

Фосфатмобилизующие микроорганизмы сельскохозяйственных растений аридных экосистем Астраханской области

© 2024. А. Р. Гальперина, к. б. н., доцент,
О. Б. Сопрунова, д. б. н., профессор, А. Н. Пархоменко, к. б. н., доцент,
С. В. Еремеева, к. б. н., доцент, А. Ш. Бареева, аспирант,
Астраханский государственный технический университет,
414056, Россия, г. Астрахань, ул. Татищева, д. 16,
e-mail: alina_r_s@rambler.ru

Недостаток фосфора в сельскохозяйственных почвах отрицательно сказывается на продуктивности и урожайности сельскохозяйственных культур. Фосфорные удобрения широко используются для повышения урожайности во всём мире. Следовательно, существует острая необходимость в увеличении доступного для растений фосфора в почве с использованием осуществимых экологически безопасных технологий. Выделение и скрининг штаммов с повышенной фосфаторастворяющей активностью являются необходимыми этапами исследований по интенсификации фосфорного питания растений путём предпосевной инокуляции семян эффективными микроорганизмами. Из ризосферы и ризопланы сельскохозяйственных растений аридных экосистем Астраханской области выделено 50 изолятов микроорганизмов (49 бактериальных и 1 дрожжевой). Бактериальные изоляты морфологически представлены грамположительными спорообразующими (3 шт.) и неспорообразующими (43 шт.) палочками и кокками (3 шт.). Предварительный скрининг солиubilизации фосфатов изолятами на твёрдых питательных средах выявил группу из 6 изолятов, обладающих максимальной удельной фосфатмобилизацией (значения коэффициента удельной фосфатмобилизации K_f составили 2,0–6,9 ед.) и способностью понижать pH среды. Определение динамики содержания подвижных фосфатов позволило выявить изолят, способный поддерживать количество свободного фосфора в среде до 6 мкмоль/мл и понижать pH среды до уровня 4,73. Изученный изолят возможно рекомендовать в качестве основы биологического препарата по оптимизации минерального питания растений.

Ключевые слова: аридные экосистемы, микроорганизмы ризосферы и ризопланы, солиubilизация фосфатов.

Phosphate mobilizing microorganisms of agricultural plants in arid ecosystems of the Astrakhan region

© 2024. А. Р. Galperina ORCID: 0000-0002-8486-592X, О. В. Soprunova ORCID: 0000-0002-5710-6362,
А. Н. Parkhomenko ORCID: 0000-0002-0395-792X, С. В. Eremeeva ORCID: 0000-0001-5112-9101,
А. Ш. Bareeva ORCID: 0009-0006-3838-0602
Astrakhan State Technical University,
16, Tatishcheva St., Astrakhan, Russia, 414056,
e-mail: alina_r_s@rambler.ru

Crop productivity and yield are negatively affected by the deficiency of phosphorus in agricultural soil. Phosphate fertilizers are widely used to improve crop yields globally. Therefore, there is an urgent need to increase plant-available phosphorus in soil using feasible environmentally friendly technologies. Isolation and screening of strains with increased phosphate-solubilizing activity are necessary stages of research to intensify the phosphorus nutrition of plants by pre-sowing inoculation of seeds with effective microorganisms. 50 isolates of microorganisms (49 bacterial and 1 yeast) were isolated from the rhizosphere and rhizoplane of agricultural plants in arid ecosystems of the Astrakhan region. Bacterial isolates are morphologically represented by Gram-positive spore-forming (3 pcs.) and non-spore-forming (43 pcs.) rod-like bacteria and cocci (3 pcs.). Preliminary screening of phosphate solubilization by isolates on solid nutrient media revealed a group of 6 isolates with maximum specific phosphate mobilization (the specific phosphate mobilization coefficient – K_f – value was 2.0–6.9 units) and the ability to reduce the pH of the medium. Determination of the dynamics of mobile phosphate content allowed us to identify an isolate capable of maintaining the mobile phosphorus amount at up to 6 $\mu\text{mol/ml}$ and lowering in pH up to 4.73 in the medium. The studied isolate should be recommended as the basis of a biological preparation for optimizing the mineral nutrition of plants.

Keywords: arid ecosystems, rhizosphere and rhizoplane microorganisms, phosphate solubilization.

Аридная зона – природная зона, характеризующаяся особенностью климата, приводящей к недостатку влаги для жизни организмов. Ведение сельскохозяйственной деятельности в подобных условиях требует регулярного привлечения значительных ресурсов. При этом постоянное расширение объёма обрабатываемых площадей приводит к значительным антропогенным нагрузкам и деградации сельскохозяйственных земель [1]. Именно земли сельскохозяйственного назначения нуждаются в грамотном использовании и восстановлении почвенного плодородия как основ устойчивого развития и продовольственной безопасности страны [2, 3]. Для аридных почв существует проблема доступности фосфора для сельскохозяйственных растений. Низкая доступность фосфора для растений обусловлена способностью оксидов кальция, железа, алюминия и других элементов, имеющихся в почвах, связывать и удерживать ионы фосфатов, которые обладают природной высокой реакционной способностью [5]. В увеличении доступности соединений фосфора ведущая роль принадлежит почвенным микроорганизмам. Использование бактерий, способных переводить фосфор в доступную для растений форму, считается одним из перспективных и экологически приемлемых путей повышения эффективности мобилизации фосфора почвы [5].

