

Антагонистическая и фосфатсольubilization активная грамотрицательная споронеобразующая почвенная бактерия

Н. С. ЛЯХОВЧЕНКО, А. А. ЧЕПУРИНА, И. А. АРТЕМЬЕВА, В. Ю. СЕНЧЕНКОВ, А. А. СИРОТИН, И. П. СОЛЯНИКОВА

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, ул. Победы, 85, к. 14, Белгород, 308015, Российская Федерация

Резюме. Биологизация сельскохозяйственного производства – актуальная задача современности. При этом замена химических средств борьбы с вредными организмами биологическими требует поиска новых микробных штаммов с высокой антагонистической активностью. Исследования проводили с целью поиска и выделения из почвы в чистую культуру микроорганизмов с выраженным антагонистическим действием против фитопатогенов и их характеристики на основе фенотипических свойств. Из образца пахотной черноземной почвы методом скученного посева была выделена грамотрицательная споронеобразующая аэробная палочковидная бактерия, которая использовала D-глюкозу, сахарозу, раффинозу, галактозу, маннит, цитрат натрия, мальтозу, лактозу и фруктозу в качестве источника углерода, образовывала аммиак при росте в пептонной среде. Лецитиназная, липазная и каталазная активность отсутствовала. Тесты на оксидазу и образование индола были отрицательными. Бактерия растворяла неорганический фосфат и подавляла рост фитопатогенного плесневого гриба *Alternaria brassicicola* F-1864, замедляя его рост в 2 раза и снижая средний прирост, относительно контроля, на 20 %. На основании изучения динамики содержания подвижного фосфора в среде сделано предположение, что выделенный штамм в условиях дефицита этого элемента способен к растворению неорганических фосфатов и их потреблению для роста. Выявлено фенотипическое сходство изолята с представителями таких родов, как *Gardnerella*, *Streptobacillus* и др. Отличия в признаках (например, образование аммиака и способность к использованию некоторых субстратов для роста) не позволяют однозначно сделать вывод о таксономической принадлежности штамма, поэтому необходимы дальнейшие исследования этой бактерии.

Ключевые слова: ферментативная активность, почва, агроботехнология, фосфатазная активность, фитопатология, фунгистатическая активность, средства защиты растений, *Alternaria brassicicola*.

Сведения об авторах: Н. С. Ляховченко, аспирант (e-mail: lyakhovchenko@bsu.edu.ru); А. А. Чепурин, студент; И. А. Артемьева, магистрант; В. Ю. Сенченков, аспирант; А. А. Сиротин, кандидат биологических наук, профессор; И. П. Соляникова, доктор биологических наук, профессор.

Для цитирования: Антагонистическая и фосфатсольubilization активная грамотрицательная споронеобразующая почвенная бактерия / Н. С. Ляховченко, А. А. Чепурин, И. А. Артемьева и др. // Достижения науки и техники АПК. 2021. Т. 35. № 8. С. 4–8. doi: 10.53859/02352451_2021_35_8_4.

*Работа выполнена в рамках договора № 03/07/2020

Antagonistic and phosphate solubilizing activity of Gram-negative spore-forming soil bacteria

N. S. Lyakhovchenko, A. A. Chepurina, I. A. Artemieva, V. Yu. Senchenkov, A. A. Sirotin, I. P. Solyanikova

Belgorod State National Research University, ul. Pobedy, 85, k. 14, Belgorod, 308015, Russian Federation

Abstract. Biologizing agricultural production is an urgent task. At the same time, the replacement of chemical agents to combat harmful organisms with biological agents requires the search for new highly antagonistically active microbial strains. The purpose of the study was to find microorganisms with a pronounced antagonistic effect against phytopathogens and isolate them from the soil into a pure culture, as well as to characterize them based on their phenotypic properties. A Gram-negative spore-forming aerobic rod-shaped bacterium was isolated from a sample of arable chernozem soil using the clumped sowing method. It used D-glucose, sucrose, raffinose, galactose, mannitol, sodium citrate, maltose, lactose, and fructose as a carbon source and formed ammonia during growth in a peptone medium. We did not record any activity of lecithinase, lipase, or catalase. Tests for oxidase and indole formation were negative. The bacterium dissolved inorganic phosphate, slowed the growth of the phytopathogenic mould *Alternaria brassicicola* F-1864 by two times, and reduced the mean increment, relative to the control, by 20%. Based on the study of the dynamics of mobile phosphorus content in the medium, we assumed that under conditions of a deficiency of this element the isolated strain can dissolve inorganic phosphates and consume them for growth. The isolate was phenotypically similar to representatives of *Gardnerella*, *Streptobacillus*, and other genera. Differences in characteristics (for example, formation of ammonia, ability to use some substrates for growth) did not exactly define the taxonomic affiliation of the strain; therefore, further studies of this bacterium are needed.

