

УДК 631.46

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЕННЫХ БАКТЕРИЙ, СТИМУЛИРУЮЩИХ РОСТ РАСТЕНИЙ: ФИКСАЦИЯ АЗОТА, СОЛЮБИЛИЗАЦИЯ ФОСФАТА, СИНТЕЗ СИДЕРОФОРОВ. ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗРАБОТКИ МИКРОБНЫХ КОНСОРЦИУМОВ[§]

© 2024 г. А. М. Тимофеева^{1,2}, М. Р. Галямова², С. Е. Седых^{1,2,*}¹Институт химической биологии и фундаментальной медицины Сибирского отделения РАН
630090 Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 8, Россия²Новосибирский государственный университет
630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 1, Россия

*E-mail: sedyh@niboch.nsc.ru

В обзоре приведены литературные данные о почвенных бактериях, фиксирующих атмосферный азот, солюбилизирующих фосфаты и синтезирующих сидерофоры, тем самым стимулирующих рост растений. Рассмотрены перспективы создания бактериальных консорциумов для внесения в почву с целью повышения продуктивности сельскохозяйственных культур и снижения доз вносимых удобрений. Использование ризосферных бактерий, способных фиксировать атмосферный азот, минерализовать неорганические и органические фосфаты, повышать биодоступность нерастворимого железа, а также их консорциумов, соответствует задачам устойчивого сельского хозяйства, повышает плодородие почвы и увеличивает урожайность сельскохозяйственных культур. Совместное использование бактерий, стимулирующих рост растений, с минеральными удобрениями позволяет снизить количество вносимых удобрений, что является несомненным трендом устойчивого земледелия. Исследования возможности использования различных препаратов почвенных бактерий, стимулирующих рост растений в последние годы широко проводят за рубежом, эти исследования актуальны для российского сельского хозяйства, имеют перспективы импортозамещения и необходимы для достижения технологического суверенитета в данной области.

Ключевые слова: бактерии, стимулирующие рост растений, почвенные бактерии, ризосферные бактерии, солюбилизация фосфатов, биоудобрения, фиксация азота, фосфорные удобрения, сидерофоры, устойчивое сельское хозяйство.

DOI: 10.31857/S0002188124050111, **EDN:** CYNMZK

ВВЕДЕНИЕ

Применение минеральных удобрений во второй половине двадцатого века было одним из основных факторов, способствовавших развитию растениеводства, однако несбалансированное внесение удобрений может оказывать негативное влияние на его устойчивость и экологическую безопасность [1]. Другим следствием является нарушение разнообразия почвенного микробиома, что также приводит к снижению плодородия. В настоящее время применение бактерий, благоприятно влияющих на рост растений, является перспективным направлением исследований по повышению плодородия почв и стимуляции урожайности [2]. Бактерии, стимулирующие рост

растений, естественным образом напрямую и косвенно усиливают рост растений в результате фиксации атмосферного азота [3], синтеза растительных гормонов, сидерофоров [4], стимулируя усвоение растениями питательных веществ [5] или угнетая вредителей [6]. Что еще более важно, такие бактерии могут взаимодействовать с корнями растений и повышать устойчивость к абиотическим стрессам [7].

В данном обзоре подробно рассмотрены различные аспекты использования почвенных бактерий, стимулирующих рост растений. Описаны азотфиксирующие, фосфатсолюбилизирующие и сидерофорпродуцирующие активности почвенных микроорганизмов, а также возможность создания микробных консорциумов для внесения в почву, в том числе в сочетании с удобрениями, для решения актуальных задач устойчивого сельского хозяйства.

[§]Исследование поддержано проектом Министерства науки и высшего образования РФ, соглашение № 075-15-2021-1085.

АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ

Бактерии, фиксирующие атмосферный азот (N_2), обитают в тканях растений (например, в клубеньках, корнях) и на границе раздела почва—ризосфера и могут поставлять значительные количества минерального азота, необходимого для роста [8]. Процесс азотфиксации описан для симбиотических бактерий бобовых и несимбиотических почвенных гетеротрофных или автотрофных бактерий, обитающих в почве, воде, на камнях или опавших листьях. Считается, что симбиотические бактерии клубеньков бобовых являются наиболее важным компонентом биологической фиксации атмосферного азота. Литературных данных о несимбиотических азотфиксирующих почвенных бактериях значительно меньше, в основном публикации посвящены зерновым культурам, например, кукурузе, рису и пшенице. Среди несимбиотических азотфиксирующих бактерий, повышающих продуктивность зерновых культур, описаны бактерии родов: *Beijerinckia*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Gluconacetobacter*, *Burkholderia*, *Clostridium*, *Methanosarcina* и *Paenibacillus* [9, 10].

НЕСИМБИОТИЧЕСКИЕ АЗОТФИКСИРУЮЩИЕ БАКТЕРИИ

Литературные данные свидетельствуют о том, что, когда минеральный азот доступен в почве, свободноживущие азотфиксаторы могут использовать его, а не фиксировать азот. Основным ферментом азотфиксации является нитрогеназа, активность которой характеризуется чувствительностью к кислороду, потребностью в металлах, входящих в состав субъединиц фермента — Fe, V, Mo, зависимостью от АТФ и восстановленных коферментов, а также низкой активностью в присутствии минерального азота. Свободноживущие азотфиксирующие бактерии могут быть облигатными анаэробами, факультативными анаэробами или облигатными аэробами и, таким образом, существуют в различных средах, при разном содержании молекулярного кислорода. Так как O_2 может ингибировать нитрогеназу и подавлять фиксацию N_2 , бактерии-азотфиксаторы избегают потенциально негативного воздействия O_2 по механизму изоляции азотфиксации в пространстве, например, с использованием структур, где концентрация кислорода поддерживается на низком уровне как в гетероцистах [11].

По некоторым данным, до 50% минерального азота в сельском хозяйстве поставляют азотфиксирующие почвенные бактерии [12]. Данный процесс является энергетически зависимым, для фиксации одной молекулы атмосферного азота требуется 16 молекул АТФ [3], но почвенные бактерии способны не только фиксировать атмосферный

азот, проявляя диазотрофную активность, но и денитрифицировать минеральный азот до NO , N_2O и N_2 , что является нежелательным для агроэкосистем, а N_2O также является парниковым газом. Часто один штамм почвенных бактерий содержит одновременно разные гены метаболизма азота, экспрессия которых в значительной степени зависит от наличия минерального азота в окружающей среде. Предложены различные варианты консорциумов почвенных бактерий, способных к азотфиксации и способствующих к накоплению азота в почвах агроэкосистем.

Всем известным формам нитрогеназы требуются атомы Fe, большинство из них также содержит такие металлы, как Mo или V [13]. Для анализа способности бактерий к азотфиксации и представленности азотфиксаторов в сообществах широко используют ген *nifH*, кодирующий редуктазу нитрогеназы [14], а также ряд других генетических маркеров.