Внедрение микробных технологий, созданных на основе ризобактерий, стимулирующих рост растений, помогает решить проблемы, связанные с получением экологически чистой сельскохозяйственной продукции, а также существенно повысить плодородие почвы и степень реализации генетического потенциала культурных растений [6]. Создание микробных препаратов и технологий на их основе требует создания и поддержания банка микроорганизмов, обладающих биотехнологически значимыми свойствами. Особое значение имеют аборигенные микроорганизмы, так как эффективность их деятельности в тех же экологических нишах, из которых они выделены, наиболее высока.

В почвах любого типа в процессе сожительства растений и ризосферной микробиоты формируется холобионт, представляющий собой единство хозяина и всех его симбионтов. При этом численность микробного компонента холобионта может достигать до 10 тыс. видов и до 10^{11} КОЕ/г [7]. Положительное влияние ризобактерий на растения связывают с их способностью адгезироваться на корнях, про-

являть антагонистическую активность к фитопатогенам, способствовать улучшению минерального питания и синтезировать гормоны роста растений [8–12]. Микроорганизмы ризосферы и ризопланы, перестраивая структуру своего сообщества под воздействием неблагоприятных факторов окружающей среды, прямо или косвенно способствуют росту растений в стрессовых условиях [13–15]. Таким образом, выделение и изучение микроорганизмов, ассоциированных с растениями аридных экосистем, позволит в полной мере оценить их потенциал в качестве основы для разработки эффективных агробиотехнологий.

Целью работы являлось выделение фосфатмобилизирующих микроорганизмов из ризосферы и ризопланы культурных растений Астраханской области и предварительный скрининг их биотехнологически значимых свойств.

Объекты и методы исследования

Выделение микроорганизмов проводили из ризосферы и ризопланы различных культурных растений (мяты перечной – *Mentha piperita*, малины садовой – *Rubus idaeus*, смородины чёрной – *Ribes nigrum*, подсолнечника однолетнего – *Helianthus annuus*, чеснока посевного – *Allium sativum*, подсолнечника клубненосного – *Helianthus tuberosus*) методом накопительных культур [16]. Отобранные образцы корневой системы дважды отмывали стерильной дистиллированной водой для удаления частиц почвы, погружали в стерильный 0,9 % раствор хлорида натрия и встряхивали [16]. Для получения накопительной культуры 5 мл смыва с ризосферы вносили в 100 мл жидкой среды Герретсена в модификации Муромцева [17]: (г/л): глюкоза – 10,0; аспарагин – 1,0; K_2SO_4 – 0,2; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,2; кукурузный экстракт – 0,02; водопроводная вода до 1 л; фосфат кальция вносили в питательную среду методом осаждения: в среду до стерилизации вносили 3,3 г/л ($Ca_2Cl_2 \cdot 6H_2O$), после его растворения добавляли 3,8 г/л $Na_3PO_4 \cdot 2H_2O$. Культивирование осуществляли на шейкере-инкубаторе при 28 °С в течение 5 сут.

Для выделения из накопительных культур колоний микроорганизмов, способных растворять трикальцийфосфат, проводили высев десятикратных разведений накопительной культуры на плотные питательные среды: 1) Муромцева [18] (г/л): глюкоза – 10,0; аспарагин – 1,0; K_2SO_4 – 0,2; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,4; дрожжевой автолизат – 0,5; агар – 17,0; вода дистиллированная – до 1,0 л с добавлением

$\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ непосредственно перед использованием и 2) NBRIP (National Botanical Research Institute's Phosphate growth medium) [19] (г/л): глюкоза – 10,0; $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ – 5,0; $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ – 5,0; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,25; KCl – 2,0; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 0,1; агар – 15,0, pH среды 6,8–7,0. Для получения трикальцийфосфата в плотной среде после расплавления агара вносили 5,3 г/л ($\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$), после его растворения добавляли 5,7 г/л $\text{Na}_3\text{PO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$. Для подтверждения изменения реакции среды в кислую сторону в состав питательной среды NBRIP вводили индикатор бромфеноловый синий (BPB) в количестве 0,01; 0,025 и 0,05 г/л. Исходный цвет питательной среды варьировал от светло-сиреневого до тёмно-фиолетового в зависимости от количества индикатора. В случае изменения реакции среды в кислую сторону под действием микробных метаболитов происходило обесцвечивание питательной среды [20].

Посевы инкубировали при 28 °С в течение 72–120 ч. При растворении трикальцийфосфата в составе среды микроорганизмами происходило образование зон просветления («зон гало») на мутной изначально среде.

