

УДК: 631.461/631.521.54

ШЛЯХИ АКТИВІЗАЦІЇ ПРОЦЕСУ АСОЦІАТИВНОЇ АЗОТФІКСАЦІЇ В АГРОЦЕНОЗАХ

¹Волкогон В.В., ²Скорик В.В.

¹Інститут сільськогосподарської мікробіології НААН,
вул. Шевченка, 97, м. Чернігів, 14027

²Носівська селекційно-дослідна станція Чернігівського інституту
АПВ НААН

E-mail: rifam@ukrpost.ua

Наведено інформацію щодо впливу на перебіг процесу асоціативної азотфіксації таких агроприймів, як передпосівна бактеризація насіння культурних рослин активними штамами асоціативних діазотрофів, застосування в технологіях вирощування сільськогосподарських культур азотних добрив у межах фізіологічного оптимуму. Обговорюються питання залежності активності процесу від генотипу рослини. У зв'язку з тим, що сучасні ґрунти переважно деградовані в біологічному відношенні і пул фізіологічно активних речовин у них суттєво зменшений, доцільним є застосування рістстимулювальних речовин для інтенсифікації асоціативної азотфіксації і розвитку рослин.

Ключові слова: асоціативна азотфіксація, мікробні препарати, мінеральний азот, фізіологічно активні речовини.

Інтенсивне дослідження азотфіксувальної активності в кореневій зоні культурних рослин розпочато в 70-80-і роки минулого століття, з появою інформації, що свідчила про тісну взаємодію окремих видів бактерій з деякими видами рослин [1-5]. Цим роботам передував тривалий період пошуку активних штамів бактерій роду *Azotobacter*, створення на їх основі різних форм біодобрив і навіть організація промислового виробництва в колишньому СРСР. Однак через відсутність даних щодо специфічності взаємодії азотобактера з рослинами і умов ефективного застосування препаративних форм на основі даної бактерії, відсутність у багатьох випадках зростання урожайності сільськогосподарських культур, дослідження в даному напрямі в Радянському Союзі були практично призупинені. Сама ідея передпосівної бактеризації сільськогосподарських культур була дискредитованою на довгі роки.

Ситуація змінилася з появою нових методів досліджень і виявленням більш високої активності процесу фіксації атмосферного азоту в кореневій зоні злакових рослин у порівнянні з ґрунтом без них. Це явище отримало назву «ризозеноз». Однак більшого розповсюдження набув термін «асоціативна азотфіксація» або «асоціативний симбіоз».

Незважаючи на те, що асоціації «азотфіксуючі бактерії–коріння рослин» не виражені морфологічно, як це має місце в бобово-ризобіальних симбіозах, вони мають низку загальних особливостей. Так, зокрема, активність асоціативної азотфіксації має добову і сезонну динаміку [5], що свідчить про залежність показників процесу від інтенсивності надходження фотоасимілятів у кореневу зону рослин.

Асоціації діазотрофів з рослинами є достатньою мірою специфічними, але характеризуються різним ступенем тісноти. Сьогодні вважається, що існують асоціації екзоризосферні, з переважанням розвитку асоціативних бактерій у ризосферному ґрунті, і ендоризосферні – коли діазотрофи локалізуються переважно на поверхні коріння і навіть у корневих тканинах [6]. Встановлено також функціонування облігатно ендоефітних асоціацій [7-9]. До недавнього часу це сприймалося з явним упередженням, в основному через те, що тривалий час колонізація тканин вважалася можливою лише при інфекційних процесах за участі патогенних мікроорганізмів. Однак розширення досліджень ендоефітії мікроорганізмів у рослинних тканинах значною мірою трансформувало погляди щодо просторових взаємозв'язків мікроорганізмів з рослинами.

У зв'язку з вищевикладеним асоціативну азотфіксацію слід розглядати як біологічне явище, що характеризується розвитком у кореневій зоні рослин азотфіксуючих бактерій і тісною просторовою і функціональною взаємодією з ними.

Сьогодні активність процесу асоціативної азотфіксації вивчено в фіто- і агроценозах з різними видами рослин. Виходячи з результатів цих досліджень, можна зробити висновок про широкий прояв цього явища. Постульовано, що в кореневій зоні практично всіх видів рослин інтенсивність азотфіксації вища, ніж у ґрунті без них [10].

Високий рівень азотфіксації відмічено в кореневій зоні окремих видів субтропічних і тропічних рослин, що обумовлено,

в першу чергу, оптимальними для перебігу процесу кліматичними особливостями регіонів – вологістю і температурою. У ризосфері і на корінні рослин зони помірних широт масштабність процесу набагато нижча – за узагальненими даними рівень азотонакоплення в середньому складає 20-30 кг/га [11].

Порівняння продуктивності асоціативної і симбіотичної азотфіксації свідчить про різницю в показниках у середньому на один порядок [11]. Такі невтішні результати свідчать, що рівень зв'язування молекулярного азоту в кореневій зоні небобових культур не дозволить відмовитися від застосування азотних добрив навіть у випадку повної реалізації потенційних можливостей асоціативних симбіозів. Проте підсилення продуктивності асоціативної азотфіксації, безперечно, буде сприяти зменшенню застосування мінерального азоту і відчутно вплине на стан довкілля.

Чи можна суттєво підсилити продуктивність процесу і хоча б частково вирішити проблему оптимізації азотного живлення небобових культур? Існує кілька перспективних, на наш погляд, шляхів підвищення продуктивності асоціативної азотфіксації, дотримання яких зможе забезпечити зростання надходження атмосферного азоту в агроценози.

Вплив передпосівної бактеризації на продуктивність азотфіксації та урожайність культур. Одним із найпотужніших серед чинників активізації процесу асоціативної азотфіксації є інтродукція активних штамів азотфіксувальних бактерій в агроценози. Саме тому основна частина досліджень мікробіологів, що працюють з асоціативними азотфіксаторами, направлена на оцінку їх впливу на активність процесу азотфіксації і урожайність сільськогосподарських культур.

Оцінюючи перспективи застосування передпосівної інокуляції для підвищення рівня надходження біологічного азоту в агроценози, слід чітко диференціювати підходи до проблеми бактеризації сільськогосподарських культур за використання інокулянтів на основі активних штамів асоціативних бактерій від подібного агрозаходу з іншими агрономічно корисними мікроорганізмами. Пропозиція узагальнити в господарському відношенні всі агрономічно корисні бактерії в групу т.з. PGPB-бактерій (*plant growth-promoting bacteria*) [12] по суті нівелює різні механізми взаємодії бактерій з рослинами. Слід нагадати, що подібне узагальнене (і спрощене) ставлення до проблеми вже

привело наприкінці 60-х років минулого століття до закриття заводів мікробних препаратів в СРСР, згорання досліджень у цьому напрямі і перетворення радянських мікробіологів, які працювали в даному напрямі, з лідерів у аутсайдерів на кілька десятиліть. Безперечно, на рівні наукових дискусій можна було б допускати подібне об'єднання в одну групу різних мікроорганізмів, якби це не позначалося на практичних діях. Проте ігнорування таких аспектів асоціативної азотфіксації, як склад угруповання діазотрофів кореневої зони різних ботанічних видів рослин, специфічність та ін., вже призвели до появи серії мікробних препаратів, які автори пропонують для всіх без винятку сільськогосподарських культур.

