

**Львівський національний університет ветеринарної медицини та
біотехнологій імені С. З. Гжицького**

Факультет харчових технологій та біотехнологій

Кафедра біотехнології та радіології

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА

на здобуття освітнього ступеня магістра

**на тему: «Перспективи розробки біопрепаратів на основі
ріст-стимулювальних властивостей мікроорганізмів»**

Виконала: студентка 2 курсу,
групи 2, спеціальності
G21 Біотехнології та біоінженерія
Савчак А. Р.

Керівник: Малишева Х. В.

Рецензент: Мартинишин В. П.

Робота заслухана на засіданні кафедри біотехнології та радіології і
рекомендована до захисту, протокол № ____ від _____ 2025 р.

Завідувач кафедри біотехнології та радіології

Буцяк В. І.

ЛЬВІВ – 2025

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Львівський національний університет ветеринарної медицини та
біотехнологій імені С. З. Гжицького

Інститут, факультет, відділення факультет харчових технологій та
біотехнологій

Кафедра, циклова комісія кафедра біотехнологій та радіології

Освітньо-кваліфікаційний рівень магістр

Спеціальність G21 Біотехнології та біоінженерія

ОПП Біотехнології та біоенергетика

ЗАТВЕРДЖУЮ
завідувач кафедри, голова циклової
комісії _____ **Буцяк В.І.**
“ ____ ” _____ 2025 року

ЗАВДАННЯ
НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ ЗДОБУВАЧА

Савчак Анни Романівни

1. Тема кваліфікаційної роботи «Перспективи розробки біопрепаратів на основі ріст-стимулювальних властивостей мікроорганізмів»

Керівник кваліфікаційної роботи

Малишева Христина Володимирівна, к.б.н.

затверджені наказом вищого навчального закладу від 20.06.2025 року №497-4

2. Строк подання кваліфікаційної роботи 18.11.2025 року

3. Вихідні дані до кваліфікаційної роботи.

Вихідні матеріали до виконання роботи: наукові публікації вітчизняних і зарубіжних авторів з проблематики ріст-стимулювальних мікроорганізмів та біопрепаратів; відкриті геномні дані ріст-стимулювальних мікроорганізмів (PGPR), отримані з міжнародних біологічних баз даних NCBI GenBank; функціональні та метаболічні бази даних KEGG, UniProt, InterPro; онлайн-платформи для аналізу біосинтетичних генних кластерів antiSMASH та BAGEL4; інформаційні ресурси патентних баз WIPO; аналітичні матеріали щодо сучасного стану ринку біопрепаратів в Україні та світі.

4. Зміст кваліфікаційної роботи (перелік питань, які потрібно розробити) Вступ; аналіз сучасних наукових підходів до створення та застосування біопрепаратів на основі ріст-стимулювальних мікроорганізмів у системі сталого землеробства; характеристика основних груп ріст-стимулювальних мікроорганізмів (ризобактерії, мікоризні гриби, актиноміцети) та механізмів їхньої дії; огляд вітчизняного та світового досвіду виробництва і використання мікробних біопрепаратів; аналіз комерційних препаратів і патентних розробок у галузі ріст-стимулювальних мікроорганізмів; опис матеріалів і методів біоінформатичних досліджень (джерела геномних даних, інструменти анотації та функціонального аналізу генів, підходи до виявлення біосинтетичних кластерів); результати геномного аналізу ріст-стимулювальних мікроорганізмів та їх обговорення; узагальнення перспектив практичного застосування отриманих результатів і напрямів подальших досліджень; висновки; список використаних джерел; додатки.

5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов'язкових креслень) графіки, діаграми, рисунки, технологічні схеми, технологічні лінії) Рисунки: сигнальні сполуки PGPR та рослин, що забезпечують формування корисної ризосферної асоціації; схематичне зображення взаємодії рослин і мікроорганізмів у ризосфері; схематичне зображення механізму участі бактерій, що стимулюють ріст рослин та продукують АСС-дезаміназу, у регуляції стресових реакцій рослин. Таблиці: основні роди актиноміцетів та їх функціональні властивості; порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Azotobacter*; порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Bacillus*; характеристика біопрепаратів на основі *Pseudomonas*; порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Rhizobium*; патентні заявки на біопрепарати PGPR за період з 2016 по 2025 рік; характеристика штамів PGPR, відібраних для геномного аналізу; основні геномні характеристики відібраних штамів PGPR; ідентифікаційні коди геномів відібраних штамів PGPR; локальна база геномних послідовностей для біоінформатичного та порівняльного аналізу; результати автоматичної анотації *B. subtilis* NCIB 3610, *B. amyloliquefaciens* DSM 7, *A. chroococcum* HR1, *A. brasilense* Sp 7, *P. fluorescens* KF1, *P. putida* PSE9, *R. leguminosarum* bv. *Phaseoli* LCS0306, *B. japonicum* 5038, *S. meliloti* 1132, *R. leguminosarum* GLR17; гени триптофанового шляху, залучені до біосинтезу IAA; гени триптофанового та IAA-шляху, залучені до біосинтезу IAA; гени, залучені до синтезу цитокінінів у *B. subtilis* NCIB 3610 та *B. amyloliquefaciens* DSM 7; гени цитокінінового метаболізму, виявлені у штамів *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas* та *Rhizobiales*; доменна організація білка AcdS у досліджуваних штамів PGPR; виявлені сидерофорні кластери та їхні продукти у різних бактерій PGPR; кластери біосинтезу антибіотиків у геномах PGPR (за даними antiSMASH); терпенові біосинтетичні кластери, ідентифіковані у PGPR-штамах за допомогою antiSMASH.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	5
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	7
ВСТУП	9
РОЗДІЛ 1 ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ РІСТ-СТИМУЛЮВАЛЬНОЇ МІКРОБІОТИ У ПІДВИЩЕННІ ПРОДУКТИВНОСТІ Й СТІЙКОСТІ РОСЛИН	11
1.1. Біологічні препарати у системі сучасного сталого землеробства	11
1.2. Основні групи ріст-стимулювальних мікроорганізмів	12
1.2.1. Ріст-стимулювальні ризобактерії	13
1.2.2. Мікоризні гриби	14
1.2.3. Актиноміцети	16
1.3. МЕХАНІЗМИ РІСТ-СТИМУЛЮВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ PGPR	17
1.3.1. Фітогормональний механізм	17
1.3.2. Антагоністичний механізм	18
1.3.3. Антистресовий механізм	20
1.4. Монокультури та мікробні консорціуми як основа сучасних біопрепаратів	21
1.4.1. Монокультурні біосистеми у створенні біопрепаратів: властивості, переваги та обмеження	21
1.4.2. Функціональна організація та біотехнологічний потенціал мікробних консорціумів	23
1.5. Регуляторні й екологічні аспекти застосування біопрепаратів в Україні та світі	25
РОЗДІЛ 2 АНАЛІЗ ВІТЧИЗНЯНОГО ТА СВІТОВОГО ДОСВІДУ РОЗРОБКИ Й ЗАСТОСУВАННЯ БІОПРЕПАРАТІВ НА ОСНОВІ РІСТ- СТИМУЛЮВАЛЬНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ	28
2.1. Сучасний ринок біопрепаратів в Україні	28

2.2. Міжнародний досвід виробництва біопрепаратів	29
2.3. Порівняльна характеристика комерційних препаратів на основі <i>Azotobacter</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Rhizobium</i>	31
2.3.1. Препарати на основі <i>Azotobacter</i>	32
2.3.2. Препарати на основі <i>Bacillus</i>	33
2.3.3. Препарати на основі <i>Pseudomonas</i>	34
2.3.4. Препарати на основі <i>Rhizobium</i>	35
2.4. Аналіз патентних заявок на біопрепарати PGPR за останні 10 років	36
2.5. Основні проблеми ефективності та стабільності мікробних препаратів у польових умовах	39
РОЗДІЛ 3 ГЕНОМНИЙ АНАЛІЗ ШТАМІВ PGPR ТА ІДЕНТИФІКАЦІЯ КЛЮЧОВИХ ДЕТЕРМІНАНТ ФІТОСТИМУЛЮВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ	42
3.1. Вибір об'єктів дослідження	42
3.2. Отримання геномних послідовностей	45
3.3. Анотація геномів	48
3.4. Пошук генів синтезу фітогормонів	56
3.4.1. Аналіз генів біосинтезу IAA	56
3.4.2. Аналіз генів біосинтезу цитокінінів	58
3.4.3. Аналіз генів біосинтезу етилену	60
3.5. Виявлення кластерів вторинних метаболітів	61
3.5.1. Аналіз кластерів біосинтезу сидерофорів	61
3.5.2. Аналіз кластерів біосинтезу антибіотиків	63
3.5.3. Аналіз кластерів біосинтезу терпенів	65
3.5.4. Аналіз кластерів біосинтезу бактеріоцинів	66
РОЗДІЛ 4 ПЕРСПЕКТИВИ ПРАКТИЧНОГО ЗАСТОСУВАННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ТА НАПРЯМИ ПОДАЛЬШИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	68
4.1. Практичне значення проведеного геномного аналізу	68
4.2. Перспективи розробки нових біопрепаратів	70
4.3. Напрями подальших досліджень	72

4.4. Обмеження дослідження	73
ВИСНОВКИ	76
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	78
ДОДАТКИ	90

АНОТАЦІЯ

Актуальність. Сучасне сільське господарство потребує екологічно безпечних і сталих технологій підвищення продуктивності рослин. Надмірне застосування мінеральних добрив і пестицидів зумовлює деградацію ґрунтів і зниження біорізноманіття, що актуалізує використання біопрепаратів на основі ріст-стимулювальних мікроорганізмів. Такі мікроорганізми сприяють росту й стійкості рослин завдяки синтезу фітогормонів, оптимізації живлення та біоконтролю фітопатогенів. Розробка інноваційних біопрепаратів із використанням мікробних консорціумів відповідає сучасним вимогам сталого землеробства та є перспективним напрямом агробіотехнології.

Метою роботи є теоретико-аналітичне обґрунтування перспектив розробки біопрепаратів на основі ріст-стимулювальних властивостей мікроорганізмів шляхом аналізу механізмів їх дії, геномного потенціалу ключових таксонів і сучасного стану ринку біологічних препаратів.

Відповідно до мети кваліфікаційної роботи були поставлені наступні завдання:

- проаналізувати роль біопрепаратів у системі сталого землеробства та охарактеризувати основні групи ріст-стимулювальних мікроорганізмів і механізми їхнього впливу на ріст, розвиток і стійкість рослин;
- здійснити аналіз сучасних комерційних біопрепаратів і патентних розробок, представлених на вітчизняному та міжнародному ринках;
- провести біоінформатичний аналіз геномів ріст-стимулювальних мікроорганізмів з метою виявлення генів, пов'язаних із синтезом фітогормонів і біоактивних сполук;
- визначити перспективні напрями створення мікробних консорціумів і біопрепаратів нового покоління на основі результатів геномного аналізу.

Об'єктом дослідження є ріст-стимулювальні мікроорганізми (ризобактерії, мікоризні гриби, актиноміцети), що використовуються у складі біопрепаратів.

Предметом дослідження є механізми їх ріст-стимулювальної дії, генетичний потенціал та технологічні й регуляторні аспекти розробки біопрепаратів на їх основі.

Методи дослідження. У роботі застосовано методи системного аналізу та узагальнення наукових джерел, порівняльного аналізу, а також біоінформатичні методи дослідження. Для аналізу геномів ріст-стимулювальних мікроорганізмів використано міжнародні онлайн-платформи NCBI, KEGG, InterPro, UniProt, antiSMASH та BAGEL4, що дозволило ідентифікувати гени та біосинтетичні кластери, пов'язані з утворенням фітогормонів, сидерофорів і вторинних метаболітів.

Наукова новизна одержаних результатів. У роботі систематизовано дані щодо геномного потенціалу ріст-стимулювальних мікроорганізмів та обґрунтовано застосування біоінформатичних підходів для прогнозування їх функціональних властивостей і перспектив використання при розробці біопрепаратів нового покоління.

Практичне значення. Результати роботи можуть бути використані в науково-дослідній та освітній діяльності, а також при розробці мікробних біопрепаратів для рослинництва і формуванні ефективних мікробних консорціумів у технологіях біологізації землеробства.

Структура роботи. Кваліфікаційна робота складається з анотації, вступу, чотирьох розділів, висновків, списку використаних джерел, що налічує 78 найменувань, та додатків. Основний текст викладено на 65 сторінках і містить таблиці, тоді як ілюстративний матеріал подано в додатках.

Ключові слова: ріст-стимулювальні мікроорганізми, біопрепарати, фітогормони, біоінформатичний аналіз, мікробні консорціуми, сталий розвиток, агробіотехнологія.

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ABA	Absciscic acid (англ.), абсцизова кислота
ACC-деаміназа	1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase (англ.), 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат-деаміназа
AM	Arbuscular mycorrhiza (англ.), арбускулярна мікориза
CDPS	Cyclodipeptide synthase (англ.), циклодипептидна синтаза
EPS	Exopolysaccharide (англ.), екзополісахарид
EPA	Environmental Protection Agency (англ.), Агентство з охорони довкілля (США)
ErM	Ericoid mycorrhiza (англ.), ерікоїдна мікориза
ET	Ethylene (англ.), етилен
FAIR	Findable, Accessible, Interoperable, Reusable (англ.), набір керівних принципів, які забезпечують відшукуваність, доступність, сумісність і багаторазовість використання даних
FAO	Food and Agriculture Organization of the United Nations (англ.), Продовольча та сільськогосподарська організація ООН
IAA	Indole-3-acetic acid (англ.), індол-3-оцтова кислота
IPyA	Indole-3-pyruvic acid (англ.), індол-3-піроватна кислота
LAPs-пептиди	Linear azole/azoline-containing peptides (англ.), лінійні пептиди, що містять азоли та/або азоліни
NI-сидерофор	Nickel-binding siderophore (англ.), нікель-зв'язуючий сидерофор
NRP	Nonribosomal peptides (англ.), нерибосомальні пептиди

NRPS	Nonribosomal peptide synthetase (англ.), нерибосомальна пептидсинтетаза
OECD	Organisation for Economic Co-operation and Development (англ.), Організація економічного співробітництва та розвитку
OrM	Orchid mycorrhiza (англ.), орхідейна мікориза
PGPR	Plant growth-promoting rhizobacteria (англ.), рослинні ріст-стимулювальні ризобактерії
RiPP-пептиди	Ribosomally synthesized and post-translationally modified peptides (англ.), рибосомально синтезовані та посттрансляційно модифіковані пептиди
T3PKS	Type III polyketide synthase (англ.), полікетидсинтаза III типу
tRNA (тРНК)	transfer RNA (англ.), транспортна рибонуклеїнова кислота
transAT-PKS	trans-acyltransferase polyketide synthase (англ.), транс-ацилтрансферазна полікетидсинтаза
WHO	World Health Organization (англ.), Всесвітня організація охорони здоров'я
WIPO	World Intellectual Property Organization (англ.), Всесвітня організація інтелектуальної власності

ВСТУП

Зростання чисельності населення світу, зміна клімату та прогресуюча деградація ґрунтів формують комплекс глобальних викликів для сучасного сільського господарства. Інтенсивне застосування мінеральних добрив і хімічних засобів захисту рослин призводить до забруднення довкілля, виснаження ґрунтових ресурсів, зниження їх родючості та порушення мікробіологічної рівноваги агроecosистем [41]. В умовах сьогодення ці проблеми загострюються також унаслідок воєнних дій, які спричиняють механічне руйнування ґрунтового покриву, його хімічне забруднення, ущільнення, втрату гумусу та порушення природних біогеохімічних циклів. Для України, значна частина аграрних територій якої зазнала прямого або опосередкованого впливу бойових дій, питання відновлення родючості ґрунтів набуває особливої актуальності та стратегічного значення.

У зв'язку з цим зростає потреба у впровадженні екологічно безпечних та науково обґрунтованих біотехнологічних рішень, здатних забезпечити стабільне функціонування агроecosистем без додаткового антропогенного навантаження. Серед таких рішень важливе місце посідають біопрепарати на основі ріст-стимулювальних мікроорганізмів (англ. Plant Growth-Promoting Microorganisms, PGPM), які розглядаються як перспективна альтернатива або доповнення до традиційних агрохімічних засобів.

Ріст-стимулювальні мікроорганізми, зокрема ризобактерії, мікоризні гриби та актиноміцети, позитивно впливають на ріст і розвиток рослин завдяки здатності синтезувати фітогормони, покращувати засвоєння поживних елементів, пригнічувати фітопатогенні мікроорганізми та підвищувати стійкість рослин до абіотичних і біотичних стресових чинників [43]. Механізми їх дії ґрунтуються на складних фізіолого-біохімічних і молекулярних взаємодіях у системі «мікроорганізм – рослина – ґрунт», що зумовлює їхню високу

адаптивність та ефективність у різних агроекологічних умовах, зокрема на деградованих і порушених ґрунтах.

Світова практика свідчить про стабільне зростання ринку мікробних біопрепаратів. У країнах Європейського Союзу, США, Індії та Китаю активно розвиваються технології створення багатокомпонентних мікробних консорціумів, капсульованих форм і наноструктурованих препаратів, здатних забезпечувати високу біологічну активність навіть у складних польових умовах [33]. В Україні інтерес до препаратів на основі PGPR також суттєво зростає, проте їх практичне впровадження стримується низкою чинників, зокрема нестабільністю дії штамів у різних ґрунтово-кліматичних умовах, недостатньою стандартизацією регуляторної бази та обмеженою кількістю комплексних геномних досліджень перспективних мікроорганізмів.

Використання сучасних біоінформатичних платформ, зокрема NCBI, KEGG, antiSMASH і BAGEL, відкриває нові можливості для глибокого аналізу генетичного потенціалу ріст-стимулювальних мікроорганізмів. Геномні дослідження представників родів *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azospirillum* і *Rhizobium* дозволяють ідентифікувати гени, залучені до біосинтезу фітогормонів, сидерофорів, антимікробних сполук та інших біоактивних метаболітів, що визначають функціональну ефективність мікроорганізмів [38]. Отримані дані слугують науковим підґрунтям для цілеспрямованого відбору штамів і розробки інноваційних мікробних біопрепаратів нового покоління.

Отже, поєднання сучасних біотехнологічних, геномних і біоінформатичних підходів формує комплексну наукову основу для створення високоефективних біопрепаратів, здатних забезпечити екологічно збалансоване підвищення врожайності, відновлення родючості ґрунтів і збереження ґрунтового біорізноманіття. Дослідження перспектив розробки таких біопрепаратів має важливе фундаментальне й прикладне значення для відновлення та сталого розвитку аграрного сектору України.

РОЗДІЛ 1

ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ РІСТ-СТИМУЛЮВАЛЬНОЇ МІКРОБІОТИ У ПІДВИЩЕННІ ПРОДУКТИВНОСТІ Й СТІЙКОСТІ РОСЛИН

1.1. Біологічні препарати у системі сучасного сталого землеробства

Сучасна модель агровиробництва перебуває у фазі глибоких трансформацій, спрямованих на забезпечення сталого розвитку, що передбачає поєднання високої продуктивності з екологічною безпекою та раціональним використанням природних ресурсів. Одним із ключових інструментів цього підходу є застосування біологічних препаратів (біопрепаратів) — екологічно безпечних засобів, призначених для стимулювання росту рослин, підвищення їхньої стійкості до патогенів та покращення родючості ґрунтів.

До основних груп біологічних препаратів належать біодобрива, біопестициди, біостимулятори та біоінокулянти. Вони становлять ефективну альтернативу традиційним хімічним засобам, оскільки сприяють збереженню продуктивності агроecosистем при одночасному зниженні антропогенного навантаження на довкілля. Завдяки своєму природному походженню біопрепарати широко використовуються в екологічному та органічному землеробстві й відповідають цілям Європейського зеленого курсу.

Біопрепарати активізують ґрунтову мікробіоту, стимулюють кругообіг поживних елементів та покращують фізико-хімічні властивості ґрунту, що забезпечує більш ефективне живлення рослин і підтримує довгострокову родючість ґрунтів. Біодобрива та біостимулятори, зокрема, підсилюють інтенсивність ростових процесів шляхом фіксації атмосферного азоту, розчинення фосфатів, синтезу фітогормонів (ауксинів, цитокінінів, гіберелінів) та підвищення стійкості рослин до дії біотичних та абіотичних стресорів. Це

зумовлює зростання врожайності, покращення якості продукції та скорочення потреби у використанні синтетичних агрохімікатів [25].