Способность выделенных изолятов к мобилизации неорганических фосфатов проверяли на модифицированной среде Муромцева с внесённым индикатором бромфеноловым синим (0,025 г/л), в которую вносили 2 г/л ортофосфата кальция и «фосфоритной муки» ($3\text{Ca}_3\text{PO}_4 \cdot \text{CaCO}_3$; $33\text{Ca}_3\text{PO}_4 \cdot 7\text{CaF}$). Изоляты изучаемых бактерий засеивали уколом на поверхность твёрдой среды Муромцева, посевы инкубировали 5 сут при температуре 28 °С. По диаметру зон просветления вокруг колоний судили о способности изучаемых изолятов мобилизовать неорганические соединения фосфора, по изменению цвета среды со светло-сиреневого на светло-жёлтый судили о смещении pH в кислую сторону [21].

Коэффициент удельной фосфатрастворяющей активности изолятов (K_r = радиус зоны растворения $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ /радиус колонии) рассчитывали по [22].

Концентрацию подвижных фосфатов в процессе культивирования изолятов на жидкой среде NBRIP определяли в течение 4 сут культивирования с интервалом в 12 ч. Стерильную питательную среду использовали в качестве отрицательного контроля [4].

Определение содержания подвижных фосфатов с образованием фосфорномолибденовокислого аммония осуществляли по методу Грайнера. В опытные пробирки вносили по 1 мл культуральной жидкости исследуемого

изолята, выращенного на жидкой среде NBRIP. В качестве контроля использовали стерильную питательную среду NBRIP. Далее в пробирки вносили по 7,5 мл свежеприготовленного реагента ААМ (10 мМ гептамолибдат аммония, раствор 5Н H_2SO_4 и ацетон в соотношении 1:1:2). Затем в пробирки добавляли по 0,5 мл 1М лимонной кислоты. Пробирки центрифугировали в течение 5 мин при 8000 об./мин.

Оптическую плотность проб измеряли на спектрофотометре (ПромЭкоЛаб ПЭ-5300В, Россия) в сравнении с плотностью дистиллированной воды при $\lambda=450$ нм. Для определения концентрации подвижных фосфатов строили градуировочный график. Из основного стандартного раствора K_3PO_4 , молярная концентрация фосфатов в котором составляет 5 мкмоль/мл, готовили серию разведений [4].

Статистическую обработку полученных данных проводили стандартными статистическими методами [23] с использованием пакета программ Microsoft Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Из ризосферы и ризопланы культурных растений выделено 50 изолятов (49 бактериальных и 1 дрожжевой), из них 27 изолятов на среде NBRIP с добавлением бромфенолового синего и 23 изолята на среде Муромцева. Исследуемые бактериальные изоляты были представлены грамположительными споро (6%) и неспорообразующими (88%) палочками и кокками (6%) (рис. 1).

Установлено, что все выделенные изоляты развиваются в диапазонах температур 25–37 °С и pH среды 6,0–8,5.

На следующем этапе проводили качественную оценку способности изолятов к мобилизации фосфата из различных нерастворимых соединений и понижению pH среды. Согласно литературным данным [22] наиболее корректно судить о фосфатмобилизующей активности микроорганизмов по результатам опытов на плотных питательных средах, основываясь не на значении радиуса «зоны гало» (зоны растворения), а по его соотношению к радиусу колонии [22]. Это соотношение является коэффициентом (K_r), отображающим удельную фосфатмобилизующую активность штамма на агаризованных средах. Численные значения коэффициента K_r соответствуют низкой (до 0,49), средней (0,5–1,49) и высокой (1,5 и больше) фосфатрастворяющей способности [24].

В ходе экспериментальных исследований установлено, что 28 из 50 выделенных изоля-

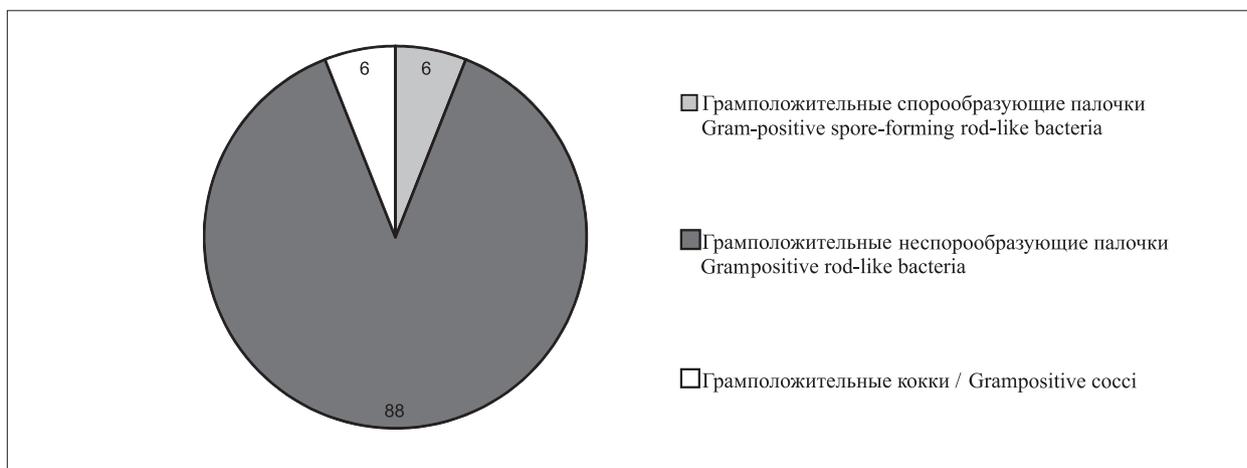


Рис. 1. Морфологические формы выделенных изолятов
Fig. 1. Morphological forms of isolated microorganisms