Keywords: enzymatic activity; soil; agrobiotechnology; phosphatase activity; phytopathology; fungistatic activity; plant protection products; *Alternaria brassicicola*.

Author Details: N. S. Lyakhovchenko, post graduate student (e-mail: lyakhovchenko@bsu.edu.ru); A. A. Chepurina, student; I. A. Artemieva, master's student; V. Yu. Senchenkov, post graduate student; A. A. Sirotin, Cand. Sc. (Biol.), prof.; I. P. Solyanikova, D. Sc. (Biol.), prof.

For citation: Lyakhovchenko NS, Chepurina AA, Artemieva IA, et al. [Antagonistic and phosphate solubilizing activity of Gram-negative spore-forming soil bacteria]. Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2021;35(8):4-8. Russian. doi: 10.53859/02352451_2021_35_8_4.

Одно из основных условий устойчивости агроландшафтов – регулирование биологического круговорота веществ. Нарушение баланса биогенных элементов в почве ведет к снижению эффективности земледелия. К числу таких элементов относится фосфор. По мнению Д. Н. Прянишникова, для обеспечения систематического роста урожая

необходимо возвращать в почву 100 % фосфора. На протяжении 1964–1990 гг. его поступление с удобрениями систематически увеличивалось. Расчеты показывают, что с середины семидесятых и до девяностых годов прошлого века его баланс в земледелии Центрально-Черноземного района был положительным [1].

Использование фосфорных удобрений на черноземных почвах приводит к накоплению метастабильных фосфатов кальция и железа. Они обладают большей, чем природные фосфаты, растворимостью, которая сохраняется долгое время, чем и объясняется повышение содержания усвояемой фосфорной кислоты и длительное последствие удобрений. Наибольшее средневзвешенное содержание подвижных форм фосфора в почвах Белгородской и Курской областей зафиксировано в 1995–1999 гг. – 131 и 139 мг/кг соответственно, в Липецкой области в 1994–1997 гг. – 103 мг/кг, в Тамбовской области в 1996–2002 гг. – 95 мг/кг [1]. В этот период более половины обследованных площадей относилось к категории со средней и повышенной обеспеченностью подвижными фосфатами. С девяностых годов и до сегодняшнего дня поступление фосфора с удобрениями снизилось в несколько раз. В результате во всех областях зафиксировано снижение его средневзвешенного содержания в пахотных почвах, по сравнению с максимальным уровнем, на 5...15 мг/кг. По результатам последних завершённых циклов агрохимического обследования, самое высокое средневзвешенное содержание подвижных форм фосфора зафиксировано в почвах Курской – 133 мг/кг и Белгородской областей – 116 мг/кг, в Липецкой и Тамбовской областях оно составляет соответственно 91 и 90 мг/кг [1].

В процессе снижения содержания фосфора, кроме высших растений, активно участвуют микроорганизмы, так как они выступают значимым фактором развития систем, связанных с почвой как с питающей средой. Кроме того, представители фосфатазно-активной группы могут обладать биотехнологической значимостью. Это основано на том, что в почве микроорганизмы находятся в составе сложных микробных сообществ – консорциумов. Для них характерны такие формы взаимоотношений, как метабиоз, симбиоз и антибиоз. Антагонистическое взаимодействие служит основой средств защиты растений [2]. Одновременно антагонизм выступает причиной развития болезней растений (фитопатологий) в системах «микроорганизм (фитопатоген) – растение». Следовательно, необходимо проводить оценку влияния предполагаемого компонента средства защиты на само растение в целях предотвращения усугубления степени инфицированности в дальнейшем.

