and biofilm formation of *Bacillus amyloliquefaciens* ALB629 in common bean. *Front Microbiol*. 2018. Jan 9, N 8. 2631. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02631>
34. Coelho L.C.S., Mignoni D.S.B., Silva F.S.B., Braga M.R. Seed exudates of *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. stimulate the symbiotic phase of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora albida*. *Hoehnea*. 2019. **46**, N 1. e272018. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-27/2018>
35. Мельникова Н.М. Формування бобово-ризобіального симбіозу за дії ексудатів насіння люпину. *Наук. зап. Тернопіл. нац. пед. ун-ту імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія*. 2014. **3**, № 60. С. 131—134.
36. Мельникова Н.Н., Омельчук С.В. Влияние семенных экссудатов бобовых растений на формирование бобово-ризобильного симбиоза. *Прикл. биохимия и микробиология*. 2009. **45**, № 3. С. 331—337. <https://doi.org/10.1134/S0003683809030107>
37. Белима Н.И., Манорик А.В. Содержание свободных аминокислот в патоке, корнях и корневых выделениях некоторых растений. *Физиолого-биохимические основы питания растений*. Киев: Наукова думка, 1967. Вып. 2. С. 63—71.
38. Melnykova N.M. Soybean seed exudate modulates the effect of root exudate on nodulation and nitrogen fixation of soybean. *Сучасна біологія рослин: теоретичні і прикладні аспекти. Тези доп. IV Міжнар. наук. конф. Харків. нац. аграр. ун-т (Харків, 9—10 жовтня 2018)*. Харків, 2018. С. 83.
39. Кириченко Е.В., Маличенко С.М., Кругова Е.Д. Аминокислотный состав фитогемаглютининов люпина. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1994. **26**, № 2. С. 200—203.

40. Маличенко С.М., Назаренко Н.И., Кириченко Е.В., Заец В.Н. Выделение лектинов из семян и корней люпина (*Lupinus luteus* L.) и изучение некоторых их свойств. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1994. **26**, № 3. С. 252—256.
41. Кириченко Е.В., Маличенко С.М. Лектин бобовых растений — молекулярный компонент углеводов-белковой системы «узнавания» симбионтов. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1995. **27**, № 5—6. С. 315—323.
42. Кириченко О.В., Маличенко С.М., Косенко Л.В. Экзополісахариди бульбочкових бактерій люпину та сої і їх роль у встановленні симбіотичних зв'язків між ризобіями та бобовими рослинами. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2001. **33**, № 6. С. 539—544.
43. Маличенко С.М., Даценко В.К., Маменко П.М., Коць С.Я. Участь лектинів специфічних і неспецифічних до бульбочкових бактерій бобових рослин у формуванні і функціонуванні азотфіксувального комплексу. *Наук. зап. Тернопіл. нац. пед. ун-ту імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія*. 2002. **3**, № 18. С. 49—57.
44. Маменко П.М., Маличенко С.М., Даценко В.К., Коць С.Я. Симбіотичні властивості і продуктивність сої залежно від концентрації її лектину в инокуляційній суспензії. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2003. **35**, № 3. С. 215—221.
45. Маличенко С.М., Маменко П.М., Коць С.Я. Вплив різних за активністю штамів роду *Bradyrhizobium* на динаміку лектинової активності кореневих бульбочок та функціонування азотфіксувального апарату люпину. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2002. **34**, № 6. С. 511—516.
46. Сытников Д.М., Коць С.Я., Маличенко С.М. Лектиновая активность различных органов сои в условиях эффективного и неэффективного симбиоза. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2006. **38**, № 11. С. 53—60.
47. Сытников Д.М., Коць С.Я., Маличенко С.М., Киризий Д.А. Интенсивность фотосинтеза и лектиновая активность листьев сои при инокуляции ризобиями совместно с гомологичным лектином. *Физиология растений*. 2006. **53**, № 2. С. 189—195.
48. Коць С.Я., Береговенко С.К., Кириченко Е.В., Мельникова Н.Н. Особенности взаимодействия растений и азотфиксирующих микроорганизмов. Киев: Наукова думка, 2007. 315 с.
49. Мельникова Н.М. Біохімічні особливості лектинів безбульбочкової сої. *Укр. біохім. журн*. 1997. **69**, № 5—6. С. 158—162.
50. Мельникова Н.М. Особливості амінокислотного складу лектину безбульбочкової сої. *Укр. біохім. журн*. 1997. **69**, № 5—6. С. 200—202.
51. Мельникова Н.М., Маменко П.М., Коць С.Я. Дві гемаглютинуючі фракції білків насіння безбульбочкової сої з різною вуглеводною специфічністю. *Доп. НАН України*. 2004. № 11. С. 167—171.
52. Melnykova N.M., Malichenko S.M., Kots S.Ya. Protein composition and carbohydrate-binding activity of non-nodulating soybean root extract: Proc. 12<sup>th</sup> Intern. Congr. on Genes, Gene families, and Isozymes (Berlin, 2003)/Eds. C. Schnarrenberger, B. Wittmann-Liebold. Medimond, 2003. P. 261—264.
53. Мельникова Н.М., Маменко П.М., Омельчук С.В., Маличенко С.М. Формування проростків сої за дії лектинів насіння звичайної та безбульбочкової сої. Живлення рослин: теорія і практика. Київ: Логос, 2005. С. 363—370.
54. Kovalchuk N.V., Melnykova N.M., Musatenko L.I. Role of phytolectin in the life cycle of plants. *Biopolym. Cell*. 2012. **28**, N 3. P. 171—180. <https://doi.org/10.7124/bc.00004A>
55. Melnykova N.M., Mykhalkiv L.M., Mamenko P.M., Kots S.Ya. The areas of application for plant lectins. *Biopolym. Cell*. 2013. **29**, N 5. P. 357—366. <https://doi.org/10.7124/bc.00082A>
56. Мельникова Н.Н., Ковальчук Н.В., Коць С.Я., Мусатенко Л.И. Влияние лектинов семян сои на формирование и функционирование бобово-ризобиального симбиоза. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2009. **41**, № 5. С. 439—446.
57. Мельникова Н.М., Михалків Л.М., Омельчук С.В. Азотфіксувальна активність симбіозу соя—*Bradyrhizobium japonicum* та вегетативна маса рослин за дії лектину насіння безбульбочкової сої. Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. Київ: Логос, 2009. Т. 1. С. 492—496.
58. Мельникова Н.Н., Коць С.Я. Влияние бинарных композиций лектинов сои и гороха на формирование соево-ризобиального симбиоза. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. 2015. **35**, № 2. С. 64—71.

