

**УМОВИ ЕФЕКТИВНОГО ФУНКЦІОНУВАННЯ  
СИМБІОТИЧНОЇ СИСТЕМИ ЛЮПИН –  
*BRADYRHIZOBIUM SP. (LUPINUS)***

**Горбань В.П.**

Інститут сільськогосподарської мікробіології НААН України,  
вул. Шевченка, 97, м. Чернігів, 14027  
E-mail: isgm@ukrpost.ua

*У статті розглядається вплив деяких біотичних та абіотичних чинників на ефективність функціонування симбіотичної системи люпин – бульбочкові бактерії люпину. Висвітлено роль рослин та бульбочкових бактерій у мікробно-рослинній взаємодії.*

*Ключові слова: екологічні чинники, симбіотична система, люпин, бульбочкові бактерії.*

Формування симбіотичних відносин – це екологічний процес, що проходить у ґрунті [1]. Для того, щоб максимально використати переваги біологічної азотфіксації, потрібно задовольнити ряд екологічних вимог, що стосуються вологості, температури, аерації, реакції ґрунтового розчину, забезпеченості рослин елементами живлення, що враховує технологія вирощування культури [2-5]. Проте на формування та функціонування бобово-ризобіальної системи впливають як абіотичні так і біотичні чинники [6].

***Роль мікро- і макросимбіонтів у мікробно-рослинній взаємодії.*** Важливою умовою ефективного функціонування симбіотичної системи є наявність у ґрунті, де вирощується культура, вірулентних, конкурентоспроможних, активних штамів *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)*, адже взаємодія бобових рослин та їх мікросимбіонтів носить селективний характер: певний вид ризобій здатний інфікувати відповідну йому рослину-живителя з утворенням на його коренях функціональних бульбочок [7]. У ґрунтах нових районів культивування люпину бульбочкові бактерії відсутні [8-10]. За даних умов вирощування рослини люпину не фіксують азот атмосфери, а споживають його з ґрунту. В таких випадках обов'язковим агроприйомом є обробка насіння люпину бактеріальними препаратами на основі селекціонованих активних штамів *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)*.

У районах тривалого вирощування люпину в ґрунті розвивається значна кількість бульбочкових бактерій. Відомо, що ризобії можуть існувати не тільки як симбіонти, а і як сапрофіти, які за повторного висівання культури сприяють утворенню бульбочок на коренях рослин. Проте активність інтродукованих штамів з роками може знижуватись, особливо на кислих ґрунтах, які досить поширені в зоні Полісся України [9, 11, 12]. Так, дослідженнями, проведеними Т.М. Ковалевською [13], виявлено широкий діапазон взаємовідносин між представниками природної популяції бульбочкових бактерій люпину та рослинами: від паразитизму, коли бактерії пригнічують розвиток рослин, до активного симбіозу. Із 120 штамів бульбочкових бактерій люпину, виділених із природної популяції, лише 3 виявилися кращими за стандартний штам [14]. Отже, для активізації симбіотичної фіксації молекулярного азоту і в районах традиційного вирощування цієї культури рекомендується застосування біологічних препаратів. Їх використання дозволяє створити високу концентрацію корисних мікроорганізмів у «потрібному місці і в потрібний час», адже в 1 г препарату міститься 1-5 млрд клітин бактерій [1], за рахунок чого внесені мікроорганізми можуть конкурувати з аборигенною мікрофлорою. Інтродукція в ґрунт селекціонованих рас бульбочкових бактерій забезпечує формування активного симбіотичного апарату і суттєво підвищує продуктивність культури та якість урожаю [15-17].

За результатами випробування ефективності нітраґіну в Географічній мережі дослідів було показано, що люпин – одна з найбільш чутливих до цього прийому культура: 65 % дослідів з люпином забезпечили достовірний приріст урожаю від інокуляції, що становило в середньому 15-18 %, або 2-3 ц зерна і 60 ц зеленої маси з одного гектара [18]. За даними А.В. Голодної, інокуляція насіння люпину різними штамми *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)* на фоні активної місцевої популяції ризобій сприяла підвищенню урожайності зерна люпину жовтого на 9,0-24,0 % у порівнянні з контрольним варіантом [19]. Подібні результати одержані ВНДІСГМ: приріст урожаю від інокуляції насіння люпину становив 11–19 % [20]. На основі результатів польових дослідів виявлено позитивний вплив біопрепаратів на якість продукції, а саме на вміст білка в зерні та зеленій масі. При цьому відмічено збільшення вмісту в листі люпину таких цінних амінокислот, як лізин, гліцин, глутамінова кислота [21, 22]. Слід підкреслити, що використанням

підвищених доз азоту не вдається досягти такого ж рівня вмісту білка, як при бактеризації насіння. Результати досліджень С.В. Пиди показали, що обробка насіння бульбочковими бактеріями сприяла ще й збільшенню вмісту ліпідів у зерні люпину на 0,49-0,78 % у перерахунку на суху речовину, та сполук фосфору – на 0,29-0,37 % [23].

