

Оценка ростостимулирующих свойств ризобактерий *Bacillus* sp. и их влияние на морфофизиологические характеристики рапса

Г. Г. Борисова¹, О. В. Воропаева¹, М. Г. Малева¹✉, А. Кумар¹, Трипти¹

¹Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

✉E-mail: maria.maleva@mail.ru

Аннотация. Использование биопрепаратов на основе бактерий, способствующих росту растений, является перспективным направлением сельскохозяйственной биотехнологии. **Цель исследования** – оценить ростостимулирующие свойства *Bacillus* sp. и выявить морфофизиологические особенности рапса ярового (*Brassica napus* L.) при инокуляции почвы этими ризобактериями. **Методы.** Изучена способность штамма *Bacillus* sp. TO15c, выделенного из ризосферы *Taraxacum officinale* на безазотистой питательной среде Зака, продуцировать индолил-3-уксусную кислоту (ИУК) и доступные фосфаты. В горшечных опытах выполнена оценка изменения морфофизиологических характеристик рапса при инокуляции ризобактериями как в отсутствие, так и в присутствии азотного удобрения. В конце 100-дневной вегетации рапса определяли длину побега, суммарную площадь листьев, сырую биомассу, содержание азота, фосфора, калия и фотосинтетических пигментов. **Результаты.** Доказана способность штамма *Bacillus* sp. TO15c продуцировать ИУК (до 26 мг/л) и солюбилизировать фосфаты (до 60 мг/л). Инокуляция почвы ризобактериями в присутствии аммонийной селитры приводила к увеличению длины побега рапса на 24 % и суммарной площади листьев на 16 %. При этом надземная сырая биомасса возрастала в 1,5 раза, подземная – в 2,5 раза, а в биомассе увеличивалось содержание макроэлементов. При инокуляции *Bacillus* sp. TO15c отмечено также увеличение содержания фотосинтетических пигментов в листьях рапса (в среднем в 1,5 раза). Максимальный эффект достигался при совместном внесении ризобактерий и азотного удобрения. В конце эксперимента число колониеобразующих единиц в почвенных образцах, инокулированных *Bacillus* sp., было почти в 10 раз выше, чем в контроле, что свидетельствует о жизнеспособности изученного штамма. **Научная новизна.** Доказано, что эффективность действия ростостимулирующего штамма *Bacillus* sp. TO15c на растения рапса повышалась в присутствии азотного удобрения, несмотря на то, что эти бактерии способны фиксировать атмосферный азот.

Ключевые слова: *Brassica napus*, бактериальное биоудобрение, растительно-микробные взаимодействия, индолил-3-уксусная кислота, солюбилизация фосфатов, макроэлементы, фотосинтетические пигменты.

Для цитирования: Борисова Г. Г., Воропаева О. В., Малева М. Г., Кумар А., Трипти. Оценка ростостимулирующих свойств ризобактерий *Bacillus* sp. и их влияние на морфофизиологические характеристики рапса // Аграрный вестник Урала. 2023. № 07 (236). С. 2–13. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-236-07-2-13.

Дата поступления статьи: 05.03.2023, **дата рецензирования:** 25.03.2023, **дата принятия:** 03.04.2023.

Постановка проблемы (Introduction)

Неуклонный рост численности населения сопровождается растущим спросом на продукты питания [1]. За последние десятилетия масштабы сельскохозяйственного производства возросли за счет использования высокоурожайных сортов и увеличения потребления агрохимикатов, которые используются в качестве как удобрений, так и средств защиты от фитопатогенов [2]. Несбалансированное внесение удобрений ведет к отрицательному балансу питательных веществ в почвах, а неправильное

использование ядохимикатов – к нарушению функционирования экосистем, снижению в них биологического разнообразия и качества самой продукции [3, с. 69]. Потенциальная опасность агрохимикатов для здоровья человека и среды его обитания вызывает необходимость разработки новых подходов к организации защитных и восстанавливающих почвенное плодородие мероприятий, одним из которых является использование микробиологических удобрений и средств защиты растений [4, с. 19]. Кроме того, биологические подходы с использова-

нием микроорганизмов приобретают все большее значение как экологически чистые технологии для смягчения техногенных нагрузок. Микроорганизмы могут выживать в дивергентной среде и производить метаболиты, которые способны разлагать и трансформировать загрязняющие вещества техногенной природы [5].

Микробиологическая активность почвы имеет большое значение для поддержания устойчивости агроэкосистем. Взаимодействия растений и микроорганизмов могут быть полезными или вредными в зависимости от особенностей микроорганизмов и способа их взаимодействия с растениями [2]. Среди ассоциированных микроорганизмов широкое распространение получили бактерии, способствующие росту растений (от англ. plant growth promoting – PGP), к которым относятся как эндофитные (PGPE), так и ризобактерии (PGPR) [2].

Значительную роль в процессах роста и развития растений играет ризосфера, зона ближайшего окружения корней, заселенная бактериями, микроскопическими грибами, нематодами, водорослями [6, с. 2]. Ростостимулирующие бактерии оказывают на растения как прямые, так и косвенные воздействия. Прямой эффект PGPR заключается в увеличении доступности важнейших макроэлементов, таких как азот, фосфор, калий, а также регулировании уровня гормонов для получения необходимых ресурсов растением. Благодаря этому индуцируются механизмы системной устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам [6, с. 4]. Косвенное воздействие проявляется в подавлении развития патогенных микроорганизмов, синтезе антибиотиков, сидерофоров, цианистого водорода, образовании гидролитических ферментов (хитиназ, глюконаз, протеаз и липаз), которые разрушают структурные полисахариды клеточной стенки патогенных грибов и лизируют их гифы [6, с. 7].

Применение микробиологических удобрений является важным шагом на пути развития агробиотехнологий. При этом используются разные способы инокуляции: инокуляция семян методами посева суспензии или дражирования; инокуляция проростков; метод твердой инокуляции почвы [7, с. 328]. В растениях, инокулированных PGPR, происходят морфологические и биохимические изменения, повышающие их толерантность к абиотическим стрессам [4, с. 20]. Важнейшими проявлениями PGP-активности являются выработка гормонов и солюбилизация фосфатов [2].

Отмечено, что большинство выделенных из ризосферы растений бактерий обладают способностью синтезировать и выделять ауксины [6, с. 5]. Они играют решающую роль в делении и дифференцировке растительных клеток, прорастании, фототропизме, геотропизме, биосинтезе метаболитов и стрессоустойчивости [8, с. 98]. Амино-

кислота *L*-триптофан в корневых экссудатах растений выступает предшественником биосинтеза индолил-3-уксусной кислоты (ИУК). Показано, что изоляты *Bacillus cereus* и *Bacillus subtilis* демонстрировали примерно одинаковую способность к продукции ИУК: в среднем 36 мг/л [9, с. 9]. Причем оба штамма были способны к синтезу ИУК как в присутствии, так и в отсутствие *L*-триптофана [9, с. 7]. Отмечено также, что выработка ИУК увеличивалась с повышением концентрации *L*-триптофана [10, с. 574; 11, с. 674].

