

<https://doi.org/10.15407/frg2024.01.003>

УДК: 579.64; 57.083.223; 581.1; 631.461.52; 631.86/87; 632.937

ЗНАЧЕННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ ДЛЯ ЗДОРОВ'Я ҐРУНТІВ ТА ОПТИМІЗАЦІЇ ФОРМУВАННЯ БІОЦЕНОЗІВ

В.В. ВОЛКОГОН

*Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва Національної академії аграрних наук України
14027 Чернігів, вул. Шевченка, 97
e-mail: volkogon@ukr.net*

Наведено огляд літературних і власних даних з питань ролі ґрунтових мікроорганізмів у забезпеченні здоров'я ґрунтів агроценозів, продукційному процесі сільськогосподарських культур, формуванні й стійкості агроєкосистем. Обґрунтовано значення мікробної ґрунтової біомаси в процесах розкладання рослинних залишків, відмерлих мікроорганізмів і ґрунтової органічної речовини, акумуляції потенційно доступних для рослин поживних речовин. Показники біомаси ґрунту та функціональної активності мікроорганізмів можуть бути використані для ранньої діагностики якості ґрунтів. Проаналізовано значення мікроорганізмів, що стимулюють ріст і розвиток рослин (PGPM — plant growth-promoting rhizobacteria), та біопрепаратів, створених на їх основі, для покращення отримання рослинами поживних речовин, забезпечення фітогормонами, пригнічення шкідників і збудників захворювань рослин, змін у фізіології рослин та імунній системі, регулюванні впливу біотичного й абіотичного стресів. Показано можливість керованого компостування органічної речовини за створення умов домінування агрономічно цінних мікроорганізмів у компостованих субстратах, що забезпечує високі якісні показники кінцевого продукту. Визначено можливі напрями досліджень біологічних процесів, оптимізація яких здатна покращити стан ґрунтів агроценозів та продукційний процес сільськогосподарських культур. Аналіз ролі мікроорганізмів у стабілізації землеробства свідчить про широкий діапазон їх впливу на перебіг низки біологічних процесів, здатних оптимізувати живлення рослин, їхню стійкість до ураження шкідниками й збудниками захворювань. Значення біологічних добрив і біофунгіцидів у технологіях вирощування сільськогосподарських культур зростатиме як з погляду екологічної привабливості для прийняття окремих рішень, так і забезпечення людства якісними продуктами харчування. Використання показників змін мікробної ґрунтової біомаси та функціонального прояву мікроорганізмів у відповідь на дію сільськогосподарських технологічних чинників може використовуватись для ранньої діагностики якості ґрунтів.

Ключові слова: ґрунтова мікробна біомаса, агрономічно цінні мікроорганізми, PGPM, біодобрива, біофунгіциди, компостування.

Зелена революція у ХХ ст. уможливила досягнення безпрецедентних успіхів у світовому виробництві харчових продуктів. Найважливіша

Цитування: Волкогон В.В. Значення мікроорганізмів для здоров'я ґрунтів та оптимізації формування біоценозів. *Фізіологія рослин і генетика*. 2024. 56, № 1. С. 3–26. <https://doi.org/10.15407/frg2024.01.003>

роль у цих досягненнях, крім здобутків селекціонерів і генетиків, визнається за використанням мінеральних добрив та пестицидів. Однак екологічні й економічні ризики від застосування агрохімікатів у технологіях вирощування сільськогосподарських культур надзвичайно високі. Тривале використання мінеральних добрив і пестицидів призведе до деградації ґрунту, втрати біорізноманіття, забруднення води, індукції стійкості до пестицидів шкідників і збудників хвороб рослин та несприятливого впливу на здоров'я людини, серед багатьох інших негативних наслідків [1–3]. Ці загрози підсилюються кліматичними змінами на планеті. Очікується, що наслідки зміни клімату призведуть до зростання екологічного навантаження на сільськогосподарські угіддя в усьому світі [4]. Понад те, оскільки трансформації клімату прогресують упродовж ХХІ ст., значні площі високоякісних сільськогосподарських угідь, імовірно, будуть втрачені через підвищення рівня моря, ерозію, засолення та опустелювання. Це означає, що врожайність сільськогосподарських культур потрібно буде забезпечувати вирощуванням їх на меншій площі та у стресових умовах. Усвідомлення цих загроз сприяло виникненню значного попиту суспільств і регуляторних органів різних країн, особливо Європейського Союзу, на скорочення використання хімікатів у сільському господарстві та пошуку альтернативних шляхів стабілізації аграрного виробництва.

Щоб зберегти стійкість природних екосистем і навколишнього середовища, а також забезпечити підвищення врожайності сільськогосподарських культур для вирішення майбутніх продовольчих проблем, потрібні нові екологічно обґрунтовані заходи для сільськогосподарської практики [5, 6]. Все частіше озвучуються ідеї нової, «свіжої» зеленої революції (можливо, біологічної революції), яка повинна базуватися на меншій кількості інтенсивних витрат і меншому впливі на довкілля [7]. В такому разі є усвідомлення, що для підтримки функцій наземних екосистем вирішальне значення має оптимізація функціонування угруповань мікроорганізмів у ґрунтах через їхню провідну роль у кругообігу, утриманні та вивільненні основних поживних для рослин речовин [8].

Відома кожному ґрунтознавцю теза «ґрунт — динамічний живий ресурс» сьогодні трансформується у концепцію «здоров'я ґрунту», яка визначає, що якість та здоров'я ґрунтів забезпечують стійкість сільського господарства, належний стан довкілля, здоров'я рослин, тварин і, як наслідок, здоров'я людини [9].

Серед реальних напрямів покращення здоров'я ґрунту і, відповідно, стану угруповань мікроорганізмів та перебігу мікробіологічних процесів у ґрунтах сучасних агроценозів сьогодні можна назвати декілька. Розглянемо основні з них.

Роль мікробної біомаси (МБ) ґрунту в стабілізації агроекосистем. Ґрунтові мікроорганізми покращують родючість ґрунту, збагачують його азотом, розчиняють важкорозчинні сполуки фосфору, калію й інших біогенних елементів, продукують фізіологічно активні сполуки, необхідні як для підтримання гомеостазу в ґрунті, так і для регулювання росту і розвитку рослин. Саме мікроорганізми «відповідальні» за розкладання рослинних решток і синтез гумусових

сполук, акумулюючи в складних високомолекулярних речовинах основну кількість поживних для рослин речовин [10]. Ґрунтова МБ бере участь у формуванні та стабілізації агрегатів, детоксикації забруднювальних речовин і є раннім індикатором якості ґрунту [11, 12].

Внаслідок розкладання рослинних решток, відмерлих мікроорганізмів і ґрунтової органічної речовини МБ утримує (імобілізує) і вивільнює (мінералізує) поживні речовини. Без цієї життєво важливої діяльності відмерла рослинна маса або детрит накопичувалися б і обмежували доступні для рослин поживні речовини. Розкладання відмерлої маси є ключовим процесом, який підтримує численні функції екосистеми, серед яких: кругообіг вуглецю, формування й стабілізація структури ґрунту, надходження поживних речовин (особливо азоту, фосфору, калію, сірки), баланс парникових газів та якість атмосфери, деградація агрохімікатів, пригнічення хвороб і захист рослин, кругообіг води (в частині регулювання обсягів дренажу й стоку та якості води) [13].

Важливість МБ та її активності для функціонування ґрунту вдало визначена відомими словами Jenkinson [14]: «вушко голки, через яке має пройти вся органічна речовина, розщеплюючись до простих неорганічних компонентів, які рослини можуть використовувати знову». Концепція ролі МБ в ґрунті розглядає її як лабільний резервуар потенційно доступних для рослин поживних речовин [15]. І хоча у більшості ґрунтів вміст МБ не перевищує 5 % загального ґрунтового вуглецю і 1 % загального ґрунтового азоту [16], вона є важливим лабільним резервуаром основних поживних речовин для рослин. Наприклад, в орних ґрунтах Північної Європи МБ може містити близько 100 кг/га азоту, а в лучних або лісових ґрунтах і в 2–3 рази більше [15].

МБ ґрунту у циклах «відмирання—відновлення» змінюється не настільки швидко, як це можна уявити на прикладі лабораторних експериментів з мікроорганізмами. У відомому Бредбокському експерименті з пшеницею за використання ^{14}C Jenkinson і Rayner [17] визначили час обороту вуглецю біомаси у 2,5 роки. Тривалість обороту для азоту (1,52 року) визначено для МБ в ґрунтах того ж експерименту за додавання до ґрунту ^{15}N -неорганічного азотного добрива [18]. Швидший час обороту N, порівняно з C, пояснюється тим, що азот знаходиться майже повністю всередині клітинних мембран і цитоплазмі мікроорганізмів, тоді як вуглець є також важливою складовою клітинної стінки. Оскільки клітинні стінки мікроорганізмів набагато стабільніші в ґрунті, ніж внутрішньоклітинні компоненти [19], виникає різниця в часі обороту C і N.

МБ ґрунту зростає або зменшується у відповідь на зміни в управлінні ґрунтом (наприклад, за збільшення надходження рослинних решток) набагато швидше, ніж органічна речовина ґрунту в цілому, де такі зміни можуть тривати багато років, перш ніж їх можна буде виявити за використання класичного хімічного аналізу [19–21]. Відповідно, ґрунтова біомаса може бути «раннім попередженням» про такі зміни [15, 22, 23]. Це підтверджується висновками Wardle [24], який показав сильну кореляцію між загальним вмістом органічного C у ґрунті та розміром МБ ґрунту в різних кліматичних умовах та екоси-

стемах. Сьогодні показники біомаси ґрунту вже широко рекомендовано використовувати як індикатор якості ґрунту [25–27], є кілька програм моніторингу якості ґрунту, куди це включено [28–30].

Безперечно, показники змін МБ не слід трактувати як єдиний і універсальний індикатор якості ґрунту й продуктивності агроценозів. У той самий час їх з успіхом можна застосовувати як показник циклу енергія/С у ґрунтах [28] і, базуючись на цих даних, приймати оперативні рішення щодо доцільності тих чи інших агроприйомів.

Як доповнення до визначення вмісту МБ в ґрунтах при їх діагностиці запропоновано також дослідження функціональних особливостей мікроорганізмів. Зокрема, газохроматографічно визначене емісійне співвідношення $N-N_2O/C-CO_2$ за порівняння показників з даними «еталонного» ґрунту (переліг, цілинна ділянка тощо) дає змогу виявити спрямованість процесів мінералізації—синтезу органічної речовини (за порівняння з природним фітоценозом є можливість встановлення напрямів проходження біологічних процесів: або домінування мінералізації органічної речовини, або переважання первинних синтетичних процесів) за дії певних чинників [31, 32]. Аналіз отриманих даних дає змогу швидко реагувати на виявлені зміни і пропонувати заходи оптимізації стану ґрунту.