Слід відмітити, що дія інтродукованих штамів бульбочкових бактерій у складі препаратів не обмежується лише підвищенням азотфіксувальної активності. В.І. Сабельниковою показано, що бульбочкові бактерії люпину сприяють збільшенню вмісту індолілоцтової (ІОК) кислоти в листках, стеблах і коренях люпину. Максимальна її кількість містилась у бульбочках. Просліджувалась кореляція між накопиченням ІОК і інтенсивністю росту рослин. Тобто, підвищення біосинтезу речовин ауксинової природи під впливом ризобій позитивно діє на ростові процеси і продуктивність бобових рослин. Встановлено також, що застосування ризоторфіну на основі бульбочкових бактерій люпину більшою мірою впливає на збільшення площі листової поверхні, вміст хлорофілів *a* і *b* у листі рослин, суми жовтих пігментів, ніж внесення азотних добрив [24-26].

З огляду на те, що симбіоз – це діалог двох партнерів, ефективність функціонування симбіотичної системи визначається не тільки генотипом бактерій, а й генотипом рослини-живителя. На думку Н.А Проворова [27] на ефективність бобово-ризобіального симбіозу приблизно однаковою мірою впливають генотипи обох симбіонтів: генотипом ризобій контролюється 25,7 %, а генотипом рослин – 24,4 % загального варіювання ефективності симбіозу. Роль рослини-живителя проявляється у виборі з ґрунту специфічних штамів ризобій. Гени рослини зумовлюють початок утворення бульбочок, їхню кількість, форму, про що свідчить відмінність морфологічної будови бульбочок у різних видів бобових [14]. Кінцеву продуктивність симбіотичної азотфіксації зумовлює також рослина [28, 29].

Відмічена значна мінливість люпину за ознаками, пов'язаними з симбіотичною азотфіксацією (кількість і маса бульбочок, нітрогеназна активність, накопичення азоту). Так, оцінка 15 гібридних ліній люпину за схожих ґрунтово-кліматичних умов на фоні однакової активності природної популяції бульбочкових бактерій показала їх відмінність за рівнем нітрогеназної активності

на 17,7-25,5 %, а за масою бульбочок – на 19,2 % [30]. Іншими дослідниками встановлено, що генетично різнорідні сорти люпину жовтого відрізнялись не тільки за рівнем азотфіксувальної активності, а й проявляли максимальну активність ферменту нітрогенази в різні фази розвитку рослин. Так, у сортів Промінь та Борсельфа піки нітрогеназної активності зафіксовані у фази бутонізації та зеленого бобу, а у інших досліджуваних сортів лише в одну фазу – листової розетки або бутонізації чи цвітіння [31]. За результатами О.М. Мартинюк [32] із трьох досліджуваних сортів люпину білого найбільш чутливим до інокуляції виявився один – сорт Борки (приріст урожайності зерна становив 0,8-2,2 ц/га на різних фонах). Слабка ефективність взаємодії між партнерами симбіозу може бути обумовлена особливостями сортів інтенсивного типу, які часто не здатні генетично до продуктивних відносин з мікроорганізмами, оскільки в процесі селекції, направленої проти дії еволюції, рослини втрачають здатність конкурувати за ґрунтову мікрофлору і розселяти її на своїх коренях [20]. Це свідчить про необхідність селекції не тільки бульбочкових бактерій, а й рослин люпину з урахуванням їхнього азотфіксувального потенціалу, що сприятиме створенню сортів, які в повній мірі використовуватимуть можливості симбіотрофного живлення. Вважається, що завдяки направленій селекції рослин, інтенсивність симбіотичної азотфіксації може бути підвищена до 300 % [14].

Відомо, що взаємодія макро- і мікросимбіонтів не завжди характеризується високою ефективністю азотфіксації навіть за наявності штамів з необхідними симбіотичними ознаками та рослин з високим азотфіксувальним потенціалом. Від їх взаємодії залежить 17,5 % загального варіювання ефективності симбіозу [33]. Це свідчить про необхідність ретельного добору сорту рослин та штаму бульбочкових бактерій [29]. Залежність ефективності функціонування бобово-ризобіальної системи від сортових особливостей показана для багатьох бобових культур, у тому числі і для люпину [34]. Комплементарна взаємодія рослини-живителя і мікросимбіонта підвищує активність процесів обміну речовин, інтенсифікує функціонування нітрогеназного комплексу і зумовлює підвищення продуктивності зазначених систем. За даними С.В. Пиди [25] із шести досліджуваних штамів на трьох сортах люпину білого в ґрунтово-кліматичних умовах Західного Лісостепу України найбільш комплементарними до сорту Олешка був штам

*Bradyrhizobium sp. (Lupinus)* 1a, до сорту Синій парус – стандартний штам 367a, до сорту Піщевої – *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)* 1a та 5a. Різниця в прирості урожаю в залежності від комплементарності симбіонтів коливалась для сорту Олешка від 6,7 до 23,8 %, для сорту Синій парус – від 4,1 % до 21,9 %, для сорту Піщевої – від 8,7 до 38,5 %. За результатами досліджень А.В. Голодної [35] всі досліджувані сорти люпину жовтого підвищували урожайність у симбіозі з бульбочковими бактеріями, але проявляли свою генетичну специфічність до природи різних штамів.