Одним из жизненно важных макроэлементов, необходимых растениям для оптимального роста, является фосфор. Более 90 % фосфора в почве находится в нерастворимой, иммобилизованной и осаждаемой форме. Фосфатсолубилизирующие бактерии широко распространены в ризосферной почве. Они синтезируют некоторые низкомолекулярные органические кислоты, а также используют фермент фосфатазу для растворения соединений неорганического фосфора до ионов, которые могут поглощаться корнями растений. Основными солубилизаторами фосфатов в почве являются представители родов *Bacillus*, *Enterobacter*, *Erwinia* и *Pseudomonas* [6, с. 4]. Фосфатсолубилизирующая способность у разных видов микроорганизмов и разных штаммов может варьировать в значительных пределах. Так, например, у изолята силикатных бактерий *Bacillus* sp. она составляла 135 мг/л [12, с. 2], у *Bacillus altitudinis* (штамм TF16a) – 215 мг/л [13, с. 6], а у эндофитной бактерии *Pseudomonas lurida* (штамм E0026) – 437 мг/л [14, с. 6]. Еще более высокая способность солубилизовать фосфаты была отмечена у изолятов ризобактерий *Bacillus* sp. (штамм STJP) – до 610 мг/л [15, с. 126].

Таким образом, бактерии, обладающие PGP-активностью, достаточно часто встречаются в природе, однако механизмы их влияния на растения, а также связь между микробным разнообразием и экосистемными процессами изучены недостаточно [2].

Цель исследования – оценить такие ростостимулирующие свойства штамма ризобактерий *Bacillus* sp. TO15c, как способность к синтезу ИУК и солубилизации фосфатов, а также выявить морфофизиологические особенности рапса при инокуляции почвы этими бактериями.

Методология и методы исследования (Methods)

Штамм бактерий TO15c был выделен из ризосферы *Taraxacum officinale* Wigg. s. L., произрастающего на глинистом субстрате вблизи села Баженово Свердловской области. Посевы были сделаны на агаризованную питательную среду Зака, не содержащую азота, в которой могут размножаться только микроорганизмы, способные к фиксации атмосферного азота. По морфологическим и физиолого-био-

химическим характеристикам бактерии были идентифицированы как *Bacillus* sp. [16, с. 567].

Жидкая культура была выращена на модифицированной среде Зака, в которую вносили минеральную форму азота (1,0 г/л), чтобы обеспечить возможность образования спор [17, с. 254].

Для оценки способности исследуемого штамма синтезировать ИУК ризобактерии культивировали на среде Зака с добавлением *L*-триптофана. Концентрацию ИУК в супернатанте измеряли на планшетном спектрофотометре (Infinite M200 PRO, Tecan, Австрия) при 530 нм в течение 11 суток после добавления реактива Сальковского [18, с. 302]. В качестве стандарта использовали ИУК (Sigma-Aldrich, США). Параллельно оценивали динамику роста культуры *Bacillus* sp. на среде Зака. Количество бактерий в культуре подсчитывали с помощью микроскопического метода Виноградского – Брида [19, с. 188].

Для определения способности выделенных штаммов к солибилизации фосфатов бактерии инкубировали на жидкой среде NBRIP (National Botanical Research Institute's phosphate growth medium). В качестве контроля использовали среду NBRIP без добавления бактерий. В течение 11 суток определяли количество доступных форм фосфора при длине волны 420 нм после реакции с ванадиево-молибденовым реагентом. В качестве стандарта для построения калибровочной кривой использовали растворимую форму фосфата KH_2PO_4 [18, с. 302]. Параллельно оценивали динамику роста культуры *Bacillus* sp. на среде NBRIP. Количество жизнеспособных клеток в почве по окончании эксперимента оценивали путем определения количества колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г сухого субстрата чашечным методом.

В качестве модельного растения был выбран рапс яровой (*Brassica napus* L.), сем. Brassicaceae. Это травянистое растение является одной из основных масличных культур технического назначения, активно используется в качестве сидеральной и кормовой культуры, а семена находят широкое применение в текстильной, фармацевтической, пищевой и других отраслях [20, с. 128].

Эксперимент по оценке влияния PGPR на морфофизиологические показатели *B. napus* проводили в модельных условиях в двух независимых повторностях (апрель – июль 2021 года). Эксперимент включал следующие варианты: контрольный субстрат (КС) без добавления бактерий и азотного удобрения; субстрат, инокулированный штаммом *Bacillus* sp. TO15c (PGPR); субстрат с добавлением азотного удобрения (N); субстрат с добавлением бактерий и азотного удобрения (PGPR + N).

Для проведения эксперимента использовали пластиковые горшки объемом 300 мл (4 горшка в каждом варианте), в которые высевали семена рап-

са (по 15 штук/горшок). В качестве субстрата использовали смесь торфяного почвогрунта и глины (в соотношении 60:40 по объему). Величина pH почвенно-водной суспензии составляла 6,2, удельная электропроводность – 980 мкСм/см, общее содержание солей – 489 мг/кг.

Для оценки эффективности PGPR при дополнительном внесении азотного удобрения в почву двух последних вариантов добавляли по 55 мг аммонийной селитры. Растения выращивали в течение 100 суток в двух растительных камерах с использованием фитоламп ULI-P10-18W/SPFR (фотопериод – 14:10, освещенность – 150 $\mu\text{моль}/\text{м}^2 \times \text{с}$, температура 24 ± 3 °C). В конце вегетации были определены следующие параметры рапса: длина побега, суммарная площадь листьев, надземная и подземная биомасса. Все морфометрические характеристики изучали на живых растениях: длину побега оценивали путем линейного измерения; площадь листовой пластинки определяли посредством обработки фотографий (4-й лист каждого растения рядом с линейкой) в программе JMicroVision, версия 1.2.7; надземную и подземную биомассу – путем взвешивания.

Общее содержание азота и фосфора в надземной и подземной биомассе определяли после мокрого озоления растительного материала со смесью концентрированной серной и хлорной кислот (10:1 по объему). Содержание азота в растительных образцах определяли на планшетном спектрофотометре (Infinite 200 PRO, Tecan, Австрия) при 400 нм после проведения реакции с реактивом Несслера [21, с. 29]. Содержание общего фосфора в биомассе определяли спектрофотометрически при 660 нм после проведения реакции с молибдатом аммония в кислой среде [21, с. 31]. Содержание общего калия в растительном материале измеряли на атомно-абсорбционном спектрометре AAS vario 6 (Analytic Jena, Германия). Определению общего калия предшествовало озоление растительного материала 70-процентной азотной кислотой.

Для анализа содержания фотосинтетических пигментов их экстрагировали из навесок листьев (50 мг) в 80-процентном растворе ацетона. Содержание хлорофиллов *a*, *b* (Хл *a*, Хл *b*) и каротиноидов (Карот.) определяли спектрофотометрически при 470, 626 и 663 нм и рассчитывали согласно Lichtenthaler [22, с. 366].

Величину pH, удельную электропроводность и общее содержание солей определяли в почвенно-водной суспензии в соотношении 1:2,5 (почва : деионизированная вода, масса к объему) с помощью портативного pH-метра/кондуктометра (Hanna Instruments GmbH, Graz, Австрия).

Статистическая обработка включала в себя расчет средних арифметических значений каждого параметра и их стандартных ошибок, которые отражены в таблицах и на рисунках. Результаты двух

независимых горшечных экспериментов усреднялись ($n = 8$). Проверку на нормальность распределения выборок параметров проводили с помощью *W*-теста Шапиро – Уилка. Для оценки достоверности различий между вариантами использовали непараметрический критерий Манна – Уитни (в программе STATISTICA 12.0). В таблицах, на рис. 2 и 3 разными буквами латинского алфавита обозначены достоверные различия между вариантами при $p < 0,05$.

Результаты (Results)

Оценку ростостимулирующей способности культивируемых изолятов *Bacillus* sp. TO15с проводили путем их тестирования на способность к синтезу ИУК и солюбилизации фосфатов (рис. 1). В культуральной жидкости ИУК была обнаружена на вторые сутки культивирования. За весь период роста бактериальной культуры количество ИУК не превышало 26 мкг/мл (рис. 1, а).