59. Коць С.Я., Михалків Л.М., Веселовська Л.І., Береговенко С.К. Азотфіксувальна активність і продуктивність люцерни, інокульованої *Sinorhizobium meliloti*, за різного водозабезпечення та використання білків із гемаглютинуючою активністю. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. 2014. Вип. 23, № 1129. С. 59—64.
60. Kots S.Ya., Mykhalkiv L.M., Mamenko P.M., Volkogon M.V. The study of alfalfa — *Sinorhizobium meliloti* symbiosis productivity under different water conditions and the influence of the legume seed lectin. *J. Agricult. Sci. Technol.* 2011. N 3. P. 454—457.
61. Застосування лектину насіння сої для регуляції формування і функціонування бобово-ризобіального симбіозу люцерни та сої за дії посухи: пат. 102177 Україна. МПК А01N№ 25/00, А01N№65/20, заявл. 06.03.2015. Опубл. 26.10.15. Бюл. № 20.
62. Mykhalkiv L.M., Kots S.Ya., Zhemojda A.V., Kots T.A. Symbiotic properties of *Sinorhizobium meliloti* and ethylene production by alfalfa plants at the early stages of the symbiosis formation under different water supply and seed treatment by lectin. *Mikrobiol. Z.* 2021. **83**, N 1. P. 32—38.
63. Веселовська Л.І., Михалків Л.М., Коць С.Я. Вплив екзогенного лектину на ефективність симбіозу *Glycine max—Bradyrhizobium japonicum* в умовах посухи. *Физиология растений и генетика*. 2013. **45**, № 4. С. 319—326.
64. Веселовська Л.І., Коць С.Я. Вплив різних способів застосування лектину на симбіотичні системи соя—*Bradyrhizobium japonicum*, сформовані в умовах оптимального та недостатнього водозабезпечення. *Физиология растений и генетика*. 2014. **46**, № 5. С. 437—448.
65. Коць С.Я., Кірізій Д.А., Веселовська Л.І. Інтенсивність фотосинтезу симбіотичних систем соя—*Bradyrhizobium japonicum* за дії екзогенного лектину. *Доп. НАН України*. 2013. № 11. С. 157—162.
66. Кірізій Д.А., Веселовська Л.І., Коць С.Я. Вплив посухи на газообмін листків сої, інокульованої ризобіями із застосуванням насінневого лектину. *Физиология растений и генетика*. 2014. **46**, № 6. С. 498—506.
67. Рибаченко Л.І., Рибаченко О.Р., Коць С.Я. Вплив екзогенного лектину та передпосівної інокуляції на пул фітогормонів цитокінінової природи у рослинах сої, вирощеної за різного водозабезпечення. Актуальні питання розвитку біології та екології: Матер. Міжнар. наук.-практ. конф. (Вінниця, 3—7 жовтня 2016). Вінниця, 2016. С. 381—384.
68. Коць С.Я., Рибаченко Л.І., Михалків Л.М. Активність окисно-відновних ферментів у симбіотичних системах соя—*Bradyrhizobium japonicum* за дії екзогенного лектину та різного водозабезпечення. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2016. Вип. 23. С. 17—23.
69. Кириченко О.В. Взаимодействие растительных лектинов с почвенными азотфиксирующими микроорганизмами. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2005. **37**, № 5. С. 402—405.
70. Кириченко Е.В. Биотехнологии в растениеводстве. Николаев: Иллион, 2014. 436 с.
71. Кириченко Е.В., Титова Л.В. Лектин сои как компонент комплексного биопрепарата на основе *Bradyrhizobium japonicum* 6346. *Прикл. биохимия и микробиология*. 2006. **42**, № 2. С. 219—223.
72. Кириченко О.В., Сергієнко В.Г. Фунгітоксична активність рослинних лектинів. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2006. **38**, № 6. С. 526—534.
73. Кругова О.Д., Мандровська Н.М., Кириченко О.В. Вплив екзогенного лектину на активність антиоксидантних ферментів, ендогенного лектину і вміст флавоноїдів у пшениці. *Укр. біохім. журн.* 2006. **78**, № 2. С. 106—112.
74. Спосіб використання рослинних лектинів для захисту овочевих культур від хвороб: пат. 41723 Україна. МПК А01N 63/00, А01С 1/06, заявл. 28.10.08. Опубл. 10.06.09. Бюл. № 11.
75. Коць С.Я., Михалків Л.М., Мандровська Н.М., Косенко Л.В., Затовська Т.В. Вплив глюкану *Sinorhizobium meliloti* на утворення та функціонування азотфіксувальних симбіотичних систем люцерни за різного водозабезпечення. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2002. **34**, № 5. С. 413—418.
76. Косенко Л.В., Михалків Л.М., Кругова Е.Д., Мандровская Н.М., Коць С.Я. Биологическая активность глюкана *Sinorhizobium meliloti*. *Микробиология*. 2003. № 5. С. 633—638.

77. Kots S.Y., Mykhalkiv L.M., Melnykova N.M. Improving lucerne productivity under water stress by treatment with periplasmic glucan. *Grassland Science in Europe*. 2003. N 8. P. 649—652.
78. Коць С.Я., Волкогон Н.В., Гришук О.О. Способность штаммов и Tn5-мутантов *Bradyrhizobium japonicum* к синтезу ИУК и АБК in vitro. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2010. **42**, № 6. С. 491—496.
79. Волкогон М.В., Маменко П.М., Коць С.Я. Баланс ІОК та зеатину в рослинах сої за інокуляції насіння різними штамми й мутантами *Bradyrhizobium japonicum*. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2009. **41**, № 5. С. 408—416.
80. Гришук О.О. Фітогормональний статус сої за використання штамів із різними симбіотичними характеристиками: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2014. 21 с.
81. Коць С.Я., Григорюк І.А., Михалків Л.М., Береговенко С.К., Драгозов І.В. Влияние природных и синтетических регуляторов роста на азотфиксирующую активность и интенсивность фотосинтеза люцерны при разном водообеспечении. *Агробиология*. 2006. № 5. С. 41—48.
82. Спосіб підвищення азотфіксувальної активності та продуктивності симбіотичних систем люцерна—*Sinorhizobium meliloti*: пат. 102763 Україна. МПК 102763 UA, IPC 2015.01, A01N25/00 A01P21/00, заявл. 06.03.2015. Опубл. 25.11.15. Бюл. № 22.
83. Маменко П.М., Коць С.Я., Дрозденко Г.М., Жемойда А.В. Білковий склад бульбочок сої, інокульованої штамми та Tn5-мутантами *Bradyrhizobium japonicum* різної ефективності. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2008. **40**, № 6. С. 525—531.
84. Кондратюк Ю.Ю., Рибаченко О.Р., Маменко П.М., Коць С.Я. Вплив посухи на вміст розчинного білка в коренях сої, інокульованої штамми *Bradyrhizobium japonicum* з різними симбіотичними властивостями. *Физиология растений и генетика*. 2015. **47**, № 4. С. 361—366.
85. Левішко А.С., Маменко П.М., Коць С.Я. Дослідження розподілу метаболітів бобово-ризобіального симбіозу різної ефективності. Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та науки: Матеріали наук.-метод. семінару (Харків, 20 березня 2013). Харків, 2013. С. 84—85.
86. Levishko A., Mamenko P., Kots S. Metabolic changes in soybean roots inoculated by *Bradyrhizobium japonicum* strains: *FEBS J. Special Issue: FEBS EMBO 2014 Conf.* (Paris, France, 30 Aug.—4 Sept. 2014). Paris, 2014. P. 582.
87. Левішко А.С., Маменко П.М., Коць С.Я. Динаміка вмісту органічних кислот у коренях сої за інокуляції різними за ефективністю штамми *Bradyrhizobium japonicum*. *Наук. зап. Тернопіл. нац. пед. ун-ту імені Володимира Гнатюка. Сер. Біологія. Спец. випуск: Біологічна фіксація азоту*. 2014. С. 118—121.
88. Левішко А.С., Хоменко Ю.О. Динаміка розподілу метаболітів при функціонуванні соєво-ризобіального симбіозу різної ефективності. *Наук. зап. екол. лаб. УДПУ*. Вип. 15. Київ: Науковий світ, 2012. С. 57—61.
89. Павлише А.В., Кириченко О.В., Коць С.Я. Метаболічні зміни вмісту органічних кислот у коренях рослин *Glycine max (Fabaceae)* на ранніх етапах формування симбіозу за дії фунгіцидів. *Ukrainian Botanical Journal*. 2018. **75**, N 5. P. 480—488. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.05.480>
90. Василюк В.М., Кругова О.Д., Мандровська Н.М., Коць С.Я. Активність пероксидази і каталази у сої, інокульованої Tn5-мутантами *Bradyrhizobium japonicum*. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2007. **39**, № 4. С. 334—342.
91. Мандровська Н.М., Кругова О.Д., Василюк В.М., Коць С.Я. Активність каталази у коренях і бульбочках сої, інокульованої Tn5-мутантами *Bradyrhizobium japonicum*. *Вісн. Укр. т-ва генетиків і селекціонерів*. 2008. **6**, № 1. С. 73—81.
92. Мандровська Н.М., Кругова О.Д., Коць С.Я. Активність каталази симбіотичних систем сої різної ефективності на ранніх етапах формування симбіозу. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. 2010. **1**, № 19. С. 69—74.
93. Кругова Е.Д., Коць С.Я., Мандровская Н.М., Василюк В.Н. Активность пероксидазы и полифенолоксидазы в клубеньках и корнях сои, инокулированной Tn5-мутантами *Bradyrhizobium japonicum*. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. 2008. Вип. 1. С. 6—14.
94. Кругова Е.Д. Специфические стратегии клубеньковых и фитопатогенных бактерий при инфицировании растений. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2009. **41**, № 1. С. 3—15.