Среди микроорганизмов встречаются как прокариотические, так и эукариотические возбудители болезней растений. Кроме того, значительный ущерб наносят вирусные фитопатогены. Не менее значимые возбудители различных заболеваний – плесневые грибы. Например, гриб *Alternaria brassicicola* относится к некротрофным фитопатогенам, поражающим множество видов сельскохозяйственных культур. Поражение этим микромицетом вызывает почернение зародыша, снижение посевных качеств семян и загрязнение микотоксинами [3].

Цель исследований – выделение микроорганизма с комплексным действием, способного растворять неорганические фосфаты и проявляющего антагонистическую активность в отношении плесневого гриба, а также изучение индивидуальных свойств штамма и оценка его антагонистической активности в отношении плесневого гриба *Alternaria brassicicola* F-1864.

Условия, материалы и методы. Почву отбирали на пахотных участках с использованием технологий почвосберегающего земледелия. Для выделения бактерии с биотехнологическим потенциалом использовали метод скученного посева (Егоров Н. С. *Выделение микробов-антагонистов и биологические методы учета их антибиотической активности*. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1957. С. 19–74.) почвенной суспензии (1:10) на питательной среде для определения фосфатазной активности National Botanical Research Institute's phosphate growth medium (NBRIP) следующего состава (г/л): глюкоза – 10, $MgCl_2$ – 5, $MgSO_4$ – 0,25, KCl – 0,2, $(NH_4)_2SO_4$ – 0,1, $Ca_3(PO_4)_2$ – агар микробиологический – 20 [4]. Посевы инкубировали при 25 °С в течение 3 суток. Колонии, обладающие фосфатазной и антагонистической активностью, выделяли в чистую культуру.

Культуральные свойства колоний, выросших на 3 %-ном пептонном агаре (пептон – 30 г/л, Na_2HPO_4 – 2 г/л, NaCl – 3 г/л, агар микробиологический – 20 г/л), изучали с использованием стереоскопического микроскопа МИКРОМЕД II (Россия). Окраску по Граму проводили стандартным методом. Подвижность бактериальных клеток определяли методом «висячей капли». Способность к образованию спор оценивали методом Пешкова. Об отношении культуры к O_2 судили по характеру роста в толще среды при посеве уколом в столбик агара. Наличие каталазы определяли по образованию пузырьков воздуха при нанесении на колонию 3 %-ного раствора перекиси водорода. Протеолитическую активность бактерий определяли по ее способности к гидролизу казеина и желатина. Липолитическую активность бактерии оценивали по помутнению среды у штриха культуры при посеве на питательную среду, содержащую твин-80 – 10 мл; пептон – 10 г, NaCl – 5 г, $CaCl_2 \cdot H_2O$ – 0,1 г, агар микробиологический – 20 г, воду дистиллированную – 1000 мл. Способность культуры образовывать индол на питательной среде с пептоном определяли с использованием реакции Сальковского (Нетрусов А. И., Егорова М. А., Захарчук Л. М. *Практикум по микробиологии / Под ред. А. И. Нетрусова*. М.: ИЦ «Академия», 2005. 608 с.).

Оценку способности штамма растворять неорганический фосфат проводили модифицированным методом определения подвижных фосфатов по Кирсанову (ГОСТ Р 54650-2011). Для этого 6 г молибденовокислого аммония растворяли в 200 мл дистиллированной воды с нагреванием. После того, как раствор остыл, вносили 1 г аскорбиновой кислоты. Полученный раствор в объеме 2 мл приливали к такому же количеству исследуемого образца питательной среды, содержащей фосфат (NBRIP). Среды предварительно отделяли от биомассы и взвешенных частиц центрифугированием при 14000 об/мин в течение 10 мин. Растворы оставляли настаиваться в течение 10 мин для стабилизации цвета, после чего измеряли их оптическую плотность (с использованием спектрофотометра Thermo scientific Genesys 20, США) при длине волны (λ) 710 нм. В качестве контроля выступала незасеянная питательная среда.

