

Оригинальная статья

УДК 579.64+579.222.3+632.911.2

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2026.1.139-160>**Выделение, идентификация и оценка полезных свойств микроорганизмов из *Orostachys spinosa* (L.) лесной зоны Прибайкалья****А.Ю. Суханов[✉], М. Фролов, И.В. Некрасов, Т.А. Ложкарев, Ш.З. Валидов***Казанский научный центр Российской академии наук, г. Казань, Россия*[✉]a.sukhanov@knc.ru**Аннотация**

В ходе работы идентифицированы и изучены бактериальные изоляты из ризосферы растения *Orostachys spinosa* (L.), произрастающего в Прибайкалье. Получено 16 штаммов с различными морфотипами, определена родовая принадлежность исследуемых изолятов методом секвенирования 16S рибосомальной РНК. Для большинства штаммов, относящихся к роду *Bacillus*, подтверждена антагонистическая активность. Наиболее выраженный антагонизм демонстрируют штаммы 117B1–117B5, 117BA и 117BE, что позволяет предположить их возможное использование в качестве агентов биологической защиты растений от грибных фитопатогенов. Способность синтезировать бактериальные ауксины выражена у всех изученных штаммов, но находится на сравнительно низком уровне. Для 14 из 16 штаммов показана способность фиксировать атмосферный азот в аэробных условиях. У 11 штаммов выявлена способность мобилизовать фосфор из кальциевой соли фитиновой кислоты. Наиболее активными в мобилизации фосфора являются представители рода *Pseudomonas*, в частности штаммы 117B7, 117B9, 117BB и 117BD. Представители рода *Bacillus* (штаммы 117B1, 117B3, 117B4, 117B5, 117B8 и 117BE) проявляют выраженную целлюлазную активность, причем максимальную способность к деградации целлюлозы демонстрирует штамм *Bacillus* sp. 117BA. На основе полученных данных штаммы *Bacillus* sp. 117BA и 117BE, *Pseudomonas* sp. 117BB и 117BD определены как перспективные для разработки новых биопрепаратов.

Ключевые слова: растительный микробиом, биопрепарат, антагонизм к фитопатогенам, ферментативная активность, защита растений.

Благодарности. Выражаем благодарность Айрату Рашитовичу Каюмову, доктору биологических наук, заведующему кафедрой генетики Казанского (Приволжского) федерального университета, за помощь в сборе образцов *Orostachys spinosa* (L.).

Для цитирования: Суханов А.Ю., Фролов М., Некрасов И.В., Ложкарев Т.А., Валидов Ш.З. Выделение, идентификация и оценка полезных свойств микроорганизмов из *Orostachys spinosa* (L.) лесной зоны Прибайкалья // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2026. Т. 168, кн. 1. С. 139–160. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2026.1.139-160>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2026.1.139-160>

Isolation, identification, and evaluation of useful properties of microorganisms from *Orostachys spinosa* (L.) of the Baikal forest zone

A.Y. Sukhanov✉, M. Frolov, I.V. Nekrasov, T.A. Lozhkarev, S.Z. Validov

Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia

✉ a.sukhanov@knc.ru

Abstract

Bacterial isolates from the samples of *Orostachys spinosa* (L.) growing in the Baikal region were identified and studied. A total of 16 strains with different morphotypes were obtained, and their generic affiliation was determined by 16S rRNA sequencing. The antagonistic activity was confirmed for most strains belonging to the genus *Bacillus*. The most pronounced antagonism was exhibited by the strains 117B1–117B5, 117BA, and 117BE, which suggests their possible use as biological control agents against fungal phytopathogens. The ability to synthesize bacterial auxins was expressed in all the studied strains, but at a comparatively low level. The ability to fix atmospheric nitrogen under aerobic conditions was revealed in 14 of the 16 strains. The ability to mobilize phosphorus from calcium salt of phytic acid was found in 11 strains. The highest phosphorus mobilizing activity was observed in representatives of the genus *Pseudomonas*, particularly in the strains 117B7, 117B9, 117BB, and 117BD. Representatives of the genus *Bacillus* (the strains 117B1, 117B3, 117B4, 117B5, 117B8, and 117BE) had strong cellulase activity. The greatest ability to degrade cellulose was demonstrated by the strain *Bacillus* sp. 117BA. The findings indicate that the strains *Bacillus* sp. 117BA and 117BE and *Pseudomonas* sp. 117BB and 117BD are promising candidates for the development of new biopreparations.

Keywords: plant microbiome, biopreparation, phytopathogen antagonism, enzymatic activities, plant protection

Acknowledgments. Airat Rashitovich Kayumov (Dr. Sci. (Biology), Head of Department of Genetics, Kazan Federal University) is gratefully acknowledged for his assistance with collecting the *Orostachys spinosa* (L.) samples.

For citation: Sukhanov A.Y., Frolov M., Nekrasov I.V., Lozhkarev T.A., Validov S.Z. Isolation, identification, and evaluation of useful properties of microorganisms from *Orostachys spinosa* (L.) of the Baikal forest zone. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2026, vol. 168, no. 1, pp. 139–160. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2026.1.139-160>. (In Russian)

Введение

Увеличение объемов возделываемых культур приводит к истощению плодородия [1] и изменению биологических свойств почвы [2]. В последние несколько десятилетий значительно возросла роль минеральных удобрений в мировом сельском хозяйстве [3].

Однако стратегия чрезмерного внесения минеральных удобрений и пестицидов чревата снижением доступности других важных для растений микроэлементов, а также приводит к загрязнению почв остатками этих веществ [4]. Так, внесение в почву солей калия приводит к снижению доступности кальция и магния за счет вымывания и конкурентного поглощения корнями растений [5, 6]. Применение удобрений на основе кальция снижает биодоступность фосфатов за счет образования и выпадения в осадок нерастворимых солей в почвах [7].

Одной из существенных проблем современного сельского хозяйства является негативное влияние фитопатогенных микроорганизмов на рост и развитие культурных растений, что, в свою очередь, приводит к потере объема собранного урожая [8]. Для решения этой проблемы традиционно используют различные пестициды, как выделенные из природных источников, так и синтезированные химическим путем. К пестицидам можно отнести гербициды, инсектициды, фунгициды, родентициды, нематоциды и др. [9].

В то же время почва представляет собой перспективный рубеж для изучения биоразнообразия, поскольку в ней повсеместно распространены многие виды микроорганизмов [10]. Представители почвенного микробиома способны вступать в различные типы взаимоотношений с растениями. Представители различных групп бактерий, ассоциированных с растениями, способны вступать с ними в симбиотические отношения и могут влиять на их жизненные процессы. Некоторые из таких симбионтов могут повышать доступность макро- и микроэлементов для организма-хозяина, а также подавлять патогенную микрофлору [11]. Состав микробиома растения в первую очередь определяется типом почвы, в которой оно произрастает [12] и стадией роста [13]. Микробные ассоциации встречаются на различных органах растения [14], но наибольшее количество симбиотических микроорганизмов находится в составе ризосферы [15].

Численность микроорганизмов в ризосфере в 100 раз выше, чем в почве. Эта особенность определяется соединениями, продуцируемыми корнями растений [16]. Известно, что некоторые бактерии, живущие на растениях, обладают способностью стимулировать их рост [17], в том числе за счет бактериальных ауксинов [18], пути синтеза которых схожи с путями синтеза растительных фитогормонов [19].

Одной из стратегий для решения проблем, связанных с нерациональным использованием удобрений и влиянием фитопатогенных микроорганизмов на урожайность сельскохозяйственных культур, является использование биопрепаратов на основе микроорганизмов-симбионтов [20]. В настоящее время растет спрос на биопрепараты как альтернативу минеральным удобрениям и пестицидам, поскольку это позволяет снизить загрязняющее воздействие современного агропромышленного комплекса на биосферу [21]. Под термином «биопрепарат» подразумевают средства, подавляющие рост патогенных микроорганизмов – бактерий и грибов [22]. Часто вместе с биопрепаратами используют так называемые биостимуляторы – вещества, которые вносятся в небольших количествах и стимулируют рост растений за счет повышения биодоступности микроэлементов [23].

Меры защиты растений от фитопатогенов называют биологическим контролем. Для этого используют представителей различных родов бактерий, входящих в состав микробиомов растений. Микроорганизмы родов *Burkholderia*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Serratia* – лишь некоторые из общих представителей бактериальных эндофитов, штаммы которых успешно предотвращают рост и развитие патогенных микроорганизмов как *in vitro*, так и *in vivo* [24]. Исследования микроорганизмов-комменсалов растений позволяют

выделить и идентифицировать новые штаммы, на основе которых можно создавать новые биопрепараты. Их применение обеспечит снижение потребности в минеральных удобрениях и пестицидах. На данный момент описаны микробные сообщества ризосферы и эндосимбионты различных культурных растений, таких как *Beta vulgaris* (L.), *Oryza sativa* (L.) и *Persea americana* (L.) [25–27]. При этом отсутствуют данные по выделению и идентификации штаммов из ризосферы представителей рода *Orostachys*. В настоящей работе выделены изоляты штаммов ризосферы *Orostachys spinosa* (L.), определена их родовая принадлежность и изучены свойства с целью установления возможности их дальнейшего использования в качестве потенциальных биопрепаратов для роста и защиты растений.

1. Материалы и методы

1.1. Изоляты микроорганизмов и фитопатогенных грибов. В качестве объектов исследования использовали почвенные изоляты, выделенные из образцов растения *Orostachys spinosa* (L.), произрастающего в Прибайкалье.

В качестве модельных патогенов рассмотрены штаммы *Fusarium* sp. Fo2 и *Fusarium proliferatum* FO4 и FO8 (коллекция лаборатории). Грибные фитопатогены выращивали при температуре 25 °С в течение 72 ч на среде PDA [28], содержащей 20 г/л декстрозы, 18 г/л агара и картофельный отвар до 1000 мл.