95. Кругова О.Д. Активність пероксидази і поліфенолоксидази у симбіотичних системах сої, утворених за участю мутантів *Bradyrhizobium japonicum* на ранніх етапах формування симбіозу. *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку*. Київ: Логос, 2009. Т. 1. С. 428—436.
96. Маменко Т.П. Реакція симбіотичного апарату сої на втрати вмісту води у листках і коренях, індуковані тривалою дією посухи. *Ecology and noospherology*. 2019. **30**, № 1. С. 44—49. <https://doi.org/10.15421/031908>
97. Маменко Т.П., Хоменко Ю.О., Коць С.Я. Активність супероксиддисмутази та ензимів аскорбат-глутатіонового циклу у симбіотичних системах *Glycine max—Bradyrhizobium japonicum* за дії посухи. *Мікробіол. журн.* 2018. **80**, № 3. С. 77—89. <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.03.077>
98. Kots S.Ya., Mamenko T.P., Khomenko Yu.O. The content of hydrogen peroxide and catalase activity in different on effectiveness of symbiotic systems *Glycine max—Bradyrhizobium japonicum* under drought conditions. *Мікробіол. журн.* 2019. **81**, № 4. С. 62—75. <https://doi.org/10.15407/microbiolj81.04.062>
99. Morgun V.V., Kots S.Ya., Mamenko T.P., Vorobey N.A. Lipid peroxidation intensity in different on effectiveness of symbiotic systems *Glycine max—Bradyrhizobium japonicum* under drought conditions. *Мікробіол. журн.* 2020. **82**, № 4. С. 23—30. <https://doi.org/10.15407/microbiolj82.04.023>
100. Павлище А.В., Маменко Т.П., Рибаченко Л.І., Коць С.Я. Вплив фунгіцидів на функціонування та пероксидазну активність кореневих бульбочок сої за інокуляції ризобіями, інкубованими з лектином. *Мікробіол. журн.* 2018. **80**, № 5. С.76—89. <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.05.076>
101. Коць С.Я., Маменко Т.П., Павлище А.В. Активність азотфіксації та антиоксидантних ферментів у симбіотичних системах *Glycine max—Bradyrhizobium japonicum* за комплексної обробки лектином та фунгіцидами. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2018. **9**, № 2. С. 148—155. <https://doi.org/10.15421/021822>
102. Mamenko T.P., Khomenko Y.O., Kots S.Y. Influence of fungicides on activities of enzymes of phenolic metabolism in the early stages of formation and functioning of soybean symbiotic apparatus. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2019. **10**, N 1. P. 111—116. <https://doi.org/10.15421/021917>
103. Mamenko T.P., Kots S.Y., Khomenko Y.O. The intensity of ethylene release by soybean plants under the influence of fungicides in the early stages of legume-rhizobial symbiosis. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. **11**, N 1. P. 98—104. <https://doi.org/10.15421/022014>
104. Павлище А.В., Кірізій Д.А., Коць С.Я. Реакція симбіотичних систем сої на дію фунгіцидів за різних способів обробки. *Фізіологія рослин і генетика*. 2017. **49**, № 3. С. 237—247. <https://doi.org/10.15407/frg2017.03.237>
105. Павлище А.В., Якимчук Р.А., Омельчук С.В., Жемойда А.В., Коць С.Я. Симбіотичні властивості та насіннева продуктивність сої у польових умовах за різних способів обробки насіння фунгіцидами. *Фізіологія рослин і генетика*. 2018. **50**, № 4. С. 358—368. <https://doi.org/10.15407/frg2018.04.358>
106. Омельчук С.В., Якимчук Р.А. Ефективність соєво-ризобіального симбіозу за дії фунгіциду аканто плюс. *Фізіологія рослин і генетика*. 2019. **51**, № 5. С. 447—454. <https://doi.org/10.15407/frg2019.05.447>
107. Омельчук С.В., Жемойда А.В., Павлище А.В. Формування, функціонування та продуктивність соєво-ризобіального симбіозу за дії фунгіцидів ламардор та максимум. *Фізіологія рослин і генетика*. 2017. **49**, № 1. С. 54—63. <https://doi.org/10.15407/frg2017.01.054>
108. Штам бактерій *Bradyrhizobium japonicum* PC08 (B-7399) для одержання бактеріального добрива під сою: пат. 78755 Україна. МПК C05F11/00, C12N1/100, заявл. 30.10.12. Опубл. 25.03.13. Бюл. № 6.
109. Штам бактерій *Sinorhizobium meliloti* ІМВ В-7411 для одержання бактеріального добрива під люцерну: пат. 111391 Україна. МПК C12N 1/20, C05F 11/08, C12R 1/01, заявл. 11.06.14. Опубл. 25.04.16. Бюл. № 8.
110. Штам бактерій *Bradyrhizobium japonicum* В-7538 для одержання бактеріального добрива під сою: пат. 126060 Україна. МПК C12N 1/20, C05F 11/08, заявл. 11.10.17. Опубл. 11.06.18. Бюл. № 11.

111. Штам бактерій *Rhizobium galegae* K50 (ІМВ В-7551) для одержання бактеріально-го добрива під козлятник східний: пат. 138542 Україна. МПК 05F 11/08, C12N 1/20, C12R 1/41, A01N 63/02, заявл. 14.06.19. Опубл. 25.11.19. Бюл. № 22.
112. Воробей Н.А. Нові високоефективні симбіотичні системи бобових рослин і рекомбінантних штамів бульбочкових бактерій: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2011. 24 с.
113. Воробей Н.А., Коць С.Я., Бутницький І.М. Ефективність симбіотичних систем люцерни за інокуляції Tn5-мутантами *Sinorhizobium meliloti*. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2007. **39**, № 2. С. 105—113.
114. Кукол К.П., Воробей Н.А., Коць С.Я. Чутливість чистих культур *Bradyrhizobium japonicum* до впливу різних норм фунгіцидів. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2019. **30**. С. 20—31. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.30.20-31>
115. Кукол К.П., Воробей Н.А., Пухтаєвич П.П., Рибаченко Л.І., Якимчук Р.А. Вплив фунгіцидів на ефективність інокуляції сої стійкими до пестицидів бульбочковими бактеріями. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2020. **31**. С. 26—35. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.31.26-35>
116. Пухтаєвич П.П., Кукол К.П., Воробей Н.А., Коць С.Я. Реакція самофертильних ліній люцерни на інокуляцію бульбочковими бактеріями. *Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В.Н. Каразіна. Сер. Біологія*. 2020. **34**. С. 163—174. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2020-34-17>
117. Pukhtaievych P.P., Kukul E.P., Vorobey N.A., Vasileva V., Kots S.Ya. Efficiency of inoculation by nodule bacteria of alfalfa grown alone and in mixture with smooth bromegrass at varying rates of phosphorus and potassium nutrition. *Физиология растений и генетика*. 2019. **51**, № 5. С. 415—424. <https://doi.org/10.15407/frg2019.05.415>
118. Воробей Н.А., Коць С.Я. Стратегія добору бульбочкових бактерій *Bradyrhizobium japonicum* за поліпшеним симбіотичним фенотипом. *Физиология растений и генетика*. 2018. **50**. № 4. С. 344—357. <https://doi.org/10.15407/frg2018.04.344>
119. Воробей Н.А., Коць С.Я., Кудрявченко Л.А., Пухтаєвич П.П. Біотехнологія отримання активних Tn5-мутантів *Rhizobium galegae*. *Физиология растений и генетика*. 2017. **49**, № 5. С. 425—433. <https://doi.org/10.15407/frg2017.05.425>
120. Коць С.Я., Воробей Н.А., Кириченко О.В., Мельникова Н.М., Михалків Л.М., Пухтаєвич П.П. Мікробіологічні препарати для сільського господарства. Інститут фізіології рослин і генетики НАН України. Київ: Логос, 2016. 48 с.
121. Моргун В.В., Коць С.Я. Біологічний азот. Перспективи біотехнологій у сільсько-му господарстві. *Зерно*. 2018. **142**, № 1. С. 38—43.
122. Коць С.Я., Пухтаєвич П.П. Інокуляція насіння сої: чим, як і коли. *Пропозиція: Біопрепарати у захисті насіння та рослин. Спец. випуск*. 2019. С. 14—17.
123. Коць С.Я. Бактеріальні препарати: переваги та ризики. *Пропозиція*. 2020. № 07. С. 48—53.
124. Коць С.Я., Михалків Л.М., Воробей Н.А. Якісні інокулянти — ефективний спосіб підвищення продуктивності люцерни. *Агробізнес сьогодні*. 2020. **420**, № 5. С. 82—84.
125. Коць С.Я., Рибаченко Л.І., Пухтаєвич П.П., Рибаченко О.Р. Реакція *Bradyrhizobium japonicum* у чистій культурі та у симбіотичних системах на застосування нанокарбоксилатів мікроелементів. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2018. Вип. 28. С. 41—52. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.28.41-52>
126. Моргун В.В., Рибаченко Л.І., Коць С.Я., Кірізій Д.А., Кукол К.П., Рибаченко О.Р. Особливості функціонування симбіотичних систем та фотосинтетичного апарату сої, інокульованої штамми *Bradyrhizobium japonicum*, за впливу карбоксилатів металів. *Мікробіол. журн*. 2019. **81**, № 1. С. 94—105. <https://doi.org/10.15407/microbiolj81.01.094>
127. Коць С.Я., Рибаченко Л.І., Пухтаєвич П.П., Мокрицький К.А. Формування та функціонування симбіотичних систем соя—*Bradyrhizobium japonicum* за впливу комплексів наночастинок карбоксилатів мікроелементів. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2019. Вип. 29. С. 12—20. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.28.41-52>
128. Петриченко В.Ф., Коць С.Я. Симбіотичні системи у сучасному сільськогосподарському виробництві. *Вісник НАН України*. 2014. № 3. С. 57—66.