БАКТЕРИИ, СОЛЮБИЛИЗИРУЮЩИЕ ФОСФАТЫ

Фосфатсолюбилизирующие бактерии увеличивают биодоступность фосфора из почвы для растений: они растворяют неорганические фосфаты и минерализуют нерастворимые органические формы фосфора [15]. Кроме бактерий, способность к солюбилизации фосфатов описана и у грибов, образующих микоризу [16]. Данные о микроорганизмах, способных солюбилизировать фосфор, обобщены в табл. 1.

Считается, что среди всех микроорганизмов почвы фосфат-солюбилизирующие бактерии составляют до 50%, а фосфат солюбилизирующие грибы — до 0.5% соответствующей популяции. Большинство фосфатсолюбилизаторов выделено из ризосферы, где они проявляют метаболическую активность [37].

СОЛЮБИЛИЗАЦИЯ НЕОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ ФОСФОРА

В почве соединения фосфора существуют в неорганической и в органической формах. Неорганические фосфаты могут быть представлены в виде первичных — апатитов, стренгитов и варисцитов и вторичных минералов — фосфатов железа, алюминия и кальция [38]. Фосфатсолюбилизирующие бактерии способны секретировать низкомолекулярные органические кислоты, этот механизм считают основным механизмом солюбилизации минеральных фосфатов [39]. Органические кислоты, продуцируемые почвенными бактериями, приводят к подкислению окружающей среды и, как следствие, к высвобождению фосфата в растворимой

Таблица 1. Почвенные микроорганизмы, проявляющие способность к сольюбилизации соединений фосфора

Род бактерий	Источник
<i>Bacillus</i>	[17]
<i>Pseudomonas</i>	[18, 19]
<i>Azotobacter</i>	[20, 21]
<i>Agrobacterium</i>	[22]
<i>Micrococcus</i>	[23]
<i>Enterobacter</i>	[21]
<i>Serratia</i>	[24]
<i>Rhizobium</i>	[25, 26]
<i>Aeromonas</i>	[27]
<i>Burkholderia</i>	[27, 28]
<i>Erwinia</i>	[29]
<i>Kushneria</i>	[30]
<i>Paenibacillus</i>	[31]
<i>Rhodococcus</i> , <i>Serratia</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Salmonella</i> , <i>Sinomonas</i> и <i>Thiobacillus</i>	[32]
<i>Цианобактерии</i>	[15]
<i>Achrothcium</i> , <i>Alternaria</i> , <i>Arthrotrichum</i> , <i>Cephalosporium</i> , <i>Cladosporium</i> , <i>Curvularia</i> , <i>Cunninghamella</i> , <i>Chaetomium</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Glomus</i> , <i>Helminthosporium</i> , <i>Micromonospora</i> , <i>Phenomicenopsis</i> , <i>Phenomicenopsis</i> , <i>Populospora</i> , <i>Pythium</i> , <i>Rhizoctonia</i> , <i>Rhizopus</i> , <i>Saccharomyces</i> , <i>Schizosaccharomyces</i> , <i>Schwanniomyces</i> , <i>Yarrowia</i>	[15, 33]
<i>Aspergillus</i> , <i>Torula</i> , <i>Trichoderma</i>	[34]
<i>Phenomycelium</i>	[35]
<i>Sclerotium</i>	[36]

форме за счет замещения или хелатирования карбоксильными группами кислот ионов металлов, например, Ca^{2+} , Fe^{3+} и Al^{3+} из нерастворимых минеральных соединений [40].

Эффективность сольюбилизации зависит от силы и природы кислот. Три- и дикарбоновые кислоты более эффективны по сравнению с одноосновными и ароматическими кислотами, также обнаружено, что алифатические кислоты более эффективны по сравнению с феноловыми кислотами. К органическим кислотам, которые сольюбилизируют фосфаты, относят лимонную, молочную, глюконовую, 2-кетоглюконовую, щавелевую, уксусную, яблочную, фумаровую, янтарную, винную, малоновую, глутаровую, пропионовую, масляную, глиоксальную и адипиновую кислоты [37]. Для биохимического анализа органических кислот, принимающих участие в сольюбилизации фосфатов, обычно используют методы ВЭЖХ, газовой хроматографии и масс-спектрометрии [5].

Органические кислоты образуются в результате метаболизма различных органических соединений, например, низкомолекулярные органические кислоты образуются в результате прямого окисления в периплазме и внутриклеточного фосфорилирования [41].

МИНЕРАЛИЗАЦИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОСФОРСОДЕРЖАЩИХ СОЕДИНЕНИЙ

Содержание органического фосфора в почве может достигать 30–50% от общего количества фосфора, а почвенный органический фосфор в основном находится в форме инозитолфосфата, также называемого почвенным фитатом. Известны и другие органические соединения фосфора: фосфомоноэфиры, фосфодиэфиры, фосфолипиды, нуклеиновые кислоты и фосфотриэфиры [22], кроме того, органический фосфор также содержат фосфонаты ксенобиотиков (пестицидов, моющих добавок, антибиотиков и антипиренов). Для усвоения растениями эти соединения должны быть преобразованы в растворимые ионные формы: PO_4^{3-} , HPO_4^{2-} , H_2PO_4^- или низкомолекулярные органические фосфаты [42].

В процессе бактериальной минерализации фосфора участвуют разные группы ферментов. Первая группа ферментов дефосфорилирует фосфорноэфирную или фосфоангидридную связь органических соединений, это неспецифические кислые фосфатазы (*NSAP*). Наиболее изученными среди них являются фосфомоноэстеразы, также называемые фосфатазами. По механизму эти ферменты классифицируют на кислотные и щелочные [43]. Фитаза — это еще один фермент, продуцируемый фосфатсольюбилизирующими бактериями в процессе минерализации органического фосфора. Фитаза отвечает за высвобождение фосфора из органических материалов в почве, которые хранятся в форме фитата. Разложение фитата фитазой высвобождает фосфор в форме, доступной для растений [44].

Сольюбилизация кислой фосфатазой показана у *Pseudomonas* sp. [45], *Burkholderia cepacia* [46], *Enterobacter aerogenes*, *Enterobacter cloacae*, *Citrobacter freundii*, *Proteus mirabilis* и *Serratia marcescens* [47], *Klebsiella aerogenes* [48] и *P. fluorescens* [49]. Сольюбилизация органического фосфата за счет активности фитазы показана для *Bacillus subtilis*, *P. putida*, и *P. mendocina* [50]. Многочисленные публикации указывают на то, что производство фосфатаз почвенным микробиомом строго контролируется наличием неорганического фосфора и азота.