1.2. Отбор и выделение микроорганизмов. Для выделения микроорганизмов образец *O. spinosa* (L.) с остатками почвы на корневой системе ресуспендировали в стерильной пробирке емк. 50 мл с добавлением фосфатно-солевого буферного раствора (состав (г/л): NaCl – 8, KCl – 0.2, K₂HPO₄ – 1.44, KH₂PO₄ – 0.245) и последующим последовательным разведением суспензии в этом буферном растворе в соотношении 1 : 10. Отбирали пробы, полученные на четвертом, пятом и шестом этапах разведения, то есть 10⁻⁵, 10⁻⁶ и 10⁻⁷ соответственно. Затем 100 мкл раствора высевали с помощью шпателя Дригальского на чашки Петри со средой Кинга Б [29] с добавлением антимикотика амфотерицина в концентрации 100 мкг/мл. Чашки Петри с питательной средой инкубировали в течение 48 ч при температуре 30 °С. Полученные штаммы помещали в 1 мл смеси фосфатно-солевого буферного раствора с глицерином (1 : 1 об.) и хранили при –80 °С.

Для получения чистых культур отбирали колонии с уникальными морфологическими признаками, высевали на новые чашки Петри со средой Кинга Б и инкубировали в тех же условиях. В ходе дальнейших исследований определяли ферментативную активность культур путем нанесения 5 мкл суспензии клеток в фосфатно-солевом буферном растворе на чашку с соответствующей аналитической средой с последующей инкубацией.

1.3. Идентификация микроорганизмов. Для определения родовой принадлежности полученных изолятов из биомассы бактериальных штаммов выделяли тотальную ДНК методом фенол-хлороформной экстракции, которую затем использовали для амплификации гена 16S рПНК путем постановки ПЦР-реакции с использованием универсальных праймеров 16F27F(5'-AGA GTT TGA TCC TGG CTC AG-3') и 16R1522R (5'-AAG GAG GTG ATC CAG CCG CA-3') [30]. Фрагмент ДНК, полученный в ходе ПЦР, анализировали в 1%-ном ТАЕ агарозном геле. Затем фрагмент ДНК выделяли и очищали из геля с помощью коммерческого набора Cleanup Standard (ЗАО «Евроген», Россия) и секвенировали.

Данные, полученные после секвенирования выделенных фрагментов 16s рПНК, сопоставляли с известными консенсусными последовательностями бактерий по базе RefSeq

(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/refseq/>) с помощью сервисов NCBI BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и EzBioCloud (<https://www.ezbiocloud.net/>).

1.4. Проверка антагонистической активности. Первичную качественную оценку антагонистической активности определяли, нанося капли взвеси клеток в фосфатно-солевом буферном растворе равноудаленно от центра на чашку Петри с питательной средой объемом 5 мкл и нанося в центр чашки небольшое количество взвеси спор грибов. Чашки с посеянными суспензиями оставляли в ламинаре на 10 мин для подсыхания капель, а затем помещали в термостат на 72 ч при температуре 30 °С для инкубации.

1.5. Оценка продукции фитогормонов. Для определения продукции бактериальными штаммами ауксинов культуры выращивали на жидкой среде LB [31] в течение 12 ч при температуре 30 °С. Полученные ночные культуры разводили жидкой полноценной питательной средой (LB) с добавлением 0.1 % L-триптофана (конечная $A_{595} \approx 0.1$) и инкубировали при качании в течение 48 ч при температуре 30 °С. Величину дополнительного объема рассчитывали по формуле

$$V_{\text{доп}} = \frac{V_{\text{среды}}}{\frac{A_{\text{изм}}}{A_{\text{целев}}} - 1},$$

где $V_{\text{среды}}$ – объем среды LB с добавлением 0.1 % L-триптофана (л), $A_{\text{изм}}$ – оптическая плотность ночной культуры, измеренная при 595 нм относительно среды LB (отн. ед.), $A_{\text{целев}}$ – целевая оптическая плотность среды при 595 нм после добавления бактериальной суспензии (отн. ед.).

После инкубации отбирали 1 мл культуральной жидкости, осаждали клетки центрифугированием при 10000 об/мин в течение 5 мин и отбирали супернатант в отдельную пробирку. Концентрацию ауксина определяли с помощью спектрофотометра Feyond-A400 (Hangzhou Allsheng Instruments Co., Ltd., КНР) при длине волны 430 нм относительно среды LB с добавлением 0.1 % L-триптофана. Фотометрируемый раствор готовили, добавляя к 100 мкл супернатанта 200 мкл реактива Сальковского [32] с последующей инкубацией в темноте в течение 30 мин. Концентрацию продуцируемых изолятами ауксинов рассчитывали по методу градуировочного графика [33], построенного по известным концентрациям чистой индолилуксусной кислоты с помощью программного пакета OriginPro 2015 (OriginLab Corp., США).

1.6. Качественная оценка ферментативной активности. Для оценки ферментативных свойств исследуемых штаммов проводили посев инокулятов на различные аналитические среды. Для определения фитазной активности использовали среду для обнаружения фитазы [34], а для оценки способности расщеплять целлюлозу – модифицированную основную среду [35] с добавлением 1 % карбоксиметилцеллюлозы. Способность гидролизовать целлюлозу определяли путем выявления участков просветления среды после окраски красителем конго красный. Также у изолятов определяли способность фиксировать азот воздуха с использованием среды Йенсена [36], в которой отсутствуют источники азота.

2. Результаты и их обсуждение

Orostachys spinosa (L.) – суккулентное растение, произрастающее в горах на каменистых или глинистых почвах, а также в степи [37]. Такие условия требуют от растения высокой

засухоустойчивости, которая может частично поддерживаться ризобактериями, стимулирующими рост растений [38]. Подобный эффект показан для эндофитных бактерий [39].

2.1. Морфологическая характеристика изолятов. На этапе отбора изолятов для каждой полученной колонии идентифицированы уникальные морфологические особенности, что позволило выделить 16 штаммов с различными морфотипами. Им были присвоены индексы, а их морфологические характеристики описаны в соответствии с такими параметрами, как цвет, форма, высота колонии и консистенция (табл. 1).

Табл. 1. Морфологическая характеристика изолятов

Table 1. Morphological characterization of isolates

Индекс штамма	Цвет	Форма	Профиль	Консистенция
117B1	Белый	Складчатая	Бугристый	Сухая
117B2	Бело-коричневый	Складчатая	Бугристый	Сухая
117B3	Бежевый	Складчатая	Бугристый	Сухая
117B4	Белый	Складчатая	Бугристый	Сухая
117B5	Белый	Складчатая	Бугристый	Слизистая
117B6	Серый	Неправильная	Плоский	Сухая, плотная
117B7	Желтый	Круглая	Выпуклый	Влажная
117B8	Бледно-желтый	Круглая	Бугристый	Сухая, плотная
117B9	Желтый	Круглая	Плоский	Влажная
117BA	Прозрачный	Неправильная	Бугристый	Слизистая
117BB	Желтый	Круглая	Кратерообразный	Влажная
117BC	Светло-желтый	Круглая	Выпуклый	Влажная
117BD	Желтый	Круглая	Плоский	Влажная
117BE	Белый	Неправильная	Бугристый	Сухая
117BF	Светло-желтый	Круглая	Плоский	Влажная
117B10	Желтый	Круглая	Плоский	Слизистая

Таким образом было получено 16 уникальных изолятов (рис. 1), для которых установлены родовая принадлежность, антагонистическая активность и основные свойства.