Біопестициди та інші мікробні антагоністи відіграють важливу роль у захисті рослин, забезпечуючи цілеспрямовану дію проти шкідників і збудників хвороб через механізми конкурентного витіснення, синтез антимікробних метаболітів та індукцію системного імунітету рослин. Використання таких засобів дозволяє знизити ризики формування резистентності у патогенів і підвищує екологічну безпеку аграрного виробництва.

Окрім екологічних переваг, застосування біопрепаратів має й економічні вигоди: воно дає змогу скоротити витрати на традиційні агрохімікати, підвищити рентабельність господарств і задовольнити запити споживачів на безпечну та органічно вирощену продукцію. За даними аналітичних прогнозів, світовий ринок біологічних препаратів демонструє стабільні темпи зростання, що зумовлено державною підтримкою, розвитком інноваційних технологій формування мікробних консорціумів і підвищенням глобальної екологічної свідомості [53].

Таким чином, біопрепарати виступають не лише біотехнологічним інструментом підвищення ефективності агровиробництва, а й важливим чинником реалізації концепції сталого розвитку сільського господарства, спрямованої на збалансування економічної ефективності, соціальної відповідальності та охорони довкілля.

1.2. Основні групи ріст-стимулювальних мікроорганізмів

Ріст-стимулювальні мікроорганізми становлять гетерогенну групу бактерій і грибів, які позитивно впливають на розвиток рослин завдяки різноманітним біохімічним, фізіологічним та екологічним механізмам. Їхня активність спрямована на покращення мінерального живлення рослин, синтез фітогормонів, біоконтроль фітопатогенів, підвищення толерантності до

стресових чинників і формування стабільних симбіотичних асоціацій у ризосфері. До основних функціональних груп ріст-стимулювальних мікроорганізмів належать ріст-стимулювальні ризобактерії, мікоризні гриби та актиноміцети.

1.2.1. Ріст-стимулювальні ризобактерії. Ріст-стимулювальні ризобактерії (PGPR) — це ґрунтові мікроорганізми, що колонізують ризосферу, поверхню коренів або ендofітно заселяють їхні тканини, стимулюючи ріст і розвиток рослин через прямі та опосередковані механізми. Вони є ключовими компонентами сучасних мікробних біопрепаратів для аграрного сектору.

Найбільш вивченими серед PGPR є представники роду *Pseudomonas*, які характеризуються широким спектром ріст-стимулювальних властивостей. Вони здатні синтезувати фітогормони, зокрема індол-3-оцтову кислоту (англ. indole-3-acetic acid, IAA), розчиняти неорганічні фосфати, продукувати сидерофори для хелатування заліза та пригнічувати розвиток фітопатогенних мікроорганізмів завдяки синтезу антибіотиків і гідролітичних ферментів [3]. Важливе місце серед PGPR також посідають бактерії роду *Bacillus*, які відзначаються високою стійкістю до несприятливих умов навколишнього середовища, здатністю до утворення ендоспор і синтезом широкого спектра антимікробних сполук, зокрема антибіотиків, ліпопептидів і ферментів. Крім того, ці бактерії можуть індукувати системну стійкість рослин (англ. induced systemic resistance, ISR), що підвищує їхню адаптивність до біотичних і абіотичних стресів [48].

Окрему функціональну групу становлять представники родів *Azospirillum* та *Azotobacter*, основною особливістю яких є здатність до біологічної фіксації атмосферного азоту (англ. biological nitrogen fixation, BNF). За рахунок цього вони покращують азотне живлення рослин і стимулюють розвиток кореневої системи, що є особливо важливим для злакових культур [48]. Класичними симбіотичними PGPR вважаються бактерії роду *Rhizobium*, які утворюють бульбочки на коренях бобових рослин і забезпечують їх доступними формами

азоту. Такий симбіоз відіграє визначальну роль у підтриманні продуктивності агроєкосистем із участю бобових культур [26].

Крім зазначених родів, до PGPR також належать представники родів *Serratia*, *Enterobacter*, *Arthrobacter*, *Achromobacter*, *Micrococcus*, *Burkholderia*, *Stenotrophomonas*, *Paenibacillus*, *Oceanobacillus* та *Halomonas*. Хоча вони є менш поширеними, для них доведено наявність фітогормональної, антагоністичної або антистресової активності, що розширює потенціал їх використання у складі мікробних біопрепаратів [48].

Таким чином, ріст-стимулювальні ризобактерії є стратегічним елементом біологізації землеробства, оскільки їх комплексна дія дозволяє суттєво зменшити застосування мінеральних добрив і хімічних пестицидів, водночас підтримуючи високу продуктивність сільськогосподарських культур і стабільність агроєкосистем.

1.2.2. Мікоризні гриби. Мікоризні гриби становлять одну з ключових груп ріст-стимулювальних мікроорганізмів, що формують симбіотичні асоціації з кореневими системами рослин. Такий симбіоз забезпечує ефективний обмін поживними речовинами між грибом і рослиною, сприяє підвищенню толерантності до стресових чинників, стимулює ріст і розвиток рослин та покращує їхню загальну життєздатність.

Залежно від морфології та механізму взаємодії розрізняють чотири основні типи мікоризи: арбускулярну, ектомікоризну, ерікоїдну та орхідейну.

Арбускулярна мікориза (англ. arbuscular mycorrhiza, AM). Арбускулярна мікориза є найпоширенішим типом мікоризного симбіозу, характерним для 80–90 % наземних рослин. Її формують гриби відділу Glomeromycota (роди *Glomus*, *Rhizophagus*, *Funneliformis*). Гіфи грибів проникають у клітини кори кореня, формуючи арбускули — спеціалізовані структури для інтенсивного обміну поживними речовинами.

AM забезпечує покращене засвоєння фосфору, азоту, калію та мікроелементів, сприяє накопиченню біомаси, підвищує стійкість рослин до

посухи, засолення, токсичної дії важких металів та покращує структуру ґрунту [24].

Ектомікориза (англ. ectomycorrhiza, ECM). Ектомікориза є характерною переважно для деревних рослин (*Pinus*, *Quercus*, *Betula*). Її формують гриби відділів Basidiomycota та Ascomycota (роди *Amanita*, *Boletus*, *Russula*).

Гіфи утворюють щільну грибну мантию навколо кореня та гартігівську сітку в міжклітинних просторах кори. Такий симбіоз підсилює поглинання азоту й фосфору, забезпечує біозахист від ґрунтових патогенів і покращує водний баланс рослин [60].

Ерікоїдна мікориза (англ. ericoid mycorrhiza, ErM). Ерікоїдна мікориза характерна для рослин родини Ericaceae (чорниця, рододендрон, журавлина). Її утворюють гриби роду *Hyaloscypha* або *Oidiodendron* (відділ Ascomycota).

Такий тип мікоризи дозволяє рослинам засвоювати органічні форми азоту і фосфору в кислих та оліготрофних ґрунтах, підвищуючи стійкість до низьких температур, посухи та засолення [60].

Орхідейна мікориза (англ. orchid mycorrhiza, OrM). Орхідейна мікориза є життєво необхідною для рослин родини Orchidaceae. Її формують гриби родів *Tulasnella*, *Ceratobasidium*, *Sebacina*.

На ранніх етапах розвитку насіння орхідей, яке майже не містить запасних поживних речовин, повністю залежить від грибного партнера. Симбіоз стимулює проростання, розвиток проростків та кореневої системи і зберігається впродовж життя рослини [61].

Екологічне й біотехнологічне значення мікоризних грибів. Мікоризні гриби підвищують біологічну ефективність живлення рослин, сприяють засвоєнню фосфору, азоту, калію та мікроелементів, підвищують стійкість до абіотичних і біотичних стресів, покращують структуру ґрунту та відіграють важливу роль у глобальних біогеохімічних циклах. Висока специфічність окремих типів мікоризи (наприклад, ErM — для *Ericaceae*, OrM — для

Orchidaceae) підкреслює важливість урахування симбіотичних зв'язків при створенні біопрепаратів і відновленні природних екосистем [24, 60, 61].

1.2.3. Актиноміцети. Актиноміцети — це велика й екологічно значуща група ґрунтових грампозитивних бактерій, що поєднують риси бактерій і грибів. Для них характерна нитчаста морфологія, здатність утворювати спори та високий біосинтетичний потенціал.

У ґрунтових екосистемах актиноміцети виконують ключові функції: беруть участь у мінералізації органічних речовин, формуванні гумусу, підтриманні структури ґрунту та регуляції мікробних взаємодій. Завдяки цим властивостям вони розглядаються як важливі компоненти біопрепаратів, спрямованих на стимуляцію росту рослин, підвищення родючості ґрунтів і біоконтроль фітопатогенів (табл. 1.1).

Таблиця 1.1

Основні роди актиноміцетів та їх функціональні властивості

Рід/група	Основні функції для рослин
<i>Streptomyces</i>	Біоконтроль фітопатогенів завдяки синтезу фітогормонів (ІАА), антибіотиків, ферментів; розчинення фосфатів; фіксація азоту [51].
<i>Micromonospora</i>	Продуктування ауксинів, розчинення фосфатів, біоконтроль патогенів [51].
<i>Microbispora</i>	Фіксація азоту, розчинення фосфатів, антагонізм до фітопатогенів [27].
<i>Actinomadura</i>	Синтез антибіотиків, стимуляція росту рослин, біоконтроль [51].
<i>Nocardia</i> , <i>Nocardiopsis</i> , <i>Pseudonocardia</i>	Розклад органічних сполук, біоконтроль, стимуляція росту [51].
<i>Microbacterium</i> , <i>Leifsonia</i> , <i>Demequina</i>	Синтез ІАА та ферментів, розчинення фосфатів [51].

Ріст-стимулювальні актиноміцети здатні синтезувати фітогормони (зокрема IAA), антибіотики, лізоцими, сидерофори та ферменти, що мобілізують поживні речовини. Вони також беруть участь у фіксації азоту, розчиненні фосфатів і підвищенні доступності мікроелементів.

До найважливіших родів ріст-стимулювальних актиноміцетів належать *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Microbispora*, *Actinomadura*, *Nocardia*, *Leifsonia*, *Microbacterium*, *Pseudonocardia*, *Nocardiosis*, *Saccharopolyspora* та *Demequina*. Представники цих родів широко використовуються як перспективні агенти біоконтролю і біостимуляції в агробіотехнології (див. табл. 1.1).

Актиноміцети мають високий потенціал для біотехнологічного застосування завдяки здатності продукувати широкий спектр вторинних метаболітів — антибіотиків, фітогормонів, сидерофорів і ферментів, що регулюють ріст рослин та їхній захист. Їхня стійкість, адаптивність до ґрунтових умов і комплексна дія роблять актиноміцети перспективною основою для створення біопрепаратів нового покоління, спрямованих на підвищення продуктивності сільськогосподарських культур і підтримання родючості ґрунтів.

1.3. Механізми ріст-стимулювальної активності PGPR

1.3.1. Фітогормональний механізм. PGPR реалізують свій вплив на рослини передусім через фітогормональну регуляцію — синтез і модифікацію балансу ендогенних фітогормонів у рослинних клітинах. Цей механізм відіграє ключову роль у формуванні кореневої архітекtonіки, нарощуванні біомаси, підвищенні продуктивності та стійкості рослин до біотичних і абіотичних стресів.

Однією з найважливіших груп фітогормонів, асоційованих із активністю PGPR, є ауксини, зокрема IAA, які стимулюють поділ і диференціацію клітин, індукують утворення бічних і адвентивних коренів, а також підвищують ефективність поглинання води й мінеральних елементів кореневою системою

рослин [54]. Не менш значущу роль відіграють цитокиніни, що індукують клітинний поділ у меристематичних тканинах, стимулюють ріст пагонів, уповільнюють процеси старіння листків і підтримують високу фотосинтетичну активність рослин [54]. Гібереліни, синтез яких також може регулюватися PGPR, беруть участь у контролі подовження стебел, проростання насіння, індукції цвітіння та формування плодів [54].

Важливим елементом фітогормональної регуляції є абсцизова кислота (англ. *abscisic acid*, ABA), яка відіграє провідну роль у підтриманні водного балансу рослин і забезпечує підвищення їх толерантності до посухи, засолення та низькотемпературного стресу [55]. Окрему увагу слід приділити регуляції рівня етилену (англ. *ethylene*, ET), оскільки надлишкове його накопичення зазвичай пригнічує ріст і розвиток рослин. PGPR здатні знижувати концентрацію етилену завдяки активності ферменту 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат-деамінази, який каталізує розщеплення його попередника — 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти, що, у свою чергу, зменшує негативні прояви стресових реакцій у рослин [55, 4].

Крім безпосереднього синтезу фітогормонів, PGPR можуть модулювати експресію рослинних генів, залучених до їх біосинтезу або деградації, а також змінювати чутливість клітин до фітогормональних сигналів. Така багаторівнева регуляція забезпечує тонке налаштування фізіологічних процесів, пов'язаних із ростом, розвитком, морфогенезом і адаптацією рослин до несприятливих умов середовища.

Отже, фітогормональний механізм дії PGPR є фундаментальною складовою їх симбіотичного впливу на рослини та визначає ефективність використання цих мікроорганізмів у складі біопрепаратів для підвищення врожайності й стійкості агроєкосистем.

1.3.2. Антагоністичний механізм. PGPR відіграють важливу роль у формуванні фітосанітарної стійкості агроєкосистем, виступаючи природними агентами біологічного контролю фітопатогенів. Завдяки комплексу

антагоністичних механізмів PGPR ефективно пригнічують розвиток фітопатогенних мікроорганізмів, забезпечуючи екологічно безпечну альтернативу традиційним хімічним засобам захисту рослин.

Одним із ключових проявів антагоністичної активності PGPR є синтез широкого спектра антимікробних сполук. Представники родів *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Burkholderia* та *Streptomyces* продукують антибіотичні й фунгіцидні метаболіти, зокрема ітурини, сурфактини, феназини, піролнітрини та 2,4-діацетилфлуороглюцинол, а також літичні ферменти, такі як хітинази, глюканази, протеази й целюлази. Ці сполуки порушують цілісність клітинних стінок грибів і бактерій, інгібують їхній метаболізм і перешкоджають колонізації кореневої системи рослин патогенними організмами [47].

Важливим елементом антагоністичного механізму є конкуренція за поживні ресурси та екологічні ніші в ризосфері. PGPR ефективно конкурують із фітопатогенами за мікроелементи, насамперед за іони заліза, завдяки синтезу сидерофорів — низькомолекулярних хелатуючих сполук, що зв'язують Fe^{3+} і обмежують його доступність для патогенних мікроорганізмів. Одночасно PGPR швидко колонізують поверхню коренів і формують біоплівки, які створюють фізичний бар'єр для адгезії та проникнення патогенів у рослинні тканини [58].

Окрім прямого впливу на патогени, PGPR здатні індукувати системну резистентність рослин (англ. induced systemic resistance, ISR), активуючи їхні внутрішні захисні механізми. У результаті так званого «праймінгу» (англ. priming) імунної системи рослин посилюється відповідь на патогенну інвазію, що супроводжується активацією сигнальних шляхів жасмонової кислоти (англ. jasmonic acid, JA) та етилену (англ. ethylene, ET). Це призводить до підвищення активності ферментів захисного й антиоксидантного профілю, зокрема пероксидаз, поліфенолоксидаз і β -1,3-глюканаз, що обмежують розвиток інфекційного процесу [5].

Таким чином, антагоністична активність PGPR має комплексний характер і поєднує прямий біохімічний вплив на фітопатогени з опосередкованим

посиленням захисних реакцій рослин. Сукупність цих механізмів визначає високий потенціал PGPR як складників біопрепаратів для біологічного контролю фітопатогенів і підтримання фітосанітарної рівноваги агроєкосистем без застосування токсичних пестицидів.

1.3.3. Антистресовий механізм. PGPR підвищують толерантність рослин до різних абіотичних стресів — зокрема посухи, засолення, дії важких металів та температурних коливань — через низку взаємопов'язаних фізіолого-біохімічних та молекулярних механізмів. Внаслідок цього PGPR сприяють підтриманню клітинного гомеостазу, оптимізації метаболізму та збереженню продуктивності рослин за стресових умов.

Одним із ключових елементів антистресової дії PGPR є регуляція фітогормонального балансу, що поєднується з активністю ферменту 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат-деамінази (англ. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, ACC-deaminase). Мікроорганізми здатні підвищувати рівень ауксинів, знижувати концентрацію стрес-індукованого етилену за рахунок розщеплення його попередника та модулювати синтез абсцизової кислоти, що забезпечує ефективну регуляцію водного балансу, покращення розвитку кореневої системи й підвищення адаптивності рослин до посушливих і засолених умов [10].

Важливу роль у формуванні антистресової відповіді відіграє активація антиоксидантної системи рослин. Під впливом PGPR посилюється синтез антиоксидантних ферментів, зокрема каталази, пероксидази, супероксиддисмутази та глутатіонредуктази, які нейтралізують надлишкові активні форми кисню, зменшують рівень окисного ушкодження ліпідів, білків і нуклеїнових кислот і тим самим підвищують стійкість клітин до стресових впливів [10].

Не менш значущим механізмом є індукція накопичення осмопротекторів і синтез екзополісахаридів (англ. exopolysaccharides, EPS). PGPR стимулюють акумуляцію низькомолекулярних сполук, таких як пролін, трегалоза, розчинні

цукри й амінокислоти, які стабілізують білкові та мембранні структури в умовах дегідратації. Паралельно мікроорганізми продукують екзополісахариди, що сприяють агрегації ґрунтових частинок, підвищують утримання вологи та формують захисний бар'єр у ризосфері, зменшуючи надходження токсичних іонів до кореневої системи рослин [10].

Крім того, окремі штами PGPR здатні модулювати експресію генів, пов'язаних зі стресостійкістю рослин, зокрема *DREB2*, *CTR1*, *LEA* та *HSP70*, які кодують захисні білки, регулятори іонного транспорту та молекулярні шаперони, відповідальні за стабілізацію клітинних структур. Така перебудова транскрипційного профілю забезпечує системну адаптацію рослин до несприятливих факторів навколишнього середовища [10].

Отже, сукупна дія антистресових механізмів PGPR формує комплексну захисну відповідь, що охоплює гормональну регуляцію, посилення антиоксидантного захисту, стабілізацію клітинних структур і активацію генетичних програм стійкості. У цьому контексті PGPR розглядаються як перспективний біоінструмент для формування стрес-толерантних агроecosистем і забезпечення стабільності врожайності в умовах кліматичних змін.

1.4. Монокультури та мікробні консорціуми як основа сучасних біопрепаратів

1.4.1. Монокультурні біосистеми у створенні біопрепаратів: властивості, переваги та обмеження. Використання монокультур мікроорганізмів залишається традиційною й водночас ефективною стратегією в біотехнологічному виробництві. Такі системи вирізняються високим рівнем контрольованості, відтворюваності та прогнозованості результатів, що робить їх оптимальними для наукових досліджень і промислового застосування. У сучасній біотехнології монокультури широко використовуються для синтезу

рекомбінантних білків, ферментів, антибіотиків, органічних кислот і біополімерів.

Монокультурні системи забезпечують стабільні умови росту та метаболізму, що спрощує контроль параметрів культивування, оптимізацію поживних середовищ та масштабування процесів. Ця особливість зумовлює їхню високу ефективність у виробництві монофункціональних біопрепаратів, де необхідні чистота продукту та відтворюваність результатів [42]. Завдяки генетичній однорідності такі культури є зручними об'єктами для здійснення генетичних модифікацій, спрямованих на підвищення продуктивності, перенаправлення метаболічних потоків або біосинтез нових сполук. Саме тому рекомбінантні штами *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens*, *Saccharomyces cerevisiae* та інших видів широко застосовуються у фармацевтичних і промислових біотехнологіях [32]. Окрім того, монокультури відповідають міжнародним регуляторним нормам, зокрема вимогам GMP (англ. good manufacturing practice) та профільним ISO-стандартам, що спрощує сертифікацію продукції та забезпечує її безпечність [32].