БАКТЕРИИ, СЕКРЕТИРУЮЩИЕ СИДЕРОФОРЫ

Железо является исключительно важным микроэлементом для многих процессов растений, в том числе для фотосинтеза и азотфиксации. Свободное Fe(II) быстро окисляется до Fe(III), а Fe(III) не является биодоступным из-за низкой растворимости, поэтому несмотря на обилие Fe(III) в земной коре, количество доступного для усвоения железа очень мало [51]. Микроорганизмы могут получать ионы железа за счет секреции сидерофоров, которые являются низкомолекулярными соединениями (500–1500 Да) и обладают высоким сродством к Fe(III). Основная функция сидерофоров – перевод железа в доступную для микроорганизмов форму, сидерофоры, продуцируемые почвенными микроорганизмами, обеспечивают растения железом и стимулируют их рост [52].

Бактерии, продуцирующие сидерофоры, принадлежат к 20-ти родам: *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Dickeya*, *Klebsiella*, *Nocardia*, *Pantoea*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas*, *Serratia* и *Streptomyces* [53–55].

СИДЕРОФОРЫ, ПРОДУЦИРУЕМЫЕ ПОЧВЕННЫМИ БАКТЕРИЯМИ

В молекуле сидерофоров атом железа координирован атомами кислорода, наиболее распространенная геометрия – октаэдрическая, что позволяет располагать 6 лигандов вокруг атома Fe с минимальным отталкиванием лигандов. Октаэдрическое поле способствует образованию термодинамически стабильных высокоспиновых частиц Fe(III), в зависимости от типа сидерофора октаэдрическое поле может быть искажено, а иногда в качестве координирующих атомов в состав сидерофора могут входить азот или сера, такие варианты сидерофоров имеют более низкое сродство к Fe(III) [56]. В структуре сидерофора ион Fe(III) может быть координирован такими бидентатными функциональными группами как гидроксаматы, α -гидроксикарбоксилаты и катехолаты, а также комбинациями полидентатных фенолятов, азотных гетероциклов и карбоксилатов [57].

В зависимости от химической природы сидерофоры классифицируют на катехолаты и феноляты, гидроксаматы, карбоксилаты и сидерофоры смешанного типа [58]. Сидерофоры смешанного типа по своей структуре соответствуют одновременно 2-м или 3-м классам, в связи с чем их выделяют в отдельный класс.

Гидроксаматные сидерофоры содержат структуру C(=O)N–(OH)R, где R – аминокислота, либо ее производное, содержащее 2 атома кислорода, образующих бидентатный лиганд с ионами Fe [58]. При

соединении гидроксамата с Fe(III) функциональная группа гидроксамата теряет протон из группы гидроксилamina (–NOH) с образованием бидентатного лиганда. Бактерия *Bacillus megaterium* продуцирует 2 гидроксаматных шизокиненовых сидерофора [59]. Штамм *Rhizobium leguminosarum* также продуцирует шизокиненовый сидерофор [60]. Штамм *Pantoea vagans* C9–1 продуцирует десфериоксаминоподобный сидерофор гидроксаматного типа [61]. Некоторые штаммы *Rhizobium radiobacter* способны продуцировать сидерофоры гидроксаматного типа: например, *Rhizobium meliloti* продуцирует сидерофор, называемый ризобактином [62]. Вицибактин представляет собой циклический тригидроксаматный сидерофор, обнаруженный у *R. leguminosarum*, *R. phaseoli* [63].

В сидерофорах катехолатного типа ион Fe(III) связан с гидроксильными или катехолатными группами, в результате хелатирования Fe(III) образует гексадентатно-октаэдрический комплекс, в котором от каждой катехолатной группы участвуют 2 атома кислорода. Катехолатные сидерофоры являются производными салициловой или 2,3-дигидроксibenзойной кислоты (2,3-*DHBA*) [64]. Сидерофор катехолатного типа – спирилобактин продуцируется *Azospirillum brasilense* [65]. Штамм *Azospirillum lipoferum* продуцирует 2,3- и 3,5-дигидроксibenзойную кислоту (*DHBA*), конъюгированную с треонином и лизином [66]. *A. vinelandii* продуцирует 4 сидерофора катехолатного типа: аминокхелин, азотокхелин, протохелин и 2,3-*DHBA* [67]. *Rhizobium leguminosarum* также продуцирует 2,3-*DHBA*, конъюгированную с треонином [60]. Для *Bacillus subtilis* характерно образование 2,3-дигидроксibenзоилглицина, также известного как итеевая кислота [68]. Производство бациллибактина описано для *B. thuringiensis* [69]. *R. radiobacter* продуцирует трикатехолатный сидерофор, называемый агробактин [70].

Сидерофоры карбоксилатного типа связываются с железом за счет карбоксильных и гидроксильных групп и в настоящее время в литературе не описаны для почвенных бактерий, однако данные сидерофоры встречаются среди сидерофоров смешанного типа. Помимо перечисленных выше типов, некоторые сидерофоры содержат несколько хелатирующих Fe групп и поэтому их относят к смешанному типу.

Сидерофоры, продуцируемые флуоресцентными штаммами *Pseudomonas*, представляют собой пиовердины. Все пиовердины содержат один хинолиновый хромофор, пептид и дикарбоновую кислоту (или соответствующий ей амид), присоединенную к хромофору. Например, из *Pseudomonas fluorescens* выделены пиовердин, пиовердин 0 и пиовердин А (или феррибактин). Для

Pseudomonas B10 описаны псевдобактин и псевдобактин. *Pseudomonas fluorescens* продуцируют несколько сидерофоров: энантио-пиохелин, хинолобактин, орникорругатин и пре-псевдомонин. В щелочной среде *Pantoea eucalypti* M91 способен продуцировать пиовердин-подобные и пиохелин-подобные сидерофоры. У *A. vinelandii* первым выделенным сидерофором был азотобактин, который является сидерофором пиовердинового типа [71].

Сидерофоры проявляют противогрибковые свойства. Одним из наиболее изученных сидерофоров с прямыми противогрибковыми свойствами является пиовердин, продуцируемый *Pseudomonas* spp., который способствует подавлению развития патогенов за счет усиления конкуренции за ионы железа: сидерофоры грибов обычно имеют более низкое сродство к Fe(III), чем сидерофоры бактерий [72]. Предполагается, что пиовердины могут играть роль в биологическом контроле фитопатогенных микроорганизмов в ризосфере, т.к. пиовердины образуют стабильные комплексы с почвенным железом, что делает этот важный элемент недоступным для питания вредных микроорганизмов ризосферы.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ СИДЕРОФОРОВ

Сидерофоры образуются в цитозоле и иногда в пероксисомах, после биосинтеза апо-сидерофоры секретируются в среду, где связывают ионы железа. Комплексы железо–сидерофор связываются со специфическими рецепторами внешней мембраны, благодаря которым сидерофоры переносятся в периплазму против градиента концентрации, по энергозависимому механизму транспорта. Внутри клетки бактерий ионы железа высвобождаются из комплекса и становятся доступными для метаболических процессов. Описано 2 основных механизма высвобождения железа: первый из них включает восстановление связанного сидерофором Fe(III) до Fe(II) с последующим спонтанным высвобождением или конкурентным связыванием восстановленных ионов [56]. К настоящему времени идентифицировано 2 семейства белков, участвующих в этом процессе, названных сидерофор-взаимодействующим белком и Fe-сидерофорредуктазой. Для второго пути высвобождения железа используются специализированные ферменты, которые гидролизуют комплекс железо–сидерофор [51]. Поскольку гидролитическое высвобождение железа приводит к разрушению каркаса сидерофора, оно более затратно для клетки, чем восстановление комплекса железо–сидерофор, которой позволяет повторно использовать сидерофор.