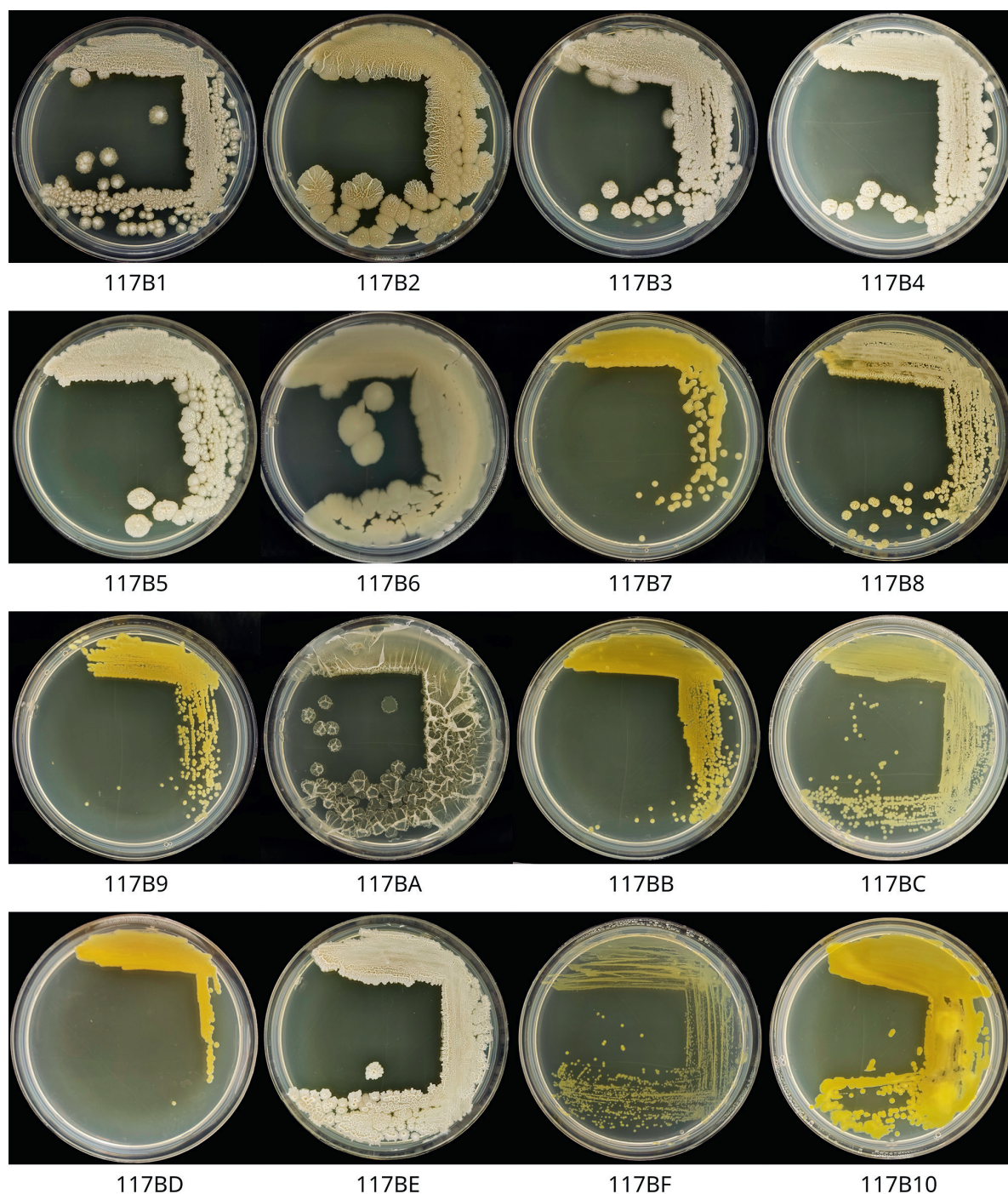


Рис. 1. Морфология колоний полученных бактериальных изолятов

Fig. 1. Morphology of the colonies formed by bacterial isolates

2.2. Идентификация штаммов. Установлена родовая и видовая принадлежность штаммов (табл. 2). Согласно полученным данным, девять штаммов относятся к роду *Bacillus*, пять штаммов к роду *Pseudomonas*, большинство из которых близки к *P. graminis*. Штаммы 117BF и 117B10 относятся к роду *Curtobacterium*.

Таким образом, среди выделенных образцов большинство штаммов относятся к семействам *Bacillus* и *Pseudomonas*. Наиболее распространенными являются штаммы, сходные по 16s рРНК с *Bacillus velezensis*, для которого ранее была зарегистрирована поддержка растений во время засухи [40, 41]. Для *Pseudomonas graminis*, сходство с которым обнаружено

для пяти штаммов, в большинстве статей показана высокая антагонистическая активность и проявление биоконтрольных свойств [42, 43]. В то же время он, как и другие *Pseudomonas*, вероятно, стимулирует устойчивость растений к абиотическим факторам [44].

Табл. 2. Идентификация изолятов по базам RefSeq и EzBioCloud

Table 2. Identification of isolates using the RefSeq and EzBioCloud databases

База данных	Индекс штамма	Типовой штамм	Процент сходства, %
RefSeq	117B1	<i>Bacillus velezensis</i> CR-502(T)	99.79
	117B2	<i>Bacillus atrophaeus</i> MBLB1156	100.00
	117B3	<i>Bacillus velezensis</i> ACD103	100.00
	117B4	<i>Bacillus velezensis</i> MFT01X	99.79
	117B5	<i>Bacillus velezensis</i> V103	99.93
	117B6	<i>Bacillus cereus</i> Z72	100.00
	117B7	<i>Pseudomonas graminis</i> 230d4	99.86
	117B8	<i>Bacillus altitudinis</i> OsEnb_ALM_B34	99.65
	117B9	<i>Pseudomonas graminis</i> 230d4	99.72
	117BA	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> LT212	99.93
	117BB	<i>Pseudomonas graminis</i> PgKB30	99.57
	117BC	<i>Pseudomonas graminis</i> PgKB30	99.72
	117BD	<i>Pseudomonas graminis</i> 4-2T	99.79
	117BE	<i>Bacillus velezensis</i> V6950	99.93
	117BF	<i>Curtobacterium oceanosedimentum</i> AFS098270	99.28
	117B10	<i>Curtobacterium oceanosedimentum</i> AFS098270	99.63
EzBioCloud	117B1	<i>Bacillus velezensis</i> CR-502(T)	99.86
	117B2	<i>Bacillus atrophaeus</i> JCM 9070(T)	99.93
	117B3	<i>Bacillus siamensis</i> KCTC 13613(T)	99.86
	117B4	<i>Bacillus siamensis</i> KCTC 13613(T)	99.72
	117B5	<i>Bacillus siamensis</i> KCTC 13613(T)	99.79
	117B6	<i>Bacillus cereus</i> ATCC 14579	100.00
	117B7	<i>Pseudomonas graminis</i> DSM 11363(T)	99.64
	117B8	<i>Bacillus altitudinis</i> 41KF2b	99.72
	117B9	<i>Pseudomonas graminis</i> DSM 11363(T)	99.44
	117BA	<i>Bacillus siamensis</i> KCTC 13613(T)	99.79
	117BB	<i>Pseudomonas graminis</i> DSM 11363(T)	99.43
	117BC	<i>Pseudomonas graminis</i> DSM 11363(T)	99.64
	117BD	<i>Pseudomonas graminis</i> DSM 11363(T)	99.64
	117BE	<i>Bacillus siamensis</i> KCTC 13613(T)	99.79
	117BF	<i>Curtobacterium allii</i> 20TX0166(T)	99.42
	117B10	<i>Curtobacterium luteum</i> DSM 20542	99.84

2.3. Биосинтез ауксинов. Для всех исследованных штаммов бактерий показано наличие продукции ауксинов, среднее содержание которых в среде после культивирования приведено на рис. 2. Наибольшее содержание ауксинов в среде выявлено для штамма 117B2 и составля-

ет в среднем 5.01 мкг/мкл. Для остальных штаммов наблюдается меньшее количество ауксинов, однако среди наиболее выраженных продуцентов можно выделить штаммы 117B2, 117B5, 117BE, 117BB и 117B7.

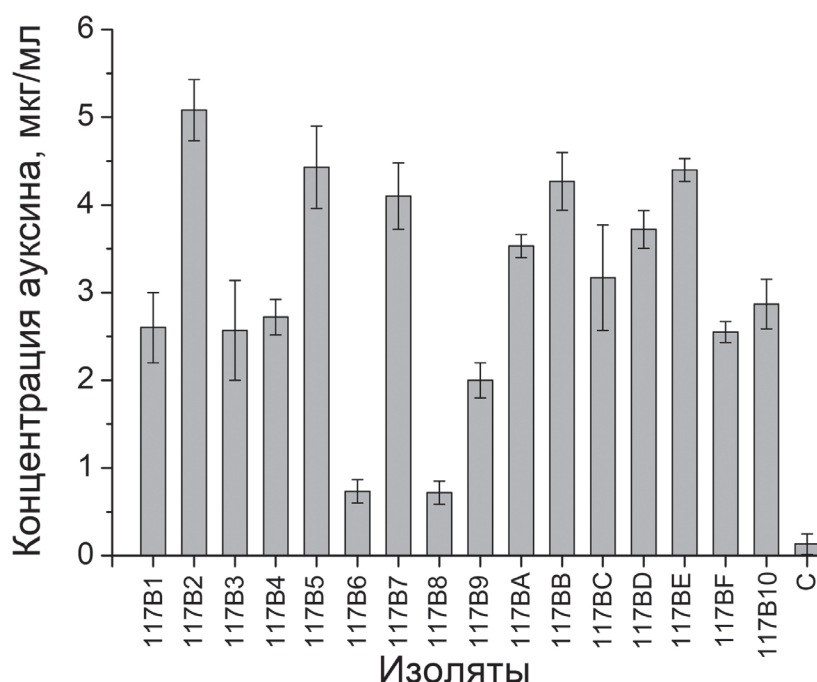


Рис. 2. Средняя концентрация ауксина в среде после инкубации штаммов бактерий. С – отрицательный контроль

Fig. 2. Average auxin concentration in the medium after the incubation with bacterial strains. C – negative control sample

Ауксины являются одним из ключевых факторов регулирования реакции растений на засоление и засуху [45], поэтому эндофитные и ризосферные штаммы, синтезирующие ауксины, могут повышать выживаемость растений и стимулировать их рост [46, 47]. В ходе проведенного исследования установлено, что у всех изученных штаммов выражена способность к синтезу бактериальных ауксинов, но она находится на низком уровне (до 5.01 мкг/мкл у *Bacillus* sp. 117B2). Однако следует учитывать, что, в отличие от работы [48], использована концентрация L-триптофана 0.1 % вместо 0.2 %, а также отсутствует моделирование осмотического стресса, который может влиять на продукцию ауксина.

2.4. Антагонистическая активность. С использованием штаммов грибов рода *Fusarium*, выделенных из образцов лука сорта Golden Semko [37], оценена антагонистическая активность штаммов бактерий. Наличие свободной зоны вокруг колоний бактерий свидетельствует о подавлении роста фитопатогенов. Результаты, полученные после 72 ч инкубации бактериальных изолятов и спор различных штаммов рода *Fusarium*, представлены в табл. 3.

Антагонистическая активность подтверждена для большинства штаммов, относящихся к роду *Bacillus*, поскольку вокруг колоний этих изолятов отчетливо видны зоны подавления роста гриба (рис. 3). Наиболее выраженным антагонизмом обладают штаммы под номерами 117B1–117B5, 117BA и 117BE, что предполагает их возможное использование в качестве средств биологической защиты растений от грибных фитопатогенов.