Отримано 01.02.2021



## REFERENCES

1. Kots, S.Ya., Morgun, V.V., Patyka, V.P., Datsenko, V.K., Krugova, O.D., Kyrychenko, O.V., Melnykova, N.M. & Mykhalkiv, L.M. (2010). Biological nitrogen fixation: legume-rhizobial symbiosis. Vol. 1. Kyiv: Logos [in Russian].
2. Patyka, V.P., Kots, S.Ya., Volkohon, V.V., Sherstoboeva, O.V., Melnychuk, T.M., Kalinichenko, A.V. & Hrynyk, I.V. (2003). Biological Nitrogen. V.P. Patyka (Ed.). Kyiv: Svit [in Ukrainian].
3. Manorik, A.V. & Starchenkov, E.P. (1969). Fixation of atmospheric nitrogen by fractions obtained from lupine nodules. Reports of the Academy of Sciences of the USSR, 186, No. 4, pp. 975-977 [in Russian].
4. Manorik, A.V., Starchenkov, E.P. & Datsenko, V.K. (1971). Methods of obtaining and purification of cell-free nitrogen-fixing preparations from various nitrogen-fixing organisms. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
5. Manorik, A.V., Starchenkov, E.P. & Datsenko, V.K. (1971, March). Using  $^{15}\text{N}$  to study nitrogen fixation by symbiotic systems. Abstracts of the Working Scientific and Methodological Meeting on the use of the stable isotope  $^{15}\text{N}$  in research in agrochemistry, microbiology, soil science and agriculture (pp. 31-32), Leningrad [in Russian].
6. Manorik, A.V., Starchenkov, E.P. & Datsenko, V.K. (1971). Obtaining nitrogen-fixing components of the enzyme system of yellow lupine bacteroids. Reports of the Academy of Sciences of the USSR, No. 4, pp. 363-365 [in Ukrainian].
7. Starchenkov, E.P. (1983). Nitrogenase of symbiotic systems lupine—*Rhizobium lupini* of various efficacy (Extended abstract of Doctor thesis). Moscow, Russia [in Russian].
8. Starchenkov, E.P., Yakovleva, N.S. & Datsenko, V.K. (1971). Influence of oxygen and storage conditions of intact yellow lupine nodules on fixation of atmospheric nitrogen. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 3, No. 1, pp. 33-35 [in Russian].
9. Krikunets, V.M. & Bilima, N.I. (1977). The effect of oxygen concentration on nitrogen fixation by separated nodules of yellow lupine depending on the phase of vegetation of plants. *Ukrainian Botanical Journal*, 28, No. 4, pp. 494-497 [in Ukrainian].
10. Starchenkov, E.P., Datsenko, V.K. & Protsenko, N.A. (1980). Dependence of nitrogenase activity of lupin nodules bacteroids on oxygen concentration in gas medium. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 12, No. 5, pp. 504-510 [in Russian].
11. Starchenkov, E.P., Belima, N.I. & Zhelyuk, V.M. (1984). Binding of molecular nitrogen by nodule bacteria under symbiotic and cultural conditions. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
12. Malichenko, S.M., Krugova, E.D., Gnyp, A.I. & Starchenkov, E.P. (1983). Synthesis and functional activity of *Rhizobium* outside of symbiosis with a plant. *Molecular Biology*, 5, pp. 57-61 [in Russian].
13. Malichenko, S.M., Krugova, E.D. & Starchenkov, E.P. (1986). Immunological identification of nitrogenase proteins in an asymbiotic form *Rhizobium lupini*. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 18, No. 3, pp. 232-239 [in Russian].
14. Malichenko, S.M., Lisova, N.E. & Starchenkov, E.P. (1979). Expression of *nif*-operon of *Rhizobium japonicum* as effected by cyclic adenosine monophosphate. *Molecular Biology*, 24, pp. 50-54 [in Russian].
15. Malichenko, S.M., Nichik, M.M. & Starchenkov, E.P. (1978). Experimental evidence of localization of *nif*-operon in microsymbiont during nitrogen fixation by leguminous plants. *Molecular Biology*, 19, pp. 78-82 [in Russian].
16. Starchenkov, E.P., Malichenko, S.M. & Nichik, M.M. (1980). Expression of *nif*-genes of *Rhizobium* of various activities in vitro & in vivo. *Molecular Biology*, 26, pp. 27-33 [in Russian].
17. Starchenkov, E.P., Malichenko, S.M. & Krugova, E.D. (1981). Synthesis of nitrogenase by free-living nodule bacteria of lupine. Reports of the Academy of Sciences of the USSR, 259, No. 4, pp. 993-996 [in Russian].
18. Kots, S.Ya., Malichenko, S.M., Krugova, O.D., Mandrovska, N.M. & Kyrychenko, O.V. (2001). Physiological and biochemical features of plant nutrition by biological nitrogen. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
19. Kots, S.Ya. & Mykhalkiv, L.M. (2005). Physiology of symbiosis and nitrogen nutrition of alfalfa. Kyiv: Logos [in Ukrainian].