У зв'язку з цим існуючі сьогодні бактеріальні препарати, відповідно до особливостей їх впливу на розвиток рослинно-бактеріальних асоціацій, на нашу думку, можна розділити, як мінімум, на дві групи:

– біопрепарати на основі асоціативних азотфіксаторів, інтродукція яких у кореневу зону рослин забезпечує інтенсивну колонізацію корневих сфер і за рахунок цього – підвищення рівня азотфіксації та інтенсифікації розвитку рослин; фізіологічно активні речовини інокулюму при цьому позитивно впливають на розвиток штучно створеної рослинно–бактеріальної асоціації;

– біопрепарати регуляторної дії, основним діючим чинником яких є фізіологічно активні сполуки; інтродуковані мікроорганізми при цьому не розвиваються в кореневій зоні рослин, натомість ініціюється розвиток спонтанних (аборигенних) мікроорганізмів.

Вже перші досліді з інокуляцією асоціативними діазотрофами відповідних сільськогосподарських культур продемонстрували значну перспективу цього заходу. Так, Я. Окон з співавт. [13] на основі методу ацетиленредукції встановили, що інокульовані *Azospirillum brasilense* рослини італійського проса мали підвищену на 20 % активність азотфіксації, причому пік активності відповідав періоду найменшого вмісту рухомих форм азоту в кореневій зоні рослин. Маса надземної частини інокульованих рослин перевершувала масу контрольних рослин.

Про збільшення нітрогеназної активності в кореневій зоні рослин від інокуляції повідомляють і інші автори [14]. У досліді з кукурудзою бактеризація рослин азоспірилами сприяла зростанню чисельності бактерій в 116 разів; активність азотфіксації збільшилася на 438 %. При цьому інокуляція забезпечила збільшення сухої

маси рослин на 200 %, а вмісту загального азоту – на 157 %.

Широке і багатопланове вивчення ефективності асоціативних азотфіксаторів у країнах з теплим кліматом дозволило поставити це питання на комерційну основу [15].

Дослідження ефективності інокуляції *Azospirillum* у широких масштабах проведено в Лувенському університеті (Бельгія). Згідно опублікованих даних інокуляція азоспірилами дозволила зекономити 68–88 кг азоту за рахунок фіксації його з атмосфери [16].

За даними В. Патики з співавт. [17], бактеризація пшениці за внесення N_{60} сприяла підвищенню нітрогеназної активності на корінні більш, ніж у 4 рази. Інокуляція сприяла суттєвому підвищенню врожайності зерна пшениці.

Високу ефективність передпосівної бактеризації (за використання Діазобактерину на основі *Azospirillum brasilense* 18-2) показано при вирощуванні гречки сортів Вікторія, Галея, Кара-Даг, Рада, Чорноплідна, Подолянка. Залежно від сорту та ґрунтово-кліматичних умов приріст від інокуляції становив від 2 до 5 ц/га [18]. У кореневій зоні інокульованих рослин суттєво зростала активність азотфіксації.

Слід зазначити, що на продуктивність гречки суттєво впливає нормоване азотне живлення за рахунок активізації процесу азотфіксації. Як відомо, надмірне чи ненормоване живлення гречки зв'язаним азотом (мінеральним або органічним) може спричинити «жирування» рослини і, як наслідок, надмірний розвиток вегетативної маси та зниження зернової продуктивності. І навпаки, живлення біологічним азотом постійне у невеликих дозах і регламентується метаболічним станом самої рослини. При цьому створюються умови для гармонійного розвитку культури та підвищення її продуктивності.

Результати багаторічних польових дослідів, проведених на світло-сірому опідзоленому ґрунті, показали високу ефективність інокуляції Діазобактерином жита озимого. Передпосівна обробка насіння жита цим препаратом сприяє значному зростанню активності процесу асоціативної азотфіксації і забезпечує суттєвий приріст урожаю зерна, який сягає 10–37 %. Зростає також вміст білка в зерні [19].

Інтенсифікацію процесу азотфіксації в корневих сферах бактеризованих рослин показано в роботах інших авторів.

Підвищення рівня активності асоціативної азотфіксації за дії інокуляції продемонстровано не лише ацетиленовим, але й ізотопним методом. Так, у дослідях С. Алісової з співавт. [20], при оцінці інтенсивності перебігу процесу методом ^{15}N , інокуляція діазотрофами підсилювала активність в 1,5–25 разів. Ізотопним методом при вивченні впливу інокуляції *Klebsiella pneumoniae* тонконогоу лучного і пшениці показано збільшення вмісту атмосферного азоту в рослинах на 33,8 % і 15,9 %, відповідно [21].

Залежність активності азотфіксації в кореневій зоні злакових рослин від рівня азотного удобрення. Як відомо, зв'язаний азот є інгібітором синтезу азотфіксувального ферментного комплексу нітрогенази при культивуванні бактерій в умовах чистої культури, оскільки процес азотфіксації має раціональний характер (зв'язаний азот є енергетично вигіднішим для бактеріальної клітини, ніж газоподібний N_2). Однак, при функціонуванні азотфіксувальних бактерій в асоціації з рослинами, останні привносять свої корективи. Це проявляється в тому, що рослини асимілюють частину внесеного в ґрунт азоту. Певна кількість добрив залучається також до метаболічних процесів ґрунтових мікроорганізмів та закріплюється в ґрунті. Теоретично при цьому інгібуючий вплив мінерального азоту на розвиток та активність діазотрофів повинен або частково, або повністю нівелюватися залежно від кількості внесеного добрива. Однак до недавнього часу літературні дані щодо ролі азотних добрив у регулюванні активності азотфіксації в кореневій зоні небобових рослин були неоднозначними. Ще на початку 70-х років, у процесі становлення в ґрунтовій мікробіології напряму асоціативної азотфіксації, Баландро з співавт. [22] показали, що внесення сульфату амонію в ґрунт у різних дозах перед посівом рису по-різному впливає на активність процесу. При внесенні невеликої кількості добрив (45 кг/га діючої речовини) азотфіксація зростала; вищі дози призводили до помітного зниження активності. На думку авторів, зростання активності азотфіксації при внесенні невеликих доз зв'язаного азоту може проходити за рахунок збільшення виділення кореневого ексудату. Зниження нітрогеназної активності під рисом в умовах його інтенсивного удобрення вказує на те, що в ґрунтах, які одержують постійно великі кількості азотних добрив, потенціал азотфіксації не реалізується. У дослідях Л. Косиної та І. Родинюк [23], В. Сабельникової з співавт. [24] також відмічено стимулювання активності азотфіксації

невеликими дозами мінерального азоту. Г. Годовою з співавт. [25] при вивченні активності азотфіксації в кореневій зоні різних видів сільськогосподарських культур зазначається стимулювальна дія мінерального азоту в дозі 20–70 кг/га. Дози добрив 120–170 кг на гектар сприяли зниженню інтенсивності біологічної азотфіксації. Внесення високих доз (більше 150 кг/га) мінеральних азотних добрив повністю подавляли нітрогеназну активність також і в експериментах інших дослідників [26–28].

У той же час, Б. Садинов з співавт. [29], які вивчали в польових дослідах активність азотфіксації під кукурудзою, наголошують, що внесення мінеральних азотних добрив у дозі 300 кг/га не впливає на продуктивність азотфіксації. Л. Сирота [30] відмітила зростання азотфіксувальної активності із збільшенням дози мінерального азоту і, базуючись на результатах дослідів з ізольованим живленням кукурудзи, прийшла висновку, що при внесенні азотних добрив у ризосфері удобрених рослин утворюються мікрозони (там, де відсутні високі концентрації мінерального азоту) для активної азотфіксації. На наш погляд, до цього припущення потрібно віднестися з обережністю з огляду можливостей впливу таких мікрозон на сумарну продуктивність азотфіксації в агроценозі, але сам факт стимулювання активності асоціативної азотфіксації високими дозами мінерального азоту не взяти до уваги не можна.