Попри численні переваги, використання монокультур супроводжується низкою обмежень. Навіть за умов ретельної оптимізації культур середовища та параметрів культивування їхні метаболічні можливості часто досягають фізіологічної межі, що унеможливорює подальше збільшення продуктивності. Висока чутливість до контамінації є ще одним критичним фактором: потрапляння сторонніх мікроорганізмів може порушити метаболізм продуктивного штаму, знизити вихід цільового продукту або повністю зірвати ферментаційний цикл [44]. Крім того, монокультури характеризуються обмеженою метаболічною гнучкістю, оскільки не здатні реалізувати синергетичні механізми, властиві мікробним спільнотам. Унаслідок цього вони є менш ефективними в переробці складних органічних субстратів, трансформації агровідходів або біоремедіації забруднених середовищ [42].

Отже, хоча монокультурні системи й забезпечують простоту контролю та стандартизації, сучасні біотехнологічні тенденції демонструють поступовий перехід до використання складніших мікробних спільнот, які здатні реалізувати ширший спектр метаболічних функцій.

1.4.2. Функціональна організація та біотехнологічний потенціал мікробних консорціумів. Використання мікробних консорціумів — керованих асоціацій кількох видів або штамів мікроорганізмів — набуває все більшого значення в сучасній біотехнології, сільському господарстві та екологічних технологіях. На відміну від монокультур, консорціуми характеризуються широким спектром метаболічних можливостей, стійкістю до стресових чинників і функціональною взаємодоповнюваністю між компонентами, що забезпечує їхню високу ефективність і адаптивність.

Завдяки взаємодії представників різних родів, зокрема *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Azotobacter*, *Trichoderma*, *Rhizophagus*, мікробні консорціуми демонструють виражений синергетичний ефект. Це підвищує їхню здатність до виконання складних біологічних процесів, таких як біоремедіація, стимуляція росту рослин, забезпечення фітозахисту та стабілізація ґрунтових екосистем. Розподіл метаболічних функцій між членами спільноти сприяє підвищенню відмовостійкості, толерантності до змін середовища та гомеостатичній стабільності консорціумів [36].

У сільському господарстві мікробні консорціуми застосовуються як багатофункціональні біопрепарати — біодобрива, біостимулятори та біопестициди — які одночасно забезпечують покращення живлення рослин, їхній фітозахист і підвищену стійкість до стресів. Завдяки взаємодії PGPR, мікоризних грибів та актиноміцетів такі препарати дозволяють підвищувати врожайність, покращувати якість продукції та зменшувати залежність від мінеральних добрив і хімічних засобів захисту [36].

У біовиробництві та метаболічній інженерії синтетичні консорціуми набули широкого застосування завдяки можливості раціонального розподілу

метаболических шляхів між різними мікроорганізмами. Це забезпечує високу продуктивність при синтезі фармацевтичних сполук, біопалива, органічних кислот, амінокислот та інших високоцінних біопродуктів, а також дозволяє використовувати складні або низьковартісні субстрати, зокрема лігноцелюлозну біомасу [49]. Значну увагу приділяють і екологічним застосуванням консорціумів, зокрема у біоремедіації забруднених ґрунтів і вод, переробці органічних відходів та біотрансформації полімерних матеріалів. Завдяки комплементарним метаболічним шляхам члени консорціумів можуть ефективно розкласти токсичні речовини, важкі метали та складні полімери [49].

Попри очевидні переваги, створення й керування мікробними консорціумами залишається складним завданням. Основні труднощі пов'язані з необхідністю забезпечення стабільної взаємодії між видами, мінімізації міжвидової конкуренції, узгодження оптимальних умов росту та попередження небажаних змін домінування компонентів. Завдяки розвитку синтетичної біології, обчислювального моделювання, мікрофлюїдних платформ та модульних біореакторів стало можливим точніше конструювати стабільні багатовидові системи [49]. Разом з тим перешкодою для широкого впровадження консорціумів у виробництво залишаються регуляторні та комерційні бар'єри, оскільки багатовидові біопрепарати потребують уніфікованих стандартів безпеки та вдосконалених процедур реєстрації [55]. Новітні інструменти штучного інтелекту, машинного навчання та омік-технологій (метагеноміки, метатранскриптоміки, метаболоміки) відкривають нові можливості для оптимізації функціонування консорціумів і прогнозування їхніх метаболічних взаємодій [56].

Отже, мікробні консорціуми становлять перспективний напрям розвитку біотехнології майбутнього, оскільки поєднують високу функціональність, екологічну сталість і здатність до адаптації. Перехід від монокультур до консорціумів відображає еволюцію сучасних біопрепаратів, орієнтованих на стійке використання біоресурсів та охорону довкілля.

1.5. Регуляторні й екологічні аспекти застосування біопрепаратів в Україні та світі

Біологічні засоби, включаючи біодобрива, біопестициди та інші мікробні препарати, дедалі ширше застосовуються у контексті сталого розвитку сільського господарства. Проте їхній глобальний регуляторний та екологічний ландшафт залишається складним, неоднорідним і динамічним. Відмінності у регуляторних підходах різних країн формують суттєві варіації у вимогах до безпеки, реєстрації та ринкового доступу таких продуктів.

У низці країн, зокрема США, Аргентині та Австралії, переважає *регулювання на основі продукту*, що передбачає оцінку насамперед властивостей і безпечності кінцевого препарату. Натомість Європейський Союз (ЄС) застосовує *регулювання на основі процесу*, з акцентом на характеристиках технології отримання продукту, включно з використанням методів генної інженерії. Ця різниця призводить до суттєвих відмінностей у процедурах затвердження біопрепаратів, термінах реєстрації та можливостях їхнього виходу на ринок [19].

У межах ЄС створено розгалужену нормативну базу, спрямовану на підтримку біологічних продуктів та інтеграцію принципів циркулярної економіки. До ключових актів належать Рамкова директива про відходи (2008/98/EC), Регламент (ЄС) 2018/848, який визначає вимоги до органічного виробництва, та Регламент (ЄС) 2019/1009, що регулює обіг добрив на ринку ЄС. Проте навіть у межах цієї системи залишаються прогалини щодо оцінки нових біологічних препаратів і матеріалів, отриманих із відходів, що потребує подальшого нормативного вдосконалення [34].

В Україні застосування біопрепаратів регулюється чинним законодавством у сферах захисту рослин, карантинного контролю, обігу пестицидів та агрохімікатів. Усі біопрепарати підлягають обов'язковій державній реєстрації, яка включає комплексну оцінку їхньої безпечності для людини, тварин і довкілля

[67]. Основними регуляторними інституціями є Держпродспоживслужба та Інститут захисту рослин НААН, що здійснюють експертизу, моніторинг, контроль якості й аналіз ефективності біологічних засобів захисту рослин [73]. Для виходу на ринок такі препарати повинні мати сертифікати відповідності, що підтверджують їхню ефективність, стабільність та екологічну безпечність, особливо якщо кінцева продукція орієнтована на експорт.

З екологічної точки зору біопрепарати пропонують значно нижчі ризики забруднення довкілля порівняно із синтетичними агрохімікатами. Вони зменшують накопичення токсичних залишків у ґрунті, сприяють відновленню мікробіологічної рівноваги та позитивно впливають на біорізноманіття [34]. Застосування таких засобів сприяє відновленню ґрунтової мікробіоти, підвищує родючість і стійкість ґрунтів до деградаційних процесів. Крім того, вони допомагають мінімізувати ризик формування резистентності у шкідників і патогенів — проблему, що часто виникає при тривалому використанні хімічних пестицидів [70].

Використання біопрепаратів повністю відповідає концепції сталого розвитку, що передбачає збалансоване поєднання економічної ефективності, екологічної безпеки та соціальної відповідальності. Вітчизняні виробники, зокрема компанія BTU, активно адаптують свою продукцію до вимог європейських екологічних стандартів, що відкриває нові можливості для експорту та сприяє розширенню національного ринку біопрепаратів [64].

У світі понад 500 компаній спеціалізуються на виробництві біологічних препаратів. Серед ключових гравців — BASF, Syngenta, Bayer, Corteva, UPL. Найбільш розвинені ринки зосереджені у США, країнах ЄС, Китаї та Індії, де біопрепарати інтегруються в державні програми аграрного розвитку, екологічні ініціативи та стратегії зменшення використання хімічних агроінпутів [67].

У розділі показано, що біопрепарати відіграють ключову роль у становленні сучасного сталого сільського господарства, забезпечуючи

підвищення родючості ґрунту, покращення росту й здоров'я рослин та зменшення залежності від хімічних агроінпутів (англ. agricultural inputs). Основні групи ріст-стимулювальних мікроорганізмів — PGPR, мікоризні гриби та актиноміцети — формують фундамент мікробних біопрепаратів завдяки здатності покращувати мінеральне живлення рослин, активувати їхній захист і підвищувати толерантність до стресів. Механізми дії PGPR охоплюють фітогормональну регуляцію, антагоністичний вплив на патогени та формування антистресової відповіді, що демонструє комплексний характер взаємодії мікроорганізмів із рослинами.

Сучасні тенденції засвідчують перехід від монокультурних систем до мікробних консорціумів, які забезпечують вищу метаболічну різноманітність, стабільність і функціональну результативність у складних біотехнологічних процесах. Огляд регуляторних аспектів свідчить про наявність значних відмінностей між підходами США та ЄС, що впливає на вимоги до реєстрації та обігу біопрепаратів. Україна поступово гармонізує свою нормативну базу з європейськими стандартами, забезпечуючи умови для безпечного використання мікробних препаратів та інтеграції на світові ринки. Сукупність екологічних і технологічних переваг біопрепаратів формує підґрунтя для їхньої ключової ролі у переході до екологізованого та високоефективного агровиробництва.

РОЗДІЛ 2

АНАЛІЗ ВІТЧИЗНЯНОГО ТА СВІТОВОГО ДОСВІДУ РОЗРОБКИ Й ЗАСТОСУВАННЯ БІОПРЕПАРАТІВ НА ОСНОВІ РІСТ- СТИМУЛЮВАЛЬНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ

2.1. Сучасний ринок біопрепаратів в Україні

Сучасний український ринок біопрепаратів представлений низкою провідних виробників, серед яких ключові позиції займають компанії «БТУ-ЦЕНТР» та ТОВ «Ензим-Агро». Поряд із ними активно розвиваються інші підприємства, що спеціалізуються на біотехнологічних розробках для аграрного сектору та забезпечують зростаючий попит на екологічно безпечні засоби живлення і захисту рослин.

«БТУ-ЦЕНТР» — провідний національний виробник, розташований у місті Ладижин Вінницької області, з понад 25-річним досвідом роботи у сфері промислової біотехнології. Компанія є лідером ринку мікробіологічних препаратів та пропонує понад 60 видів продукції різного призначення: біофунгіциди, біоінсектициди, біоінокулянти, деструктори рослинних решток, біостимулятори росту, органічні добрива й кормові добавки для тваринництва. Виробництво відповідає сучасним стандартам якості та безпеки, а підприємство активно бере участь у міжнародних галузевих подіях, зокрема BioAg World Congress [12].

ТОВ «Ензим-Агро» входить до науково-виробничої групи «Ензим» і є одним із найбільш технологічно оснащених виробників біопрепаратів в Україні. Підприємство спеціалізується на мікробіологічних засобах для захисту рослин і стимуляції їхнього росту, а виробничі потужності дають змогу випускати понад 4 000 тонн продукції на рік. Компанія підтримує повний цикл розробки — від створення формул до контролю якості — завдяки роботі трьох сучасних лабораторій. Асортимент включає стимулятори росту та антистресанти,

біопестициди (фунгіциди, інсектициди), мікродобрива, інокулянти, засоби для поліпшення ґрунтів, деструктори рослинних решток і допоміжні компоненти (ад'юванти, прилипачі тощо). До відомих препаратів належать Актарофіт, Лімацид, ФітоДоктор[21].

Серед інших учасників ринку варто відзначити ТОВ «Біона», яке пропонує широкий спектр біопрепаратів для різних аграрних напрямів та має власну науково-дослідну інфраструктуру; ТОВ «Органік Стандарт», що, окрім сертифікаційної діяльності, займається впровадженням екологічних технологічних рішень для виробників; а також ТОВ «АгроБіотех», яке зосереджується на розробленні біологічних засобів захисту рослин і підвищення їх продуктивності та активно співпрацює з науковими установами [77].

Загалом український ринок біопрепаратів демонструє динамічний розвиток, орієнтований на інтеграцію біотехнологічних інновацій у практику рослинництва та перехід до більш сталих моделей агровиробництва.

2.2. Міжнародний досвід виробництва біопрепаратів

ЄС є одним із глобальних лідерів у розробці, виробництві та регуляції біопрепаратів, включаючи біостимулятори, біопестициди, біофармацевтичні продукти та біоматеріали. Регуляторна система ЄС вирізняється багаторівневим підходом, який охоплює класифікацію, оцінку безпеки та процедури реєстрації. Біопрепарати можуть реєструватися як біопестициди або біостимулятори, причому для біостимуляторів передбачено спрощену та економічно доступнішу процедуру. З 2022 року діють оновлені регламенти (EU 2022/1438–1441), що прискорюють допуск на ринок мікробних препаратів для аграрного використання. Для біофармацевтичних засобів діє централізована процедура через Європейське агентство з лікарських засобів (EMA), особливо щодо біосимілярів та препаратів передової терапії (ATMPs), що гарантує високу якість і безпеку продукції [45].

Дослідження та інновації підтримуються в межах програми Horizon Europe, а асоціація Medicines for Europe забезпечує гармонізацію правових норм і просування біоподібних препаратів на внутрішньому ринку. Значний внесок у розвиток біопрепаратів роблять європейські компанії Koppert, Biobest, Certis Belchim, які формують технологічні стандарти галузі [63].

У Сполучених Штатах виробництво та використання біопрепаратів регулюється в межах так званої «Координованої рамки» (англ. Coordinated Framework), що поєднує компетенції FDA, USDA та EPA. Така модель забезпечує багаторівневий контроль безпеки, хоча й створює певні бюрократичні бар'єри через дублювання процедур. Останні нормативні зміни, зокрема SECURE rule, спрямовані на спрощення регулювання низькоризикових ГМО-культур і стимуляцію участі малих інноваційних компаній у ринку біотехнологій [50].

США є одним із найбільших виробників біопрепаратів, серед яких домінують біоінсектициди на основі *Bacillus thuringiensis* та *Beauveria bassiana*, біофунгіциди (*Trichoderma* spp., *Streptomyces* spp.), біостимулятори (екстракти морських водоростей, амінокислоти, гумінові сполуки), а також інокулянти для зернобобових та злакових культур (*Rhizobium*, *Azospirillum*). До провідних компаній належать Corteva Agriscience, Marrone Bio Innovations, Valent BioSciences, Certis Biologicals та AgBiome, які активно впроваджують інноваційні мікробні технології в агровиробництво [66].

Індія демонструє один із найдинамічніших темпів розвитку ринку біопрепаратів, що значною мірою зумовлено державною підтримкою. Міністерство сільського господарства впроваджує спеціальні програми — National Mission on Sustainable Agriculture (NMSA) та Paramparagat Krishi Vikas Yojana (PKVY), які забезпечують субсидії, навчальні програми та популяризацію біопрепаратів серед фермерів. У країні налічується понад 500 зареєстрованих виробників, значна частина яких співпрацює з державними науковими центрами.

Серед провідних виробників виділяють National Fertilizers Limited (NFL), T. Stanes & Company, Agri Life та Multiplex Group. Важливу роль у розробці нових біотехнологічних рішень відіграє ICAR (Indian Council of Agricultural Research). Найпоширенішими у виробництві є азотфіксуючі бактерії (*Azotobacter*, *Rhizobium*, *Azospirillum*), фосфоррозчинні мікроорганізми (*Bacillus* spp., *Pseudomonas* spp.), а також біофунгіциди та біоінсектициди (*Trichoderma harzianum*, *B. bassiana*, *Metarhizium anisopliae*), компостні активатори та деструктори органічної сировини [66].

Китай є одним із глобальних центрів розвитку біотехнологій, інтегруючи виробництво біопрепаратів у стратегічну програму «Made in China 2025». Метою програми є підвищення технологічної самостійності країни та модернізація промисловості, включно з аграрним сектором. Китайські підприємства активно розробляють біофунгіциди, біоінсектициди, біостимулятори й мікробні добрива. Серед провідних виробників виділяють Jiangsu Rotam, Beijing Multigrass Formulation, Qingdao Seawin Biotech, які спеціалізуються на промислових біоактивних формулах для рослинництва [75].

Китай продовжує інвестувати в R&D-центри, інноваційні лабораторії та випробувальні майданчики, поступово переходячи від запозичення технологій до створення власних наукових платформ. Висока динаміка розвитку галузі підтверджується результатами виставки CAC Shanghai 2025, де понад половину експозицій були присвячені біопестицидам та іншим біологічним засобам, що свідчить про масштабну біологізацію аграрного виробництва в країні [74].

2.3. Порівняльна характеристика комерційних препаратів на основі *Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*

Комерційні мікробні препарати на основі азотфіксуючих, фосформобілізуєчих і антагоністичних бактерій широко застосовуються у світовому рослинництві. Їхній склад, штамова специфіка, біологічні властивості

та цільові культури суттєво відрізняються, що визначає ефективність препаратів за різних ґрунтово-кліматичних умов. У цьому підпункті подано порівняльний аналіз найпоширеніших препаратів, представлених на українському та міжнародному ринках.

2.3.1. Препарати на основі *Azotobacter*. Бактерії роду *Azotobacter* є вільноживучими азотфіксаторами, здатними підвищувати доступність азоту в ґрунті, стимулювати ріст рослин і покращувати агрохімічні властивості ґрунту. Комерційні біопрепарати відрізняються штамми, формами подачі, спектром дії та цільовими культурами. В Україні найбільш поширені препарати — «Азотофіт-Р» і «Азотобактерин-К», що застосовуються для підвищення азотного живлення та біостимуляції рослин (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Azotobacter*

Назва препарату	Штам бактерій	Країна-виробник	Цільові культури	Основна дія
Азотофіт-Р	<i>A. chroococcum</i>	Україна	Овочі, зернові, технічні	Азотфіксація, стимуляція росту [65].
Азотобактерин-К	<i>A. vinelandii</i>	Україна	Картопля, овочі, квіти	Біостимуляція, покращення ґрунту [62].
Sardar Biofertilizers	<i>Azotobacter</i> , <i>Azospirillum</i>	Індія	Усі типи культур	Забезпечення рослин доступними формами поживних речовин і стимуляція їх росту [1].

Phylazonit-M	<i>A. chroococci</i> <i>m</i>	Угорщина	Рис, кукурудза	Біологічна активація ґрунту та мобілізація поживних речовин [1].
Dimargon I	<i>A. chroococci</i> <i>m</i>	Колумбія	Рис, бавовник	Активізація природного імунітету рослин та біологічне пригнічення патогенів [1].

2.3.2. Препарати на основі *Bacillus*. Бактерії роду *Bacillus* використовуються для формулювання біостимуляторів, біофунгіцидів, біонематицидів та біодобрив завдяки їхній здатності продукувати антимікробні метаболіти, ферменти та стимулятори росту. В Україні найпоширеніші препарати — «Альбіт», «Бактофіт» та «Бактерра» (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Bacillus*

Назва препарату	Штам бактерій	Країна-виробник	Цільові культури	Основна дія
Альбіт	<i>B. megaterium</i>	Україна	Зернові, овочі, технічні	Антистресова дія, стимуляція росту [78].
Бактофіт	<i>B. subtilis</i>	Україна	Овочі, плодові, ягідні	Біофунгіцид, пригнічення патогенів [78].

Бактерра	<i>B. thuringiensis</i>	Україна	Капуста, картопля, плодові	Інсектицидна дія проти шкідників [78].
Revitalize	<i>B. amyloliquefa</i> <i>ciens</i> штам <i>D747</i>	США	Овочі, плодові, ягідні	Індукція системної резистентності, стимуляція цвітіння, біофунгіцид [8].
Sinobest	<i>B. amyloliquefa</i> <i>ciens</i> штам <i>DSM7</i>	Китай	Зернові, технічні, овочі, плодові	Біофунгіцид, стимулятор росту, азотфіксація та мобілізація поживних речовин [8].