Антагонистические свойства выделенного микроорганизма в отношении плесневого гриба *A. brassicicola* F-1864 определяли методом агаровых лунок (Егоров Н. С., 1957) с измерением радиального роста мицелия гриба. Для этого суспензию клеток суточной культуры с оптической плотностью (ОП) при

длине волны $\lambda = 600$ нм равной 0,1, приготовленную с использованием Microscan Turbidity Meter (США), вносили в лунки (объемом 50 мкл в каждую) в 16 повторностях. В центре чашки точно засеивали культуру гриба, и инкубировали ее при 25 °С. Каждые 24 часа измеряли радиус колонии *A. brassicicola* F-1864.

Удельную скорость роста колонии плесневого гриба рассчитывали по формуле (Нетрусов А.И. и др., 2005):

$$\mu = \frac{2,303 (\ln X_1 - \ln X_0)}{t_1 - t_0},$$

где μ – удельная скорость роста культуры (ОП/ч, мм/ч), X_0 и X_1 – значения среднего квадратического диаметра колоний в начале и по завершении экспозиции (мм), t_0 и t_1 – соответствующие среднему квадратическому значению времени инкубации (ч).

Средний прирост мицелия рассчитывали по формуле (Снегин Э. А. Практикум по биометрии. Белгород: ИД «Белгород» НИУ «БелГУ». 2016. 56 с.):

$$X = (10^{\lg G_{v+1}} - 1) \cdot 100\%,$$

$$\lg G_{v+1} = \frac{\sum \lg (V_i + 1)}{n},$$

где X – средний, V – фактический прирост (%), n – выборка.

Для расчёта достоверности антагонистической активности статистическую обработку результатов измерения средних квадратических радиусов плесневого гриба проводили разностным методом (Основы научных исследований в агрономии / В. Ф. Моисейченко, М. Ф. Трифонова, А. Х. Заверюха и др. М.: Колос, 1996. 336 с.).

Результаты и обсуждение. Из пахотной почвы была выделена бактерия, обозначенная как LN1. Культура растворяла неорганические фосфаты и образовывала зону подавления роста вокруг своей колонии (рис. 1), что указывает на наличие фосфатазной и антагонистической активности.

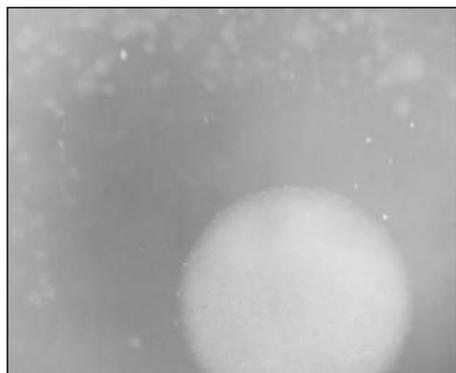


Рис. 1. Образование изолятом LN1 зоны подавления посторонней микрофлоры и проявление фосфатазной активности при скудном посеве.

Исследование способности штамма растворять неорганический фосфат показало, что в жидкой питательной среде NBRIP он растет достаточно медленно (рис. 2). Удельная скорость роста (μ) штамма LN1 составила 0,03 ОП/ч. Время удвоения биомассы при этом составляет 23 ч, а средний прирост (X) на 5 сутки – 298 %.

При культивировании LN1 в среде NBRIP концентрация подвижного фосфата снижалась до 3-х суток роста культуры на 0,52 оптических единиц (ОЕ). На

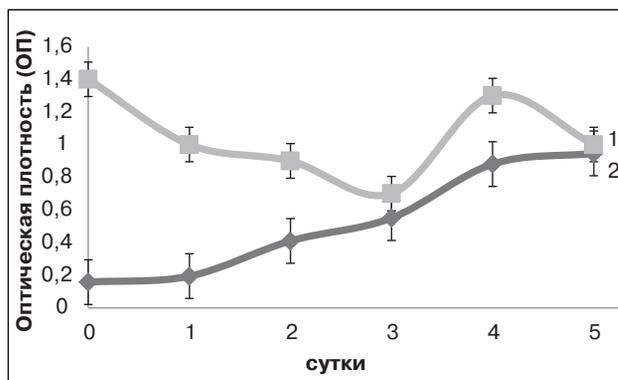


Рис. 2. Изменение концентрации подвижного фосфата в питательной среде NBRIP (1) в зависимости от роста штамма LN1 (2).

