

INFLUENCE OF *NOCARDIA VACCINII* IMV B-7405, *ACINETOBACTER CALCOACETICUS* IMV B-7241 AND *RHODOCOCCUS ERYTHROPOLIS* IMV AS-5017 EXOMETABOLITES ON THE HARVEST OF TOMATO, PEPPER AND BARLEY

D. Piatetska¹, T. Pirog^{1,2}

¹National University of Food Technologies

²Institute of Microbiology and Virology of NASU

Key words:

Phytohormones
Biosynthesis
Complex microbial preparations
Plant productivity

Article history:

Received 16.10.2023
Received in revised form 30.10.2023
Accepted 10.11.2023

Corresponding author:

T. Pirog
E-mail:
tapirog@nuft.edu.ua

Citation: П'ятецька Д. В., Пирог Т. П. (2023). Вплив екзометаболітів *Nocardia vaccinii* IMB B-7405, *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241 і *Rhodococcus erythropolis* IMB AC-5017 на врожайність томатів, перців та ячменю. *Наукові праці НУХТ*, 29(5), 7—20. DOI: 10.24263/2225-2924-2023-29-5-3

ABSTRACT

In recent years, there has been increasing interest in integrated microbial technologies, which make it possible to obtain several practically important metabolites in one technological process. It was previously established that *Nocardia vaccinii* IMV B-7405, *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241 and *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017 synthesize surface-active substances with antimicrobial activity against phytopathogenic bacteria and a complex of stimulating phytohormones on various substrates (including industrial waste).

In this study, it was found that the treatment of tomatoes, peppers and barley with supernatant and phytohormonal extracts of *N. vaccinii* IMV B-7405, *A. calcoaceticus* IMV B-7241 and *R. erythropolis* IMV Ac-5017 was accompanied by stimulation of plant growth and development. In the case of barley seeds treatment with 30-fold diluted supernatants of the culture liquid of IMV B-7405, IMV B-7241 and IMV Ac-5017 strains, the harvest increased by 59, 69 and 83%, respectively, compared to treatment of seeds with water. After treatment of the root system of tomato seedlings with phytohormonal extracts of *N. vaccinii* IMV B-7405 (dilution 1:10000), *A. calcoaceticus* IMV B-7241 (dilution 1:3000) and *R. erythropolis* IMV Ac-5017 (dilution 1:1000) an increase in the total weight of vegetables by 70, 145 and 77%, respectively was observed, compared to water treatment. When treating the root system of pepper seedlings with solutions of phytohormonal extracts of the same concentration, the harvest was 12—77% higher than after treatment with water. The positive effect of extracellular metabolites synthesized by *N. vaccinii* IMV B-7405, *A. calcoaceticus* IMV B-7241 and *R. erythropolis* IMV Ac-5017 on the harvest of agricultural plants is the basis for the development of an integrated technology for the production of microbial preparations with growth-stimulating properties and antimicrobial against phytopathogens activity for use in crop production.

DOI: 10.24263/2225-2924-2023-29-5-3

ВПЛИВ ЕКЗОМЕТАБОЛІТІВ *NOCARDIA VACCINII* IMB B-7405, *ACINETOBACTER CALCOACETICUS* IMB B-7241 І *RHODOCOCCLUS ERYTHROPOLIS* IMB AC-5017 НА ВРОЖАЙНІСТЬ ТОМАТІВ, ПЕРЦІВ ТА ЯЧМЕНЮ

Д. В. П'ятецька¹, Т. П. Пирог^{1,2}

¹Національний університет харчових технологій

²Інститут мікробіології і вірусології НАНУ

Останніми роками збільшується інтерес до інтегрованих мікробних технологій, які дають змогу отримати кілька практично важливих метаболітів в одному технологічному процесі. Раніше було встановлено, що *Nocardia vaccinii* IMB B-7405, *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241 та *Rhodococcus erythropolis* IMB Ac-5017 синтезують на різних субстратах (у тому числі й промислових відходах) поверхнево-активні речовини з антимікробною щодо фітопатогенних бактерій активністю і комплекс фітогормонів стимулювальної дії.