2.3.3. Препарати на основі *Pseudomonas*. Рід *Pseudomonas* представлений ефективними антагоністами ґрунтових і листових патогенів, здатними до синтезу антибіотиків, сидерофорів, фітогормонів та індукторів системної резистентності. Найвідомішими препаратами в Україні є «Планриз», «Флуобактерин» і «Флуоробактерин» (табл. 2.3).

Таблиця 2.3

Порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Pseudomonas*

Назва препарату	Штам бактерій	Країна- виробник	Цільові культури	Основна дія
Планриз	<i>P. fluorescens</i> штам AP-33	Україна	Зернові, овочі, картопля	Біофунгіцид, стимулятор росту, індуктор імунітету [69].
Флуобактерин	<i>P. fluorescens</i>	Україна	Зернові, технічні	Захист від коренових гнилей,

				стимуляція росту [78].
Флуоробактерин	<i>P. putida</i>	Україна	Бобові, зернові	Азотфіксація, мобілізація фосфору, антистресова дія [78].
BlightBan A506	<i>P. fluorescens</i> штам A506	США	Плодові	Захист яблуні, груші від бактеріального опіку [29].
BARVAR-P-2	<i>P. putida</i>	Бразилія	Зернові, овочі, бобові, технічні	Перетворюють нерозчинні форми фосфору в доступні для рослин [7].

2.3.4. Препарати на основі *Rhizobium*. Інокулянти на основі бобових симбіотичних бактерій роду *Rhizobium* та *Bradyrhizobium* є ключовими мікробними препаратами для покращення азотного живлення бобових культур. Утворення бульбочок і симбіотична азотфіксація забезпечують підвищення врожайності та покращення ґрунтової родючості. Найпоширеніші препарати — «Ризогумін» і «Ризобофит» (табл. 2.4).

Таблиця 2.4

Порівняльна характеристика біопрепаратів на основі *Rhizobium*

Назва препарату	Штам бактерій	Країна-виробник	Цільові культури	Основна дія
Ризогумін	<i>B. japonicum</i> 46, М-8	Україна	Соя, люпин, горох	Симбіотична азотфіксація, стимуляція росту [72].

Ризобофіт	<i>R. phaseoli</i> штам ФБ1	Україна	Квасоля, нут	Формування бульбочок, антистрессова дія [72].
Хелп- Гумін	<i>B. japonicum</i>	Угорщина	Соя	Біологічне живлення, покращення структури ґрунту [72].
Legumefix	<i>R. leguminosarum</i> , <i>B. japonicum</i>	Велика Британія	Соя, нут, горох, сочевиця	Позитивний вплив на ґрунт, підвищення врожайності та якості, симбіотична азотфіксація [3].
Штам LCS0306	<i>R. leguminosarum</i> <i>bv. phaseoli</i>	Іспанія	Квасоля	Покращення азотфіксації, стимуляція росту та підвищення врожайності <i>Phaseolus vulgaris</i> (звичайної квасолі) [37].

2.4. Аналіз патентних заявок на біопрепарати PGPR за останні 10 років

Світовий ринок біопрепаратів на основі PGPR демонструє стійку тенденцію до зростання інноваційної активності, що відображається у збільшенні кількості патентних заявок протягом останнього десятиліття. Значний інтерес до PGPR обумовлений їхнім потенціалом у підвищенні врожайності, покращенні живлення рослин, біоконтролі фітопатогенів та забезпеченні стійкості культур до абіотичних стресів.

Аналіз міжнародних патентних баз свідчить, що протягом 2015–2025 рр. найбільшу кількість заявок подано в Китаї — близько 600 патентних документів, що відображає цілеспрямовану державну підтримку біотехнологічних інновацій та стратегічні програми, спрямовані на розвиток біологізації агросектору. Значний обсяг патентування припадає також на WIPO (PCT) — приблизно 350 міжнародних публікацій, що підкреслює глобальний характер цього напрямку.

США традиційно утримують високі позиції у сфері прикладної агробіотехнології, подавши близько 240 заявок, багато з яких пов'язані з розробкою мікробних консорціумів, рекомбінантних штамів *Bacillus* та *Pseudomonas*, а також інноваційних способів інокуляції та формуляції біопрепаратів. У країнах Європейського Союзу зареєстровано близько 150 патентів, причому більшість з них зосереджена на PGPR-композиціях, що відповідають новим екологічним стандартам ЄС. Індія подала приблизно 120 заявок, активно розвиваючи сектор біодобрив та мікробних інокулянтів для дрібних фермерських господарств.

У таблиці 2.5 наведено вибрані патентні заявки, подані у 2016–2025 рр., які стосуються розробки PGPR-препаратів, включно з новими штамми, методами формулювання, комбінованими бактеріальними композиціями та засобами індукції стресостійкості рослин.

Таблиця 2.5

Патентні заявки на біопрепарати PGPR за період з 2016 по 2025 рік

Номер патенту	Дата публікації	Країна	Назва	PGPR
EP2970867 A1 [39]	20.01.2016	ЄС	Бактерії, що стимулюють ріст рослин, і способи їх використання.	PGPB (нові штамми <i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i>)

WO201601 6508A1 [57]	04.02.2016	WIPO	Використання <i>Bacillus methylotrophicus</i> як стимулятора росту рослин і засобу біологічного контролю, а також ізолятів зазначеного виду.	<i>B. methylotrophicus</i>
WO201619 5779A1 [40]	08.12.2016	WIPO	Добриво, що стимулює ріст рослин і містить ризобактерії.	<i>Bacillus megaterium</i> , <i>Bacillus licheniformis</i>
WO201712 5894A1 [16]	27.07.2017	WIPO	Склади та методи забезпечення рослин толерантністю до абіотичних стресових умов.	PGPR (<i>Bacillus</i> , <i>Pseudomonas</i>)
WO201718 6990A1 [15]	02.11.2017	WIPO	Спосіб отримання композиції, що стимулює ріст рослин, з використанням <i>Pseudomonas putida</i> , та застосування зазначеного складу.	<i>P. putida</i>
US2019015 0454A1 [17]	23.05.2019	США	Склади, що містять штами бацил, та способи їх	<i>Bacillus</i> spp.

			застосування для пригнічення грибкових фітопатогенів	
CN110016 445A [6]	16.07.2019	Китай	Штам <i>B. megaterium</i> з азотфіксувальною здатністю та його застосування	<i>B. megaterium</i> N3
CN108676 755B [31]	24.07.2020	Китай	Мікробне рідке добриво, що містить бацили: спосіб приготування та застосування	<i>B. licheniformis</i> , <i>B. subtilis</i>
EP3697745 B9 [30]	16.10.2024	ЄС	Спосіб отримання рідкого органічного біодобрива для грунту та/або рослин, біодобрива і способи його використання	<i>Bacillus</i> spp. (фосфатмобілізую чі штами, переважно <i>B. subtilis</i>)
CN115820 477A [2]	16.05.2025	Китай	Агробактерія, що стимулює ріст рослин, та її застосування	<i>Agrobacterium</i> <i>larrymoorei</i>

2.5. Основні проблеми ефективності та стабільності мікробних препаратів у польових умовах

Ефективність і стабільність мікробних препаратів у польових умовах визначаються комплексом екологічних, агротехнічних та біологічних чинників,

що істотно впливають на життєздатність мікроорганізмів та їх здатність колонізувати ризосферу. Основні обмеження пов'язані з чутливістю мікробних культур до коливань середовища, конкуренцією з автохтонною мікробіотою ґрунту та недостатньою стабільністю біологічної активності під час зберігання і застосування.

Одним із ключових викликів є висока залежність дії препаратів від умов ґрунтового середовища. Тип ґрунту, зокрема його структура, аерація та вміст органічної речовини, значною мірою визначає ефективність колонізації кореневої зони інтродукованими штамми [76]. Фактори абіотичного стресу — температура, вологість, кислотність (pH) — здатні суттєво знижувати виживання та метаболічну активність мікроорганізмів. Наприклад, надмірна сухість або закислення ґрунту призводять до швидкого зниження чисельності введених бактерій. Додатково, внесення мінеральних добрив і хімічних пестицидів може модифікувати мікробіоценоз і пригнічувати активність мікробних біопрепаратів [68].

Серйозним обмеженням залишається конкуренція з природною мікрофлорою ґрунту. За оцінками, до 90 % інтродукованих мікроорганізмів гине в перші години або дні після внесення в ґрунт через несприятливі умови або конкурентний тиск автохтонних популяцій. Це знижує здатність штамів до колонізації та формування стабільних функціональних популяцій.

Додатковим чинником є недостатня стабільність при зберіганні та транспортуванні, оскільки багато біопрепаратів мають обмежений термін придатності та чутливі до зміни температури й вологості. Зниження життєздатності штамів до моменту внесення в поле призводить до втрати ефективності препарату [71].

Важливою проблемою є й те, що результати, отримані в лабораторних умовах, не завжди підтверджуються у польових дослідженнях через високу варіабельність чинників середовища, труднощі контролю зовнішніх умов та

взаємодію з ґрунтовим мікробіомом. Це зумовлює недостатню передбачуваність ефекту та обережність аграріїв щодо використання мікробних препаратів [76].

До системних проблем також належать дефіцит інформації та неправильне застосування біопрепаратів на практиці. Недотримання умов зберігання, порушення технології внесення та відсутність рекомендацій щодо сумісності з агрохімікатами часто призводять до зниження ефективності їх дії [68].

У цьому розділі був проведений аналіз сучасного стану ринку мікробних препаратів в Україні та світі, який демонструє стрімкий розвиток біотехнологічних рішень для рослинництва. Вітчизняні виробники, такі як «БТУ-ЦЕНТР» та «Ензим-Агро», формують основу внутрішнього ринку та впроваджують інноваційні мікробні технології. Міжнародний досвід ЄС, США, Індії та Китаю відображає різні моделі регулювання й підтримки галузі, що загалом сприяє розширенню застосування біопрепаратів і появі нових технологічних рішень. Комерційні препарати на основі *Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas* і *Rhizobium* демонструють широкий спектр функцій — від азотфіксації та стимуляції росту до біоконтролю фітопатогенів — що визначає їхнє значення для підвищення продуктивності та стійкості агроєкосистем. Зростання кількості патентних заявок у світових базах протягом останнього десятиліття підтверджує високий інноваційний потенціал PGPR-технологій. Водночас стабільність та ефективність мікробних препаратів у польових умовах залишаються залежними від численних екологічних та технологічних чинників, що зумовлює нерівномірність дії препаратів і потребує подальших досліджень для підвищення їхньої надійності та передбачуваності.

РОЗДІЛ 3

ГЕНОМНИЙ АНАЛІЗ ШТАМІВ PGPR ТА ІДЕНТИФІКАЦІЯ КЛЮЧОВИХ ДЕТЕРМІНАНТ ФІТОСТИМУЛЮВАЛЬНОЇ АКТИВНОСТІ

3.1. Вибір об'єктів дослідження

Для проведення біоінформатичного аналізу було відібрано представників найважливіших родів PGPR, які широко використовуються в сучасному агробіотехнологічному секторі завдяки здатності стимулювати ріст рослин, підвищувати їхню стресостійкість і забезпечувати біоконтроль патогенів. Основним критерієм відбору було не лише агрономічне значення конкретних видів, але й наявність повністю секвенованих і якісно анотованих геномів у базі даних NCBI, що забезпечує високу достовірність подальших аналізів.

Пошук проводився в NCBI Genome Database з використанням ключових слів *plant growth-promoting rhizobacteria*, *PGPR*, а також назв родів, які є найбільш поширеними серед біопрепаратів (*Bacillus*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* тощо). За результатами пошуку обрано 10 штамів, що представляють різні механізми PGPR-активності: фіксацію азоту, синтез фітогормонів, продукцію сидерофорів та антагоністичну активність щодо фітопатогенів.

Таблиця 3.1 містить систематичну інформацію про кожен штам: вид, джерело ізоляції та пряме посилання на збірку геному в NCBI. Важливо підкреслити, що обрані штами мають різноманітні екологічні нішеві адаптації — ґрунтові бактерії (*Bacillus*, *Azotobacter*), ризосферні асоціанти (*Azospirillum*), епіфіти (*Pseudomonas fluorescens*), а також симбіонти бобових (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*). Така різноманітність забезпечує можливість порівняння геномних характеристик між бактеріями з різними екологічними стратегіями.

Таблиця 3.1

Характеристика штамів PGPR, відібраних для геномного аналізу

Вид	Штам	Джерело ізоляції	Посилання NCBI Assembly/GenBank
<i>B. subtilis</i>	NCIB 3610	Ґрунт	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_002055965.1/
<i>B. amyloliquefaciens</i>	DSM 7	Ґрунт	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_000196735.1/
<i>A. chroococcum</i>	HR1	Ґрунт	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_016406165.1/
<i>A. brasilense</i>	Sp 7	Корінь	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_001315015.1/
<i>P. fluorescens</i>	KF1	Квітка Кумарахоу	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_015074865.1/
<i>P. putida</i>	PSE9	Ґрунт	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_050989985.1/
<i>R. leguminosarum</i> <i>bv. phaseoli</i>	LCS03 06	Кореневий вузлик	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_009755765.1/
<i>B. japonicum</i>	5038	Кореневий вузлик сої	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_013752735.1/
<i>Sinorhizobium</i> <i>meliloti</i>	1132	<i>Medicago</i> <i>sativa</i>	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_037482275.1/
<i>R. leguminosarum</i>	GLR17	Сочевиця	https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_017357305.1/

У таблиці 3.2 наведено ключові геномні параметри, необхідні для подальшої анотації та порівняльного аналізу, зокрема розмір геному, GC-вміст, кількість кодувальних генів та статус секвенування (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Основні геномні характеристики відібраних штамів PGPR

Штам	Розмір геному, Mb	GC-вміст, %	Тип геному	Кількість кодувальних генів
<i>B. subtilis</i> NCIB 3610	4,3	43,5	повністю секвенований	~ 4300
<i>B. amyloliquefaciens</i> DSM 7	4	46	повністю секвенований	~ 3900
<i>A. chroococcum</i> HR1	5,1	66	повністю секвенований	~ 4500
<i>A. brasilense</i> Sp 7	6,6	68,5	повністю секвенований	~ 5600
<i>P. fluorescens</i> KF1	7	60,5	повністю секвенований	~ 6100
<i>P. putida</i> PSE9	6,8	60,5	повністю секвенований	~ 5900
<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>Phaseoli</i> LCS0306	7,4	60,5	контіг	~ 6900
<i>B. japonicum</i> 5038	9,2	63,5	повністю секвенований	~ 8400
<i>S. meliloti</i> 1132	7,2	62	повністю секвенований	~ 6400
<i>R. leguminosarum</i> GLR17	7,5	61	повністю секвенований	~ 6900

Виявлені тенденції мають важливе біологічне значення. Штами *Bacillus* демонструють порівняно невеликі геноми (4,0–4,3 Mb) із відносно низьким GC-вмістом (~43–46 %), що є характерним для грампозитивних спороутворювальних

бактерій, геноми яких еволюційно оптимізовані до швидкого росту та високої стабільності. На противагу їм, представники родів *Pseudomonas* та *Azospirillum* мають значно більші геноми (6,6–7,0 Mb) і високий GC-вміст (~60–68 %), що корелює з їхньою метаболічною гнучкістю, здатністю до синтезу численних вторинних метаболітів і адаптацією до широкого спектра стресових чинників навколишнього середовища (див. табл. 3.2). Ще більш складну організацію генетичного апарату демонструють симбіотичні бактерії родів *Rhizobium*, *Sinorhizobium* та *Bradyrhizobium*, які характеризуються найбільшими розмірами геномів (до 9,2 Mb), що відображає наявність розгалужених регуляторних мереж, необхідних для формування азотфіксувальних бульбочок, встановлення специфічної комунікації з рослиною-господарем і підтримання ефективного симбіозу. Загалом отримані дані свідчать про чіткий зв'язок між розміром геному та GC-вмістом, з одного боку, і екологічною роллю та функціональною складністю PGPR — з іншого: чим складніша й більш спеціалізована взаємодія бактерії з рослиною, тим більшим є її геном і ширшим набір кодувальних генів, залучених до регуляції метаболічних і сигнальних процесів.

3.2. Отримання геномних послідовностей

Кожен обраний штам має унікальний Assembly accession number, який забезпечує однозначну ідентифікацію конкретної версії геномної збірки та гарантує відтворюваність подальших аналізів. Це має принципове значення для біоінформатичних досліджень, оскільки використання різних версій геному може призводити до істотних розбіжностей у результатах, зокрема щодо виявлення або відсутності окремих генів чи генетичних кластерів. Разом з цим, для кожного штаму вказано BioProject ID, який об'єднує геном у межах певного дослідницького проєкту та відображає контекст його отримання, і BioSample ID, що характеризує безпосередній біологічний зразок, із якого було виділено ДНК. Використання цих ідентифікаторів є критично важливим для забезпечення

простежуваності даних, їх правильної інтерпретації та відповідності сучасним FAIR-принципам, що передбачають доступність, повторне використання та взаємну сумісність наукових даних. Коди, наведені у таблиці 3.3, були застосовані для завантаження геномних файлів у форматах *.fna*, *.gbff* та *.faa*, які містять нуклеотидні послідовності, а також структуровані анотації генів, необхідні для подальшої аналітичної обробки та порівняльного геномного аналізу.

Таблиця 3.3

Ідентифікаційні коди геномів відібраних штамів PGPR

Штам	Assembly accession	BioProject	BioSample
<i>B. subtilis</i> NCIB 3610	GCF_002055965.1	PRJNA377766	SAMN06472805
<i>B. amyloliquefaciens</i> DSM 7	GCF_000196735.1	PRJEA41719	SAMEA2272088
<i>A. chroococcum</i> HR1	GCF_016406165.1	PRJNA590128	SAMN13318852
<i>A. brasilense</i> Sp 7	GCF_001315015.1	PRJNA293508	SAMN04005082
<i>P. fluorescens</i> KF1	GCF_015074865.1	PRJNA669298	SAMN16450755
<i>P. putida</i> PSE9	GCF_050989985.1	PRJNA1115909	SAMN41551864
<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>Phaseoli</i> LCS0306	GCF_009755765.1	PRJNA552714	SAMN12216636
<i>B. japonicum</i> 5038	GCF_013752735.1	PRJNA642409	SAMN15394813
<i>S. meliloti</i> 1132	GCF_037482275.1	PRJNA1088496	SAMN40473144
<i>R. leguminosarum</i> GLR17	GCF_017357305.1	PRJNA614606	SAMN18219200

Для проведення подальших біоінформатичних аналізів, зокрема пошуку функціональних генів, порівняння структур геномів і візуалізації метаболічних шляхів, була сформована локальна база даних, до якої увійшли всі завантажені геномні файли (табл. 3.4).

Таблиця 3.4

**Локальна база геномних послідовностей для біоінформатичного та
порівняльного аналізу**

Штам	Посилання
<i>B. subtilis</i> NCIB 3610	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Bacillus
<i>B. amyloliquefaciens</i> DSM 7	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Bacillus
<i>A. chroococcum</i> HR1	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Azotobacter
<i>A. brasilense</i> Sp 7	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Azotobacter
<i>P. fluorescens</i> KF1	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Pseudomonas
<i>P. putida</i> PSE9	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Pseudomonas
<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>Phaseoli</i> LCS0306	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Rhizobium
<i>B. japonicum</i> 5038	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Rhizobium
<i>S. meliloti</i> 1132	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Rhizobium
<i>R. leguminosarum</i> GLR17	file:///DESKTOP-TQ91M5C/Users/hp/Desktop/genomes%20Rhizobium

Формування такої бази дозволило забезпечити оперативний доступ до послідовностей без необхідності повторного завантаження з онлайнових ресурсів, що суттєво прискорює робочий процес і зменшує ризик появи різночитань у випадку оновлення серверних збірок.

Крім того, локальне зберігання геномів створює можливість повноцінного використання офлайн-інструментів для аналізу, що є особливо важливим у ситуаціях із нестабільним інтернет-з'єднанням або потребою у високопродуктивних локальних обчисленнях. Стандартизоване середовище, яке забезпечує така база, сприяє уніфікації підходів до анотації, підвищує відтворюваність дослідження та дозволяє системно працювати з великою кількістю штамів, не втрачаючи структурованості й узгодженості даних.