4-е сутки инкубации, расчетный средний прирост (X) культуры по отношению к предыдущему определению составил 58,5 %, а содержание подвижного фосфата в среде увеличилось до 1,3 ОЕ. На 5 сутки содержание фосфора в среде снизилось до 1 ОЕ. Можно предположить, что штамм LN1 в условиях дефицита фосфора способен к растворению неорганического фосфата и потреблению его для роста.

Фосфор выступает вторым после азота по значению в питании растений элементом. Основная масса фосфорных соединений находится в почве в форме органических и минеральных соединений, малодоступных или совсем недоступных растениям [5, 6, 7]. Кислые соли фосфорной кислоты легко растворимы и хорошо усваиваются растениями [8, 9]. Однако при действии кислот в раствор переходят основные соли кальция и особенно железа и алюминия [10]. В почве мобилизация фосфора из мало подвижных фосфатов может происходить под влиянием различных микроорганизмов, образующих кислоты. В анаэробных условиях, например, в глубоких слоях навоза, может происходить восстановление фосфатов с образованием фосфористой или фосфорноватистой кислоты из фосфорной [11]. Этот процесс аналогичен денитрификации (Буланов П. А., Колешко О. И. Общая микробиология Минск. Высшая школа, 1969. 261 с.; Шлегель Г. Общая микробиология: / пер. с нем. М.: Мир, 1987. 567 с.).

В ходе оценки антагонистического потенциала бактерии LN1 в отношении плесневого гриба *A. brassicicola* F-1864 выявлено, что линейный рост мицелия в присутствии LN1 на 6 сутки статистически значимо

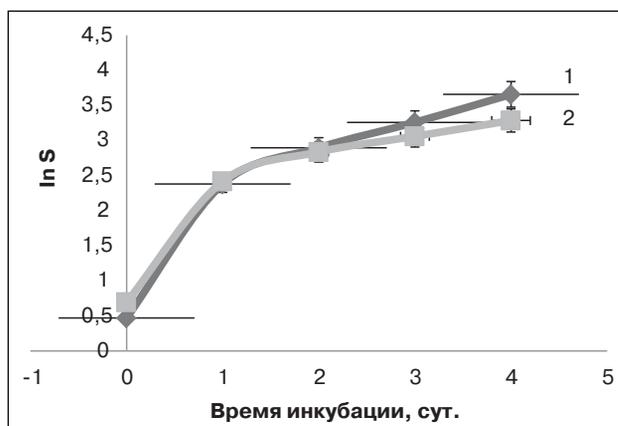


Рис. 3. Рост плесневого гриба *Alternaria brassicicola* F-1864: 1 – в отсутствии бактерии LN1 (контроль); 2 – в присутствии бактерии LN1.

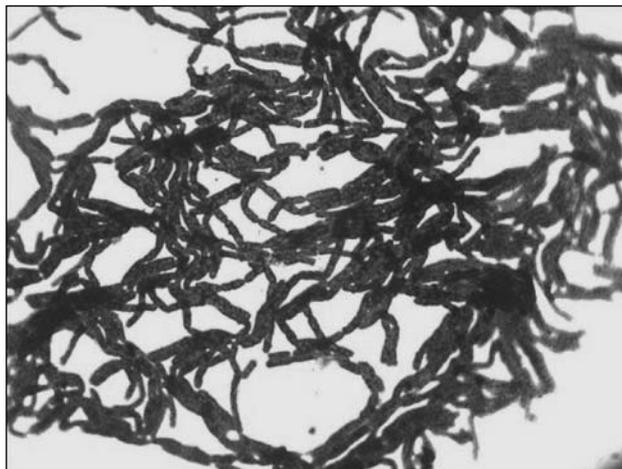


Рис. 4. Грамотрицательные палочковидные клетки изолята LN1.

снижается относительно контроля на 31 %. Удельная скорость (μ) роста колонии плесневого гриба в контрольной группе составила 0,02 мм/ч, а в присутствии LN1 – 0,01 мм/ч.

Средний прирост (X) *A. brassicicola* F-1864 при совместном культивировании с LN1 снизился, относительно контроля, на 20 % (рис. 3). То есть почвенный изолят LN1 обладает умеренной фунгистатической активностью в отношении *A. brassicicola* F-1864.