Динамика роста культуры *Bacillus* sp. на питательной среде Зака представлена на рис. 1, б. Сле-

дует отметить, что максимальный синтез ИУК приходился на стационарную фазу роста исследуемой бактериальной культуры (рис. 1).

Показано, что изоляты *Bacillus* sp. способны к солюбилизации фосфатов в форме $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ в жидкой среде NBRIP. Солюбилизацию фосфатов бактерии осуществляли с первых суток культивирования, но максимальное количество (60 мг/л) растворенного фосфата в культуральной жидкости было обнаружено на 5-е сутки (рис. 2, а), что соответствует стационарной фазе роста бактериальной культуры на питательной среде NBRIP (рис. 2, б).

Наблюдения за прорастанием семян рапса показали, что всходы начали появляться уже на 3-й день после посева. По скорости появления всходов между вариантами достоверных различий не выявлено. Содержание PO_4^{3-} , мг/л

Инокуляция почвы штаммом *Bacillus* sp. TO15с без азотного удобрения существенно не влияла на длину побега, площадь листьев и величину надземной и подземной биомассы (таблица 1).

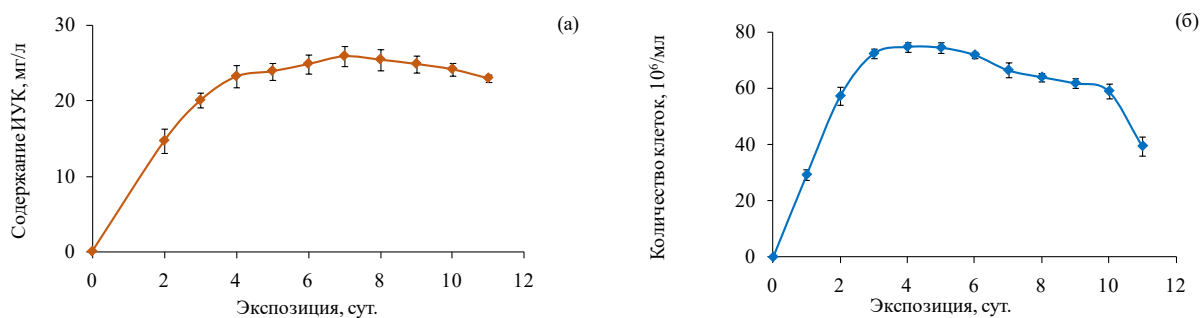


Рис. 1. Динамика синтеза ИУК (а) и рост культуры *Bacillus* sp. на среде Зака (б)

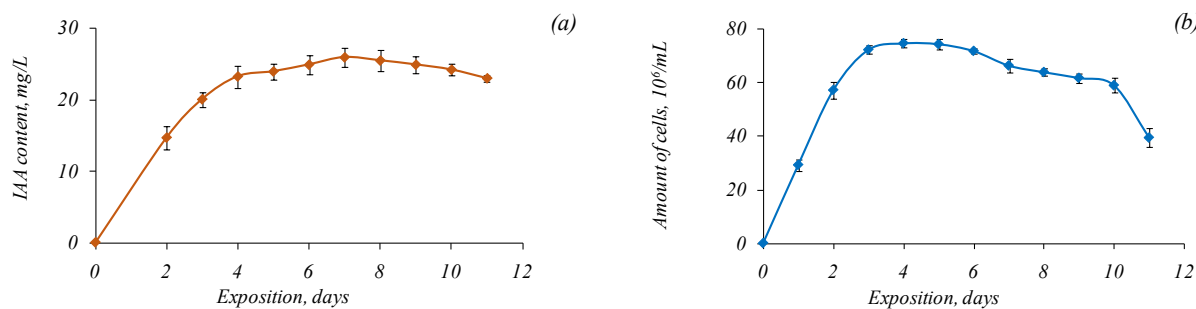


Fig. 1. Dynamics of IAA production (a) and growth of *Bacillus* sp. on Zack's medium (b)

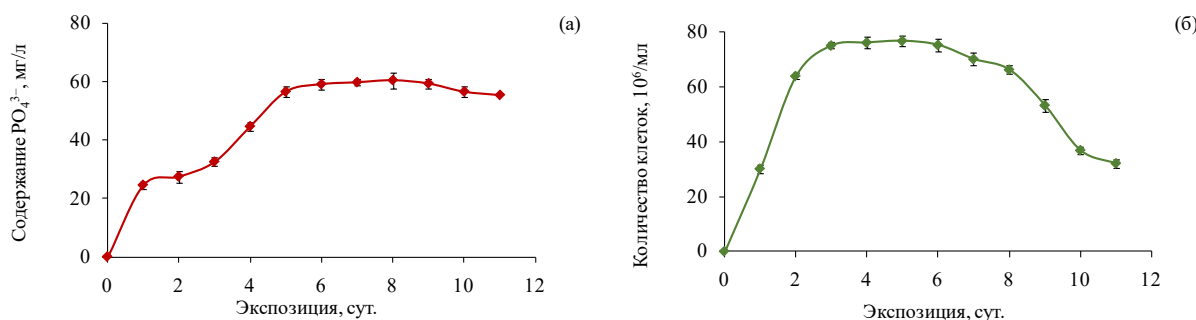


Рис. 2. Динамика солюбилизации фосфатов (а) и рост культуры *Bacillus* sp. на среде NBRIP (б)

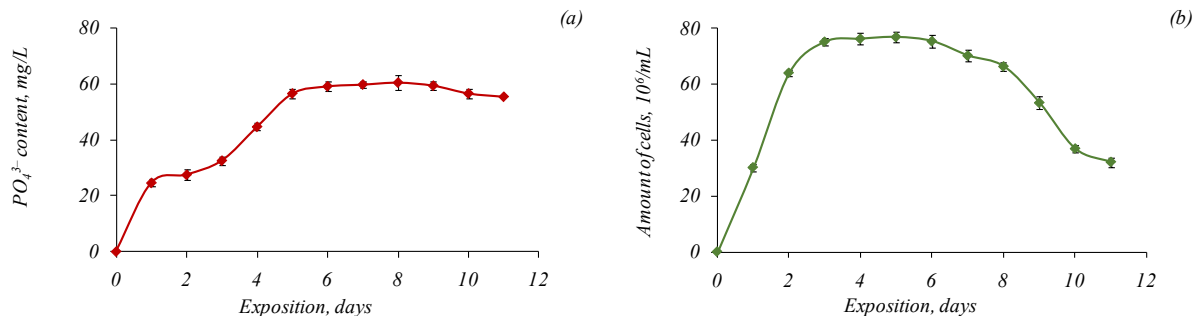


Fig. 2. Dynamics of phosphate solubilization (a) and growth of *Bacillus* sp. on NBRIP medium (b)

Таблица 1
Морфометрические параметры *B. napus*

Параметр	Вариант			
	КС	PGPR	N	PGPR + N
Длина побега, см	23,4 ± 2,2 a	24,4 ± 3,1 a	25,0 ± 3,4 a	29,0 ± 2,6 b
Суммарная площадь листьев одного растения, см ²	8,6 ± 0,6 a	8,7 ± 0,6 a	8,7 ± 0,6 a	10,0 ± 0,1 b
Надземная сырая биомасса одного растения, г	1,2 ± 0,2 a	1,1 ± 0,2 a	1,0 ± 0,0 a	1,8 ± 0,1 b
Подземная сырая биомасса одного растения, г	0,02 ± 0,01 a	0,02 ± 0,01 a	0,02 ± 0,01 a	0,05 ± 0,01 b

Примечание. КС – контрольный субстрат, PGPR – изолят *Bacillus* sp. TO15c, N – аммонийная селитра.