3.3. Анотація геномів

Анотація геномів здійснювалася із використанням інструментів NCBI Genome Data Viewer та автоматизованого пакета NCBI Prokaryotic Genome Annotation Pipeline, що забезпечило стандартизований підхід до виявлення функціональних генів. Під час аналізу проводився цілеспрямований пошук генів, залучених до ключових механізмів PGPR-активності, зокрема синтезу фітогормонів (IAA та цитокінінів), регуляції етилену, біосинтезу сидерофорів, антагоністичної дії щодо патогенів, фосфатмобілізації та нітрогенфіксації. Додаткову увагу було приділено генам, що визначають вторинний метаболізм і стресостійкість, оскільки вони забезпечують адаптивний потенціал PGPR у ґрунтовому середовищі.

Усі виявлені гени були структуровано представлені в таблицях 3.5–3.14, що дозволило порівняти генетичні детермінанти різних штамів.

Таблиця 3.5

Результати автоматичної анотації *B. subtilis* NCIB 3610

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, trpE, trpF, miaA</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	—
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>dhbA, dhbC, dhbE, dhbB, dhbF, pchC, pchR</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>srfAA, srfAC, srfAD, bacA, bacB, bacC, bacD, bacE, pksA</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA, bglA, aprX, nprB</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>phoA, phoD, pstA, pstS, pstC, pstBB</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	—

Таблиця 3.6

Результати автоматичної анотації *B. amyloliquefaciens* DSM 7

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>ysnE, trpA, trpB, trpC, trpD, trpE, trpF, miaA</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	—
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>dhbA, dhbC, dhbE, dhbB, dhbF</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>srfAA, srfAC, srfAB, srfAD, pksA, pksF1, fenE, fenD, bacA, bacB, bacC, bacD, bacE</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA, nagBA, bglA, aprX, aprE</i>

Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>phoA, phoD, pstA, pstS, pstC, pstBB, pstBA, phoR</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	—

Таблиця 3.7

Результати автоматичної анотації *A. chroococcum* HR1

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, trpE, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	—
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>pvsA</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	—
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	—
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pqqA, pqqB, pqqC, pqqD, pqqE, pstA, pstB, pstS, phoR, phoB</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	<i>nifH, nifD, nifK, nifE, nifN, nifU, nifS</i>

Таблиця 3.8

Результати автоматичної анотації *A. brasilense* Sp 7

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, trpE, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	—
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>dhbA, pvdO</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>srfA, phzF</i>

Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pqqA, pqqB, pqqC, pqqD, pqqE, pstA, pstB, pstC, phoB</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	<i>nifH, nifD, nifK, nifE, nifN, nifB, nifU, nifS</i>

Таблиця 3.9

Результати автоматичної анотації *P. fluorescens* KF1

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, trpE, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	<i>acdS</i>
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>pvdM</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>phzF</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA, bglX</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pqqA, pqqB, pqqC, pqqD, pqqE, pstA, pstB, pstC, pstS, phoB, phoR</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	—

Таблиця 3.10

Результати автоматичної анотації *P. putida* PSE9

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, trpE, miaA, miaB</i>

Гени регуляції біосинтезу етилену	<i>acdS</i>
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>pvdA, pvdM, pvdO, hcg</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>phzF</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA, bglX</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pqqA, pqqB, pqqC, pqqD, pqqE, pstA, pstB, pstS, phoB</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	—

Таблиця 3.11

Результати автоматичної анотації *R. leguminosarum* bv. *Phaseoli*

LCS0306

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	—
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>fhuB, fhuF</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>phzF</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pstA, pstB, pstC, phoB, phoR</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	<i>nifH, nifD, nifK, nifE, nifN, nifB, nifX, nifQ</i>

Таблиця 3.12

Результати автоматичної анотації *B. japonicum* 5038

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>iaaH, trpA, trpB, trpC, trpD, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	<i>acdS</i>
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>pvdO</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>phzF</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagB</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pqqA, pqqB, pqqC, pqqD, pqqE, pstA, pstB, pstC, pstS, phoB</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	<i>nifH, nifD, nifK, nifE, nifN, nifB, nifX</i>

Таблиця 3.13

Результати автоматичної анотації *S. meliloti* 1132

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	<i>acdS</i>
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>pvdO, fhuF</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>phzF</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA, eglC</i>

Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pqqA, pqqB, pqqC, pqqD, pqqE, pstA, pstB, pstC, phoB, phoR</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	<i>nifH, nifD, nifK, nifE, nifN, nifB, nifX</i>

Таблиця 3.14

Результати автоматичної анотації *R. leguminosarum* GLR17

Категорія функціональних ознак	Виявлені гени
Біосинтез та метаболізм фітогормонів (ІАА, цитокінінів)	<i>trpA, trpB, trpC, trpD, miaA, miaB</i>
Гени регуляції біосинтезу етилену	—
Синтез та транспорт сидерофорів	<i>pvdO, fhuF, fhuB</i>
Біосинтез антимікробних сполук (антибіотики, біосурфактанти)	<i>phzF</i>
Антагоністична активність щодо фітопатогенів (гідролітичні ферменти)	<i>nagA</i>
Фосфатмобілізація та транспорт фосфатів	<i>pstA, pstB, pstC, pstS, phoB, phoR</i>
Гени нітрогенфіксації (фіксація азоту)	<i>nifH, nifD, nifK, nifE, nifN, nifB</i>

Розширений аналіз отриманих даних дав змогу виявити низку закономірностей, що характеризують функціональні особливості PGPR. Однією з найбільш показових є універсальність шляхів синтезу ІАА серед різних родів: практично всі досліджені штами містили гени триптофанового шляху (*trpA–trpF*), які забезпечують утворення індол-3-оцтової кислоти — основного регулятора росту кореневої системи. Окремі представники роду *Bacillus* мали додатковий ген *usnE*, що свідчить про наявність альтернативних шляхів синтезу ІАА та потенційно вищу гормональну активність.

Суттєвою відмінністю між штамми є здатність до регуляції етиленового метаболізму рослин. Ген *acdS*, відповідальний за синтез АСС-дезамінази, був виявлений у *P. fluorescens*, *P. putida*, *B. japonicum* та *S. meliloti*. Наявність цього ферменту дозволяє бактеріям знижувати рівень етилену — стресорного гормону, що інгібує ріст коренів, — і тим самим посилює їхню адаптогенну дію.

Важливим елементом PGPR-активності є здатність до сидерофорного метаболізму. У різних родів були виявлені відмінні за структурою та функціональністю сидерофорні системи: *Bacillus* мав типові для грампозитивних бактерій *dhb*-гени, тоді як *Pseudomonas* характеризувався складними мультимодульними комплексами *pvd*, *pch* і *hcg*. Симбіотичні роди *Rhizobium* і *Sinorhizobium* використовували системи *fhu*, що є більш спеціалізованими і відповідають їхній нішевій екології. Такі відмінності демонструють різні стратегії доступу до заліза — одного з найбільш обмежувальних елементів у ґрунтових екосистемах.

Аналіз генів антибіотичної активності показав, що найбільш розгалужені системи синтезу протимікробних сполук притаманні *B. subtilis* та *B. amyloliquefaciens*. У їхніх геномах виявлено численні гени, відповідальні за біосинтез сурфактину, бацилізину, феніну та різних полікетидів, що пояснює їхню високу ефективність як агентів біоконтролю та широкий спектр антагоністичних властивостей.

Окремої уваги заслуговує наявність повних нітрогеназних кластерів у *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* та *Sinorhizobium*. Кластери *nifH–nifK* забезпечують здатність до біологічної фіксації атмосферного азоту, що має ключове значення для симбіотичних взаємодій із рослинами і формування високопродуктивних агроєкосистем.

Узагальнюючи, результати анотації демонструють значну функціональну різноманітність PGPR-штамів та дозволяють простежити чіткі відмінності у їхніх екологічних стратегіях, механізмах взаємодії з рослиною та потенціалі до використання в агробіотехнологічних системах.

3.4. Пошук генів синтезу фітогормонів

3.4.1. Аналіз генів біосинтезу ІАА. Аналіз синтезу ІАА проводився з використанням платформ BLASTp та KEGG Mapper, що дало змогу ідентифікувати ключові гени триптофан-залежних шляхів у вибраних PGPR-штамів. У *B. subtilis* NCIB 3610 встановлено наявність шести генів, залучених до триптофанового шляху (табл. 3.15).

Таблиця 3.15

Гени триптофанового шляху, залучені до біосинтезу ІАА

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>trpA</i>	Триптофансинтаза, α -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpB</i>	Триптофансинтаза, β -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpC</i>	Індол-3-гліцеролфосфат синтаза	Біосинтез триптофану
<i>trpD</i>	Антрнілатфосфорибозилтрансфераза	Біосинтез триптофану
<i>trpE</i>	Антрнілатсинтаза компонент 1	Біосинтез триптофану
<i>trpF</i>	N-(5'-фосфорибозил)антрнілатізомераза	Біосинтез триптофану

Виявлений набір ферментів є повним для класичного триптофанового механізму, що свідчить про використання штамом єдиного та консервативного шляху біосинтезу ІАА.

Для *B. amyloliquefaciens* DSM 7 ідентифіковано сім генів, включно з *ysnE*, який забезпечує функціонування ІРуА-шляху (табл. 3.16).

Таблиця 3.16.

Гени триптофанового шляху, залучені до біосинтезу ІАА

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>ysnE</i>	ацетилтрансфераза	ІРуА
<i>trpA</i>	Триптофансинтаза, α -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpB</i>	Триптофансинтаза, β -субодиниця	Біосинтез триптофану

<i>trpC</i>	Індол-3-гліцеролфосфат синтаза	Біосинтез триптофану
<i>trpD</i>	Антрانیлатфосфорибозилтрансфераза	Біосинтез триптофану
<i>trpE</i>	Компонент антрانیлат-синтази 1	Біосинтез триптофану
<i>trpF</i>	Фосфорибозил	Біосинтез триптофану

Така комбінація свідчить про метаболічну гнучкість та здатність штаму синтезувати ІАА двома паралельними механізмами, що потенційно підсилює його фітогормональну активність.

Наступна група штамів — *A. chroococcum* HR1, *A. brasilense* Sp 7, *P. fluorescens* KF1 та *P. putida* PSE9 — характеризується наявністю однакового набору з п'яти генів триптофанового шляху (табл. 3.17).

Таблиця 3.17

Гени триптофанового шляху, залучені до біосинтезу ІАА

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>trpA</i>	Триптофансинтаза, α -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpB</i>	Триптофансинтаза, β -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpC</i>	Індол-3-гліцеролфосфат синтаза	Біосинтез триптофану
<i>trpD</i>	Антрانیлатфосфорибозилтрансфераза	Біосинтез триптофану
<i>trpE</i>	Антрانیлатсинтаза компонент 1	Біосинтез триптофану

Це підтверджує універсальність триптофан-залежного механізму для широкого спектра грамнегативних PGPR, відомих як ефективні стимулятори росту кореневої системи.

У симбіотичних бактерій *R. leguminosarum* bv. *Phaseoli* LCS0306, *S. meliloti* 1132 та *R. leguminosarum* GLR17 знайдено чотири гени ІАА-шляху (табл. 3.18).

Таблиця 3.18

Гени триптофанового шляху, залучені до біосинтезу ІАА

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>trpA</i>	Триптофансинтаза, α -субодиниця	Біосинтез триптофану

<i>trpB</i>	Триптофансинтаза, β -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpC</i>	Індол-3-гліцеролфосфат синтаза	Біосинтез триптофану
<i>trpD</i>	Антрانیлатфосфорибозилтрансфераза	Біосинтез триптофану

Дещо скорочений генетичний набір може бути пов'язаний з їхнім вузькоспеціалізованим симбіотичним способом життя, у якому інші метаболічні механізми домінують над гормональною регуляцією.

Особливої уваги заслуговує *B. japonicum* 5038, у геномі якого виявлено п'ять генів, що охоплюють як триптофановий, так і ІАМ-шлях (таблиця 3.19).

Таблиця 3.19

Гени триптофанового та ІАМ-шляху, залучені до біосинтезу ІАА

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>iaaH</i>	Індолацетамід гідролаза	Індол-3-ацетамідний шлях (ІАМ)
<i>trpA</i>	Триптофансинтаза, α -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpB</i>	Триптофансинтаза, β -субодиниця	Біосинтез триптофану
<i>trpC</i>	Індол-3-гліцеролфосфат синтаза	Біосинтез триптофану
<i>trpD</i>	Антрانیлатфосфорибозилтрансфераза	Біосинтез триптофану

Наявність гена *iaaH* підтверджує здатність штаму застосовувати альтернативний ІАМ-механізм, характерний для бактерій з високою фітогормональною активністю, що відіграє важливу роль у процесах формування та функціонування бульбочок.

Узагальнюючи, результати таблиць 3.15–3.19 свідчать про домінування триптофанового механізму синтезу ІАА серед PGPR, тоді як окремі штами наділені додатковими шляхами, що підсилює їхній біостимуляторний потенціал.

3.4.2. Аналіз генів біосинтезу цитокінінів. Пошук генів цитокінінового метаболізму здійснювався за допомогою BLASTp та KEGG Mapper із фокусом на ферментах модифікації tPHK — основному механізмі формування цитокінінів у бактерій. У *B. subtilis* NCIB 3610 та *B. amyloliquefaciens* DSM 7

виявлено лише один ключовий ген *miaA*, що забезпечує утворення ізопентеніл-аденіну (табл. 3.20).

Таблиця 3.20

Гени, залучені до синтезу цитокінінів у *B. subtilis* NCIB 3610 та *B. amyloliquefaciens* DSM 7

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>miaA</i>	тРНК (аденозин(37)-N6)- диметилалілтрансфераза	Модифікація тРНК, випуск ізопентеніл-аденіну

Це свідчить про мінімально необхідний набір ферментів для цитокінінового метаболізму у грампозитивних *Bacillus*.

Зовсім іншу картину демонструють штами *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Sinorhizobium* та *Bradyrhizobium*, у яких виявлено два послідовно діючі гени — *miaA* та *miaB* (табл. 3.21).

Таблиця 3.21

Гени цитокінінового метаболізму, виявлені у штамів *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas* та *Rhizobiales*

Ген	Функція	Метаболічний шлях
<i>miaA</i>	тРНК (аденозин(37)-N6)- диметилалілтрансфераза	Модифікація тРНК, випуск ізопентеніл-аденіну
<i>miaB</i>	тРНК (N6-ізопентеніладенозин(37)- C2)-метилтіоттрансфераза	Модифікація тРНК

Це вказує на більш складну й ефективну систему модифікації тРНК, здатну забезпечувати інтенсивніший синтез цитокінінів, що є важливим для стимуляції кореневого морфогенезу та формування симбіотичних структур.

Таким чином, таблиці 3.20–3.21 демонструють чітке розмежування між грампозитивними та грамнегативними PGPR за рівнем складності цитокінінового шляху, що може мати суттєве значення при відборі штамів для створення біопрепаратів різного функціонального спрямування.

3.4.3. Аналіз генів біосинтезу етилену. Для ідентифікації генів, відповідальних за деградацію попередника етилену 1-аміноциклопропан-1-карбоксилату, було проведено аналіз доменної структури білків за допомогою InterPro та UniProt. Ген *acdS*, що кодує АСС-дезаміназу, виявлено у чотирьох штамів: *P. fluorescens* KF1, *P. putida* PSE9, *B. japonicum* 5038 та *S. meliloti* 1132. Таблиця 3.22 містить детальну характеристику доменів білка AcdS у зазначених бактерій.

Таблиця 3.22

Доменна організація білка AcdS у досліджуваних штамів PGPR

Штам	ID UniProt	Домени
<i>P. fluorescens</i> KF1	Q51813	IPR027278 ACCD_DCysDesulf IPR005965 ACP_carboxylate_deaminase IPR020601 ACP_carboxylate_deaminase_bac
<i>P. putida</i> PSE9	Q5PWZ8	IPR027278 ACCD_DCysDesulf IPR005965 ACP_carboxylate_deaminase IPR020601 ACP_carboxylate_deaminase_bac
<i>B. japonicum</i> 5038	Q89XR6	IPR027278 ACCD_DCysDesulf IPR005965 ACP_carboxylate_deaminase IPR020601 ACP_carboxylate_deaminase_bac
<i>S. meliloti</i> 1132	A7LCJ4	IPR027278 ACCD_DCysDesulf IPR005965 ACP_carboxylate_deaminase IPR020601 ACP_carboxylate_deaminase_bac

Усі штами демонструють однаковий набір функціональних доменів — IPR027278, IPR005965, IPR020601 — характерних для активних АСС-дезаміназ. Їхня присутність свідчить про здатність цих бактерій ефективно розкладати АСС, тим самим знижуючи рівень етилену — гормону, який інгібує ріст рослин під стресовими умовами.

Отже, дані таблиці 3.22 підтверджують значну роль *Pseudomonas* та симбіотичних бульбочкових бактерій у регуляції етиленового метаболізму

рослин, що може бути вирішальним фактором у підвищенні стресостійкості культур.

3.5. Виявлення кластерів вторинних метаболітів

3.5.1. Аналіз кластерів біосинтезу сидерофорів. Пошук кластерів вторинних метаболітів, відповідальних за синтез сидерофорів, здійснювали за допомогою платформи antiSMASH, що дозволяє ідентифікувати біосинтетичні гени та кластерні організації шляхів синтезу низки металохелаторів. У табл. 3.23 наведені кластери сидерофорів, виявлені в аналізованих PGPR-штамах.

Отримані результати демонструють суттєву видовоспецифічність сидерофорних систем. Зокрема, *B. subtilis* NCIB 3610 містить кластери *dhb*, що кодують синтез бацилобактину — потужного NRPS-сидерофору, здатного ефективно зв'язувати Fe^{3+} . Крім того, виявлено кластер *rch*, відповідальний за утворення пульхеримінової кислоти — CDPS-продукту з вираженою антагоністичною дією щодо дріжджів і грибів.

B. amyloliquefaciens DSM 7 характеризується наявністю кластеру *dhb* подібної структури, що підтверджує консервативність цього сидерофорного механізму серед спороутворювальних *Bacillus*.

У *A. chroococcum* HR1 ідентифіковано кластер *pvs*, який кодує синтез вібріоферину — сидерофору, характерного для бактерій із високим рівнем метаболічної гнучкості та здатністю хелатувати залізо зі складнодоступних мінеральних форм.

A. brasilense Sp 7 має кластер *pbt*, що відповідає за синтез фотобактину, відомого надзвичайно високою афінністю до Fe^{3+} та здатністю підтримувати ростові процеси рослин за умов залізодефіциту. *P. fluorescens* KF1 та *P. putida* PSE9 містять комплексні кластери *pvd*, які кодують синтез піовердину — одного з найсильніших відомих мікробних сидерофорів (табл. 3.23).

Таблиця 3.23

**Виявлені сидерофорні кластери та їхні продукти у різних бактерій
PGPR**

Штам	Кластер	Тип	Продукт
<i>B. subtilis</i> NCIB 3610	dhb (bacillibactin)	NRPS	Бацилобактин
	pch (pulcherriminic acid)	CDPS	Пульхеримінова кислота
<i>B. amyloliquefaciens</i> DSM 7	dhb (bacillibactin)	NRPS, NRP-металофор	Бацилобактин
<i>A. chroococcum</i> HR1	pvs (vibrioferin)	NI-сидерофор	Вібріоферин
<i>A. brasilense</i> Sp 7	pbt (photobactin)	NRPS	Фотобактин
<i>P. fluorescens</i> KF1	pvd (pyoverdine)	NRPS	Піовердин
<i>P. putida</i> PSE9	pvd (pyoverdine)	NRPS	Піовердин
	hcg (histicorrugatin)	NRP-металофор, NRPS	Гістикоругатин
<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>Phaseoli</i> LCS0306	fhu (vicibactin)	NRP-металофор, NRPS	Віцибактин
<i>B. japonicum</i> 5038	pvd (pyoverdine)	NRPS	Піовердин
<i>S. meliloti</i> 1132	pvd (pyoverdine)	NRPS	Піовердин
	fhu (vicibactin)	NRP-металофор, NRPS	Віцибактин
<i>R. leguminosarum</i> GLR17	fhu (vicibactin)	NRP-металофор, NRPS	Віцибактин

У *P. putida* додатково знайдено кластер *hcg*, відповідальний за продукцію гістикоругатину, що має значення не лише у мобілізації заліза, але й у біоконтролі патогенів. Симбіотичні штами родів *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* та *Sinorhizobium* характеризуються наявністю кластерів *fhu*, що кодують синтез віцибактинів — спеціалізованих сидерофорів, які відіграють ключову роль у симбіотичному колообігу заліза в бульбочках (див. табл. 3.23).

