

УДК 631.461:631.452

## **РОЛЬ МІКРООРГАНІЗМІВ У ВІДТВОРЕННІ РОДЮЧОСТІ ҐРУНТІВ**

**Курдиш І.К.**

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАНУ,  
вул. Акад. Заболотного, 154, м. Київ, 03143, Україна  
E-mail: Kurdish@serv.imv.kiev.ua

*Аналіз літератури свідчить про надзвичайно важливе значення мікроорганізмів у ґрунтоутворенні і підтриманні родючості ґрунтів. Вони трансформують рослинні рештки, беруть участь у формуванні структури ґрунту, утворенні гумусу і його мінералізації. Глобальною є роль мікроорганізмів у поповненні біосфери, в тому числі ґрунтів, азотом, мобілізації фосфору з органічних та важкорозчинних неорганічних сполук. Важливою, однак недостатньо дослідженою, є участь мікроорганізмів у мобілізації калію в агроєкосистемах.*

*Ключові слова: ґрунт, мікроорганізми, трансформація органічних сполук, азотфіксація, мобілізація фосфору, калію.*

Ґрунт представляє собою біоорганомінеральну систему, що забезпечує ріст культурних рослин і, таким чином, необхідні для існування всього живого умови. Одним з основних чинників процесу ґрунтоутворення є функціонування ґрунтової мікрофлори, вміст якої в 1 г, згідно з даними Е.М. Мишустина [42], сягає мільярдів клітин. Цій мікрофлорі властива надзвичайно висока різноманітність видового складу. На думку Р. Тейта [111] в 1 г ґрунту міститься близько 4000 видів мікроорганізмів. Однак, основна їх кількість не здатна рости на живильних середовищах, які використовують у даний час для культивування мікроорганізмів. Їх природним середовищем життєдіяльності може бути організм людини або тварини, водні або морські екосистеми, термальні джерела, продукти харчування тощо [18]. Слід відмітити, що чисельність культурабельних клітин у ґрунті може змінюватися в залежності від стадії сукцесії екосистеми [82] і, за даними цих дослідників, відношення культурабельних клітин до їх загальної кількості у ризосфері знижувалось від 0,25 до 0,05 протягом перших 30-50 днів вирощування рослин. Сумарна маса прокариотних організмів

на Землі приблизно відповідає біомасі еукаріотів [69].

Серед мікрофлори ґрунту зустрічаються представники майже всіх видів мікроорганізмів, описаних у визначнику Берджі. Бактерії і гриби є найбільш поширеними і екологічно важливими фітосимбіонтами [109]. Однак, інші представники природних екосистем також відіграють важливу роль у їх функціонуванні. Так, було показано, що виключення безхребетних зі складу біоценозу опаду дубового лісу в 2-5 разів уповільнювало його розкладання мікробним ценозом [19].

Маса мікроорганізмів ґрунту сягає десятих долей відсотка від його загальної маси. Від 0,1 до 1,0 % органічної речовини ґрунту представлено клітинами різних видів мікроорганізмів [43]. Згідно з даними болгарських вчених [84], маса бактерій та мікроскопічних грибів у лучних екосистемах сягає декількох тон на один гектар. Максимальна її кількість спостерігалась у осінній період, що автори пов'язують з надходженням у ґрунт у цей час рослинних решток. Вміст вуглецю мікробної маси складає від 2 до 10 % його загального вмісту в тропічних ґрунтах і є вищим у порівнянні з ґрунтами помірних широт на 1-4 % [103].

Чисельність мікроорганізмів у ґрунті (показник біогенності ґрунту) коливається не тільки протягом року, але й упродовж незначних проміжків часу в залежності від його температури, вологості, стану рослинного покриву тощо. Наприклад, у південних регіонах на неполивних ґрунтах у літній посушливий період домінантами є актиноміцети, а весною і в осінній період – бактерії, чисельність яких влітку значно знижується. Зволоження ґрунту помітно впливає на стан мікробного ценозу в таких зонах. Як правило, активізація діяльності мікрофлори ґрунту відбувається у весняний період року [42].

Функціонування ґрунтової мікрофлори є одним з важливих факторів, що сприяють структуруванню ґрунту. Так, наприклад, розвиваючись на поверхні часточок ґрунту, гриби і актиноміцети оточують ці часточки міцелієм і формують водостійкі агрегати, які на наступному етапі можуть скріплюватися гумусом [32, 42, 104]. Певну роль у цьому процесі відіграють мікроорганізми, що синтезують позаклітинні полісахариди [98].

**Роль мікроорганізмів у трансформації рослинних решток у ґрунтах та формуванні гумусу.** Мікроорганізми є надзвичайно важливим чинником формування родючості ґрунту. Наявність у

грунтових екосистемах найрізноманітніших груп мікроорганізмів, які відрізняються за біологічною та біохімічною специфічністю, обумовлює величезне їх значення у процесах, що відбуваються у ґрунті. Кількісний склад і співвідношення окремих представників у мікробному ценозі ґрунту значною мірою залежить від способу обробітку ґрунту [74], надходження в ґрунт рослинних решток, які в першу чергу трансформуються під впливом неспоривих бактерій і мікроскопічних грибів, а на пізніших стадіях цього процесу – бацил та актиноміцетів [42]. Мікроорганізми, «які живляться різними органічними речовинами і активність яких пов'язана з надходженням цих речовин в ґрунт» С.М. Виноградський [11] назвав зимогенною мікрофлорою, тоді як мікроорганізми, що розкладають гумусові сполуки, він відніс до автохтонної мікрофлори.

Значний вплив на поширення в ґрунті тих чи інших груп мікроорганізмів спричиняють кореневі виділення рослин [16, 29]. Згідно з існуючими даними [80], кореневі виділення складають близько 20 % від загальної кількості продуктів фотосинтезу рослин. До складу корневих виділень входять вуглеводи, органічні кислоти, амінокислоти, пептиди, алкалоїди, глюкозиди, вітаміни, речовини фенольної природи тощо. Серед органічних кислот визначено яблучну, янтарну, винну, лимонну, фумарову, щавелеву та інші кислоти [16].

Показано, що склад корневих екзометаболітів залежить від умов та стадії розвитку рослин. Так, у складі виділень дводобових проростків насіння томатів переважно визначалась щавелева кислота, вміст якої сягав 296 нг у розрахунку на насінину, що складало 48,9 % від загальної кількості досліджуваних органічних кислот. У менших кількостях визначались піровиноградна (18,6 %), кетоглутарова (17,3 %) і молочна (12,7 %) кислоти. Після 4 діб пророщування насіння у складі екзометаболітів переважала лимонна кислота, яка взагалі не виявлялась після дводобового пророщування насіння. Її вміст сягав 2060 нг на 1 насінину, що складало 53,7 % від загальної кількості органічних кислот у цих виділеннях. Вміст щавелевої, молочної та піровиноградної кислот сягав, відповідно, 16,6, 12,3 та 7,6 %. У виділеннях 14-добових проростків вміст лимонної кислоти сягав 13630 нг на рослину і складав 55 % від загальної кількості органічних кислот. Частка щавелевої, яблучної та молочної кислот складала, відповідно, 5,7, 15,3 і 10,0 % від загальної кількості органічних кислот [29].

Відмінності у кількісному і якісному складі корневих виділень та у трофічних потребах мікроорганізмів спричиняють значний вплив на ріст у зоні кореня представників мікрофлори різних таксономічних груп, а також їх антагоністичну активність. Так, за наявності у середовищі глюкози *Pseudomonas chlororaphis* SPB 1217 характеризувався антифунгальною активністю до грибів *Fusarium oxisporum*. Зона пригнічення росту грибів сягала 13 мм. Однак, при культивуванні за тих же умов іншого виду цих бактерій, *P. fluorescens* SPB 2137, антифунгальної активності не виявлено. На середовищі з целобіозою, навпаки, зона пригнічення росту гриба бактеріями *P. fluorescens* SPB 2137 складала 30 мм, а *P. chlororaphis* SPB 1217 – 12 мм [29].

Кореневі виділення є харчовим субстратом для інших компонентів біоценозу ґрунту, в першу чергу, мікроорганізмів, які інтенсивно розмножуються у кореневій зоні рослин, особливо в тій частині, яка безпосередньо прилягає до поверхні коріння у радіусі від нього не більше 2 мм, – ризосфері [80]. Ризосфера рослин є динамічним середовищем, у якому діє багато факторів, які визначають структуру і склад мікробних спільнот, що колонізують ризосферу і ризоплану рослин. Дослідження структури і складу цих угруповань є фундаментальним завданням для розуміння того, як впливають на біологічні процеси ґрунту фактори навколишнього середовища і практика рослинництва [97, 99, 116].