Таким чином, дослідники цього питання відмічають певне стимулювання мінеральним азотом активності азотфіксації в агроценозах з небобовими культурами, але погляди щодо можливих оптимальних для перебігу цього процесу доз добрив є надто полярними. Безперечно, це пов'язано з різними умовами проведення експериментів, з різними об'єктами досліджень, методичними підходами, способами внесення добрив тощо. Але найбільшу різницю в інтерпретацію одержаних результатів при цьому, мабуть, могла внести та обставина, що більшість із проведених дослідів були разовими, в них не враховувався вплив добрив на процес азотфіксації у динаміці. Вплив мінерального азоту на процеси мікробної трансформації елементу буде залежати від його концентрації, а саме вона є величиною змінною протягом вегетаційного періоду. Відповідно до цього, ігнорування зазначеної обставини могло привести до різних результатів.

Дослідження впливу мінерального азоту в динаміці проведено В. Ємцевим з співавт. [31]. Показано, що при роздрібному

внесенні зростаючих доз азотних добрив під такі культури, як стоколос безостий, грястиця збірна, тимофіївка лучна, що вирощувалися на дерново-підзолистому легкосуглинковому ґрунті, активність азотфіксації знижувалася упродовж перших місяців, а до кінця серпня показники були вищими за контрольні. Проте дослідники вивчали явно завищені в екологічному відношенні дози мінерального азоту (180, 240 і 540 кг/га) і зростання активності лише наприкінці сезону не може свідчити в цьому випадку про стимулювальну активність тієї чи іншої дослідженої дози. Ці ж автори показали, що внесення мінерального азоту в дозі 100 кг/га в паруючий дерново-підзолистий ґрунт призводить до повного пригнічення активності несимбіотичної азотфіксації упродовж двох місяців, тоді як внесення добрив під рослини обумовило зростання активності процесу в кореневій зоні рослин у 1,5–2 рази порівняно з відповідними показниками неудобреної ділянки. Однак і в цьому випадку у перші 20 днів після застосування добрив проявлялась інгібуюча дія мінерального азоту.

Глибоко і багатосторонньо це питання вивчалось М. Умаровим. У ранніх роботах [32] автор стверджував, що азотні добрива, стимулюючи розвиток рослин на перших етапах і підвищуючи продуктивність фотосинтетичного апарату, сприяють, після зменшення концентрації мінерального азоту в ґрунті, зростанню активності асоціативної азотфіксації на наступних стадіях розвитку рослин. При цьому, чим у більшій дозі вносили в ґрунт азотні добрива, тим вище активність і сумарна продуктивність асоціативної азотфіксації. Теоретично це має незаперечний вигляд, однак підвищення доз добрив можливе лише до відповідних оптимальних показників, оскільки, крім економічної доцільності, зменшення надлишку мінерального азоту в ґрунті до екологічно прийнятних норм буде лімітуватися низкою чинників, і в першу чергу, тривалістю вегетаційного періоду. Крім того, залежність розвитку рослин від дози мінерального азоту не має пропорційного характеру.

Пізніше було сформульовано поняття оптимальних для перебігу процесу азотфіксації показників концентрації азотних добрив у ґрунті як доз, що не перевищують фізіологічних потреб рослин [33]. До такого ж висновку прийшли і філіппінські дослідники [34].

Механізм стимулювання активності асоціативної азотфік-

сації фізіологічно оптимальною кількістю сполук азоту, вірогідно, зводиться до зростання кількості корневих виділень, які є джерелом вуглецю і енергії для ризосферних азотфіксаторів. Так, є дані про підсилення ексудації корневих виділень при внесенні мінерального азоту в ґрунт у 9,5 разів порівняно з об'ємом ексудатів у контрольних (не удобрених азотом) рослин [35]. При цьому, залежно від кількості внесених добрив, у корневих виділеннях буде знаходитись більша чи менша кількість азотних сполук [36]. Нашими дослідженнями [37, 38] показано, що внесення мінерального азоту сприяє різкому збільшенню чисельності азотфіксувальних бактерій, однак нітрогеназна активність у корневих діазототрофів спостерігається спочатку у варіантах з внесенням невисоких доз мінерального азоту. Азотні добрива у високих концентраціях репресують синтез нітрогенази у мікроорганізмів, хоча їх чисельність при цьому є високою. Зростання азотфіксувальної активності в таких варіантах спостерігається через деякий час після внесення добрив – після зниження концентрації зв'язаного азоту до оптимального рівня. У зв'язку з вищевикладеним можна вважати, що дози азотних добрив, які стимулюють процес азотфіксації в кореневій зоні, – це дози, достатні для конструктивного метаболізму рослин на відповідному етапі органогенезу і інтенсивного виділення корневих ексудатів з вмістом азотних речовин у них на рівні, що не викликає репресії синтезу нітрогенази у діазототрофів, асоційованих з рослиною.

Необхідно визнати, що поняття «фізіологічно оптимальні дози азоту» для практиків сільськогосподарського виробництва є скоріше теоретичним, ніж практичним, у зв'язку з тим, що: по-перше, не існує реальної можливості проводити удобрення культур таким чином, щоб постійно підтримувати рівень азотного підживлення в оптимумі для конструктивного метаболізму з одного боку, і для підтримки мікробної активності в ризосфері рослин з іншого (адже для цього було б необхідно проводити підживлення мало не кожного дня розчином азотної сполуки необхідної концентрації, яку ще потрібно й чітко знати, і яка буде змінюватись залежно від фази онтогенезу); по-друге, оптимальні кількості азоту будуть залежати від виду культурної рослини, типу ґрунту, кліматичних особливостей регіону, особливостей удобрення попередника і ін. У зв'язку з цим ми можемо лише наблизитися до фізіологічного оптимуму, експериментально встановивши для кожної сільськогосподарської

культури, що вирощується в конкретних умовах, приблизно як фізіологічно оптимальні (ті, що стимулюють активність асоціативної азотфіксації), так і фізіологічно доцільні (ті, що не знижують активність процесу). При цьому важливим чинником є спосіб внесення азотних добрив. Він може бути роздрібним, або комбінованим (включно з позакореневим підживленням), але за любых умов – економічно доцільним. З точки зору екологічних вимог, безперечно, кращим буде внесення запланованої дози добрив якомога меншими частинами і, відповідно, частіше.

Слід також зазначити, що фізіологічний оптимум азотних добрив для однієї й тієї ж сільськогосподарської культури буде залежати від агрохімічної характеристики ґрунту (у першу чергу, від вмісту легкодоступного азоту) [39]. Виходячи з цього, для практичного застосування необхідні дослідження фізіологічного оптимуму азотних добрив в умовах польових дослідів у різних ґрунтово-кліматичних зонах з різними сільськогосподарськими культурами. Одержавши і узагальнивши дані, можна буде рекомендувати сільськогосподарському виробництву науково обґрунтовані дози азотного удобрення. При цьому рекомендовані дози не будуть надлишковими як для живлення культурних рослин, так і для довкілля, що, безперечно, є необхідним з міркувань екологічного характеру і вигідним з точки зору економіки. Більше того, оскільки фізіологічно доцільні дози мінерального азоту є фактором підтримки агроценозу в активному стані та забезпечення надходження додаткового біологічного азоту до рослин, їх дотримання повинно стати обов'язковим у виробництві.

Логічним буде спрогнозувати і зменшення в цих умовах непродуктивних втрат азотних добрив унаслідок зниження можливості вимивання та активності процесу денітрифікації, оскільки для останнього одним із лімітуючих чинників буде концентрація нітратів у ґрунті. Таким чином, розумна оптимізація азотного удобрення, яка сприяє активізації процесу азотфіксації і одночасному зниженню втрат від денітрифікації і вимивання, буде сприяти зростанню частки біологічного азоту в біомасі культурних рослин і поліпшенню екологічної обстановки.