Функціональні характеристики виявлених сидерофорів узгоджуються з відомими механізмами біоконтролю: видалення Fe^{3+} із середовища призводить до інгібування росту більшості фітопатогенних грибів, тоді як одночасне забезпечення залізом клітин PGPR і корневих систем рослин підсилює їхню стійкість до стресу.

Таким чином, аналіз свідчить, що всі виявлені кластери сидерофорів мають здатність ефективно хелатувати Fe^{3+} , забезпечуючи конкурентну перевагу PGPR у ґрунтовій екосистемі та пригнічуючи розвиток фітопатогенів.

3.5.2. Аналіз кластерів біосинтезу антибіотиків. Ідентифікація кластерів, відповідальних за синтез антибіотиків, також виконувалася через платформу antiSMASH. Результати подано в таблиці 3.24, де наведено різні типи антибіотичних біосинтетичних шляхів у досліджуваних штаммах.

Таблиця 3.24

Кластери біосинтезу антибіотиків у геномах PGPR (за даними antiSMASH)

Штам	Кластер	Тип	Продукт
<i>B. subtilis</i> NCIB 3610	srf (surfactin)	NRPS	Сурфактин
	bac (bacilysin)	Вторинний метаболіт	Бацилізин
	pks (bacillaene)	transAT-PKS, T3PKS, NRPS	Бацилен

<i>B. amyloliquefaciens</i> DSM 7	srf (surfactin)	NRPS	Сурфактин
	pks (bacillaene)	transAT-PKS, T3PKS, NRPS	Бацилен
	fen (fengycin)	NRPS, transAT-PKS, betalactone	Фенгуцин
	bac (bacilysin)	Вторинний метаболіт	Бацілізин
<i>A. brasilense</i> Sp 7	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин
<i>P. fluorescens</i> KF1	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин
<i>P. putida</i> PSE9	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин
<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>Phaseoli</i> LCS0306	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин
<i>B. japonicum</i> 5038	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин
<i>S. meliloti</i> 1132	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин
<i>R. leguminosarum</i> GLR17	phz (phenazine)	NRPS-like	Феназин

B. subtilis NCIB 3610 містить одразу кілька кластерів вторинних метаболітів, серед яких *srf* (синтез сурфактину), *bac* (бацілізину) та *pks* (бацилену). Такий набір детермінує одну з найширших відомих антифунгальних та антибактеріальних активностей серед PGPR.

Схожа, але ще більш розгалужена антибіотична система характерна для *B. amyloliquefaciens* DSM 7, який додатково синтезує фенгуцин — комплексний

антимікробний ліпопептид, що здатен руйнувати мембрани патогенів і блокувати їхній розвиток.

У грамнегативних штамів (*A. brasilense*, *P. fluorescens*, *P. putida*, *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*) виявлено кластери *phz*, що кодують синтез феназинів. Феназинові сполуки утворюють навколо кореневої системи рослин хімічний бар'єр, який пригнічує розвиток фітопатогенних мікроорганізмів та стабілізує кореневий мікробіом (див. табл. 3.24).

Виявлені продукти відповідають відомим механізмам біоконтролю: руйнування мембран патогенів, інгібування синтезу клітинної стінки, генерація реактивних форм кисню та конкурентне витіснення шкідливої мікрофлори. Таким чином, продемонстровано наявність у PGPR широкого спектра антибіотичних сполук, що забезпечують ефективний захист рослин.

3.5.3. Аналіз кластерів біосинтезу терпенів. Пошук терпенових кластерів, що кодують синтез біологічно активних летких і нелетких органічних сполук, також здійснювався через antiSMASH. Таблиця 3.25 демонструє, що terpene-кластери виявлено у трьох досліджених штамів.

Таблиця 3.25

Терпенові біосинтетичні кластери, ідентифіковані у PGPR-штамах за допомогою antiSMASH

Штам	Кластер	Тип	Продукт
<i>A. chroococcum</i> HR1	crt (carotenoid)	терпен	Каротиноїд
<i>R. leguminosarum</i> bv. <i>Phaseoli</i> LCS0306	isp (gibberellins)	терпен	Гіберелін
<i>B. japonicum</i> 5038	isp (gibberellins)	терпен	Гіберелін

У *A. chroococcum* HR1 знайдено кластер *crt*, відповідальний за синтез каротиноїдів, які виконують функції антиоксидантного захисту, фотопротекції та підвищення стійкості бактерій і рослин до оксидативного стресу.

У симбіотичних *R. leguminosarum* bv. *Phaseoli* LCS0306 та *B. japonicum* 5038 виявлено кластери *isp*, відповідальні за біосинтез гіберелінів — фітогормонів, що сприяють росту рослин, активізують кореневу колонізацію та беруть участь у формуванні ризобіальних симбіотичних структур.

Проведений аналіз підтверджує, що терпенові метаболіти PGPR відіграють важливу роль у стресостійкості рослин, регуляції ростових процесів і покращенні адаптації до несприятливих умов довкілля.

3.5.4. Аналіз кластерів біосинтезу бактеріоцинів. Ідентифікацію бактеріоцинів — вузькоспеціалізованих антимікробних пептидів, що забезпечують прямий антагонізм між мікроорганізмами, — здійснювали з використанням біоінформатичної платформи BAGEL4, призначеної для виявлення генів RiPP-пептидів, лантібіотиків та інших класів бактеріоцинів. У низці досліджуваних PGPR-штамів було ідентифіковано різні типи бактеріоцинних систем, що свідчить про їхній високий потенціал до конкурентної взаємодії в мікробних спільнотах ризосфери.

У геномі *B. subtilis* NCIB 3610 виявлено кілька бактеріоцинів, зокрема циклічний пептид Subtilosin A, глікопептид Sublancin 168, а також гени, пов'язані з канібалістичними механізмами під час споруляції, зокрема *skfA*. Наявність таких систем підтверджує здатність штаму до ефективного пригнічення конкурентної мікрофлори. У *B. amyloliquefaciens* DSM 7 ідентифіковано гени, відповідальні за синтез амілоцикліцину та лантіпептиду IV класу, які характеризуються високою антимікробною активністю проти широкого спектра грампозитивних бактерій.

У *P. putida* PSE9 виявлено бактеріоцин Carocin D, тоді як у *R. leguminosarum* bv. *Phaseoli* LCS0306 — термостійкі sactipeptides, що належать до класу RiPP-пептидів і відзначаються стабільністю та спрямованою антагоністичною дією. Геном *B. japonicum* 5038 містить гени, пов'язані з продукцією LAPs-пептидів (англ. linear azol(in)e-containing peptides), відомих широким спектром антибактеріальної активності, тоді як у *S. meliloti* 1132

ідентифіковано мікроцини, характерні для міжбактеріальної конкуренції у ризосферному середовищі.

Таким чином, результати аналізу з використанням платформи BAGEL4 свідчать про наявність у досліджуваних PGPR-штамів різноманітних бактеріоцинних систем, що забезпечують їхню високу конкурентоспроможність та здатність до прямого пригнічення патогенної й умовно-патогенної мікробіоти. Виявлені бактеріоцини є важливим функціональним компонентом механізмів біоконтролю та підсилюють перспективність використання цих штамів у складі біопрепаратів для захисту рослин.

У межах даного розділу було сформовано репрезентативну вибірку з 10 штамів PGPR, які відрізняються таксономічною належністю, екологічною спеціалізацією та механізмами взаємодії з рослиною, що забезпечує можливість комплексного порівняльного аналізу їхнього генетичного потенціалу. Для всіх штамів отримано високоякісні геномні збірки з бази даних NCBI, детально охарактеризовані за ключовими параметрами (розмір геному, GC-вміст, кількість кодувальних генів, статус секвенування), що виявило чіткий зв'язок між структурою геному та екологічною стратегією бактерій. Створення локальної бази геномних послідовностей та використання стандартизованих інструментів анотації (NCBI Genome Data Viewer, PGAP) забезпечило відтворюваність, системність і високу надійність подальших біоінформатичних аналізів, зокрема пошуку генів, залучених до фітогормонального регулювання, фосфатмобілізації, нітрогенфіксації, синтезу сидерофорів та антибіотиків. Отримані результати заклали методологічну основу для подальшого функціонального аналізу геномів PGPR і оцінки їхнього біотехнологічного потенціалу в агросистемах.

РОЗДІЛ 4

ПЕРСПЕКТИВИ ПРАКТИЧНОГО ЗАСТОСУВАННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ ТА НАПРЯМИ ПОДАЛЬШИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

4.1. Практичне значення проведеного геномного аналізу

Проведений геномний аналіз ростостимулювальних бактерій має суттєве прикладне значення для сучасної агробіотехнології, оскільки ідентифікація ключових механістичних маркерів дозволяє прогнозувати функціональний потенціал штамів ще до проведення трудомістких експериментів *in planta*. Такий підхід забезпечує можливість раннього відбору перспективних ізолятів і відсіювання малоефективних штамів на початкових етапах досліджень, що істотно оптимізує часові та матеріальні ресурси [35]. Крім того, інформація про генетично детермінований синтез вторинних метаболітів і бактеріоцинів дозволяє оцінювати потенційну сумісність штаму з носіями біопрепаратів, його здатність до виживання в ґрунтовому середовищі та конкурентоспроможність у складі природного або штучно сформованого мікробіому [22].

Виявлені геномні детермінанти можуть бути безпосередньо використані для створення ефективних систем молекулярного скринінгу перспективних PGPR-штамів. Зокрема, розробка панелей таргетних праймерів до генів, пов'язаних із синтезом фітогормонів, фіксацією атмосферного азоту, деградацією 1-аміноциклопропан-1-карбоксилату або біосинтезом антагоністичних сполук (зокрема *trpA-f*, *ysnE*, *acdS*, *nifH*, *dhb/pvd/phz*), забезпечує можливість високопродуктивного аналізу великих колекцій ізолятів або метагеномних бібліотек і дозволяє швидко визначати наявність функціонально значущих генів [23]. Важливим елементом практичного застосування результатів є формування так званого «функціонального паспорта» штаму, який відображає сукупність його біотехнологічно значущих ознак. Для

автоматизованого створення таких профілів використовуються сучасні біоінформатичні інструменти та бази даних, зокрема antiSMASH, BAGEL, KEGG і InterPro, що забезпечує уніфіковану та відтворювану оцінку великої кількості геномів. Інтеграція отриманих даних у табличні scorecard-профілі з чітко визначеними функціональними показниками дозволяє стандартизовано порівнювати штами між собою, автоматизувати фільтрацію найбільш перспективних кандидатів для подальших експериментальних досліджень, а також агрегувати дані для кластерного аналізу й побудови моделей машинного навчання [35].

Результати геномного аналізу створюють основу для розроблення прикладних технологій створення мікробних біопрепаратів нового покоління. Детальний функціональний профіль штамів дозволяє обґрунтовано формувати бактеріальні консорціуми з доповнювальними механізмами дії, що забезпечує синергічний ефект у ґрунтових екосистемах і підвищує стабільність біопрепаратів в умовах практичного застосування [23]. Інтеграція геномних та експериментальних даних у математичні та прогностичні моделі дає змогу оцінювати потенційні міжштамові взаємодії, прогнозувати виживаність бактерій і їхню ефективність у польових умовах. Відомості про метаболітний профіль штамів, зокрема співвідношення ліпофільних і гідрофільних продуктів, а також здатність до спороутворення, є важливими для науково обґрунтованого вибору носіїв, технологій ліофілізації та мікрокапсулювання, що сприяє збереженню біологічної активності препаратів. Окрім цього, використання молекулярних біомаркерів відкриває можливості для моніторингу виживаності та динаміки штамів або бактеріальних консорціумів після внесення в ґрунт і для кореляції їхньої присутності з агрономічно значущими показниками, що підвищує рівень керованості і прогнозованості біологічних технологій у сільському господарстві [22].

4.2. Перспективи розробки нових біопрепаратів

Виявлені у процесі геномного аналізу генетичні маркери створюють науково обґрунтовану основу для розробки нових мікробних біопрепаратів різного функціонального спрямування. Зокрема, перспективним напрямом є створення біопестицидів на основі ріст-стимулювальних бактерій з вираженою антагоністичною активністю. Для формування таких препаратів доцільно зосереджуватися на штаммах, які містять гени, асоційовані з біоконтролем фітопатогенів, зокрема *phz*, *pvd* та гени бактеріоцинів. Дані маркери пов'язані з продукцією феназинів, сидерофорів і антимікробних пептидів, що забезпечують пригнічення росту ґрунтових і фітопатогенних мікроорганізмів. Перевірка наявності та збереженості цих генів у потенційних виробничих штаммах дозволяє здійснювати цілеспрямований відбір ізолятів із оптимальним набором антагоністичних механізмів дії, у результаті чого можливе створення штамів із широким спектром біоконтрольної активності та стабільною ефективністю в агроєкосистемах.

Геномні маркери також мають важливе значення для розробки біопрепаратів, спрямованих на підвищення стійкості рослин до абіотичних стресових факторів. У цьому контексті особливу увагу приділяють штаммам, які містять гени *acdS* та генетичні детермінанти шляхів біосинтезу індол-3-оцтової кислоти, що асоціюються з регуляцією росту рослин і зниженням негативного впливу стресів. Первинний геномний відбір таких штамів доповнюється лабораторними випробуваннями за умов сольового та водного дефіциту, що дозволяє оцінити їхню функціональну активність у модельних стресових ситуаціях. Застосування транскриптомного аналізу на подальших етапах дає змогу підтвердити активацію захисних сигнальних і метаболічних шляхів у рослин у відповідь на інокуляцію бактеріями за дії несприятливих факторів середовища. У результаті формується наукова основа для створення мікробних

формуляцій, здатних підвищувати адаптаційний потенціал рослин і стабільність агровиробництва в умовах стресу [28].

Водночас наявність генетичного маркера не гарантує реалізації відповідної функції за конкретних умов середовища. Геномні детермінанти дозволяють прогнозувати потенціал штаму, однак рівень і стабільність експресії функціонально значущих генів можуть суттєво варіювати залежно від фізико-хімічних властивостей ґрунту, складу мікробіому та агротехнічних факторів. Тому маркер-орієнтований відбір штамів повинен обов'язково поєднуватися з експериментальною валідацією *in vitro* та *in planta*. Навіть штами з оптимальним набором маркерів можуть демонструвати низьку ефективність або бути витісненими автохтонною мікрофлорою в окремих ґрунтових умовах, що підкреслює необхідність оцінки екологічної адаптації та проведення випробувань у різних типах ґрунтів [46].

Окремим і надзвичайно важливим аспектом розробки нових біопрепаратів є дотримання регуляторних і безпекових вимог. У Європейському Союзі відповідно до Регламенту (EU) 2019/1009 мікробні біостимулянти підлягають чіткому правовому визначенню, а їх виведення на ринок вимагає підтвердження безпеки, точної ідентифікації штаму, доказів ефективності та наявності документації щодо генетичної стабільності виробничих культур [18]. У Сполучених Штатах Америки Агентство з охорони довкілля (EPA) регулює реєстрацію мікробних біопестицидів, вимагаючи дані про токсичність, екотоксикологічну безпеку, стабільність виробництва та молекулярно-генетичну характеристику штамів [9]. Міжнародні організації, зокрема OECD і FAO/WHO, встановлюють рекомендації щодо допустимого рівня мікробних контамінантів, методик оцінки ризиків і процедур біобезпеки при застосуванні мікробних препаратів [20].

У межах цих нормативних підходів особлива увага приділяється виключенню використання штамів, що містять маркери патогенності або антибіотикорезистентності, а також перевірки генетичної стабільності ключових

функціональних детермінант у процесі серійного культивування. Не менш важливим є контроль мікробної чистоти виробничих штамів і готових формуляцій відповідно до міжнародних стандартів, що забезпечує безпечне та прогнозоване застосування біопрепаратів у сільському господарстві [20].

4.3. Напрями подальших досліджень

Одним із ключових напрямів подальших досліджень є функціональна валідація ідентифікованих генів *in vitro* та *in planta*, що передбачає експериментальне підтвердження їхньої ролі в реалізації фітогормональної, антагоністичної або біостимулювальної активності PGPR-штамів. Така валідація є необхідним етапом переходу від прогнозування функціонального потенціалу на основі геномних даних до підтвердження реальної біологічної активності в контрольованих експериментальних умовах.

Функціональна валідація *in vitro* здійснюється шляхом застосування молекулярно-біологічних підходів, зокрема створення мутантних штамів із нокаутом, нокдауном або надекспресією цільових генів, а також методів гетерологічної експресії. Подальша біохімічна характеристика таких штамів включає визначення активності відповідних ферментів і кількісну оцінку синтезу біологічно активних сполук, зокрема індол-3-оцтової кислоти, сидерофорів і АСС-деамінази, що дозволяє безпосередньо пов'язати наявність або рівень експресії конкретних генів із проявом функціональних властивостей бактерій.

Валідація *in planta* передбачає інокуляцію модельних або сільськогосподарських рослин диким типом, мутантними та комплементованими штамми з подальшою комплексною оцінкою ростових параметрів, рівня ендогенних фітогормонів, ефективності колонізації кореневої системи, а також стійкості рослин до абіотичних стресів і фітопатогенних мікроорганізмів. Застосування такого підходу дозволяє встановити причинно-наслідкові зв'язки між генетичними детермінантами бактерій і фенотиповими

проявами у рослин, що є критично важливим для науково обґрунтованої розробки біопрепаратів [59].

Ще одним важливим напрямом подальших досліджень є селекція та генетичне конструювання штамів із покращеними функціональними характеристиками. Основною метою таких досліджень є підвищення здатності бактерій до синтезу фітогормонів, посилення антагоністичної активності щодо фітопатогенів і забезпечення стабільності функціонування штамів в агроєкосистемах. Селекційні підходи базуються на пошуку природних ізолятів і відборі варіантів, що зазнали адаптивної еволюції під дією абіотичних і біотичних стресів, тоді як генетичне конструювання передбачає цілеспрямовану модифікацію регуляції ключових генів і біосинтетичних кластерів для досягнення прогнозованих біотехнологічних властивостей [52].

Перспективним міждисциплінарним напрямом є також розробка та дослідження синтетичних мікробних консорціумів. Такі консорціуми формуються шляхом добору штамів із взаємодоповнюючими метаболічними та функціональними характеристиками з метою посилення їхнього позитивного впливу на ріст і захист рослин. Застосування метаболічного та популяційного моделювання дозволяє прогнозувати характер міжмікробних взаємодій, оцінювати стабільність сформованих спільнот і передбачати їхню ефективність у ризосфері. Отримані прогнози слугують науковим підґрунтям для подальшої експериментальної перевірки результатів у лабораторних умовах *in vitro* та на рослинах *in planta*, що забезпечує інтеграцію теоретичних і експериментальних підходів у дослідженні PGPR [23].

4.4. Обмеження дослідження

Отримані результати доцільно інтерпретувати з урахуванням низки методологічних обмежень, притаманних геномно-орієнтованим дослідженням рістстимулювальних бактерій. Насамперед достовірність зроблених висновків

істотно залежить від якості та версій використаних геномних збірок. Фрагментовані або некоректно зібрані геноми можуть призводити до хибного віднесення окремих генів до відсутніх або неправильно анотованих локусів, що, своєю чергою, спотворює оцінку складу та організації біосинтетичних кластерів. Це обмеження є особливо критичним у межах порівняльної геноміки й вимагає ретельного контролю ідентифікаторів Assembly, BioProject і BioSample та зіставлення різних версій збірок для одного й того самого штаму.

Додатковим чинником невизначеності є використання публічних геномних баз даних, які можуть містити контаміновані записи, неузгоджену або помилкову таксономічну ідентифікацію, а також значну варіабельність якості автоматичних анотацій. Такі особливості обмежують надійність біоінформатичних передбачень у разі відсутності додаткової ручної перевірки та критичної експертної оцінки результатів, що необхідно враховувати при інтерпретації отриманих даних [11].