20. Kots, S.Ya., Morgun, V.V., Patyka, V.P., Malichenko, S.M., Mamenko, P.M., Kirizii, D.A., Mykhalkiv, L.M., Beregoenko, S.K. & Melnikova, N.N. (2011). Biological nitrogen fixation: legume-rhizobial symbiosis. Vol. 2. Kyiv: Logos [in Russian].
21. Kiriziy, D.A., Vorobey, N.A. & Kots, S.Ya. (2007). The relationship of nitrogen fixation and photosynthesis as the main components of the production process in alfalfa. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54, No. 5, pp. 666-671 [in Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1021443707050032>
22. Vorobey, N.A. & Kots, S.Ya. (2009). Nitrogen fixing activity and growth of alfalfa vegetative organs under the combined inoculation with active and inactive *Sinorhizobium meliloti* strains. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 41, No. 2, pp. 162-167 [in Russian].
23. Kots, S.Ya., Morgun, V.V., Tikhonovich, I.A., Provorov, N.A., Patyka, V.F., Petrychenko, V.F., Melnykova, N.N. & Mamenko, P.N. (2011). Biological nitrogen fixation: genetics of nitrogen fixation, genetic engineering of strains. Vol. 3. Kyiv: Logos [in Russian].
24. Maryushkin, V.F., Datsenko, V.K., Kurochkina, L.L. & Zaritskaya-Burdenyuk, S.D. (1995). Efficiency of intravarietal selection in soybeans in terms of nitrogen-fixing activity. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 27, No. 3, pp. 165-169 [in Russian].
25. Copyright certificate 267, Ukraine. Soybean Chornobura. Maryushkin, V.F., Datsenko, V.K., Sichkar, V.I., Mikhailov, V.G., Fortunyak, A.T., Zaritska-Burdenyuk, S.D. Application No. 9002847, 14.11.1989. Registered in the State Register of Plant Varieties (1995) [in Ukrainian].
26. Melnykova, N., Gryshchuk, O., Mykhalkiv, L., Mamenko, P. & Kots, S. (2013). Plant growth promoting properties of bacteria isolated from the rhizosphere of soybean and pea. *Natura Montenegrina, Podgorica*, No. 12 (3-4), pp. 915-923.
27. Melnykova, N. & Kots, S. (2018, October). Effect of microorganisms from the rhizosphere of black locust on seed germination and seedling growth. *Proc. Sci. Conf. «Dendrologické dni v Arborete «Mlynany 2018»»* (pp. 110-114), Arboretum Mlynany UEL SAV, Zvolen.
28. Melnykova, N.N., Mykhalkiv, L.M., Omelchuk, S.V. & Beregoenko, S.K. (2018). Rhizosphere microorganisms as a factor influencing the rhizobia-legume symbiosis. *Fiziol. rast. genet.*, 50, No. 4, pp. 299-321 [in Russian]. <https://doi.org/10.15407/frg2018.04.299>
29. Melnykova, N.M. (2019). Effect of rhizobial exopolysaccharides on soybean seed germination and nodule development in the soybean-rhizobia symbiosis. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 5, pp. 436-446 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.05.436>
30. Kyrychenko, O.V. (2002). Relationships of leguminous plants and nodule bacteria on the level of before-contact interactions when forming nitrogen-fixing systems. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 34, No. 2, pp. 95-101 [in Russian].
31. Kyrychenko, O.V. (2005). Study of chemotaxis of nodule bacteria of lupine to organic substances. *Mikrobiologichnyi Zhurnal*, 67, No. 3, pp. 19-26 [in Russian].
32. Kyrychenko, O.V. (2005). Chemotaxis of *Rhizobium* of lupin to the amino acids, saccharides, salts of organic acids at the presence of mineral nitrogen. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 37, No. 4, pp. 333-340 [in Ukrainian].
33. Martins, S.J., Medeiros, F.H.V., Lakshmanan, V. & Bais, H.P. (2018). Impact of seed exudates on growth and biofilm formation of *Bacillus amyloliquefaciens* ALB629 in common bean. *Front Microbiol.*, Jan 9, No. 8, 2631. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02631>.
34. Coelho, L.C.S., Mignoni, D.S.B., Silva, F.S.B. & Braga, M.R. (2019). Seed exudates of *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. stimulate the asymbiotic phase of the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora albida*. *Hoehnea*, 46, No. 1, e272018.
35. Melnykova, N.M. (2014). Formation of the legume-rhizobium symbiosis under influence of lupine seed exudates. *The Scientific Issues of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series Biology*, 60, No. 3, pp. 131-134 [in Ukrainian].
36. Melnykova, N.N. & Omelchuk, S.V. (2009). Effect of legume seed exudates on the formation of *Rhizobium*-legume symbiosis. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 45, No. 3, pp. 297-302. <https://doi.org/10.1134/S0003683809030107>
37. Belima, N.I. & Manorik, A.V. (1967). Content of free amino acids in molasses, roots and root visions of some plants. *Fiziologo-biokhimicheskiye osnovy pitaniya rasteniy*, 2, pp. 63-71 [in Russian].

38. Melnykova, N.M. (2018, October). Soybean seed exudate modulates the effect of root exudate on nodulation and nitrogen fixation of soybean. Abstracts of the IV International Scientific Conference Modern Plant Biology: Theoretical and Applied Aspects (p. 83), Kharkiv: V.N. Karazin Kharkiv National University.
39. Kirichenko, E.V., Malichenko, S.M. & Krugova, E.D. (1994). Amino acid composition of lupine phytohemagglutinins. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 26, No. 2, pp. 200-203 [in Russian].
40. Malichenko, S.M., Nazarenko, N.I., Kirichenko, E.V. & Zaets, V.N. (1994). Isolation of lectins from seeds and roots of lupine (*Lupinus luteus* L.) and study their properties. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 26, No. 3, pp. 252-256 [in Russian].
41. Kirichenko, E.V., Malichenko, S.M. & Starchenkov, E.P. (1995). Lectin of leguminous plants as a molecular component of carbohydrate protein system of symbionts recognition. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 27, No. 5-6, pp. 315-323 [in Russian].
42. Kyrychenko, O.V., Malichenko, S.M. & Kosenko, L.V. (2001). Exopolysaccharides of lupin and soybean nodule bacteria and their role in the formation of symbiotic interconnections between rhizobia and leguminous plants. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 33, No. 6, pp. 539-544 [in Ukrainian].
43. Malichenko, S.M., Datsenko, V.K., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2002). Participation of lectins specific and non-specific to nodule bacteria of legumes in the formation and functioning of the nitrogen fixing complex. The Scientific Issues of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series Biology, No. 3 (18), pp. 49-57 [in Ukrainian].
44. Mamenko, P.M., Malichenko, S.M., Datsenko, V.K. & Kots, S.Ya. (2003). Symbiotic properties and soybean productivity depending on the concentration of its lectin in the inoculum suspension. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 35, No. 3, pp. 215-221 [in Ukrainian].
45. Malichenko, S.M., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2002). Influence of various activity of strains of the genus *Bradyrhizobium* on the dynamics of lectin activity of the root nodules and the functioning of the nitrogen fixing apparatus of lupine. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 34, No. 6, pp. 511-516 [in Ukrainian].
46. Sytnikov, D.M., Kots, S.Ya. & Malichenko, S.M. (2006). Lectin activity of different soybean organs under conditions of efficient and inefficient symbiosis. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 38, No. 11, pp. 53-60 [in Russian]. <https://doi.org/10.1134/S102144370602004X>
47. Sytnikov, D.M., Kots, S.Ya., Malichenko, S.M. & Kiriziy, D.A. (2006). Photosynthetic rate and lectin activity of soybean leaves after inoculation with rhizobia together with homologous lectin. *Plant Physiology*, 53, No. 2, pp. 189-195 [in Russian]. <https://doi.org/10.1134/S102144370602004X>
48. Kots, S.Ya., Beregoenko, S.K., Kyrychenko, E.V. & Melnykova, N.N. (2007). Features of the interaction of plants and nitrogen-fixing microorganisms. Kyiv: Naukova dumka [in Russian].
49. Melnykova, N.M. (1997). Biochemical characterization of noduleless soybean lectins. *Ukrain'skyi biokhimichnyi zhurnal*, 69, No. 5-6, pp. 158-162 [in Ukrainian].
50. Melnykova, N.M. (1997). Peculiarities of amino acid composition of lectin from noduleless soybean. *Ukrain'skyi biokhimichnyi zhurnal*, 69, No. 5-6, pp. 200-202 [in Ukrainian].
51. Melnykova, N.M., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2004). Two haemagglutinating protein fractions with different carbohydrate specificity from non-nodulating soybean seeds. *Dopov. Nac. Akad. Nauk. Ukr.*, No. 11, pp. 167-171 [in Ukrainian].
52. Melnykova, N.M., Malichenko, S.M. & Kots, S.Ya. (2003). Protein composition and carbohydrate-binding activity of non-nodulating soybean root extract. *Proc. 12<sup>th</sup> Intern. Congr. on Genes, Gene families, and Isozymes* (Eds. C. Schnarrenberger, B. Wittmann-Liebold) (pp. 261-264), Medimond.
53. Melnykova, N.M., Mamenko, P.M., Omel'chuk, S.V. & Malichenko, S.M. (2005). Formation of soybean seedlings under the action of the lectins from nodulating and non-nodulating soybean seeds. *Plant Nutrition: Theory and Practice*. Kyiv: Logos, pp. 363-370 [in Ukrainian].
54. Kovalchuk, N.V., Melnykova, N.M. & Musatenko, L.I. (2012). Role of phytolectin in the life cycle of plants. *Biopolym. Cell*, 28, No. 3, pp. 171-180. <https://doi.org/10.7124/bc.00004A>
55. Melnykova, N.M., Mykhalkiv, L.M., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2013). The areas of application for plant lectins. *Biopolym. Cell*, 29, No. 5, pp. 357-366. <https://doi.org/10.7124/bc.00082A>

