

ВІДДІЛ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКОЇ МІКРОБІОЛОГІЇ



ВОЛКОГОН
Віталій Васильович

Завідувач відділу,
доктор сільськогосподарських наук,
професор, академік НААН,
Заслужений діяч науки і техніки

ВІДДІЛ ВКЛЮЧАЄ ШІСТЬ ЛАБОРАТОРІЙ:

- *ЛАБОРАТОРІЯ РОСЛИННО-МІКРОБНИХ ВЗАЄМОДІЙ*
- *ЛАБОРАТОРІЯ ГРУНТОВОЇ МІКРОБІОЛОГІЇ*
- *ЛАБОРАТОРІЯ ФІЗІОЛОГІЇ МІКРООРГАНІЗМІВ*
- *ЛАБОРАТОРІЯ ЕКОЛОГІЇ ГРУНТОВИХ МІКРООРГАНІЗМІВ*
- *ЛАБОРАТОРІЯ ВІРУСОЛОГІЇ*
- *ЛАБОРАТОРІЯ ПРОБІОТИКІВ*

ЛАБОРАТОРІЯ РОСЛИННО-МІКРОБНИХ ВЗАЄМОДІЙ: ОСНОВНІ ЗДОБУТКИ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ПОДАЛЬШОГО РОЗВИТКУ

Лабораторія заснована у 2013 р. на базі лабораторій біологічного азоту і мікробіометоду.

Селекція активних штамів діазотрофів (як симбіотичних, так і асоціативних) була в центрі уваги протягом усіх років роботи лабораторії.

Співробітниками лабораторії вивчено структуру азотфіксувальних комплексів мікроорганізмів кореневої зони різних сільськогосподарських культур, а саме: злакових (пшениця озима та яра, жито озиме, тритикале яре), круп'яних (гречка), овочевих (морква), лікарських трав (валеріани та нагідок), деревних (шовковиця). Показано особливості взаємодії і взаємозумовленості діазотрофів і рослин, які розглядаються як основа існування мікро- і макросимбіонтів в асоціативній системі діазотрофи – небобова рослина. Створено унікальні колекції ризобій бобових і асоціативних ризобактерій основних сільськогосподарських культур, які використовуються при вивченні тонких механізмів мікробно-рослинних взаємодій.



НАДКЕРНИЧНА
Олена Володимирівна
*Завідувач лабораторії,
доктор біологічних наук,
професор*

Серед азотфіксувальних бактерій, які заселяють кореневу зону рослин, особливу увагу привертають діазотрофи роду *Azospirillum* внаслідок їх високої азотфіксувальної активності і здатності до ендofітії, тобто вони можуть не тільки розвиватися у ризосферному ґрунті і на коренях рослин, а й проникати у рослинні тканини (рис. 1-3).

Це надає їм певні переваги порівняно з ризосферними мікроорганізмами відносно доступу до поживних речовин і відсутності конкуренції з ризосферною мікробіотою [Копилов та ін., 2009]. Азоспірили підсилюють активність фіксації молекулярного азоту у кореневій зоні рослин, а також стимулюють ріст і розвиток рослин завдяки синтезу біологічно активних сполук, збільшують абсорбційну здатність коренів і, як наслідок, підвищують коефіцієнт використання поживних речовин рослиною [Надкернична, 2003; Копылов, 2007; Шаховніна та ін., 2009]. В той же час, рослина може повністю залучати до метаболізму



Рис. 1. Електронограма клітин *Azospirillum brasilense 102*



Рис. 2. Клітини азоспірил в муцигелі на поверхні кореневого волоска пшениці ярої (ультратонкий зріз, електронна мікроскопія, $\times 4000$)

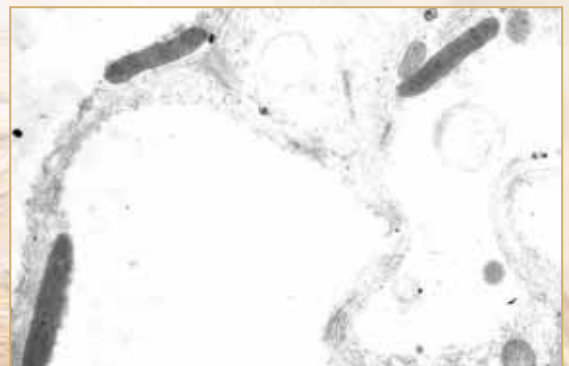


Рис. 3. Колонізація коренів пшениці ярої сорту Рання 93 азотфіксувальними бактеріями ендofітного штаму *Azospirillum brasilense 102*: бактерії в міжклітинниках і клітинах кори (трансмісійна електронна мікроскопія)



Рис. 4. Бульбочкоподібні утворення на корнях рослин моркви під впливом інокуляції азоспірілими

фіксований азоспірілами азот. Отже, вплив ендоспінних азоспірил на рослину значно більший, ніж азотфіксувальних бактерій, не здатних до ендоспінності. Локалізація азоспірил у внутрішніх тканинах рослин також сприятлива для процесу азотфіксації, оскільки у мікронах їхнього розміщення забезпечується низький парціальний тиск кисню, що необхідно для активного функціонування нітрогенази, а також доступний енергетичний матеріал для забезпечення цього процесу. Крім того, відбувається тісна взаємодія мікро- і макро- партнерів, що важливо для обміну сигнальними молекулами і метаболітами.