Особливості ефективного поєднання інокуляції з рівнем азотного удобрення. На активність асоціативної азотфіксації активно впливає застосування інокуляції по фоні фізіологічно доцільних доз мінерального азоту.

Л. Васюк [40, 41] на основі проведених мікровегетаційних дослідів з різними видами кормових трав і рисом показала, що активність процесу асоціативної азотфіксації залежить від вмісту легкодоступного азоту в ґрунті. Таку ж особливість відмічено і в дослідженнях інших авторів [42].

Нами при вивченні ступеню колонізації коріння пажитниці стрептоміцинстійким мутантом *Azospirillum lipoferum*, шт. С-1, перевірено вплив азотного удобрення на ступінь приживання інтродукованого штаму азоспірил. Дрібноділянковий дослід проводили на дерново-підзолистому ґрунті. Насіння перед висівом інокулювали суспензією бактеріальної культури з розрахунку 200 тисяч клітин/насінину. Одержані результати демонструють значно вищий ступінь колонізації інтродукованим штамом кореневих сфер рослин по фону N_{40} у порівнянні з безазотним фоном. Мінеральний азот сприяє розвитку штучно внесених азоспірил і підтримує їх чисельність на 1–2 порядки вищу, ніж це має місце на безазотному фоні. При цьому суттєво зростає нітрогеназна активність у зоні коріння інокульованих рослин [43].

При порівнянні впливу мінерального азоту на розвиток аборигенних діазотрофів та штучно внесених, нашими дослідженнями [11] показано, що характер взаємодії агрофону з мікроорганізмами дещо відрізняється. Так, у польовому досліді з пажитницею однорічною, проведеному на сірому лісовому ґрунті, були передбачені варіанти з внесенням тільки мінерального азоту і варіанти з інокуляцією по фону таких же доз азотних добрив. У досліді визначали активність азотфіксації в ґрунтово-рослинних монолітах у динаміці (через 30, 40 і 50 днів після внесення добрив) і продуктивність травостою. Дослідження показали, що серед випробуваних доз азоту оптимальною для перебігу процесу асоціативної азотфіксації в умовах вирощування пажитниці без інокуляції є 40 кг/га. Проте для інокульованих рослин оптимальним виявилось внесення 80 кг/га.

Ці дані підтверджуються результатами іншого польового досліді з травосумішкою «пажитниця пасовицна + стоколос безостий», проведеного за попередньою схемою. В цьому досліді оптимальними за умов інокуляції є дози 80–160 кг/га мінерального азоту. В той же час, застосування азотних добрив під трави без інокуляції демонструє найвищі показники при внесенні 40–80 кг/га азоту.

На користь відміченої закономірності говорять і показники врожайності. Так, у досліді з пажитницею однорічною найбільший приріст урожаю від інокуляції відмічено саме по фоні N_{80} , а в досліді з травосумішкою – по фоні N_{160} .

Оскільки мінеральний азот є найбільш сприятливим для перебігу процесу асоціативної азотфіксації в дозах фізіологічного оптимуму, слід зробити висновок, що при інокуляції злакових трав активними азотфіксувальними бактеріями фізіологічний оптимум азоту для рослин є значно вищим, ніж за тих же умов для небактеризованих рослин. На перший погляд тут спостерігається певний парадокс. Здавалося б, що інокуляція повинна замінити певну частину мінерального азоту, оскільки активність азотфіксації у відмічених варіантах значно підсилюється. Пояснення цьому з'являється при співставленні урожайних даних у варіантах без інокуляції і у варіантах із застосуванням даного агроприйому. Бактеризація сприяє суттєвому зростанню врожайності трав (у т.ч., за рахунок первинного впливу на рослини фізіологічно активних речовин бактеріального походження). Для конструктивного метаболізму або, іншими словами, для «побудови» врожаю в цьому випадку потрібна більша кількість азоту. Частково потреба в цьому елементі задовольняється за рахунок активізації процесу асоціативної азотфіксації. Оскільки ж рослини, що інтенсивно розвиваються, не в змозі задовольнити свої потреби за рахунок лише названого джерела, зростають і їх потреби в азоті мінеральному. Отже парадоксальність ситуації зникає при оцінці кількості одержаного додаткового врожаю. Іншими словами, фізіологічний оптимум інокульованих рослин в азоті зростає порівняно з не бактеризованими.

Зроблені висновки нами підтверджено результатами досліді з пажитницею пасовищною за використання методики ізотопного розбавлення (^{15}N) [11].

Отже, для реалізації позитивного впливу інокулянту на процес асоціативної азотфіксації, ріст і розвиток рослин у ґрунті повинен бути присутнім зв'язаний азот у межах фізіологічного оптимуму. Зрозуміло, що оптимальність цих концентрацій повинна визначатись із врахуванням виду сільськогосподарської культури та ґрунтово-кліматичних особливостей регіону.

Зроблені висновки, звичайно, не свідчать про те, що такий агроприйом, як інокуляція, вимагає додаткового внесення в ґрунт

азотних добрив. Навпаки, цей захід сприяє економії добрив. Але в той же час, інокуляція ініціює зростання ступеня використання азоту з добрив, причому мінеральний азот залучається до конструктивного метаболізму рослин і спрямовується на формування додаткового урожаю.

Не викликає сумніву доцільність внесення у межах фізіологічної необхідності також фосфору і калію, проте дослідження з даного питання практично не проводяться. Виходом із цієї ситуації може бути внесення цих макроелементів у збалансованій по відношенню до азотних добрив кількості.

Залежність асоціативної азотфіксації від генотипу рослин. Активність процесу асоціативної азотфіксації значною (якщо не визначальною) мірою залежить від рослини, яка генетично контролює продукування фотоасимілятів, їх склад, сигнальних сполук і ін., що впливає на формування асоціативних симбіозів, їх специфічність і активність [44, 45]. Саме тому варіабельність показників асоціативної азотфіксації у різних видів і сортів культурних рослин ряд дослідників [46–48] ув'язують із якісним складом і об'ємом корневих ексудатів. Здатність рослин контролювати формування і функціонування асоціативних симбіозів визначено як *nis*-ознаку (*nitrogen fixation supportive*) [49].

Залежність інтенсивності фіксації молекулярного азоту в зоні коріння небобових рослин від сортових особливостей чітко показано в працях багатьох дослідників. Так, нітрогеназна активність, пов'язана з *Panicum miliaceum*, *Paspalum notatum*, *Pennisetum purpureum*, *Digitaria decumbens*, суттєво коливалась у різних сортів та екотипів рослин [50–52].

Істотну сортову варіабельність за ознакою азотфіксувальної активності в кореневій зоні рослин виявлено для рису. У польових умовах сорти цієї культури відрізнялися за активністю у 3–4 рази [53]. В інших дослідженнях сорти рису відрізнялися між собою за цим показником у 50 разів [54]. М. Умаровим із співавт. [55] виявлено достовірну різницю у рівнях нітрогеназної активності в кореневій зоні п'ятнадцяти сортів рису.

Генетичні аспекти асоціативної азотфіксації активно досліджуються на прикладі пшениці. Так, Дж. Доберейнер [56] вивчено азотфіксувальну активність у ризосфері різних сортів бразильських пшениць. Відібрано перспективні сорти для подальших досліджень. Б. Садиковим з співавт. [57] показано, що навіть деякі біотиби

пшениці у межах одного сорту відрізняються за потенціалом азотфіксації у кілька разів. Автори дійшли висновку: якщо прийняти для існуючих сортів пшениці продуктивність азотфіксації в кореневій зоні рослин на рівні 10–15 кг/га за сезон, то навіть без інокуляції активними штамми діазотрофів можна збільшити продуктивність процесу до 30–45 кг/га азоту тільки завдяки вирощуванню виділених біотипів.