Відомо, що склад мікрофлори ризосфери різних рослин суттєво відрізняється. До того ж, ці відмінності є істотними, якщо порівняти мікробні ценози об'єму ґрунту і ризосфери [94]. Крім того, мікрофлора поверхні кореня (ризоплана) в певній мірі також відрізняється від мікробного ценозу ризосфери. В ризоплані переважають грамнегативні бактерії. Безпосередньо на корінні рослин виявляється менша кількість мікроорганізмів, ніж у прикореневій зоні. Це може бути обумовлено тим, що корені виділяють не тільки поживні для мікроорганізмів речовини, а й продукують фітонциди, що інгібують розвиток мікроорганізмів у ризоплані. В зоні молодого коріння розмножуються переважно неспорові бактерії і мікроскопічні гриби, тоді як бацили поширені слабо, що пов'язано з тим, що ці бактерії погано споживають прості органічні сполуки, які виділяються у таких зонах кореня [16].

Мікрофлора ризосфери змінюється в залежності від виду та стадії розвитку рослин. Показано, що серед культурабельних

бактерій ризосфери цукрових буряків близько 9 % склали представники роду *Microbacterium* [95]. У ризосфері кукурудзи домінували бактерії родів *Pseudomonas* та *Enterobacter*. Серед мікроорганізмів, що здатні розчиняти мінеральні фосфати, найбільш широко були представлені роди *Penicillium* та *Streptomyces*. У неризосферному ґрунті домінували бактерії роду *Bacillus* [117]. Однак, було показано, що бактеріальне різноманіття, як правило, нижче у ризосфері, ніж у загальному об'ємі ґрунту [91]. Методами молекулярної біології при аналізі зволжених зразків ґрунту було встановлено, що у шарі ґрунту, який не містить кисню, домінуючими видами бактерій були представники родів *Bacillus* та *Clostridium*, тоді як у шарі ґрунту, насиченому киснем, домінували представники протеобактерій [96].

Основним геохімічним циклом ґрунту є колообіг вуглецю, складовими якого є синтез фототрофними організмами органічної речовини з діоксиду вуглецю і її трансформація до простих сполук. Під впливом внесення рослинних решток у ґрунті спостерігається спалах чисельності різних груп мікроорганізмів і підвищення їх біохімічної активності. Найбільш поширеною вуглецьвмісною сполукою в природі є целюлоза. Її вміст у сухій масі рослин складає від 40 до 70 % [2]. У природних умовах трансформація целюлози здійснюється за участі угруповань мікроорганізмів. Значна роль у цьому процесі належить грибам, у тому числі сапротрофним представникам родів *Trichoderma*, *Chaetomium*, *Dicoccum*, *Stachybotrys*, *Penicillium* і *Aspergillus*, а також, незавершеним грибам *Alternaria* та *Fumago* [2, 10]. В одній молекулі целюлози міститься до 14 тис. молекул β-D-глюкози [2]. Крім того, при деструкції целюлозних решток у ґрунтах утворюються різноманітні сполуки: органічні кислоти, альдегіди, амінокислоти, спирти та інші біологічно активні речовини [43]. Речовини, що утворюються при розкладі целюлозних матеріалів, споживаються іншими представниками біоценозу ґрунту.

Після внесення рослинних матеріалів у ґрунт вміст у ньому целюлозоруйнівних мікроорганізмів зростає від декількох десятків тисяч до десятків мільйонів на 1 г сирової речовини. Домінуючими були мікроскопічні гриби і бактерії [16]. Співвідношення різних родів і видів целюлозоруйнівних мікроорганізмів (бактерій, актиноміцетів, грибів) у ґрунтах залежить від багатьох факторів: типу ґрунту, характеру рослинності, кліматичних умов тощо. У

цілинних та слабоокультурених ґрунтах мікроскопічним грибам належить домінуюча роль у трансформації целюлози [5]. Крім того, серед грибів-гіфоміцетів широко поширені у ґрунтах хижі види, які також відіграють важливу роль у колообігу вуглецю, азоту та інших важливих елементів, трансформуючи значну масу ґрунтових нематод. Вони мають унікальну здатність утворювати на міцелії різні ловчі органи для захвату нематод. Тому в останні роки досліджується можливість використання хижих грибів у боротьбі з фітопаразитичними нематодами [63].

Мікроорганізми ґрунту здатні виділяти речовини, що стимулюють ріст та розвиток фітобіонтів. Синтез ними в кореневій зоні вітамінів (тіаміну, вітаміну В<sub>12</sub>, пиридоксину, рибофлавіну, пантотенової кислоти тощо), а також фітогормонів (гіберелінів, гетероауксинів та інших), спричиняє позитивний вплив на розвиток рослин [42, 64, 72].

Крім того, мікроорганізми можуть бути джерелом накопичення у ґрунті токсичних речовин. Провідна роль у цьому належить представникам родів *Bacillus* і *Pseudomonas*. Найбільш помітний фітотоксичний вплив спричиняли *B. amilosina*, *B. brevis* і *Pseudomonas fluorescens* та деякі інші. Головним фактором, що визначає можливість синтезу фітотоксичних речовин, є внесення у ґрунт рослинних решток чи деяких вуглеводів [3].

Було показано, що ґрунт можна штучно збагатити мікроорганізмами-антагоністами шляхом внесення перегною. При цьому в ґрунті підвищується кількість мікроорганізмів-антагоністів, що відносяться до бактерій, актиноміцетів, мікроскопічних грибів роду *Trichoderma*, у той час, як чисельність фітопатогенних грибів роду *Helminthosporium* помітно знижується. При посіві пшениці після кукурудзи у її кореневій зоні підвищується кількість мікроміцетів родів *Penicillium* та *Aspergillus* [58]. Таким чином, склад мікробного ценозу ґрунту, вміст у ньому як корисної, так і фітопатогенної та фітотоксичної для культурних рослин мікрофлори залежить від ряду факторів: виду вирощуваної культурної рослини, характеру обробітку ґрунту, фізико-хімічних його властивостей.

Одним з визначальних чинників родючості ґрунту є вміст у ньому гумусу. Він формується на основі органічних речовин, що надходять у ґрунт за рахунок фотосинтезуючої діяльності рослин, водоростей, хемо- та автотрофних мікроорганізмів. Згідно з існуючими даними [40], в середньому 80-90 % органічної речовини

грунту мінералізується і лише 10-20 % бере участь у формуванні гумусу. Гумус відіграє інтегральну роль у родючості ґрунтів. Його вміст у ґрунтах залежить від багатьох факторів, серед яких важлива роль належить гранулометричному складу, гідроморфізму та їх карбонатності [25].

Важлива роль в утворенні гумусу і його мінералізації належить ґрунтовій мікрофлорі. Інтенсивність мікробної трансформації органічних речовин у ґрунтах підвищується у напрямі від північних до південних регіонів. У ґрунтах південних регіонів підвищується відносний вміст целюлозоруйнівних бактерій у порівнянні з грибами. Не дивлячись на зниження вмісту мікроміцетів у ґрунтах південних регіонів, їх видова різноманітність зростає. В ґрунтах північних регіонів, де повільно протікають процеси мінералізації, найбільш широко представлені гриби роду *Penicillium*. При просуванні на південь спостерігається підвищення вмісту представників роду *Aspergillus*. Гриби цих двох родів складають понад 70 % мікроміцетів ряду типів ґрунтів. Ґрунти північних регіонів значно бідніші за вмістом спорових бактерій і актиноміцетів у порівнянні з південними. Ці мікроорганізми розмножуються на пізніших стадіях розкладу рослинних решток. У ґрунтах, де відбуваються інтенсивні процеси мінералізації, широко поширені спорові бактерії, що здатні засвоювати як органічний, так і мінеральний азот (*Bacillus subtilis* і *B. megaterium*). Навпаки, у ґрунтах, де процеси мінералізації органічних сполук протікають повільно, превалують спороутворюючі бактерії, що споживають органічні форми азоту [42]. Досліджуючи молекулярно-біологічними методами структуру бактеріальної спільноти ряду зразків ґрунту, було показано, що подібні типи ґрунтів характеризуються подібною структурою домінантних видів бактерій [83].

Слід відзначити, що, незважаючи на значну увагу дослідників до різноманіття і функціонування біоценозів ґрунту, в літературі недостатньо висвітлено питання щодо закономірностей змін їх складу в залежності від умов довкілля. Однак відомо, що за дії на мікробний ценоз стресового фактору, який спричиняє вплив на окремі еколого-трофічні групи мікроорганізмів, спостерігається найбільш помітний розвиток певних груп бактерій і збіднення видового різноманіття угруповання. Так, при інкубуванні ґрунту в метаноповітряній атмосфері підвищувалася його метанокислювальна активність та чисельність метанотрофних бактерій, тоді як рівень

мікробної різноманітності помітно знижувався [105].