Використання мікроорганізмів, які сприяють росту рослин. Здоров'я ґрунту прямо пов'язане зі здоров'ям рослин, оскільки кількість мікроорганізмів, як і їхня біомаса, у ризосфері на кілька порядків вища за показники ґрунту без рослин. На їх важливість для життєдіяльності останніх почали звертати особливу увагу в другій половині ХХ ст. Наприкінці 70-х років ХХ ст. Клоергер et al. [33, 34] ввели термін «ризобактерії, що стимулюють ріст рослин (PGPR)», щоб описати ізольовані ризосферні псевдомонади, які після інокуляції насіння швидко колонізували корені рослин і збільшували врожайність. Пізніше концепція PGPR була поширена на будь-які інші бактерії (PGPB) або будь-які мікроорганізми (PGPM), що виявляють ознаки стимуляції росту рослин (PGP), такі як фіксація азоту, солубілізація фосфатів і калію, продукування сидерофорів, індольних сполук і 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат (ACC) дезамінази (яка полегшує ріст і розвиток рослин, знижує рівень етилену та пом'якшує стрес (солоність і посуха) у рослин), або які зменшують чи запобігають шкідливому впливу фітопатогенних організмів [35–37].

На основі PGPM створюються біологічні препарати, які все частіше розглядають як екологічно обґрунтоване доповнення (а інколи й альтернатива) агрохімікатам з потенціалом вирішення двох глобальних проблем — продовольчої безпеки та екологічної стійкості [38–41]. Переваги, які PGPM надають для росту рослин, бувають прямими або непрямыми. Прямі включають полегшення отримання основних поживних речовин, забезпечення фітогормонами та пригнічення шкідників і патогенів рослин. Непрямі переваги пов'язані зі змінами у фізіології та імунній системі рослин, що забезпечує пом'якшення впливу біотичного й абіотичного стресів [42–45]. Продукти, виготовлені на основі PGPM, зазвичай називаються біодобривами та біопестицидами [46].

Перспективи застосування біодобрив. PGPM діють як біодобрива, коли вони збільшують доступність для рослин основних поживних речовин, насамперед азоту і фосфору, через активізацію біологічної фіксації азоту і розчинення/мінералізацію фосфатів у кореневій зоні рослин. PGPM також безпосередньо сприяють росту рослин, забезпечуючи або змінюючи метаболізм фітогормонів, таких як ауксини, цитокініни, абсцизова кислота, гібереліни та етилен [47, 48]. Серед сучасних біодобрив більше відомі інокулянти на основі бульбочкових бактерій. Розширення посівів такої культури як соя, в тому числі в Україні, супроводжується зростанням попиту на мікробні препарати для цієї культури. Країни Південної Америки, такі як Бразилія та Аргентина, лідирують в інокуляції сої [49]. У Бразилії передпосівна бактеризація насіння сої препаратами на основі *Bradyrhizobium* sp. може повністю задовольнити потреби культури до азоту, усуваючи потребу в мінеральних азотних добривах. Це економить країні близько 13 млрд доларів США на рік у перерахунку на еквівалент N-добрив [50] і сприяє пом'якшенню наслідків зміни клімату шляхом значного зменшення викидів такого парникового газу як N₂O. У сезон посівів 2019/2020 рр. у Бразилії було реалізовано 70 мільйонів доз інокулянтів для сої, що охоплює близько 78 % посівних площ (десь 36,5 млн га) [49]. Крім препаратів для сої в багатьох наукових центрах створено препарати для інших бобових культур. В Україні найбільша кількість мікробних препаратів реалізується також для передпосівної інокуляції насіння сої. Водночас створено високоефективні препарати для гороху, люпину, нуту, а також для бобових трав [38, 51].

Обговорюючи важливість симбіотичної фіксації молекулярного азоту для забезпечення цим елементом потреб бобових культур та необхідність використання мікробних препаратів при їх вирощуванні, слід диференціювати такі поняття як «надходження азоту в рослини» і «накопичення азоту в ґрунті». Ці поняття детально розглянуто нами раніше [52]. У межах цієї статті зауважимо, що накопичення біологічного азоту в ґрунті реальне лише за вирощування багаторічних бобових трав, після яких залишається значна кількість кореневих решток (за окремими даними, від 12 до 15, а інколи й до 20 т/га), збагачених азотом. За вирощування зернобобових культур баланс азоту в ґрунті є слабодefіцитним (виняток хіба що ситуація за культивування люпинів, коли баланс складається на користь незначного накопичення азоту). У той самий час, важливість біологічної азотфіксації в агроценозах із зернобобовими культурами не можна недооцінювати, оскільки активний перебіг процесу сприяє безпосередньому азотному забезпеченню рослин й істотно зменшує потреби культур в азотних добривах. Цьому сприяє передпосівна інокуляція насіння за використання біодобрив.

З відкриттям явища асоціативної азотфіксації [53, 54] зростає зацікавленість до використання інокулянтів на основі асоціативних азотфіксаторів. Найдослідженішими серед них є представники роду *Azospirillum* [55–60]. Спочатку азоспірили вивчали винятково як активні азотфіксатори, пізніше було показано здатність цих бактерій до синтезу низки фітогормонів та інших фізіологічно активних речовин. Фітогормони значно впливають на зміни в архітектурі кореневої си-

стеми, індукуючи розвиток бічних і додаткових коренів та кореневих волосків, що забезпечує покращення поглинання вологи та поживних речовин [47, 61–63]. У 1996 р. Аргентина була однією з перших країн, яка виготовила комерційний продукт під назвою Nodumax-L[®] на основі *A. brasilense*. У 2009 р. перший продукт на основі азоспірили Masterfix L Gramineas[®] комерціалізовано у Бразилії [64]. Через десять років бразильські фермери застосували близько 10,5 млн доз інокулянтів на основі *Azospirillum* sp. при вирощуванні кукурудзи, пшениці, рису й інших культур [65].

Крім азоспірил у різних наукових центрах показано перспективу використання й інших азотфіксувальних бактерій (представників родів *Azoarcus*, *Azotobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Gluconacetobacter*, *Herbaspirillum* та ін.) [42]. Одночасно з цим істотно розширилися дослідження особливостей взаємовідносин рослин з функціонально іншими мікроорганізмами, наприклад фосфатмобілізувальними, рістстимуляторними та ін. (види, що належать до родів *Acetobacter*, *Agrobacterium*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Flavobacterium*, *Enterobacter*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Rhodococcus*, *Streptomyces*), що сприяло розробленню ефективних біопрепаратів на їх основі [38, 66–73].

Як відомо, ґрунти можуть містити значну кількість фосфору, але він мало доступний для засвоєння рослинами [74], оскільки як неорганічні, так і органічні сполуки фосфору є слабозрозчинними. Більшість неорганічного фосфору, наявного в ґрунтах, зв'язана з Fe, Al та/або з Ca чи Mg. Це знижує його розчинність, що призводить до процесів осаджування та адсорбції [66, 75]. Вміст біологічно доступної для рослин форми фосфору зрідка перевищує 10 мг/100 г [74], і рослинний організм повинен мати спеціалізовані переносники і складну систему відтоку для забезпечення ефективного розподілу цього елемента між усіма частинами рослини [76]. Низька концентрація лабільного фосфору в ґрунтовому розчині спричинює істотне обмеження росту і розвитку рослин, тому потреби рослинництва в фосфорі високі.

Активні дослідження можливостей біологічної солюбілізації фосфору, після певних розчарувань у 1960–1970 роках, проводяться в останні 30 років. В цей час вивчаються можливості використання як бактерій, так і мікроміцетів [38, 51, 70, 75, 77–79]. Одним із механізмів фосфатсолюбілізації є мінералізація орґанофосфатів внаслідок продукування мікроорганізмами фосфатаз [80]. Проте основним шляхом забезпечення рослин фосфором є розчинення мінеральних його сполук за рахунок виділення мікробіотою органічних кислот [71], таких як ацетат, оксалат, сукцинат, цитрат і глюконат [81]. Органічні кислоти можуть десорбувати фосфор шляхом обміну лігандів і таким чином вивільняти P із Ca/Fe/Al-P мінералів [82].

Крім покращення засвоєння інокульованими рослинами азоту і фосфору, PGPM підсилюють надходження й інших елементів, необхідних для нормального метаболізму у рослинному організмі — калію, сірки, заліза та ін. [83–85].

Механізми позитивного впливу ризосферних мікроорганізмів на ріст і розвиток рослин доповнюються новими даними. Крім впливу на збільшення доступності для рослин поживних речовин, PGPM та-

кож можуть сприяти оптимізації функціонування структур плазматичної мембрани, залучених до процесу живлення на рівні кореня. Показано, що інокуляція проростків пшениці *A. brasilense* Cd збільшила витік протонів із коренів [86]. Схожі результати отримано також і для інших штучно створених рослинно-бактеріальних асоціацій [87]. Оскільки рух H^+ поєднується з транспортом поживних речовин (принаймні $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} і NO_3^-) [88], посилена екструзія H^+ за інокуляції PGPM здатна відіграти вирішальну роль у живленні рослин.

Важливою складовою механізму взаємодії «мікроорганізми—рослина» може також бути продукування гідролітичних ферментів, інтродукованими в агроценоз мікроорганізмами. Відомо, що в ризосфері рослин здатні посилюватися мінералізаційні процеси внаслідок фітостимуляційного ефекту PGPM, зростання при цьому інтенсивності фотосинтезу і збільшення надходження в зону коренів легкодоступного вуглецю, який сприяє інтенсивному розвитку й активності гетеротрофних мікроорганізмів [89, 90]. Продукування гідролітичних ферментів зумовлюється не лише розвитком інтродукованої в ризосферу мікрофлори, а й опосередкованим впливом інокуляції на розвиток резидентної мікробіоти в ризосфері [91].

Чи діє на рослину весь комплекс зазначених властивостей PGPM, чи домінує якась певна ознака, стверджувати досить складно. Швидше за все, рослини використовують різні стратегії для стимулювання росту і розвитку на різних етапах органогенезу. Усі механізми мікробіологічної оптимізації продукційного процесу діють динамічно і, лише спостерігаючи за різними параметрами протягом усього вегетаційного періоду, можна приблизно оцінити роль кожного з чинників [46].

З урахуванням наведених особливостей взаємодії PGPM з рослинами, можна дійти висновку про однозначний вплив біодобрив на актуальну (ефективну) родючість ґрунту. Чи може впливати передпосівна інокуляція на зростання потенційної родючості ґрунту? Це питання логічно постає у зв'язку з інформацією про зростання активності гідролітичних ферментів у ризосфері рослин і прогнозованою можливістю зменшення в ґрунті органічної речовини. На наш погляд, вплив інокуляції може позитивно впливати на потенційну родючість, насамперед через зростання маси кореневих решток. Численні дослідження свідчать про інтенсифікацію ризогенезу при застосуванні PGPM [92—94]. Крім того, як свідчать лізіметричні дослідження [95], інокуляція сприяє істотному обмеженню вимивання по ґрунтовому профілю з нижнім стоком води не лише сполук азоту, фосфору і калію, а й водорозчинної органічної речовини. Безперечно, зменшення вимивання органічних сполук може бути наслідком дії гідролітичних ферментів на мінералізацію органічної речовини в ризосфері рослин і підсиленням засвоєнням рослинами мінералізованих поживних речовин. Тобто лабільна органічна речовина не вимивається, а спрямовується для конструктивного метаболізму рослин, наслідком чого є збільшення їх біомаси і врешті — надходження до ґрунту корневих і післязбиральних решток.