56. Melnykova, N.M., Kovalchuk, N.V., Kots, S.Ya. & Musatenko, L.I. (2009). Influence of soybean seeds lectins on the legume-rhizobium symbiosis formation and functioning. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 41, No. 5, pp. 439-446 [in Russian].
57. Melnykova, N.M., Mykhalkiv, L.M. & Omel'chuk, S.V. (2009). Nitrogen fixation activity of the soybean-Bradyrhizobium japonicum symbiosis and plant biomass formation under the action of non-nodulating soybean seed lectin. In *Plant physiology: problems and prospects of development*, Vol. 1 (pp. 492-496), Kyiv: Logos [in Ukrainian].
58. Melnykova, N.M. & Kots, S.Ya. (2015). Effect of binary mixtures composed of soybean and pea lectins on the establishment of the soybean-rhizobium symbiosis. *Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. Ser. Biol.*, 2 (35), pp. 64-71 [in Russian].
59. Kots, S.Ya., Mykhalkiv, L.M., Veselovska, L.I. & Beregovenko, S.K. (2014). The nitrogen fixing activity and productivity of alfalfa inoculated with *Sinorhizobium meliloti* under different water supply and using of protein with hemagglutinin activity. *Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. Ser. Biol.*, 23, No. 1129, pp. 59-64 [in Ukrainian].
60. Kots, S.Ya., Mykhalkiv, L.M., Mamenko, P.M. & Volkogon, M.V. (2011). The study of alfalfa—*Sinorhizobium meliloti* symbiosis productivity under different water conditions and the influence of the legume seed lectin. *J. Agricult. Sci. Technol.*, No. 3, pp. 454-457.
61. Pat. 102177 UA, IPC A0125/00, A01N65/20. Applying soybean seed lectin to regulate forming and functioning alfalfa and soybean legume-rhizobial symbiosis of at drought, Kots, S.Ya., Mykhalkiv, L.M., Mamenko, P.M., Veselovska, L.I., Publ. 26.10.2015 [in Ukrainian].
62. Mykhalkiv, L.M., Kots, S.Ya., Zhemojda, A.V. & Kots, T.A. (2021). Symbiotic properties of *Sinorhizobium meliloti* and ethylene production by alfalfa plants at the early stages of the symbiosis formation under different water supply and seed treatment by lectin. *Mikrobiol. Z.*, 83, No. 1, pp. 32-38.
63. Veselovska, L.I., Mykhalkiv, L.M. & Kots, S.Ya. (2013). The influence of exogenous lectin on the effectivity of *Glycine max*—*Bradyrhizobium japonicum* symbiosis under drought conditions. *Fiziol. rast. genet.*, 45, No. 4, pp. 319-326 [in Ukrainian].
64. Veselovska, L.I. & Kots, S.Ya. (2014). The influence of different ways of lectin application on the symbiotic systems soybean—*Bradyrhizobium japonicum*, formed under optimal and insufficient water supply conditions. *Fiziol. rast. genet.*, 46, No. 5, pp. 437-448 [in Ukrainian].
65. Kots, S.Ya., Kiriziy, D.A. & Veselovska, L.I. (2013). The intensity of photosynthesis of the soybean—*Bradyrhizobium japonicum* symbiotic systems under exogenous lectin influence. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 11, pp. 157-162 [in Ukrainian].
66. Kiriziy, D.A., Veselovska, L.I. & Kots, S.Ya. (2014). The influence of drought on gas exchange of leaves of soybean inoculated by rhizobia under seed lectin application. *Fiziol. rast. genet.*, 46, No. 6, pp. 498-506 [in Ukrainian].
67. Rybachenko, L.I., Rybachenko, O.R. & Kots, S.Ya. (2016, October). Influence of exogenous lectin and presowing inoculation on the pool of phytohormones of cytokinin nature in soybean plants grown under different water supply. *Current issues of biology and ecology: Proceedings of the Intern. Sci.-Pract. Conf.* (pp. 381-384), Vinnitsia [in Ukrainian].
68. Kots, S.Ya., Rybachenko, L.I. & Mykhalkiv, L.M. (2016). Activity of redox enzymes in symbiotic systems of soybean *Bradyrhizobium japonicum* under the action of exogenous lectin and different water supply. *Silskohospodarska mikrobiologhiia*, 23, pp. 17-23 [in Ukrainian].
69. Kyrychenko, O.V. (2005). The interaction of plant lectins with soil nitrogen fixing bacteria. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 37, No. 5, pp. 402-405. [in Russian].
70. Kyrychenko, E.V. (2014). *Crop biotechnology*. Nikolaev: Ilion [in Russian].
71. Kirichenko, E.V. & Titova, L.V. (2006). Soybean lectin as a component of a composite biopreparation involving *Bradyrhizobium japonicum* 634b. *Prikl. Bioch. Microbiol.*, 42, No. 2, pp. 219-223 [in Russian].
72. Kyrychenko, O.V. & Sergienko, V.G. (2006). Fungitoxic activity of plant lectins. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 38, No. 6, pp. 526-534 [in Ukrainian].
73. Krugova, O.D., Mandrovska, N.M. & Kyrychenko, O.V. (2006). Effect of exogenous lectin on the endogenous lectin and antioxidant enzymes activity and flavonoide content in wheat. *The Ukrainian Biochemical Journal*, 78, No. 2, pp. 106-112 [in Ukrainian].