Кількісний склад мікрофлори ґрунту не завжди є показником його родючості. За певних умов у результаті інтенсивного розвитку мікроорганізмів мінеральні форми основних біогенних елементів ґрунту можуть споживатися мікробними клітинами і переходити до їх складу. Подібний процес відбувається у ґрунті після внесення значної кількості соломи. При цьому спостерігається інтенсивний розвиток целюлозоруйнівних мікроорганізмів та представників інших еколого-трофічних груп, що супроводжується зниженням вмісту в ґрунті мінеральних форм азоту і його накопиченням у мікробних клітинах (імобілізація) [32]. За цих умов мікроорганізми можуть бути конкурентами рослин у процесі споживання азоту. Однак, це явище носить тимчасовий характер.

**Колообіг азоту в ґрунті.** Потреби рослин у азоті більш ніж на 2/3 забезпечуються за рахунок біологічного азоту [70]. Частка біологічного азоту в урожаї складає від 60 до 90 %. Сумарна річна продукція азотфіксації в екосистемах сягає 175-190 млн т. Для порівняння можна сказати, що тільки близько 5 % азоту від цієї кількості випускали заводи світу в кінці 20-го століття у вигляді азотних добрив [2]. Згідно з даними Б.В. Симарова з співавторами [15] на нашій планеті мікроорганізми щорічно фіксують не менше 200 млн тон молекулярного азоту, з них біля 90 млн тон – на оброблюваних площах. Звичайно ж, вказані показники річної продуктивності азотфіксації потребують уточнення, оскільки у літературі наводяться й інші дані, згідно з якими азотфіксувальні організми ґрунтів нашої планети (бактерії й синьо-зелені водорості) фіксують близько  $4,4 \times 10^{10}$  т молекулярного азоту [14].

Азотфіксувальною активністю характеризуються представники бульбочкових бактерій, мікроорганізмів родів *Clostridium*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Acetobacter*, *Alcaligenes*, *Agrobacterium*, *Erwinia*, *Klebsiella*, *Bacillus*, синьо-зелених водоростей та інших бактерій [4, 11, 30, 39, 42, 57, 77, 81]. У середині двадцятого століття вважалося, що азотфіксувальні мікроорганізми відносяться до двох основних груп: вільноживучих та симбіотичних азотфіксаторів [42]. Однак, після дослідження функціонування у агроценозах злакових рослин азотфіксувальних бактерій роду *Azospirillum* [81] стало зрозумілим питання щодо існування більш тісних, асоціативних зв'язків азотфіксувальних мікроорганізмів з небобовими рослинами.



Ще в 60-ті роки 20-го століття Г.Я. Петренко [54] вказувала на існування специфічних взаємовідносин азотобактера з певними видами рослин, однак ці результати не знайшли підтримки, оскільки азотобактер вважався вільноживучим азотфіксатором [42]. Пізніше Н.М. Мальцевою з співавторами [37] показано, що чисельність цих бактерій у ризосфері озимого жита була на 37-72 % вищою, ніж у контрольному ґрунті. Цими авторами встановлено, що *Azotobacter chroococcum* здатний колонізувати не тільки ризосферу, а й ризоплану рослин. Інший вид азотобактера, *A. vinelandii*, є типовим асоціативним азотфіксатором стоколосу безостого та канарника очеретяного. Ці бактерії колонізують ризоплану даних видів рослин [13]. Типовими діазотрофами кореневої зони тимофіївки лучної є бактерії *Bacillus subtilis*. Показано, що ці бактерії здатні колонізувати ризосферу і ризоплану тимофіївки [13].

Таким чином, у даний час існування явища асоціативної азотфіксації в агроecosистемах, під яким розуміють розвиток у кореневій зоні небобових рослин азотфіксувальних мікроорганізмів, тісно пов'язаних з ними просторово і функціонально, не викликає сумніву. В асоціативні зв'язки з певними видами рослин вступають не тільки бактерії роду *Azospirillum*, а й *Azotobacter*, *Agrobacterium*, *Klebsiella*, *Enterobacter*, *Pseudomonas* [39].

Асоціативними бактеріями фіксуються помітні кількості атмосферного азоту. В агроценозах зі злаковими культурами важлива роль належить бактеріям роду *Azospirillum*. Так, було показано, що протягом року в різних типах ґрунтів мікроорганізми можуть фіксувати від 34 до 60 кг азоту на 1 га [88, 40]. У ґрунті під злаковими травами продуктивність азотфіксації протягом вегетаційного періоду сягала 40 кг азоту на 1 га [69], а за 150 діб вегетації – від 16 до 22 кг азоту на 1 га [12]. Слід відмітити, що інтенсивність азотфіксації визначається не тільки видовими особливостями рослин, а навіть їх сортовими відмінностями. Було встановлено, що у різних сортів ячменю цей показник може відрізнятись у 3,0-3,5 рази [68], а у різних сортів ярої пшениці – у 250-450 разів [79].

Значна роль у поповненні біосфери азотом належить симбіотрофній азотфіксації. Збудниками цього процесу є бактерії, що утворюють бульбочки на корінні чи стеблах рослин. Вказані мікроорганізми відносяться до родів *Rhizobium* (6 видів), *Bradyrhizobium* (3 види), *Sinorhizobium* (5 видів), *Mesorhizobium*

(5 видів), *Azorhizobium* (1 вид) [51]. Для цих видів бактерій є характерною певна специфічність до видів і навіть до певних сортів рослин [17, 59, 67], з якими вони здатні формувати ефективні симбіотичні взаємовідносини.

В оптимальних умовах функціонування бобово-ризобіального симбіозу потенційні розміри симбіотичної азотфіксації можуть сягати 130-390 кг/га. Ще більш високих значень цей показник може сягати для багаторічних бобових трав – 270-550 кг/га [27]. За рахунок біологічної фіксації азоту повітря зернобобові рослини протягом вегетаційного періоду засвоюють до 60-180 кг азоту на 1 га. Це забезпечує до 90 % їхньої потреби в азоті. Після збирання зернобобових культур у ґрунті залишається 20-70 ц/га корневих і пожнивних решток, у яких міститься 45-130 кг азоту, 10-30 кг фосфору і 20-70 кг калію [53]. Проте на думку деяких дослідників внесок симбіотичної азотфіксації у загальний баланс «біологічного» азоту є незначним. Навіть в агроекосистемах доля бобових культур не перевищує 10 % від загальних посівів сільськогосподарських культур, а в природних фітоценозах бобові рослини є присутніми лише на перших етапах рослинних сукцесій і практично відсутні у клімакських екосистемах [70].

Поряд з азотфіксувальними мікроорганізмами до складу мікробних ценозів ґрунтів завжди входять різні види бактерій, які здатні розкладати азотовмісні органічні речовини. Процес розкладу цих речовин протікає з виділенням амонію і називається амоніфікацією. Аміак, що утворюється при цьому, є субстратом для іншої групи мікроорганізмів – нітрифікаторів. Процес окиснення амонію вузькоспеціалізованими бактеріями у нітриту, потім – у нітрату, а у випадку гетеротрофних мікроорганізмів – у різні органічні азотовмісні сполуки, називається нітрифікацією. Основними чинниками цього процесу є автотрофні бактерії родів *Nitrosomonas* і *Nitrobacter*. Значно пізніше було доказано, що окиснювати амоній та інші азотовмісні сполуки до нітриту і нітрату може значна кількість видів гетеротрофних мікроорганізмів. Згідно з існуючими даними гетеротрофна нітрифікація відіграє важливу, часто провідну, роль в окисненні відновлених сполук азоту [70].

Нітрат, що накопичується в ґрунті при нітрифікації, може споживатися рослинами, а також багатьма видами мікроорганізмів в асиміляційному процесі. Більш доступною формою азоту для рослин є амоній, оскільки нітрат необхідно відновлювати до

$\text{NH}_4^+$ , що потребує додаткових витрат енергії. Однак інтенсивність асиміляції амонію чи нітрату залежить від властивостей ґрунту (рН, вмісту катіонів, співвідношення нітрату та амонію), фази розвитку рослин та їх біології. На слабокислих ґрунтах ефективнішими є нітратні добрива, а на нейтральних – амонійні. При окультуренні ґрунтів середрізних форм азоту в них зростає відсоток нітрату з 20 % у ґрунтах з низькою родючістю і до 60 % – у добре окультурених. У більшості випадків це обумовлено інтенсифікацією процесу нітрифікації. Тому високу нітрифікаційну властивість ґрунту використовують як один з показників його родючості [70].