В ходе исследования индивидуальных свойств LN1 выявлено, что изолят представлен крупными палочковидными, неподвижными грамотрицательными клетками (рис. 4), не образующими спор. Тесты на лецитиназную, липазную, каталазную и оксидазную активность, а также на образование индола были отрицательными. При культивировании в жидкой 3 %-ной пептонной среде образовывался аммиак. Бактерии LN1 способны к росту на D-глюкозе, сахарозе, раффинозе, галактозе, манните, цитрате натрия, мальтозе, лактозе и фруктозе.

Согласно литературным данным (*Определитель бактерий Берджи. В 2-х т. / Дж. Хоулт, Н. Криг, П. Снит и др. / пер. с англ. М.: Мир, 1997. Т. 1. 432 с.*), грамотрицательные палочковидные неподвижные клетки характерны для таких родов, как *Acidothermus*, *Acinetobacter*, *Azomonas*, *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Bordetella*, *Brucella*, *Flavimonas*, *Flavobacterium*, *Francisella*, *Frateruia*, *Gluconobacter*, *Kingella*, *Mesophilobacter*, *Methylobacillus*, *Methilophilus*, *Moraxella*, *Neisseria*, *Oligella*, *Paracoccus*, *Phenilobacterium*,

Pseudomonas, *Psychrobacter*, *Sphingobacterium*, *Volkaniella*, *Xantobacter*, *Xylella*, *Zymomonas*, *Cardiobacterium*, *Calymmatobacterium*, *Gardnerella*, *Eikenella* и *Streptobacillus*. При этом способность к образованию индола отсутствует у представителей родов *Bordetella*, *Flavimonas*, *Francisella*, *Frateruia*, *Gluconobacter*, *Kingella*, *Mesophilobacter*, *Methylobacillus*, *Moraxella*, *Oligella*, *Phenilobacterium*, *Psychrobacter*, *Volkaniella*, *Xantobacter*, *Xylella*, *Zymomonas*, *Gardnerella*, *Eikenella* и *Streptobacillus*. Среди них не способны к образованию оксидазы *Bordetella*, *Flavimonas*, *Francisella*, *Frateruia*, *Gluconobacter*, *Methylobacillus*, *Moraxella*, *Volkaniella*, *Xylella*, *Zymomonas*, *Gardnerella* и *Streptobacillus*. Одновременно каталазная активность отсутствует у родов *Methylobacillus* (некоторых штаммов), *Gardnerella* и *Streptobacillus*.

Среди известных физиологических признаков, бактерии рода *Methylobacillus*, в отличие от изолята LN1, не способны к образованию аммиака, не используют D-глюкозу, мальтозу и фруктозу [12]. Штамм LN1 похож на представителей рода *Gardnerella* неспособностью к образованию липазы [13]. Кроме того, некоторые штаммы этого рода могут использовать мальтозу, фруктозу и лактозу [14]. Однако для представителей *Gardnerella* sp. не характерно использование раффинозы, галактозы и маннита [15].

В свою очередь, представители рода *Streptobacillus* отличаются потребностью в дополнительных факторах роста, среди которых сыворотка крови [16]. В случае с изолятом LN1 необходимость в дополнительных компонентах для роста культуры отсутствовала [17].

Поэтому для достоверной идентификации требуются молекулярно-генетические исследования таксономической принадлежности штамма LN1. Необходимость более детального изучения обусловлена такими агробиотехнологически значимыми свойствами культуры, как фосфатазная и антагонистическая активность [18, 19].

Выводы. Из образцов почвы выделена грамотрицательная бактерия, обозначенная как LN1, способная к растворению неорганического фосфата и обладающая умеренной фунгистатической активностью в отношении плесневого гриба *A. brassicicola* F-1864. В присутствии изолята скорость роста фитопатогенного гриба снизилась в 2 раза, а средний прирост его мицелия – на 20 %. Установленные свойства бактерии требуют идентификации этого штамма с применением молекулярно-биологических методов.

Литература.