Табл. 3. Подавление роста грибных фитопатогенов бактериальными штаммами (+ показывает ярко выраженное подавление роста патогена, а отсутствие подавления роста патогена отмечено —)

Table 3. Suppression of the growth of fungal phytopathogens by bacterial strains (+ shows pronounced suppression of pathogen growth, while no suppression of pathogen growth is marked with —)

Индекс штамма	Типовой штамм	Штамм <i>Fusarium</i>		
		Fo2	Fo4	Fo8
117B1	<i>Bacillus velezensis</i> CR-502(T)	+	+	+
117B2	<i>Bacillus atrophaeus</i> MBLB1156	+	+	+
117B3	<i>Bacillus velezensis</i> ACD103	+	+	+
117B4	<i>Bacillus velezensis</i> MFT01X	+	+	+
117B5	<i>Bacillus velezensis</i> V103	+	+	+
117B6	<i>Bacillus cereus</i> Z72	—	—	—
117B7	<i>Pseudomonas graminis</i> 230d4	—	—	—
117B8	<i>Bacillus altitudinis</i> OsEnb_ALM_B34	—	—	—
117B9	<i>Pseudomonas graminis</i> 230d4	—	—	—
117BA	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> LT212	+	+	+
117BB	<i>Pseudomonas graminis</i> PgKB30	—	—	—
117BC	<i>Pseudomonas graminis</i> PgKB30	—	—	—
117BD	<i>Pseudomonas graminis</i> 4-2T	—	—	—
117BE	<i>Bacillus velezensis</i> V6950	+	+	+
117BF	<i>Curtobacterium oceanosedimentum</i> AFS098270	—	—	—
117B10	<i>Curtobacterium oceanosedimentum</i> AFS098270	—	—	—

Биоконтрольные свойства важны также для ризобактерий и эндофитных бактерий и могут быть реализованы различными способами: через продукцию антибиотиков [50], через индукцию системной резистентности у растений [51], за счет конкуренции и прямого антагонизма [52], за счет колонизации корней и конкуренции за питательные вещества и ниши [53]. Как показано ранее [54], штаммы рода *Bacillus* проявляют достаточно выраженные биоконтрольные свойства. Удивительным оказалось отсутствие антагонистической активности у представителей рода *Pseudomonas*, особенно у *P. graminis*, который, согласно литературным данным [43, 44], является хорошим биоконтрольным штаммом. Такой эффект может быть обусловлен тем, что в настоящем исследовании использованы типичные сельскохозяйственные патогены *Fusarium oxysporum* и *F. proliferatum*, а выделенные штаммы псевдомонад адаптированы против других видов патогенов. Таким образом, определение антагонистической активности потребует дальнейших более глубоких исследований.

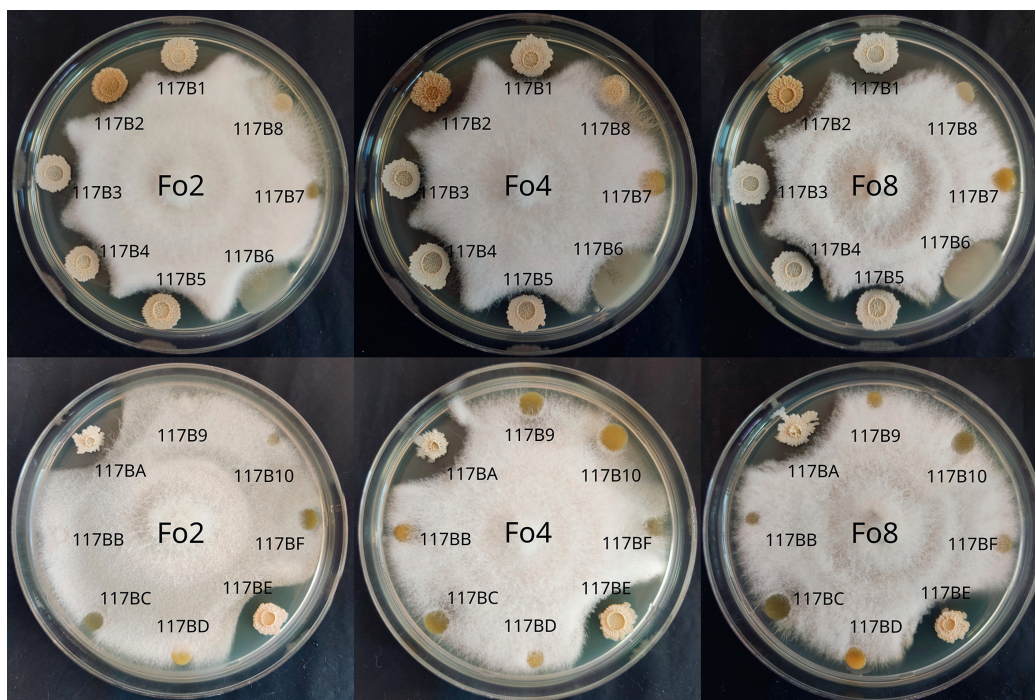


Рис. 3. Антагонистическая активность бактериальных изолятов против *Fusarium* sp. Fo2, *Fusarium proliferatum* Fo4, Fo8

Fig. 3. Antagonistic activity of bacterial isolates against *Fusarium* sp. Fo2 and *Fusarium proliferatum* Fo4 and Fo8

2.5. Ферментативная активность. Для изучения ферментативных свойств исследуемых штаммов проведен посев инокулятов на аналитические среды. С использованием среды Йенсена для большинства исследуемых штаммов установлена способность фиксировать атмосферный азот в аэробных условиях, так как отчетливый рост колоний у 14 штаммов из 16 наблюдается в среде, не содержащей соединения азота (рис. 4).



Рис. 4. Способность бактериальных изолятов фиксировать атмосферный азот

Fig. 4. Ability of bacterial strains to fix atmospheric nitrogen

Способность мобилизовать фосфор из кальциевых солей фитиновой кислоты выявлена у 11 штаммов, поскольку у этих изолятов на среде имеются зоны просветления, что связано с разрывом инозитолфосфатных связей в молекуле фитата кальция с высвобождением и солюбилизацией неорганического фосфора (рис. 5, а). Наибольшую фитазную активность демонстрируют представители рода *Pseudomonas*, в частности изоляты 117B7, 117B9, 117BB и 117BD, поскольку вокруг этих колоний хорошо видны зоны просветления. У штаммов *Bacillus* sp. 117B6, 117B8, *Pseudomonas* sp. 117BC и *Curtobacterium* sp. 117BF фитазная активность не обнаружена. Для колоний этих изолятов обнаружен существенно меньший рост колоний в диаметре по сравнению с фосфатмобилизующими штаммами.

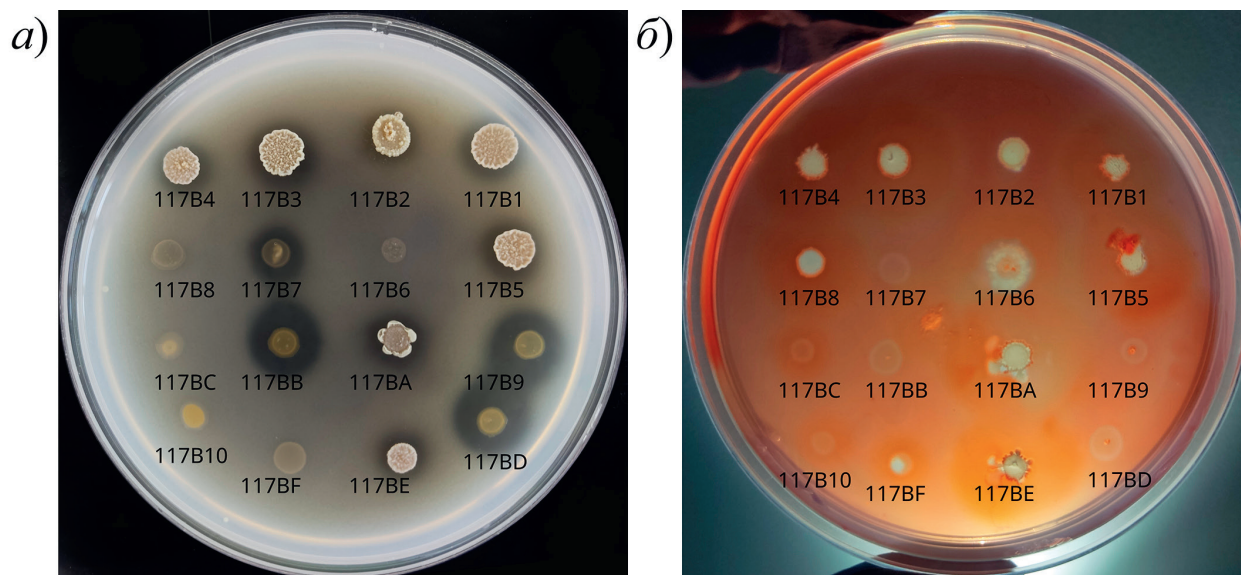


Рис. 5. Фитазная (а) и целлюлазная (б) активность бактериальных изолятов

Fig. 5. Phytase (a) and cellulase (b) activity of bacterial isolates

Дополнительной важной ферментативной активностью бактерий является способность разлагать целлюлозу до сбраживаемых сахаров. Целлюлазная активность бактерий является одним из перспективных методов решения проблемы стратификации семян за счет разрушения их оболочки. Для 9 штаммов установлено наличие целлюлазной активности, так как после окрашивания среды красителем конго красным вокруг колоний наблюдается желтая зона просветления (рис. 5, б). Выраженную целлюлазную активность показывают представители рода *Bacillus* (штаммы 117B1, 117B3, 117B4, 117B5, 117B8 и 117BE). Наибольший размер зоны просветления, свидетельствующий о способности разрушать целлюлозу, характерен для штамма *Bacillus* sp. 117BA. В то же время у штаммов 117B2, 117B6, 117B7, 117B9, 117BB и 117BD целлюлазная активность не обнаружена.

Полученные данные о распределении ферментативной активности среди выделенных штаммов бактерий систематизированы в табл. 4.