У дослідженнях канадських вчених, присвячених виявленню впливу передпосівної бактеризації діазотрофами роду *Bacillus* сортів пшениці Кадет і Реск'ю, а також заміщених по кількох хромосомах ліній, виявлено зв'язок хромосоми 5В з активністю азотфіксації. В кореневій зоні рослин сорту Кадет відбувалося зв'язування атмосферного азоту, а в рослин сорту Реск'ю нітрогеназної активності виявити не вдалося. Заміщення хромосоми 5В у сорті Реск'ю на аналогічну хромосому іншого сорту сприяло відновленню втраченої функції. Автори вважають, що генотип рослини відіграє визначальну роль у формуванні таксономічного складу мікробного угруповання кореневої зони через вплив корневих ексудатів [58].

Деяко суперечливі результати різних дослідників щодо залежності асоціативної азотфіксації від структури геному рослин. Так, при вивченні здатності до стимулювання активності азотфіксації у ризосфері пшениць різного геномного складу показано, що зі збільшенням кратності набору хромосом спостерігається зростання рівня нітрогеназної активності – при переході з диплоїдного рівня організації геному *Triticum* на тетраплоїдний активність азотфіксації зростає в середньому на 37 %, а в зоні коріння гексаплоїдних пшениць активність процесу збільшується на 59 % порівняно до пшениць із диплоїдним набором хромосом [59]. У той же час є інформація, що перехід з одногеномного рівня організації геному на двогеномний різко знижує ефективність функціонування азотфіксувальних асоціативних симбіозів і, таким чином, вихідним матеріалом при селекції пшениць за ознакою стимулювання азотфіксації повинні бути одногеномні види роду *Triticum* [60]. Отже, питання впливу рівня плоїдності пшениць на активність асоціативної азотфіксації потребує подальшого дослідження.

На думку Р. Реньє [61, 62] найперспективнішим шляхом підвищення активності асоціативної азотфіксації є відбір і схрещування рослин за здатністю підтримувати в кореневій зоні життєдіяльність асоціативних діазотрофів.

І. Родинюк із співавт. [63] наводять дані про зміни в структурі й активності мікробних угруповань кореневої зони пшениці ярої при уведенні в геном рослини конкретних генів (карликовості та імунності щодо захворювання бурою листовою іржею). У дослідах зазначених авторів саме імунні та короткостеблі сорти сприяли найвищій активності азотфіксації. Дія уведених генів була пов'язаною з перебудовою мікробного ценозу у кореневій зоні одержаних ізогенних ліній. Цими даними автори обґрунтовують можливість регулювання параметрів мікробіологічної активності в кореневій зоні рослин шляхом створення відповідних генотипів і, таким чином, підтверджують висновки вищенаведених досліджень канадських вчених щодо контролю процесу асоціативної азотфіксації геномом рослини. Припускають, що генетичні джерела підвищення активності асоціативної азотфіксації слід шукати серед представників низькорослих сортів пшениці. На це вказують також В. Скорик із співавт. [64], які проводили дослідження з родинami селекційного розсадника жита озимого. Проте пізніше ці ж автори прийшли висновку, що короткостеблість жита – не надійний критерій для відбору ліній з високим потенціалом азотфіксації. Аналізуючи кореляційні зв'язки між рівнем азотфіксувальної активності і селекційними ознаками жита озимого сорту Струна з генами домінантної короткостеблості та імунітету до борошнистої роси, автори дійшли висновку, що здатність до забезпечення активності асоціативної азотфіксації на 30 % залежить від короткостеблості вихідних елітних рослин. Але цей висновок не підтверджується генетичним аналізом інших сортів жита озимого. Тому, в практичній площині, висота рослин не може бути маркерною ознакою селекції жита за зміною продуктивності азотфіксації. Об'єктивними критеріями відбору можуть бути такі показники, як довжина колоса, кількість квіток та зерен у колосі, маса зерен з колоса вихідних батьківських рослин. Генетично закріплене збільшення довжини колоса, кількості квіток і зерен у колосі опосередковано сприяє збільшенню показників асоціативної азотфіксації у перших нащадків наступного покоління [65].

Цікаві дослідження проведено у Сибірському відділенні РАН з ячменем. Скринінг сортів і ліній ячменю виявив широкий спектр мінливості за асоціативною азотфіксацією. Активність процесу корелювала з вмістом хлорофілу в листках рослин ячменю. Так, найбільшу кількість низько активних генотипів виявлено серед

ліній, які несли мутації за вмістом хлорофілу [66]. Оскільки на тісний зв'язок процесів асоціативної азотфіксації і фотосинтезу вказують численні дослідження, можна вважати вміст хлорофілу одним із об'єктивних критеріїв при селекції культур за ознакою асоціативної азотфіксації.

Залежність асоціативної азотфіксації від сортових особливостей культурних рослин відмічено і в інших роботах. Показано, що поряд з міжсортвою специфічністю може проявлятися також і внутрішньосортвою варіабельність за *nis*-ознакою [44, 67, 68].

Аналізуючи проблему в цілому, слід зробити висновок, що надійних маркерних ознак щодо регулювання рівня асоціативної азотфіксації до сьогодні не встановлено. Це може бути пов'язано з тим, що у різних видів рослин вони можуть відрізнятися. Існує також точка зору, згідно якої стабільне позитивне зростання активності процесу асоціативної азотфіксації можливе за проведення скоординованої селекції культур і мікроорганізмів.

Вищенаведена інформація свідчить про потенційні можливості суттєвого підсилення активності асоціативної азотфіксації в сучасних агроценозах. Реалізація потенціалу рослинно-бактеріальної взаємодії могла б суттєво скоротити застосування азотних добрив у технологіях вирощування сільськогосподарських культур і покращити стан довкілля.

Формування асоціативних симбіозів та їх ефективність за дії екзогенних фізіологічно активних речовин. Одним із чинників суттєвого впливу на активність процесу асоціативної азотфіксації є екзогенні фітогормони. Так, показано, що передпосівна обробка насіння злакових трав представниками таких класів фітогормонів, як ауксини і цитокініни, сприяла суттєвому зростанню нітрогеназної активності. Гіберелова кислота практично не впливала на активність досліджуваного процесу [69]. Застосування фітогормонів можливе як перед висівом насіння в ґрунт, так і при нанесенні розчинів на рослини, що вегетують, тим самим значно розширюючи можливості їхнього використання.

Оскільки застосування фітогормонів для активізації процесу асоціативної азотфіксації не завжди прийнятне з міркувань високої вартості речовин, доцільним є використання синтетичних аналогів ауксинів та цитокінінів. На сьогодні створено низку недорогих, доступних для виробників штучних аналогів природних регуляторів росту. Такими сполуками ауксинового

ряду є β -індоліл-масляна кислота (ІМК), α -нафтилоцтова кислота (НОК), 4-хлорфеноксоцтова кислота, 2,4-дихлорфеноксоцтова кислота (2,4-Д) та їх солі й ін. Серед штучних цитокінінів можна виділити 6-бензил-амінопурін (БАП) та його полімерну форму – полістимулін, а також тидиазурон, картолін, метрибузин, триман, івін, агростимулін, зеастимулін, бетастимулін [70].

Нашими дослідженнями за використання як ацетиленового методу визначення нітрогеназної активності, так і ізотопного, показано суттєве зростання інтенсивності досліджуваного процесу при застосуванні триману [71, 72].

Безперечно, стимуляція активності асоціативних симбіозів за використання синтетичних препаратів має і негативні сторони. Це, насамперед, хімічне походження речовин. За умов високої технологічної культури у рослинництві це не може не викликати занепокоєння. Низька технологічна культура може призвести до небажаного ефекту, підсиленого загальною несприятливою екологічною обстановкою. Тому необхідно проводити пошук стимуляторів росту і розвитку рослин природного походження. Одним із таких джерел фізіологічно активних речовин є біогумус – продукт біоконверсії органічної речовини за участі вермикультури. Біогумус (або екстракт із нього) містить комплекс рістстимулювальних сполук, у т.ч. фітогормони, вітаміни та ін. Перспективи використання вермикомпосту та його водних екстрактів підтверджено в дослідженнях [73].