У цьому дослідженні встановлено, що обробка томатів, перцю та ячменю супернатантом і фітогормональними екстрактами *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 і *R. erythropolis* IMB Ac-5017 супроводжувалася стимуляцією росту та розвитку рослин. У разі обробки насіння ячменю розведеними у 30 разів супернатантами культуральної рідини штамів IMB B-7405, IMB B-7241 і IMB Ac-5017 врожай збільшувався на 59, 69 та 83% відповідно порівняно з обробкою насіння водою. Після обробки кореневої системи розсади томатів фітогормональними екстрактами *N. vaccinii* IMB B-7405 (розведення 1:10000), *A. calcoaceticus* IMB B-7241 (розведення 1:3000) і *R. erythropolis* IMB Ac-5017 (розведення 1:1000) спостерігали збільшення сумарної ваги плодів на 70, 145 і 77% відповідно порівняно з обробкою водою. За обробки кореневої системи розсади перцю розчинами фітогормональних екстрактів аналогічної концентрації загальна маса плодів була на 12—77% вищою, ніж після обробки водою. Позитивний вплив на врожайність сільськогосподарських рослин позаклітинних метаболітів, синтезованих *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017, є основою для створення інтегрованої технології одержання мікробних препаратів з ріст-стимулювальною та антимікробною щодо фітопатогенів активністю з метою застосування в рослинництві.

Ключові слова: фітогормони, біосинтез, комплексні мікробні препарати, врожайність рослин.

Постановка проблеми. Протягом останнього десятиліття більшість аграрно-орієнтованих досліджень були спрямовані на вивчення ризосферних мікроорганізмів. Асоціація рослин з мікроорганізмами, які не пригнічують або навіть стимулюють їх розвиток, привертає увагу науковців не тільки як об'єкт дослідження з урахуванням основ взаємодії різних організмів, але й через їх можливе використання в практиці екологічного виробництва сільськогосподарської продукції.

Зараз відомо про велику кількість препаратів для боротьби з фітопатогенними

грибами, на відміну від препаратів проти фітопатогенних бактерій. Раніше було встановлено, що поверхнево-активним речовинам (ПАР) штамів *Nocardia vaccinii* IMB B-7405, *Acinetobacter calcoaceticus* IMB B-7241 та *Rhodococcus erythropolis* IMB Ac-5017 притаманний широкий спектр антиадгезивної та антимікробної активності, у тому числі й щодо фітопатогенних бактерій (Pirog, Konon, Sofilkanych & Iutinskaya, 2013a).

На сучасному етапі все більшого застосування знаходять інтегровані технології, у яких один продуцент використовується для одержання кількох цільових продуктів (Карпенко, 2015; Пирог та ін., 2019; Raajaraam & Raman, 2022). Можливості застосування поліпрепаратів, що містять комплекс метаболітів з різними властивостями, є ширшими порівняно з монопрепаратами, як і їх собівартість.

У попередніх дослідженнях було встановлено, що крім ПАР, *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 також утворюють комплекс фітогормонів (ауксини, цитокініни і гібереліни) (Pirog та ін., 2018). Таким чином, ці штами можуть бути використані як продуценти при розробці інтегрованих технологій з метою використання в сільському господарстві для стимуляції росту рослин і контролю чисельності фітопатогенних бактерій.

Промислове виробництво мікробних ПАР стримується високими витратами на біосинтез. Тому особливої уваги заслуговують інтегровані біотехнології, які базуються на використанні як субстратів дешевих і наявних у великій кількості промислових відходів (відходи виробництва біодизелю та агропромислового комплексу, відпрацьована олія тощо). Крім збереження довкілля в результаті утилізації відходів, підвищується й ефективність таких біотехнологій завдяки низькій собівартості кількох цільових продуктів (Пирог та ін., 2019; Raajaraam, & Raman, 2022).