Табл. 4. Распределение ферментативной активности штаммов

Table 4. Distribution of enzymatic activities of strains

Индекс штамма	Типовой штамм	Фиксация азота	Фитазная активность	Целлюлазная активность
117B1	<i>Bacillus velezensis</i> CR-502(T)	+	+	+
117B2	<i>Bacillus atrophaeus</i> MBLB1156	+	+	–
117B3	<i>Bacillus velezensis</i> ACD103	+	+	+
117B4	<i>Bacillus velezensis</i> MFT01X	+	+	+
117B5	<i>Bacillus velezensis</i> V103	+	+	+
117B6	<i>Bacillus cereus</i> Z72	+	–	–
117B7	<i>Pseudomonas graminis</i> 230d4	+	+	–
117B8	<i>Bacillus altitudinis</i> OsEnb_ALM_B34	+	–	+
117B9	<i>Pseudomonas graminis</i> 230d4	+	+	–
117BA	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> LT212	+	+	+
117BB	<i>Pseudomonas graminis</i> PgKB30	+	+	–
117BC	<i>Pseudomonas graminis</i> PgKB30	–	–	+
117BD	<i>Pseudomonas graminis</i> 4-2T	+	+	–
117BE	<i>Bacillus velezensis</i> V6950	+	+	+
117BF	<i>Curtobacterium oceanosedimentum</i> AFS098270	+	–	+
117B10	<i>Curtobacterium oceanosedimentum</i> AFS098270	–	–	+

При оценке ферментативной активности штаммов следует иметь в виду несколько ключевых моментов. Фермент целлюлаза расщепляет полимерную целлюлозу на целлобиозу и глюкозу, обеспечивая круговорот органического углерода, который используется как бактериями, так и растениями [55]. Фитазы обеспечивают дефосфорилирование фитата, продуцируя для растений легкоусвояемые фосфаты [56]. Результаты оценки ферментативной активности исследуемых штаммов позволяют выделить *Bacillus* sp. 117BA и *Bacillus* sp. 117BE, которые проявляют высокую целлюлазную и фитазную активность. Наибольшую фитазную активность демонстрируют штаммы *Pseudomonas* sp. 117BB и 117BD. Это позволяет рассматривать эти штаммы как мобилизующие неорганические фосфаты, депонируемые в виде фитатов, что коррелирует с ранее опубликованными данными [57].

Необходимо отдельно отметить способность штаммов фиксировать атмосферный азот. Как известно [58], азот является важным элементом для всего живого, в том числе и для растений. Наличие азотфиксирующей активности у ризобактерий обычно стимулирует рост растений за счет поступления в почву доступного растворимого азота [59]. В настоящем исследовании практически все штаммы за исключением *Pseudomonas* sp. 117BC и *Curtobacterium* sp. 117B10 проявляют азотфиксирующую активность.

Таким образом, проведенные исследования позволяют выделить штаммы *Bacillus* sp. 117BA и 117BE, а также *Pseudomonas* sp. 117BB и 117BD как перспективные для разработки новых биопрепаратов, предназначенных для биоремедиации истощенных почв. Однако для

перехода от перспективного штамма к реальному биопрепарату необходимо провести ряд исследований, например, полногеномное секвенирование, установить причину антагонизма к фитопатогенам, оценить фитопатогенные свойства самих штаммов, а также их токсичность для человека и животных.

Заключение

Проведенное исследование по выделению, идентификации и анализу штаммов позволило обнаружить 16 бактериальных изолятов в ризосфере *O. spinosa* (L.), большинство из которых относятся к родам *Pseudomonas* и *Bacillus*, а отдельные представители – к роду *Curtobacterium*. Оценка антагонистической активности в отношении патогенных грибов рода *Fusarium*, способности продуцировать ауксины, а также выделять внеклеточные ферменты (целлюлазы и фитазы) позволила отобрать перспективные штаммы (*Bacillus* sp. 117BA и 117BE, а также *Pseudomonas* sp. 117BB и 117BD). Штаммы рода *Bacillus* показывают хорошую антагонистическую и ферментативную активность, а также способность усваивать атмосферный азот. Продукция ауксинов у них находится на среднем уровне среди всех штаммов. Для группы штаммов рода *Pseudomonas* антагонистическая активность не зафиксирована, но обнаружена фитазная активность и способность усваивать атмосферный азот. Уровень продукции ауксина аналогичен штаммам группы *Bacillus*. Выделенные штаммы могут быть использованы в сельском хозяйстве в качестве биоконтроля (*Bacillus*) или фитостимуляторов (*Pseudomonas*). Однако необходимо проведение исследований по более точной оценке свойств и степени патогенности для человека и животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Tan Z.X., Lal R., Wiebe K.D. Global soil nutrient depletion and yield reduction // J. Sustainable Agric. 2005. V. 26, No 1. P. 123–146. https://doi.org/10.1300/J064v26n01_10.
2. Martin J.P., Focht D.D. Biological properties of soils // Elliott L.F., Stevenson F.J. (Eds.) Soils for Management of Organic Wastes and Waste Waters. Madison, WI: Am. Soc. Agron., Crop Sci. Soc. Am., Soil Sci. Soc. Am., 1977. P. 113–169. <https://doi.org/10.2134/1977.soilsformanagementoforganic.c6>.
3. Briones R.M. The role of mineral fertilizers in transforming Philippine agriculture. PIDS Discussion Paper Series No. 2014-14. Makati: Philippine Institute for Development Studies, 2014. 25 p.
4. Tsoraeva E., Bekmurzov A., Kozyrev S., Khoziev A., Kozyrev A. Environmental issues of agriculture as a consequence of the intensification of the development of agricultural industry // E3S Web Conf. 2020. V. 215. Art. 02003. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202021502003>.
5. Xie K., Cakmak I., Wang S., Zhang F., Guo S. Synergistic and antagonistic interactions between potassium and magnesium in higher plants // Crop J. 2021. V. 9, No 2. P. 249–256. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.10.005>.
6. Khan S.A., Mulvaney R.L., Ellsworth T.R. The potassium paradox: Implications for soil fertility, crop production and human health // Renewable Agric. Food Syst. 2014. V. 29, No 1. P. 3–27. <https://doi.org/10.1017/S1742170513000318>.
7. Yadav H., Fatima R., Sharma A., Mathur S. Enhancement of applicability of rock phosphate in alkaline soils by organic compost // Appl. Soil Ecol. 2017. V. 113. P. 80–85. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.004>.

8. Peng Y., Li S.J., Yan J., Tang Y., Cheng J.P., Gao A.J., Yao X., Ruan J.J., Xu B.L. Research progress on phytopathogenic fungi and their role as biocontrol agents // *Front. Microbiol.* 2021. V. 12. Art. 670135. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.670135>.
9. Khakimov A.A., Omonlikov A.U., Utaganov S.B.U. Current status and prospects of the use of biofungicides against plant diseases // *GSC Biol. Pharm. Sci.* 2020. V. 13, No 3. P. 119–126. <https://doi.org/10.30574/gscbps.2020.13.3.0403>.
10. Fitter A.H., Gilligan C.A., Hollingworth K., Kleczkowski A., Twyman R.M., Pitchford J.W., the members of the NERC Soil Biodiversity Programme. Biodiversity and ecosystem function in soil // *Funct. Ecol.* 2005. V. 19, No 3. P. 369–377. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00969.x>.
11. Szilagyi-Zecchin V.J., Ikeda A.C., Hungria M., Adamoski D., Kava-Cordeiro V., Glienke C., Galli-Terasawa L.V. Identification and characterization of endophytic bacteria from corn (*Zea mays* L.) roots with biotechnological potential in agriculture // *AMB Express.* 2014. V. 4, No 1. Art. 26. <https://doi.org/10.1186/s13568-014-0026-y>.
12. Bulgarelli D., Rott M., Schlaeppi K., Ver Loren van Themaat E., Ahmadinejad N., Assenza F., Rauf P., Huettel B., Reinhardt R., Schmelzer E., Peplies J., Gloeckner F.O., Amann R., Eickhorst T., Schulze-Lefert P. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota // *Nature.* 2012. V. 488, No 7409. P. 91–95. <https://doi.org/10.1038/nature11336>.
13. Wang M., Eyre A.W., Thon M.R., Oh Y., Dean R.A. Dynamic changes in the microbiome of rice during shoot and root growth derived from seeds // *Front. Microbiol.* 2020. V. 11. Art. 559728. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.559728>.
14. Ritpitakphong U., Falquet L., Vimoltust A., Berger A., Métraux J.-P., L'Haridon F. The microbiome of the leaf surface of *Arabidopsis* protects against a fungal pathogen // *New Phytol.* 2016. V. 210, No 3. P. 1033–1043. <https://doi.org/10.1111/nph.13808>.
15. 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. V. 9, No 9. Art. 1988. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091988>.
16. Jonkers H.M., Ludwig R., De Wit R., Pringault O., Muyzer G., Niemann H., Finke N., De Beer D. Structural and functional analysis of a microbial mat ecosystem from a unique permanent hypersaline inland lake: 'La Salada de Chiprana' (NE Spain) // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. V. 44, No 2. P. 175–189. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(02\)00464-6](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(02)00464-6).
17. Compant S., Clément C., Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42, No 5. P. 669–678. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.024>.
18. Васильева Е.Н., Ахтемова Г.А., Жуков В.А., Тихонович И.А. Эндофитные микроорганизмы в фундаментальных исследованиях и сельском хозяйстве // *Экологическая генетика.* 2019. Т. 17, № 1. С. 19–32. <https://doi.org/10.17816/ecogen17119-32>.
19. Di D.-W., Zhang C., Luo P., An C.-W., Guo G.-Q. The biosynthesis of auxin: How many paths truly lead to IAA? // *Plant Growth Regul.* 2016. V. 78, No 3. P. 275–285. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0103-5>.
20. Lucy M., Reed E., Glick B.R. Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2004. V. 86, No 1. P. 1–25. <https://doi.org/10.1023/B:ANTO.0000024903.10757.6e>.
21. Wigier M. The changes in economy and in agri-food sector in Poland: Macroeconomic analysis // *Econ. Agric.* 2015. V. 62, No 4. P. 1147–1160. <https://doi.org/10.5937/ekoPolj1504147W>.
22. Pylak M., Oszust K., Frąc M. Review report on the role of bioproducts, biopreparations, biostimulants and microbial inoculants in organic production of fruit // *Rev. Environ. Sci. Bio/Technol.* 2019. V. 18, No 3. P. 597–616. <https://doi.org/10.1007/s11157-019-09500-5>.
23. De Pascale S., Roupheal Y., Colla G. Plant biostimulants: Innovative tool for enhancing plant nutrition in organic farming // *Eur. J. Hortic. Sci.* 2018. V. 82, No 6. P. 277–285. <https://doi.org/10.17660/eJHS.2017/82.6.2>.