Лізиметричними дослідженнями [95] також переконливо доведено значне обмеження вимивання сполук кальцію (зменшення на 10—35 % порівняно з вирощуванням сільськогосподарських культур без інокуляції) і магнію при застосуванні біодобрих. Механізми цього ефекту ще потрібно дослідити, проте отримані результати можуть свідчити на користь позитивного впливу PGPM на формування не лише ефективної, а й потенційної родючості ґрунту, якщо взяти до уваги роль кальцію у ґрунтоутворенні.

Слід визнати, що біодобрива ще не сприймаються кожним аграрієм як важливий технологічний чинник, оскільки забезпечення відтворюваності їх позитивних ефектів потребує деяких специфічних знань. Мікроорганізми ефективні лише тоді, коли їм створені правильні й оптимальні умови для розвитку і функціонування. Зокрема, вплив PGPM на урожайність культур залежить від агрофону. Відносно невисокі дози мінеральних добрив, як демонструють результати численних досліджень, підвищують ефективність інокуляції. На нашу думку, такі дози туків будуть фізіологічно оптимальними як для розвитку рослин, так і мікроорганізмів [96, 97]. Саме за таких умов біологічний та мінеральний ресурси зможуть синергічно забезпечувати рослини поживними речовинами і біологічними функціями, які надають PGPM. Методологічні й методичні аспекти визначення фізіологічно (екологічно) допустимих норм мінеральних добрив у технологіях вирощування сільськогосподарських культур, у тому числі й при застосуванні біодобрих, запропоновано нами раніше [98].

Високі дози мінеральних добрив при вирощуванні ячменю ярого, пшениці озимої, картоплі й жита озимого значною мірою зменшують позитивну дію інокуляції на формування урожайності культур, що безперечно свідчить про їх надлишковість для перебігу біологічних процесів у системі «ґрунт—рослина—мікроорганізми» [97]. Ці дані підтверджують Ozturk et al. [99], які проводили дослідження з пшеницею і ячменем. Подібна ситуація описана також і для інших штучно створених рослинно-бактеріальних асоціацій. Так, Shaharooma et al. [100] повідомили, що ефективність використання азоту у відповідь на інокуляцію *Pseudomonas fluorescens* збільшувалася за всіх рівнів удобрення пшениці, проте залежала від норм мінеральних добрив, що забезпечило збільшення урожайності на 115 %, 52, 26 і 27 % порівняно з неінокульованим контролем при нормах внесення азоту, фосфору і калію у кількості відповідно, 25 %, 5, 75 і 100 % до рекомендованих.

По-різному проявляється ефективність біодобрих на органічних агрофонах. За внесення підстилкового гною великої рогатої худоби, який містить величезну кількість мікроорганізмів, позитивний вплив інокуляції, як правило, нівелюється через створення у ґрунті висококонкурентного середовища, що перешкоджає встановленню тісних взаємозв'язків між рослиною та інтродукованими в агроценоз бактеріями. Вплив сидеральної біомаси, навпаки, підсилює ефективність біопрепаратів [101—103].

Результати наших досліджень підтверджують висновки, що використання ефективних інокулянтів може вважатися важливою стра-

тегією сталого управління та зменшення екологічних проблем шляхом зменшення використання хімічних добрив [104–107]. В цьому разі, на відміну від робіт, які базуються на підходах заміщення (коли PGPM розглядаються як пряма заміна мінеральним добривам), ми в своїх оцінках перспектив біодобрив приєднуємося до поглядів щодо ефективного поєднання мінерального і біологічного чинників удобрення сільськогосподарських культур як рішення, за якого обидва ресурси можуть синергічно взаємодіяти для покращення живлення і забезпечення інших біологічних функцій, необхідних для гармонійного розвитку рослин.

Біопестициди на основі PGPM. Як відомо, урожайність сільськогосподарських культур, крім фізико-хімічних властивостей ґрунтів та забезпечення рослин необхідними поживними речовинами, лімітують різноманітні порушення гомеостазу в агроценозі. Цьому сприяє використання низки сучасних агроприймів. Наприклад, застосування пестицидів проти цільового ґрунтового патогена негативно впливає на понад 100 видів нецільових організмів [108, 109], що призводить до зменшення різноманітності мікробіоти і негативно позначається на здоров'ї ґрунту. Водночас слід відзначити існування природної стійкості фітоценозів до розвитку інфекційних захворювань рослин. При цьому кожен ґрунт характеризується певним рівнем стійкості [110]. Здатність ґрунту протистояти розвитку хвороб у сприйнятливих рослин-хазяїв, навіть за наявності значної кількості збудників захворювання, визначається як ґрунтова супресія [111]. Протилежна властивість називається сприйнятливістю ґрунту. Якість ґрунтів варіює в діапазоні від дуже сприйнятливих до дуже супресивних [110].

Хоча абіотичні чинники, такі як фізико-хімічні властивості ґрунту, можуть сприяти пригніченню деяких фітопатогенів, супресивність є по суті явищем, опосередкованим ґрунтовими мікроорганізмами [112–114]. Супресивність ґрунту можна пояснити кількома механізмами, включно з індукцією системної резистентності рослин і прямим пригніченням патогенів унаслідок прояву загальної або специфічної мікробної активності в ґрунті [115]. Загальна супресивність — це географічно широко поширена, але обмежена здатність ґрунтів пригнічувати ріст або активність збудників хвороб, які знаходяться в ґрунті. Вона пов'язана із загальною мікробною біомасою та її активністю в ґрунті. Навпаки, специфічна супресивність пояснюється впливом окремих груп мікроорганізмів на певній стадії життєвого циклу патогену.

Специфічну супресивність можна визначити як антагоністичну дію певних мікроорганізмів проти збудника хвороби в ґрунті. Це результат реалізації певних механізмів, таких як продукування мікроорганізмами сидерофорів, антибіотиків, летких сполук і літичних ферментів. Її також називають переносною супресивністю, оскільки її можна забезпечити шляхом збагачення ґрунту іншим ґрунтом з високими показниками супресивності (наприклад, в умовах теплиці), внесенням компостів або застосуванням інокулянтів [116–118].

Специфічну супресивність можна також змінювати механічним обробитком ґрунту. Lisboa et al. [113] повідомили, що зразки ґрунту, відібрані з поля без механічної обробки, показали вищий фунгістазис

до *Fusarium graminearum* порівняно зі звичайним обробітком. Різні системи вирощування культур також мали істотні відмінності у ґрунтового фунгістазисі, який був вищим за дотримання сівозмін з бобовими культурами.

Застосування добрив може впливати на супресивність ґрунту, збільшуючи або зменшуючи тяжкість захворювання. Надмірне внесення добрив підвищує сприйнятливість рослин до хвороб. Наприклад, Crozier et al. [119] відзначили, що надлишок мінерального азоту призвів до більшої захворюваності на рак стебла (збудник *Rhizoctonia*) рослин картоплі. Chen et al. [120] показали, що після внесення органічних добрив ризосферне бактеріальне угруповання істотно пригнічувало ріст міцелію та проростання спор *Fusarium* spp., що сприяло отриманню значно більшої врожайності арахісу. Навпаки, потенційні мікроміцети-патогени домінували в грибному мікробіомі ризосфери рослин після хімічного удобрення. Автори дійшли висновку, що тривале органічне підживлення може бути використано для створення мікробного угруповання, здатного пригнічувати вторгнення грибних патогенів. Детальніше з питаннями супресивності ґрунтів можна ознайомитись у недавньому огляді Volpiano et al. [37].

Останнім часом для підсилення специфічної супресивності ґрунту та біологічного контролю патогенів набуває поширення застосування біопестицидів. Біологічний контроль є непрямим механізмом стимулювання росту рослин, оскільки він передбачає вивільнення біоактивних молекул за використання PGPM, які мінімізують або призупиняють шкідливий вплив фітопатогенів [121–123]. В цей час вторинні метаболіти продукуються локально, тобто у місці, де вони мають діяти. До позитивів застосування біопестицидів слід також віднести їх швидку біологічну деструкцію [124]. Біопестициди на основі PGPM можуть забезпечувати стійкість рослин до патогенів унаслідок конкуренції за поживні речовини та простір, використовувати гіперпаразитизм або антибіоз проти збудників бактеріальних і грибних хвороб [125].

Найвдалішими прикладами мікроорганізмів, які використовуються як біопестициди, є ентомопатогенні *Bacillus thuringiensis* (Bt), *Pseudomonas* spp., бакуловіруси, *Beauveria* spp., *Metarhizium* spp. і мікопаразит *Trichoderma* spp. [126]. Сьогодні близько 75 % комерційних біологічних інсектицидів складаються з продуктів, отриманих на основі Bt [127]. Ці продукти були комерційно виготовлені у Франції в 1938 р. і США в 1956 р., але їх використання в усьому світі зросло в 1980-х роках, коли комахи набули значної стійкості до хімічних інсектицидів [128]. Продукти, отримані на основі Bt, нині використовуються для боротьби з різними шкідниками рослин [129]. Більше того, гени токсинів з Bt були генетично вмонтовані в геном кількох культур, таких як бавовна, кукурудза та картопля [130] із значним комерційним успіхом. Це демонструє потенціал мікроорганізмів не лише для безпосереднього захисту рослин від хвороб і шкідників, а й як резервуар нових генів, що становить інтерес для генетичної модифікації сільськогосподарських культур з метою підвищення їх продуктивності [37].

Пошук альтернативних агрохімікатам технологій сприяв розробці не лише біоінсектицидів, а й біологічних фунгіцидів [131]. Біофунгіциди — продукти, розроблені на основі біологічних агентів боротьби, які можуть діяти проти ґрунтових і стебло-листяних грибних інфекцій. Їх можна використовувати окремо або в комбінації з хімічними фунгіцидами [132]. Такі види обробок мають менші шанси вплинути на розвиток резистентності та можуть зменшити дози фунгіцидів, що застосовуються, порівняно з обробкою лише фунгіцидами.

Найпоширенішими агентами біоконтролю, які використовуються як біофунгіциди, є представники *Trichoderma* sp. Вони становлять близько 60 % ефективних біофунгіцидів у всьому світі. У різних країнах доступно понад 250 продуктів на основі *Trichoderma* [133]. Близько 90 % азіатського ринку таких біопрепаратів займає Індія. У Південній і Центральній Америці найбільшим їх виробником є Бразилія [133, 134]. Крім представників роду *Trichoderma*, значну антагоністичну активність щодо фітопатогенів проявляють й інші ґрунтові мікроміцети, що належать до різних таксонів: *Chaetomium* [135, 136], *Gliocladium* [137], *Penicillium* [138] та ін., а також бактерії, наприклад, представники родів *Bacillus* [139–141].

Слід очікувати, що розробка ефективних біофунгіцидів буде мати значний ринковий потенціал. Хімічні фунгіциди, які зараз використовуються, або неефективні, або лише частково ефективні проти окремих патогенних мікроорганізмів (наприклад, для боротьби з видами *Verticillium* і *Rhizoctonia*), які щорічно спричиняють значні втрати врожаю [126]. До того ж, поява нових синтетичних фунгіцидів обмежена відомими діючими речовинами. Через зменшення кількості нових фунгіцидів, будь-який ефективний біофунгіцид матиме широкий доступ до ринку та буде використовуватися як органічним, так і традиційним сільським господарством.