Важливим процесом, який обумовлений функціонуванням мікрофлори ґрунту, є денітрифікація. Цей процес супроводжується зниженням у ґрунті мінерального азоту і може протікати під впливом як анаеробних, так і аеробних мікроорганізмів. У процесі денітрифікації відбувається відновлення нітрату через  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{N}_2\text{O}$  до  $\text{N}_2$ . Повний ланцюг нітратного дихання функціонує лише у деяких видів бактерій, що відносяться до родів *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Thiobacillus* та деяких інших. Однак, часто дисиміляційне відновлення нітратів закінчується на проміжних стадіях. Це спостерігається в умовах, неоптимальних для повної денітрифікації, коли в даному процесі утворюється  $\text{N}_2\text{O}$  [70].

Денітрифікація, як анаеробний процес, значно посилюється при перезволоженні ґрунту, а також тоді, коли, поряд з органічними добривами (гній), вносять нітратвмісні мінеральні добрива. Процес денітрифікації відбувається і в незатоплених ґрунтах, що пов'язано зі створенням в них анаеробних мікрозон. Рихлення ґрунту та підвищення в ньому кисню пригнічує денітрифікацію [76]. Однак порушення структури ґрунту, його розпилення сприяє підвищенню вмісту закису азоту в атмосфері ґрунту [70].

Згідно з існуючими даними [24], якщо цикл азоту досяг стадії нітрифікації і для її перебігу є сприятливі умови, тоді втрати азоту за рахунок денітрифікації попередити неможливо. В даний час відсутні специфічні інгібітори, які б пригнічували функціонування денітрифікувальних мікроорганізмів у ґрунті. Для зниження втрат азоту, що може відбуватись при денітрифікації, рекомендовано інгібувати процес нітрифікації [24]. Можна специфічно пригнічувати функціонування бактерій *Nitrosomonas*, що відповідають за першу стадію перетворення  $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$  [44]. Як інгібітор нітрифікації запропоновано використовувати 1-карбомоїл 3(5)-метилпіразол.

Застосування цієї речовини підвищувало врожайність рослин на 15-16 % [24]. Внесення у середовище гідразину інгібує процес окиснення гідроксиламіну до нітрату клітинами *Nitrosomonas sp.* Ідеальний інгібітор нітрифікації повинен у незначних дозах ефективно і вибірково блокувати окиснення амонію бактеріями групи *Nitrosomonas*, не впливати на *Nitrobacter* та інші бактерії, зберігати активність у ґрунті протягом декількох тижнів. У даний час найбільш дослідженими інгібіторами є нітрапірін (N-serve), амініотиазол, диціандіамід, карбомоїлпіразол та деякі інші [70].

**Мікробна мобілізація фосфору в ґрунті.** Важливим елементом біосфери є фосфор. За своїм впливом на розвиток рослин він займає друге місце після азоту. Вміст фосфору в ґрунтах України сягає 0,05-0,15 %, а в метровому шарі ґрунту в залежності від його типу складає від 3,8 до 22,9 т/га [48], тоді як у дерново-підзолистих ґрунтах – близько 4 т/га. В той же час у ґрунтах Західних регіонів України вміст фосфору в метровому шарі ґрунту складає 1,3-4,5 т/га [75].

У ґрунті фосфор зустрічається у формі органічних сполук (фітин, гліцерофосфат, залишки нуклеїнових кислот та інших сполук), а також у вигляді важкорозчинних неорганічних його сполук. Основна кількість органічного фосфору ґрунту зосереджена у фітині [108]. Вміст фосфору в органічних сполуках ґрунту сягає 25-85 % від його загальної кількості, а по відношенню до органічної речовини ґрунту його вміст складає від 0,5 до 2,0 %. Від 15 до 75 % фосфору ґрунту знаходиться у формі важкорозчинних неорганічних сполук: фосфату кальцію, заліза, алюмінію, що входять до складу ряду мінералів (апатиту, фторapatиту, фосфориту, вівіаніту тощо) [43]. У зв'язку з тим, що фосфор у ґрунті знаходиться у важкодоступних для рослин формах, при загальному його вмісті в орному шарі 1000 кг/га у ґрунтовому розчині його вміст не перевищує 1 кг [75].

Незважаючи на високий загальний вміст фосфору, в ґрунтах він переважно знаходиться у малорухомих формах. Ступінь його використання рослинами з ґрунту складає лише 3-5 % [62]. Навіть фосфати, що вносять в ґрунт у вигляді добрив, засвоюються рослинами з низькою ефективністю. Доступність для рослин фосфору в рік внесення добрив у ґрунт складає від 10 до 30 % [100]. Це обумовлено здатністю окислів кальцію, заліза, алюмінію та інших елементів, а також глинистих мінералів не тільки зв'язувати

іони фосфору, але й утримувати їх [62].

Мобілізувати фосфор з важкорозчинних сполук заліза, алюмінію і кальцію здатні мікроорганізми багатьох видів [42, 46]. Вони широко розповсюджені в агроecosистемах. Так, їх вміст у ризоплані кукурудзи сягає 45 %, бавовнику та мандарину – 60 % від загальної чисельності мікрофлори [52]. Згідно з іншими даними [65], вміст фосфатмобілізувальних мікроорганізмів у ризосфері сільськогосподарських культур сягає 15-30 %. Найбільша їх кількість спостерігається у ризосфері цукрових буряків, тоді як у ризосфері озимої пшениці, ячменю, гороху їх значно менше.

Активністю мобілізації фосфату з важкорозчинних сполук характеризуються мікроорганізми родів *Pseudomonas* [20, 42], *Azotobacter* [6, 92, 93] *Enterobacter* [71], *Bacterium* [35], *Pseudomonas* [35, 56], *Bacillus* [20, 35, 43, 56, 60, 65, 66], *Agrobacterium* [60, 61], *Burkholderia* [20, 86], *Aspergillus* [90], *Penicillium* [43, 112], *Rhodotorula*, сульфатвідновнювальні бактерії роду *Desulfobacterium* [26], везикулярно-арбускулярні мікоризні гриби [39], *Trichoderma* [20, 110] та інші.

Показано [6, 7], що за нейтральних значень рН важкорозчинний фосфат кальцію практично не розчиняється. У лимоннокислому буферному розчині розчинність  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  істотно підвищується зі зниженням рН і сягає максимальних значень при рН 5,0. Таким чином, нагромадження іонів фосфату у культуральній рідині при рості бактерій роду *Bacillus* і *Pseudomonas* у середовищі, що містить важкорозчинний фосфат кальцію, обумовлено здатністю даної сполуки розчинятись у кислому середовищі.

Ймовірно, такий механізм не має важливого значення при рості в середовищах з важкорозчинними фосфатвмісними неорганічними сполуками азотфіксувальних мікроорганізмів роду *Azotobacter* і *Agrobacterium radiobacter* 204. Так, культивування бактерій *A. chroococcum* 20, 21, *A. vinelandii* 56,7 у середовищі Ешбі і *A. radiobacter* 204 на гороховому відварі з  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  приводило до збільшення чисельності клітин на 3-4 порядки. Отримані результати дозволяють припустити, що мобілізація фосфору з важкодоступного фосфату кальцію здійснюється на поверхні клітин цих мікроорганізмів і обумовлена контактною взаємодією даного мінералу з кислими зонами глікокаліксу. Це сприяє розчиненню фосфату кальцію і задоволенню потреби бактерій у фосфорному живленні [6, 7]. Здатність бактерій *Azotobacter chroococcum*

мобілізувати фосфор з важкодоступних неорганічних сполук описано й іншими авторами [93].

Для покращення фосфорного живлення пшениці запропоновано застосовувати гриби *Penicillium radicum*, що виділені з ризосфери цих рослин та характеризуються високою активністю мобілізації фосфору з важкодоступних неорганічних сполук [113]. Розчинення фосфорвмісних речовин цим грибом автори пов'язують з секрецією ним глюконової кислоти, що знижує рН, чи з утворенням нею хелатних сполук. Мобілізувати фосфор з важкорозчинного фосфату кальцію здатні мікроміцети роду *Trichoderma*. Їх фосфатмобілізувальна активність складала близько 70 % показників *Bacillus megaterium subsp. phosphaticum*. Інокуляція насіння нуту цими грибами покращувала його ріст і підвищувала врожайність культури [110].

У ґрунті поширені мікроорганізми, які здатні мобілізувати фосфор з органічних сполук. Значна роль у цьому процесі належить спороутворювальним бактеріям роду *Bacillus* [38, 45, 47, 56, 73, 115]. Органічні сполуки фосфору здатні розкладати бактерії родів *Pseudomonas*, мікроміцети родів *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Trichotecium*, *Alternaria*, дріжджі *Rhodotorula*, *Saccharomyces*, *Candida*, *Hansenula* [45,47]. Це досягається завдяки здатності мікроорганізмів синтезувати фосфатази.