24. Khan Z., Doty S.L. Characterization of bacterial endophytes of sweet potato plants // Plant Soil. 2009. V. 322, Nos 1–2. P. 197–207. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9908-1>.
25. Cazorla F.M., Romero D., Pérez-García A., Lugtenberg B.J.J., de Vicente A., Bloemberg G. Isolation and characterization of antagonistic *Bacillus subtilis* strains from the avocado rhizoplane displaying biocontrol activity // J. Appl. Microbiol. 2007. V. 103, No 5. P. 1950–1959. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2007.03433.x>.
26. Bertani I., Abbruscato P., Piffanelli P., Subramoni S., Venturi V. Rice bacterial endophytes: Isolation of a collection, identification of beneficial strains and microbiome analysis // Environ. Microbiol. Rep. 2016. V. 8, No 3. P. 388–398. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12403>.
27. Krstić Tomić T., Atanasković I., Nikolić I., Joković N., Stević T., Stanković S., Berić T., Lozo J. Culture-dependent and metabarcoding characterization of the sugar beet (*Beta vulgaris* L.) microbiome for high-yield isolation of bacteria with plant growth-promoting traits // Microorganisms. 2023. V. 11, No 6. Art. 1538. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11061538>.
28. Devi K.S., Misra D.K., Saha J., Devi Ph.S., Sinha B. Screening of suitable culture media for growth, cultural and morphological characters of pycnidia forming fungi // Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci. 2018. V. 7, No 8. P. 4207–4214. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.708.440>.
29. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein // J. Lab. Clin. Med. 1954. V. 44, No 2. P. 301–307.
30. Frank J.A., Reich C.I., Sharma S., Weisbaum J.S., Wilson B.A., Olsen G.J. Critical evaluation of two primers commonly used for amplification of bacterial 16S rRNA genes // Appl. Environ. Microbiol. 2008. V. 74, No 8. P. 2461–2470. <https://doi.org/10.1128/AEM.02272-07>.
31. Bertani G. Lysogeny at mid-twentieth century: P1, P2, and other experimental systems // J. Bacteriol. 2004. V. 186, No 3. P. 595–600. <https://doi.org/10.1128/JB.186.3.595-600.2004>.
32. Ehmman A. The van URK-Salkowski reagent — a sensitive and specific chromogenic reagent for silica gel thin-layer chromatographic detection and identification of indole derivatives // J. Chromatogr. A. 1977. V. 132, No 2. P. 267–276. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(00\)89300-0](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(00)89300-0).
33. Porfírio S., Sonon R., Gomes da Silva M.D.R., Peixe A., Cabrita M.J., Azadi P. Quantification of free auxins in semi-hardwood plant cuttings and microshoots by dispersive liquid–liquid microextraction/microwave derivatization and GC/MS analysis // Anal. Methods. 2016. V. 8, No 31. P. 6089–6098. <https://doi.org/10.1039/C6AY01289B>.
34. Singh N.K., Joshi D.K., Gupta R.K. Isolation of phytase producing bacteria and optimization of phytase production parameters // Jundishapur J. Microbiol. 2013. V. 6, No 5. Art. 6419. <https://doi.org/10.5812/jjm.6419>.
35. Hankin L., Anagnostakis S.L. Solid media containing carboxymethylcellulose to detect CX cellulase activity of micro-organisms // J. Gen. Microbiol. 1977. V. 98, No 1. P. 109–115. <https://doi.org/10.1099/00221287-98-1-109>.
36. Jensen H.L., Petersen E.J., De P.K., Bhattacharya R. A new nitrogen-fixing bacterium: *Derxia gummosa* nov. gen. nov. spec. // Arch. Mikrobiol. 1960. V. 36, No 2. P. 182–195. <https://doi.org/10.1007/BF00412286>.
37. Diabankana R.G.C., Frolov M., Islamov B., Shulga E., Filimonova M.N., Afordoanyi D.M., Validov S. Identification and aggressiveness of *Fusarium* species associated with onion bulb (*Allium cepa* L.) during storage // J. Fungi. 2024. V. 10, No 2. Art. 161. <https://doi.org/10.3390/jof10020161>.
38. Бялм В.В. Монография рода горноколосник (*Orostachys* Fisch., Crassulaceae): дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1999. 290 с.
39. Chieb M., Gachomo E.W. The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses // BMC Plant Biol. 2023. V. 23, No 1. Art. 407. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04403-8>.
40. Ullah A., Nisar M., Ali H., Hazrat A., Hayat K., Keerio A.A., Ihsan M., Laiq M., Ullah S., Fahad S., Khan A., Khan A.H., Akbar A., Yang X. Drought tolerance improvement in plants: An endophytic

- bacterial approach // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2019. V. 103, No 18. P. 7385–7397. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10045-4>.
41. Park D., Jang J., Seo D.H., Kim Y., Jang G. *Bacillus velezensis* GH1-13 enhances drought tolerance in rice by reducing the accumulation of reactive oxygen species // Front. Plant Sci. 2024. V. 15. Art. 1432494. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1432494>.
 42. Abd El-Daim I.A., Bejai S., Meijer J. *Bacillus velezensis* 5113 induced metabolic and molecular reprogramming during abiotic stress tolerance in wheat // Sci. Rep. 2019. V. 9, No 1. Art. 16282. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52567-x>.
 43. Mikiciński A., Sobiczewski P., Puławska J., Malusa E. Antagonistic potential of *Pseudomonas graminis* 49M against *Erwinia amylovora*, the causal agent of fire blight // Arch. Microbiol. 2016. V. 198, No 6. P. 531–539. <https://doi.org/10.1007/s00203-016-1207-7>.
 44. Iglesias M.B., López M.L., Echeverría G., Viñas I., Zudaire L., Abadias M. Evaluation of biocontrol capacity of *Pseudomonas graminis* CPA-7 against foodborne pathogens on fresh-cut pear and its effect on fruit volatile compounds // Food Microbiol. 2018. V. 76. P. 226–236. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2018.04.007>.
 45. Zboralski A., Fillion M. *Pseudomonas* spp. can help plants face climate change // Front. Microbiol. 2023. V. 14. Art. 1198131. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1198131>.
 46. Verma S., Negi N.P., Pareek S., Mudgal G., Kumar D. Auxin response factors in plant adaptation to drought and salinity stress // Physiol. Plant. 2022. V. 174, No 3. Art. e13714. <https://doi.org/10.1111/ppl.13714>.
 47. Khan A.L., Waqas M., Kang S.-M., Al-Harrasi A., Hussain J., Al-Rawahi A., Al-Khiziri S., Ullah I., Ali L., Jung H.-Y., Lee I.-J. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth // J. Microbiol. 2014. V. 52, No 8. P. 689–695. <https://doi.org/10.1007/s12275-014-4002-7>.
 48. Tsavkelova E.A., Cherdyntseva T.A., Botina S.G., Netrusov A.I. Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin // Microbiol. Res. 2007. V. 162, No 1. P. 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2006.07.014>.
 49. Jayakumar A., Padmakumar P., Nair I.C., Radhakrishnan E.K. Drought tolerant bacterial endophytes with potential plant probiotic effects from *Ananas comosus* // Biologia. 2020. V. 75, No 10. P. 1769–1778. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00483-1>.
 50. Haas D., Keel C. Regulation of antibiotic production in root-colonizing *Pseudomonas* spp. and relevance for biological control of plant disease // Annu. Rev. Phytopathol. 2003. V. 41. P. 117–153. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.41.052002.095656>.
 51. van Loon L.C., Bakker P.A.H.M., Pieterse C.M.J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria // Annu. Rev. Phytopathol. 1998. V. 36. P. 453–483. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.36.1.453>.
 52. Stephens P.M., Crowley J.J., O'Connell C. Selection of pseudomonad strains inhibiting *Pythium ultimum* on sugarbeet seeds in soil // Soil Biol. Biochem. 1993. V. 25, No 9. P. 1283–1288. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90226-2](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90226-2).
 53. Miftakhov A.K., Diabankana R.G.C., Frolov M., Yusupov M.M., Validov S.Z., Afordoanyi D.M. Persistence as a constituent of a biocontrol mechanism (competition for nutrients and niches) in *Pseudomonas putida* PCL1760 // Microorganisms. 2023. V. 11, No 1. Art. 19. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010019>.
 54. Karačić V., Miljaković D., Marinković J., Ignjatov M., Milošević D., Tamindžić G., Ivanović M. *Bacillus* species: Excellent biocontrol agents against tomato diseases // Microorganisms. 2024. V. 12, No 3. Art. 457. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12030457>.
 55. Makoi J.H.J.R., Ndakidemi P.A. Selected soil enzymes: Examples of their potential roles in the ecosystem // Afr. J. Biotechnol. 2008. V. 7, No 3. P. 181–191. <https://doi.org/10.5897/AJB07.590>.