На нашу думку, суттєві ефекти від застосування фізіологічно активних речовин, і зокрема, фітогормонів, спостерігаються внаслідок вирощування сільськогосподарських культур на біологічно неактивних ґрунтах (на жаль, сьогодні це властиво більшості з них). Ще П.А. Костичевим [74] було показано, що ґрунтові мікроорганізми приймають участь не лише в процесах деструкції органічної речовини, але й продукують біологічно активні сполуки, необхідні для розвитку рослин. За умов деградованих ґрунтів (у т.ч. й у біологічному відношенні), що викликано інтенсивним застосуванням у сільському господарстві агрохімікатів та дефіцитом органічної речовини, пул фізіологічно активних речовин є суттєво зменшеним і рослини можуть відчувати їх нестачу.

Чи є можливість ефективного поєднання розглянутих чинників активізації асоціативної азотфіксації? Частково ми вже розглянули дане питання і прийшли висновку щодо доцільності

застосування інокулянтів на фізіологічно оптимальних азотних фонах та перспектив скоординованої селекції макро- і мікросимбіонтів. Дещо складніший вигляд має питання можливого поєднання передпосівної бактеризації і застосування стимуляторів росту рослин. Найчастіше подібне об'єднання дії двох чинників у дозах, які рекомендують розробники для застосування їх окремо, призводить до зниження ефекту кожного з них. Скоріше за все, тут має місце ефект передозування фізіологічно активних речовин. Отже, для ефективного поєднання мікробних препаратів на основі активних штамів азотфіксувальних бактерій і стимуляторів росту рослин повинен враховуватися рівень оптимального забезпечення ювенільних рослин фізіологічно активними речовинами.

Проведення досліджень у зазначених напрямках буде сприяти визначенню ефективних способів активізації процесу асоціативної азотфіксації, що забезпечить істотне збільшення надходження атмосферного азоту в ґрунти та покращення стану доквілля.

1. Day J.M. Physiological aspects of N_2 -fixation by *Spirillum* from *Digitaria* roots /Day J.M., Dobereiner J. //Soil Biol. Biochem. – 1976. – Vol. 8, № 1. – P. 45–50.

2. Dobereiner J. Nitrogenase activity and oxygen sensitivity of the *Paspalum notatum*-*Azotobacter paspali* association /Dobereiner J., Day J.M., Dart P.J. //J. Gen. Microbiol. – 1972. – Vol. 71, № 1. – P. 103–116.

3. Dobereiner J. Nitrogen fixation in the rhizosphere of tropical grasses /Dobereiner J., Day J.M. //Nitrogen Fixation by Free-Living Microorganisms. – Cambridge: Univ. Press, 1975. – P. 39–56.

4. Dobereiner J. Associative symbiosis in tropical grasses: characterization of microorganisms and dinitrogen-fixing sites /Dobereiner J., Day J.V. //1-st Int. Symp. of Nitrogen fixation. – Washington: Univ. Press, 1976. – P. 518–537.

5. Dommergues Y. Non-symbiotic nitrogen fixation in the rhizosphere of rice, maize and different tropical grasses /Dommergues Y., Balandreau J., Rinaudo G., Weinhard P. //Soil Biol. Biochem. – 1973. – Vol. 5, № 1. – P. 83–89.

6. Dobereiner J. Nitrogen fixation in grass bacteria associations in the tropical /Dobereiner J. //Isotopes Biol. Denitrogen Fixat. Proc. (Vienna, 1977). – Vienna, 1978. – P. 51–69.

7. Dobereiner J. Endophytic diazotrophs: the key to BNF in gramineae plant /Dobereiner J., Baldani V.L.D., Olivares F., Rois V.M. //Nitrogen Fixation with Non-Legumes. The Sixth Int. Symp. on Nitrogen Fixation with Non-

Legumes (Ismailia-Egypt, September, 1993). – American Univ. in Cairo Press, 1993. – P. 395–404.

8. Hurek T. Identification of *Azoarcus spp.*, grass-associated diazotrophs, by analysis of partial 16S DNA sequencec /Hurek T., Reinhold-Hurek B. //Nitrogen Fixation with Non-Legumes (Ismailia-Egypt, September, 1993). – American Univ. in Cairo press, 1993. – P. 59–66.

9. Olivares F.L. Ecology of *Herbaspirillum spp.* and ways of infection and colonization of cereals with these endophytic diazotrophs /Olivares F.L., Baldani V.L.D., Baldani J.I., Dobereiner J. //Nitrogen Fixation with Non-Legumes: The Sixth Int. Symp. On Nitrogen Fixation with Non-Legume (Ismailia-Egypt, September, 1993). – American Univ. in Cairo Press, 1993. – P. 350–358.

10. Venkataraman C.S. Non-symbiotic nitrogen fixation /Venkataraman C.S. //Rev. Soil. Res. India, 12 Int. Congr. Soil Sci (New Delhi, Febr., 1982). – 1982. – P. 205–235.

11. Біологічний азот: Монографія /[Патика В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В. та ін.]; за ред. В.П. Патики. – К.: Світ, 2003. – 424 с.

12. Bashan Y. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into classifications: biocontrol-PGPB (plant growth promoting bacteria) and PGPB /Bashan Y., Holduin G. //Soil Biol. Biochem. – 1998. – Vol. 30, № 8/9. – P. 1225–1228.

13. Okon Y. N₂-fixation by *Azospirillum brasilense* and incorporation into host *Setaria italica* /Okon Y., Heytler P.G., Hardy R.W.F. //Appl. Environ. Microbiol. – 1983. – Vol. 46, № 3. – P. 888–894.

14. Hegazi N.A. Effect of inoculation with N₂-fixing spirilla and *Azotobacter* on nitrogenase activity on roots of maize grown under subtropical conditions /Hegazi N.A., Monib M., Vlassak K. //Appl. Environ. Microbiol. – 1979. – Vol. 38, № 4. – P. 621–625.

15. Biswas B.C. Biofertilisers in Indian agriculture /Biswas B.C., Maheshwari S., Jadav D.S. //Fertilisers News. – 1985. – Vol. 30, № 10. – P. 20–28.

16. Reynders L. Use of *Azospirillum brasilense* as biofertiliser in intensive wheat cropping /Reynders L., Vlassak K. //Plant Soil. – 1982. – Vol. 66, № 2. – P. 217–223.

17. Мікроорганізми і альтернативне землеробство /[Патика В.П., Тихонович І.А., Філіп'єв І.Д. та ін.]. – К., 1993. – 176 с.

18. Лохова В.І. Вплив біопрепарату діазобактерину на амінокислотний склад зерна гречки /Лохова В.І., Волкогон В.В. //Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К., 2001. – Т. 1. – С. 259–264.

19. Мікробні препарати в землеробстві. Теорія і практика: Монографія /[В.В. Волкогон, О.В. Надкернична, Т.М. Ковалевська та ін.]; за ред. В.В. Волкогона. – К.: Аграрна наука, 2006. – 312 с.

20. Алисова С.М. Влияние инокуляции корневыми diaзотрофами на урожай и динамику азотфиксирующей активности различных сортов ячменя и пшеницы /Алисова С.М., Алексеева Е.Г., Кожемяков А.П. //Микроб. проц. в почвах и урж. с.-х. культур. (респ. конф., 1986 г.): тез. докл. – Вильнюс., 1986. – С. 8–9.