Виділені нами 16 штамів фосфатмобілізувальних бактерій, що були віднесені до 4 видів роду *Bacillus* (5 штамів *B. megaterium*, 4 штами *B. subtilis*, 4 штами *B. pumilus* і 3 штами *B. cereus var. mycoides*) росли в середовищі з гліцерофосфатом, як єдиним джерелом фосфорного живлення, і за три доби культивування чисельність життєздатних клітин зростала з  $1-4 \times 10^5$  до  $0,23-36,0 \times 10^8$  клітин в 1 мл, а концентрація фосфату в середовищі складала від 22 до 284 мг в 1 л. Найбільш високий приріст клітин та накопичення фосфату спостерігали у штамів *B. megaterium* 9 та 16, *B. cereus var. mycoides* 10 і *B. subtilis* ІМВ В-7023 [56].

Показано, що ферментативна активність лужної фосфатази двох досліджених штамів роду *Bacillus* (*B. subtilis* ІМВ В-7023 та *B. megaterium* 12) сягає максимальних значень за 55 °С та при рН 9,5-10,0. При внесенні в середовище іонів  $\text{Ca}^{2+}$  та  $\text{Mg}^{2+}$  ферментативна активність цих бактерій помітно зростала, тоді як іони  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$  інгібували їхню фосфатазну активність [8, 9]. На прикладі галофільної архебактерії *Haloarcula marismortui* показано,

що індукція синтезу лужної фосфатази і її виділення у культуральне середовище відбувається за лімітування росту мікроорганізму фосфатом. Якщо ж концентрація фосфату в середовищі досягла 0,1 мМ, то фосфатаза бактеріями не синтезувалась [85].

Одним з найбільш поширених природних органічних джерел фосфату є інозитол-гексафосфат (фітин). Його вміст у ґрунті може сягати до 50 % від загальної кількості фосфору органічних речовин [78]. Кількість фітину в зерні різних видів рослин складає від 18 до 88 % від загального вмісту органічних сполук фосфору [23]. Фосфат з цих сполук мікроорганізми мобілізують завдяки активності ферменту фітази. Показано, що лише 0,5 % культурабельних популяцій ґрунтових бактерій здатні використовувати інозитол-гексафосфат як єдине джерело фосфору та вуглецю і енергії. Такою здатністю характеризуються флюоресцентні бактерії *Pseudomonas putida* CCAR53 і CCAR59, а також нефлюоресцентні *Pseudomonas mendocina* CCAR31 та CCAR60 [107, 108].

Більшість з виділених нами штамів фосфатмобілізувальних бактерій роду *Bacillus* здатні рости у середовищі з фітином. Однак, найвищою активністю відрізнялись *B. pumilus* 3 і *B. pumilus* 4 [56]. Фітазу синтезують мікроорганізми різних таксономічних груп: *Bacillus subtilis* [106, 115], *Pseudomonas sp.* [89], *Escherichia coli* [87], *Aspergillus terreus* [114] та інші. Високою фітазною активністю характеризуються мікроміцети *Aspergillus niger* SK-57 [101], дріжджі родів *Saccharomyces*, *Hansenula* [28, 102]. У багатьох видів дріжджів фітазна активність сягає максимальних значень при рН 4-5 та високій температурі (60-80 °С) [102].

Здатність мінералізувати органічні фосфорвмісні речовини і розчиняти важкорозчинні неорганічні його сполуки поширена у мікроскопічних целюлозоруйнівних грибів. За зниженням активності цих процесів целюлозоруйнівні мікроорганізми можна розмістити в такій послідовності: актиноміцети, гриби, целюлозоруйнівні бактерії. Таким чином, це свідчить про важливу роль целюлозоруйнівних грибів у трансформації важкодоступних для рослин органічних та неорганічних сполук фосфору [5].

**Калій ґрунту і роль мікроорганізмів у підвищенні його доступності для рослин.** Важливе значення в живленні рослин належить калію. Він є необхідним та незамінним для них елементом, який впливає на фізичний стан колоїдів клітин, збільшує гідрофільність протоплазми і провідність стінок клітин,

визначає їх тургор, стійкість до деяких несприятливих факторів середовища [49]. Без достатнього забезпечення калієм знижується морозостійкість рослин, їх стійкість до посухи, перезволоження, шкідників і хвороб [21, 55]. Протягом росту рослин калій знаходиться, головним чином, в іонній формі і тільки близько 1 % – у складі білкових сполук клітин [49].

Потенційні запаси  $K_2O$  у метровому шарі ґрунтів складають від 180 до 350 т/га [50]. **Вміст цього елемента в орному шарі сягає 24-51 тон на гектар і коливається від 0,1 % в торф'яних ґрунтах до 2,3-2,4 % – у чорноземах звичайних [49].** З підвищенням у ґрунті вмісту тонкодисперсних часточок, у них, як правило, зростає кількість калієвмісних мінералів типу польових шпатів та тришарових алюмосилікатів, у яких калій є важкодоступним для рослин [36, 50]. Інтенсифікація росту рослин і підвищення їх врожайності за рахунок внесення азотних та фосфорних добрив підвищує використання культурними рослинами калію на 44-46 % у порівнянні з неудобреним фоном [31].

У ґрунтах більшості країн світу складається негативний баланс за калієм, що супроводжується зниженням ефективності застосування азотних і фосфорних добрив [21]. Доступність калію для рослин у певній мірі забезпечується впливом мікроорганізмів та хімічних чинників [1]. Відомі роботи щодо мікробної мобілізації калію з алюмосилікатів [1, 22, 35]. Показано можливість мобілізації калію ґрунтовими бактеріями з мусковіту, гідромусковіту і біотиту [41]. Однак, не дивлячись на важливість мобілізації мікроорганізмами калію у ґрунті з його мінералів, цьому питанню присвячено незначну кількість наукових праць. Тому ця важлива проблема потребує більш широкого дослідження.

Таким чином, аналіз літератури свідчить про надзвичайно важливе значення мікроорганізмів у формуванні ґрунту і підтриманні його родючості. Вони трансформують рослинні рештки, беруть участь у формуванні структури ґрунту, утворенні гумусу і його мінералізації. Глобальною є роль мікроорганізмів у поповненні біосфери, в тому числі ґрунтів, мінеральним азотом, мобілізації фосфору з органічних та важкорозчинних неорганічних сполук. Важливою, однак, недостатньо дослідженою є участь мікроорганізмів у мобілізації калію в агроecosистемах.



1. Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования /Т.В. Аристовская. – Л.: Наука, 1980. – 186 с.
2. Бабьева И.П. Биология почв /И.П. Бабьева, Г.М. Зенова. – М.: Изд. МГУ, 1989. – 335 с.
3. Берестецкий О.А. Фитотоксины почвенных микроорганизмов и их экологическая роль /О.А. Берестецкий //Фитотоксические свойства почвенных микроорганизмов. – Л., 1978. – С. 7-30.
4. Біологічний азот [Патика В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В. та ін]. – К.: Світ, 2003. – 422 с.
5. Билай В.И. Трансформация целлюлозы грибами /В.И. Билай, Т.И. Билай, Е.Г. Мусич. – К.: Наук. думка, 1982. – 294 с.
6. Булавенко Л.В. Мобилизация фосфора некоторыми микроорганизмами из труднорастворимых неорганосфосфатов /Л.В. Булавенко, З.Т. Бега, И.К. Курдиш //Бюл. Института с.-г. мікробіології. – 2000. – № 6. – С. 55-56.
7. Булавенко Л.В. Сравнительная характеристика ростовой и фосфатмобилизирующей активностей *Bacillus subtilis* 5 и *Bacillus polymyxa* ВК /Л.В. Булавенко, А.А. Рой, И.К. Курдиш //Вісник Одеського нац. ун-ту. – 2001. – Т. 6, № 4. – С. 43-46.
8. Булавенко Л.В. Фосфатазна активність деяких видів мікроорганізмів /Л.В. Булавенко, А.А. Рой, И.К. Курдиш //Укр. біохім. журн. – 2002. – Т. 74, № 46. – С. 65.
9. Булавенко Л.В. Фосфатазна активність *Bacillus subtilis* /Л.В. Булавенко, И.К. Курдиш //Мікробіол. журн. – 2005. – Т. 64, № 4. – С. 21-27.
10. Верниченко Л.Ю. Влияние соломы на почвенные процессы и урожай сельскохозяйственных культур /Л.Ю. Верниченко, Е.Н. Мишустин //Использование соломы как органического удобрения. – М.: Наука, 1980. – С. 3-33.
11. Виноградский С.Н. Микробиология почвы /С.Н. Виноградский. – М.: Изд. АН СССР, 1952. – 792 с.
12. Волкогон В.В. Активність азотфіксації в кореневій зоні злакових трав /В.В. Волкогон //Современные проблемы охраны земель. Тр. межгосударственной научн. конф. (Київ, 1997): тез. докл. – К.: СОПС Украины, НАНУ, 1997. – Ч. 3. – С. 159-160.
13. Волкогон В.В. Азотфиксирующие микроорганизмы корневой зоны и семян злаковых трав /В.В. Волкогон //Бюл. Института с.-г. мікробіології. – 1999. – № 4. – С. 6-11.
14. Второв П.П. Рассказы о биосфере /П.П. Второв, Н.Н. Дроздов. – М.: Просвещение, 1981. – 126 с.
15. Генетические основы селекции клубеньковых бактерий /Под ред. Б.В. Симарова – Л.: Ленинградское ВО Агропромиздат, 1990. – С. 192.