**Вплив ґрунтової мікробіоти на ефективність функціонування симбіотичної системи люпин – *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)*.** Із усіх факторів, які визначають продуктивність складної системи ґрунт – рослина – мікроорганізми останні відіграють вирішальну роль [20]. Ґрунтова мікрофлора може суттєво впливати на взаємодію бульбочкових бактерій та рослин. Окрім аборигенних бульбочкових бактерій, інші представники ґрунтової мікробіоти різних систематичних груп можуть проявляти позитивний чи негативний вплив на бульбочкові бактерії, тим самим впливати на ефективність їх симбіозу з вищими рослинами.

Згідно літературних даних [1, 15] взаємовідносини за типом протокооперації чи синергізму складаються між ризобіями та корневими діазотрофами – представниками родів *Acetobacter*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter* та ін. Наприклад, вільноживучі азотфіксатори, такі, як азотобактер, можуть стимулювати ріст бульбочкових бактерій за рахунок надходження вітамінів групи В, фолієвої кислоти, пантотенової кислоти й інших фізіологічно активних речовин. Під дією азотобактера спостерігалось збільшення маси і активності бульбочок люпину жовтого сорту Академічний 1 та збільшення площі поглинальної поверхні коренів у 2 рази.

Невід’ємним компонентом мікробного ценозу ґрунту є мікроскопічні гриби, які відіграють важливу роль у житті рослин. Як приклад позитивного впливу грибів на бобово-ризобіальну систему можна розглядати потрійний симбіоз бобові – бульбочкові бактерії – мікоризні гриби, який сприяє посиленню засвоєння фосфору та інших елементів із ґрунту. В даному випадку утворюється надорганізова система, яка забезпечує стійкість рослин до несприятливих умов навколишнього середовища [36].

З іншого боку, відомо, що на рослинах люпину паразитує біля 45 видів мікроміцетів, які уражують рослини в різні періоди

їх росту [37]. При цьому змінюється фізіологічний стан рослин, що не може не позначитись на функціонуванні симбіотичної системи. Так, Н.М. Мальцевою із співавт. [38] показано, що азотфіксувальна активність бульбочок рослин люпину жовтого з ознаками фузаріозного ураження становила всього 1-9 % від активності здорових рослин, а в окремих випадках не реєструвалася взагалі. С.В. Пидою встановлено [39], що за ураження люпину *Colletotrichum gleosporioides* гальмується наростання корневих бульбочок на 10-16 %, знижується їх нітрогеназна активність на 37-92 %.

Відомо, що багато сапрофітних грибів у процесі життєдіяльності продукують фітотоксини, які інгібують ріст і розвиток рослин [40, 41]. Зокрема, встановлена здатність сапрофітних грибів *Chaetomium aureum* і *Gliocladium zaleskii* продукувати фітотоксичні речовини, які не проявляли антибіотичної активності щодо *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)*, проте істотно пригнічували нітрогеназну активність бульбочок люпину [42, 43].

В наших дослідженнях встановлено, що під дією культуральної рідини *G. zaleskii* 278 суттєво знижується нітрогеназна активність бульбочок люпину білого [44]. Інтродукція у ґрунт *G. zaleskii* 278 не впливала на процес формування бульбочок, проте під впливом зазначеного гриба активність симбіотичної азотфіксації знижувалась у 2,0-2,2 рази у порівнянні з варіантом без його внесення. Електронномікроскопічне дослідження ультраструктури бульбочок люпину білого показало, що в спонтанно інфікованих клітинах бактероїдної зони у фазу цвітіння містилася велика кількість бактероїдів. Бактероїди паличкоподібної форми, довгі, тонкі, не розгалужені, вони заповнюють більшу частину рослинної клітини за виключенням центральної зони ядра. Ультраструктура бульбочок, що сформувалися під впливом метаболітів *G. zaleskii* 278, відрізнялася від контрольного варіанту. На всіх одержаних зрізах у клітинах бактероїдної зони відмічено змінену форму бактероїдів, зменшення їх кількості в клітині у порівнянні з контрольним варіантом та утворення вакуолей, що свідчить про раннє старіння клітин бактероїдної тканини бульбочок. Це, очевидно, і було причиною зниження активності фіксації молекулярного азоту [45, 46].

**Вплив деяких антропогенних факторів на формування і ефективність функціонування бобово-ризобіальної системи.** Відомо, що урожайність сільськогосподарських культур значною

мірою залежить від забезпеченості ґрунту азотом.