Фосфатмобилизующая активность выделенных изолятов / Phosphate-mobilizing activity of isolates Таблица / Table

Изолят Isolate	Радиус зоны, мм Zone radius, mm	Радиус колонии, мм Colony radius, mm	K _r (коэффициент удельной фосфатрастворяющей активности) K _r (coefficient of specific phosphate dissolving activity)	Снижение pH среды / Lowering in pH of the medium
Изоляты солюбилизирующие фосфаты (III группа) / Solubilizing phosphate isolates (III group)				
2 (III/1)	4,6±0,6	1,7±0,1	2,70±0,35	+
10 (III/2)	3,8±0,4	1,9±0,2	2,00±0,02	+
14 (III/3)	5,9±0,6	2,6±0,5	2,30±0,13	+
22 (III/4)	3,4±0,8	2,0±0,1	1,70±0,02	+
30 (III/5)	12,5±0,4	1,8±0,2	6,90±0,39	+
38 (III/6)	5,0±0,6	2,4±0,2	2,10±0,04	+
Изоляты слабосолюбилизирующие фосфаты (II группа) / Weakly solubilizing phosphate isolates (II group)				
4	0,5±0,1	1,5±0,2	0,30±0,03	+
6	0,5±0,1	2,2±0,4	0,20±0,02	+
9	1,0±0,1	1,8±0,2	0,55±0,05	-
11	1,5±0,2	2,8±0,2	0,53±0,05	-
13	0,5±0,1	2,1±0,5	0,24±0,02	+
17	1,0±0,1	1,7±0,4	0,58±0,06	-
18	0,5±0,1	2,1±0,3	0,24±0,02	+
20	1,0±0,2	1,5±0,1	0,67±0,06	-
21	0,5±0,1	1,7±0,2	0,29±0,03	+
23	1,2±0,3	2,0±0,2	0,60±0,05	-
24	1,0±0,2	2,3±0,1	0,43±0,04	-
28	1,0±0,2	2,7±0,4	0,37±0,03	+
29	1,5±0,2	2,3±0,1	0,65±0,06	-
34	0,5±0,1	1,7±0,1	0,29±0,02	+
36	1,0±0,2	1,2±0,1	0,76±0,07	-
39	1,0±0,1	2,8±0,2	0,36±0,03	-
40	1,0±0,1	3,0±0,2	0,33±0,03	+
44	0,5±0,1	1,2±0,1	0,42±0,04	+
45	0,5±0,2	1,5±0,2	0,33±0,03	-
47	0,8±0,2	1,9±0,1	0,42±0,06	+
49	1,5±0,3	1,5±0,1	1,10±0,01	-
50	2,0±0,2	2,1±0,3	0,85±0,04	-

Примечание: «+» – pH среды снижается; «-» – pH среды не снижается. / Note: “+” – lowering in pH of the medium; “-” – no lowering in pH.