16. Головкин Э.А. Микроорганизмы в аллелопатии высших растений /Э.А. Головкин. – К.: Наук. думка, 1984. – 197 с.

17. Дідович С.В. Формування та функціонування симбіозу *Mesorhizobium ciceri* – *Cicer arietinum* в агроценозах південного Степу України: автореф. дис. ... канд. с-г. наук /С.В. Дідович; ІСГМ УААН. – Чернівці, 2006. – 20 с.

18. Добровольская Т.Г. Бактериальное разнообразие почв: оценка методов, возможностей, перспектив /Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак, Г.М. Зенова, Д.Г. Звягинцев //Микробиол. – 2001. – Т. 70, № 2. – С. 149-167.

19. Добровольский Г.В. Экологические функции почвы /Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин. – М.: Изд. МГУ, 1986. – 135 с.

20. Дунайцев И.А. Фосфатмобилизирующие микроорганизмы – антагонисты фитопатогенов /И.А. Дунайцев, Л.В. Коломбет, С.К. Жиглецова и др. //Микол. и фитопатол. – 2008. – Т. 42, № 3. – С. 264-267.

21. Жарикова Е.А. Калий в буроземах Приморья /Е.А. Жарикова //Наук. вісник Чернівецького ун-ту. – 2005. – В.252. Біологія. – С. 78-83.

22. Зак Г.А. Освобождение калия из алюмосиликатов почвы силикатными бактериями /Г.А. Зак //Тр. межвузовской научн. конф. «Микроорганизмы в сельском хозяйстве». – М.: МГУ, 1963. – С. 298-306.

23. Зинин Н.В. Фитазная активность некоторых групп бактерий /Зинин Н.В., Самсонов В.В., Самсонов В.В. и др. //Биотехнол. – 2003. – № 2. – С. 3-10.

24. Ефимов В.Н. Баланс азота под многолетними травами в низинной торфяной почве. /В.Н. Ефимов, Л.И. Шулегина //Почвоведение. – 1997. – № 4. – С. 472-478.

25. Казюта О.М. Гумусовий стан ґрунтів заплави Сіверського Дінця /Казюта О.М. //Наук. вісник Чернівецького ун-ту. – 2005. – Вип. 252. Біологія. – С. 96-102.

26. Карначук О.В. Мобилизация фосфата из нерастворимых соединений под действием сульфатредуцирующих бактерий /Карначук О.В. //Микробиол. – 1995. – Т. 64, № 4. – С. 559-563.

27. Кожемяков А.П. Продуктивность азотфиксации в агроценозах /Кожемяков А.П. //Мікробіол. журн. – 1997. – Т. 59, № 4. – С. 22-28.

28. Котелев В.В. Фосфатазы микроорганизмов /В.В. Котелев, Л.В. Дмитриева, В.Б. Котов. – М.: ОНТИГЭИмикробиопром, 1977. – 53 с.

29. Кравченко Л.В. Корневые выделения томатов и влияние на рост и антифунгальную активность штаммов *Pseudomonas* /Кравченко Л.В., Азарова Т.С., Леонова-Ерко Е.И. и др. //Микробиол. – 2003. – Т. 72, № 1. – С. 48-53.

30. Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения /Н.А. Красильников. – М.: Изд. АН СССР, 1958. – 462 с.

31. Краус Н. Применение калийных удобрений в мире /Краус Н. //Эколого-агрономическая оценка состояния калийного режима почв и эффективность калийных удобрений. – М.: ЦИНАО, 2002. – С. 53-68.
32. Кудзін Ю.К. Бактеріальні добрива /Ю.К. Кудзін. – К.: Держсільгоспвидав УРСР, 1962. – 108 с.
33. Кудеяров В.Н. Цикл азота в почве и эффективность удобрений /В.Н. Кудеяров //Почвоведение – 1997. – № 4. – С. 472-478.
34. Курдиш И.К. Гранулированные микробные препараты для растениеводства: наука и практика /И.К. Курдиш. – К.: РІВЦ, 2001. – 141 с.
35. Иллялетдинов А.Н. Биологическая мобилизация минеральных соединений /А.Н. Иллялетдинов. – Алма-Ата, 1966. – С. 63-73.
36. Исмаатов Д.Р. Формы и резервы калия в типичных сероземах западного Тянь-Шаня /Исмаатов Д.Р., Рысбаев С.Б. //Науков. вісник Чернівецького ун-ту. – 2005. – Вип. 252. Біологія. – С. 90-95.
37. Мальцева Н.Н. Активность азотфиксации и азотфиксирующие микроорганизмы ризосферы озимой ржи /Мальцева Н.Н., Надкерничная Е.В., Волкогон В.В., Ушакова М.А. //Микробиол. журн. – 1992. – Т. 54, № 6. – С. 10-15.
38. Менкина Р.А. Бактерии, минерализующие органические соединения фосфора /Менкина Р.А. //Микробиол. –1950. – Т. 19, № 4. – С. 308-316.
39. Мікробні препарати у землеробстві. Теорія і практика /[Волкогон В.В., Надкернична О.В., Ковалевська Т.М. та ін.]. – К.: Аграрна наука, 2006. – 311 с.
40. Мікроорганізми і альтернативне землеробство. /[Патика В.П., Тихонович І.А., Філіп'єв І.Д. та ін.]. – К.: Урожай, 1993. – 173 с.
41. Михайловская Н.А. Способность ризобактерий к мобилизации почвенного калия /Михайловская Н.А., Лученок Л.А. //Матер. міжнар. науково-практ. конф. «Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації». – Чернігів-Харків, 2004. – С. 241-250.
42. Мишустин Е.Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия /Е.Н. Мишустин. – М.: Наука, 1972. – 342 с.
43. Мишустин Е.Н. Микробиология /Е.Н. Мишустин, В.Т. Емцев. – М: Высшая школа, 1978. – 350 с.
44. Муравин Э.А. Ингибиторы нитрификации /Э.А. Муравин. – М.: Агропромиздат, 1989. – 247 с.
45. Муромцев Г.С. Везикулярно-арбускулярная микориза сельскохозяйственных культур в дерново-подзолистых почвах СССР /Муромцев Г.С., Зольникова Н.В., Маршунова Г.Н. //Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1986. – № 5. – С. 655-667.
46. Муромцев Г.С. Роль почвенных микроорганизмов в фосфатном питании растений /Муромцев Г.С., Маршунова Г.Н., Павлова В.Ф.,

Зольникова Н.В. //Успехи микробиол. – 1985. – Т. 20. – С. 174-198.

47. Муромцев Г.С. О растворении солей фитиновой кислоты почвенными микроорганизмами /Муромцев Г.С., Самойлова Т.С. //Докл. ВАСХНИЛ. – 1975. – № 3. – С. 18-19.

48. Носко Б.С. Регулирование фосфорного режима основных типов почв УССР /Носко Б.С. //Агрохимия. – 1983. – № 10. – С. 32-40.

49. Носко Б.С. Калійні добрива в землеробстві України /Носко Б.С., Прокошев В.В. //Міжнародний інститут калію. – 1999. – 55 с.

50. Носко Б.С. Калійний рівень ґрунтів і біопродуктивність рослин /Носко Б.С., Христенко А.О., Шаповалова В.С. //Матер. міжнар. науково-практ. конф. «Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації». – Чернігів-Харків, 2004. – С. 233-240.

51. Определитель бактерий Берджи /Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита. – М.: Мир, 1997. – Т. 1. – С. 1-436; Т. 2. – С. 437-799.

52. Павлова В.Ф. Распространение микроорганизмов, мобилизующих фосфаты железа и алюминия в красноземных почвах Грузии /Павлова В.Ф. //Бюл. ВНИИСХМ. – 1976. – № 18. – С. 3-7.

53. Пенчуков В.М. Зернобобовые культуры в органо-биологических системах земледелия /В.М. Пенчуков //Сб. статей научно-метод. координац. совещ. «Научные основы создания моделей агроэкологических сортов и зональных технологий возделывания зернобобовых и крупяных культур для различных регионов России» (Орел, март 1996). – Орел, 1997. – С. 9-14.