1. Фосфор в земледелии Центрально-Черноземного района / П. А. Чекмарев, С. В. Лукин, Ю. И. Сискевич и др. // Достижения науки и техники АПК. 2011. № 5. С. 21–23.
2. Бондаренко Н. В. Биологическая защита растений. Л.: Колос, 1978. 256 с.
3. Влияние азотнокислого свинца на линейный рост колоний плесневого гриба *Alternaria brassicicola* F-1864 / А. А. Авакова, Н. С. Ляховченко, В. Ю. Сенченков и др. // Агрпромышленные технологии Центральной России. 2020. № 3 (17). С. 35–43.
4. Егоршина А. А., Хайруллин Р. М., Лукьянцев М. А. Фосфат-мобилизующая активность эндофитных штаммов *Bacillus subtilis* и их влияние на степень микоризации корней пшеницы // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2011. Т. 4. № 2. С. 172–180.
5. Impact of phosphate solubilizing bacteria in combination with di-ammonium phosphate on growth and development of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / N. Hassan, G. Qadir, F. U. Hassan, et al. // Journal of Plant Nutrition. 2021. Vol. 44. No. 16. P. 2359–2370.
6. Lucero C. T. Peanut endophytic phosphate solubilizing bacteria increase growth and P content of soybean and maize plants // Current Microbiology. 2021. Vol. 78. No. 5. P. 1961–1972.
7. Estrada-Bonilla G. A., Durrer A., Cardoso E. J. B. N. Use of compost and phosphate-solubilizing bacteria affect sugarcane mineral nutrition, phosphorus availability, and the soil bacterial community // Applied Soil Ecology. 2021. Vol.

157. Article 103760. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139320306892?via%3Dihub> (дата обращения: 16.05.2021).
8. Profiling of plant growth-promoting metabolites by phosphate-solubilizing bacteria in maize rhizosphere / M. Shen, J. Li, Y. Dong, et al. // *Plants*. 2021. Vol. 10. No. 6. Article 1071. URL: <https://www.mdpi.com/2223-7747/10/6/1071> (дата обращения: 05.06.2021).
9. Наноструктурированные реагенты на основе железа в процессах биологической очистки сточных вод / И. В. Кобелева, А. С. Сироткин, Т. В. Вдовина и др. // *Теоретическая и прикладная экология*. 2020. № 4. С. 117–120.
10. Combination of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria on growth and production of *Helianthus tuberosus* under field condition / S. Nacoon, S. Jogloy, N. Riddech, et al. // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. No. 1. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-86042-3> (дата обращения: 27.05.2021).
11. Соляникова И. П., Головлева Л. А. Гексадекан и бактерии-деструкторы: механизмы взаимодействия // *Микробиология*. 2019. Т. 88. № 1. С. 19–31.
12. Заварзин Г. А. Микробное сообщество в прошлом и настоящем // *Микробиологический журнал*. 1989. Т. 51. № 6. С. 3–14.
13. Пелевина А. В. Микробный консорциум, осуществляющий удаление фосфатов в циклическом аэробно-анаэробном культивировании // *Микробиология*. 2021. Т. 90. № 1. С. 76–89.
14. Наими О. И. Воздействие пестицидов и гуминового препарата на ерментативную активность чернозема // *Земледелие*. 2021. № 5. С. 26–31.
15. Фокина Н. В., Майоров Д. В., Горбачева Т. Т. Аморфный кремнезем из нефелинового сырья в дефосфотации коммунальных стоков // *Вода и экология: проблемы и решения*. 2021. № 2 (86). С. 22–29.
16. Котляров Р. Ю. Новые фосфат-аккумулирующие бактерии, обнаруженные в установке для очистки сточных вод от фосфатов // *Микробиология*. 2019. Т. 88. № 6. С. 710–714.
17. Дорофеев А. Г. Роль фосфат-аккумулирующих бактерий в биологической очистке сточных вод от фосфора (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2020. Т. 56. № 1. С. 3–18.
18. Дорофеев А. Г. Циклический метаболизм как способ существования микроорганизмов // *Микробиология*. 2019. Т. 88. № 4. С. 401–416.
19. Effect of phosphate-solubilizing bacteria on the gene expression and inhibition of bacterial fruit blotch in melon / J. Zhang, P. Wang, Q. Xiao, et al. // *Scientia Horticulturae*. 2021. Vol. 282. Article 110018. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304423821001254> (дата обращения: 02.06.2021).