Суттєвим обмеженням є також те, що біоінформатичні прогнози функціональної активності, зокрема наявності шляхів синтезу фітогормонів, активності сидерофорних або бактеріоцинових кластерів, залишаються гіпотетичними до моменту їх експериментального підтвердження. Реалізація відповідних функцій залежить від регуляторних механізмів, умов культивування та взаємодії з біотичними й абіотичними чинниками середовища, тому для верифікації таких прогнозів необхідні цілеспрямовані лабораторні дослідження, включно з аналізом експресії генів, ідентифікацією та кількісною оцінкою метаболітів, а також функціональними біотестами *in vitro* та *in planta* [13].

Окрему проблему становить відсутність або неповнота метаданих у значній частині публічних геномних записів, зокрема інформації про умови ізоляції штамів, параметри культивування та методи підготовки бібліотек для секвенування. Це суттєво ускладнює встановлення кореляцій між геномним потенціалом і екологічними або фенотиповими характеристиками бактерій, а

також обмежує можливість екстраполяції отриманих результатів у практичні біотехнологічні рішення та аграрні застосування [14].

Таким чином, результати проведеного геномного аналізу формують цілісне наукове підґрунтя для практичного впровадження PGPR-технологій у сучасне рослинництво та визначають перспективні напрями подальших досліджень. Інтеграція геномних, біоінформатичних і експериментальних підходів дозволяє перейти від емпіричного використання мікробних препаратів до науково обґрунтованого конструювання біопрепаратів нового покоління з прогнозованими властивостями. Водночас усвідомлення наявних методологічних обмежень підкреслює необхідність подальшої функціональної валідації, міждисциплінарних досліджень і стандартизації підходів, що є ключовими умовами для підвищення ефективності, стабільності та безпечності мікробних біотехнологій в аграрній практиці.

ВИСНОВКИ

У процесі виконання кваліфікаційної роботи отримано низку узагальнених теоретичних і практично значущих результатів, що відображають послідовне розв'язання поставлених завдань дослідження. Основні висновки подано нижче.

1. Узагальнено сучасні наукові уявлення щодо ролі біопрепаратів на основі PGPR у системі сталого землеробства та охарактеризовано основні механізми їх впливу на рослини. Показано, що ефективність PGPR зумовлена фітогормональною регуляцією, мобілізацією поживних елементів, антагонізмом до фітопатогенів й індукцією системної резистентності, що стало теоретичним підґрунтям для подальшого геномного аналізу.

2. Огляд вітчизняного та міжнародного ринку біопрепаратів засвідчив динамічний розвиток галузі та зростання ролі мікробних технологій у рослинництві. Показано, що ефективність комерційних препаратів на основі *Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas* і *Rhizobium* визначається насамперед штамовою специфікою та генетичними особливостями мікроорганізмів-продуцентів.

3. За результатами біоінформатичного аналізу геномів PGPR з використанням платформ BLAST, KEGG, antiSMASH та BAGEL4 ідентифіковано гени та біосинтетичні кластери, пов'язані з фітогормональною активністю, мобілізацією заліза та біоконтролем фітопатогенів. Показано домінування триптофан-залежного механізму синтезу IAA, а також наявність альтернативних шляхів (IPyA, IAM), сидерофорних систем (*dhb*, *pvd*, *pbt*, *pvs*, *fhu*) і кластерів генів біосинтезу бактеріоцинів, що свідчить про високий біостимуляторний та антагоністичний потенціал досліджуваних штамів.

4. Науково обґрунтовано доцільність застосування маркер-орієнтованого підходу для первинного скринінгу перспективних PGPR-штамів і формування їхнього «функціонального паспорта». Показано, що інтеграція геномних даних створює основу для розробки біопрепаратів нового покоління та синтетичних

мікробних консорціумів, підвищуючи ефективність, стабільність і прогнозованість мікробних технологій у рослинництві.

Отримані результати мають теоретичне значення для розвитку агробіотехнології та практичну цінність для вдосконалення підходів до створення ефективних мікробних біопрепаратів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Aasfar A., Bargaz A., Yaakoubi K., Hilali A., Bennis I., Zeroual Y., Kadmiri I.M. Nitrogen Fixing Azotobacter Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability. *Microbiology*, 2021, 12. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2021.628379/full> (дата звернення 14.12.2025)
2. *Agrobacterium* strain for plant growth promotion and application. Пат. CN115820477A. Заявл. 07.11.2022; опубл. 16.05.2025. URL: <https://patents.google.com/patent/CN115820477A/en> (дата звернення 14.12.2025)
3. Akley E.K., Rice C.W., Adotey N., Ampim P.A.Y., Prasad P.V.V., et al. Residual *Bradyrhizobium* Inoculation Effects on Soybean and Soil Health. *Agronomy Journal*, 2022. URL: <https://acsess.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/agj2.21037> (дата звернення 14.12.2025)
4. Al-Turki A., Murali M., Omar A. F., Rehan M., Sayyed R. Z. Recent advances in PGPR-mediated resilience toward interactive effects of drought and salt stress in plants. *Frontiers in Microbiology*. 2023. Vol. 14. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2023.1214845/full> (дата звернення 14.12.2025)
5. Attia M. S., El-Sayyad G. S., Elkodous M. A., El-Batal A. I. The effective antagonistic potential of plant growth-promoting rhizobacteria against *Alternaria solani*-causing early blight disease in tomato plant. *Scientia Horticulturae*. 2020. Vol. 266. Article 109290. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304423820301175> (дата звернення 14.12.2025)
6. *Bacillus megaterium* strain with nitrogen-fixing ability and application. Пат. CN110016445A. Заявл. 10.04.2019; опубл. 16.07.2019. URL: <https://patents.google.com/patent/CN110016445A/en> (дата звернення 14.12.2025)

7. Barbosa D.J., Gentil K. Use of *Pseudomonas putida* and *Pantoea agglomerans* as phosphorus-solubilizing bacteria in oxisol. *Journal of Interdisciplinary Debates*, 2022. Vol 3(04), 07–44. URL: <https://www.periodicojs.com.br/index.php/jid/article/view/1065> (дата звернення 14.12.2025)
8. Barros-Rodríguez A., Pacheco P., Peñas-Corte M., Fernández-González A.J., Cobo-Díaz J.F., Enrique-Cruz Y., Manzanera M. Comparative Study of Bacillus-Based Plant Biofertilizers: A Proposed Index. *Biology*, 2024, 13(9), 668. URL: <https://www.mdpi.com/2079-7737/13/9/668> (дата звернення 14.12.2025)
9. Biopesticide Registration. Веб-сайт. URL: <https://www.epa.gov/pesticide-registration/biopesticide-registration> (дата звернення 14.12.2025)
10. Bouremani N., Cherif-Silini H., Silini A., Bouket A. C., Luptakova L., Alenezi F. N., Baranov O., Belbahri L. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR): A Rampart against the Adverse Effects of Drought Stress. *Water*. 2023. Vol. 15, No. 3. 418. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4441/15/3/418> (дата звернення 14.12.2025)
11. Browne P.D., Nielsen T.K., Kot W., Aggerholm A., Gilbert M.T.P., Puetz L., Rasmussen M., Zervas A., Hansen L.H. GC bias affects genomic and metagenomic reconstructions, underrepresenting GC-poor organisms. *GigaScience*. 2020. Vol. 9, Issue 2. URL: <https://academic.oup.com/gigascience/article/9/2/giaa008/5735313> (дата звернення 14.12.2025)
12. BTU. Українська біотехнологічна компанія, що виробляє мікробні та ферментні препарати для сільського господарства. Веб-сайт. URL: <https://btu-center.com/> (дата звернення 14.12.2025)
13. Chen C., Yang Z., Qiu Z. Bioinformatics Prediction and Experimental Validation of the Role of Macrophage Polarization and Ferroptosis in Gestational Diabetes Mellitus. *J Inflamm Res*. 2023. URL: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC10725703/> (дата звернення 14.12.2025)

14. Chorlton S.D. Ten common issues with reference sequence databases and how to mitigate them. *Front Bioinform.* 2024. URL: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC10978663/> (дата звернення 14.12.2025)
15. Composition comprising *Pseudomonas putida* and its application. Пат. WO2017186990A1. Заявл. 20.04.2017; опубл. 02.11.2017. URL: <https://patents.google.com/patent/WO2017186990A1/en> (дата звернення 14.12.2025)
16. Compositions and methods for providing plants with tolerance to abiotic stress. Пат. WO2017125894A1. Заявл. 20.01.2017; опубл. 27.07.2017. URL: <https://patents.google.com/patent/WO2017125894A1/fi> (дата звернення 14.12.2025)
17. Compositions comprising *Bacillus* strains for suppression of fungal plant pathogens. Пат. US20190150454A1. Заявл. 09.11.2018; опубл. 23.05.2019. URL: <https://patents.google.com/patent/US20190150454A1/en> (дата звернення 14.12.2025)
18. Document 32019R1009. Regulation (EU) 2019/1009 of the European Parliament and of the Council of 5 June 2019 laying down rules on the making available on the market of EU fertilising products and amending Regulations (EC) No 1069/2009 and (EC) No 1107/2009 and repealing Regulation (EC) No 2003/2003 (Text with EEA relevance). URL: <https://eur-lex.europa.eu/eli/reg/2019/1009/oj/eng> (дата звернення 14.12.2025)
19. Eckerstorfer M. F., Engelhard M., Heissenberger A., Simon S., Teichmann H. Plants Developed by New Genetic Modification Techniques—Comparison of Existing Regulatory Frameworks in the EU and Non-EU Countries. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 2019. Vol. 7. Article 26. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/bioengineering-and-biotechnology/articles/10.3389/fbioe.2019.00026/full> (дата звернення 14.12.2025)
20. Environment directorate joint meeting of the chemicals committee and the working party on chemicals, pesticides and biotechnology. *Organisation for Economic Co-operation and Development*. 2023. URL:

https://www.oecd.org/content/dam/oecd/en/publications/reports/2023/07/oecd-issue-paper-on-microbial-contaminants-limits-for-microbial-pest-control-products-second-edition_6a1d83b7/631756ed-en.pdf (дата звернення 14.12.2025)

21. ENZIM Agro. Біопрепарати для захисту рослин. Веб-сайт. URL: <https://enzim-agro.com/> (дата звернення 14.12.2025)

22. Fadiji A.E., Xiong C., Egidi E., Singh B.K. Formulation challenges associated with microbial biofertilizers in sustainable agriculture and paths forward. 2024. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/sae2.70006> (дата звернення 14.12.2025)

23. Johns N., Blazejewski T., Gomes A.LC., Wang H.H. Principles for Designing Synthetic Microbial Communities. *Current Opinion in Microbiology*. 2016. Vol 31. P. 146-153. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S136952741630025X?via%3Dihub> (дата звернення 14.12.2025)

24. Khaliq A., Perveen S., Alamer K. H., Haq M. Z. U., Rafique Z., Alsudays I. M., Althobaiti A. T., Saleh M. A., Hussain S., Attia H. Arbuscular Mycorrhizal Fungi Symbiosis to Enhance Plant–Soil Interaction. *Sustainability*. 2022. Vol. 14, No. 13. 7840. URL: <https://www.mdpi.com/2071-1050/14/13/7840> (дата звернення 14.12.2025)

25. Kour D., Rana K. L., Yadav A. N., Yadav N., Kumar M., Kumar V., Vyas P., Dhaliwal H. S., Saxena A. K. Microbial biofertilizers: Bioresources and eco-friendly technologies for agricultural and environmental sustainability. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2020. Vol. 23. 101487. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1878818119318390> (дата звернення 14.12.2025)

26. Kour D., Rana K. L., Yadav N., Yadav A. N., Kumar A., Meena V. S., Singh B., Chauhan V. S., Dhaliwal H. S., Saxena A. K. Rhizospheric Microbiomes: Biodiversity, Mechanisms of Plant Growth Promotion, and Biotechnological Applications for Sustainable Agriculture. In: *New and Future Developments in*

Microbial Biotechnology and Bioengineering. 2019. P. 19–65. URL: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-13-7553-8_2 (дата звернення 14.12.2025)

27. Kruasuwan W., Thamchaipenet A. Diversity of Culturable Plant Growth-Promoting Bacterial Endophytes Associated with Sugarcane Roots and Their Effect of Growth by Co-Inoculation of Diazotrophs and Actinomycetes. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2016. Vol. 35. P. 1074–1087. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-016-9604-3> (дата звернення 14.12.2025)

28. Maciel-Rodríguez M., Moreno-Valencia F.D., Plascencia-Espinosa M. The Role of Plant Growth-Promoting Bacteria in Soil Restoration: A Strategy to Promote Agricultural Sustainability. *Microorganisms*. 2025. Vol. 13(8). URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/13/8/1799> (дата звернення 14.12.2025)

29. Mehmood N., Saeed M., Zafarullah S., Hyder S., Rizvi Z.F., et al. Multifaceted Impacts of Plant-Beneficial *Pseudomonas* spp. in Managing Plant Diseases and Improving Yield. *ACS Omega*, 2023. Vol 8/Issue 25. URL: <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/acsomega.3c00870> (дата звернення 14.12.2025)

30. Method of obtaining a liquid organic biofertilizer and methods of use. Пат. EP3697745B9. Заявл. 17.10.2018; опубл. 16.10.2024. URL: <https://patents.google.com/patent/EP3697745B9/en> (дата звернення 14.12.2025)

31. Microbial liquid fertilizer containing *Bacillus*: preparation and application. Пат. CN108676755B. Заявл. 04.06.2018; опубл. 24.07.2020. URL: <https://patents.google.com/patent/CN108676755B/en> (дата звернення 14.12.2025)

32. Mirzaee M., Osmani Z., Frébortová J., Frébort I. Recent advances in molecular farming using monocot plants. *Biotechnology Advances*. 2025. Vol. 58. Article 108093. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S073497502200009X> (дата звернення 14.12.2025)

33. More A.B. Microbial Consortia Products Market Outlook. Веб-сайт. URL: <https://dataintelo.com/report/microbial-consortia-products-market> (дата звернення 14.12.2025)
34. Nicastro R., Papale M., Fusco G. M., Capone A., Morrone B., Carillo P. Legal Barriers in Sustainable Agriculture: Valorization of Agri-Food Waste and Pesticide Use Reduction. *Sustainability*. 2024. Vol. 16, No. 19. 8677. URL: <https://www.mdpi.com/2071-1050/16/19/8677> (дата звернення 14.12.2025)
35. Novinscak A., Zboralski A., Roquigny R., Fillion M. Genomics and functional traits required for the successful use of biofertilizers. 2021. URL: [Genomics and functional traits required for the successful use of biofertilizers | Request PDF](#) (дата звернення 14.12.2025)
36. Nunes P. S. O., Lacerda-Junior G. V., Mascarin G. M., Guimarães R. A., Medeiros F. H. V., Arthurs S., Bettiol W. Microbial consortia of biological products: Do they have a future? *Biological Control*. 2024. Vol. 188. Article 105439. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S104996442400001X> (дата звернення 14.12.2025)
37. Pastor-Bueis R., Sánchez-Cañizares C., James E.K., González-Andrés F. Formulation of an Effective Inoculant for Common Bean Based on *Rhizobium leguminosarum* bv. *phaseoli*. *Frontiers in Microbiology*, 2019. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/microbiology/articles/10.3389/fmicb.2019.02724/full> (дата звернення 14.12.2025)
38. Paterson J., Jahanshah G., Li Y., Wang Q., Mehnaz S., Gross H. The contribution of genome mining strategies to the understanding of active principles of PGPR strains. *FEMS Microbiology Ecology*. 2017. Vol. 93, Issue 3. URL: <https://academic.oup.com/femsec/article/93/3/fiw249/2701680> (дата звернення 14.12.2025)
39. Plant growth-promoting bacteria and methods of use. Пат. EP2970867A1. Заявл. 17.03.2014; опубл. 20.01.2016. URL: <https://patents.google.com/patent/EP2970867A1/en> (дата звернення 14.12.2025)

40. Plant growth-promoting rhizobacteria infused fertilizer. Пат. WO2016195779A1. Заявл. 21.03.2016; опубл. 08.12.2016. URL: <https://patents.google.com/patent/WO2016195779A1/en> (дата звернення 14.12.2025)

41. Quiroz Y. Q&A: The role of soil health in food security and tackling climate change. Веб-сайт. URL: <https://www.carbonbrief.org/qa-the-role-of-soil-health-in-food-security-and-tackling-climate-change/> (дата звернення 14.12.2025)

42. Raajaraam L., Raman K. Community and Single Microbe Optimisation System (COSMOS). *npj Systems Biology and Applications*. 2025. Vol. 11. Article 5. URL: <https://www.nature.com/articles/s41540-025-00534-w> (дата звернення 14.12.2025)

43. Raish S.M.Al., Sourani O.M., Abu-Elsaoud A.M. Plant Growth-Promoting Microorganisms as Biocontrol Agents: Mechanisms, Challenges, and Future Prospects. *Appl. Microbiol.* 2025, Vol. 5(2) URL: <https://www.mdpi.com/2673-8007/5/2/44> (дата звернення 14.12.2025)

44. Rasheed R. N., Pourbakhtiar A., Allaf M. M., Baharlooeian M., Rafiei N., Aratboni H. A., Morones-Ramirez J. R., Winck F. V. Microalgal co-cultivation – recent methods, trends in omic-studies, applications, and future challenges. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. 2023. Vol. 11. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/bioengineering-and-biotechnology/articles/10.3389/fbioe.2023.1193424/full> (дата звернення 14.12.2025)

45. Rowińska P., Gutarowska B., Janas R., Szulc J. Biopreparations for the decomposition of crop residues. 2024. URL: <https://enviromicro-journals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1751-7915.14534> (дата звернення 14.12.2025)

46. Sahoo A., Yadav G., Mehta T., Meena M., Swapnil P. Omics-driven insights into plant growth-promoting microorganisms for sustainable agriculture. *Discover Sustainability*. 2025. Vol. 6, №659. URL:

<https://link.springer.com/article/10.1007/s43621-025-01582-2> (дата звернення 14.12.2025)

47. Santos A. M., Soares A., Luz J., Cordeiro C., Silva M. S., Dias T., Melo J., Cruz C., Carvalho L. Microbial Interactions as a Sustainable Tool for Enhancing PGPR Antagonism against Phytopathogenic Fungi. *Sustainability*. 2024. Vol. 16, No. 5. 2006. URL: <https://www.mdpi.com/2071-1050/16/5/2006> (дата звернення 14.12.2025)

48. Santos R. M., Diaz P. A. E., Lobo L. L. B., Rigobelo E. C. Use of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria in Maize and Sugarcane: Characteristics and Applications. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 2020. Vol. 4. Article 136. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/sustainable-food-systems/articles/10.3389/fsufs.2020.00136/full> (дата звернення 14.12.2025)

49. Shahab R. L., Brethauer S., Davey M. P., Smith A. G., Vignolini S., Luterbacher J. S., Studer M. H. A heterogeneous microbial consortium producing short-chain fatty acids from lignocellulose. *Science*. 2020. Vol. 369, No. 6507. P. 1185–1189. URL: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.abb1214> (дата звернення 14.12.2025)

50. Shams A., Fischer A., Bodnar A., Kliegman M. Perspectives on Genetically Engineered Microorganisms and Their Regulation in the United States. *ACS Synthetic Biology*, 2024, Vol 13/Issue 5. URL: <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/acssynbio.4c00048> (дата звернення 14.12.2025)

51. Shan W., Zhou Y., Liu H., Yu X. Endophytic Actinomycetes from Tea Plants (*Camellia sinensis*): Isolation, Abundance, Antimicrobial, and Plant-Growth-Promoting Activities. *BioMed Research International*. 2018. Article ID 1470305. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1155/2018/1470305> (дата звернення 14.12.2025)

52. Singh A., Yadav V.K., Chundawat R.S., Soltane R., Awwad N.S., Ibrahim H.A., Yadav K.K., Vicas S.I. Enhancing plant growth promoting rhizobacterial activities through consortium exposure: A review. 2023. URL:

<https://www.frontiersin.org/journals/bioengineering-and-biotechnology/articles/10.3389/fbioe.2023.1099999/full> (дата звернення 14.12.2025)