У попередніх дослідженнях (Pirog, Sofilkanych, Konon, & Shevchuk, 2013b; Pirog та ін., 2018; Pirog, Stabnikov, & Stabnikova, 2023) було встановлено здатність *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 синтезувати ПАР та фітогормони не тільки на традиційних субстратах, а й на відходах (відпрацьована олія). Здатність штамів до одночасного синтезу поверхнево-активних речовин і фітогормонів на різних субстратах дає змогу розглядати їх як перспективні для розробки безвідходної технології одержання комплексних мікробних препаратів для рослинництва.

Зважаючи на наведене вище, **мета статті** полягає в тому, щоб дослідити вплив екзометаболітів *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на ріст і врожайність томатів, перців і ячменю.

Матеріали і методи. Із забруднених нафтою зразків ґрунту були виділені штами нафтоокиснювальних бактерій, ідентифіковані як *Nocardia vaccinii* К-8, *Acinetobacter calcoaceticus* К-4 і *Rhodococcus erythropolis* ЕК-1. Штами К-8, К-4 і ЕК-1 зареєстровані у Депозитарії мікроорганізмів Інституту мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного Національної академії наук України за номерами IMB B-7405, IMB B-7241 і IMB Ac-5017 відповідно.

Для культивування *N. vaccinii* IMB B-7405 використовували рідке середовище такого складу (г/л): NaNO_3 — 0,5; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,1; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0,1; KH_2PO_4 — 0,1; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,01; дріжджовий автолізат — 0,5% (об'ємна частка).

Штам *A. calcoaceticus* IMB B-7241 культивували у середовищі (г/л): $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ — 0,35; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,1; NaCl — 1,0; Na_2HPO_4 — 0,6; KH_2PO_4 — 0,14; pH 6,8—7,0. У середовище додатково вносили дріжджовий автолізат — 0,5% (об'ємна частка) і розчин мікроелементів — 0,1% (об'ємна частка). Розчин мікроелементів містив (г/100 мл): $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 1,1; $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ — 0,6; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,1; $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 0,004; $\text{CoSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,03; H_3BO_3 — 0,006; KI — 0,0001; ЕДТА (трилон Б) — 0,5.

Штам *R. erythropolis* IMB Ac-5017 вирощували в середовищі такого складу (г/л): NaNO_3 — 1,3; NaCl — 1,0; $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ — 0,6; KH_2PO_4 — 0,14; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,1; $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,001; pH 6,8—7,0.

Як джерело вуглецю використовували рафіновану та відпрацьовану після смаження м'яса соняшникову олію (мережа ресторанів McDonald's, Київ, Україна) Концентрація субстратів становила 2% (об'ємна частка).

Як інокулят використовували культури в експоненційній фазі росту, вирощені на середовищах наведеного вище складу, що містили 0,5% (об'ємна частка) відповідного субстрату. Кількість посівного матеріалу (10^{-4} — 10^{-5} кл/мл) становила 5—10% від об'єму поживного середовища. Культивування бактерій здійснювали в колбах об'ємом 750 мл зі 100 мл середовища на качалці (320 об/хв) при 28—30 °C протягом 7 діб.

Після завершення культивування штамів *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 біомасу відділяли центрифугуванням (5000 об/хв, 25 хв). Видалення залишкової соняшникової олії з культуральної рідини здійснювали шляхом триразової екстракції її петролейним ефіром (співвідношення 1:1).

З одержаного супернатанту культуральної рідини отримували фітогормональні екстракти. Гіберелінові й ауксинові екстракти одержували шляхом триразової екстракції етилацетатом (співвідношення 1:1) при pH 2,5, а цитокінінові — екстрагуванням бутанолом (співвідношення 1:1) при pH 8,0. Екстракти випарювали досуха під вакуумом. Сухий залишок повторно розчиняли у 80-відсотковому етанолі. Отримані екстракти зберігали за температури -24 °C. В подальшому використовували їх для проведення вегетаційних дослідів.

Вегетаційні експерименти проводили в теплиці та на вегетаційному майданчику Інституту мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України.