Ринок продуктів на основі PGPM для оптимізації живлення та захисту рослин сьогодні помітно змінюється під тиском суспільства й регуляторних органів щодо зменшення залишків хімічних речовин у продуктах харчування і навколишньому середовищі, а також внаслідок зростаючих можливостей у секторі органічних харчових продуктів [131, 142]. Завдяки високому потенціалу ефективності мікробних препаратів зроблено великі інвестиції у цей напрям біотехнології. За оцінками, світова ринкова вартість продукції на основі агрономічно цінних мікроорганізмів сягне близько 12 млрд доларів США до 2027 р. [143]. Найбільші в аграрному бізнесі компанії вкладають значні кошти в біологічні рішення, роблячи ставку на мікроорганізми як інструмент майбутнього сільського господарства. BASF SE (Німеччина), EI DuPont de Nemours and Company (США), Bayer Crop Science (Німеччина) і Novozymes A/S (Данія), а також Verdesian Life Sciences, LLC (США) наразі входять до п'ятірки найбільших компаній, що займаються мікробними інокулянтами [144]. Незважаючи на те що галузь все ще знаходиться на початковому етапі свого розвитку, світовий ринок цих продуктів збільшується швидше, ніж агрохімікатів [126].

Сучасні зміни політики ведення сільського господарства стимулюють розвиток ринку мікробних продуктів у всьому світі. Наприклад, нова Зелена угода Європейського Союзу має на меті скоротити використання азотних добрив щонайменше на 20 % і використання хімічних пестицидів на 50 % до 2030 р. [145], що сприяє активізації розвитку досліджень, спрямованих на створення ефективних біологічних препаратів.

Технології біологічного компостування. Компостування відходів сільськогосподарського виробництва (передусім гною та пташиного посліду) для отримання якісних органічних добрив має тисячолітню історію, проте сучасні технології пропонують істотні зміни для оптимізації процесів. Вони відрізняються характером ферментації органічної речовини, використанням додаткових компонентів, тривалістю технологічних процесів, характеристиками вихідної продукції [146—150]. Якість та безпечність кінцевого продукту здебільшого визначає домінантна мікробіота, у зв'язку з чим останнім часом розглядається необхідність додавання спеціально селекціонованих агрономічно корисних мікроорганізмів на певних етапах компостування. Інтродуковані до компостованого субстрату мікроорганізми інтенсивно розвиваються та, проявляючи себе як активні деструктори, забезпечують покращення якісних показників компосту [151]. Внаслідок цього накопичуються цінні в агрономічному відношенні мікробні метаболіти — фітогормони, антибіотичні речовини та ін. [152, 153].

Отримані таким чином біоорганічні добрива є по суті своєрідними мікробними препаратами, в яких накопичення PGPM відбувається у ході ферментації субстрату. Ці добрива, за їх застосування в технологіях вирощування сільськогосподарських культур, забезпечують рослини як поживними речовинами (субстратні компоненти для конструктивного метаболізму рослин), так і фізіологічно активними сполуками (регуляторні компоненти). При цьому оптимізується продукційний процес культур [154, 155].

Технології біологічного компостування в Україні є особливо цінними для трансформації пташиного посліду. Поголів'я птиці в країні зросло з 123,3 млн у 1998 р. до 230,8 млн голів у 2014 р., і такий активний розвиток птахівництва призвів до значного накопичення відходів виробництва, зокрема посліду — на рівні 1,5 млн т на рік. І хоча відомо, що пташиний послід є цінною сировиною для виготовлення органічних добрив, більшість підприємств накопичують відходи у кар'єрах або буртах. Це спричинює розвиток патогенної мікробіоти в субстраті (збудники сальмонельозу, колібактеріозу, туберкульозу та ін.), що з точки зору ветеринарії та гігієнічних норм є неприпустимим. За такого нераціонального зберігання відбуваються значні втрати азоту, забруднення довкілля, порушується сталість екосистем [156]. У зв'язку з цим не викликає сумніву доцільність створення новітніх технологій компостування пташиного посліду, які, з одного боку, передбачають унеможливлення розвитку патогенної мікробіоти, а з іншого — сприяють накопиченню агрономічно цінних мікроорганізмів та фізіологічно активних сполук. Такі технології за використання штамів *Trichoderma harzianum* розроблено в Ук-

раїні [157]. Низку подібних технологій створено також і в наукових центрах інших країн [158, 159].

Біокомпостування має зайняти свою нішу не лише в господарствах органічного виробництва сільськогосподарської продукції, а й в традиційних агроформуваннях, які мають значні обсяги відходів. Це сприятиме як поповненню ґрунтів поживними речовинами, так і оптимізації їх біогенності та стабілізації вмісту органічної речовини.

Ще один вектор інтенсивних наукових досліджень, який важко переоцінити — біокомпостування міських відходів. Важливість цього напрямку безумовна, оскільки внаслідок зростання урбанізаційних процесів стрімко збільшується кількість органічних відходів у містах. Проте для його успішної реалізації потрібні не лише наукові знання, а й зміни в соціальній свідомості, а також значні капіталовкладення для удосконалення сортування відходів, вирішення логістичних питань, створення відстійників для рідких стоків та ін.

Таким чином, аналіз ролі мікроорганізмів у стабілізації біоценозів свідчить про широкий діапазон їх впливу на перебіг низки біологічних процесів, здатних оптимізувати як стан ґрунтів агроценозів, так і продукційний процес сільськогосподарських культур. Проте потенціал мікробіоти не вичерпується лише описаним вище. Значення мікроорганізмів в аграрному виробництві зростатиме як з погляду екологічної привабливості для окремих рішень, так і з точки зору забезпечення людства якісними продуктами харчування. Науковцями можуть бути запропоновані нові цікаві ідеї і розробки. Наприклад, перспективним може бути створення комплексних функціонально різноспрямованих мікробних препаратів. У такому разі слід відокремити від наукових пошуків спроби деяких науковців і практиків від створення т. з. «коктейлів», коли змішуються відомі мікробні препарати з надією оптимізувати азотне, фосфорне, калійне живлення і захистити рослини від ураження збудниками захворювань. Такий механістичний підхід рідко забезпечує успіх, через те, що в «коктейлі» чисельність кожного мікроорганізму зменшується нижче від порогового рівня, здатного забезпечити бажаний ефект на корені рослини [154]. Якщо ж збільшити кількість мікроорганізмів, паралельно зростатиме і фітогормональне навантаження, надлишок якого може призвести до пригнічення рослинного організму. Саме тому успішне створення багатокомпонентних біопрепаратів має передбачати складні дослідження взаємовідносин мікроорганізмів і рослин та буде залежати від того, наскільки доповнювальними та синергічними будуть штами-кандидати [160, 161].

Вже сьогодні проводяться дослідження можливостей маніпулювання угрупованнями мікроорганізмів певного виду рослин шляхом внесення органічних поправок до ґрунту, які діють як пребіотики (сполуки, які вибірково стимулюють розвиток або активність мікроорганізмів) [162, 163]. Наприклад, використання фітогормонів або їх синтетичних аналогів для оброблення насіння або листків впливає на формування угруповань азотфіксувальних бактерій у кореневих сферах рослин, що супроводжується зростанням активності асоціативної азотфіксації [164, 165]. Carvalhais et al. [166] продемонстрували, що такі рослинні гормони, як саліцилова кислота, метилжасмонат, ети-

лен та абсцизова кислота можуть змінювати склад бактеріальних угруповань у ризосфері рослин, що може впливати на продуктивність сільськогосподарських культур. Показано, що зміна властивостей ґрунту попередником етилену 1-аміноциклопропан-1-карбоксилатом (АСС) може змінити структуру мікробіому в ґрунті, пом'якшуючи вплив засоленості на ґрунт і рослини [167]. Вважається, що із розвитком цього напрямку досліджень будуть ідентифіковані нові сигнальні молекули для оптимізації взаємодії між рослинами і мікроорганізмами, а також розроблені нові пробіотики та пребіотики з підвищеною ефективністю. Це вселяє значні сподівання, оскільки культурабельні мікроорганізми (ті, що здатні рости на поживних середовищах) складають лише кілька відсотків загальної кількості представників ґрунтової мікробіоти [168]. Використання ж пребіотиків теоретично може ініціювати участь багатьох інших бактерій і мікроміцетів у процесах їх взаємодії з рослинами. На думку Batista і Singh [126], маніпуляція мікробіомом *in situ* має найбільший потенціал для стійкого підвищення продуктивності сільськогосподарських культур.

Перспективними можуть бути також технології просочування мінеральних добрив агрономічно корисними мікроорганізмами [169]. Ефективність використання збагачених RGPМ добрив, з одного боку, може сприяти зростанню коефіцієнтів засвоєння рослинами діючої речовини з добрив, а з іншого — подолати упереджене ставлення окремих аграріїв до використання інокулянтів через додаткову працю та витрати на їх застосування.

REFERENCES

1. Adesemoye, A.O. & Kloepper, J.W. (2009). Plant—microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency. *Microbiol. Biotechnol.*, 85, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2196-0>
2. Yu, C., Huang, X., Chen, H., Godfray, H.C.J., Wright, J.S., Hall, J.W., Gong, P., Ni, S., Qiao, S., Huang, G., Xiao, Y., Zhang, J., Feng, Z., Ju, X., Ciais, P., Stenseth, N.C., Hessen, D.O., Sun, Z., Yu, L., Cai, W., Fu, H., Huang, X., Zhang, C., Liu, H. & Taylor, J. (2019). Managing nitrogen to restore water quality in China. *Nature*, 567, pp. 516-520. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1001-1>
3. Sud, M. (2020). Managing the biodiversity impacts of fertiliser and pesticide use: Overview and insights from trends and policies across selected OECD countries. Paris: OECD Publishing. <https://doi.org/10.1787/19970900>
4. Pachauri, R.K. & Meyer, L.A. (Eds.). (2014). Climate change 2014. Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Geneva, Switzerland: IPCC.
5. Majeed, A., Muhammad, Z., Islam, S., Ullah, Z. & Ullah, R. (2017). Cyanobacterial application as biofertilizers in rice fields: role in growth promotion and crop productivity. *PSM Microbiol.*, 2 (2), pp. 47-50.
6. Sa, J.C.M., Lal, R., Cerri, C.C., Lorenz, K., Hungria, M. & de Faccio Carvalho, P.C. (2017). Low-carbon agriculture in South America to mitigate global climate change and advance food security. *Environ. Int.*, 98, pp. 102-112. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2016.10.020>
7. Arora, N.K., Fatima, T., Mishra, I. & Verma, S. (2020). Microbe-based inoculants: role in next green revolution. In: Shukla, V., Kumar, N. (eds). *Environmental Concerns and Sustainable Development* (pp. 191-246). Singapore: Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6358-0_9