Нами відмічено особливості утворення



Рис 5. Плодове тіло гриба *C. cochliodes* 3250 на кореневому волоску сої ($\times 200$, світлова мікроскопія)

асоціацій азоспірил з різними сільськогосподарськими культурами. Так, якщо ендоспінні асоціації азоспірил зі злаковими культурами не виражені морфологічно, то інокуляція азоспірілами моркви приводить до формування бульбочкоподібних утворень, які характеризуються високою нітрогеназною активністю і є місцем локалізації азоспірил [Надкернична, 2001] (рис. 4).

Співробітниками лабораторії з'ясовано природу біологічного явища – спонтанного утворення азотфіксувальних бульбочок на корнях шовковиці, обґрунтовано роль біотичних чинників нодуляції в індукуванні азотфіксувальних симбіозів та посиленні процесу фіксації молекулярного азоту у небобових рослин. З бульбочок шовковиці виділені нові штами бактерій родів *Azospirillum*, відповідальні за утворення зазначених структур і їх високу нітрогеназну активність. Проведені фундаментальні дослідження дозволили обґрунтувати особливості формування і активного функціонування штучних симбіозів і асоціацій за рахунок індукції процесу паранодуляції на корнях небобових рослин, показати роль абіогенних і біогенних факторів нодуляції. Представлено низку принципово нових теоретичних положень, які є суттєвими для розвитку ґрунтової мікробіології, а саме: встановлено, що асоціативні взаємодії ризосферних мікроорганізмів і рослин при певних умовах можуть перетворюватись на симбіотичні, де азот, що фіксується мікроорганізмами, повністю засвоюється рослиною [Булатова та ін., 2003].

Крім суто наукового значення, пошук і використання нових штамів діазотрофних мікроорганізмів, здатних до ендоспінності з рослинами, має незаперечну практичну цінність. Інтродукція діазотрофів-ендоспінних у кореневу зону рослин може сприяти забезпеченню сільськогосподарських культур атмосферним азотом і при цьому уникненню втрат азоту через процеси денітрифікації. Адже весь азот, що фіксується діазотрофами-ендоспінними, повністю залучається до складу рослин.

Нами показано, що під дією ендоспінних азоспірил у рослинах відбуваються глибокі зміни ультраструктурної організації клітин, структурно-функціональній організації фотосинтетичного апарату, активізуються метаболічні процеси, що позитивно

впливає на їх ріст і розвиток. Одержані дані свідчать про те, що застосування азоспірил для передпосівної інокуляції сільськогосподарських культур сприяє активізації процесу фіксації атмосферного азоту в кореневій зоні рослин, підвищує стійкість рослин до збудників хвороб, що позначається на поліпшенні структури урожаю і зростанні продуктивності [Надкернична та ін., 2009; Шаховніна, 2020].

Багатьма науковими школами вивчається потрійний симбіоз, сформований бобовими рослинами, бульбочковими бактеріями і грибами вегікулярно-арбускулярної мікоризи. В останні десятиріччя, поряд з мікоризним симбіозом, значна увага дослідників спрямована на інший малодосліджений процес, а саме, ендоефітію ґрунтових сапротрофних грибів у корені рослин. У рослин, інфікованих ендоефітними грибами, активізуються метаболічні та ростові процеси, підвищується



Рис 6. Проникненні гіф гриба *C. cochliodes* 3250 в кореневі волоски сої ($\times 400$, світлова мікроскопія)