21. Naahtela K. The role of root-associated *Klebsiella pneumonia* in the nitrogen nutrition of *Poa pratensis* and *Triticum aestivum* as estimated by the method of ^{15}N isotope dilution /Naahtela K., Kari K. //Plant Soil. – 1986. – Vol. 90, № 1–3. – P. 245–254.

22. Balandreau J. Nitrogen fixation in the rhizosphere of rice plants /Balandreau J., Rinaudo G., Fares–Hamed I. [et al.] //Nitrogen Fixation by Free – Living Microorganisms. – Cambridge: University press, 1975. – P. 57–70.

23. Косинова Л.Ю. Влияние минерального азота на несимбиотическую и ассоциативную азотфиксацию в выщелоченном черноземе /Косинова Л.Ю., Родынюк И.С. //Микробиоценозы почв при антропогенном воздействии. – Новосибирск, 1985. – С. 103–110.

24. Сабельникова В.И. Несимбиотическая азотфиксация на посевах озимой пшеницы и кукурузы при внесении удобрений /Сабельникова В.И., Пресман Л.М., Зубкова Л.В. [и др.] //Микр. в сельском хозяйстве: 3-я Всесоюзная. конф., 1986 г.: тез. докл. – М., 1986. – С. 80.

25. Годова Г.В. Продуктивность азотфиксации в полевом севообороте при различных системах удобрений /Годова Г.В., Нице Л.К., Ахмедов Ф.Т. //Микр. в сельском хозяйстве (респуб. конф., 1988 г.): тез. докл. – Кишинев, 1988. – С. 126–127.

26. Клевенская И.Л. Фиксация азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами /Клевенская И.Л. //Изв. СО АН СССР (Сер. биол.). – 1978. – Вып. 1, № 5. – С. 16–23.

27. Lin W. Enhanced mineral uptake by *Zea mays* and *Sorghum bicolor* roots inoculated with *Azospirillum brasilense* /Lin W., Okon Y., Hardy R.W.F. //Appl. Environ. Microbiol. – 1983. – Vol. 45, № 6. – P. 1775–1779.

28. Neyra J.M. Nitrogen fixation in grasses /Neyra J.M., Dobereiner J. //Adv. Agron. – 1977. – № 29. – P. 1–38.

29. Садыков Б.Ф. Продуктивность симбиотической азотфиксации /Садыков Б.Ф., Зуева Л.Д., Чернов А.Я. [и др.] //Экол. последствия применения агрохимикатов: удобрения: всес. раб. совещ. «Человек и биосфера», 1982 г.: тез. докл. – Пущино, 1982. – С. 35–37.

30. Сирота Л.Б. Несимбиотическая фиксация азота в ризосфере удобренных азотом растений /Сирота Л.Б. //Экол. последствия применения агрохимикатов: удобрения: всес. раб. совещ. «Человек и биосфера», 1982 г.: тез. докл. – Пущино, 1982. – С. 38–39.

31. Емцев В.Т. Несимбиотическая азотфиксация и закономерности ее функционирования в почве /Емцев В.Т., Нице Л.К., Покровский Н.П.

//Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. – М.: Наука, 1985. – С. 213–221.

32. Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация /М.М. Умаров. – М.: МГУ, 1986. – 136 с.

33. Umarov M. Incorporation of «biological» nitrogen by nonlegumeous plants during associative N_2 – fixation /Umarov M., Shabaev V., Smolin V., Aseeva O. //IX Int. Symp. Soil Biol. and conservation of the Biosphere. – Pap. Sorpon., 1985. – P. 65.

34. Ladha J.K. Rice – plant-associated N_2 –fixation as affected by genotype, inorganic N fertilizer and organic manure /Ladha J.K., Tiror A.C., Caldo G., Watanabe I. //Transaction of XIII Congr. Int. Soc. Soil Sci. – Hamburg, 1986. – Vol. 2. – P. 598–599.

35. Мергель А.А. Роль корневых выделений в трансформации азота и углерода в почве /Мергель А.А., Тимченко А.В., Кудеяров В.Н. [и др.] //Почвоведение. – 1996. – № 10. – С. 1234–1239.

36. Мергель А.А. Участие азота корневых выделений в трансформации азота в почве и в процессе образования экстра-азота /Мергель А.А., Тимченко А.В., Машко В.А. [и др.] //Агрохимия. – 1992. – № 9. – С. 3–12.

37. Волкогон В.В. Влияние минерального азота на активность ассоциативной азотфиксации /Волкогон В.В. //Почвоведение. – 1997. – № 12. – С. 1486–1490.

38. Волкогон В.В. Роль мінерального азоту в регулюванні активності асоціативної азотфіксації /Волкогон В.В., Гусев О.В //Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К., 2001. – Т. 1. – С. 241–245.

39. Волкогон В.В. Мікробіологічні аспекти оптимізації азотного удобрення сільськогосподарських культур /В.В. Волкогон. – К.: Аграрна наука, 2007. – 144 с.

40. Васюк Л.Ф. Ассоциативные азотфиксаторы и условия их эффективного применения /Васюк Л.Ф. //Бюл. ВНИИСХМ. – 1985. – № 42. – С. 16–20.

41. Васюк Л.Ф. Влияние доз минерального азота на эффективность инокуляции небобовых растений ассоциативными азотфиксаторами /Васюк Л.Ф. //Тр. ВНИИСХМ. – 1985. – № 55. – С. 18–27.

42. Eid A.M. Inoculation of grain sorghum with azospirilla /Eid A.M., Hegazi N.A., Monib M., Shark E.E. //Rev. Ecol. Biol. Sol. – 1984. – Vol. 21, № 2. – P. 235–342.

43. Волкогон В.В. Эффективность бактериализации злаковых трав азоспириллами /Волкогон В.В. //С.-х. биология. – 1997. – № 5. – С. 73-78.

44. Шумный В.К. Полиморфизм по ассоциативной азотфиксации у ячменя /Шумный В.К., Сидорова К.К., Клевенская И.Я. [и др.] //Биологическая фиксация азота. – Новосибирск: Наука, 1991. – 271 с.

45. Heinrich D. Attraction of *Azospirillum lipoferum* by media from wheat-*Azospirillum* association /Heinrich D., Hess D. //Experientia Supplementum. – 1983. – Vol. 48. – P. 95–99.

46. Hubbel D.H. Associative N₂ fixation with *Azospirillum* /Hubbel D.H., Caskins M.H. //Bacterial nitrogen fixation. – New York, London: Plenum Press, 1984. – P. 201–224.

47. Lee K.K. Nitrogen fixation (acetylene reduction) by lines composing «Park» Kentucky blue grass /Lee K.K., Sherman R., Klukas P.V. //Can. J. Microbiol. – 1986. – Vol. 32, № 4. – P. 348–352.

48. Venkateswarlu B. Interactions between the root exudates of pearl millet and *Azospirillum brasilense* /Venkateswarlu B., Rao A. //Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.). – 1985. – Vol. 95, № 4. – P. 237–245.

49. Rennie R.J. Potential use of induced mutation to improve symbioses of crop plants with N₂-fixing bacteria /Rennie R.J. //Induced mutation – a tool in plant breeding. – Vienna: IAEA., 1981. – P. 293–321.

50. Day J.M. Nitrogenase activity on the roots of tropical forage grasses /Day J.M., Neves M.C., Dobereiner J. //Soil Biol. Biochem. – 1978. – Vol. 7, № 12. – P. 107–112.

51. Dinitrogen Fixatin in Rhizosphere and Phyllosphere Associations /Dobereiner J. //Inorg. Plant. Nutr. /Ed. A. Lauchtand and R.L. Bielecki. – 1983. – P. 330–350.