Известно, что сидерофоры бактерий обеспечивают растения железом и стимулируют их рост,

когда биодоступность этого металла низкая. Точный механизм данного процесса не установлен, но предложено 2 возможных пути, с помощью которых растения могут получать железо из микробных сидерофоров. Согласно первому механизму, сидерофоры бактерий, имеющие высокий окислительно-восстановительный потенциал, могут восстанавливаться и отдавать Fe(II) в транспортную систему растения. Предполагается, что согласно этому механизму, комплексы железо–сидерофор бактерий сначала транспортируются в апопласт корня растения, где и происходит восстановление сидерофоров. Таким образом, Fe(II) захватывается апопластом, что может приводить к высокой локальной концентрации железа в корне. Согласно второму механизму, сидерофоры бактерий хелатируют ионы железа из почвы, а затем осуществляют лигандный обмен с фитосидерофорами [73]. Описанные механизмы являются теоретическими и до сих пор не подтверждены экспериментально.

КОНСОРЦИИ ПОЧВЕННЫХ БАКТЕРИЙ, СТИМУЛИРУЮЩИХ РОСТ РАСТЕНИЙ

Микробиом почвы представляет собой сложное сообщество, состоящее из тысяч видов, между которыми могут происходить миллионы взаимодействий. Поскольку ни один вид не существует изолированно, эти взаимодействия приводят к возникновению новых свойств, не характерных отдельным бактериям. В связи с этим многовидовые консорции считаются перспективными для применения в сельском хозяйстве по сравнению с одновидовыми инокулянтами [74]. Например, консорциум нескольких видов, не проявляющих антагонизма друг к другу, может вместе занимать более широкий спектр экологических ниш, что позволяет лучше заселять ризосферу растений. Кроме того, более разнообразный микробный консорциум может обладать большим количеством полезных для растений функций [75]. Следовательно, применение микробных консорциумов может принести в почву несколько полезных для растений функций, которые могут одновременно проявляться различными членами консорциума благодаря взаимодополняемости.

Например, инокуляция смесью почвенных бактерий, солибилизирующих фосфаты, принадлежащих к *Bacillus*, *Pseudomonas* и *Streptomyces*, показали лучшие результаты с точки зрения роста и укоренения растений, чем индивидуальные инокуляции. Совместная инокуляция пшеницы фосфат-солибилизирующими бактериями, продуцирующими ауксин, *Pseudomonas fluorescens* Ms-01 и *Azospirillum brasilense* DSM1690) увеличивала биомассу корней и побегов по сравнению

с однократной инокуляцией тестируемыми бактериями [76]. Аналогично, инокуляция растений амаранта консорциумом из 3-х бактерий *Bacillus firmus*, *Cellulosimicrobium cellulans* и *Pseudomonas aeruginosa* увеличивали общую длину корня и общий рост растений по сравнению с моно- и двойной инокуляцией данными штаммами [77].

СОВМЕСТНОЕ ВНЕСЕНИЕ БАКТЕРИЙ И ФОСФОРНЫХ УДОБРЕНИЙ

Совместное внесение фосфатсольюбилизирующих бактерий и некоторых фосфорных удобрений дает синергический эффект и повышает агрономическую эффективность, например, при использовании фосфоритов. Инокуляция фосфатсольюбилизирующими бактериями значительно улучшает рост кукурузы при внесении с различными неорганическими и органическими удобрениями: навозом, птичьим пометом, суперфосфатом и фосфоритами [78]. Хорошие результаты показали растения пшеницы, инокулированные *Pseudomonas* sp. или *Enterobacter* sp. совместно с внесением диаммонийфосфата [79]. *Enterobacter* sp. увеличивают сольюбилизацию фосфоритов от 17.5 до 27% по сравнению с высвобождением только из фосфоритов (4%). Однократная инокуляция растений пшеницы 5-ю различными штаммами *Pseudomonas* (*P. plecoglossicida*, *P. reinekei*, *P. koreensis*, *P. japonica* и *P. frederiksbergensis*) в сочетании с внесением фосфоритов увеличивала доступность фосфатов, питательных веществ, повышала содержание хлорофилла, благоприятно влияла на морфологические характеристики, связанные с более высоким усвоением фосфора. Положительное влияние на рост растений оказывал консорциум из 3-х штаммов: *P. corrugata* SP77, *P. koreensis* LT62 и *P. frederiksbergensis* G62 в усилении роста люцерны (*M. truncatula*) при совместном внесении с фосфоритами [80].

Помимо способности почвенных фосфатсольюбилизирующих бактерий повышать эффективность использования минеральных фосфатных удобрений, известно и о благоприятном эффекте от внесения этих бактерий с органическими удобрениями. Например, совместное применение смеси компоста, остатков от производства биогаза и ископаемых фосфатов с фосфатсольюбилизирующими бактериями *Bacillus* sp. увеличило доступность свободного фосфата в почве, повысило содержание органических веществ в почве и увеличило популяцию фосфатсольюбилизирующих бактерий [81].

Таким образом, инокуляция сельскохозяйственных культур фосфат-сольюбилизирующими бактериями в сочетании с минеральными или

органическими удобрениями может быть использована в качестве перспективной комплексной стратегии увеличения доступности растворимых фосфатов и повышения агрономической эффективности использования фосфатных удобрений, повышения плодородия почвы и достижения целей устойчивого сельского хозяйства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования последних лет показали, что почвенные бактерии, стимулирующие рост растений, в качестве биоудобрений могут сыграть важную роль в устойчивом управлении почвенными ресурсами. Потребители сельскохозяйственной продукции обращают внимание на качество и пищевую ценность, важно чтобы исследователи продолжали изучение бактерий, благоприятно влияющих на рост растений и оперативно доводили результаты исследований до фермеров. Фиксация атмосферного азота, сольюбилизация фосфатов и повышение биодоступности железа в почве для использования растениями за счет почвенных бактерий способствует устойчивому развитию сельского хозяйства: повышает плодородие почвы и увеличивает урожайность сельскохозяйственных культур. Использование таких бактерий и их консорциумов для инокуляции с семенами растений, а также при совместном внесении с минеральными удобрениями может в перспективе способствовать созданию технологий земледелия нового поколения, с более низким уровнем затрат и сниженным негативным эффектом для окружающей среды.