Table 1
Morphometric parameters of *B. napus*

Parameter	Treatment			
	CS	PGPR	N	PGPR + N
Shoot length, cm	23.4 ± 2.2 a	24.4 ± 3.1 a	25.0 ± 3.4 a	29.0 ± 2.6 b
Total leaf area of one plant, cm ²	8.6 ± 0.6 a	8.7 ± 0.6 a	8.7 ± 0.6 a	10.0 ± 0.1 b
Aboveground wet biomass of one plant, g	1.2 ± 0.2 a	1.1 ± 0.2 a	1.0 ± 0.0 a	1.8 ± 0.1 a
Underground wet biomass of one plant, g	0.02 ± 0.01 a	0.02 ± 0.01 a	0.02 ± 0.01 a	0.05 ± 0.01 b

Note. CS – control substrate, PGPR – isolate of *Bacillus* sp. TO15c, N – ammonium nitrate.

Таблица 2
Общее содержание азота, фосфора и калия в биомассе *B. napus*

Макроэлемент, % сухого веса	Вариант			
	КС	PGPR	N	PGPR + N
<i>Надземная биомасса</i>				
Азот	3,3 ± 0,2 a	3,8 ± 0,1 b	3,9 ± 0,3 b	4,0 ± 0,3 b
Фосфор	0,19 ± 0,02 a	0,25 ± 0,01 b	0,23 ± 0,01 b	0,28 ± 0,01 b
Калий	3,1 ± 0,1 a	3,6 ± 0,2 b	3,8 ± 0,1 b	3,9 ± 0,3 b
<i>Подземная биомасса</i>				
Азот	2,6 ± 0,1 a	2,7 ± 0,2 a	2,7 ± 0,2 a	2,7 ± 0,3 a
Фосфор	0,12 ± 0,00 a	0,21 ± 0,00 b	0,12 ± 0,01 a	0,21 ± 0,01 b
Калий	3,5 ± 0,1 a	4,5 ± 0,2 b	3,5 ± 0,1 a	4,5 ± 0,3 b

Примечание. КС – контрольный субстрат, PGPR – изолят *Bacillus* sp. TO15c, N – аммонийная селитра.

Table 2
Total content of nitrogen, phosphorus and potassium in *B. napus* biomass

Macronutrient, % of dry weight	Treatment			
	CS	PGPR	N	PGPR + N
<i>Aboveground biomass</i>				
Nitrogen	3.3 ± 0.2 a	3.8 ± 0.1 b	3.9 ± 0.3 b	4.0 ± 0.3 b
Phosphorus	0.19 ± 0.02 a	0.25 ± 0.01 b	0.23 ± 0.01 b	0.28 ± 0.01 b
Potassium	3.1 ± 0.1 a	3.6 ± 0.2 b	3.8 ± 0.1 b	3.9 ± 0.3 b
<i>Underground biomass</i>				
Nitrogen	2.6 ± 0.1 a	2.7 ± 0.2 a	2.7 ± 0.2 a	2.7 ± 0.3 a
Phosphorus	0.12 ± 0.00 a	0.21 ± 0.00 b	0.12 ± 0.01 a	0.21 ± 0.01 b
Potassium	3.5 ± 0.1 a	4.5 ± 0.2 b	3.5 ± 0.1 a	4.5 ± 0.3 b

Note. CS – control substrate, PGPR – isolate of *Bacillus* sp. TO15c, N – ammonium nitrate.

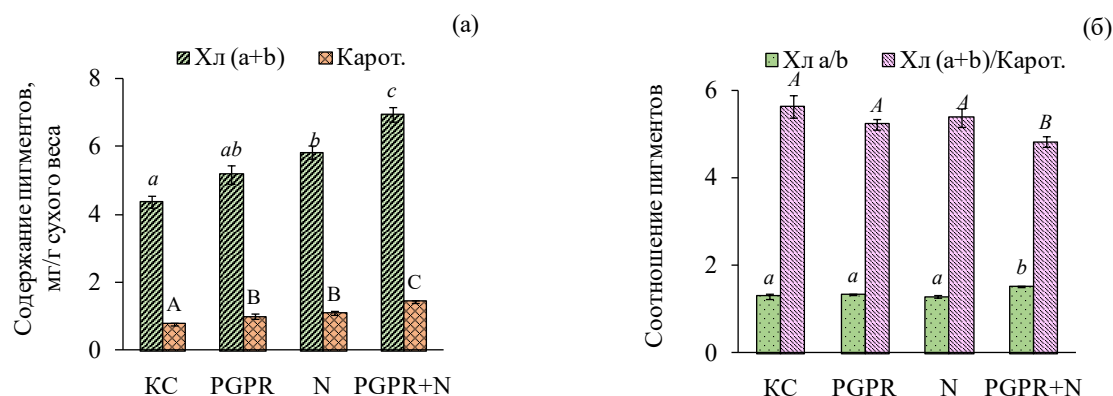


Рис. 3. Содержание (а) и соотношение (б) фотосинтетических пигментов в листьях рапса

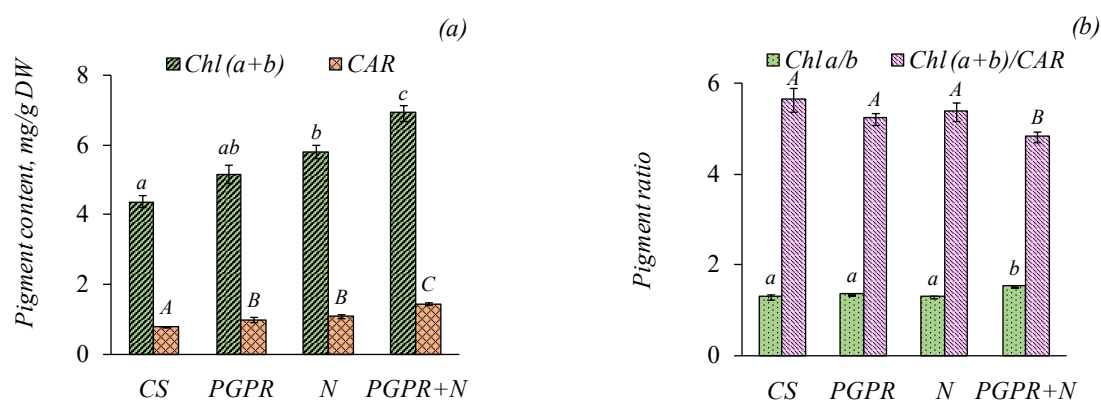


Fig. 3. The photosynthetic pigment content (a) and their ratio (b) in the leaves of rapeseed

Совместное внесение PGPR и аммонийной селитры приводило к увеличению средней длины побега на 24 %, а средней площади листовой поверхности – на 16 % по сравнению с контролем. При этом надземная сырая биомасса возрастала в 1,5 раза, а подземная – в 2,5 раза.

Добавление к почве PGPR способствовало повышению в биомассе рапса общего содержания важнейших макроэлементов (таблица 2). Однако наиболее существенное увеличение их количества наблюдалось при совместном использовании бактерий и азотного удобрения. При этом содержание азота, фосфора и калия в надземной биомассе увеличивалось по сравнению с контролем на 20, 47 и 26 % соответственно (таблица 2).