References

1. Chekmarev PA, Lukin SV, Siskevich Yul, et al. [Phosphorus in agriculture of the Central Chernozem region]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2011;(5):21-3. Russian.
2. Bondarenko NV. *Biologicheskaya zashchita rastenii* [Biological plant protection]. Leningrad (USSR): Kolos; 1978. 256 p. Russian.
3. Avakova AA, Lyakhovchenko NS, Senchenkov VYu, et al. [Effect of lead nitrate on the linear growth of colonies of the mold *Alternaria brassicicola* F-1864]. *Agropromyshlennye tekhnologii Tsentral'noi Rossii*. 2020;(3):35-43. Russian.
4. Egorshina AA, Khairullin RM, Luk'yantsev MA. [Phosphate-mobilizing activity of endophytic strains of *Bacillus subtilis* and their effect on the degree of mycorrhization of wheat roots]. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya*. 2011;4(2):172-80. Russian.
5. Hassan N, Qadir G, Hassan FU, et al. Impact of phosphate solubilizing bacteria in combination with di-ammonium phosphate on growth and development of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Plant Nutrition*. 2021;44(16):2359-70.
6. Lucero CT. Peanut endophytic phosphate solubilizing bacteria increase growth and P content of soybean and maize plants. *Current Microbiology*. 2021;78(5):1961-72.
7. Estrada-Bonilla GA, Durrer A, Cardoso EJB. Use of compost and phosphate-solubilizing bacteria affect sugarcane mineral nutrition, phosphorus availability, and the soil bacterial community. *Applied Soil Ecology* [Internet]. 2021 [cited 2021 May 16];157: Article 103760. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0929139320306892?via%3Dihub>.
8. Shen M, Li J, Dong Y, et al. Profiling of plant growth-promoting metabolites by phosphate-solubilizing bacteria in maize rhizosphere. *Plants* [Internet]. 2021 [cited 2021 Jun 5];10(6): Article 1071. Available from: <https://www.mdpi.com/2223-7747/10/6/1071>.
9. Kobleva IV, Sirotkin AS, Vdovina TV, et al. [Iron-based nanostructured reagents in biological wastewater treatment]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2020;(4):117-20. Russian.
10. Nacoon S, Jogloy S, Riddech N, et al. Combination of arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate solubilizing bacteria on growth and production of *Helianthus tuberosus* under field condition. *Scientific Reports* [Internet]. 2021 [cited 2021 May 27];11(1). Available from: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-86042-3>.
11. Solyanikova IP, Golovleva LA. [Hexadecane and bacteria-destructors: Interaction mechanisms]. *Mikrobiologiya*. 2019;88(1):19-31. Russian.
12. Zavarzin GA. [The microbial community in the past and present]. *Mikrobiologicheskii zhurnal*. 1989;51(6):3-14. Russian.
13. Pelevina AV. [Microbial consortium for the removal of phosphates in cyclic aerobic-anaerobic cultivation]. *Mikrobiologiya*. 2021;90(1):76-89. Russian.
14. Naimi OI. [The effect of pesticides and a humic preparation on the enzymatic activity of chernozem]. *Zemledelie*. 2021;(5):26-31. Russian.
15. Fokina NV, Maiorov DV, Gorbacheva TT. [Amorphous silica from nepheline raw materials in the dephosphorization of municipal wastewater]. *Voda i ekologiya: problemy i resheniya*. 2021;(2):22-9. Russian.
16. Kotlyarov RYu. [New phosphate-accumulating bacteria found in a phosphate-removing plant]. *Mikrobiologiya*. 2019;88(6):710-4. Russian.
17. Dorofeev AG. [The role of phosphate-accumulating bacteria in biological wastewater treatment from phosphorus (review)]. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2020;56(1):3-18. Russian.
18. Dorofeev AG. [Cyclic metabolism as a way of existence of microorganisms]. *Mikrobiologiya*. 2019;88(4):401-16. Russian.
19. Zhang J, Wang P, Xiao Q, et al. Effect of phosphate-solubilizing bacteria on the gene expression and inhibition of bacterial fruit blotch in melon. *Scientia Horticulturae* [Internet]. 2021 [cited 2021 Jun 2];282: Article 110018. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0304423821001254>.