Анализ молекулярных механизмов азотфиксации, сольюбилизации фосфата, синтеза сидерофоров, анализ штаммов бактерий, проявляющих одновременно несколько активностей, положительно влияющих на рост и развитие растений, необходимы для разработки критериев создания коммерческих препаратов бактерий, для стимулирования необходимых признаков сельскохозяйственных культур. Тема, которая требует отдельного внимания — это экспериментальная проверка отдельных штаммов и их консорциумов в разных климатических зонах, на разных типах почвы и для разных сельскохозяйственных культур. Такие исследования исключительно актуальны в России, т.к. использование зарубежных препаратов по разным причинам во многих случаях может быть малоэффективным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Eliazer Nelson A.R.L., Ravichandran K., Antony U.* The impact of the Green Revolution on indigenous crops of India // *J. Ethnic Foods*. 2019. V. 6(1). <https://doi.org/10.1186/s42779-019-0011-9>

2. Gupta G., Dhar S., Dass A., Sharma V.K., Shukla L., Singh R., Kumar A., Kumar A., Jinger D., Kumar D., Sannagoudar M., Kumar Kamboj N., Verma G. Assessment of bio-inoculants-mediated nutrient management in terms of productivity, profitability and nutrient harvest index of pigeon pea–wheat cropping system in India // *J. Plant Nutrit.* 2020. V. 43(19). P. 2911–2928.
<https://doi.org/10.1080/01904167.2020.1806302>
3. Mahmud K., Makaju S., Ibrahim R., Missaoui, A. Current progress in nitrogen fixing plants and microbiome research // *Plants.* 2020. V. 9(1). 97.
<https://doi.org/10.3390/plants9010097>
4. Timofeeva A.M., Galyamova M.R., Sedykh, S.E. Bacterial siderophores: Classification, Biosynthesis, perspectives of use in agriculture // *Plants.* 2022. V. 11(22). 3065.
<https://doi.org/10.3390/plants11223065>
5. Timofeeva A., Galyamova M., Sedykh S. Prospects for using phosphate-solubilizing microorganisms as natural fertilizers in agriculture // *Plants.* 2022. V. 11(16). 2119.
<https://doi.org/10.3390/plants11162119>
6. Castaldi S., Petrillo C., Donadio G., Piaz F.D., Cimmino A., Masi M., Evidente A., Istatico R. Plant growth promotion function of *Bacillus* sp. Strains isolated from salt-pan rhizosphere and their biocontrol potential against *Macrophomina phaseolina* // *Inter. J. Mol. Sci.* 2021. V. 22(7). 3324.
<https://doi.org/10.3390/ijms22073324>
7. Kour D., Rana K.L., Yadav A.N., Sheikh I., Kumar V., Dhaliwal H.S., Saxena A.K. Amelioration of drought stress in Foxtail millet (*Setaria italica* L.) by P-solubilizing drought-tolerant microbes with multifarious plant growth promoting attributes // *Environ. Sustainab.* 2020. V. 3(1). P. 23–34.
<https://doi.org/10.1007/s42398-020-00094-1>
8. Timmusk S., Behers L., Muthoni J., Muraya A., Aronsen A.-C. Perspectives and challenges of microbial application for crop improvement // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00049>
9. Malik A.I., Colmer T.D., Lambers, H., Setter, T.L., Schortemeyer M. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat // *New Phytologist.* 2002. V. 153(2). P. 225–236.
<https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x>
10. Ritika B., Utpa D. Biofertilizer, a way towards organic agriculture: A review // *Afric. J. Microbiol. Res.* 2014. V. 8(24). P. 2332–2343.
<https://doi.org/10.5897/AJMR2013.6374>
11. Robson R.L., Postgate J.R. Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation // *Ann. Rev. Microbiol.* 1980. V. 34(1). P. 183–207.
<https://doi.org/10.1146/annurev.mi.34.100180.001151>
12. Ramírez-Puebla S.T., Ormeño-Orrillo E., Rogel M.A., López-Guerrero M.G., López-López A., Martínez-Romero J., Negrete-Yankelevich S., Martínez-Romero E. La diversidad de rizobios nativos de México a la luz de la genómica // *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 2019. V. 90.
<https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2681>
13. Eady R.R. Structure–Function relationships of alternative nitrogenases // *Chem. Rev.* 1996. P. 96(7). P. 3013–3030.
<https://doi.org/10.1021/cr950057h>
14. Raymond J., Siefert J.L., Staples C.R., Blankenship R.E. The Natural history of nitrogen fixation // *Mol. Biol. Evolu.* 2004. V. 21(3). P. 541–554.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msh047>
15. 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. V. 2(1). 587.
<https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-587>
16. Delavaux C.S., Smith-Ramesh L.M., Kuebbing S.E. Beyond nutrients: a meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils // *Ecology.* 2017. V. 98(8). P. 2111–2119.
<https://doi.org/10.1002/ecy.1892>
17. Jahan M., Nassiri Mahallati M., Amiri M.B., Ehyayi H.R. Radiation absorption and use efficiency of sesame as affected by biofertilizers inoculation in a low input cropping system // *Industr. Crop. Product.* 2013. V. 43. P. 606–611.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.08.012>
18. Oteino N., Lally R.D., Kiwanuka S., Lloyd A., Ryan D., Germaine K.J., Dowling D.N. Plant growth promotion induced by phosphate solubilizing endophytic *Pseudomonas* isolates // *Front. Microbiol.* 2015. V. 6.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00745>
19. Paul D., Sinha S.N. Isolation and characterization of phosphate solubilizing bacterium *Pseudomonas aeruginosa* KUPSB12 with antibacterial potential from river Ganga, India // *Ann. Agrar. Sci.* 2017. V. 15(1). P. 130–136.
<https://doi.org/10.1016/j.aasci.2016.10.001>
20. Kumar S., Baudh K., Barman S.C., Singh R.P. Amendments of microbial biofertilizers and organic substances reduces requirement of urea and DAP with enhanced nutrient availability and productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Ecol. Engin.* 2014. V. 71. P. 432–437.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.07.007>
21. Jiang Z., Zhang X., Wang Z., Cao B., Deng S., Bi M., Zhang Y. Enhanced biodegradation of atrazine by *Arthrobacter* sp. DNS10 during co-culture with a phosphorus solubilizing bacteria: *Enterobacter* sp. P1 // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2019. V. 172. P. 159–166.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.01.070>