Что касается подземной биомассы *B. napus*, достоверных различий между вариантами по содержанию азота не было выявлено, в то время как содержание фосфора и калия было максимальным при инокуляции PGPR (на 75 и 28 % выше, чем в контроле, соответственно), независимо от добавления аммиачной селитры.

Важной характеристикой фотосинтетического аппарата растений при действии различных факторов является состояние пигментного комплекса, поскольку от него зависят интенсивность фотосинтеза и продуктивность растений [23, с. 6]. При раздельном внесении PGPR и азотного удобрения суммарное содержание хлорофиллов в листьях *B. napus* увеличивалось в среднем на 25 % по сравнению с

контролем, а при совместном – на 58 % (рис. 3, а). Аналогичная тенденция наблюдалась и по содержанию каротиноидов: при раздельном применении *Bacillus* sp. оно возрастало на 35 % относительно контроля, а при совместном – на 85 %.

По соотношению фотосинтетических пигментов можно судить об адапционных процессах фотосинтетического аппарата. Низкая (в среднем 1,4) величина соотношения Хл а/б (рис. 3, б) у *B. napus* свидетельствует о том, что значительная часть хлорофиллов находилась в светособирающем комплексе фотосистем [23, с. 4]. Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам характеризует в целом светособирающую функцию пигментного комплекса. В среднем оно составляло 5,3, что является характерной особенностью теневых листьев [23, с. 5]. Достоверные различия по соотношению пигментов были отмечены только при совместном использовании PGPR и аммонийной селитры.

В конце вегетационного периода были определены некоторые физико-химические параметры почвы (таблица 3). Реакция среды была нейтральной или близкой к нейтральной. Достоверных различий между вариантами по величине pH водной вытяжки не обнаружено. Максимальные значения удельной электропроводности и общего содержания солей были отмечены при инокуляции почвы PGPR, что, очевидно, свидетельствует о процессах солиubilизации нерастворимых соединений не только фосфора, но, возможно, и калия.

Таблица 3

Физико-химические параметры почвенных образцов

Вариант	pH	Удельная электропроводность, мкСм/см	Общее содержание солей, мг/кг
КС	7,00 ± 0,15 a	280,00 ± 5,77 a	138,00 ± 1,67 a
PGPR	6,90 ± 0,10 a	391,00 ± 24,67 b	181,00 ± 8,97 b
N	6,80 ± 0,06 a	276,00 ± 9,45 a	134,00 ± 3,06 a
PGPR + N	6,78 ± 0,20 a	389,00 ± 15,51 b	178,00 ± 7,57 b

Примечание. КС – контрольный субстрат, PGPR – изолят *Bacillus* sp. TO15c, N – аммонийная селитра.

Table 3

Physical and chemical parameters of soil samples

Treatment	pH	Specific electrical conductivity, $\mu\text{S}/\text{cm}$	Total salt content, mg/kg
CS	7.00 ± 0.15 a	280.00 ± 5.77 a	138.00 ± 1.67 a
PGPR	6.90 ± 0.10 a	391.00 ± 24.67 b	181.00 ± 8.97 b
N	6.80 ± 0.06 a	276.00 ± 9.45 a	134.00 ± 3.06 a
PGPR + N	6.78 ± 0.20 a	389.00 ± 15.51 b	178.00 ± 7.57 b

Note. CS – control substrate, PGPR – isolate of *Bacillus* sp. TO15c, N – ammonium nitrate.

По окончании эксперимента число КОЕ бактерий *Bacillus* sp. в почвенных образцах вариантов без внесения PGPR достоверно не отличалось и составляло в среднем $2,2 \times 10^5$, в то время как при инокуляции – в среднем $1,9 \times 10^6$. Следовательно, на протяжении всего эксперимента культура PGPR сохраняла свою жизнеспособность и оказывала положительное влияние на характеристики почвы и растений.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Использование биопрепаратов на основе ризосферных бактерий, способствующих росту растений, является перспективным направлением сельскохозяйственной биотехнологии. Роль биоудобрений особенно важна в современной ситуации, когда стоимость химических удобрений растет, а тенденция смещается в сторону потребления экологически безопасных продуктов питания [8, с. 96].

Известно, что многие ризосферные виды рода *Bacillus*, а также представители других родов способствуют росту растений за счет увеличения доступности макроэлементов и производства фитогормонов [24, с. 2008].

В результате проведенного исследования была доказана способность штамма бактерий *Bacillus* sp. TO15c, выделенных из ризосферы *T. officinale*, продуцировать ИУК и солибилизировать фосфаты и выполнена оценка влияния этих PGPR на некоторые характеристики растений *panca* и почвы. Показано, что максимальный синтез ИУК приходился на стационарную фазу роста исследуемой бактериальной культуры. Это соответствует результатам других исследователей, полученных при изучении зависимости синтеза ауксинов от фазы роста бактериальной культуры [25]. Аналогичная тенденция наблюдалась и при оценке динамики солибилизации фосфатов.

Увеличение длины побега, листовой поверхности и биомассы *B. napus* при инокуляции почвы PGPR, свидетельствует о положительном влиянии

бактерий на рост и развитие рапса. Позитивное действие разных представителей рода *Bacillus* на рост и развитие растений было отмечено и другими авторами. Так, инокуляция ризобактериями *B. subtilis* увеличивала длину проростков *Solanum lycopersicum* на 17–45 % [26, с. 8]. Имеются данные об увеличении длины корня (на 14 %), длины побега (на 41 %), биомассы корней (на 75 %) и побегов (на 82 %) у томатов, инокулированных штаммом *B. subtilis* KA(1)5r [24, с. 2013]. Исследования, направленные на оценку влияния разных штаммов рода *Bacillus* на морфометрические характеристики *Capsicum annuum*, показали существенное увеличение длины проростков и корней [27, с. 6].

Следует отметить, что в нашем исследовании позитивный эффект PGPR на морфометрические параметры *B. napus* проявлялся в наибольшей степени при совместном внесении с азотным удобрением. Ранее было отмечено, что изученные бактерии способны фиксировать атмосферный азот, поскольку успешно размножались на агаризованной питательной среде Зака, не содержащей азота. Однако, очевидно, потребность растений в азоте была значительно выше того количества, которое могли обеспечить изученные PGPR.

Фотосинтез, азотфиксацию и почвообразование следует рассматривать как структурные компоненты одной системы, взаимодействующие друг с другом [28, с. 4]. При инокуляции почвы ризобактериями возрастало количество хлорофиллов и каротиноидов в листьях *B. napus*. При этом максимальное содержание всех фотосинтетических пигментов было обнаружено при совместном добавлении PGPR и азотного удобрения. Аналогичная закономерность была обнаружена нами ранее, при изучении эффектов биудобрения на основе силикатных бактерий на пигментный комплекс *Brassica juncea* [29, с. 148].

Таким образом, на основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что инокуляция почвы штаммом PGPR *Bacillus* sp. TO15c

способствовала увеличению длины побега, площади листовой поверхности, надземной и подземной биомассы *B. napus*. При этом возрастало содержание биогенных элементов в биомассе и фотосинтетических пигментов. Очевидно, дополнительное продуцирование бактериями регуляторов роста растений способствовало более активному развитию корневой системы, что приводило к более интенсивному поглощению биогенных элементов из почв. Солюбилизация фосфатов обеспечивала растения рапса доступным фосфором. Однако максимальный положительный эффект PGPR дости-

гался при их использовании совместно с азотным удобрением. Следовательно, биоудобрения на основе наиболее эффективных штаммов PGPR могут успешно применяться как самостоятельно, так и в качестве добавки к азотным удобрениям, в агропромышленном секторе для повышения устойчивости агроценозов и урожайности сельскохозяйственных культур.