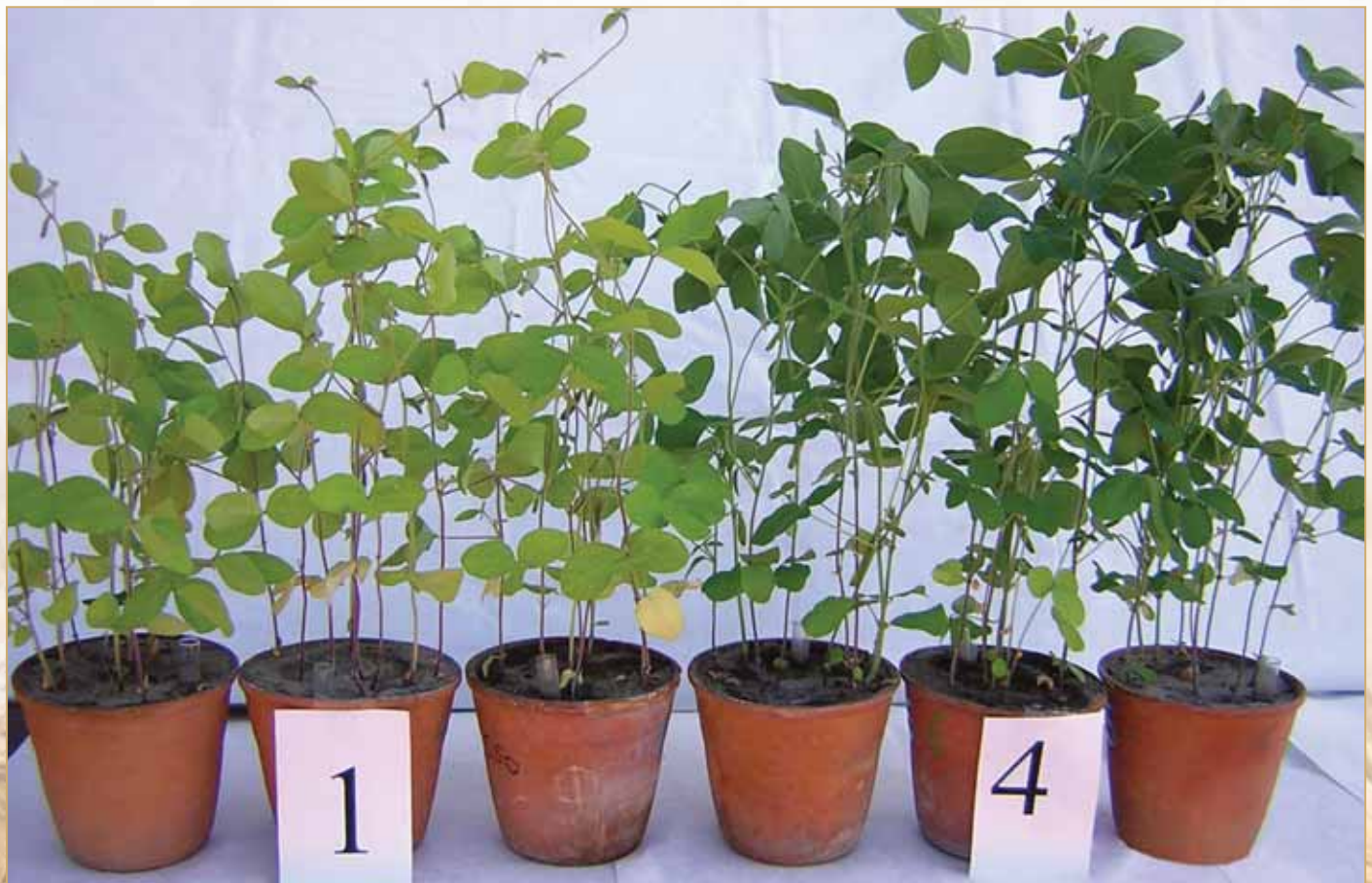


Рис 7. Вплив спільної інокуляції рослин сої. 1 – рослини сої, інокульовані *V. japonicum* 2490; 4 – рослини сої, інокульовані *V. japonicum* 2490 + *C. cochliodes* 3250.

імунний статус, збільшується резистентність до стресових факторів. Формування ендofітних систем не є обов'язковою умовою для розвитку рослин. Крім того, гриби можуть тривалий час існувати в рослинних тканинах без жодних ознак своєї присутності та виявляти активність за несприятливих екологічних умов: дефіциту вологи та елементів мінерального живлення, негативного впливу факторів середовища. Пошук серед ґрунтових мікроорганізмів бактерій-діазотрофів та грибів, здатних до ендofітного існування, вивчення особливостей їх взаємодії з рослинами і створення на їх основі потрійних симбіозів заслуговує особливої уваги як у теоретичному, так і в практичному аспектах і є предметом наших досліджень.

Нами на прикладі *S. cochliodes* 3250 показано, що ґрунтові сапрофітні гриби здатні проникати в клітини ризодерми і утворювати мікоризу з рослиною (рис. 5,6), наслідком чого є активізація біосинтетичних процесів у рослинному організмі та підвищення стійкості рослин щодо фітопатогенів.