22. *Rodríguez H., Fraga R.* Phosphate solubilizing bacteria and their role in plant growth promotion // *Biotechnol. Adv.* 1999. V. 17(4–5). P. 319–339.
[https://doi.org/10.1016/S0734-9750\(99\)00014-2](https://doi.org/10.1016/S0734-9750(99)00014-2)
23. *Dastager S.G., Deepa C.K., Pandey A.* Isolation and characterization of novel plant growth promoting *Micrococcus* sp NII-0909 and its interaction with cowpea // *Plant Physiol. Biochem.* 2010. V. 48(12). P. 987–992.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.09.006>
24. *Behera B.C., Yadav H., Singh S.K., Mishra R.R., Seth, B.K., Dutta S.K., Thatoi H.N.* Phosphate solubilization and acid phosphatase activity of *Serratia* sp. isolated from mangrove soil of Mahanadi river delta, Odisha, India // *J. Genet. Engin. Biotechnol.* 2017. V. 15(1). P. 169–178.
<https://doi.org/10.1016/j.jgeb.2017.01.003>
25. *Tajini F., Trabelsi M., Drevon J.-J.* Combined inoculation with *Glomus intraradices* and *Rhizobium tropici* CIAT899 increases phosphorus use efficiency for symbiotic nitrogen fixation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) // *Saudi J. Biol. Sci.* 2012. V. 19(2). P. 157–163.
<https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2011.11.003>
26. *Korir H., Mungai N.W., Thuita M., Hamba Y., Masso C.* Co-inoculation effect of rhizobia and plant growth promoting rhizobacteria on common bean growth in a low phosphorus soil // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 08.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00141>
27. *Jha A., Sharma D., Saxena J.* Effect of single and dual phosphate-solubilizing bacterial strain inoculations on overall growth of mung bean plants // *Arch. Agron. Soil Sci.* 2012. V. 58(9). P. 967–981.
<https://doi.org/10.1080/03650340.2011.561835>
28. *Mamta Rahi P., Pathania V., Gulati A., Singh B., Bhanwra R.K., Tewari R.* Stimulatory effect of phosphate-solubilizing bacteria on plant growth, stevioside and rebaudioside-A contents of *Stevia rebaudiana* Bertoni // *Appl. Soil Ecol.* 2010. V. 46(2). P. 222–229.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.008>
29. *Chakraborty U., Chakraborty B.N., Basnet M., Chakraborty A.P.* Evaluation of *Ochrobactrum anthropi* TRS-2 and its talc based formulation for enhancement of growth of tea plants and management of brown root rot disease // *J. Appl. Microbiol.* 2009. V. 107(2). P. 625–634.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2009.04242.x>
30. *Zhu F., Qu L., Hong X., Sun X.* Isolation and characterization of a phosphate-solubilizing halophilic bacterium *Kushneria* sp. YCWA18 from Daqiao Saltern on the coast of Yellow Sea of China // *Evid.-Bas. Complement. Alternat. Med.* 2011. V. 1–6.
<https://doi.org/10.1155/2011/615032>
31. *Bidondo L.F., Silvani V., Colombo R., Pérgola M., Bompadre J., Godeas A.* Pre-symbiotic and symbiotic interactions between *Glomus intraradices* and two *Pae-nibacillus* species isolated from AM propagules. In *vitro* and *in vivo* assays with soybean (AG043RG) as plant host // *Soil Biol. Biochem.* 2011. V. 43(9). P. 1866–1872.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.05.004>
32. *Postma J., Nijhuis E.H., Someus E.* Selection of phosphorus solubilizing bacteria with biocontrol potential for growth in phosphorus rich animal bone charcoal // *Appl. Soil Ecol.* 2010. V. 46(3). P. 464–469.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.08.016>
33. *Srinivasan R., Yandigeri M.S., Kashyap S., Alagawadi A.R.* Effect of salt on survival and P-solubilization potential of phosphate solubilizing microorganisms from salt affected soils // *Saudi J. Biol. Sci.* 2012. V. 19(4). P. 427–434.
<https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2012.05.004>
34. *Zhao L., Zhang Y.* Effects of phosphate solubilization and phytohormone production of *Trichoderma asperellum* Q1 on promoting cucumber growth under salt stress // *J. Integrat. Agricult.* 2015. V. 14(8). P. 1588–1597.
[https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(14\)60966-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(14)60966-7)
35. *Li Z., Bai T., Dai L., Wang F., Tao J., Meng S., Hu Y., Wang S., Hu S.* A study of organic acid production in contrasts between two phosphate solubilizing fungi: *Penicillium oxalicum* and *Aspergillus niger* // *Sci. Rep.* 2016. V. 6(1). 25313.
<https://doi.org/10.1038/srep25313>
36. *Thampi A., Bhai R.S.* Rhizosphere actinobacteria for combating *Phytophthora capsici* and *Sclerotium rolfsii*, the major soil borne pathogens of black pepper (*Piper nigrum* L.) // *Biol. Control.* 2017. V. 109. P. 1–13.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.03.006>
37. *Kalayu G.* Phosphate solubilizing microorganisms: Promising approach as biofertilizers // *Inter. J. Agron.* 2019, P. 1–7.
<https://doi.org/10.1155/2019/4917256>
38. *Arai Y., Sparks D.L.* Phosphate Reaction Dynamics in Soils and Soil Components: A Multiscale Approach 2007. P. 135–179.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(06\)94003-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(06)94003-6)
39. *Patel D.K., Archana G., Kumar G.N.* Variation in the nature of organic acid secretion and mineral phosphate solubilization by *Citrobacter* sp. DHRSS in the presence of different sugars // *Curr. Microbiol.* 2008. V. 56(2). P. 168–174.
<https://doi.org/10.1007/s00284-007-9053-0>
40. *Zeng Q., Wu X., Wang J., Ding X.* Phosphate Solubilization and gene expression of phosphate-solubilizing *Bacterium burkholderia* multivorans WS-FJ9 under different levels of soluble phosphate // *J. Microbiol. Biotechnol.* 2017. V. 27(4). P. 844–855.
<https://doi.org/10.4014/jmb.1611.11057>
41. *Lessie T.G., Phibbs P.V.* Alternative pathways of carbohydrate utilization in *Pseudomonads* // *Ann. Rev. Microbiol.* 1984. V. 38(1). P. 359–388.
<https://doi.org/10.1146/annurev.mi.38.100184.002043>