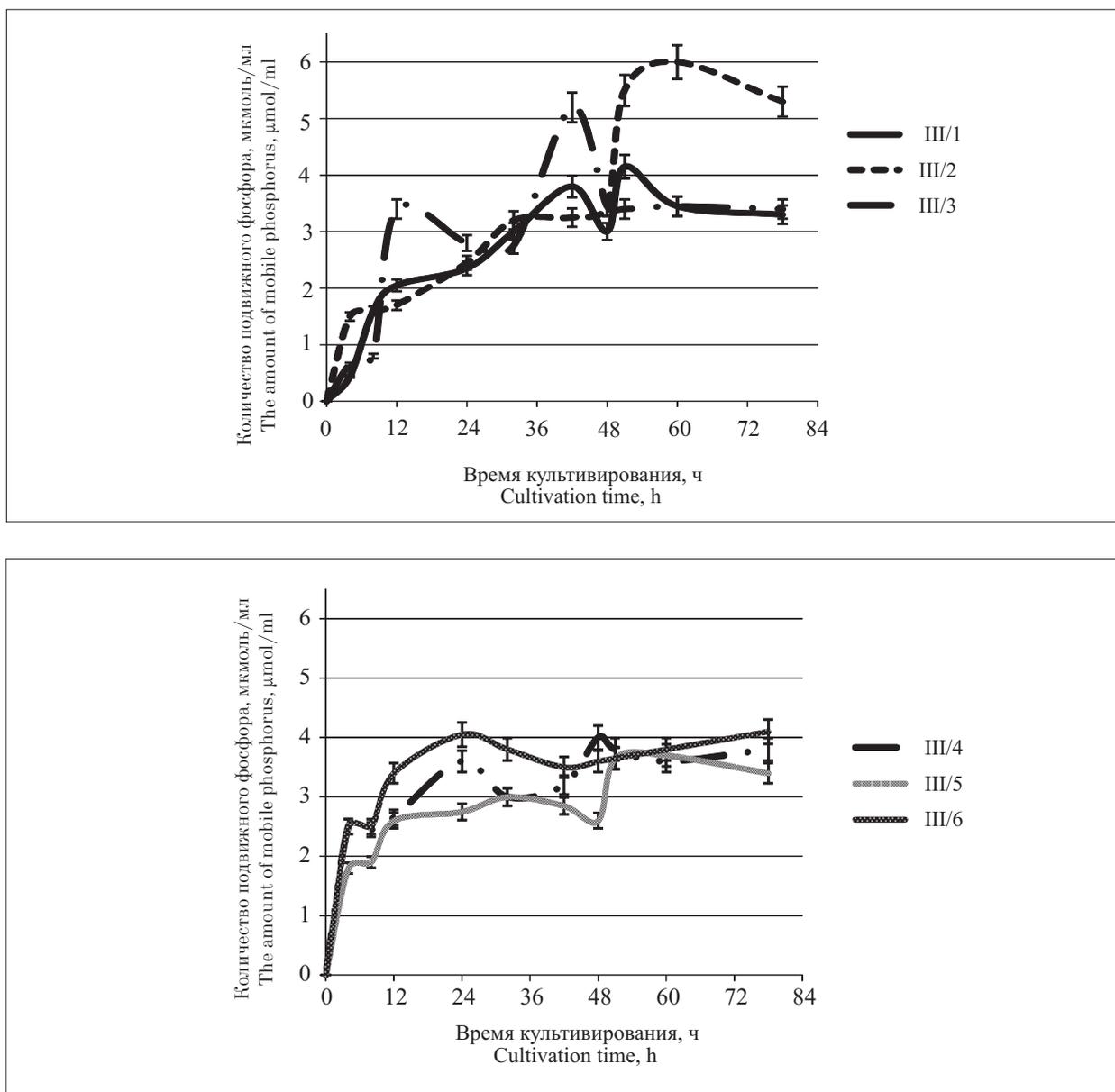


Рис. 2. Динамика количества подвижного фосфора (мкмоль/мл) в процессе роста изолятов
Fig. 2. Dynamics of mobile phosphorus (μmol/mL) during the isolates' growth

тов образуют «зоны гало» на среде Муромцева, содержащей фосфат кальция в качестве единственного источника фосфора. Способностью к понижению pH в процессе роста и развития обладали 16 изолятов из 50 (табл.).

Таким образом, на основании первичного скрининга способности к солибилизации фосфатов выделенные изоляты распределили на 3 группы: I группа (22 изолята) – несольбилизирующие фосфаты (не образуют «зон гало», не подкисляют среду); II группа (22 изолята) – слабосольбилизирующие фосфаты (не образуют существенных «зон гало», подкисляют среду или образуют существенные «зоны гало», не подкисляют среду); III группа (6 изолятов) – сольбилизирующие фосфаты

(образуют «зоны гало», подкисляют среду). Последующие исследования по определению динамики содержания подвижных фосфатов по методу Грайнера осуществляли с изолятами, относящимися к III группе.

В результате экспериментальных исследований отмечено, что исследуемые изоляты способны к активной мобилизации фосфора из фосфата кальция (рис. 2).

Максимальную активность наблюдали у изолята III/2 – количество подвижного фосфора в среде к 60 ч составило 6 мкмоль/мл, что сопоставимо с результатами штаммов, применяемых в качестве основы биопрепаратов для оптимизации минерального питания растений [24].