8. McKenney, E.A., Koelle, K., Dunn, R.R. & Yoder, A.D. (2018). The ecosystem services of animal microbiomes. *Mol. Ecol.*, 27, pp. 2164-2172. <https://doi.org/10.1111/mec.14532>
9. Doran, J.W., Sarrantonio, M. & Liebig, M.A. (1996). Soil health and sustainability. *Advances in Agronomy*, 56, pp. 1-54. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60178-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60178-9)
10. Singh, R., Rani, A., Kumar, P., Shukla, G. & Kumar, A. (2017). Cellulolytic activity in microorganisms. *Bull. Pure Appl. Sci.*, 36 (1), pp. 28-37. <https://doi.org/10.5958/2320-3196.2017.00004.0>
11. Brookes, P.C., Powlson, D.S. & Jenkinson, D.S. (1982). Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 14, pp. 319-329. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(82\)90001-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(82)90001-3)
12. Angers, D.A., Bissonnette, N., Legere, A. & Samson, N. (1993). Microbial and biochemical changes induced by rotation and tillage in a soil under barley production. *Can. J. Soil. Sci.*, 73, pp. 39-50. <https://doi.org/10.4141/cjss93-004>
13. Stockdale, E.A. & Murphy, D.V. (2017). Managing soil microbial biomass for sustainable agro-ecosystems. In Tate, K.R. *Microbial biomass. A paradigm shift in terrestrial biogeochemistry* (pp. 67-101). London: World Scientific. https://doi.org/10.1142/9781786341310_0003
14. Jenkinson, D.S. (1977). The soil microbial biomass. *New Zealand Soil News*, 25, pp. 213-218.
15. Brookes, P. (2001). The soil microbial biomass: concept, measurement and applications in soil ecosystem research. *Microbes Environ.*, 16 (3), pp. 131-140. <https://doi.org/10.1264/jsme2.2001.131>
16. Smith, J.L. & Paul, E.A. (1990). The significance of soil microbial biomass estimations. In Bollag, J.M., Stotzky, G. (Eds.). *Soil Biochemistry*, Vol. 6 (pp. 357-396). New York: Marcel Dekker.
17. Jenkinson, D.S. & Rayner, J.H. (1977). The turnover of soil organic matter in some of the Rothamsted classical experiments. *Soil Sci.*, 123, pp. 298-305.
18. Jenkinson, D.S. & Parry, L.C. (1989). The nitrogen cycle in the Broadbalk Wheat Experiment: a model for the turnover of nitrogen through the soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 21, pp. 535-541.
19. Jenkinson, D.S. & Ladd, J.N. (1981). Microbial biomass in soil: measurement and turnover. In Paul, E.A., Ladd, J.N. (Eds.). *Soil Biochemistry*, Vol. 5 (pp. 415-471). New York: Marcel Dekker.
20. Ayanaba, A., Tuchwell, S.B. & Jenkinson, D.S. (1976). The effect of clearing and cropping on the organic reserves and biomass of tropical forest soils. *Soil Biol. Biochem.*, 8, pp. 519-525.
21. Adams, T.McM. & Laughlin, R.J. (1981). The effects of agronomy on the carbon and nitrogen contained in the soil bio-mass. *J. Agric. Sci.*, 97, pp. 319-327. <https://doi.org/10.1017/S0021859600040740>
22. Powlson, D.S. & Jenkinson, D.S. (1976). The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. II. Gamma irradiating autoclaving, air-drying and fumigation. *Soil Biol. Biochem.*, 8, pp. 179-188.
23. Saffigna, P.G., Powlson, D.S., Brookes, P.C. & Thomass, G.A. (1989). Influence of tillage and sorghum residues on soil organic matter and soil microbial biomass in an Australian vertisol. *Soil Biol. Biochem.*, 21, pp. 759-765. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90167-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90167-3)
24. Wardle, D.A. (1992). A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biol. Rev.*, 67, pp. 321-358. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1992.tb00728.x>
25. Insam, H. (2001). Developments in soil microbiology since the mid 1960s. *Geoderma*, 100, pp. 389-402.
26. Schloter, M., Dilly, O. & Munch, J.C. (2003). Indicators for evaluating soil quality. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 98, pp. 255-262. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00085-9)
27. Bending, G.D., Turner, M.K., Rayns, F., Marx, M.-C. & Wood, M. (2004). Microbial and biochemical soil quality indicators and their potential for differentiating areas under contrasting agricultural management regimes. *Soil Biol. Biochem.*, 36, pp. 1785-1792. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.04.035>

28. Carter, M.R., Gregorich, E.G., Angers, D.A., Beare, M.H., Sparling, G.P., Wardle, D.A. & Voroney, R.P. (1999). Interpretation of microbial biomass measurements for soil quality assessment in humid temperate regions. *Can. J. Soil Sci.*, 79, pp. 507-520. <https://doi.org/10.4141/S99-012>
29. Nielsen, M.N. & Winding, A. (2002). Microorganisms as indicators of soil health. National Environmental Research Institute, Denmark. NERI Technical Report, No 388.
30. Winding, A., Hund-Rinke, K. & Rutgers, M. (2005). The use of microorganisms in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 62, pp. 230-248. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2005.03.026>
31. Volkohon, V., Pyrig, O., Volkohon, K. & Dimova, S. (2019). Methodological aspects of determining the trend of organic matter mineralization↔synthesis processes in croplands. *Agricult. Sci. Pract.*, 6 (1), pp. 3-8. <https://doi.org/10.15407/agrisp6.01.003>
32. Volkogon, V., Pyrig, O., Dimova, S. & Volkogon, K. (2020). Focus of mineralization—synthesis processes of the organic matter in the leached chernozem while cultivating potatoes on different fertilization backgrounds. *Agricult. Sci. Pract.*, 7 (1), pp. 40-47. <https://doi.org/10.15407/agrisp7.01.040>
33. Kloepper, J.W. & Schroth, M.N. (1979). Plant growth promoting rhizobacteria on radishes. Proceedings of the 4th international conference on plant pathogenic bacteria (pp. 879-882), Angers, France.
34. Kloepper, J., Leong, J., Teintze, M. & Schroth, M.N. (1980). Enhanced plant growth by siderophores produced by plant growth-promoting rhizobacteria. *Nature*, 286, pp. 885-886. <https://doi.org/10.1038/286885a0>
35. Beneduzi, A., Ambrosini, A. & Passaglia, L.M.P. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): Their potential as antagonists and biocontrol agents. *Genet. Mol. Biol.*, 35, pp. 1044-1051. <https://doi.org/10.1590/s1415-47572012000600020>
36. Ma, Y. (2019). Biotechnological potential of plant-microbe interactions in environmental decontamination. *Front. Plant Sci.*, 10, 1519, <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01519>
37. Volpiano, C.G., Lisboa, B.B., Sao Jose, J.F.B., Beneduzi, A. & Granada, C.E. (2022). Soil-plant-microbiota interactions to enhance plant growth. *Rev. Bras. Cienc. Solo.*, 46, e0210098. <https://doi.org/10.36783/18069657rbcs20210098>
38. Volkogon, V.V., Nadkernychna, O.V., Kovalevska, T.M., Tokmakova, L.M., Kopylov, E.P., Kozar, S.F., Tolkachov, M.Z., Melnychuk, T.M., Chaykovska, L.O., Sherstoboev, M.K., Moskalenko, A.M. & Khalep, Yu.M. (2006). Microbial preparations in agriculture: theory and practice. Kyiv: Ahrarna nauka [in Ukrainian].
39. Calvo, P., Nelson, L. & Kloepper, J.W. (2014). Agricultural uses of plant biostimulants. *Plant Soil.*, 383, 3. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2131-8>
40. Singh, B.K. & Trivedi, P. (2017). Microbiome and the future for food and nutrient security. *Microb. Biotechnol.*, 10, pp. 50-53. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12592>
41. Lopes, M.J.D.S., Dias-Filho, M.B. & Gurgel, E.S.C. (2021). Successful plant growth-promoting microbes: inoculation methods and abiotic factors. *Front. Sustain. Food Syst.*, 5, 606454. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.606454>
42. Vessey, J.K. (2003). Plant growth promoting rhizobacteria as biofertilizers. *Plant Soil.*, 255, pp. 571-586. <https://doi.org/10.1023/A:1026037216893>
43. Zahir, A.A., Arshad, M. & Frankenberger, W.T. (2004). Plant growth promoting rhizobacteria: applications and perspectives in agriculture. *Adv. Agron.*, 81, pp. 97-168. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(03\)81003-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(03)81003-9)
44. Pii, Y., Mimmo, T., Tomasi, N., Terzano, R., Cesco, S. & Crecchio, C. (2015). Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process. A review. *Biol. Fertil. Soils.*, 51, pp. 403-415. <https://doi.org/10.1007/s00374-015-0996-1>
45. Trivedi, P., Leach, J.E., Tringe, S.G., Sa, T. & Singh, B.K. (2020). Plant-microbiome interactions: from community assembly to plant health. *Nat. Rev. Microbiol.*, 18, pp. 607-621. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0412-1>
46. Glick, B.R. (2012). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica (Cairo)*, 963401. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>
47. Lin, W., Okon, Y. & Hardy, R.W.R.F. (1983). Enhanced mineral uptake by *Zea mays* and *Sorghum bicolor* roots inoculated with *Azospirillum brasilense*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 45 (6), pp. 1775-1779. <https://doi.org/10.1128/aem.45.6.1775-1779.1983>