54. Петренко Г.Я. Факторы, влияющие на результаты симбиотических взаимодействий азотобактера с высшими растениями /Петренко Г.Я. //Микроорганизмы и эффективное плодородие почв. Тр. Ин-та микробиологии. – 1961. – № 1. – С. 111-129.

55. Польовий В.М. Баланс та динаміка обмінного калію в ґрунтах Рівненської області залежно від інтенсифікації землеробства /Польовий В.М., Долженчук В.І. //Наук. вісник Чернівецького ун-ту. – 2005. – Вип. 252. Біологія. – С. 207-213.

56. Рой А.А. Новые штаммы почвенных бацилл, минерализующие органические соединения фосфора /Рой А.А., Булаченко Л.А., Курдиш И.К. //Микробиол. журн. – 2001. – Т. 63, № 4. – С. 9-14.

57. Рубенчик Л.И. Азотобактер и его применение в сельском хозяйстве /Л.И. Рубенчик. – К.: Изд. АН УССР, 1960. – 328 с.

58. Ряховский В.В. Биологический метод защиты зерновых культур /В.В. Ряховский, Е.Д. Кузнецова. – М.: Россельхозиздат, 1981. – 62 с.

59. Сичкар В.И. Селекция сои на повышение симбиотической азотфиксации /Сичкар В.И., Князев А.В., Патыка В.Ф. //Науч.-техн. бюл. ВНИИ сои. – Новосибирск, 1987. – Вып. 33. – С. 32-37.

60. Суховицкая Л.А. Выживаемость и ростстимулирующая актив-

ность внесенных в почву штаммов *Bacillus megaterium* и *Agrobacterium radiobacter* /Суховицкая Л.А. //Прикл. биохим. и микробиол. – 1998. – Т. 34, № 1. – С. 87-90.

61. Суховицкая Л.А. Фосфатмобилизирующие микроорганизмы и биофосфор в практике сельского хозяйства Беларуси /Суховицкая Л.А. //Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації. – Чернігів-Харків, 2004. – С. 135-140.

62. Тарасюк Е.Г. Некоторые полезные свойства ризосферных бактерий /Тарасюк Е.Г. //Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии. Матер. VI Междунар. науч. конф. (Минск, 2-6 июня 2008). – Минск, 2008. – Т. 2. – С. 123-125.

63. Теплякова Т.В. Биологическая роль нематофаговых грибов в защите сельскохозяйственных культур от паразитических нематод /Теплякова Т.В. //Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Матер. докл. научно-практ. конф. (Краснодар, 8-9 октября 2002). – Краснодар, 2004. – С. 85-88.

64. Титова Л.В. Влияние высокодисперсных материалов на физиологическую активность бактерий рода *Azotobacter* /Титова Л.В., Антипчук А.Ф., Курдиш И.К. и др. //Мікробіол. журн. – 1994. – Т. 56, № 3. – С. 60-65.

65. Токмакова Л.Н. Штаммы *Bacillus polymyxa* и *Achromobacter album* – основа для создания бактериальных препаратов /Токмакова Л.Н. //Мікробіол. журн. – 1997. – Т. 59, № 4. – С. 131-138.

66. Токмакова Л.М. Розробка прийомів і створення мікробних препаратів для покращення фосфорного живлення і підвищення продуктивності цукрових буряків: автореф. дис... канд. с-г. наук /Л.М. Токмакова. – К., 1997. – 20 с.

67. Толкачев Н.З. Координированная селекция сои и *Bradyrhizobium japonicum* на высокоэффективный симбиоз /Толкачев Н.З., Сичкарь В.И. //36. наук. праць Уманського держ. аграрного ун-ту. «Біологічні науки і проблеми рослинництва». – Умань, 2003. – С. 270-276.

68. Троицкий Н.А. Азотфиксирующая активность природных почвенных диазотрофов в ассоциации с ячменем /Троицкий Н.А., Троицкая Т.М., Бажанов Д.П. и др. //Докл. АН БССР – 1986. – Т. 30, № 4. – С. 362-364.

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

70. Умаров М.М. Микробиологическая трансформация азота в почве /М.М. Умаров, А.В. Кураков, А.Л. Степанов. – М.: ГЕОС, 2007. – 137 с.

71. Чайковская Л.А. Биофосфор и его значение в активизации биологической азотфиксации /Чайковская Л.А. //Мікробіол. журн. – 1997.

– Т. 59, № 4. – С. 95-100.

72. Чернова Л.С. *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 – перспективный продуцент биологически активных веществ для растениеводства /Чернова Л.С., Курдиш И.К. //Матер. IV междунар. научн. конф. «Регуляция роста, развития и продуктивности растений» (Минск, 26-28.10.2005). – Минск, 2005. – С. 243.

73. Шарипова М.Р. Получение и характеристика секретируемой щелочной фосфатазы *Bacillus intermedius* /Шарипова М.Р., Балабан Н.П., Морданова А.М. и др. //Биохимия. – 1998. – Т. 63, № 10. – С. 1385-1390.

74. Шевченко І.П. Вплив способів обробітку і добрив на стан мікробного ценозу та фітотоксичні властивості чорнозему типового еродованого /Шевченко І.П., Драч Ю.О., Яценко С.В. //Вісник аграрної науки. – 2006. – № 10. – С. 12-15.

75. Шевчук М.Й. Эффективность использования місцевих фосфоритів /Шевчук М.Й., Гаврилюк В.А., Шевчук А.М. //Матер. міжнар. науково-практ. конф. «Фосфор і калій у землеробстві. Проблеми мікробіологічної мобілізації». – Чернігів-Харків, 2004. – С. 175-182.

76. Шлегель Г. Общая микробиология /Г. Шлегель. – М.: Мир, 1987. – 567 с.

77. Штина Э.А. Почвенные водоросли как компонент биогеоценоза /Штина Э.А. //Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М.: Наука, 1984. – С. 66-81.

78. Anderson T.R. **Soil vampyrelid amoebae that caused small perforation in conidia *Cochliobolus sativus*** /Anderson T.R., Patrick Z.A. // *Soil Biol. and Biochem.* – 1980. – Vol. 12, № 2. – P. 159-167.

79. Baldani V.L.D. Effect of *Azospirillum* inoculated on root infection and nitrogen incorporation in wheat /Baldani V.L.D., Alveres M.A., Baldani J.I. //Can. J. Microbiol. – 1983. – Vol. 29, № 8. – P. 924-929.

80. Davey M.E. Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics /Davey M.E., O'Toole G.A. //Microbiol. and Molecular Biol. Reviews. – 2000. – Vol. 64, № 4. – P. 847-867.

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

82. Garland J.L. Culturability as an indicator of succession in microbial communities /Garland J.L., Cook K.L., Adams J.L., Kerkhof L. //Microbiol. Ecol. – 2001. – Vol. 42, № 2. – P. 150-158.

83. Gelsomino A. Assessment of bacterial community structure in soil by polymerase chain reaction and denaturing gradient gel electrophoresis /Gelsomino A., Keijzer-Wolters A.C., Cacco G., van Elsas J.D. //J. Microbiol. Methods. – 1999. – Vol. 38, № 1-2. – P. 1-15.

84. Giezevel P. Research of the dynamics of the biomass of the soil micrococenoses in deluvial-meadow soils under natural grassland ecosystem /Giezevel P., Vogoev V. //Год. Софийск.ун-т. Биол. фак. – 1997. – Vol. 87. – С. 65-71.

85. Goldman S. Extracellular Ca<sup>2+</sup>-dependent inducible alkaline phosphatase from the extremely halophilic archebacterium *Haloarcula marismortui* /Goldman S., Hecht K., Eisenberg H., Mevarech M. //J. Bacteriol. – 1990. – Vol. 172, № 12. – P. 7065-7070.

86. Goldstein A.H. Mining by microbe /Goldstein A.H., Rogers R.D., Mead G. //Biotechnol. – 1993. – Vol. 11, № 11. – P. 1250-1254.

87. Greiner R. Purification and characterization of two phytases from *Escherichia coli* /Greiner R., Konietzny U., Jany K.-D. //Arch. Biochem. Biophys. – 1993. – № 303. – P. 107-113.

88. Jenkinson D.S. Organic matter and nitrogen in soils of the Rothemsted classical experiments /Jenkinson D.S. //J. Sc. Food Agr. – 1973. – № 24. – P. 1149-1150.

89. Irving G.C.J. Inositol phosphate phosphatases of microbiological origin. Some properties of a partially purified bacterial phytase /Irving G.C.J., Cosgrove D.J. //Aust. J. Biol. Sci. – 1971. – № 24. – P. 547-557.