У результаті проведених досліджень доведена здатність сапротрофного гриба *S. cochliodes* 3250 до утворення ефективною ендofітної асоціації з рослинами. Виявлено, що сапротрофний гриб *S. cochliodes* 3250 здатен до активного синтезу ферментів целюлазного комплексу (екзо-глюконази, ендоглюконази, -глюкозидази) та полігалактуронази, що має важливе значення для проникнення мікроміцета в корені рослин. Встановлено, що *S. cochliodes* 3250 здатен до синтезу рістрегулюючих речовин. Гриб продукує індоліл-3-оцтову кислоту, гіберелову кислоту, які є медіаторними молекулами і стимулюють ріст і розвиток рослин. *S. cochliodes* 3250 синтезує 2,4-епібрасинолід, холестерол та ергостерол, які відіграють важливу роль у формуванні стійкості рослин до збудників захворювань. Показано, що передпосівна обробка насіння рослин пшениці ярої та гречки грибом викликає основні фізіологічні відповіді рослин: збільшення загальної адсорбційної і активної робочої поверхні коренів, збільшення поглинання макро- і мікроелементів, довжини і маси рослин, площі листкової поверхні і вмісту хлорофілів а і b [Кислинська, 2017; Kopilov et al, 2020] (рис. 7).

Доведено, що інтродукований в кореневу зону пшениці ярої і гречки посівної *S. cochliodes* 3250 активно розвивався на коренях рослин і відіграв регуляторну роль до фітопатогенних грибів кореневої зони пшениці ярої, обмежуючи розвиток фітопатогенних грибів-збудників корневих гнилей сільськогосподарських культур. *S. cochliodes* 3250, як біотичний чинник екологічної оптимізації, суттєво впливав на мікоценоз кореневої зони пшениці ярої і гречки посівної та сприяв збільшенню чисельності діазотрофів та активності процесу фіксації атмосферного азоту азотфіксувальними мікроорганізмами [Kopilov, 2009; Копилов, 2013; Копилов, Йовенко, 2016; Копилов, Кислинська, 2017].

Отже утворення ендofітної асоціації з *S. cochliodes* 3250 дозволяє активізувати метаболічні процеси в рослинах сільськогосподарських культур, сприяє посиленню поглинання фосфору з ґрунту, впливає на підвищення антагоністичного потенціалу ґрунту та на активізацію діяльності діазотрофів (Копилов та ін., 2010).

Нами вперше показано можливість формування і ефективного функціонування потрійного симбіозу рослина – *A. brasilense* 102 – *S. cochliodes* 3250. Ґрунтовий сумчастий гриб *S. cochliodes* 3250 відіграє суттєву роль у формуванні і функціонуванні ендofітної асоціації пшениця яра – *A. brasilense* 102. Утворюючи ектендомікоризу з рослинами, він сприяє проникненню бактерій роду *Azospirillum* у внутрішні тканини рослин. Тісна взаємодія мікро- і макро організмів у такій асоціації позитивно позначається на біосинтетичних процесах у рослинному організмі. При цьому спостерігається суттєвий приріст урожайності культур і покращується якість одержаної продукції [Корулов, 2014].

Інший напрям роботи лабораторії – вивчення особливостей формування активного симбіозу бульбочкових бактерій з бобовими рослинами. Проведені дослідження свідчать про те, що у сучасних агроєкосистемах України сформувались і функціонують місцеві популяції бульбочкових бактерій сої, які різняться за щільністю та є досить гетерогенними. У результаті аналізу морфолого-культуральних і фізіолого-біохімічних властивостей 473 ізолятів ризобій сої нами виявлені бульбочкові бактерії, які істотно відрізняються від

типових повільнорослих мікросимбіонтів сої. Виділені штами характеризуються підвищеною швидкістю росту на агаризованому живильному середовищі і умовно названі «штамами з інтенсивним ростом» [Крутило та ін., 2008].

На основі досліджених фенотипових і генотипових (сиквенс-аналіз 16S рРНК і 16S-23S рРНК) властивостей ризобії сої з різною швидкістю росту віднесено до різних генетичних груп виду *B. japonicum*: USDA 4 і USDA 6 – повільнорослі штами та USDA 123 – інтенсивнорослі штами. На основі рестрикційних профілів 16S-23S рДНК та за результатами Рер-ПЛР досліджені ризобії віднесено до двох відокремлених груп, що відповідає поділу їх на групи за швидкістю росту [Krutylo, Zotov, 2015; Krutylo et al, 2020]. Крім того, використання методу Рер-ПЛР дозволило виявити відмінності у штамів із повільним та інтенсивним ростом усередині генетичних груп.

Створено базу даних поліморфізму довжини рестрикційних фрагментів міжгенного регіону 16S-23S рРНК, *nifH* і *nodC* генів штамів

бульбочкових бактерій сої з повільним та інтенсивним ростом з метою їх ідентифікації.