Благодарности (Acknowledgements)

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-26-00292, <https://rscf.ru/project/23-26-00292>.

Библиографический список

1. Aloo B. N., Tripathi V., Makumba B. A., Mbega E. R. Plant-growth promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production: The past, present, and future // *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Article number 1002448. DOI: 10.3389/fpls.2022.1002448.
2. Yadav A. N., Verma P., Singh B., Chauhan V. S., Suman A., Saxena A. K. Plant growth promoting bacteria: biodiversity and multifunctional attributes for sustainable agriculture // *Advances in Biotechnology and Microbiology*. 2017. Vol. 5 (5). Article number 555671. DOI: 10.19080/AIBM.2017.05.555671.
3. Дубовицкий А. А., Климентова Э. А. Готовность к биологизации как субъективный фактор формирования устойчивых систем землепользования // *Аграрный вестник Урала*. 2022. № 06 (221). С. 68–77. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-221-06-68-77.
4. Соболева О. М. Роль ризосферных бактерий в повышении экологизации агроценозов // *Достижения науки и техники АПК*. 2018. № 5. С. 19–22. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-10504.
5. Chandran H., Meena M., Sharma K. Microbial biodiversity and bioremediation assessment through omics approaches // *Frontiers of Environmental Chemistry*. 2020. Vol. 1. Article number 570326. DOI: 10.3389/fenvc.2020.570326.
6. Chandran H., Meena M., Swapnil P. Plant growth-promoting rhizobacteria as a green alternative for sustainable agriculture // *Sustainability*. 2021. Vol. 13 (19). Article number 10986. DOI: 10.3390/su131910986.
7. Aggani S. L. Development of bio-fertilizers and its future perspective // *Scholars Academic Journal of Pharmacy*. 2013. Vol. 2 (4). Pp. 327–332.
8. Gupta G., Parihar S. S., Ahirwar N. K., Snehi S. K., Singh V. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Current and future prospects for development of sustainable agriculture. *Journal of Microbial and Biochemical Technology*. 2015. Vol. 7. Pp. 96–102. DOI: 10.4172/1948-5948.1000188.
9. Wagi S., Ahmed A. *Bacillus* spp.: potent microfactories of bacterial IAA // *Peer Journal*. 2019. Vol. 7. Article number e7258. DOI: 10.7717/peerj.7258.
10. Kiruthika S., Arunkumar M. A Comprehensive study on IAA production by *Bradyrhizobium japonicum* and *Bacillus subtilis* and its effect on *Vigna radiata* plant growth // *Indian Journal of Agricultural Research*. 2021. Vol. 55 (5). Pp. 570–576. DOI: 10.18805/IJAR.A-5521.
11. Khan M. S., Gao J., Chen X., Zhang M., Yang F., Du Y., Moe T. S., Munir I., Xue J., Zhang X. The endophytic bacteria *Bacillus velezensis* L1e-9, isolated from *Lilium leucanthum*, harbors antifungal activity and plant growth-promoting effects // *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2020. Vol. 30 (5). Pp. 668–680. DOI: 10.4014/jmb.1910.10021.
12. Voropaeva O. V., Maleva M. G., Borisova G. G. Estimation of plant growth promoting activity of silicate solubilizing rhizobacteria for use in agricultural biotechnology // *AIP Conference Proceedings*. 2022. Vol. 2390. Article number 030097. DOI: 10.1063/5.0069228.
13. Kumar A., Borisova G., Maleva M., Tripti, Shiryaev G., Tugbaeva A., Sobenin A., Kiseleva I. Biofertilizer based on biochar and metal-tolerant plant growth promoting rhizobacteria alleviates copper impact on morphophysiological traits in *Brassica napus* L. // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10. Article number 2164. DOI: 10.3390/microorganisms10112164.
14. Kumar A., Tripti, Voropaeva O., Maleva M., Panikovskaya K., Borisova G., Rajkumar M., Bruno L.B. Bioaugmentation with copper tolerant endophyte *Pseudomonas lurida* strain EOO26 for improved plant growth and copper phytoremediation by *Helianthus annuus* // *Chemosphere*. 2021. Vol. 266. Article number 128983. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.128983.
15. Prakash J., Arora N. K. Phosphate-solubilizing *Bacillus* sp. enhances growth, phosphorus uptake and oil yield of *Mentha arvensis* L. // *3 Biotech*. 2019. Vol. 9. Article number 126. DOI: 10.1007/s13205-019-1660-5.

16. Определитель бактерий Берджи: В 2 т. / Пер. с англ. ; под ред. Дж. Хоулта [и др.]. Москва: Мир, 1997. Т. 2. 368 с.
17. Селибер Г. Л. Большой практикум по микробиологии. Москва: Высшая школа, 1962. 492 с.
18. Воропаева О. В., Борисова Г. Г., Малева М. Г., Подставкина А. В., Еромошин А. А., Тугбаева А. С., Филимонова Е. И. Ростстимулирующая активность и металлоустойчивость изолятов бактерий из ризосферы орхидеи *Epipactis atrorubens*, произрастающей на серпентинитовых субстратах Среднего Урала // Журнал Сибирского федерального ун-та. Биология. 2022. Т. 15 (3). С. 297–313. DOI: 10.17516/1997-1389-0389.
19. Кульнева Н. Г., Гойкалова О. Ю., Шматова А. И. Исследование бактериостатических свойств хлорсодержащего препарата для свеклосахарного производства // Вестник ВГУИТ. 2014. № 4. С. 187–190.
20. Демьянова Е. И. Ботаническое ресурсосведение: учеб. пособие по спецкурсу. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2007. 172 с.
21. Биохимия: практикум: учебно-методическое пособие / Сост. Г. Г. Борисова, Н. В. Чукина, И. С. Киселева, М. Г. Малева. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2017. 116 с.
22. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. Pp. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
23. Lichtenthaler H., Babani F. Contents of photosynthetic pigments and ratios of chlorophyll a/b and chlorophylls to carotenoids (a+b) (x+c) in C₄ plants as compared to C₃ plants // Photosynthetica. 2021. Vol. 60. Pp. 1–7. DOI: 10.32615/ps.2021.041.
24. Minakshi, Sharma S., Sood G., Chauhan A. Optimization of IAA production and P-solubilization potential in *Bacillus subtilis* KA(1)5r isolated from the medicinal herb *Aconitum heterophyllum*-growing in western Himalaya, India // Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. 2020. Vol. 9 (1). Pp. 2008–2015.
25. Ковалевская Н. П., Шаравин Д. Ю. Биорегуляторная активность ассоциативных азотфиксирующих бактерий, выделенных из техногенно-засоленных почв // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 3. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=17441> (дата обращения: 03.03.2023).
26. Cabello A. J. C., Olivas F. A., Portugal O. V., Valdés A. R., Alcalá L. E. I. Evaluation of *Bacillus subtilis* as promoters of plant growth // Revista Bio Ciencias. 2019. Vol. 6. Article number e418. DOI: 10.15741/revbio.06.e418.
27. Widowati T., Nuriyanah, Nurjanah L., Lekatompessy S. J. R., Simarmata R. Bioproduction of indole acetic acid by endophytic bacteria of *Bacillus* strains isolated from chili (*Capsicum annum* L.) and its potential for supporting the chili seedlings // AIP Conference Proceedings. 2023. Vol. 2606. Article number 020018. DOI: 10.1063/5.0118396.
28. Овсянников Ю. А. О единстве процессов фотосинтеза, азотфиксации и почвообразования // Аграрный вестник Урала. 2022. № 01 (216). С. 39–46. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-216-01-39-46.
29. Борисова Г. Г., Воропаева О. В., Малева М. Г., Лыкова О. В. Биоудобрения на основе силикатных бактерий повышает продуктивность почв и культурных растений (на примере *Brassica juncea* (L.) Czern.) // Субтропическое и декоративное садоводство. 2022. № 80. С. 140–151. DOI: 10.31360/2225-3068-2022-80-140-151.