42. Peix A., Mateos P.F., Rodriguez-Barrueco C., Martinez-Molina E., Velazquez E. Growth promotion of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by a strain of *Burkholderia cepacia* under growth chamber conditions // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33(14). P. 1927–1935.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00119-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00119-5)
43. Jorquera M.A., Crowley D.E., Marschner P., Greiner R., Fernández M.T., Romero D., Menezes-Blackburn D., De La Luz Mora M. Identification of β -propeller phytase-encoding genes in culturable *Paenibacillus* and *Bacillus* spp. from the rhizosphere of pasture plants on volcanic soils // FEMS Microbiol. Ecol. 2011. V. 75(1). P. 163–172.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00995.x>
44. Richardson A.E., Simpson R.J. Soil Microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus // Plant Physiol. 2011. V. 156(3). P. 989–996.
<https://doi.org/10.1104/pp.111.175448>
45. Jorquera M.A., Hernández M.T., Rengel Z., Marschner P., de la Luz Mora M. Isolation of culturable phosphobacteria with both phytate-mineralization and phosphate-solubilization activity from the rhizosphere of plants grown in a volcanic soil // Biol. Fertil. Soil. 2008. V. 44(8). P. 1025–1034.
<https://doi.org/10.1007/s00374-008-0288-0>
46. Rodríguez H., Rossolini G.M., Gonzalez T., Li J., Glick B.R. Isolation of a gene from *Burkholderia cepacia* IS-16 encoding a protein that facilitates phosphatase activity // Curr. Microbiol. 2000. V. 40(6). P. 362–366.
<https://doi.org/10.1007/s002840010071>
47. Thaller M.C., Berlutti F., Schippa S., Iori P., Passariello C., Rossolini G.M. Heterogeneous patterns of acid phosphatases containing low-molecular-mass polypeptides in members of the family Enterobacteriaceae // Inter. J. System. Bacteriol. 1995. V. 45(2). P. 255–261.
<https://doi.org/10.1099/00207713-45-2-255>
48. Ohtake H., Wu H., Imazu K., Anbe Y., Kato J., Kuroda A. Bacterial phosphonate degradation, phosphite oxidation and polyphosphate accumulation // Resour. Conserv. Recycl. 1996. V. 18(1–4). P. 125–134.
[https://doi.org/10.1016/S0921-3449\(96\)01173-1](https://doi.org/10.1016/S0921-3449(96)01173-1)
49. Lidbury I.D.E.A., Murphy A.R.J., Scanlan D.J., Bendling G.D., Jones A.M.E., Moore J.D., Goodal, A., Hammond J.P., Wellington E.M.H. Comparative genomic, proteomic and exoproteomic analyses of three *Pseudomonas* strains reveals novel insights into the phosphorus scavenging capabilities of soil bacteria // Environ. Microbiol. 2016. V. 18(10). P. 3535–3549.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.13390>
50. Richardson A.E., Hadobas P.A. Soil isolates of *Pseudomonas* spp. that utilize inositol phosphates // Canad. J. Microbiol. 1997. V. 43(6). P. 509–516.
<https://doi.org/10.1139/m97-073>
51. Miethke M., Marahiel M.A. Siderophore-Based iron acquisition and pathogen control // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2007. V. 71(3). P. 413–451.
<https://doi.org/10.1128/MMBR.00012-07>
52. Scavino A.F., Pedraza R.O. The Role of siderophores in plant growth-promoting bacteria // Bacteria in Agrobiol. Crop Productivity. Berlin, Heidelberg: Springer, P. 265–285.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-37241-4_11
53. Baars O., Zhang X., Morel F.M.M., Seyedsayamdost M.R. The Siderophore metabolome of *Azotobacter vinelandii* // App. Environ. Microbiol. 2016. V. 82(1). P. 27–39.
<https://doi.org/10.1128/AEM.03160-15>
54. Baune M., Qi Y., Scholz K., Volmer D.A., Hayen H. Structural characterization of pyoverdines produced by *Pseudomonas putida* KT2440 and *Pseudomonas taiwanensis* VLB120 // BioMetals. V. 30(4). P. 589–597.
<https://doi.org/10.1007/s10534-017-0029-7>
55. Liu D., Yang Q., Ge K., Hu X., Qi G., Du B., Liu K., & Ding Y. Promotion of iron nutrition and growth on peanut by *Paenibacillus illinoisensis* and *Bacillus* sp. strains in calcareous soil // Brazil. J. Microbiol. 2017. V. 48(4). P. 656–670.
<https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.02.006>
56. Hider R.C., Kong X. Chemistry and biology of siderophores // Natur. Product Rep. 2010. V. 27(5). 637.
<https://doi.org/10.1039/b906679a>
57. Barry S.M., Challis G.L. Recent advances in siderophore biosynthesis // Curr. Opin. Chem. Biol. 2009. V. 13(2). P. 205–215.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.03.008>
58. Ustiatik R., Nuraini Y., Suharjono S., Handayan-to E. Siderophore production of the hg-resistant endophytic bacteria isolated from local grass in the Hg-contaminated soil // J. Eco. Engin. 2021. V. 22(5). P. 129–138.
<https://doi.org/10.12911/22998993/135861>
59. Byers B.R., Powell M.V., Lankford C.E. Iron-chelating hydroxamic acid (schizokinen) active in initiation of cell division in *Bacillus megaterium* // J. Bacteriol. 1967. V. 93(1). P. 286–294.
<https://doi.org/10.1128/jb.93.1.286-294.1967>
60. Storey E.P., Boghazian R., Little J.L., Lowman D.W., Chakraborty R. Characterization of ‘Schizokinen’; a dihydroxamate-type siderophore produced by *Rhizobium leguminosarum* IARI 917 // BioMetals. 2006. V. 19(6). P. 637–649.
<https://doi.org/10.1007/s10534-006-9001-7>
61. Kamber T., Lansdell T.A., Stockwell V.O., Ishimaru C.A., Smits T.H.M., Duffy B. Characterization of the biosynthetic operon for the antibacterial peptide herbicolin in *Pantoea vagans* biocontrol strain C9–1 and incidence in *Pantoea* species // Appl. Environ. Microbiol. 2012. V. 78(12). P. 4412–4419.
<https://doi.org/10.1128/AEM.07351-11>