Для люпину показано, що з підвищенням доз азотних добрив до певних меж при правильному поєднанні з іншими елементами живлення підвищуються урожайність зеленої маси і насіння люпину. Зростання доз мінерального азоту призводить спочатку до зменшення кількості бульбочок на коренях рослин, а потім їх утворення припиняється [47, 48]. За даними досліджень Н.С. Рулинської та Л.М. Доросинського [22] внесення мінерального азоту під люпин жовтий у дозі 20-60 кг/га при одночасній інокуляції насіння (тобто симбіотрофне живлення доповнюється автотрофним) забезпечувало підвищення урожайності зеленої маси та зерна на 20-34 %, а вихід протеїну зростав у 1,5 раза. Високі дози азоту (90 кг/га) затримували утворення бульбочкової тканини, пригнічували симбіотрофне живлення, негативно впливали на якість рослинного білка. Так, при бактеризації насіння спостерігалось збільшення вмісту лізину, глутамінової кислоти, гліцину, лейцину, а при підвищеній дозі мінеральних азотних добрив – зниження вмісту зазначених амінокислот, що свідчить про різну дію біологічного та мінерального азоту на обмін речовин у люпину. Л.М. Афанас'євою встановлено [49], що при внесенні підвищених доз аміачної селітри доля симбіотично зв'язаного азоту, виявленого в рослинах, становила лише 25 % (на 60 % менше у порівнянні з варіантом по фоні низької дози мінерального азоту).

З літературних джерел відомо дві гіпотези, що пояснюють інгібуючу дію високих доз мінерального азоту на процес формування бобово-ризобіального симбіозу. Одна з них пов'язана з реакцією самої рослини, інша – з токсичною дією мінерального азоту на бульбочкові бактерії [50, 51].

Дослідженнями О.В. Кириченко [52, 53] показано здатність бульбочкових бактерій люпину рости при високих дозах азоту в середовищі, але їх вірулентність при цьому знижується. Встановлено також, що за значного вмісту азоту у ґрунті може змінюватися хемотаксис ризобій, знижуватися кількість специфічних до даної рослини-живителя бульбочкових бактерій у ризосфері люпину і, внаслідок цього, послаблюватися доконтатна взаємодія потенційних партнерів. У роботах інших авторів [54] показано, що наявність нітратів у середовищі в концентрації 18 мМ блокує викривлення кореневих волосків і проникнення в них ризобій. На більш пізніх етапах розвитку рослин високий вміст азоту знижує

нітрогеназну активність бульбочок, змінює активність низки ферментів, які беруть участь в азотфіксації [55, 56].

Особливе значення серед антропогенних факторів, що впливають на ефективність симбіозу, мають хімічні засоби захисту рослин. Фізіологічна активність сполук, які використовують як пестициди, обумовлює їх негативну дію на симбіотичні відносини партнерів симбіозу, що призводить до зменшення долі біологічного азоту в урожаї [57]. При цьому вплив пестицидів залежить від хімічної будови діючої речовини, концентрації і способу застосування. Так, похідні сечовини (лінурон) і S триазину (атразин, прометрин) блокують транспорт електронів при фотосинтезі та посилюють поглинання рослинами нітратного азоту, похідні феноксикислот (2,4-Д, 2М-4Х) знижують вірулентність бульбочкових бактерій, похідні ароматичних амінів (трефлан), діазину (базагран) інгібують активність нітрогенази [1].

Реакція симбіонтів на пестициди може бути різною. Літературні дані свідчать про більш високу чутливість рослин у порівнянні з бульбочковими бактеріями [58]. Відомо, що багато гербіцидів прямо чи опосередковано впливають на процес фотосинтезу, а оскільки енергетичний бік процесу фіксації азоту в симбіотичній системі забезпечується фотосинтезом вищих рослин, то може змінюватись і активність азотфіксації. Дослідним шляхом встановлено зменшення кількості зелених та жовтих пігментів бобової рослини за дії гербіцидів 2М-4ХМ і 2М-4Х та зменшення співвідношення хлорофілів *a* і *b* [58]. Токсичність препаратів, що застосовують для захисту, залежить від терміну їх внесення. Наприклад, гербіциди прометрин і трєфлан виявляли найсильнішу дію на рослини в початковій фазі розвитку. На думку дослідників [59], зниження зеленої маси рослин пов'язано з інгібуванням метаболічних процесів у них, що є причиною зниження швидкості інокуляційного процесу (зменшення кількості бульбочок та їх маси). На кінець вегетації негативна дія зазначених препаратів нівелювалася.

Слід відмітити, що при одночасній обробці інсектицидом і бульбочковими бактеріями спостерігалось зменшення кількості бульбочок на коренях рослин, а при проведенні бактеризації після обробки хімічним препаратом негативна дія інсектициду була значно слабкішою [60]. Згідно зі спостереженнями Л.М. Пароменської [58] гербіциди, окрім опосередкованої дії через рослини, виявляють



і пряму дію на нітрогеназний комплекс. Автором показано, що інкубація бульбочок у розчинах гербіцидів трефлану і прометрину значно знижувала активність нітрогенази.

За літературними даними [58] чутливість бульбочкових бактерій до пестицидів знижується в ряду фунгіциди – інсектициди – гербіциди. Якщо концентрації гербіцидів, що інгібують ріст ризобій на синтетичних живильних середовищах, в багато разів перевищують виробничі дози, то фунгіциди (наприклад, фундазол) у концентраціях, значно нижчих від виробничих, пригнічують ріст бульбочкових бактерій люпину [61].