Вегетаційні досліді в теплиці. Експерименти проводили в теплицях у період з квітня по вересень. Як тест-культури використовували томати сорту Чикаго та Груша, а також перці сорту Ротунда. Врожай збирали у період з липня по вересень. Перед посадкою у ґрунт кореневу систему розсади томатів протягом години витримували у розведених в 2 і 3 рази супернатантах культуральної рідини (КР), отриманої після культивування *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на рафінованій олії, а також у розчинах фітогормональних екстрактів: *N. vaccinii* IMB B-7405 (розведення 1:5000 та 1:10000), *A. calcoaceticus* IMB B-7241 (1:3000 та 1:5000). Кореневу систему розсади перців протягом двох годин витримували у розчинах фітогормональних екстрактів: *R. erythropolis* IMB Ac-5017 (розведення 1:1000 та 1:2000), *N. vaccinii* IMB B-7405 (розведення 1:10000), *A. calcoaceticus* IMB B-7241 (розведення 1:3000).

Як позитивний контроль до експериментів з використанням супернатантів культуральної рідини використовували розсаду, витриману протягом години в розчинах екстрактів фітогормонів (розведення 1:1000), одержаних в аналогічних умовах культивування. Як негативний контроль використовували розсаду, витриману протягом години у водопровідній воді. У кожному варіанті було по шість рослин. У процесі експерименту аналізували кількість плодів та їх масу.

Вегетаційні досліді на вегетаційному майданчику. Експерименти проводили в літній період (3 місяці) з використанням насіння пивоварного ячменю сорт. Врожай збирали у вересні. Перед посівом насіння протягом двох годин витримували у розведених в 10 і 20 разів супернатантах культуральної рідини, одержаних після вирощування *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. Erythropolis* IMB Ac-5017 на відпрацьованій олії. Як позитивний контроль використовували насіння, витримане протягом двох годин у розчинах екстрактів фітогормонів (розведення 1:1000), одержаних в аналогічних умовах культивування. Як негативний контроль використовували насіння, витримане протягом години у дистильованій воді. У процесі експерименту аналізували вагу очищеного насіння та визначали приріст врожаю відносно контролю (обробка насіння водою).

Усі досліді повторювали тричі, кількість паралельних вимірювань у кожному досліді становила 3—5. Статистичну обробку експериментальних даних проводили як описано у наших попередніх роботах (Pirog, Konon, Sofilkanych, & Iutinskaya, 2013a; Pirog, Sofilkanych, Konon, & Shevchuk, 2013b). Відмінності середніх показників вважали достовірними на рівні значущості $p < 0,05$.

Викладення основних результатів дослідження. Вибір субстратів (рафінована та відпрацьована після смаження м'яса соняшникова олія) для вирощування *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 з метою вивчення екзометаболітів цих бактерій на сільськогосподарські культури був зумовлений тим, що, по-перше, за умов росту на рафінованій олії штамп *N. vaccinii* IMB B-7405 синтезував найвищу кількість фітогормонів (1124,36 мкг/л) (Pirog та ін., 2018). По-друге, під час культивування на відпрацьованій олії концентрація фітогормонів, синтезованих усіма штамми, була практично однаковою і перебувала в межах 124—135 мкг/л. По-третє, відпрацьована олія є токсичним відходом, викиди якої в Україні не регламентуються, а використання її як субстрату дасть змогу одночасно утилізувати небезпечні відходи та знизити собівартість комплексного мікробного препарату для рослинництва.

Синтез фітогормонів штамами *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017. У табл. 1 наведено дані щодо утворення фітогормонів під час культивування *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на рафінованій і відпрацьованій олії. Ці дані необхідні для визначення ступеня розведення супернатанту культуральної рідини до оптимальної за фітогормонами концентрації з метою максимальної стимуляції врожайності рослин.

Урожайність пивоварного ячменю за обробки екзометаболітами штамів *IMB B-7405*, *IMB B-7241* та *IMB Ac-5017*. Експерименти показали, що обробка насіння ячменю екзометаболітами *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 супроводжувалася стимуляцією росту ячменю та збільшенням його врожайності (табл. 2).