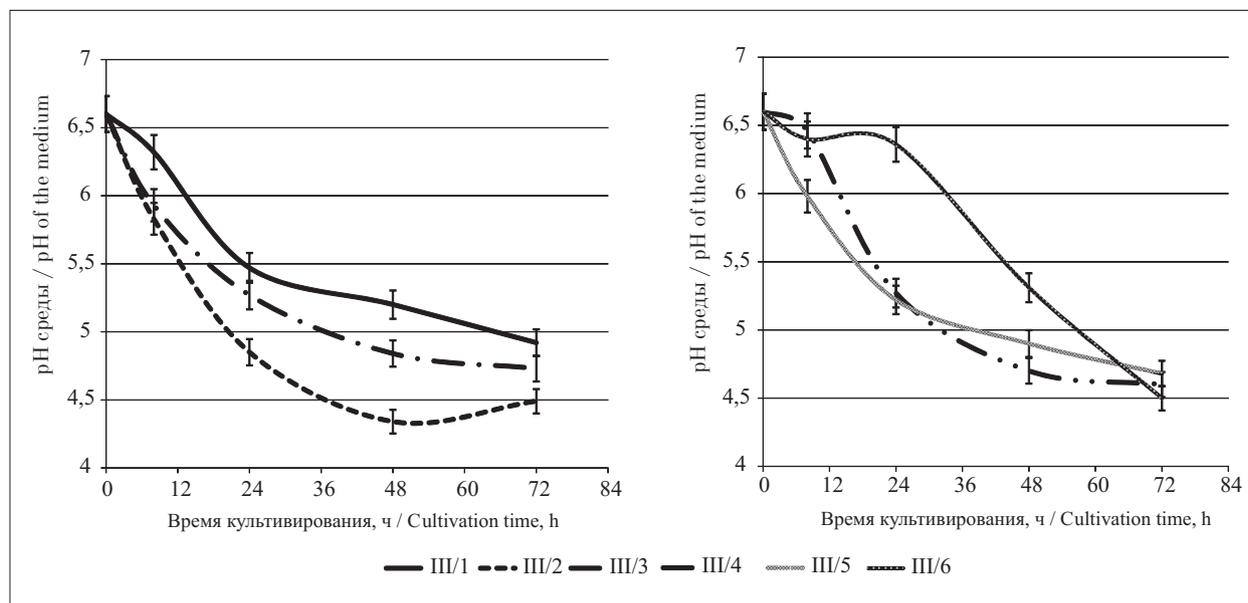


Рис. 3. Изменение pH среды в процессе роста изолятов
Fig. 3. pH changing during the isolates' growth

Растворение фосфатов может происходить за счёт синтезируемых микроорганизмами органических и неорганических кислот и хелатирующих веществ [25]. Для оценки способности выделенных изолятов выделять кислоты определяли изменение pH среды во время эксперимента (рис. 3).

В результате исследований установлено, что показатели pH снижаются во время культивирования изолятов на среде NBRIP с 6,6 до 4,5, что доказывает образование метаболитов кислотного характера.

Отобранные изоляты способны поддерживать определённую концентрацию фосфатов в растворе, обеспечивая тем самым их дальнейшее поглощение растениями. Такой тип культур является перспективным для создания биологических удобрений.

Заключение

В условиях лабораторного эксперимента предложен метод выделения и первичного скрининга фосфатмобилизирующих микроорганизмов из ризосферы и ризопланы культурных растений (мяты перечной, малины садовой, смородины чёрной, подсолнечника однолетнего, чеснока посевого, подсолнечника клубненосного). Выделено 49 бактериальных и 1 дрожжевой изолят. На основании оценки удельной фосфатмобилизующей активности все изоляты распределены на 3 группы: I группа (22 изолята) – несолубилизирующие фосфаты; II группа (22 изолята) – слабосолубилизирующие фосфаты;

III группа (6 изолятов) – солубилизирующие фосфаты. Установлено, что изоляты III группы способствуют накоплению подвижного фосфора в культивационной среде от 3,5 до 6 мкмоль/мл в течение 60 часов, понижая pH среды до 4,73. Подобные изоляты являются перспективными для создания биологических препаратов по оптимизации минерального питания растений. Предметом дальнейшего исследования явится оценка филогенетической принадлежности изолятов и поиск функциональных генов, ответственных за фосфатсолубилизирующую активность микроорганизмов.

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-26-00227 «Генетическая паспортизация ризосферных микроорганизмов аридных экосистем с биотехнологически значимыми свойствами».

Литература

1. Кирюшин В.И., Бельков Г.И. Научные основы адаптивно-ландшафтных систем // Система устойчивого ведения сельского хозяйства Оренбургской области. Оренбург: Оренбургское книжное издательство, 1999. С. 10–19.
2. Каверин А.В., Кирюшин А.В., Массеров Д.А. Экологизация сельскохозяйственной науки и производства – сельскохозяйственная экология – сельскохозяйственная экология (в свете научного наследия Н.Ф. Реймерса) // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 2. С. 102–106. doi: 10.25750/1995-4301-2021-2-102-106
3. Гулянов Ю.А., Чибилёв А.А. Экологизация степных агротехнологий в условиях природных и