Дія пестицидів на симбіоз визначається і резистентністю до пестицидів вищих рослин і штаму бульбочкових бактерій [57]. Стійкість ризобій до пестицидів надає їм переваги серед інших мікроорганізмів у природних умовах за присутності у ґрунті залишків гербіцидів чи інших ксенобіотиків [62]. Одним із механізмів стійкості до пестицидів для бульбочкових бактерій є їх здатність до деструкції цих сполук до рівня нетоксичних. Встановлено, що деякі штами *Bradyrhizobium sp. (Lupinus)* здатні розкладати прометрин на синтетичному середовищі. Інокуляція штамом-деструктором забезпечувала стійкість рослин до прометрину [58]. Тому, перспективними напрямками в підвищенні ефективності симбіотичної системи за інтенсивних технологій вирощування бобових можуть бути отримання резистентних до пестицидів штамів у результаті переносу плазмід біодеградації в бульбочкові бактерії та підвищення стійкості вищих рослин за використання препаратів цитокінінового типу, які виявляють захисну дію за різних несприятливих умов [62].

Таким чином, ефективність симбіозу люпину з бульбочковими бактеріями залежить не тільки від властивостей фіто- і ризосимбіонтів та їх генетичної комплементарності, а й від умов зовнішнього середовища – абіотичних, біотичних та антропогенних. Для регулювання азотфіксації в агроценозах необхідно вивчати як особливості взаємодії рослин з бульбочковими бактеріями, так і вплив екологічних факторів, що дозволить створити оптимальні умови для ефективного функціонування бобово-ризобіальної системи та підвищити урожайність культури.

1. Биопрепараты в сельском хозяйстве (Методология и практика применения микроорганизмов в растениеводстве и кормопроизводстве). – М., 2005. – 154 с.

2. Воробейков Г.А. Влияние молибдена на азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий и продуктивность желтого люпина при засухе и переувлажнении почвы в критический период /Г.А. Воробейков //Бюл. ВНИИСХМ. – 1983. – № 39. – С. 1114.

3. Голодна А.В. Вплив строків сівби на врожайність нових сортів люпину білого /А.В. Голодна, В.Ф. Камінський, О.В. Головченко //Зб. наук. праць Інституту землеробства УААН. – К., 2001. – Вип. 3. – С. 52-55.

4. Такунов И.П. Энергоресурсосберегающая роль люпина в современном сельскохозяйственном производстве /И.П. Такунов //Кормопроизводство. – 2001. – № 1. – С. 3-7.

5. Bolland M.D. Increasing phosphorus concentration in lupin seed increases arain yields on phosphorus deficient Soil /M.D. Bolland, B.N. Paynter, M.J. Baker //Austral. J. Exper. Agr. – 1989. – Vol. 29, № 6. – P. 797.

6. Коць С.Я. Фактори, які визначають симбіотичні взаємостосунки бобових рослин і бульбочкових бактерій /С.Я. Коць, Р.А. Якимчук //Наукові записки Тернопільського державного педаг. ун-ту. ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2004. – № 1-2 (23). – С. 111-118.

7. Eviner V.T. Plant-microbial interaction /V.T. Eviner, F.S. Chapin //Nature. – 1997. – Vol. 385, № 6611. – P. 26.

8. Коць С.Я. Роль біологічного азоту у підвищенні продуктивності сільськогосподарських рослин /С.Я. Коць //Физиол. и биохим. культурных раст. – 2001. – Т. 33, № 3. – С. 208-215.

9. Чундерова А.И. Эффективность первичной и повторной инокуляции люпина нитрагином /А.И. Чундерова, Т.И. Силивестрова //Тр. ВНИИСХМ. – 1979. – Т. 48. – С. 144-149.

10. Патыка В.Ф. Основные направления оптимизации симбиотической азотфиксации в современной земледелии Украины /В.Ф. Патыка, Н.З. Толкачев, О.Ю. Бутвина //Физиол. и биохим. культурных раст. – 2005. – Т. 37, № 5. – С. 384-393.

11. Сучасні системи землеробства України /[В.Ф. Петриченко, Я.Я. Панасюк, Г.М. Заболотний та ін.] – Вінниця: Діло, 2006. – 212 с.

12. Шапошников Г.Л. Изменение интенсивности фиксации молекулярного азота, содержания свободных аминокислот, аммиака в клубеньках люпина в течение суток /Г.Л. Шапошников, З.Г. Евстигнеева, К.Б. Асеева, В.Л. Кретович //Физиология растений. – 1975. – Т. 55. – С. 85-91.

13. Ковалевська Т.М. Роль бульбочкових бактерій люпину та рослини-хазяїна в формуванні ефективних симбіотичних відносин

/Т.М. Ковалевська, Л.С. Губанова, А.Г. Бардаков //Бюл. Інституту с.-г. мікробіології УААН. – 2000. – № 8. – С. 24-27.