Об авторах:

Галина Григорьевна Борисова¹, доктор географических наук, профессор кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий, ORCID 0000-0001-6663-9948, AuthorID 64374; +7 908 902-26-00,

G.G.Borisova@urfu.ru

Ольга Викторовна Воропаева¹, ассистент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий, ORCID 0000-0002-5055-797X, AuthorID 1124917; +7 912 223-18-84, olga.voropaeva@urfu.ru

Мария Георгиевна Малева¹, кандидат биологических наук, доцент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий, ORCID 0000-0003-1686-6071, AuthorID 152548; +7 912 248-77-26,

maria.maleva@mail.ru

Адарш Кумар¹, PhD, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологий поддержания и восстановления компонентов природных и трансформированных биосистем, ORCID 0000-0001-5343-0117;

+7 982 735-06-36, adarsh.biorem@gmail.com

Трипти¹, PhD, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологий поддержания и восстановления компонентов природных и трансформированных биосистем, ORCID 0000-0001-7184-5850;

+7 912 630-54-02, tripti.academic@gmail.com

¹Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

Evaluation of the growth-promoting attributes of rhizobacteria *Bacillus* sp. and their influence on the morphophysiological characteristics of rapeseed

G. G. Borisova¹, O. V. Voropaeva¹, M. G. Maleva^{1✉}, A. Kumar¹, Tripti¹

¹Ural Federal University named after the first President of Russia B. N. Yeltsin, Ekaterinburg, Russia

✉E-mail: maria.maleva@mail.ru

Abstract. The use of biofertilizers based on plant growth promoting (PGP) bacteria is a promising direction in agrobiotechnology. **The purpose** was to evaluate the PGP-attributes of *Bacillus* sp. and to reveal the morphophysiological features of rapeseed (*Brassica napus* L.) when inoculated with these rhizobacteria. **Methods.** The ability of *Bacillus* sp. strain TO15c isolated from the rhizosphere of *Taraxacum officinale* on Zack's nitrogen-free medium to produce indol-3-acetic acid (IAA) and phosphates was studied. In pot-scale experiments, the assessment of changes in the morphophysiological characteristics of rapeseed upon inoculation with rhizobacteria both in the absence and in the presence of nitrogen fertilizer was performed. At the end of 100-day vegetation, shoot length, total leaf area, fresh biomass, content of macronutrients and photosynthetic pigments were determined. **Results.** The ability of TO15c to produce IAA (up to 26 mg/L) and solubilize phosphate (up to 60 mg/L) has been proven. Soil inoculation with rhizobacteria in the presence of ammonium nitrate led to the increase in shoot length by 24 % and total leaf area by 16 %. The aboveground fresh biomass increased by 1.5 times, the underground by 2.5 times, and the content of macronutrients improved. The rise in the photosynthetic pigment content (1.5 times on average) was also noted when inoculated with TO15c. The maximum effect was achieved with the rhizobacteria and nitrogen fertilizer combined application. **Scientific novelty.** The effectiveness of *Bacillus* sp. TO15c on rapeseed increased in the presence of nitrogen fertilizer, despite the fact that these PGPR were able to fix atmospheric nitrogen.

Keywords: *Brassica napus*, bacterial biofertilizer, plant-microbial interactions, indol-3-acetic acid, phosphate solubilization, macronutrients, photosynthetic pigments.

For citation: Borisova G. G., Voropaeva O. V., Maleva M. G., Kumar A., Tripti. Otsenka rostostimuliruyushchikh svoystv rizobakteriy *Bacillus* sp. i ikh vliyaniye na morfofiziologicheskiye kharakteristiki rapsa [Evaluation of the growth-promoting attributes of rhizobacteria *Bacillus* sp. and their influence on the morphophysiological characteristics of rapeseed] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2023. No. 07 (236). Pp. 2–13. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-236-07-2-13.

Date of paper submission: 05.03.2023, **date of review:** 25.03.2023, **date of acceptance:** 03.04.2023.

References

1. Aloo B. N., Tripathi V., Makumba B. A., Mbega E. R. Plant-growth promoting rhizobacterial biofertilizers for crop production: The past, present, and future // *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Article number 1002448. DOI: 10.3389/fpls.2022.1002448.
2. Yadav A. N., Verma P., Singh B., Chauhan V. S., Suman A., Saxena A. K. Plant growth promoting bacteria: biodiversity and multifunctional attributes for sustainable agriculture // *Advances in Biotechnology and Microbiology*. 2017. Vol. 5 (5). Article number 555671. DOI: 10.19080/AIBM.2017.05.555671.
3. Dubovitskiy A. A., Klimentova E. A. Gotovnost' k biologizatsii kak sub'ektivnyy faktor formirovaniya ustoychivyykh sistem zemlepol'zovaniya [Readiness for biologization as a subjective factor of formation of sustainable land-utilization systems in agriculture] // *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2022. No. 06 (221). Pp. 68–77. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-221-06-68-77. (In Russian.)
4. Soboleva O. M. Rol' rizosfernykh bakteriy v povyshenii ekologizatsii agrotsenozov [Role of rhizosphere bacteria in enhancing the ecologization of agrocenosis] // *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018. Vol. 32. No. 5. Pp. 19–22. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-10504. (In Russian.)
5. Chandran H., Meena M., Sharma K. Microbial biodiversity and bioremediation assessment through omics approaches // *Frontiers of Environmental Chemistry*. 2020. Vol. 1. Article number 570326. DOI: 10.3389/fenvc.2020.570326.
6. Chandran H., Meena M., Swapnil P. Plant growth-promoting rhizobacteria as a green alternative for sustainable agriculture // *Sustainability*. 2021. Vol. 13 (19). Article number 10986. DOI: 10.3390/su131910986.