Із застосуванням модифікованих схем імунізації кролів отримано 7 специфічних антисироваток до активних штамів *B. japonicum*, які можуть використовуватись для серологічного типування представників місцевих популяцій бульбочкових бактерій сої.

Методом аналітичної селекції отримано нові високоефективні штами бульбочкових бактерій сої з повільним (*B. japonicum* 46) та інтенсивним (*B. japonicum* KB11) ростом, які належать до різних генетичних груп: USDA6 та USDA123 відповідно (Пат. 113220; Пат. 85943). Повільнорослі ризобії є традиційною основою біопрепаратів для сої, а інтенсивнорослі бульбочкові бактерії – це нова група селекціонованих нами штамів *B. japonicum*, які також можуть застосовуватися для підвищення її урожайності.

Вивчення приживаності у ґрунті інтродукованих у агроценоз сої штамів *B. japonicum*



Колектив лабораторії рослинно-мікробних взаємодій (зліва направо): 1 ряд: Кулик В. Г., мікробіолог; Цехмістер Г. В., канд. с.-г. наук, старший науковий співробітник; Ушакова М. А., провідний мікробіолог; Наджернична О. В., д-р біол. наук, професор, завідувач лабораторії; 2 ряд: Павленко А. А., аспірант; Шаховніна О. О., канд. с.-г. наук, старший науковий співробітник; Крутило Д. В., канд. біол. наук, с.н.с., провідний науковий співробітник; Копилов Є. П., д-р біол. наук, с.н.с., головний науковий співробітник; Кислинська А. С., канд. с.-г. наук, старший науковий співробітник



Рис. 8. Бульбочки на коренях сої за інокуляції бінарною композицією штамів *V. japonicum* 46 + *V. japonicum* KB11

з різною швидкістю росту (інтенсивнорослого – *V. japonicum* KB11 та повільнорослих *V. japonicum* 46, *V. japonicum* M8, *V. japonicum* 6346) показало, що вони займають свою екологічну нішу в місцевому ризобіальному угрупованні, але мають різні стратегії існування *ex planta* та *in planta*. З часом співвідношення досліджуваних штамів у бульбочкових популяціях сої істотно змінюється – до наявності незначної кількості повільнорослих штамів у бульбочках і домінування штамів з інтенсивним ростом *V. japonicum* KB11. Отримані дані свідчать про екологічну пластичність нового штамів *V. japonicum* KB11, що дозволяє йому підтримувати протягом тривалого часу високу щільність популяції та успішно конкурувати з іншими представниками даного виду мікроорганізмів [Крутило, 2018].

Притаманна інтенсивнорослим бульбочковим бактеріям властивість краще приживатись у ґрунті може бути використана на практиці для створення нових мікробних препаратів із широким спектром корисної дії. До таких препаратів можуть входити декілька високоефективних штамів із різною виживаністю у ґрунті.

В лабораторії рослинно-мікробних взаємодій створена бінарна композиція бульбочкових бактерій сої, яка складається з двох високоефективних штамів із різною швидкістю росту: повільнорослого *V. japonicum* 46 та інтенсивнорослого *V. japonicum* KB11.

Принцип роботи бінарної композиції *V. japonicum* 46 + KB11 базується на синергічному ефекті активних штамів із різною швидкістю росту. Кожен із цих штамів характеризується комплексом цінних властивостей і у функціональному відношенні вони взаємодоповнюють та підсилюють дію один одного.

Композиція з двох активних конкурентоспроможних штамів *V. japonicum* 46 + KB11 із комплексом господарсько-цінних властивостей сприяє формуванню збалансованих симбіотичних систем та забезпечує отримання високих й стабільних урожаїв високої якості (рис. 8).

За використання бінарної композиції штамів *V. japonicum* з різною швидкістю росту та стратегією виживання у ґрунті формується місцева популяція специфічних мікроорганізмів, яку можна вважати страховою, оскільки вона забезпечує формування активного симбіозу у роки несприятливі для інтродукції та функціонування штамів-інокулянтів.

Застосування біопрепарату Ризогуміну на основі бінарної композиції штамів *V. japonicum* 46 + *V. japonicum* KB11 у польових і виробничих дослідках засвідчує, що він забезпечує стабільне підвищення урожайності зерна сої різних сортів на 18–35% як за відсутності у ґрунті специфічних ризобій, так і на фоні щільних місцевих популяцій бульбочкових бактерій сої.

Розрахунки економічної ефективності застосування Ризогуміну за вирощування сої свідчать, що даний агрозахід є економічно вигідним. Умовно чистий прибуток становив 6991 грн./га при рівні рентабельності 117%.