14. Мікробні препарати у землеробстві /[В.В. Волкогон, О.В. Наджернична, Т.М. Ковалевська та ін.] – К.: Аграрна наука, 2006. – 312 с.

15. Иванов Н.С. Влияние корневых diaзотрофов на продуктивность и бобово-ризобияльный симбиоз люпина /Н.С. Иванов, А.П. Кожемяков //Тр. ВНИИСХМ. – 1990. – Т. 60. – С. 53-58.

16. Тихонович И.А. Создание высокоэффективных микробно-растительных систем /И.А. Тихонович //С.-х. биол. Сер. Биол. растений. – 2000. – № 1. – С. 28-33.

17. Черствый С.М. Влияние почвенных условий на эффективность штаммов клубеньковых бактерий люпина желтого /С.М. Черствый, Л.С. Губанова //Использование достижений микробиологической науки в повышении эффективности земледелия: сб. научн. тр. – К., 1989. – С. 70-72.

18. Чундерова А.И. О взаимоотношении клубеньковых бактерий с растением хозяином и перспективах повышения эффективности симбиоза /А.И. Чундерова //Тр. ВНИИСХМ. – 1980. – Т. 50. – С. 7-27.

19. Генетические основы селекции клубеньковых бактерий /[Б.В. Симаров, А.А. Аронштам, Н.И. Новикова и др.] – Л.: Агропромиздат, 1990. – 192 с.

20. Завалин А.А. Биопрепараты, удобрения и урожай /А.А. Завалин. – М.: Из-во ВНИИА, 2005. – 302 с.

21. Кожемяков А.П. Влияние производственных штаммов клубеньковых бактерий на белковую продуктивность основных бобовых культур /А.П. Кожемяков, Л.М. Афанасьева //Бюл. ВНИИСХМ. – 1986. – № 43. – С. 15-18.

22. Рулинская Н.С. Влияние минерального азота на эффективность инокуляции семян люпина желтого нитрагином /Н.С. Рулинская, Л.М. Доросинский //Тр. ВНИИСХМ. – 1979. – Т. 48. – С. 88-94.

23. Пида С.В. Инокуляция семян – эффективное средство повышения семенной продуктивности и качества зерна люпина /С.В. Пида, Н.В. Солодюк, В.И. Гамалея //Состояние и перспективы развития люпиносеяния в 21 веке. Междунар. науч.-практ. конфер. (Брянск, 17-19 июля 2001 г.): тез. докл. – Брянск, 2001. – С. 155-157.

24. Дубовенко Е.К. Эффективность ризоторфина и азотных удобрений на посевах зернобобовых культур в Полесье Украины /[Е.К. Дубовенко, Л.Н. Чечельницкая, И.В. Лапа и др.] //Использование достижений микробиологической науки в повышении эффективности земледелия: сб. науч. тр. – К., 1989. – С. 59-62.

25. Пида С.В. Взаємозв'язок процесів азотфіксації і фотосинтезу в

люпині білому алкалоїдної форми /С.В. Пида, Н.М. Олійник, І.З. Кернична //Наукові записки Тернопільського держ. педаг. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2001. – № 1 (12). – С. 47-52.

26. Сабельникова В.И. Влияние *Rhizobium* на содержание индольных ауксинов в бобовых растениях /В.И. Сабельникова, М.М. Волоскова, Г.А. Брунь //Экология и физиология почвенных микроорганизмов: сб. научн. тр. – Л., 1976. – С. 99-103.

27. Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции /под ред. И.А. Тихоновича и Н.А. Проворова. – СПб.: Наука, 1998. – 194 с.

28. Орлов В.П. Итоги научных работ лаборатории микробиологии /В.П. Орлов //Научное обеспечение производства зернобобовых и крупяных культур: сб. науч. тр. – Орел, 2004. – С. 124-136.

29. Коць С.Я. Фізіологія симбіозу та азотне живлення люцерни /С.Я. Коць, Л.М. Михалків. – К.: Логос, 2005. – 300 с.

30. Вакулік В.П. Вивчення активності симбіотичної азотфіксації та продуктивності гібридних ліній люпину жовтого /В.П. Вакулік, Т.М. Ковалевська, А.Г. Бардаков //Наукове обґрунтування сталого розвитку агроекологічних систем Чернігівщини в ринкових умовах і обмеженого ресурсного забезпечення: Наук.-практ. конфер. молодих вчених-аграріїв Чернігівщини (Чернігів, 5-6 квітня 1999 р.): тез. доп.. – Чернігів: ЦНТИ, 1999. – С. 72-74.

31. Пида С.В. Відмінності сортів люпину жовтого за азотфіксуючою здатністю при вирощуванні в умовах Західного Лісостепу України /С.В. Пида //Бюл. Інституту с.-г. мікробіології УААН. – 2000. – № 6. – С. 51-52.

32. Мартинюк О.М. Реакція люпину білого на інокуляцію та мінеральні добрива в Західному Лісостепу /О.М. Мартинюк //Зб. наук. праць Інституту землеробства. – 2004. – Вип. 1. – С. 89-91.