74. Pat. 41723 UA, A01N 63/00, A01C 1/06. Method for using vegetable lectins for protecting vegetable crops from diseases, Serhienko, V.H., Kyrychenko, O.V., Perkovska, H.Y. Publ. 10.06.2009 [in Ukrainian].
75. Kots, S.Ya., Mykhalkiv, L.M., Mandrovska, N.M., Kosenko, L.V. & Zatovska, T.V. (2002). Influence of glucan *Sinorhizobium meliloti* on the formation and functioning of nitrogen-fixing symbiotic systems of alfalfa under different water supply. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 34, No. 5, pp. 413-418 [in Ukrainian].
76. Kosenko, L.V., Mykhalkiv, L.M., Krugova, E.D., Mandrovska, N.M. & Kots, S.Ya. (2003). Biological activity of glucan *Sinorhizobium meliloti*. *Microbiology*, No. 5, pp. 633-638 [in Ukrainian].
77. Kots, S.Y., Mykhalkiv, L.M. & Melnykova, N.M. (2003). Improving lucerne productivity under water stress by treatment with periplasmic glucan. *Grassland Science in Europe*, No. 8, pp. 649-652.
78. Kots, S.Ya., Volkogon, N.V. & Gryshchuk, O.O. (2010). Ability of strains and Tn5-mutants of *Bradyrhizobium japonicum* to synthesize IAA and ABA in vitro. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 42, No. 6, pp. 491-496 [in Ukrainian].
79. Volkogon, M.V., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2009). IAA and zeatin balance in soybean plants under seeds inoculation with various strains and mutants of *Bradyrhizobium japonicum*. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 41, No. 5, pp. 408-416 [in Ukrainian].
80. Gryshchuk, O.O. (2014). Phytohormonal status of soybean plants at use of strains with different symbiotic characteristics (Extended abstract of candidate thesis). Institute of Plant Physiology and Genetics National, Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].
81. Kots, S.Ya., Grigoryuk, I.A., Mykhalkiv, L.M., Beregovenko, S.K. & Dragovoz, I.V. (2006). Effect of natural and synthetic plant growth regulators on the nitrogen-fixing and photosynthetic activities of alfalfa under different water supply conditions. *Agricultural Chemistry*, No. 5, pp. 41-48 [in Russian].
82. Pat. 102763 UA, IPC 2015.01, A01N25/00 A01P21/00. A method for increasing the nitrogen-fixing activity and productivity of symbiotic systems alfalfa—*Sinorhizobium meliloti*, Kots, S.Ya., Mykhalkiv, L.M., Beregovenko, S.K. Publ. 25.11.15 [in Ukrainian].
83. Mamenko, P.M., Kots, S.Ya., Drozdenko, G.M. & Zhemojda, A.V. (2008). Protein composition of soybean nodules, inoculated strains and Tn5-mutants of *Bradyrhizobium japonicum* of various efficacy. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 40, No. 6, pp. 525-531 [in Ukrainian].
84. Kondratiuk, Iu.Iu., Rybachenko, O.R., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2015). The influence of drought on the protein content of soybean roots under inoculation by *Bradyrhizobium japonicum* strains with different effectiveness. *Fiziol. rast. genet.*, 47, No. 4, pp. 361-366 [in Ukrainian].
85. Levishko, A.S., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2013, March). Research of distribution of metabolites of bean-rhizobial symbiosis of different efficiency. *Plant Physiology in the System of Modern Biological Knowledge and Sciences: Materials of the Scientific and Methodical Seminar* (pp. 84-85), Kharkiv [in Ukrainian].
86. Levishko, A., Mamenko, P. & Kots, S. (2014, September). Metabolic changes in soybean roots inoculated by *Bradyrhizobium japonicum* strains. *FEBS J. Special Issue: FEBS EMBO 2014 Conf.* (p. 582), Paris.
87. Levishko, A.S., Mamenko, P.M. & Kots, S.Ya. (2014). Dynamics of organic acids in soybean roots inoculated by *Bradyrhizobium japonicum* strains with different symbiotic properties. *The Scientific Issues of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Ser. Biology. Biolohichna fiksatsiia azotu*, pp. 118-121 [in Ukrainian].
88. Levishko, A.S. & Khomenko, Yu.O. (2012). Dynamics of metabolites distribution in the functioning of soybean-rhizobial symbiosis of different efficacy. *Scientific notes of the ecological laboratory USPU*, 15, pp. 57-61 [in Ukrainian].
89. Pavlyshche, A.V., Kyrychenko, O.V. & Kots, S.Ya. (2018). Metabolic changes in the content of organic acids in roots of *Glycine max* (Fabaceae) at the early stages of symbiosis formation under the influence of fungicides. *Ukrainian Botanical Journal*, 75, No. 5, pp. 480-488. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj.75.05.480>
90. Vasyliuk, V.M., Krugova, O.D., Mandrovska, N.M. & Kots, S.Y. (2007). Peroxidase and catalase activities in the soybean inoculated by Tn5-mutants of *Bradyrhizobium japonicum*. *Fiziologia i biokhimia kult. rastenij*, 39, No. 4, pp. 334-342 [in Ukrainian].

91. Mandrovska, N.M., Krugova, O.D., Vasyliuk, V.M. & Kots, S.Ya. (2008). Catalase activity in the roots and nodules of soybean, inoculated by Tn5-mutants of *Bradyrhizobium japonicum*. The Bulletin of Ukrainian Society of Geneticists and Breeders, 6, No. 1, pp. 73-81 [in Ukrainian].
92. Mandrovska, N.M., Krugova, O.D. & Kots, S.Ya. (2010). The catalase activity of the soybean symbiotic systems of different effectivity during the early stages of the symbiosis formation. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. Ser. Biology, 1, No. 19, pp. 69-74 [in Ukrainian].
93. Krugova, E.D., Kots, S.Ya., Mandrovskaya, N.M. & Vasyliuk, V.N. (2008). Peroxidase and polyphenol oxidase activities in soybean nodules and roots, inoculated by Tn5-mutants of *Bradyrhizobium japonicum*. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. Ser. Biology, 1, pp. 6-14 [in Russian].
94. Krugova, E.D. (2009). Specific strategies of nodule and phytopathogenic bacteria at infection of plants. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 41, No. 1, pp. 3-15 [in Russian].
95. Krugova, O.D. (2009). Peroxidase and polyphenol oxidase activities in symbiotic soybean systems formed with the participation of *Bradyrhizobium japonicum* mutants in the early stages of the formation of symbiosis. In Morgun, V.V. (Ed.) *Plant physiology: problems and perspectives of development*, Vol. 1 (pp. 428-436). Kyiv: Logos [in Ukrainian].
96. Mamenko, T.P. (2019). The reaction of soybean symbiotic apparatus to losses of water content in leaves and roots, induced by continuous action of drought. *Ecology and noospherology*, 30, No. 1, pp. 44-49 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/031908>
97. Mamenko, T.P., Homenko, Yu.A. & Kots, S.Y. (2018). Activity of superoxide dismutase and enzymes of ascorbate — glutathione cycle in *Glycine max*—*Bradyrhizobium japonicum* symbiotic systems under drought conditions. *Mikrobiol. Z.*, 80, No. 3, pp. 77-89 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj80.03.077>
98. Kots, S.Ya., Mamenko, T.P. & Homenko, Yu.O. (2019). The content of hydrogen peroxide and catalase activity in different on effectiveness of symbiotic systems *Glycine max*—*Bradyrhizobium japonicum* under drought conditions. *Mikrobiol. Z.*, 81, No. 4, pp. 62-75. <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj81.04.062>
99. Morgun, V.V., Kots, S.Ya., Mamenko, T.P. & Vorobey, N.A. (2020). Lipid peroxidation intensity in different on effectiveness of symbiotic systems *Glycine max*—*Bradyrhizobium japonicum* under drought conditions. *Mikrobiol. Z.*, 82, No. 4, pp. 23-30. <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj82.04.023>
100. Pavlyshche, A.V., Mamenko, T.P., Rybachenko, L.I. & Kots, S.Ya. (2018). Influence of fungicides on the formation, functioning and peroxidase activity of root soybean nodules at inoculation by *Rhizobia*, incubated with lectin. *Mikrobiol. Z.*, 80, No. 5, pp. 76-89 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj80.05.076>
101. Kots, S.Ya., Mamenko, T.P. & Pavlyshche, A.V. (2018). Activity of nitrogen fixation and antioxidant enzymes in symbiotic systems *Glycine max*—*Bradyrhizobium japonicum* for complex treatment with lectin and fungicides. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 9, No. 2, pp. 148-155 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/021822>
102. Mamenko, T.P., Khomenko, Y.O. & Kots, S.Ya. (2019). Influence of fungicides on activities of enzymes of phenolic metabolism in the early stages of formation and functioning of soybean symbiotic apparatus. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 1, pp. 111-116. <https://doi.org/10.15421/021917>
103. Mamenko, T.P., Kots, S.Y. & Khomenko, Y.O. (2020). The intensity of ethylene release by soybean plants under the influence of fungicides in the early stages of legume-rhizobial symbiosis. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11, No. 1, pp. 98-104. <https://doi.org/10.15421/022014>
104. Pavlyshche, A.V., Kiriziy, D.A. & Kots, S.Ya. (2017). The reaction of symbiotic soybean systems to the action of fungicides under various treatment. *Fiziol. rast. genet.*, 49, No. 3, pp. 237-247 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2017.03.237>
105. Pavlyshche, A.V., Yakimchuk, R.A., Omelchuk, S.V., Zhemoyda, A.V. & Kots, S.Ya. (2018). Symbiotic properties and seed productivity of soybean in field conditions under various methods of seeds treatment with fungicides. *Fiziol. rast. genet.*, 50, No. 4, pp. 358-368 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2018.04.358>
106. Omelchuk, S.V. & Yakymchuk, R.A. (2019). Efficacy of soybean-rhizobia symbiosis under the influence of fungicide acanto plus. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 5, pp. 447-454 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.05.447>