На бінарну композицію штамів *V. japonicum* 46 + *V. japonicum* KB11 отримано патент України на винахід (Пат. 114981) і запропоновано використовувати її для виробництва біопрепаратів для сої.

Значну увагу в лабораторії приділяється захисту сільськогосподарських культур від кореневих

хвороб. С.П. Надкерничним методом приманки одержано штам сапрофітного гриба *Chaetomium cochliodes* Palliser 3250, який виявляє високу антагоністичну активність щодо широкого спектру фітопатогенних грибів. Механізм взаємодії, яка виникає між *C. cochliodes* 3250 і фітопатогенними грибами, базується на принципі конкурентного виключення, відомого в екології як принцип Гаузе. Згідно цього принципу більш конкурентноспроможний вид, у даному випадку гриб-антагоніст *C. cochliodes* 3250 пригнічує розвиток фітопатогенних грибів, які виявилися слабкішими у цьому змаганні видів. На основі зазначеного штаму гриба-антагоніста розроблено високоефективний і екологічно безпечний мікробний препарат Хетомік (Патент 103591, 2015).

Нами досліджувалася здатність *C. cochliodes* 3250 продукувати біологічно активні речовини. Особливу увагу при цьому приділяли речовинам-еліситорам, які утворюються ґрунтовими грибами, і у рослин формується на них захисна реакція як на вторгнення інфекції. Методом газової хроматографії ми визначили жирнокислотний склад культурального середовища *C. cochliodes* 3250 і виявили арахідонову кислоту, яку відносять до біогенних еліситорів. У тканинах рослин арахідонова кислота сприяє експресії захисних генів, синтезу стресових білків і фітоалексинів, індукуючи системну імунну відповідь на дію патогенів і несприятливих умов. Якщо зменшення ураженості рослин пшениці ярої кореневими гнилями при використанні живої культури *C. cochliodes* 3250, обумовлюється перш за все, антагоністичною активністю гриба, то його здатність до синтезу арахідонової кислоти дає можливість захисту рослин за використання культурального середовища зазначеного гриба [Копилов та ін., 2010].

Співробітниками лабораторії селекціоновано нові перспективні штами грибів роду *Trichoderma* для захисту сільськогосподарських культур від збудників корневих хвороб, які характеризуються високим антагоністичним потенціалом. Зазначені штами успішно приживається в кореневій зоні рослин.

Внесення триходерми у ґрунт сприяє значному обмеженню розвитку корневих гнилей ярої багатьох сільськогосподарських культур. Триходерми

знижують інфекційний фон ґрунтів, відновлюючи їх супресивність, тобто здатність у природних біоценозах пригнічувати патогенну мікробіоту [Копилов, Цехмістер, 2017; Копилов, Цехмістер, 2018].

Основні інновації, одержані в лабораторії:

Створено унікальні колекції ризобій бобових і асоціативних ризобактерій основних сільськогосподарських культур, які зберігаються в Колекції корисних ґрунтових мікроорганізмів і використовуються при вивченні тонких механізмів мікробно-рослинних взаємодій. Нові високоефективні штами азотфіксуювальних бактерій здатні суттєво активізувати процес азотфіксації в кореневій зоні рослин, підвищувати їх продуктивність, поліпшувати якість одержаної продукції та сприяти збереженню довкілля від забруднення полутантами;

Досліджено особливості взаємодії азотфіксуювальних мікроорганізмів і ґрунтових сапротрофних грибів, здатних до ендоситного існування, з рослинами і створення на їх основі потрійних симбіозів;

Уперше з'ясовано природу біологічного явища - спонтанного утворення бульбочок на коренях шовковиці, обґрунтовано роль біотичних чинників нодуляції в індукуванні азотфіксуювальних симбіозів та посиленні процесу фіксації молекулярного азоту у небобових рослин

На основі азотфіксуювальних бактерій роду *Azospirillum* розроблено новий мікробний препарат Діазобактерин для поліпшення азотного живлення озимого жита, гречки, кормових злакових трав та підвищення їх урожайності, який зареєстровано і дозволено до використання в Україні Міністерством охорони навколишнього природного середовища України (посвідчення про державну реєстрацію: серія А №01555);

На основі штаму гриба-антагоніста *C. cochliodes* 3250 розроблено високоефективний і екологічно безпечний мікробний препарат Хетомік, вплив якого на рослини багатифункціональний. Гриб-антагоніст активно колонізує кореневу систему та обмежує розвиток фітопатогенних грибів-збудників корневих гнилей сільськогосподарських культур. Крім живої культури гриба препарат містить фітогормональні речовини, які за характером дії на



рослини відносяться до ауксинів, гіберелінів і бра-
синостероїдів, а також арахідонову кислоту, яка є
біогенним еліситором, що індукує системну імунну
відповідь рослин на дію патогенів і несприятливих
екологічних чинників.