48. Okon, Y., Bloemberg, G.V. & Lugtenberg, B.J.J. (1998). Biotechnology of biofertilization and phytostimulation. In Altman, A. (Ed.). *Agricult. Biotechnol.* (pp. 327-349). New York: Marcel Dekker.
49. Santos, M.S., Nogueira, M.A. & Hungria, M. (2019). Microbial inoculants: reviewing the past, discussing the present, and previewing an outstanding future for the use of beneficial bacteria in agriculture. *AMB Expr.*, 9, 205. <https://doi.org/10.1186/s13568-019-0932-0>
50. Zilli, J.E., Pacheco, R.S., Gianluppi, V., Smiderle, O.J., Urquiaga, S. & Hungria, M. (2021). Biological N₂ fixation and yield performance of soybean inoculated with *Bradyrhizobium*. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 119, pp. 323-336. <https://doi.org/10.1007/s10705-021-10128-7>
51. 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].
52. Volkogon, V.V., Berdnikov, O.M. & Lopushnyak, V.I. (2019). Ecological aspects of the fertilizer system of crops. V.V. Volkogon (Ed.). Kyiv: Agrarna Nauka [in Ukrainian].
53. Dobreiner, J., Day, J.M. & Dart, P.J. (1972). Nitrogenase activity and oxygen sensitivity of the *Paspalum notatum*—*Azotobacter paspali* association. *J. Gen. Microbiol.*, 71 (1), pp. 103-116. <https://doi.org/10.1099/00221287-71-1-103>
54. Dommergues, Y., Balandreau, J., Rinaudo, G. & Weinhard, P. (1973). Non-symbiotic nitrogen fixation in the rhizosphere of rice, maize and different tropical grasses. *Soil. Biol. Biochem.*, 5 (1), pp. 83-89. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(73\)90094-1](https://doi.org/10.1016/0038-0717(73)90094-1)
55. Okon, Y., Heytler, P.G. & Hardy, R.W.F. (1983). N₂-fixation by *Azospirillum brasilense* and incorporation into host *Setaria italica*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 46 (3), pp. 694-697. <https://doi.org/10.1128/aem.46.3.694-697.1983>
56. Maltseva, N.N. & Volkogon, V.V. (1984) *Azospirillum lipoferum* (Beijerinck), a nitrogen-fixing bacterium in soil rhizosphere and rhizoplane of farm plants. *Mikrobiol. Zh.*, 46 (1), pp. 6-8 [in Russian].
57. Bashan, Y. & de-Bashan, L.E. (2010). How the plant growth-promoting bacterium *Azospirillum* promotes plant growth — a critical assessment. *Adv. Agron.*, 108, pp. 77-136. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(10\)08002-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(10)08002-8)
58. Hungria, M., Campo, R.J., Souza, E.M. & Pedrosa, F.O. (2010). Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant Soil.*, 331, pp. 413-425. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0262-0>
59. Fukami, J., Nogueira, M.A., Araujo, R.S. & Hungria, M. (2016). Accessing inoculation methods of maize and wheat with *Azospirillum brasilense*. *AMB Express.*, 6, 3. <https://doi.org/10.1186/s13568-015-0171-y>
60. Pereg, L., Luz, E. & Bashan, Y. (2016). Assessment of affinity and specificity of *Azospirillum* for plants. *Plant Soil.*, 399, pp. 389-414. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2778-9>
61. Murty, M.G. & Ladha, J.K. (1998). Influence of *Azospirillum* inoculation on the mineral uptake and growth of rice under hydroponic conditions. *Plant Soil.*, 108 (2), pp. 281-285. <https://doi.org/10.1007/BF02375660>
62. Volkohon, V.V. (2006). Microbial preparations as the factor of increase of mineral fertilizers assimilability by plants. *Silskohosp. mikrobiol.*, 4, pp. 21-30 [in Ukrainian].
63. Ardakani, M. & Mafakheri, S. (2011). Designing a sustainable agroecosystem for wheat (*Triticum aestivum* L.) production. *J. Appl. Environ. Biol. Sci.*, 1, pp. 401-413.
64. Cassan, F., Coniglio, A., Lopez, G., Cassan, F., Molina, R., Nievas, S., de Carlan, C.L.N., Donadio, F., Torres, D., Rosas, S., Pedrosa, F.O., de Souza, E., Zorita, M.D., de-Bashan, L. & Mora, V. (2020). Everything you must know about *Azospirillum* and its impact on agriculture and beyond. *Biol. Fertil. Soils*, 56, pp. 461-479. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01463-y>
65. Santos, M.S., Nogueira, M.A. & Hungria, M. (2021). Outstanding impact of *Azospirillum brasilense* strains Ab-V5 and Ab-V6 on the Brazilian agriculture: lessons that farmers are receptive to adopt new microbial inoculants. *Rev. Bras. Ciênc. Solo.*, 45, e0200128. <https://doi.org/10.36783/18069657rbc20200128>

66. Gyaneshwar, P., Naresh Kumar, G., Parekh, L.J. & Poole, P.S. (2002). Role of soil microorganisms in improving P nutrition of plants. *Plant Soil.*, 245, pp. 83-93. <https://doi.org/10.1023/A:1020663916259>
67. Mehnaz, S. & Lazarovits, G. (2006). Inoculation effects of *Pseudomonas putida*, *Gluconacetobacter azotocaptans*, and *Azospirillum lipoferum* on corn plant growth under greenhouse conditions. *Microb. Ecol.*, 51, pp. 326-335. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9039-7>
68. Babalola, O.O. (2010). Beneficial bacteria of agricultural importance. *Biotechnol. Lett.*, 32, pp. 1559-1570. <https://doi.org/10.1007/s10529-010-0347-0>
69. Iutinskaya, G.A., Ponomarenko, S.P., Andreyuk, E.I., Antipchuk, A.F., Babayats, O.V., Belyavskaya, L.A., Brovko, I.S., Valagurova, E.V., Galkin, A. P., Galkina, L.A., Gladun, A.A., Gritsaenko, Z.M., Dragovoz, I.V., Ikin, D., Kozyrskaya, V.E. & Kryuchkova, L.A. (2010). Bioregulation of microbial-plant systems. K.: Nichlava [in Russian].
70. Kurdish, I.K. (2010). Introduction of microorganisms in agroecosystems. K.: Naukova Dumka [in Ukrainian].
71. Bhattacharyya, P.N. & Jha, D.K. (2012). Plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR): emergence in agriculture. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 28, pp. 1327-50. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0979-9>
72. Belyavskaya, L.A., Kozyrskaya, V.E., Valagurova, E.V. & Iutinskaya, G.A. (2012). Biologically active substances of the preparation Averkom. *Mikrobiol. Zh.*, 74 (3), pp. 10-15 [in Russian].
73. Biliavska, L.O., Kozyriska, V.E., Kolomiets, Yu.V. & Babich, A.G. (2015). Phytoprotective and growth-regulatory properties of metabolic bioformulations on the base of soil streptomycetes. *Dopov. Nac. akad. nauk Ukr.*, 1, pp. 131-137 [in Ukrainian].
74. Nosko, B. (2017). Modern problems of phosphorus in farming agriculture and ways of their solution. *Visnyk agrarnoi nauky*, 6, pp. 5-12 [in Ukrainian].
75. Igual, J.M., Valverde, A., Cervantes, E. & Velazquez, E. (2001). Phosphate solubilizing bacteria as inoculants for agriculture: use of updated molecular techniques in their study. *Agronomie*, 21, pp. 561-568 <https://doi.org/10.1051/agro:2001145>
76. Schachtman, D.P., Reid, R.J. & Ayling, S.M. (1998). Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiol.*, 116, pp. 447-453. <https://doi.org/10.1104/pp.116.2.447>
77. Rodriguez, H. & Fraga, R. (1999). Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion. *Biotechnol. Adv.*, 17, pp. 319-339. [https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(99)00014-2)
78. Khan, M.S., Zaidi, A., Ahemad, M., Oves, M. & Wani, P.A. (2010). Plant growth promotion by phosphate solubilizing fungi — current perspective. *Arch. Agron. Soil Sci.*, 26, pp. 73-98. <https://doi.org/10.1080/03650340902806469>
79. Sawers, R.J.H., Svane, S.F., Quan, C., Gronlund, M., Wozniak, B., Gebreselassie, M.N., Gonzalez-Munoz, E., Chavez Montes, R.A., Baxter, I., Goudet, J., Jakobsen, I., & Paszkowski, U. (2017). Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. *New Phytol.*, 214, pp. 632-643. <https://doi.org/10.1111/nph.14403>
80. Rodriguez, H., Fraga, R., Gonzalez, T. & Bashan, Y. (2006). Genetics of phosphate solubilization and its potential applications for improving plant growth-promoting bacteria. *Plant Soil.*, 287, pp. 15-21. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9056-9>
81. Bulgarelli, D., Schlaeppi, K., Spaepen, S., Ver Loren van Themaat, E. & Schulze-Lefert, P. (2013). Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 64, pp. 807-838. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120106>
82. Tomasi, N., Weisskopf, L., Renella, G., Landi, L., Pinton, R., Varanini, Z., Nannipieri, P., Torrent, J., Martinoia, E. & Cesco, S. (2008). Flavonoids of white lupin roots participate in phosphorus mobilization from soil. *Soil Biol. Biochem.*, 40, pp. 1971-1974. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.02.017>
83. Marschner, P., Crowley, D. & Rengel, Z. (2011). Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis—model and research methods. *Soil Biol Biochem.*, 43, pp. 883-894. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.005>
84. Mimmo, T., Del Buono, D., Terzano, R., Tomasi, N., Vigani, G., Crecchio, C., Pinton, R., Zocchi, G. & Cesco, S. (2014). Rhizospheric organic compounds in the soil-

- microorganism-plant system: their role in iron availability. *Eur. J. Soil Sci.*, 65, pp. 629-642. <https://doi.org/10.1111/ejss.12158>
85. Meena, V.S., Maurya, B.R. & Verma, J.P. (2014). Does a rhizospheric microorganism enhance K⁺ availability in agricultural soils? *Microbiol. Res.*, 169 (5-6), pp. 337-347. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2013.09.003>
 86. Bashan, Y., Levanony, H. & Mitiku, G. (1989). Changes in proton efflux of intact wheat roots induced by *Azospirillum brasilense* Cd. *Can. J. Microbiol.*, 35, pp. 691-697. <https://doi.org/10.1139/m89-113>
 87. Bertrand H., Plassard C., Pinochet X., Touraine, B., Normand, P. & Cleyet-Marel, J.C. (2000). Stimulation of the ionic transport system in *Brassica napus* by a plant growth-promoting rhizobacterium (*Achromobacter* sp.). *Can. J. Microbiol.*, 46, pp. 229-236. <https://doi.org/10.1139/w99-137>
 88. White, P.J. (2003). Ion transport. In Thomas, B., Murphy, D.J. & Murray, B.G. (Eds.). *Encyclopedia of applied plant sciences* (pp. 625-634), London: Acad. Press.
 89. Oger, P.M., Mansouri, H., Nesme, X. & Dessaux, Y. (2004). Engineering root exudation of *Lotus* toward the production of two novel carbon compounds leads to the selection of distinct microbial populations in the rhizosphere. *Microb. Ecol.*, 47, pp. 96-103. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-2012-9>
 90. Blagodatskaya, E., Littschwager, J., Laurer, M. & Kuzyakov, Y. (2010). Growth rates of rhizosphere microorganisms depend on competitive abilities of plants and N supply. *Plant Biosyst.*, 144, pp. 408-413. <https://doi.org/10.1080/11263501003718596>
 91. Hu J., Yang T., Friman V.P., Kowalchuk, G.A., Hautier, Y., Li, M., Wei, Z., Xu, Y., Shen, Q. & Jousset, A. (2021). Introduction of probiotic bacterial consortia promotes plant growth via impacts on the resident rhizosphere microbiome. *Proc. R. Soc. B.*, 288, 20211396. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1396>
 92. Jacoud, C., Faure, D., Wadoux, P. & Bally, R. (1998). Development of a strain-specific probe to follow inoculated *Azospirillum lipoferum* CRT1 under field conditions and enhancement of maize root development by inoculation. *FEMS Microb. Ecol.*, 27 (1), pp. 43-51. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1998.tb00524.x>
 93. Dobbelaere, S., Croonenborghs, A., Thys, A., Ptacek, D., Vanderleyden, J., Dutto, P., Labandera-Gonzalez, C., Caballero-Mellado, J., Aguirre, J. F., Kapulnik, Y., Brener, S., Burdman, S., Kadouri, D., Sarig, S., & Okon, Y. (2001). Responses of agronomically important crops to inoculation with *Azospirillum*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 28 (9), pp. 871-879. <https://doi.org/10.1071/PP01074>
 94. El Zemrany, H., Cortet, J., Lutz, M.P., Chabert, A., Baudoin, E., Haurat, J., Maughan, N., Felix, D., Defago, G., Bally, R. & Moenne-Loccoz, Y. (2006). Field survival of the phytostimulator *Azospirillum lipoferum* CRT1 and functional impact on maize crop, biodegradation of crop residues, and soil faunal indicators in a context of decreasing nitrogen fertilisation. *Soil Biol. Biochem.*, 38, pp. 1712-1726. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.11.025>
 95. Berdnikov, O.M., Volkogon, V.V., Miroshnychenko, M.M., Hrynyk, O.I. & Potapenko, L.V. (2020). The importance of lysimetric studies in the ecological and agrochemical assessment of agricultural technologies. *Agroecol. J.*, 1, pp. 58-70 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.1.2020.201271>
 96. Volkogon, V.V. (2007). *Microbiological aspects of nitrogen fertilization optimization of agricultural crops*. Kyiv: Agrarna Nauka [in Ukrainian].
 97. Volkogon, V. (2013). *Biological nitrogen transformation*. Palmarium Academic publishing [in Russian].
 98. Volkogon, V.V. (2006). Methodological aspects of determining environmentally appropriate doses of mineral nitrogen in agriculture. *AgroChemistry Soil Sci.*, 3, pp. 17-19 [in Ukrainian].
 99. Ozturk, A., Caglar, O. & Sahin, F. (2003). Yield response of wheat and barley to inoculation of plant growth promoting rhizobacteria at various levels of nitrogen fertilization. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 166 (2), pp. 262-266. <https://doi.org/10.1002/jpln.200390038>
 100. Shaharooma, B., Naveed, M., Arshad, M., & Zahir, Z.A. (2008). Fertilizer-dependent efficiency of *Pseudomonads* for improving growth, yield, and nutrient use efficiency of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 79, pp. 147-155. <https://doi.org/10.1007/s00253-008-1419-0>