62. Smith M.J., Shoolery J.N., Schwyn B., Holden I., Neilands J.B. Rhizobactin, a structurally novel siderophore from *Rhizobium meliloti* // J. Amer. Chem. Soc. 1985. V. 107(6). P. 1739–1743.
<https://doi.org/10.1021/ja00292a047>
63. Wright W., Little J., Liu F., Chakraborty R. Isolation and structural identification of the trihydroxamate siderophore vicibactin and its degradative products from *Rhizobium leguminosarum* ATCC14479 bv. *trifolii* // BioMetals. 2013. V. 26(2). P. 271–283.
<https://doi.org/10.1007/s10534-013-9609-3>
64. Mishra A., Baek K.-H. Salicylic acid biosynthesis and metabolism: A Divergent Pathway for plants and bacteria // Biomolecules. 2021. V. 11(5). 705.
<https://doi.org/10.3390/biom11050705>
65. Bachhawat A.K., Ghosh S. Iron transport in *Azospirillum brasilense*: Role of the siderophore spirilobactin // Microbiology. 1987. V. 133(7). P. 1759–1765.
<https://doi.org/10.1099/00221287-133-7-1759>
66. Shah S., Karkhanis V., Desai A. Isolation and characterization of siderophore, with antimicrobial activity, from *Azospirillum lipoferum* M // Curr. Microbiol. V. 25(6). P. 347–351.
<https://doi.org/10.1007/BF01577233>
67. Tindale A.E., Mehrotra M., Ottem D., Page W.J. Dual regulation of catecholate siderophore biosynthesis in *Azotobacter vinelandii* by iron and oxidative stress. The GenBank accession number for the sequence reported in this paper is AF238500 // Microbiology. 2000. V. 146(7). P. 1617–1626.
<https://doi.org/10.1099/00221287-146-7-1617>
68. Ito T. Enzymatic determination of itoic acid, a *Bacillus subtilis* siderophore, and 2,3-dihydroxybenzoic acid // Appl. Environ. Microbiol. 1993. V. 59(7). P. 2343–2345.
<https://doi.org/10.1128/aem.59.7.2343-2345.1993>
69. Wilson M.K., Abergel R.J., Raymond K.N., Arce-neaux J.E.L., Byers B.R. Siderophores of *Bacillus anthracis*, *Bacillus cereus*, and *Bacillus thuringiensis* // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2006. V. 348(1). P. 320–325.
<https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2006.07.055>
70. Eng-Wilmot D.L., Van der Helm D. Molecular and crystal structure of the linear tricatechol siderophore, agrobactin // J. Amer. Chem. Soc. 1980. V. 102(26). P. 7719–7725.
<https://doi.org/10.1021/ja00546a014>
71. Bulen W.A., LeComte J.R. Isolation and properties of a yellow-green fluorescent peptide from *Azotobacter medium* // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1962. V. 9(6). P. 523–528.
[https://doi.org/10.1016/0006-291X\(62\)90119-5](https://doi.org/10.1016/0006-291X(62)90119-5)
72. Sharma A., Johri B.N. Growth promoting influence of siderophore-producing *Pseudomonas* strains GRP3A and PRS9 in maize (*Zea mays* L.) under iron limiting conditions // Microbiol. Res. 2003. V. 158(3). P. 243–248.
<https://doi.org/10.1078/0944-5013-00197>
73. Ahmed E., Holmström S.J.M. Siderophores in environmental research: roles and applications // Microbial Biotechnol. 2014. V. 7(3). P. 196–208.
<https://doi.org/10.1111/1751-7915.12117>
74. Hu J., Wei Z., Weidner S., Friman V.-P., Xu Y.-C., Shen Q.-R., Jousset A. Probiotic *Pseudomonas* communities enhance plant growth and nutrient assimilation via diversity-mediated ecosystem functioning // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 113. P. 122–129.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.029>
75. Hu J., Wei Z., Friman V.-P., Gu S., Wang X., Eisenhaue N., Yang T., Ma J., Shen Q., Xu Y., Jousset A. Probiotic diversity enhances rhizosphere microbiome function and plant disease suppression // MBio. 2016. V. 7(6).
<https://doi.org/10.1128/mBio.01790-16>
76. Kadmiri I.M., Chaouqui L., Azaroual S.E., Sijilmassi B., Yaakoubi K., Wahby I. Phosphate-Solubilizing and auxin-producing Rhizobacteria promote plant growth under saline conditions // Arab. J. Sci. Engin. 2018. V. 43(7.), P. 3403–3415.
<https://doi.org/10.1007/s13369-017-3042-9>
77. Chatterjee S., Sau G.B., Sinha S., Mukherjee S.K. Effect of co-inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on the growth of amaranth plants // Arch. Agron. Soil Sci. 2012. V. 58(12). P. 1387–1397.
<https://doi.org/10.1080/03650340.2011.595002>
78. Adnan M., Fahad S., Zamin M., Shah S., Mian I.A., Danish S., Zafar-ul-Hye M., Battaglia M.L., Naz R.M.M., Saeed B., Saud S., Ahmad I., Yue Z., Brtnicky M., Holatko J., Datta R. Coupling Phosphate-solubilizing bacteria with phosphorus supplements improve maize phosphorus acquisition and growth under lime induced salinity stress // Plants. 2020. V. 9(7). 900.
<https://doi.org/10.3390/plants9070900>
79. Suleman M., Yasmin S., Rasul M., Yahya M., Atta B.M., Mirza M.S. Phosphate solubilizing bacteria with glucose dehydrogenase gene for phosphorus uptake and beneficial effects on wheat // PLoS One. 2018. V. 13(9). e0204408.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204408>
80. Ben Zineb A., Trabelsi D., Ayachi I., Barhoumi F., Ar-oa R., Mhamdi R. Inoculation with elite strains of phosphate-solubilizing *Bacteria* enhances the effectiveness of fertilization with rock phosphates // Geomicrobiol. J. 2020. V. 37(1). P. 22–30.
<https://doi.org/10.1080/01490451.2019.1658826>
81. Tahi M., Khalid U., Ijaz M., Shah G.M., Naeem M.A., Shahid M., Mahmood K., Ahmad N., Kareem F. Combined application of bio-organic phosphate and phosphorus solubilizing bacteria (*Bacillus* strain MWT 14) improve the performance of bread wheat with low fertilizer input under an arid climate // Brazil. J. Microbiol. 2018. V. 49. P. 15–24.
<https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.11.005>

Biological Activity of Soil Bacteria that Stimulate Plant Growth: Nnitrogen Fixation, Phosphate Solubilization, Synthesis of Siderophores. Prospects for the Development of Microbial Consortiums

A. M. Timofeeva^{a,b}, M. R. Galyamov^b, S. E. Sedykh^{a,b,#}

*^aInstitute of Chemical Biology and Fundamental Medicine
of the Siberian Branch of the RAS,
prosp. Akademika Lavrentieva 8, Novosibirsk 630090, Russia*

*^bNovosibirsk State University,
ul. Pirogova 1, Novosibirsk 630090, Russia*

[#]E-mail: sedyh@niboch.nsc.ru

The review provides literature data on soil bacteria that fix atmospheric nitrogen, solubilize phosphates and synthesize siderophores, thereby stimulating plant growth. The prospects of creating bacterial consortia for application to the soil in order to increase crop productivity and reduce the doses of fertilizers are considered. The use of rhizospheric bacteria capable of fixing atmospheric nitrogen, mineralizing inorganic and organic phosphates, increasing the bioavailability of insoluble iron, as well as their consortia, meets the objectives of sustainable agriculture, increases soil fertility and increases crop yields. The combined use of bacteria that stimulate plant growth with mineral fertilizers makes it possible to reduce the amount of fertilizers applied, which is an undoubted trend in sustainable agriculture. Research on the possibility of using various preparations of soil bacteria that stimulate plant growth has been widely carried out abroad in recent years, these studies are relevant for Russian agriculture, have prospects for import substitution and are necessary to achieve technological sovereignty in this area.

Keywords: bacteria that stimulate plant growth, soil bacteria, rhizospheric bacteria, phosphate solubilization, biofertilizers, nitrogen fixation, phosphorus fertilizers, siderophores, sustainable agriculture.