- антропогенных изменений окружающей среды // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 3. С. 5–11. doi: 10.25750/1995-4301-2019-3-005-011
4. Сулейманова А.Д., Иткина Д.Л., Шарипова М.Р. Штамм бактерий *Pantoea brenneri*, обладающий фосфатмобилизующей и фунгицидной активностью // Патент RU 2654595 С1. Заявление 2017130448, 28.08.2017. Дата публикации: 21.05.2018. Бюлл. 15.
5. Кузьмина Л.Ю., Высоцкая Л.Б., Галимзянова Н.Ф., Гильванова Е.А., Рябова А.С., Мелентьев А.И. Новые штаммы фосфатмобилизирующих бактерий, продуцирующих ауксин, перспективные для сельскохозяйственной биотехнологии // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 1. С. 40–46.
6. Агроэкологическая роль азотфиксирующих микроорганизмов в аллелопатии высших растений / Под ред. В.Ф. Патыки. Киев: Основа, 2004. 318 с.
7. Домрачева Л.И., Скугорева С.Г., Ковина А.Л., Коротких А.И., Стариков П.А., Ашихмина Т.Я. Специфика растительно-микробных комплексов при антропогенном загрязнении почвы (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 3. С. 14–25. doi: 10.25750/1995-4301-2022-3-014-025
8. Моргун В.В., Коць С.Я., Кириченко Е.В. Ростостимулирующие ризобактерии и их практическое применение // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. № 3. С. 187–207.
9. Дмитричева Д.С., Яппаров А.Х., Дегтярева И.А. Ризосферные аборигенные микроорганизмы, способствующие росту и развитию растений // Ученые записки КГАВМ. 2011. Т. 207. № 3. С. 186–189.
10. Кудоярова Г.Р., Курдиш И.К., Мелентьев А.И. Образование фитогормонов почвенными ризосферными бактериями как фактор стимуляции роста растений // Известия Уфимского научного центра РАН. 2011. № 3–4. С. 5–15.
11. Luo S., Xu T., Chen L., Chen J., Rao C., Xiao X., Wan Y., Zeng G., Long F., Liu C., Liu Y. Endophyte-assisted promotion of biomass production and metal-uptake of energy crop sweet sorghum by plant-growth-promoting endophyte *Bacillus* sp. SLS18 // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2012. V. 93. No. 4. P. 1745–1753. doi: 10.1007/s00253-011-3483-0
12. Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils // SpringerPlus. 2013. No. 2. Article No. 587. doi: 10.1186/2193-1801-2-587
13. Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G., Lamont J., Praslickova D., Ricci E., Subramanian S., Smith D.L. Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Article No. 1473. doi: 10.3389/fpls.2018.01473
14. Osborne P., Hall L.J., Kronfeld-Schor N., Thybert D., Haerty W. A rather dry subject; investigating the study of arid-associated microbial communities // Environmental Microbiome. 2020. V. 15. Article No. 20. doi: 10.1186/s40793-020-00367-6
15. Ayangbenro A.S., Babalola O.O. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria // Curr. Plant Biol. 2021. V. 25. Article No. 100173. doi: 10.1016/j.cspb.2020.100173
16. Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. М.: Дрофа, 2005. 256 с.
17. Методические указания по выделению микроорганизмов, растворяющих труднодоступные минеральные и органические соединения фосфора // Сост. В. Ф. Павлова, Т. С. Самойлова. Л., 1981. 20 с.
18. Муромцев Г.С., Маршунова Г.Н., Павлова В.Ф., Зольникова Н.В. Роль почвенных микроорганизмов в фосфорном питании растений // Успехи микробиологии. 1985. Т. 20. С. 174–198.
19. Nautiyal C.S. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms // FEMS Microbiol. Lett. 1999. V. 170. No. 1. P. 265–270. doi: 10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x
20. Пуронен С.В., Жусупова А.М., Тен О.А. Выделение активных культур фосфатмобилизующих микроорганизмов из ризосферы // Биотехнология. Теория и практика. 2012. № 3. С. 77–82.
21. Чеботарь В.К., Щербаков А.В., Щербакова Е.Н., Масленникова С.Н., Заплаткин А.Н., Мальфанова Н.В. Эндофитные бактерии как перспективный биотехнологический ресурс и их разнообразие // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50. № 5. С. 648–654. doi: 10.15389/agrobiology.2015.5.648rus
22. Малиновская И.М. Определение фосфатрастворяющей активности микроорганизмов на жидкой и агаризованной средах // Агроэкологичний журнал. 2002. № 3. С. 68–71.
23. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
24. Баранская М.И., Чайковская Л.А. Первичная оценка нововыделенных штаммов фосфатмобилизующих бактерий // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 1 (25). С. 28–37. doi: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-28-37
25. Alori E.T., Glick B.R., Babalola O.O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture // Front. Microbiol. 2017. V. 8. Article No. 971. doi: 10.3389/fmicb.2017.00971

References

1. Kiryushin V.I., Belkov G.I. Scientific basys of adaptive-landscape systems // The system of sustainable agriculture in the Orenburg region. Orenburg: Orenburgskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1999. P. 10–19 (in Russian).
2. Kaverin A.V., Kiryushin A.V., Masserov D.A. Ecologization of agricultural science and production –

agricultural ecology – agricultural ecology (in the light of the scientific heritage of N.F. Reymers) // *Theoretical and Applied Ecology*. 2021. No. 2. P. 102–106 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-2-102-106

3. Gulyanov Yu.A., Chibilev A.A. Ecologization of steppe agrotechnologies in the conditions of natural and anthropogenic environmental changes // *Theoretical and Applied Ecology*. 2019. No. 3. P. 5–11 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-3-005-011

4. Suleymanova A.D., Itkina D.L., Sharipova M.R. *Pantoea brenneri* bacterial strain with phosphate mobilizing and fungicidal activity // Patent RU 2654595 C1. Application: 2017130448, 28.08.2017. Date of publication: 21.05.2018. Bull. 15 (in Russian).