101. Volkohon, V., Dimova, S., Volkohon, K. & Sydorenko V. (2020). The efficiency of microbial preparations in different systems of fertilizing crops. *Visnyk agrarnoi nauky*, 6, pp. 5-13. <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202006-01>
102. Sydorenko, V.P., Volkohon, V.V., Dimova, S.B., Volkohon, K.I., Lutsenko, N.L., Shtanko, N.P. & Zemska I.A. (2020). Efficiency of pre-sowing inoculation in cultivation of agricultural crops under different organic agrarian backgrounds. *Silskohosp. mikro-biol.*, 32, pp. 18-34. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.32.18-34>
103. Volkogon, V.V., Dimova, S.B., Volkogon, K.I., Sidorenko, V.P. & Volkogon, M.V. (2021). Biological Nitrogen fixation and denitrification in rhizosphere of potato plants in response to the fertilization and inoculation. *Front. Sustain. Food Syst.*, 5, 606379. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.606379>
104. Santa, O.R.D., Santa, H.S.D., Fernandes, R., Michela, G., Ronzelli, P. & Soccol, C.R. (2008). Influence of *Azospirillum* sp. inoculation in wheat, barley and oats. *Ambiencia*, 4 (2), pp. 197-207.
105. Adesemoye, A.O., Torbert, H.A. & Kloepper, J.W. (2009). Plant growth-promoting rhizobacteria allow reduced application rates of chemical fertilizers. *Microb. Ecol.*, 58 (4), pp. 921-929. <https://doi.org/10.1007/s00248-009-9531-y>
106. Yasari, E., Azadgoleh, M.A., Mozafari, S. & Alashti, M.R. (2009). Enhancement of growth and nutrient uptake of Rapeseed (*Brassica napus* L.) by applying mineral nutrients and biofertilizers. *Pak. J. Biol. Sci.*, 12, pp. 127-133. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2009.127.133>
107. Hungria, M., Campo, R.J., Souza, E.M. & Pedrosa, F.O. (2010). Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant Soil*, 331, pp. 413-425. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0262-0>
108. Alabouvette, C. & Couteadier, Y. (1992). Biological control of plant diseases: progress and challenges for the future. In Tjamos, E.C., Papavizas G.C., Cook R.J. (Eds.). *Biological Control of Plant Diseases* (pp. 415-426). New York: Plenum Press.
109. Mohiddin, F.A., Khan, M.R., Khan, S.M. & Bhat, B.H. (2010). Why *Trichoderma* is considered super hero (super Fungus) Against the evil parasites? *Plant Pathol. J.*, 9, pp. 92-102. <https://doi.org/10.3923/ppj.2010.92.102>
110. Anees, M., Tronsmo, A., Edel-Hermann, V., Gautheron, N., Faloya, V. & Steinberg, C. (2010). Biotic changes in relation to local decrease in soil conduciveness to disease caused by *Rhizoctonia solani*. *Eur. J. Plant Pathol.*, 126, pp. 29-41. <https://doi.org/10.1007/s10658-009-9517-0>
111. Klein, E., Katan, J. & Gamliel, A. (2011). Soil suppressiveness to *Fusarium* disease following organic amendments and solarization. *Plant Dis.*, 95, pp. 1116-1123. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-11-0065>
112. Garbeva, P., van Veen, J.A. & van Elsas, J.D. (2004). Microbial diversity in soil: selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease suppressiveness. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 42, pp. 243-270. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.012604.135455>
113. Lisboa, B.B., Bayer, C., Passaglia, L.M.P., Camargo, F.A.O., Beneduzi, A., Ambrosini, A. & Vargas, L.K. (2015). Soil fungistasis against *Fusarium graminearum* under different crop management systems. *Rev. Bras. Cienc. Solo*, 39, pp. 69-77. <https://doi.org/10.1590/01000683rbcs20150683>
114. Campos, S.B., Lisboa, B.B., Camargo, F.A.O., Sczyrba, A., Dirksen, P., Albersmeier, A., Kalinowski, J., Beneduzi, A., Costa, P.B., Passaglia, L.M.P., Vargas, L.K. & Wendisch, V.F. (2016). Soil suppressiveness and its relations with the microbial community in a Brazilian subtropical agroecosystem under different management systems. *Soil Biol. Biochem.*, 96, pp. 191-197. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.02.010>
115. Weller, D.M., Raaijmakers, J.M., Gardener, B.B.M. & Thomashow, L.S. (2002). Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 40, pp. 309-348. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.030402.110010>
116. Simon, A. & Sivasithamparam, K. (1989). Pathogen-suppression: a case study in biological suppression of *Gaeumannomyces graminis* var. *Tritici* in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 21, pp. 331-337. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(89\)90139-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(89)90139-9)
117. Pane, C., Piccolo, A., Spaccini, R., Celano, G., Vilecco, D. & Zaccardelli, M. (2013). Agricultural waste-based composts exhibiting suppressivity to diseases caused by the phy-

- topathogenic soil-borne fungi *Rhizoctonia solani* and *Sclerotinia minor*. *Appl. Soil Ecol.*, 65, pp. 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.01.002>
118. Fu, L., Penton, C.R., Ruan, Y., Shen, Z., Xue, C., Li, R. & Shen, Q. (2017). Inducing the rhizosphere microbiome by biofertilizer application to suppress banana Fusarium wilt disease. *Soil Biol. Biochem.*, 104, pp. 39-48. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.10.008>
119. Crozier, C.R., Creamer, N.G. & Cubeta, M.A. (2000). Fertilizer management impacts on stand establishment, disease, and yield of Irish potato. *Potato Res.*, 43, pp. 49-59. <https://doi.org/10.1007/BF02358513>
120. Chen, D., Wang, X., Zhang, W., Zhou, Z., Ding, C., Liao, Y. & Li, X. (2020). Persistent organic fertilization reinforces soil-borne disease suppressiveness of rhizosphere bacterial community. *Plant Soil.*, 452, pp. 313-28. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04576-3>
121. Datta, B. & Chakrabarty, P.K. (2014). Siderophore biosynthesis genes of *Rhizobium* sp. isolated from *Cicer arietinum* L. *3 Biotech.*, 4, pp. 391-401. <https://doi.org/10.1007/s13205-013-0164-y>
122. Vargas, L.K., Volpiano, C.G., Lisboa, B.B., Giongo, A., Beneduzi, A. & Passaglia, L.M.P. (2017). Potential of rhizobia as plant growth-promoting rhizobacteria. In Khan, M.S., Zaide, A., Musarrat, J. (Eds.). *Microbes for Legume Improvement*. 2nd ed. (pp. 153-174). Berlin: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59174-2_7
123. Volpiano, C.G., Lisboa, B.B., Sao, Jose J.F.B., de Oliveira, A.M.R., Beneduzi, A., Passaglia, L.M.P. & Vargas, L.K. (2018). *Rhizobium* strains in the biological control of the phytopathogenic fungi *Sclerotium (Athelia) rolfsii* on the common bean. *Plant Soil*, 432, pp. 229-43. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3799-y>
124. Lugtenberg, B. & Kamilova, F. (2009). Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annu. Rev. Microbiol.*, 63, pp. 541-56. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.62.081307.162918>
125. Kohl, J., Kolnaar, R. & Ravensberg, W.J. (2019). Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Front. Plant Sci.*, 10, 845. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845>
126. Batista, B.D. & Singh, B.K. (2021). Realities and hopes in the application of microbial tools in agriculture. *Microbial biotechnol.*, 14 (4), pp. 1258-1268. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13866>
127. Samada, L.H. & Tambunan, U.S.F. (2020). Biopesticides as promising alternatives to chemical pesticides: a review of their current and future status. *Online J. Biol. Sci.*, 20, pp. 66-76. <https://doi.org/10.3844/ojbsci.2020.66.76>
128. Abbas, M.S.T. (2018). Genetically engineered (modified) crops (*Bacillus thuringiensis* crops) and the world controversy on their safety. *Egypt. J. Biol. Pest. Control.*, 28, 52. <https://doi.org/10.1186/s41938-018-0051-2>
129. Patel, S. & Rahul, S.N. (2020). Role of microbial insecticides in insect pest management. *Pop. Kheti*, 8, pp. 88-92.
130. Kumar, K., Gambhir, G., Dass, A., Tripathi, A.K., Singh, A., Jha, A.K., Yadava, P., Choudhary, M. & Rakshit, S. (2020). Genetically modified crops: current status and future prospects. *Planta*, 251, pp. 1-27. <https://doi.org/10.1007/s00425-020-03372-8>
131. Phillips, M.W.A. (2020). Agrochemical industry development, trends in R&D and the impact of regulation. *Pest. Manag. Sci.*, 76, pp. 3348-3356. <https://doi.org/10.1002/ps.5728>
132. Ruano-Rosa, D., Arjona-Girona, I. & Lopez-Herrera, C.J. (2018). Integrated control of avocado white root rot combining low concentrations of fluazinam and *Trichoderma* spp. *Crop Prot.*, 112, pp. 363-370. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.06.024>
133. Topolovec-Pintaric, S. (2019). *Trichoderma*: invisible partner for visible impact on agriculture. In Shah, M.M., Sharif, U., Buhari, T.R. (Eds). *Trichoderma – The Most Widely Used Fungicide*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.83363>
134. Woo, S.L., Ruocco, M., Vinale, F., Nigro, M., Marra, R., Lombardi, N., Pascale, A., Lanzuise, S., Manganiello, G. & Lorito, M. (2014). *Trichoderma*-based products and their widespread use in agriculture. *Open Mycol. J.*, 8, pp. 71-126. <https://doi.org/10.2174/1874437001408010071>
135. Gordon-Lennox, G., Walther, D. & Gindrat, D. (1987). Utilisation d'antagonistes pour l'entrobage des semences: efficacite et mode d'action contre les agents de la fonte des semies. *Bul. OEPP*, 17 (4), pp. 631-637.