53. Soares C. R. F. S., Hernández A. G., Silva E. P., Souza J. E. A., Bonfim D. F., Zabet G. L., Ferreira P. A. A., Brunetto G. Applications and Market of Micro-Organism-Based and Plant-Based Inputs in Brazilian Agriculture. *Plants*. 2023. Vol. 12, No. 22. 3844. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/12/22/3844> (дата звернення 14.12.2025)

54. Sun W., Shahrabian M. H., Soleymani A. The Roles of Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR)-Based Biostimulants for Agricultural Production Systems. *Plants*. 2024. Vol. 13, No. 5. 613. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/13/5/613> (дата звернення 14.12.2025)

55. Tsukanova K. A., Chebotar V. K., Meyer J. J. M., Bibikova T. N. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria on plant hormone homeostasis. *South African Journal of Botany*. 2017. Vol. 113. P. 91–102. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0254629916342442> (дата звернення 14.12.2025)

56. Udaypal U., Goswami R. K., Verma P. Strategies for improvement of bioactive compounds production using microalgal consortia: An emerging concept for current and future perspective. *Algal Research*. 2024. Vol. 82. 103664. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S2211926424002765> (дата звернення 14.12.2025)

57. Use of *Bacillus methylotrophicus* for plant growth stimulation and biological control. Пат. WO2016016508A1. Заявл. 31.07.2015; опубл. 04.02.2016. URL: <https://patents.google.com/patent/WO2016016508A1/en> (дата звернення 14.12.2025)

58. Wang H., Liu R., You M. P., Barbetti M. J., Chen Y. Pathogen Biocontrol Using Plant Growth-Promoting Bacteria (PGPR): Role of Bacterial Diversity. *Microorganisms*. 2021. Vol. 9, No. 9. 1988. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/9/9/1988> (дата звернення 14.12.2025)

59. Wang Y., Hao J., Gu J., Wu J., Zhang Y., Liang T., Bai H., Cao Q., Jiang J., Li L., Cao X. Genome-Driven Functional Validation of *Bacillus amyloliquefaciens* Strain MEPW12: A Multifunctional Endophyte for Sustainable Sweet Potato Cultivation. *Microorganisms*. 2025. Vol. 13(6). URL: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC12195239/> (дата звернення 14.12.2025)
60. Wei X., Zhang W., Zulfiqar F., Zhang C., Chen J. Ericoid mycorrhizal fungi as biostimulants for improving propagation and production of ericaceous plants. *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Article 1027390. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2022.1027390/full> (дата звернення 14.12.2025)
61. Wu Y. H., Chen X. G., Li N. Q., Li T. Q., Anbazhakan R., Gao J. Y. Core Mycorrhizal Fungi Promote Seedling Growth in *Dendrobium officinale*: An Important Medicinal Orchid. *Plants*. 2025. Vol. 14, No. 7. 1024. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/14/7/1024> (дата звернення 14.12.2025)
62. Азотобактерин-К. © Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, 2021–2025. Веб-сайт. URL: <https://imv.org.ua/rozrobky/dlya-silskogo-gospodarstva/preparaty-dlya-roslynnyctva/azobakteryn-k/> (дата звернення 14.12.2025)
63. Аптека Online. *Medicines for Europe: стратегічні кроки для прискорення євроінтеграції української фармацевтичної галузі*. 2025. №06(1477). URL: <https://www.apteka.ua/article/713323> (дата звернення 14.12.2025)
64. Басанець О. Про застосування біопрепаратів у рамках концепції сталого розвитку розповіла експертка. *SuperAgronom.com*. 2025. URL: <https://superagronom.com/news/20293-pro-zastosuvannya-biopreparativ-u-ramkah-kontseptsiyi-stalogo-rozvitku-rozpovila-ekspertka> (дата звернення 14.12.2025)
65. Біопрепарат Азотофіт. © ІАС "Аграрії разом" 2017–2025. Веб-сайт. URL: <https://agrarii-razom.com.ua/preparations/azotofit> (дата звернення 14.12.2025)

66. Болоховська А. *Біотехнології в агро. Як розвивається ринок біопрепаратів у світі та Україні?* 2024. URL: <https://agroportal.ua/blogs/biotechnologiji-v-agro-yak-rozvivayetsya-rinok-biopreparativ-u-sviti-ta-ukrajini-2> (дата звернення 14.12.2025)
67. Бунас А. А., Ткач Є. Д., Дворецький В. В. Біопрепарати в Україні та світі: сучасні тренди й перспективи. *Agroecological Journal*. 2024. № 4. URL: <http://journalagroeco.org.ua/article/view/317163/312808> (дата звернення 14.12.2025)
68. Волкогон В.В. Сільськогосподарська мікробіологія в Україні: здобутки, проблеми, перспективи. *Вісник аграрної науки*, 2018, №11(788). URL: https://agrovisnyk.com/pdf/ua_2018_11_03.pdf (дата звернення 14.12.2025)
69. Гаврилюк А.Т., Соломійчук М.П., Кушнір О.В. Підвищення ефективності біологічних препаратів на основі *Pseudomonas fluorescens* за застосування стимулюючих речовин. *Біологічні системи*, 2024, Т.16, Вип.1. URL: <https://journals.chnu.edu.ua/biosystems/article/view/559/570> (дата звернення 14.12.2025)
70. Гаврилюк Л. В., Кічігіна О. О., Туровнік Ю. А. Біопрепарати як агроекологічний фактор підвищення біобезпеки в агроценозах. *Збалансоване природокористування*. 2022. № 4. URL: <https://journals.uran.ua/bnusing/article/download/275037/271911> (дата звернення 14.12.2025)
71. Єрмолович К.С. Розроблення мікробних препаратів комбінованої дії на основі ґрунтових бактерій. Кваліфікаційна робота, магістр. Київський національний університет технологій та дизайну. Київ 2023, 50 с. URL: https://epec.knutd.edu.ua/bitstream/123456789/27485/1/Dyplom162_Yermolovych_Hretskyi.pdf (дата звернення 14.12.2025)
72. Корнійчук М.С., Заярнюк Н.Л., Червецова В.Г., Федорова О.В. Дослідження бактеріальної композиції родів *Rhizobium* та *Azotobacter* як рістстимулювального біопрепарату. 2018. URL:

<https://science.lpnu.ua/sites/default/files/journal-paper/2018/dec/15168/181743himia113.pdf> (дата звернення 14.12.2025)

73. Крутякова В. І., Гулич О. І., Янсе Л. А. Стан і проблеми ринку біологічних засобів захисту рослин в Україні. *Вісник аграрної науки*. 2023. № 1 (838). URL: https://agrovisnyk.com/pdf/ua_2023_01_04.pdf (дата звернення 14.12.2025)

74. Несмачна М. Китай активізує розвиток біологізації агросектору: про нові тенденції на виставці САС Шанхай 2025. 2025. URL: <https://superagronom.com/news/20599-kitay-aktivizuye-rozvitok-biologizatsiyi-agrosektoru-pro-novi-tendentsiyi-na-vistavtsi-cac-shanhay-2025-rozpoviv-igor-stelmaschuk> (дата звернення 14.12.2025)

75. Никитюк О. Китайські біотехнології, фармацевтичні компанії та боротьба з раком. 2019. URL: <https://biz.nv.ua/ukr/experts/kitayskie-biotehnologii-farmaceuticheskie-kompanii-i-borba-s-rakom-50048186.html> (дата звернення 14.12.2025)

76. Потапенко Л.В., Скачок Л.М., Горбаченко Н.І. Економічна та енергетична ефективність систем удобрення за участю мікробних препаратів. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 2018, Вип. 28, С. 63–69. URL: <https://www.researchgate.net/publication/334438655> (дата звернення 14.12.2025)

77. Родак Н. *Made in Ukraine. Як українські біотехнології крокують світом*. 2023. URL: <https://latifundist.com/spetsproekt/1018-made-in-ukraine-yak-ukrayinski-biotehnologiyi-krokuyut-svitom> (дата звернення 14.12.2025)

78. Хаблак С. Біопрепарати для захисту рослин від шкідників. *Агроном*, 2024. URL: <https://www.agronom.com.ua/biopreparaty-dlya-zahystu-roslyn-vid-shkidnykiv/> (дата звернення 14.12.2025)

ДОДАТКИ

Додаток А

Фітогормональний механізм ріст-стимулювальної активності PGPR

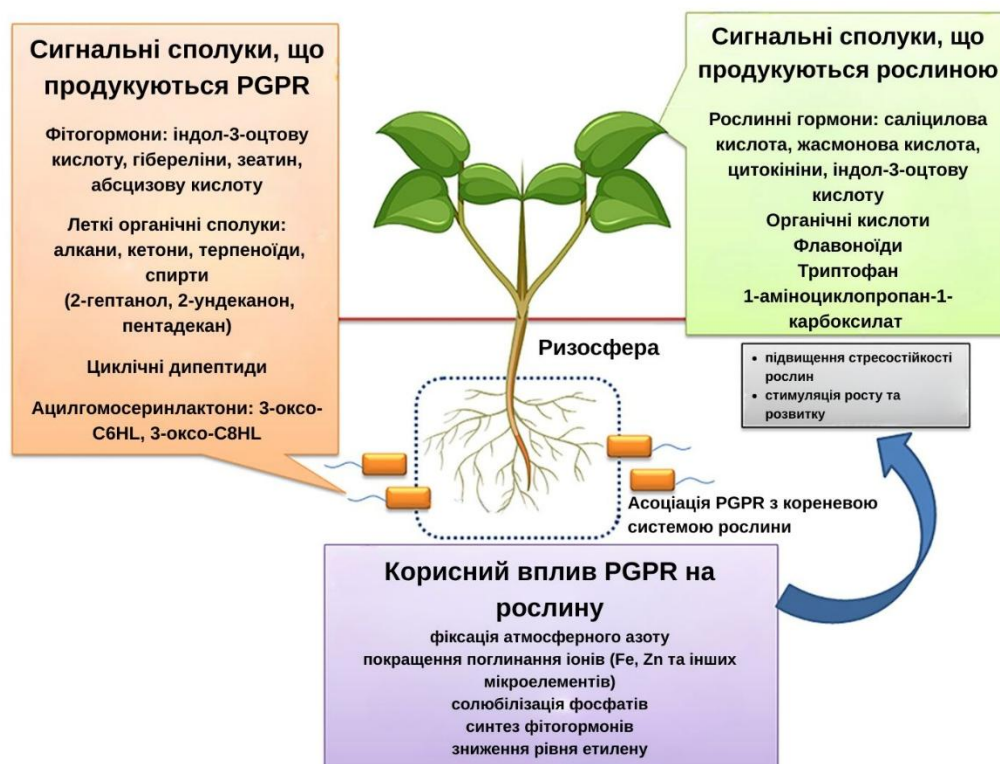


Рис. А.1 Сигнальні сполуки PGPR та рослин, що забезпечують формування корисної ризосферної асоціації (джерело: адаптовано за Jalmi & Sinha, 2022). PGPR продукують фітогормони (індол-3-оцтову кислоту, гібереліни, зеатин, абсцизову кислоту), АСС-дезаміназу, леткі органічні сполуки (алкани, кетони, терпеноїди, спирти; 2-гептанол, 2-ундеканон, пентадекан), циклічні дипептиди та ацилгомосеринлактони (3-оксо-С6НЛ, 3-оксо-С8НЛ), які активують сигнальні шляхи рослини, стимулюючи ріст і підвищуючи стресостійкість. У відповідь рослини синтезують фітогормони (саліцилову кислоту, жасмонову кислоту, цитокініни, індол-3-оцтову кислоту), залучені до міжорганізмової сигналізації та стресових реакцій. Асоційовані PGPR покращують ріст рослин шляхом фіксації азоту, посилення поглинання іонів (Fe, Zn, мікроелементи) та солубілізації фосфатів.

Додаток Б

Антагоністичний механізм ріст-стимулювальної активності PGPR

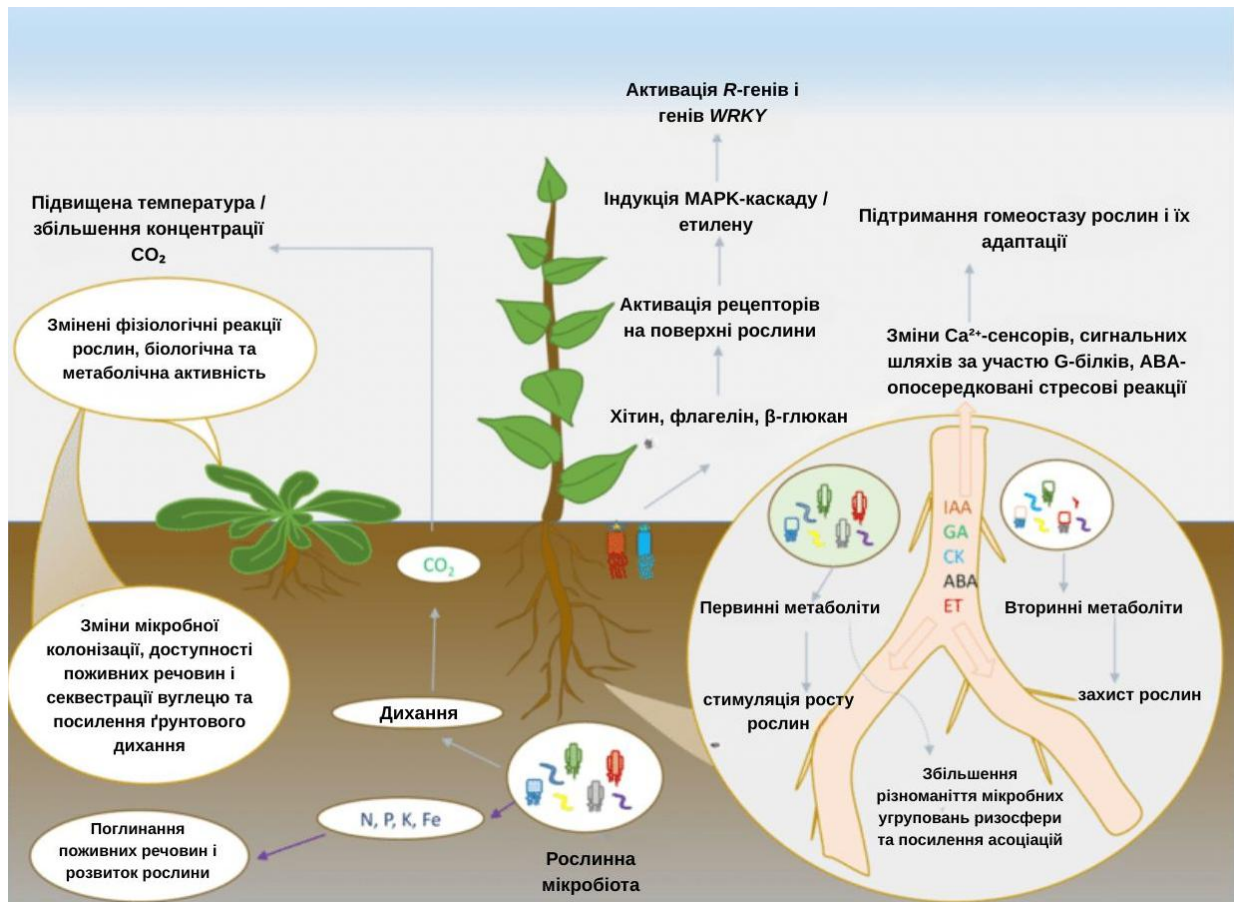


Рис. Б.1 Схематичне зображення взаємодії рослин і мікроорганізмів у ризосфері (джерело: адаптовано за Sharma et al., 2022). Показано сполуки рослинного та мікробного походження, які визначають структуру мікробних угруповань, регулюють сигнальні шляхи рослин та модулюють імунну відповідь і фізіолого-метаболічні процеси рослин за умов впливу факторів навколишнього середовища.

Додаток В

Антистресовий механізм ріст-стимулювальної активності PGPR

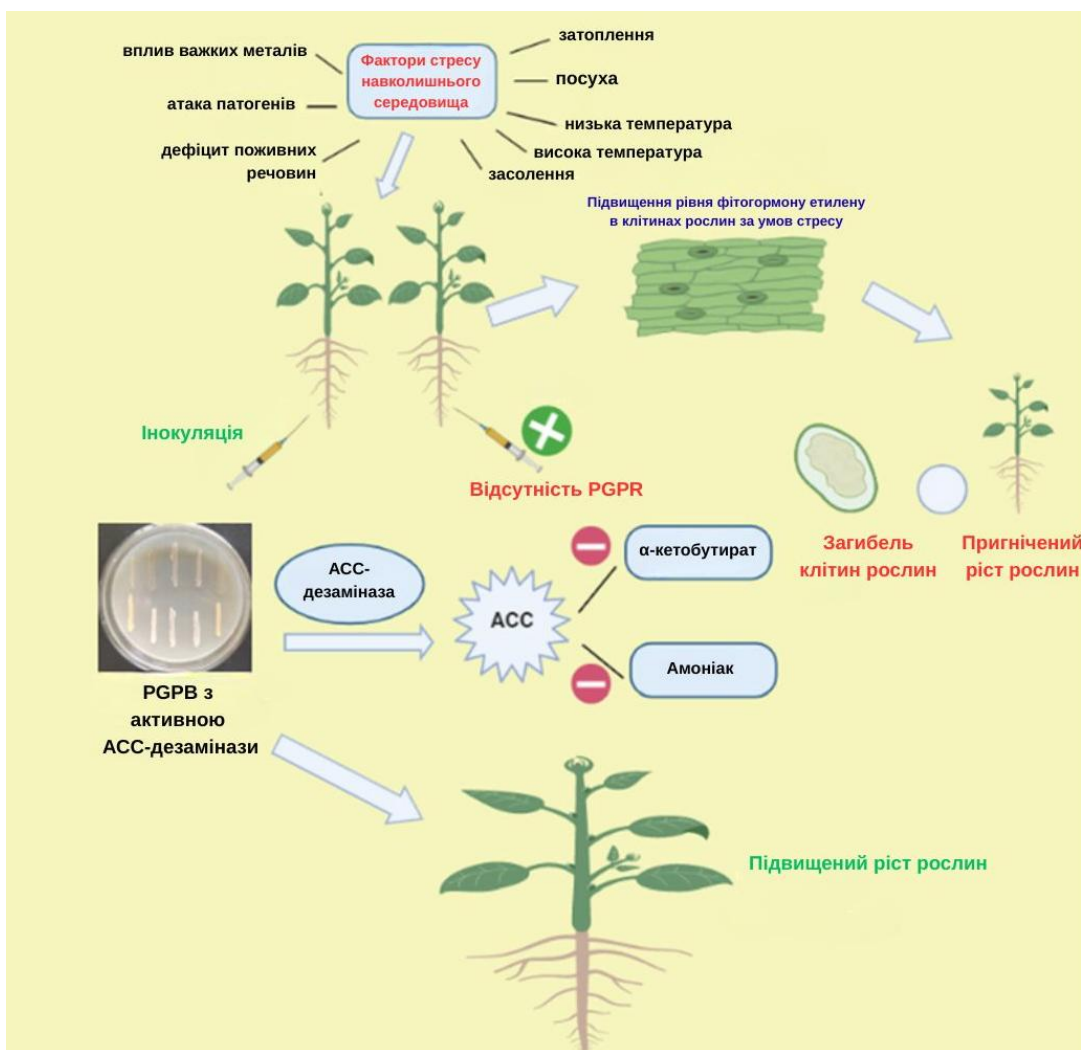


Рис. В.1 Схематичне зображення механізму участі бактерій, що стимулюють ріст рослин та продукують АСС-дезаміназу, у регуляції стресових реакцій рослин (джерело: адаптовано за Chandwani & Amaresan, 2022). За дії абіотичних і біотичних стресових факторів у клітинах рослин підвищується рівень етилену, що призводить до пригнічення росту та загибелі клітин. Асоційовані з кореневою системою бактерії з активністю АСС-дезамінази каталізують розщеплення 1-аміноциклопропан-1-карбоксилату (АСС) — попередника етилену — до α-кетобутирату та амоніаку, знижуючи його внутрішньоклітинну концентрацію. У результаті послаблюється негативний вплив стресу та забезпечується підвищення росту і розвитку рослин.