7. Aggani S. L. Development of bio-fertilizers and its future perspective // *Scholars Academic Journal of Pharmacy*. 2013. Vol. 2 (4). Pp. 327–332.
8. Gupta G., Parihar S. S., Ahirwar N. K., Snehi S. K., Singh V. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Current and future prospects for development of sustainable agriculture. *Journal of Microbial and Biochemical Technology*. 2015. Vol. 7. Pp. 96–102. DOI: 10.4172/1948-5948.1000188.
9. Wagi S., Ahmed A. *Bacillus* spp.: potent microfactories of bacterial IAA // *Peer Journal*. 2019. Vol. 7. Article number e7258. DOI: 10.7717/peerj.7258.
10. Kiruthika S., Arunkumar M. A Comprehensive study on IAA production by *Bradyrhizobium japonicum* and *Bacillus subtilis* and its effect on *Vigna radiata* plant growth // *Indian Journal of Agricultural Research*. 2021. Vol. 55 (5). Pp. 570–576. DOI: 10.18805/IJARE.A-5521.
11. Khan M. S., Gao J., Chen X., Zhang M., Yang F., Du Y., Moe T. S., Munir I., Xue J., Zhang X. The endophytic bacteria *Bacillus velezensis* LLe-9, isolated from *Lilium leucanthum*, harbors antifungal activity and plant growth-promoting effects // *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2020. Vol. 30 (5). Pp. 668–680. DOI: 10.4014/jmb.1910.10021.
12. Voropaeva O. V., Maleva M. G., Borisova G. G. Estimation of plant growth promoting activity of silicate solubilizing rhizobacteria for use in agricultural biotechnology // *AIP Conference Proceedings*. 2022. Vol. 2390. Article number 030097. DOI: 10.1063/5.0069228.
13. Kumar A., Borisova G., Maleva M., Tripti, Shiryayev G., Tugbaeva A., Sobenin A., Kiseleva I. Biofertilizer based on biochar and metal-tolerant plant growth promoting rhizobacteria alleviates copper impact on morphophysiological traits in *Brassica napus* L. // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10. Article number 2164. DOI: 10.3390/microorganisms10112164.
14. Kumar A., Tripti, Voropaeva O., Maleva M., Panikovskaya K., Borisova G., Rajkumar M., Bruno L. B. Bioaugmentation with copper tolerant endophyte *Pseudomonas lurida* strain EOO26 for improved plant growth and copper phytoremediation by *Helianthus annuus* // *Chemosphere*. 2021. Vol. 266. Article number 128983. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.128983.
15. Prakash J., Arora N. K. Phosphate-solubilizing *Bacillus* sp. enhances growth, phosphorus uptake and oil yield of *Mentha arvensis* L. // *3 Biotech*. 2019. Vol. 9. Article number 126. DOI: 10.1007/s13205-019-1660-5.
16. Oprelitel' bakteriy Berdzhi: V 2 t. [Burgey's Bacteria Determinant: In 2 vol.] / Translate from English ; under the editorship of J. Hoult et al. Moscow: Mir, 1997. Vol. 2. 368 p. (In Russian.)
17. Seliber G. L. Bol'shoy praktikum po mikrobiologii [Big workshop on microbiology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1962. 492 p. (In Russian.)
18. Voropaeva O. V., Borisova G. G., Maleva M. G., Podstavkina A. V., Ermoshin A. A., Tugbaeva A. S., Filimonova E. I. Roststimuliruyushchaya aktivnost' i metalloustoychivost' izolyatov bakteriy iz rizosfery orkhidei *Epipactis atrorubens*, proizrastayushchey na serpentinitovykh substratakh Srednego Urala [Plant growth promoting activity and metal tolerance of bacteria isolated from rhizosphere of the orchid *Epipactis atrorubens* growing on serpentine substrates of the Middle Urals] // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2022. Vol. 15 (3). Pp. 297–313. DOI: 10.17516/1997-1389-0389. (In Russian.)
19. Kul'neva N. G., Goykalova O. Yu., Shmatova A. I. Issledovanie bakteriosticheskikh svoystv khlorosoderzhashchego preparata dlya sveklosakharnogo proizvodstva [Investigation of bacteriostatic properties of chlorinated compounds for beet-sugar industry] // *Proceedings of VSUET*. 2014. No. 4. Pp. 187–190. (In Russian.)
20. Dem'yanova E. I. Botanicheskoe resursovedenie: ucheb. posobie po spetskursu [Botanical resource science: a textbook for a special course]. Perm: Perm. gos. un-t, 2007. 172 p. (In Russian.)
21. Biokhimiya: praktikum: uchebno-metodicheskoe posobie [Biochemistry: workshop: teaching aid] / Compilers G. G. Borisova, N. V. Chukina, I. S. Kiseleva, M. G. Maleva. Ekaterinburg: Izdatel'stvo Ural'skogo un-ta, 2017. 116 p. (In Russian.)
22. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes // *Methods in Enzymology*. 1987. Vol. 148. Pp. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
23. Lichtenthaler H., Babani F. Contents of photosynthetic pigments and ratios of chlorophyll a/b and chlorophylls to carotenoids (a+b) (x+c) in C₄ plants as compared to C₃ plants // *Photosynthetica*. 2021. Vol. 60. Pp. 1–7. DOI: 10.32615/ps.2021.041.
24. Minakshi, Sharma S., Sood G., Chauhan A. Optimization of IAA production and P-solubilization potential in *Bacillus subtilis* KA(1)5r isolated from the medicinal herb *Aconitum heterophyllum*-growing in western Himalaya, India // *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2020. Vol. 9 (1). Pp. 2008–2015.
25. Kovalevskaya N. P., Sharavin D. Yu. Bioregulyatornaya aktivnost' assotsiativnykh azotfiksiruyushchikh bakteriy, vydelennykh iz tekhnogenno-zasolennykh pochv [Bioregulatory activity of associative nitrogen-fixing bacteria isolated from technogenically saline soils] [e-resource] // *Modern problems of science and education*. 2015. No. 3. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=17441> (date of access: 03.03.2023). (In Russian.)

26. Cabello A. J. C., Olivas F. A., Portugal O. V., Valdés A. R., Alcalá L. E. I. Evaluation of *Bacillus subtilis* as promoters of plant growth // Revista Bio Ciencias. 2019. Vol. 6. Article number e418. DOI: 10.15741/revbio.06.e418.
27. Widowati T., Nuriyanah, Nurjanah L., Lekatompessy S. J. R., Simarmata R. Bioproduction of indole acetic acid by endophytic bacteria of *Bacillus* strains isolated from chili (*Capsicum annuum* L.) and its potential for supporting the chili seedlings // AIP Conference Proceedings. 2023. Vol. 2606. Article number 020018. DOI: 10.1063/5.0118396
28. Ovsyannikov Yu. A. O edinstve protsessov fotosinteza, azotfiksatsii i pochvoobrazovaniya [On the unity of the processes of photosynthesis, nitrogen fixation and soil formation] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2022. No. 01 (216). Pp. 39–46. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-216-01-39-46. (In Russian.)
29. Borisova G. G., Voropaeva O. V., Maleva M. G., Lykova O. V. Bioudobreniya na osnove silikatnykh bakteriy povyshayet produktivnost' pochv i kul'turnykh rasteniy (na primere *Brassica juncea* (L.) Czern.) [Biofertilizer based on silicate bacteria increases the productivity of soils and cultivated plants (on the example of *Brassica juncea* (L.) Czern.)] // Subtropical and ornamental horticulture. 2022. Vol. 80. Pp. 140–151. DOI: 10.31360/2225-3068-2022-80-140-151. (In Russian.)

Authors' information:

Galina G. Borisova¹, doctor of geographical sciences, professor of department of experimental biology and biotechnologies, ORCID 0000-0001-6663-9948, AuthorID 64374; +7 908 902-26-00, G.G.Borisova@urfu.ru

Olga V. Voropaeva¹, assistant of department of experimental biology and biotechnologies,

ORCID 0000-0002-5055-797X, AuthorID 1124917; +7 912 223-18-84, olga.voropaeva@urfu.ru

Maria G. Maleva¹, candidate of biological sciences, associate professor of department of experimental biology and biotechnologies, ORCID 0000-0003-1686-6071, AuthorID 152548; +7 912 248-77-26, maria.maleva@mail.ru

Adarsh Kumar¹, PhD, leading researcher at the laboratory “Biotechnologies for maintaining and restoring components of natural and transformed biosystems”, ORCID 0000-0001-5343-0117; +7 982 735-06-36, adarsh.biorem@gmail.com

Tripti¹, PhD, leading researcher at the laboratory “Biotechnologies for maintaining and restoring components of natural and transformed biosystems”, ORCID 0000-0001-7184-5850; +7 912 630-54-02,

tripti.academic@gmail.com

¹Ural Federal University named after the first President of Russia B. N. Yeltsin, Ekaterinburg, Russia