107. Omelchuk, S.V., Zhemojda, A.V. & Pavlyshe, A.V. (2017). Formation, functioning and productivity of the soybean—Rhizobium symbiosis under the influence of fungicides lamardor and maxim. *Fiziol. rast. genet.*, 49, No. 1, pp. 54-63 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2017.01.054>
108. Pat. 78755 UA, IPC C05F11/00, C12N№1/100. Bacteria strain Bradyrhizobium japonicum PC08 (B-7399) for the preparation of bacterial fertilizer under soybean, Kots, S.Ya., Malichenko, S.M., Mamenko, P.M., Vorobey, N.A., Yakymchuk, R.A., Publ. 25.03.13 [in Ukrainian].
109. Pat. 111391 UA, IPC C12N 1/20, C05F 11/08, C12R 1/01. Bacteria strain Sinorhizobium meliloti I-7411 for producing bacterial fertilizers for lucerne, Kots, S.Ya., Vorobey, N.A., Publ. 25.04.16 [in Ukrainian].
110. Pat. 126060 UA, IPC C12N 1/20, C05F 11/08. Bacteria strain Bradyrhizobium japonicum B-7538 for the preparation of bacterial fertilizer under soybean. Kots, S.Ya., Vorobey, N.A., Publ. 11.06.18 [in Ukrainian].
111. Pat. 138542 UA, IPC 05F 11/08, C12N 1/20, C12R 1/41, A01N 63/02. Bacteria strain Rhizobium galegae K50 (IMB B-7551) for the obtaining bacterial fertilizer under eastern galega. Kots, S.Ya., Vorobey, N.A., Kukol, K.P., Pukhtaievych, P.P., Kudryavchenko, L.A., Publ. 25.11.19 [in Ukrainian].
112. Vorobey, N.A. (2011). New highly efficient symbiotic systems of legume plants and recombinant strains of nodule bacteria. (Extended abstract of candidate thesis). Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine [in Ukrainian].
113. Vorobey, N.A., Kots, S.Ya. & Butnitskiy, I.M. (2007). Effectiveness of alfalfa symbiotic systems at inoculation with Tn5-mutants Sinorhizobium meliloti. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 39, No. 2, pp. 105-113 [in Ukrainian].
114. Kukol, K.P., Vorobey, N.A. & Kots, S.Ya. (2019). Sensitivity of pure cultures of Bradyrhizobium japonicum to fungicides. *Silskohospodarska Mikrobiologhiia*, 30, pp. 20-31 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.30.20-31>
115. Kukol, K.P., Vorobey, N.A., Pukhtaievych, P.P., Rybachenko, L.I. & Yakymchuk, R.A. (2020). Effect of fungicides on the efficiency of soybean inoculation with pesticide-resistant nodule bacteria. *Silskohospodarska Mikrobiologhiia*, 3, pp. 26-35 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.31.26-35>
116. Pukhtaievych, P.P., Kukol, K.P., Vorobey, N.A. & Kots, S.Ya. (2020). The reaction of self-fertile alfalfa lines to inoculation with nodule bacteria. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Ser. Biology*, 34, pp. 163-174 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.26565/2075-5457-2020-34-17>
117. Pukhtaievych, P.P., Kukol, E.P., Vorobey, N.A., Vasileva, V. & Kots, S.Ya. (2019). Efficiency of inoculation by nodule bacteria of alfalfa grown in mixture with smooth brome grass at various rates of phosphorus and potassium nutrition. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 5, pp. 415-424 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.05.415>
118. Vorobey, N.A. & Kots, S.Ya. (2018). Selection strategy for improved symbiotic phenotypes of Bradyrhizobium japonicum. *Fiziol. rast. genet.*, 50, No. 4, pp. 344-357 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2018.04.344>
119. Vorobey, N.A., Kots, S.Ya., Kudryavchenko, L.A. & Pukhtayevych, P.P. (2017). Biotechnology of creation active Tn5-mutants of Rhizobium galegae. *Fiziol. rast. genet.*, 49, No. 5, pp. 425-433 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2017.05.425>
120. Kots, S.Ya., Vorobey, N.A., Kyrychenko, O.V., Melnykova, N.N., Mykhalkiv, L.M. & Pukhtayevych, P.P. (2016). Microbiological preparations for agriculture. Institute of Plant Physiology and Genetics NAS of Ukraine. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
121. Morgun, V.V. & Kots, S.Ya. (2018). Biological nitrogen. Prospects for biotechnology in the agricultural state. *Zerno*, 142, No.1, pp. 38-43 [in Ukrainian].
122. Kots, S.Ya. & Pukhtaievych, P.P. (2019). Inoculation of soybean seeds: what, how and when. *Propozyciya: «Biologicals in the protection of seeds and plants»*. Special issue, pp. 14-17 [in Ukrainian].
123. Kots, S.Ya. (2020). Bacterial preparations: benefits and risks. *Propozyciya*, No. 07-08, pp. 48-53 [in Ukrainian].
124. Kots, S.Ya., Mykhalkiv, L.M. & Vorobey, N.A. (2020). High-quality inoculants are an effective way to increase alfalfa productivity. *Ahrobiznes sohodni*, 420, No. 5, pp. 82-84 [in Ukrainian].

125. Kots, S.Ya., Rybachenko, L.I., Pukhtaievych, P.P. & Rybachenko, O.R. (2018). Bradyrhizobium japonicum reaction in pure culture and symbiotic systems to the use of nanocarboxylates of microelements. Silskohospodarska Mikrobiolohiia, 28, pp. 41-52 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.28.41-52>
126. Morgun, V.V., Rybachenko, L.I., Kots, S.Ya., Kiriziy, D.A., Kukol, K.P. & Rybachenko, O.R. (2019). Features of the functioning of symbiotic systems and photosynthetic apparatus of soybean inoculated by Bradyrhizobium japonicum under the influence of metal carboxylate. Mikrobiologichnyi Zhurnal, 81, No. 1, pp. 94-105 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/microbiolj81.01.094>
127. Kots, S.Ya., Rybachenko, L.I., Pukhtaievych, P.P. & Mokrytsky, K.A. (2019). Formation and functioning of symbiotic systems of soya—Bradyrhizobium japonicum for the influence of complexes of nanoparticles of carboxylates of microelements. Silskohospodarska Mikrobiolohiia, 29, pp. 12-20 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.28.41-52>
128. Petrychenko, V.F. & Kots, S.Ya. (2014). Symbiotic systems in modern agricultural manufacture. Visnyk NAN Ukrainy, No. 3, pp. 57-66 [in Ukrainian].

Received 01.02.2021

#### BIOLOGICAL NITROGEN FIXATION: ACHIEVEMENTS AND PROSPECTS

*S.Ya. Kots*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine  
e-mail: kots@ifrg.kiev.ua

The results obtained during 60 years of the investigations concerning biological nitrogen fixation made by the scientists of the Department of Symbiotic Nitrogen Fixation are presented. It was considered the study of physiological and biochemical characteristics as well as regulation of the synthesis and functioning nitrogenase from lupine and soybean symbiotic systems. It was shown the contribution of the scientists of the Department to the study of interaction between nitrogen fixation and photosynthesis and respiration in the symbiotic systems under different conditions during their formation and functioning. Special attention is paid to the study on interaction between symbionts during the formation of symbiotic and associative nitrogen fixing systems and importance of rhizosphere microbiome for plant development. Much attention is paid to disclosure of the role of lectins and carbohydrates in the formation of plant-bacterial systems and its functioning. The questions of the effect of environment factors (mineral nitrogen nutrition, water supply, plant growth regulators, fungicides) on symbiotic systems as well as of the role of phytohormones and antioxidant enzymes during their functioning, and of the development of means to increase symbiosis effectivity, in particular under stress are discussed. It was shown theoretical and practical importance the investigations made by the scientists of the department: creation of new high-productive soybean cultivars, obtaining new strains of nitrogen fixing bacteria (particularly, those which are the main part of bacterial fertilizers for strategical agricultural plants), development of new microbial fertilizers generation, setting up their semi industrial production, development and implementation the environmentally friendly technology for obtaining plant protein, creation and maintenance the collection of the strains of symbiotic and associative microorganisms which is a national heritage. The prospects of fundamental studies and practical developments concerning biological nitrogen fixation are discussed.

*Key words:* biological nitrogen fixation, strains, lectins, polysaccharides, rhizobia, microbial preparations.