56. Rizwanuddin S., Kumar V., Singh P., Naik B., Mishra S., Chauhan M., Saris P.E.J., Verma A., Kumar V. Insight into phytase-producing microorganisms for phytate solubilization and soil sustainability // *Front. Microbiol.* 2023. V. 14. Art. 1127249. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1127249>.
57. He D., Wan W. Distribution of culturable phosphate-solubilizing bacteria in soil aggregates and their potential for phosphorus acquisition // *Microbiol. Spectrum*. 2022. V. 10, No 3. Art. e0029022. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00290-22>.
58. Ye J.Y., Tian W.H., Jin C.W. Nitrogen in plants: From nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation // *Stress Biol.* 2022. V. 2, No 1. Art. 4. <https://doi.org/10.1007/s44154-021-00030-1>.
59. Kuan K.B., Othman R., Abdul Rahim K., Shamsuddin Z.H. Plant growth-promoting rhizobacteria inoculation to enhance vegetative growth, nitrogen fixation and nitrogen remobilisation of maize under greenhouse conditions // *PLoS One*. 2016. V. 11, No 3. Art. e0152478. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152478>.

References

1. Tan Z.X., Lal R., Wiebe K.D. Global soil nutrient depletion and yield reduction. *J. Sustainable Agric.*, 2005, vol. 26, no. 1, pp. 123–146. https://doi.org/10.1300/J064v26n01_10.
2. Martin J.P., Focht D.D. Biological properties of soils. In: Elliott L.F., Stevenson F.J. (Eds.) *Soils for Management of Organic Wastes and Waste Waters*. Madison, WI, Am. Soc. Agron., Crop Sci. Soc. Am., Soil Sci. Soc. Am., 1977, pp. 113–169. <https://doi.org/10.2134/1977.soilsformanagementoforganic.c6>.
3. Briones R.M. The role of mineral fertilizers in transforming Philippine agriculture. PIDS Discussion Paper Ser. No. 2014-14. Makati, Philipp. Inst. Dev. Stud., 2014. 25 p.
4. Tsoraeva E., Bekmurzov A., Kozyrev S., Khoziev A., Kozyrev A. Environmental issues of agriculture as a consequence of the intensification of the development of agricultural industry. *E3S Web Conf.*, 2020, vol. 215, art. 02003. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202021502003>.
5. Xie K., Cakmak I., Wang S., Zhang F., Guo S. Synergistic and antagonistic interactions between potassium and magnesium in higher plants. *Crop J.*, 2021, vol. 9, no. 2, pp. 249–256. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.10.005>.
6. Khan S.A., Mulvaney R.L., Ellsworth T.R. The potassium paradox: Implications for soil fertility, crop production and human health. *Renewable Agric. Food Syst.*, 2014, vol. 29, no. 1, pp. 3–27. <https://doi.org/10.1017/S1742170513000318>.
7. Yadav H., Fatima R., Sharma A., Mathur S. Enhancement of applicability of rock phosphate in alkaline soils by organic compost. *Appl. Soil Ecol.*, 2017, vol. 113, pp. 80–85. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.02.004>.
8. Peng Y., Li S.J., Yan J., Tang Y., Cheng J.P., Gao A.J., Yao X., Ruan J.J., Xu B.L. Research progress on phytopathogenic fungi and their role as biocontrol agents. *Front. Microbiol.*, 2021, vol. 12, art. 670135. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.670135>.
9. Khakimov A.A., Omonlikov A.U., Utaganov S.B.U. Current status and prospects of the use of biofungicides against plant diseases. *GSC Biol. Pharm. Sci.*, 2020, vol. 13, no. 3, pp. 119–126. <https://doi.org/10.30574/gscbps.2020.13.3.0403>.
10. Fitter A.H., Gilligan C.A., Hollingworth K., Kleczkowski A., Twyman R.M., Pitchford J.W., the members of the NERC Soil Biodiversity Programme. Biodiversity and ecosystem function in soil. *Funct. Ecol.*, 2005, vol. 19, no. 3, pp. 369–377. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2005.00969.x>.
11. Szilagyi-Zecchin V.J., Ikeda A.C., Hungria M., Adamoski D., Kava-Cordeiro V., Glienke C., Galli-Terasawa L.V. Identification and characterization of endophytic bacteria from corn (*Zea mays* L.) roots with biotechnological potential in agriculture. *AMB Express*, 2014, vol. 4, no. 1, art. 26. <https://doi.org/10.1186/s13568-014-0026-y>.
12. Bulgarelli D., Rott M., Schlaeppi K., Ver Loren van Themaat E., Ahmadinejad N., Assenza F., Rauf P., Huettel B., Reinhardt R., Schmelzer E., Peplies J., Gloeckner F.O., Amann R., Eickhorst T.,

- Schulze-Lefert P. Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 2012, vol. 488, no. 7409, pp. 91–95. <https://doi.org/10.1038/nature11336>.
13. Wang M., Eyre A.W., Thon M.R., Oh Y., Dean R.A. Dynamic changes in the microbiome of rice during shoot and root growth derived from seeds. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, art. 559728. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.559728>.
 14. Ritpitakphong U., Falquet L., Vimoltust A., Berger A., Métraux J.-P., L'Haridon F. The microbiome of the leaf surface of *Arabidopsis* protects against a fungal pathogen. *New Phytol.*, 2016, vol. 210, no. 3, pp. 1033–1043. <https://doi.org/10.1111/nph.13808>.
 15. 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, art. 1988. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9091988>.
 16. Jonkers H.M., Ludwig R., De Wit R., Pringault O., Muyzer G., Niemann H., Finke N., De Beer D. Structural and functional analysis of a microbial mat ecosystem from a unique permanent hypersaline inland lake: 'La Salada de Chiprana' (NE Spain). *FEMS Microbiol. Ecol.*, 2003, vol. 44, no. 2, pp. 175–189. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(02\)00464-6](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(02)00464-6).
 17. Compant S., Clément C., Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol. Biochem.*, 2010, vol. 42, no. 5, pp. 669–678. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.024>.
 18. Vasileva E.N., Akhtemova G.A., Zhukov V.A., Tikhonovich I.A. Endophytic microorganisms in fundamental research and agriculture. *Ecol. Genet.*, 2019, vol. 17, no. 1, pp. 19–32. <https://doi.org/10.17816/ecogen17119-32>.
 19. Di D.-W., Zhang C., Luo P., An C.-W., Guo G.-Q. The biosynthesis of auxin: How many paths truly lead to IAA? *Plant Growth Regul.*, 2016, vol. 78, no. 3, pp. 275–285. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0103-5>.
 20. Lucy M., Reed E., Glick B.R. Applications of free living plant growth-promoting rhizobacteria. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2004, vol. 86, no. 1, pp. 1–25. <https://doi.org/10.1023/B:ANTO.0000024903.10757.6e>.
 21. Wigier M. The changes in economy and in agri-food sector in Poland: Macroeconomic analysis. *Econ. Agric.*, 2015, vol. 62, no. 4, pp. 1147–1160. <https://doi.org/10.5937/ekoPolj1504147W>.
 22. Pylak M., Oszust K., Frąc M. Review report on the role of bioproducts, biopreparations, biostimulants and microbial inoculants in organic production of fruit. *Rev. Environ. Sci. Bio/Technol.*, 2019, vol. 18, no. 3, pp. 597–616. <https://doi.org/10.1007/s11157-019-09500-5>.
 23. De Pascale S., Rouphael Y., Colla G. Plant biostimulants: Innovative tool for enhancing plant nutrition in organic farming. *Eur. J. Hortic. Sci.*, 2018, vol. 82, no. 6, pp. 277–285. <https://doi.org/10.17660/eJHS.2017/82.6.2>.
 24. Khan Z., Doty S.L. Characterization of bacterial endophytes of sweet potato plants. *Plant Soil*, 2009, vol. 322, nos. 1–2, pp. 197–207. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9908-1>.
 25. Cazorla F.M., Romero D., Pérez-García A., Lugtenberg B.J.J., de Vicente A., Bloemberg G. Isolation and characterization of antagonistic *Bacillus subtilis* strains from the avocado rhizosphere displaying biocontrol activity. *J. Appl. Microbiol.*, 2007, vol. 103, no. 5, pp. 1950–1959. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2007.03433.x>.
 26. Bertani I., Abbruscato P., Piffanelli P., Subramoni S., Venturi V. Rice bacterial endophytes: Isolation of a collection, identification of beneficial strains and microbiome analysis. *Environ. Microbiol. Rep.*, 2016, vol. 8, no. 3, pp. 388–398. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12403>.
 27. Krstić Tomić T., Atanasković I., Nikolić I., Joković N., Stević T., Stanković S., Berić T., Lozo J. Culture-dependent and metabarcoding characterization of the sugar beet (*Beta vulgaris* L.) microbiome for high-yield isolation of bacteria with plant growth-promoting traits. *Microorganisms*, 2023, vol. 11, no. 6, art. 1538. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11061538>.