Співробітниками лабораторії захищено 2 док-
торських і 10 кандидатських дисертацій.

Лабораторія пройшла сертифікацію на відпо-
відність вимогам ДСТУ ISO 10012:2005 «Систе-
ма керування вимірюваннями. Вимоги до проце-
сів вимірювання та вимірювального обладнання»
(Свідоцтво № 37/2021 від 30.06.2021 р.).

У штаті лабораторії працюють:

- завідувач лабораторії Надкернична Олена Во-
лодимирівна, доктор біологічних наук, професор;
- головний науковий співробітник Копилов Єв-
геній Павлович, доктор біологічних наук, старший
науковий співробітник;
- провідний науковий співробітник Кру-
тило Дмитро Валерійович, кандидат біологічних
наук, старший науковий співробітник;
- старший науковий співробітник Шаховніна
Олена Олександрівна, кандидат с.-г. наук;
- старший науковий співробітник Кислинська
Анна Сергіївна, кандидат с.-г. наук;
- старший науковий співробітник Цехміс-
тер Ганна Вікторівна, кандидат с.-г. наук;
- провідний мікробіолог Ушакова Маргарита
Анатоліївна;
- мікробіолог Кулик Віра Григорівна.

В лабораторії проходить навчання аспірант
Павленко Анатолій Анатолійович.

Основні публікації співробітників лабораторії:

1. Бінарна композиція штамів *Bradyrhizobium*
japonicum з різною швидкістю росту для підви-
щення продуктивності сої: пат. № 114981 Україна.
МПК С12N 1/20, С05F 11/08, Д.В. Крутило; заяв-
ник і патентовласник: Інститут сільськогосподар-
ської мікробіології та агропромислового виробни-
цтва НААН. № а 2016 04107; заявл. 15.04.16; опубл.
28.08.17, Бюл. № 16.

2. Булатова Ю. О., Надкернична О. В., Уша-
кова М. А., Олексійченко Н. О. Вплив азотфіксу-
ючих бактерій на біометричні показники сянців

і гібридних насаджень шовковиці. Агроєкологіч-
ний журнал. 2003. №1. С. 57–59.

3. Кислинська А. С. Вплив ґрунтового сапро-
трофного гриба *Chaetomium cochliodes* Palliser на
фотосинтетичну активність гречки посівної. Сіль-
ськогосподарська мікробіологія. 2017. Вип. 26.
С. 13–16.

4. Копылов Е. П. Селекция эффективных
штаммов диазотрофов для инокуляции яровой
пшеницы. Микробиология і біотехнологія. 2007. №1.
С. 67–74.

5. Копилов Є. П., Мамчур О. Є., Стрекалов
В. М. Діазотрофи роду *Azospirillum* як ендofіти
рослин пшениці ярої. Науковий вісник Ужгород-
ського університету. Серія Біологія. 2009. Вип. 25.
С. 13–18.

6. Копилов Є. П., Йовенко А. С. Азотфіксувальне
мікробне угруповання кореневої зони та продуктив-
ність гречки за впливу гриба *Chaetomium cochliodes*.
Агроєкологічний журнал. 2016. № 3. С. 125–130.

7. Копилов Є. П., Кислинська А. С. Форму-
вання мікоценозу кореневої зони гречки посівної
за дії сапротрофного гриба *Chaetomium cochliodes*.
Вісник Уманського Національного університету са-
дівництва. 2017. №2. С. 90–93.

8. Kopilov E. P. Settling down of *Azospirillum*
bacteria in root zone of spring wheat under the influence
of soil fungus *Chaetomium cochliodes* 3250. Сільсько-
господарська мікробіологія. 2009. Вип. 9. С. 33–43.

9. Копилов Є. П., Надкерничний С. П., Ма-
клюк О. І., Мельник А. І., Усманова Г. О. Вплив гриба
Chaetomium cochliodes Palliser – біоагенту пре-
парату Хетомік на поглинання рослинами пше-
ниці ярої поживних елементів із ґрунту. Агрохімія
і ґрунтознавство. 2010. Вип. 73. С. 73–78.

10. Копилов Є. П., Надкерничний С. П., Біляв-
ська Л. О., Голубець О. В. Індукування стійкості
рослин пшениці ярої до збудників корневих гни-
лей за сприяння ґрунтового сапрофітного гриба
Chaetomium cochliodes Palliser. Микробиология і біо-
технологія. 2010. №1. С. 80–87.

11. Копылов Е. П. Почвенные сапрофитные
грибы – природные регуляторы роста, развития и
устойчивости растений к возбудителям болезней.
Palmarium academic publishing, AV Akademikerverlag
GmbH&Co.KG, 2013. 104 с.