52. Neyra J.M. Nitrogen fixation in grasses /Neyra J.M., Dobereiner J. //Adv. Agron. – 1977. – № 29. – P. 1–38.

53. Watanabe I. Nitrogen fixing (acetylene reduction) activity and population of aerobic-heterotrophic nitrogen-fixing bacteria associated with wetland rice /Watanabe I., Barraquio W.L., Guaman M.R. [et al.] //Appl. Environ. Microbiol. – 1979. – Vol. 37, № 5. – P. 813–819.

54. Nayak D.N. ¹⁵N incorporation and acetylene reduction by *Azospirillum* isolated from rice root and soils /Nayak D.N., Claryulu P.B.B.N., Rao V.R. //Plant Soil. – 1981. – Vol. 61, № 3. – P. 429–436.

55. Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация в ризосфере различных сортов риса /Умаров М.М., Шабаев В.П., Бурлуцкая Г.Р. [и др.] //Тр. ВНИИСХМ. – 1991. – С. 59–66.

56. Genetic diversity in plants /[Dobereiner J.]; Eds. A. Muhammed, R. Askel, R.C. von Borstel. – N.Y.: Plenum Press, 1977. – P. 325–341.

57. Садыков Б.Ф. Азотфиксация в ризосфере различных сортов пшеницы /Садыков Б.Ф., Ильина Л.Б., Хазиев Ф.Х. //Микробиол. проц. в почвах и урож. с.-х. культур (респ. конф., июнь, 1986 г.): тез. докл. – Вильнюс, 1986. – С. 328–330.

58. Rennie R.J. Dinitrogen fixation associated with disomic chromosome substitution lines of spring wheat /Rennie R.J., Larson R.I. //Can. J. Bot. – 1979. – Vol. 57, № 24. – P. 2771–2775.

59. Емцев В.Т. Об эффективности азотфиксирующего ассоциативного симбиоза у небобовых растений /Емцев В.Т., Чумаков М.И. //Почвоведение. – 1990. – № 11. – С. 116–127.

60. Родынюк И.С. Влияние генотипа пшеницы на формирование эффективности ассоциаций с азотфиксирующими микроорганизмами /Родынюк И.С. //Бюл. ВНИИСХМ. – 1985. – № 42. – С. 54–56.

61. Rennie R.J. Potential use of induced mutation to improve symbioses of crop plants with N_2 -fixing bacteria /Rennie R.J //Induced mutation – a tool in plant breeding. – Vienna: IAEA., 1981. – P. 293–321.

62. Rennie R.J. N_2 -fixation in cereals /Rennie R.J //Can. Agriculture. – 1983. – Vol. 29, № 3–4. – P. 4–9.

63. Родынюк И.С. Ассоциативная азотфиксация в ризоценозе иммунных и короткостебельных линий яровой мягкой пшеницы /Родынюк И.С., Степаненко И.Л., Коваль С.Ф. //С.-х. биология. – 1991. – № 5. – С. 88–93.

64. Скорик В.В. Вивчення генетичної детермінації ознаки азотфіксуючої активності в кореневій зоні озимого жита /Скорик В.В., Надкернична О.В., Сальник В.П. //Цитология и генетика. – 1994. – Т. 28, № 6. – С.61–65.

65. Патица В.П. Кореляційні зв'язки між рівнем асоціативної азотфіксації і селекційними ознаками озимого жита /Патица В.П., Надкернична О.В., Скорик В.В., Сень О.В. //Збірник наукових праць Інституту землеробства УААН. – 1999. – Вип. 1-2. – С. 144–150.

66. Степаненко И.Л. Азотфиксирующий потенциал ризоценоза мутантных форм ячменя /Степаненко И.Л., Родынюк И.С., Шумный В.К. //Изв. СО АН СССР (Сер. биол.). – 1989. – Вып. 1, № 1. – С. 8–11.

67. Садыков Б.Ф. Ассоциативная фиксация молекулярного азота в ризосфере различных сортов пшеницы /Садыков Б.Ф., Ильина Л.Б. //Микробиология. – 1987. – Т. 56, № 6. – С. 1038–1039.

68. Танкова О.И. Межсортовая и внутрисортовая изменчивость активности азотфиксации у ярового ячменя /Танцова О.И., Черемисов Б.М. //Докл. РАСН. – 1993. – № 6. – С. 6.

69. Волкогон В.В. Влияние фитогормонов и их синтетических аналогов на активность ассоциативной азотфиксации /Волкогон В.В., Дульнев П.Г., Ковтун Е.П. [и др.] //Микробиология. – 1996. – Вып. 65, № 6. – С. 850–854.

70. Моргун В.В. Проблема регуляторів росту у світі і її вирішення в Україні /Моргун В.В., Яворська В.К., Драгозов І.В. //Физиология и биохим. культ. раст. – 2002. – Т. 34, № 5. – С. 371–375.

71. Волкогон В.В. Влияние стимуляторов роста растений на активность процесса ассоциативной азотфиксации /Волкогон В.В. //Микробиол. журн. – 1997. – Т. 59, № 4. – С. 70–78.

72. Волкогон В.В. Влияние стимуляторов роста растений на процесс биологической азотфиксации /Волкогон В.В., Дульнев П.Г. // Элементи регуляції в рослинництві. – К., 1998. – С. 17–24.

73. Волкогон В.В. Вплив біогумусу на активність асоціативної та симбіотичної азотфіксації /Волкогон В.В., Лохова В.І. //Біоконверсія орг. відходів і охорона навк. середовища (І.-Франківськ, 1999 р.): тези доп. – І.-Франківськ, 1999. – С. 140.

74. Костычев П.А. Состав органических веществ почвы в связи с низшими организмами /Костычев П.А. //Тр. С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей (Отд. ботаники). – 1890. – Т. XXI. – С. 6–9.

ПРИЕМЫ АКТИВИЗАЦИИ ПРОЦЕССА АССОЦИАТИВНОЙ АЗОТФИКСАЦИИ В АГРОЦЕНОЗАХ

¹Волкогон В.В., ²Скорик В.В.

¹Институт сельскохозяйственной микробиологии НААН

²Носовская селекционно-опытная станция Черниговского института АПВ НААН

Приведена інформація о впливі на процес асоціативної азотфіксації таких агроприемів, як предпосевна бактеризація насіння культурних рослин активними штамами асоціативних діазотрофів, застосування в технологіях вирощування сільськогосподарських культур азотних добрив в фізіологічно оптимальних дозах. Обсуджуються питання залежності активності процесу від генотипу рослин. В зв'язі з тим, що більшість сучасних ґрунтів деградовані в біологічному відношенні і пул фізіологічно активних сполучень в них суттєво зменшені, доцільним є застосування ростстимулюючих речовин для інтенсифікації асоціативної азотфіксації і розвитку рослин.

Ключевые слова: асоціативна азотфіксація, мікробні препарати, мінеральний азот, фізіологічно активні сполучення.

ASSOCIATIVE NITROGEN FIXATION ACTIVATION MEANS IN AGROCENOSIS

¹Volkogon V.V., ²Skoryk V.V.

¹Institute of Agricultural Microbiology NAAS

²Nosivska Selection-Experimental Station of Chernihiv Institute of Agricultural Production NAAS

The paper overlooks the influence of various agricultural practices on associative nitrogen fixation, including pre-sowing bacterization of seed crops with active strains of associative diazotrophic bacteria, and application of nitrogen fertilizers in physiologically optimal doses in crop production technologies. The authors discuss the relation of process's activity and plant's genotype. Due to the biological degradation of the most agricultural soils, and a significant reduction of pool of physiologically active compounds in it, it is appropriate to use growth stimulators in order to intensify associative nitrogen fixation and plant growth.

Key words: associative nitrogen fixation, microbial preparations, inorganic nitrogen, physiologically active compounds.