90. Kenji T. A novel acid phosphatase from *Aspergillus niger* KV-8 that specifically hydrolyzed C-G phosphate group of phosphoryl oligosaccharides /Kenji T., Hiroshi K., Kaname K. //Biosci. Biotechnol. and Biochem. – 1997. – Vol. 61, № 9. – P. 1512-1517.

91. Kowalchuk G.A. Effect of above-ground plant species composition and diversity of soil-borne microorganisms /Kowalchuk G.A., Buma D.S., de Boer W. et al. //Antonie van Leevenhoek. – 2002. – Vol. 81(154). – P. 509-520.

92. Kumar V. Performance and persistence of phosphate solubilizing *Azotobacter chroococcum* in wheat rhizosphere /Kumar V., Aggarwal N.K., Singh B.P. //Folia Microbiol. – 2000. – Vol. 45, № 4. – P. 343-347.

93. Kumar V. Establishment of phosphate-solubilizing strains of *Azotobacter chroococcum* in the rhizosphere and their effect on wheat cultivars under green house conditions /Kumar V., Behl R.V., Narula N. //Microbiol. Res. – 2001. – Vol. 156, N 1. – P. 87-93.

94. Kuske C.R. Diverse uncultivated bacterial groups from soils of the arid southwestern United States that are present in many geographic regions /Kuske C.R., Barus S.M. and Buchs J.D. //Appl. Environ. Microbiol. – 1997. – № 63. – P. 3614-3621.

95. Lilley A.K. Comparison of aerobic heterotrophic taxa isolated from four root domains of mature sugar beet (*Beta vulgaris*) /Lilley A.K., Fry J.C., Bailey M.J., Day M.J. //FEMS Microbiol. Ecol. – 1996. – № 21. – P. 231-242.

96. Luedemann H. Changes in the bacterial community structure along

the vertical oxygen gradient of flooded Soil Cores, as revealed by TRFLP analysis of 16S rRNA and their encoding genes /Luedemann H., Henkel A., Arth J., Liesack W. //Abstr. ASM Conference of Microbiol. Biodiversity (August 5-8, 1999). – Chicago, 1999. – P. 30.

97. Lupwayi N.Z. Soil microbial density and community structure under wheat as influenced by tillage and crop rotation /Lupwayi N.Z., Rice W.A., Clayton G.W. //Soil Biol. Biochem. – 1998. – № 30. – P. 1733-1741.

98. Lynch J.M. Promotion and inhibition of soils aggregate stabilization by microorganisms /Lynch J.M. //J. Gen. Microbiol. – 1981. – № 126. – P. 371-373.

99. Mahaffee W.F. Temporal changes in the bacterial communities of soil rhizosphere and endorhiza associated with field-grown cucumber (*Cucumis sativus* L.) /Mahaffee W.F., Klopper J.W. //Microb. Ecol. – 1997. – № 34. – P. 210-223.

100. McLaughlin M.H. Phosphorus cycling in wheat-pasture rotation. 1. The source of phosphorus taken up by wheat /McLaughlin M.H., Alston A.M., Martin J.K. //Aust. J. Soil Res. – 1988. – № 26. – P. 323-331.

101. Nagashima T. Dephosphorylation of phytate by using the *Aspergillus niger* phytase with a high affinity for phytate /Nagashima T., Tange T., Anazawa H. //Appl. Environ. Microbiol. – 1999. – Vol. 65, № 10 – P. 4682-4684.

102. Nakamura Y. Secreted phytase activities of yeasts /Nakamura Y., Fukuhara H., Sano K. //Biosci. Biochem. – 2000. – Vol. 64, № 4. – P. 841-844.

103. Niane-Bidiane Aminata Les variations au champ de la biomasse microbienne d'un sol culture: consequences sur la reserve organique mobilisade /Niane-Bidiane Aminata, Ganry Francis, Jacquin Fernand //C.r.Acad.sci. Ser. 2. Facs.a. – 1999. – Vol. 328, № 1. – P. 45-49.

104. Oades J.M. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure /Oades J.M. //Geoderma. – 1993. – № 56. – P. 377-400.

105. Øvreas L. Microbial community changes in perturbed agricultural soil investigated by molecular and physiological approaches /Øvreas L., Jensen S., Daae T.L., Torsvik V. //Appl. Environ. Microbiol. – 1998. – Vol. 64, № 7. – P. 2739-2742.

106. Power V.K. Purification and properties of phytate-specific phosphatase from *Bacillus subtilis* /Power V.K., Jagannathan V. //J. Bacteriol. – 1982. – № 151. – P. 1102-1108.

107. Richardson A.E. Soil isolates of *Pseudomonas* spp. that utilize inositol phosphates /Richardson A.E., Hadobas P.A. //Can. J. Microbiol. – 1997. – № 43. – P. 509-516.

108. Richardson A.E. Extracellular secretion of *Aspergillus* phytase



from *Arabidopsis* roots enables plants to obtain phosphorus from phytate /Richardson A.E., Hadobas P.A., Hayes J.E. //Plant J. – 2001. – Vol. 25, № 6. – P. 641-649.

109. Rosario de Filipe Anton Ma. Interacciones microorganismos-sueloplanta en la preservación del Medio Ambiente y la Salud /Rosario de Filipe Anton Ma //An. Real acad.nac.farm. – 2004. – Vol. 70, № 3. – P. 743-776.

110. Rudresh D.L. Tricalcium phosphate solubilising abilities of *Trichoderma* spp. in relation to P uptake and growth and yield parameters of chickpea (*Cicer arietinum* L.) /Rudresh D.L., Shivaprakash M.K. and Prasad R.D. //Can. J. Microbiol. – 2005. – № 51. – P. 217-222.

111. Tate R.L. **Soil microbial diversity research: whither to now?** /Tate R.L. //Soil Sci. – 1997. – Vol. 162, № 9. – P. 605-606.

112. Wakelin S.A. Phosphate solubilization by *Penicillium* spp. closely associated with wheat roots /S.A. Wakelin, R.A. Warren, P.R. Harvey, M.H. Ryder //Biol. Fertil. Soils. – 2004. – № 40. – P. 36-43.

113. Whitelaw M.A Phosphate solubilization in solution culture by the soil fungus *Penicillium radicum* /Whitelaw M.A., Harden T.J. and Helyar K.R. //Soil Biol. Biochem. – 1999. – № 31. – P. 655-665.

114. Yamada K. Phytase from *Aspergillus terreus* /Yamada K., Minoda Y. and Yamamoto S. //Agric. Biol. Chem. – 1968. – № 32. – P. 1275-1282.

115. Yamane K. Purification and characterization of extracellular soluble and membrane-bound alkaline phosphatases possessing phosphodiesterase activities in *Bacillus subtilis* /Yamane K., Maruo B. //J. Bacteriol. – 1978. – Vol. 134, № 1. – P. 100-107.

116. Yang Ch-H. Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status /Yang Ch-H., Crowley D.E. //Appl. Environ. Microbiol. – 2000. – Vol. 66, № 1. – P. 345-351.

117. Zhao Xiao-rong. Diversity of phosphate-dissolving microorganisms in Corn Rhizosphere /Zhao Xiao-rong, Lin Oi-mei, Li Boo-guo //Agr. Sci. China. – 2003. – Vol. 2, № 2. – P. 222-228.

## **РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В ВОССТАНОВЛЕНИИ ПЛОДородия ПОЧВ**

**Курдиш И.К.**

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАНУ, г. Киев

*Анализ литературы свидетельствует о чрезвычайно важном значении микроорганизмов в почвообразовании и поддержании плодородия почв. Они трансформируют растительные остатки, берут участие в формировании структуры почв, образовании гумуса и его минерализации. Глобальной является роль микроорганизмов в пополнении биосферы, в том числе почв, минеральным азотом, мобилизации фосфора из органических и труднорастворимых неорганических соединений. Важным, однако, недостаточно изученным, является участие микроорганизмов в мобилизации калия в агроэкосистемах.*

Ключевые слова: почва, микроорганизмы, трансформация органических соединений, азотфиксация, мобилизация фосфора, калия.

## **THE ROLE OF MICROORGANISMS IN REHABILITATION OF SOIL FERTILITY**

**Kurdish I.K.**

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NAS of Ukraine, Kyiv

*The analysis of the literature data testifies the supreme importance of microorganisms in soil formation and maintaining of its fertility. They transform plant residues; take part in soil structuring; formation of humus and its mineralization. Microorganisms play global role in renewing of the biosphere, including soils, with mineral nitrogen, mobilization of phosphorus from organic and sparingly soluble inorganic joins. Very important, but not sufficiently studied is the participation of microorganisms in mobilization of potassium in agroecosystems.*

Key words: soil, microorganisms, transformation of the organic substances, nitrogen fixation, mobilization of the phosphorus, potassium.