33. Возняковская Ю.М. Рациональные приемы зеленого удобрения /Ю.М. Возняковская, Ж.П. Попова, А.П. Никонова //Земледелие. – 1993. – № 2. – С. 14.

34. Проворов Н.А. Генетический полиморфизм бобовых культур по способности к симбиозу с клубеньковыми бактериями /Н.А. Проворов, Б.В. Симаров //Генетика. – 1992. – Т. 26, № 6. – С. 5-14.

35. Голодна А.В. Реакція генотипу сорту жовтого люпину на передпосівну інокуляцію /А.В. Голодна, І.П. Ожередова //Землеробство XXI століття – проблеми та шляхи вирішення: Міжнар. наук.-практ. конфер. (Київ-Чабани, 8-10 червня 1999): тез. доп. – К.-Чабани, 1999. – С. 102-103.

36. Тихонович И.А. Функциональная интеграция генов растений и микробов в процессе симбиоза /И.А. Тихонович //X з'їзд Товариства

мікробіологів України (Одеса, 15-17 вересня 2004 р.): тез. доп. – Одеса, 2004. – С. 12.

37. Довідник із захисту рослин /за ред. М.П. Лісового – К.: Урожай, 1999. – 744 с.

38. Мальцева Н.Н. Нитрогеназная активность клубеньков люпина в зависимости от видовых, сортовых особенностей растений и влияния фитотоксических веществ грибного происхождения [Н.Н. Мальцева, Е.В. Надкерничная, Т.А. Граб и др.] //Бюл. ВНИИСХМ. – 1986. – № 43. – С. 41-45.

39. Пида С.В. Фізіологія симбіозу систем *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*) – *Lupinus* L.: алелопатичний аналіз: автореф. дис. ... доктора с.-г. наук /С.В Пида; Уманський державний аграрний університет. – Умань, 2007. – 44 с.

40. Берестецкий О.А. Фитотоксические свойства некоторых почвенных грибов, выделенных из-под монокультуры огурцов и томатов /О.А. Берестецкий, Т.А. Мамедов, А.В. Боровков //Тр. ВНИИСХМ. – 1979. – Т. 48. – С. 5-15.

41. Берестецкий О.А. Образование фитотоксических веществ микроскопическими грибами в почве и их экологическое значение /О.А. Берестецкий, С.П. Надкерничный, В.П. Патыка //Микробиол. журн. – 1979. – Т. 41, № 5. – С. 498-503.

42. Надкерничная Е.В. Изучение химической природы и свойств фитотоксических веществ *Gliocladium zaleskii* Pidopl. 11313 и *Chaetomium aureum* Chivers 8583: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.07 /Е.В. Надкерничная; ІМіВ ім. Д.К. Заболотного НАН України. – К., 1982. – 27 с.

43. Надкерничная Е.В. Влияние фитотоксического гликолипида на нитрогеназную активность и ультраструктуру клубеньков люпина /Е.В. Надкерничная, В.В. Колибаба, А.Е. Мамчур, Н.М. Зарицкий //Микробиол. журн. – 1986. – Т. 48, № 4. – С. 8-15.

44. Надкернична О.В. Ґрунтові мікроміцети як інгібітори симбіотичної системи люпину /О.В. Надкернична, В.П. Горбань //Вісник Одеського нац. ун-ту. – 2005. – Т. 10, Вип. 7. – С. 273-276.

45. Gorban V.P. Functioning of symbiotic system of white lupine – *Bradyrhizobium* sp. (*Lupinus*) under the influence of saprophytic fungus *Gliocladium zaleskii* 278 /V.P. Gorban, O.V. Nadkernichna //S.P. Kostychev and contemporary agricultural microbiology: International scientific conference (Yalta, October 8-12, 2007). – Chernihiv: CSTEI, 2007. – P. 28.

46. Надкернична О.В. Вплив ґрунтових грибів на функціонування симбіотичної системи люпин – бульбочкові бактерії люпину /О.В. Надкернична, В.П. Горбань, О.О. Дмитрук, О.Є. Мамчур, В.М. Стрекалов //Селекція і насінництво: міжвід. темат. наук. зб. – 2009.

– Вип. 97. – С. 266-275.

47. Жизневская Г.Я. Симбиотическая азотфиксация в неблагоприятных условиях /Г.Я. Жизневская, Е.С. Федорова //Биологический азот в сельском хозяйстве СССР: сб. науч. тр. – М.: Наука, 1985. – С. 52-60.

48. Кожемяков А.П. Источники азотного питания люпина в зависимости от доз и сроков внесения азотных удобрений /А.П. Кожемяков //Бюл. ВНИИСХМ. – 1988. – № 49. – С. 6-8.

49. Афанасьева Л.М. Эффективность симбиотической азотфиксации бобовых культур при использовании различных форм и доз минерального азота /Л.М. Афанасьева //Экология и физиология почвенных микроорганизмов: сб. науч. тр. – Л., 1976. – С. 65-70.