28. Devi K.S., Misra D.K., Saha J., Devi Ph.S., Sinha B. Screening of suitable culture media for growth, cultural and morphological characters of pycnidia forming fungi. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.*, 2018, vol. 7, no. 8, pp. 4207–4214. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2018.708.440>.
29. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein. *J. Lab. Clin. Med.*, 1954, vol. 44, no. 2, pp. 301–307.
30. Frank J.A., Reich C.I., Sharma S., Weisbaum J.S., Wilson B.A., Olsen G.J. Critical evaluation of two primers commonly used for amplification of bacterial 16S rRNA genes. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2008, vol. 74, no. 8, pp. 2461–2470. <https://doi.org/10.1128/AEM.02272-07>.
31. Bertani G. Lysogeny at mid-twentieth century: P1, P2, and other experimental systems. *J. Bacteriol.*, 2004, vol. 186, no. 3, pp. 595–600. <https://doi.org/10.1128/JB.186.3.595-600.2004>.
32. Ehmann A. The van URK-Salkowski reagent — a sensitive and specific chromogenic reagent for silica gel thin-layer chromatographic detection and identification of indole derivatives. *J. Chromatogr. A*, 1977, vol. 132, no. 2, pp. 267–276. [https://doi.org/10.1016/S0021-9673\(00\)89300-0](https://doi.org/10.1016/S0021-9673(00)89300-0).
33. Porfirio S., Sonon R., Gomes da Silva M.D.R., Peixe A., Cabrita M.J., Azadi P. Quantification of free auxins in semi-hardwood plant cuttings and microshoots by dispersive liquid–liquid microextraction/microwave derivatization and GC/MS analysis. *Anal. Methods*, 2016, vol. 8, no. 31, pp. 6089–6098. <https://doi.org/10.1039/C6AY01289B>.
34. Singh N.K., Joshi D.K., Gupta R.K. Isolation of phytase producing bacteria and optimization of phytase production parameters. *Jundishapur J. Microbiol.*, 2013, vol. 6, no. 5, art. 6419. <https://doi.org/10.5812/jjm.6419>.
35. Hankin L., Anagnostakis S.L. Solid media containing carboxymethylcellulose to detect CX cellulase activity of micro-organisms. *J. Gen. Microbiol.*, 1977, vol. 98, no. 1, pp. 109–115. <https://doi.org/10.1099/00221287-98-1-109>.
36. Jensen H.L., Petersen E.J., De P.K., Bhattacharya R. A new nitrogen-fixing bacterium: *Derxia gummosa* nov. gen. nov. spec. *Arch. Mikrobiol.*, 1960, vol. 36, no. 2, pp. 182–195. <https://doi.org/10.1007/BF00412286>.
37. Diabankana R.G.C., Frolov M., Islamov B., Shulga E., Filimonova M.N., Afordoanyi D.M., Validov S. Identification and aggressiveness of *Fusarium* species associated with onion bulb (*Allium cepa* L.) during storage. *J. Fungi*, 2024, vol. 10, no. 2, art. 161. <https://doi.org/10.3390/jof10020161>.
38. Byalt V.V. Monograph of the genus *Orostachys* (*Orostachys* Fisch., Crassulaceae). *Cand. Sci. (Biology) Diss.* St. Petersburg, 1999. 290 p. (In Russian)
39. Chieb M., Gachomo E.W. The role of plant growth promoting rhizobacteria in plant drought stress responses. *BMC Plant Biol.*, 2023, vol. 23, no. 1, art. 407. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04403-8>.
40. Ullah A., Nisar M., Ali H., Hazrat A., Hayat K., Keerio A.A., Ihsan M., Laiq M., Ullah S., Fahad S., Khan A., Khan A.H., Akbar A., Yang X. Drought tolerance improvement in plants: An endophytic bacterial approach. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2019, vol. 103, no. 18, pp. 7385–7397. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10045-4>.
41. Park D., Jang J., Seo D.H., Kim Y., Jang G. *Bacillus velezensis* GH1-13 enhances drought tolerance in rice by reducing the accumulation of reactive oxygen species. *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 15, art. 1432494. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1432494>.
42. Abd El-Daim I.A., Bejai S., Meijer J. *Bacillus velezensis* 5113 induced metabolic and molecular reprogramming during abiotic stress tolerance in wheat. *Sci. Rep.*, 2019, vol. 9, no. 1, art. 16282. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52567-x>.
43. Mikiciński A., Sobiczewski P., Puławska J., Malusa E. Antagonistic potential of *Pseudomonas graminis* 49M against *Erwinia amylovora*, the causal agent of fire blight. *Arch. Microbiol.*, 2016, vol. 198, no. 6, pp. 531–539. <https://doi.org/10.1007/s00203-016-1207-7>.
44. Iglesias M.B., López M.L., Echeverría G., Viñas I., Zudaire L., Abadias M. Evaluation of biocontrol capacity of *Pseudomonas graminis* CPA-7 against foodborne pathogens on

- fresh-cut pear and its effect on fruit volatile compounds. *Food Microbiol.*, 2018, vol. 76, pp. 226–236. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2018.04.007>.
45. Zboralski A., Fillion M. *Pseudomonas* spp. can help plants face climate change. *Front. Microbiol.*, 2023, vol. 14, art. 1198131. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1198131>.
46. Verma S., Negi N.P., Pareek S., Mudgal G., Kumar D. Auxin response factors in plant adaptation to drought and salinity stress. *Physiol. Plant*, 2022, vol. 174, no. 3, art. e13714. <https://doi.org/10.1111/ppl.13714>.
47. Khan A.L., Waqas M., Kang S.-M., Al-Harrasi A., Hussain J., Al-Rawahi A., Al-Khiziri S., Ullah I., Ali L., Jung H.-Y., Lee I.-J. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth. *J. Microbiol.*, 2014, vol. 52, no. 8, pp. 689–695. <https://doi.org/10.1007/s12275-014-4002-7>.
48. Tsavkelova E.A., Cherdyntseva T.A., Botina S.G., Netrusov A.I. Bacteria associated with orchid roots and microbial production of auxin. *Microbiol. Res.*, 2007, vol. 162, no. 1, pp. 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2006.07.014>.
49. Jayakumar A., Padmakumar P., Nair I.C., Radhakrishnan E.K. Drought tolerant bacterial endophytes with potential plant probiotic effects from *Ananas comosus*. *Biologia*, 2020, vol. 75, no. 10, pp. 1769–1778. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00483-1>.
50. Haas D., Keel C. Regulation of antibiotic production in root-colonizing *Pseudomonas* spp. and relevance for biological control of plant disease. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 2003, vol. 41, pp. 117–153. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.41.052002.095656>.
51. van Loon L.C., Bakker P.A.H.M., Pieterse C.M.J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1998, vol. 36, pp. 453–483. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.36.1.453>.
52. Stephens P.M., Crowley J.J., O'Connell C. Selection of pseudomonad strains inhibiting *Pythium ultimum* on sugarbeet seeds in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 1993, vol. 25, no. 9, pp. 1283–1288. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90226-2](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90226-2).
53. Miftakhov A.K., Diabankana R.G.C., Frolov M., Yusupov M.M., Validov S.Z., Afordoanyi D.M. Persistence as a constituent of a biocontrol mechanism (competition for nutrients and niches) in *Pseudomonas putida* PCL1760. *Microorganisms*, 2023, vol. 11, no. 1, art. 19. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010019>.
54. Karačić V., Miljaković D., Marinković J., Ignjatov M., Milošević D., Tamindžić G., Ivanović. M. *Bacillus* species: Excellent biocontrol agents against tomato diseases. *Microorganisms*, 2024, vol. 12, no. 3, art. 457. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12030457>.
55. Makoi J.H.J.R., Ndakidemi P.A. Selected soil enzymes: Examples of their potential roles in the ecosystem. *Afr. J. Biotechnol.*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 181–191. <https://doi.org/10.5897/AJB07.590>.
56. Rizwanuddin S., Kumar V., Singh P., Naik B., Mishra S., Chauhan M., Saris P.E.J., Verma A., Kumar V. Insight into phytase-producing microorganisms for phytate solubilization and soil sustainability. *Front. Microbiol.*, 2023, vol. 14, art. 1127249. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1127249>.
57. He D., Wan W. Distribution of culturable phosphate-solubilizing bacteria in soil aggregates and their potential for phosphorus acquisition. *Microbiol. Spectrum*, 2022, vol. 10, no. 3, art. e0029022. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00290-22>.
58. Ye J.Y., Tian W.H., Jin C.W. Nitrogen in plants: From nutrition to the modulation of abiotic stress adaptation. *Stress Biol.*, 2022, vol. 2, no. 1, art. 4. <https://doi.org/10.1007/s44154-021-00030-1>.
59. Kuan K.B., Othman R., Abdul Rahim K., Shamsuddin Z.H. Plant growth-promoting rhizobacteria inoculation to enhance vegetative growth, nitrogen fixation and nitrogen remobilisation of maize under greenhouse conditions. *PLoS One*, 2016, vol. 11, no. 3, art. e0152478. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152478>.

Информация об авторах

Артемий Юрьевич Суханов, младший научный сотрудник лаборатории молекулярно-генетических и микробиологических методов, Казанский научный центр Российской академии наук

E-mail: a.sukhanov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8697-9616>

Михаил Фролов, лаборант-исследователь лаборатории молекулярно-генетических и микробиологических методов, Казанский научный центр Российской академии наук

E-mail: m.frolov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6751-436X>

Илья Владимирович Некрасов, лаборант-исследователь лаборатории молекулярно-генетических и микробиологических методов, Казанский научный центр Российской академии наук

E-mail: i.nekrasov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-0516-1716>

Трофим Андреевич Ложкарев, лаборант-исследователь лаборатории молекулярно-генетических и микробиологических методов, Казанский научный центр Российской академии наук

E-mail: t.lozhkarev@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-3004-6444>

Шамиль Завдатович Валидов, PhD в биологии, заведующий лабораторией молекулярно-генетических и микробиологических методов, Казанский научный центр Российской академии наук

E-mail: sh.validov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9441-409X>

Author Information

Artemiy Y. Sukhanov, Junior Researcher, Laboratory of Molecular Genetics and Microbiological Methods, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

E-mail: a.sukhanov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8697-9616>

Mikhail Frolov, Laboratory Research Assistant, Laboratory of Molecular Genetics and Microbiological Methods, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

E-mail: m.frolov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6751-436X>

Ilya V. Nekrasov, Laboratory Research Assistant, Laboratory of Molecular Genetics and Microbiological Methods, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

E-mail: i.nekrasov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-0516-1716>

Trofim A. Lozhkarev, Laboratory Research Assistant, Laboratory of Molecular Genetics and Microbiological Methods, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

E-mail: t.lozhkarev@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-3004-6444>

Shamil Z. Validov, PhD in Biology, Head of Laboratory of Molecular Genetics and Microbiological Methods, Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

E-mail: sh.validov@knc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9441-409X>

Поступила в редакцию 05.02.2025

Принята к публикации 13.08.2025

Received February 5, 2025

Accepted August 13, 2025