136. Kopylov, Y.P., Nadkernychnyi, S.P., Bilyavska, L.O. & Holubets, O.V. (2010). Inducing resistance of winter wheat plants to root rot pathogens with the assistance of a soil saprophytic fungus *Chaetomium cochiodes* Palliser. 135. *Microbiol. Biotechnol.*, 1, pp. 80-87 [in Ukrainian].
137. Huang, H. (1978). *Gliocladium catenulatum*: hyperparasite of *Sclerotinia sclerotiorum* and *Fusarium* species. *Can. J. Bot.*, 56 (18), pp. 2243-2246. <https://doi.org/10.1139/b78-270>
138. Pieta, D. (1991). Micoparasitic two *Penicillium vermiculatum* Dang and *Verticillium tenerum* (Nees ex Pers.) Link against some bean phytopathogens. *Biul. LTN. Biol.*, 30 (1-2), pp. 23-30 [in Polish].
139. Li, B., Li, Q., Xu, Z., Zhang, N., Shen, Q. & Zhang, R. (2014). Responses of beneficial *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9 to different soilborne fungal pathogens through the alteration of antifungal compounds production. *Front. Microbiol.*, 5, 636. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00636>
140. Raza, W., Wei, Z., Ling, N., Huang, Q. & Shen, Q. (2016). Effect of organic fertilizers prepared from organic waste materials on the production of antibacterial volatile organic compounds by two biocontrol *Bacillus amyloliquefaciens* strains. *J. Biotechnol.*, 227, pp. 43-53. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.04.014>
141. Radhakrishnan, R., Hashem, A. & Abd_Allah, E.F. (2017). *Bacillus*: a biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments. *Front. Physiol.*, 8, 667. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00667>
142. Sessitsch, A., Brader, G., Pfaffenbichler, N., Gusenbauer, D. & Mitter, B. (2018). The contribution of plant microbiota to economy growth. *Microb. Biotechnol.*, 11 (5), 801. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13290>
143. Fortune Business Insights (2021). Market Research Report. Retrieved from <https://www.fortunebusinessinsights.com/industry-reports/agricultural-microbial-market-100412>
144. Sammauria, R., Kumawat, S., Kumawat, P., Singh, J. & Jatwa, T.K. (2020). Microbial inoculants: potential tool for sustainability of agricultural production systems. *Arch. Microbiol.*, 202, pp. 677-693. <https://doi.org/10.1007/s00203-019-01795-w>
145. European Commission. Reinforcing Europe's Resilience: Halting Biodiversity Loss and Building a Healthy and Sustainable Food System. Press Release. 2020. Retrieved from https://ec.europa.eu/commission/presscorner/detail/en/ip_20_884
146. Kumar, V. & Singh, K.P. (2001). Enriching vermicompost by nitrogen fixing and phosphate solubilizing bacteria. *Bioresource Technol.*, 76 (2), pp. 173-175. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(00\)00061-4](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(00)00061-4)
147. Skrylnik, Ie., Tovstiy, Iu. & Hetmanenko, V. (2016). Change of quantitative and qualitative characteristics of the organic component in the chicken manure composting. *Biol. Res. and Nature Management*, 8 (5-6), pp. 53-57. <https://doi.org/10.31548/bio2016.05.008> [in Ukrainian].
148. Li, J., Wang, X., Cong, C., Wan, L., Xu, Y., Li, X., Xou, F., Wu, Y. & Wang, L. (2020). Inoculation of cattle manure with microbial agents increases efficiency and promotes maturity in composting. 3. *Biotech.*, 10 (3), pp. 1-9. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-2127-4>
149. Van Fan, Y., Klemes, J.J., Lee, C.T. & Ho, C.S. (2018). Efficiency of microbial inoculation for a cleaner composting technology. *Clean Techn. Environ. Policy*, 20(3), pp. 517-527. <https://doi.org/10.1007/s10098-017-1439-5>
150. Lee, Y. (2016). Various microorganisms' roles in composting: a review. *APEC Youth Sci. J.*, 8 (1), pp. 11-15.
151. Rastogi, M., Nandal, M. & Khosla, B. (2020). Microbes as vital additives for solid waste composting. *Heliyon*, 6 (2), e03343. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03343>
152. Gatsenko, M.V. & Volkogon, V.V. (2010). Optimization of vermicomposting of organics enriched with phosphorites with participation of phosphate-mobilizing microorganisms. *Mikrobiol. Zh.*, 3, pp. 14-19 [in Ukrainian].
153. Gatsenko, M.V., Volkogon, N.V., Lutsenko, N.V. & Volkogon, V.V. (2011). Effect of *Pseudomonas putida* 17 on the accumulation of phytohormones in vermicompost. *Silskohosp. mikrobiol.*, 12, pp. 82-91 [in Ukrainian].
154. Gatsenko, M.V., Volkohon, V.V. & Lutsenko, N.V. (2010). Efficiency of vermicomposts enriched with phosphorites and phosphate-mobilising bacteria in cucumber cultivation. *Bull. Inst. of Grain Farm.*, 39, pp. 69-73 [in Ukrainian].

155. Molla, A.H., Haque, M., Haque, A. & Ilias, G.N.M. (2012). Trichoderma-enriched biofertilizer enhances production and nutritional quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and minimizes NPK fertilizer use. *Agric. Res.*, 1 (3), pp. 265-272. <https://doi.org/10.1007/s40003-012-0025-7>
156. Merzlaya, G.E. & Lysenko, V.P. (2005). Resources of poultry farms for the reproduction of organic fertilizers. *Agrohim. vestnik*, 3, pp. 12-13 [in Russian].
157. Volkohon, V.V., Dimova, S.B., Myagka, M.V., Derkach, S.M., Lutsenko, N.V., Shtanko, N.P. & Tsentilo L.V. (2016). Biocomposting of poultry manure by the fungal association *Trichoderma harsianum* 128. *Visnyk agrarnoi nauky*, 11, pp. 13-18 [in Ukrainian].
158. Hutchinson, C.M. (1999). Trichoderma virens-inoculated composted chicken manure for biological weed control. *Biol. Control*, 16, pp. 217-222. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0759>
159. Wan, L., Wang, X., Cong, C., Li, J., Xu, Y., Li, X., Hou, F., Wu., Y. & Wang, L. (2020). Effect of inoculating microorganisms in chicken manure composting with maize straw. *Bioresource Technol.*, 301, 122730. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122730>
160. Malusa, E., Sas-Paszt, L. & Ciesielska, J. (2012). Technologies for beneficial microorganisms inocula used as biofertilizers. *Sci. World J.*, 491206, <https://doi.org/10.1100/2012/491206>
161. Reddy, C.A. & Saravanan, R.S. (2013). Polymicrobial multi-functional approach for enhancement of crop productivity. *Adv. Appl. Microbiol.*, 82, pp. 53-113. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-407679-2.00003-x>
162. Sheth, R.U., Cabral, V., Chen, S.P. & Wang, H.H. (2016). Manipulating bacterial communities by in situ microbiome engineering. *Trends Genet.*, 32, pp. 189-200. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2016.01.005>
163. Arif, I., Batoool, M. & Schenk, P.M. (2020). Plant microbiome engineering: expected benefits for improved crop growth and resilience. *Trends Biotechnol.*, 38, pp. 1385-1396. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2020.04.015>
164. Volkogon, V.V., Mamchur, A.E., Lemeshko, S.V. & Minyaylo, V.G. (1995). Azospirillum endophytes of cereal seeds. *Mikrobiol. Zh.*, 57 (1), pp. 14-19 [in Russian].
165. Volkogon, V.V., Dul'nev, P.G., Kovtun, E.P., Nosovets, E.I. & Onishchenko, E.I. (1996). Effect of phytohormones and their synthetic analogs on the activity of associative nitrogen fixation. *Mikrobiologiya*, 65 (6), pp. 850-854 [in Russian].
166. Carvalhais, L.C., Dennis, P.G. & Schenk, P.M. (2014). Plant defence inducers rapidly influence the diversity of bacterial communities in a potting mix. *Appl. Soil Ecol.*, 84, pp. 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.06.011>
167. Liu, H., Khan, M.Y., Carvalhais, L.C., Delgado-Baquerizo, M., Yan, L., Crawford, M., Dennis, P.G., Singh, B. & Schenk, P.M. (2019). Soil amendments with ethylene precursor alleviate negative impacts of salinity on soil microbial properties and productivity. *Sci. Rep.*, 9, 6892. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43305-4>
168. Singh, B.K. (2010). Exploring microbial diversity for biotechnology: the way forward. *Trends Biotechnol.*, 28, pp. 111-116. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2009.11.006>
169. Ahmad, S., Imran, M., Hussain, S., Mahmood, S., Hussain, A. & Hasnain, M. (2017). Bacterial impregnation of mineral fertilizers improves yield and nutrient use efficiency of wheat. *J. Sci. Food Agric.*, 97 (11), pp. 3686-3690. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8228>

Отримано 22.01.2024

THE SIGNIFICANCE OF MICROORGANISMS FOR SOIL HEALTH AND OPTIMIZATION OF THE FORMATION OF BIOCEANOSES

V.V. Volkogon

Institute of Agricultural Microbiology and Agro-Industrial Manufacture, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine
97 Shevchenko St., Chernihiv, 14027, Ukraine
e-mail: volkogon@ukr.net

The literature and original data on the role of soil microorganisms in maintaining soil health in agroecosystems, the production process of agricultural crops, and the formation and sustainability of agroecosystems are reviewed. The importance of soil microbial biomass in the decomposition of plant litter, dead microorganisms, and soil organic matter, as well as the accumulation of potentially available nutrients for plants, is substantiated. Soil biomass indicators and the functional activity of microorganisms can be used for early diagnosis of soil quality. The significance of plant growth-promoting microorganisms (PGPM) and bio-preparations based on them is analyzed for improving nutrient uptake by plants, supplying with phytohormones, suppressing pests and plant pathogens, inducing changes in plant physiology and the immune system, and regulating the impact of biotic and abiotic stresses. The possibility of controlled composting of organic matter to create conditions for the dominance of agronomically valuable microorganisms in composted substrates, ensuring high-quality final products, is demonstrated. Possible directions for research on biological processes that can improve the condition of agroecosystem soils, and the production process of agricultural crops are identified. Analysis of the role of microorganisms in stabilizing agriculture indicates their wide-ranging impact on various biological processes, capable of optimizing plant nutrition and their resistance to pests and pathogens. The importance of biological fertilizers and biofungicides in the cultivation of agricultural crops will increase both for their ecological attractiveness in decision-making, and for ensuring the production of high-quality food products. The use of indicators of changes in soil microbial biomass, and the functional expression of microorganisms in response to the action of agricultural technological factors can be applied for early diagnosis of soil quality.

Key words: soil microbial biomass, agronomically valuable microorganisms, PGPM, biofertilizers, biofungicides, composting.

ORCID

B.B. БОЛКОГОН — V.V. Volkogon <https://orcid.org/0000-0003-0675-1318>