5. Kuzmina L.Yu., Vysotskaya L.B., Galimzyanova N.F., Gilvanova E.A., Ryabova A.S., Melentyev A.I. New strains of phosphate mobilizing auxin producing bacteria as promising microorganisms for agricultural biotechnology // *Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*. 2015. No. 1. P. 40–46 (in Russian).

6. Agroecological role of nitrogen-fixing microorganisms in the allelopathy of higher plants / Ed. V.F. Patyka. Kiev: Osnova, 2004. 320 p. (in Russian).

7. Domracheva L.I., Skugoreva S.G., Kovina A.L., Korotkikh A.I., Starikov P.A., Ashikhmina T.Ya. Specificity of plant-microbial complexes under antropogenic soil pollution (review) // *Theoretical and Applied Ecology*. 2022. No. 3. P. 14–25 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-3-014-025

8. Morgun V.V., Kots S.Ya., Kyrychenko O.V. Growth promoting Rhizobacteria and their use on practice // *Fiziologiya i biokhimiya kulturnykh rasteniy*. 2009. V. 41. No. 3. P. 187–207 (in Russian).

9. Dmitricheva D.S., Yapparov A.H., Degtereva I.A. Rhizosphere native microorganisms promoting growth and development of plants // *Scientific notes of the Kazan State Academy of Veterinary Medicine*. 2011. V. 207. No. 3. P. 186–189 (in Russian).

10. Kudoyarova G.R., Kurdish I.K., Melentyev A.I. Production of phytohormones by soil and rhizosphere bacteria as a factor of plant growth stimulation // *Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*. 2011. No. 3–4. P. 5–15 (in Russian).

11. Luo S., Xu T., Chen L., Chen J., Rao C., Xiao X., Wan Y., Zeng G., Long F., Liu C., Liu Y. Endophyte-assisted promotion of biomass production and metal-uptake of energy crop sweet sorghum by plant-growth-promoting endophyte *Bacillus* sp. SLS18 // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2012. V. 93. P. 1745–1753. doi: 10.1007/s00253-011-3483-0

12. Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils // *SpringerPlus*. 2013. No. 2. Article No. 587. doi: 10.1186/2193-1801-2-587

13. Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G., Lamont J., Praslickova D., Ricci E., Subramanian S., Smith D.L. Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture // *Front. Plant Sci.* 2018. V. 9. Article No. 1473. doi: 10.3389/fpls.2018.01473

14. Osborne P., Hall L.J., Kronfeld-Schor N., Thybert D., Haerty W. A rather dry subject; investigating the study of arid-associated microbial communities // *Environmental Microbiome*. 2020. V. 15. Article No. 20. doi: 10.1186/s40793-020-00367-6

15. Ayangbenro A.S., Babalola O.O. Reclamation of arid and semi-arid soils: The role of plant growth-promoting archaea and bacteria // *Curr. Plant Biol.* 2021. V. 25. Article No. 100173. doi: 10.1016/j.cpb.2020.100173

16. Tepper E.Z., Shilnikova V.K., Pereverzeva G.I. Workshop on microbiology. Moskva: Drofa, 2005. 256 p. (in Russian).

17. Methodological guidelines for the isolation of microorganisms that dissolve difficult-to-reach mineral and organic phosphorus compounds / Eds. V.F. Pavlova, T.S. Samoylova. Leningrad, 1981. 20 p. (in Russian).

18. Muromtsev G.S., Marshunova G.N., Pavlova V.F., Zolnikova N.V. Role of soil microorganisms in phosphorus nutrition of plants // *Uspekhi mikrobiologii*. 1985. V. 20. P. 174–198 (in Russian).

19. Nautiyal C.S. An efficient microbiological growth medium for screening phosphate solubilizing microorganisms // *FEMS Microbiol. Lett.* 1999. V. 170. No. 1. P. 265–270. doi: 10.1111/j.1574-6968.1999.tb13383.x

20. Puronen S.V., Zhusupova A.M., Ten O.A. Isolation of active cultures of phosphate-mobilizing microorganisms from the rhizosphere // *Biotechnology. Theory and practice*. 2012. No. 3. P. 77–82 (in Russian).

21. Chebotar V.K., Shcherbakov A.V., Shcherbakova E.N., Maslennikova S.N., Zaplatkin A.N., Mal'fanova N.V. Biodiversity of endophytic bacteris as a promising biotechnological resource // *Agricultural Biology*. 2015. V. 50. No. 5. P. 648–654 (in Russian). doi: 10.15389/agrobiol.2015.5.648rus

22. Malinovskaya I.M. Determination of phosphate-dissolving activity of microorganisms on liquid and agarised media // *Agroecological Journal*. 2002. No. 3. P. 68–71 (in Russian).

23. Lakin G.F. *Biometrics*. Moskva: Vysshaya shkola, 1990. 352 p. (in Russian).

24. Baranskaya M.I., Chaikovskaya L.A. Primary evaluation of newly isolated strains of phosphate-mobilizing bacteria // *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2021. No. 1 (25). P. 28–37 (in Russian). doi: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-28-37

25. Alori E.T., Glick B.R., Babalola O.O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. Article No. 971. doi: 10.3389/fmicb.2017.00971