12. Kopylov E. P. Effectiveness of complex inoculation of spring wheat with N₂-fixing bacteria *Azospirillum brasilense* and mold-antagonist *Chaetomium cochliodes*. *Agricultural Science and Practice*. 2014. Vol. 1. № 3. P. 57–62.

13. Копилов Є. П., Цехмістер Г. В. Вплив *Trichoderma viride* 017 на мікоценоз кореневої зони рослин огірків. Біоресурси і природокористування. 2017. Том 9. № 5-6. С. 80–88.

14. Копилов Є. П., Цехмістер Г. В. Вплив гриба-антагоніста *Trichoderma viride* 017 на продуктивність рослин огірків. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2018. № 27. С. 74–79.

15. Kopylov E., Kyslynska A., Nadkernychna O., Tsekhmister H. Formation and functioning of *Chaetomium cochliodes*/*Fagopyrum esculentum* endophytic association. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*. 2020. Vol. 10, № 2. P. 190–196.

16. Крутило Д. В., Надкернична О. В., Ковалевська Т. М., Патица В. П. Біологічна різноманітність бульбочкових бактерій сої в ґрунтах України. *Мікробіол. журн.* 2008. Т. 70. № 6. С. 27–34.

17. Krutylo D. V., Zotov V. S. Genotypic analysis of nodule bacteria nodulating soybean in soils of Ukraine. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2015. Vol 5. Issue 2. P. 102–109.

18. Krutylo D. V., Leonova N.O., Nadkernychna O.V. Characterization of bradyrhizobia associated with soybean plants grown in Ukraine. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*. 2020. Vol. 9. № 5. P. 983–987.

19. Крутило Д. В. Приживаність штамів *Bradyrhizobium japonicum* у ґрунті за їх інтродукції в агроценоз сої. *Мікробіол. журн.* 2018. Т. 80. № 6. С. 54–65.

20. Надкернична О. В. Азотфіксувальні бульбочки на коренях моркви при інокуляції її азоспірилами. *Вісник Одеського національного університету*. 2001. Т.6, №4. С. 216–219.

21. Надкернична О. В. Здатність діазотрофів до формування асоціативних систем з рослинами озимого жита. *Агроекологічний журнал*. 2003. №3. С. 17–20.

22. Надкернична О. В., Воробей Ю. О., Шаховніна О. О., Ушакова М. А., Леонов Ю. О. Створення

ефективних асоціацій «пшениця яра – діазотрофи роду *Azospirillum*». *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2009. Вип. 8. С. 71–80.

23. Спосіб виготовлення біологічного препарату Хетоміка для передпосівної обробки насіння та посадкового матеріалу сільськогосподарських культур: пат. 103591 Україна, МПК С12N1/00, С12F1/14, А01N63/04, Є. П. Копилов, С. П. Надкерничний; заявник та патентовласник : Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН. № у 2015 05536; заявл.05.06.2015; опубл. 25.12.2015, Бюл. №24. 9с.

24. Спосіб виготовлення біологічного препарату Хетоміка для передпосівної обробки насіння посадкового матеріалу сільськогосподарських культур: пат. 103591 Україна. МПК А01N 63/04, С12N 1/14, С12N 1/00, Є. П. Копилов, С. П. Надкерничний; заявник і патентовласник: Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН. №103591; заявл. 05.06.2015; опубл. 25.12.2015, Бюл. № 24.

25. Шаховніна О. О., Надкернична О. В., Воробей Ю. О., Кривопиша В. В. Вплив бактерій роду *Azospirillum* на потенційну нітрогеназну активність і біосинтетичні процеси в рослинах пшениці ярої та тритикале ярого. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2009. Вип. 9. С. 138–146.

26. Шаховніна О. О. Ефективність використання асоціативних діазотрофів для підвищення урожайності тритикале ярого. *Вісник аграрної науки*. 2020. Т. 98. № 7. С. 25–30.

27. Штам бактерій *Bradyrhizobium japonicum* для виробництва бактеріальних добрив для інокуляції сої: пат. 113220 Україна. МПК С12N 1/20, С05F 11/08, Д.В. Крутило; заявник і патентовласник: Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН. № а 2015 01467; заявл. 20.02.15; опубл. 26.12.16, Бюл. № 24.

28. Штам бактерій *Bradyrhizobium japonicum* для одержання бактеріального добрива під сою: пат. № 85943 Україна. МПК С 12 N 1/20, С 05 F 11/08, Т.М. Ковалевська, О.В. Надкернична, Д.В. Крутило, В.П. Горбань; заявник і патентовласник Інститут сільськогосподарської мікробіології УААН. № а 2007 07156; заявл. 25.06.07; опубл. 10.03.09, Бюл. № 5.