50. Кириченко Е.В. Механизмы ингибирующего влияния минерального азота на процесс формирования бобово-ризобияльной системы /Е.В. Кириченко //Физиол. и биохим. культурных раст. – 2001. – Т. 33, № 2. – С. 95-104.

51. Мандровская Н.М. Влияние минерального азота на жизнеспособность клубеньковых бактерий /Н.М. Мандровская, С.М. Охрименко //Биологическая фиксация молекулярного азота и азотный метаболизм бобовых растений: сб. науч. тр. – Тернополь, 1991. – С. 44.

52. Кириченко Е.В. Влияние различных концентраций минерального азота на жизнеспособность *Bradyrhizobium* в чистой культуре /Е.В. Кириченко, С.М. Маличенко, Е.П. Старченков //Физиол. и биохим. культурных раст. – 1993. – Т. 25, № 1. – С. 24-28.

53. Кириченко О.В. Хемотаксис ризобій люпину до амінокислот, цукрів, солей органічних кислот за наявності мінерального азоту /О.В. Кириченко //Физиол. и биохим. культурных раст. – 2005. – Т. 37, № 4. – С. 333-339.

54. Truchet G.L. Morphogenesis of lucerne root nodules in the presence of combined nitrogen /G.L. Truchet, F.V. Dazzo //Planta. – 1982. – Vol. 154, № 2. – P. 352-360.

55. Коць С.Я. Нитратредуктазная активность люцерны при инокуляции разными штаммами *Rhizobium meliloti* на фоне возрастающих доз минерального азота /С.Я. Коць, Е.Р. Старченков, М.М. Ничик //Физиология растений. – 1996. – Т. 43, № 4. – С. 554-561.

56. Lorenzo C. Effect of nitrate on peroxisome ultrastructure end catalase activity in nodules of *Lupinus albus* L. /C. Lorenzo, M.M. Lucas, A. Vivo //J. Exp. Bot. – 1990. – Vol. 41, № 233. – P. 1573-1578.

57. Пароменская Л.Н. Проблемы повышения устойчивости бобово-ризобияльного симбиоза к гербицидам /Л.Н. Пароменская, Т.А. Чернова, Ю.В. Круглов //Микробиология. – 1998. – Т. 67, № 3. – С. 422-427.

58. Пароменская Л.Н. Влияние пестицидов на симбиотические

взаимоотношения *Rhizobium* с бобовыми растениями /Л.Н. Пароменская //Тр. ВНИИСХМ. – 1980. – Т. 50. – С. 97-111.

59. Чеботарь Н.И. Влияние гербицидов на формирование клубеньков и урожай сои /Н.И. Чеботарь, Ю.В. Круглов, З.А. Лупашку //Экология и физиология почвенных микроорганизмов: сб. науч. тр. – Л., 1976. – С. 147-152.

60. Seidel S. Using omethoate insecticide and legume inoculants on seed /S. Seidel, G.E. O'Connor, J. Watt, M. Sutherland //Austral. J. Exp. Agric. – 1991. – Vol. 31, № 1. – P. 71-76.

61. Ковалевська Т.М. Вплив фундазолу та ризоторфіну на продуктивність симбіозу бульбочкових бактерій з рослинами люпину /Т.М. Ковалевська, В.П. Горбань, О.В. Надкернична, А.Г. Бардаков //С.-г. мікробіологія: зб. наук. пр. – Чернігів, 2005. – Вип. 1-2. – С. 52-59.

62. Пароменская Л.Н. Проблемы повышения эффективности бобово-ризобиального симбиоза в условиях применения химических средств защиты растений /Л.Н. Пароменская, Т.А. Чернова //Тр. ВНИИСХМ. – 1990. – Т. 60. – С. 58-63.

**УСЛОВИЯ ЭФФЕКТИВНОГО  
ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СИМБИОТИЧЕСКОЙ  
СИСТЕМЫ ЛЮПИН – *BRADYRHIZOBIUM SP.*  
(*LUPINUS*)**

**Горбань В.П.**

Институт сельскохозяйственной микробиологии НААН Украины,  
г. Чернигов

*В статье рассматривается влияние некоторых биогенных и абиогенных факторов на эффективность функционирования симбиотической системы люпин – клубеньковые бактерии люпина. Освещена роль растений и клубеньковых бактерий в микробно-растительном взаимодействии.*

Ключевые слова: экологические факторы, симбиотическая система, люпин, клубеньковые бактерии.

**CONDITIONS OF EFFECTIVE FUNCTIONING OF  
SIMBIOTIC SYSTEM LUPINE – *BRADYRHIZOBIUM SP.*  
(*LUPINUS*)**

**Gorban V.P.**

Institute of Agriculture Microbiology, NAAS of Ukraine, Chernihiv

*The influence of some biogenic and abiogenic factors on the functioning of symbiotic system lupine – nodule bacteria was examined. The role of plants and nodule bacteria at the microbe-plant interaction was covered.*

Key words: ecological factors, symbiotic system, lupine, nodule bacteria.