Таблиця 1. Синтез фітогормонів *N. vaccinii* IMB В-7405, *A. calcoaceticus* IMB В-7241 та *R. erythropolis* IMB Ас-5017

Штам	Ауксини, мкг/л	Гіббереліни, мкг/л	Цитокініни, мкг/л	Сумарна концентрація, мкг/л
Субстрат — рафінована олія				
<i>N. vaccinii</i> IMB В-7405	770,4	5,96	348,0	1124,36
<i>A. calcoaceticus</i> IMB В-7241	39,6	8,0	75,1	122,7
<i>R. erythropolis</i> IMB Ас-5017	19,4	7,8	17,1	44,3
Субстрат — відпрацьована олія				
<i>N. vaccinii</i> IMB В-7405	23,3	46,8	53,9	124,0
<i>A. calcoaceticus</i> IMB В-7241	83,2	9,5	43,6	136,3
<i>R. erythropolis</i> IMB Ас-5017	91,3	5,8	37,8	134,9

Таблиця 2. Показники урожайності ячменю за обробки екзометаболітами *N. vaccinii* IMB В-7405, *A. calcoaceticus* IMB В-7241 та *R. erythropolis* IMB Ас-5017

Штам-продуцент	Варіант обробки	Вага насіння, г	Збільшення врожаю, % до контролю
<i>N. vaccinii</i> IMB В-7405	Супернатант КР (1:1)	331	42
	Супернатант КР (1:2)	371	59
	Екстракт фітогормонів (1:1000)	370	58
<i>A. calcoaceticus</i> IMB В-7241	Супернатант КР (1:1)	394	68
	Супернатант КР (1:2)	396	69
	Екстракт фітогормонів (1:1000)	345	47
<i>R. erythropolis</i> IMB Ас-5017	Супернатант КР (1:1)	312	33
	Супернатант КР (1:2)	429	83
	Екстракт фітогормонів (1:1000)	381	63

Примітка. Вага насіння в контрольному варіанті (обробка насіння ячменю водою) становила 234 г. КР — культуральна рідина.

Найвищий (83 %) приріст врожаю досягався за обробки насіння ячменю розведеним у 20 разів супернатантом штаму *R. erythropolis* IMB Ас-5017. Незалежно від розведення супернатанту *A. calcoaceticus* IMB В-7241 спостерігали однакове збільшення врожаю ячменю (68—69%). Менш ефективним виявився супернатант *N. vaccinii* IMB В-7405: максимальне підвищення врожайності ячменю становило 58%.

Оскільки концентрація фітогормонів, синтезованих *A. calcoaceticus* IMB В-7241, *N. vaccinii* IMB В-7405 та *R. erythropolis* IMB Ас-5017 на відпрацьованій олії є практично однаковою (див. табл. 1), однаковий приріст врожаю ячменю незалежно

від розведення супернатанту штаму ІМВ В-7241 (на відміну від супернатанту штамів Ас-5017 і ІМВ В-7405, див. табл. 2) можна пояснити тим, що цей штам утворює й інші метаболіти, що позитивно впливають на ріст ячменю.

Літературні дані підтверджують збільшення врожайності злакових культур під дією ризобактерій (PGPR-бактерії — plant growth promoting rhizobacteria) та синтезованих ними фітогормонів.

Так, передпосівна інокуляція насіння кукурудзи та пшениці штамами *Azospirillum brasilense* супроводжувалася підвищенням врожайності на 27 та 31% відповідно (Hungria та ін., 2010). У праці (Khalid, Arshad, & Zahir, 2004) було ізольовано, проте не ідентифіковано, кілька штамів ризобактерій та показано, що вони синтезують ауксини у значних кількостях (5,1—12,1 мг/л). Завдяки передпосівній обробці насіння пшениці врожай збільшився на 15—27,5%.

Підвищення на 9—24% врожайності рису спостерігали в разі обробки насіння PGPR-бактеріями *Gluconacetobacter diazotrophicus* LMG7603, *Herbaspirillum seropedicae* LMG6513, *Azospirillum lipoferum* 4В LMG4348 та *Burkholderia vietnamiensis* LMG10929, які синтезують фітогормони ауксинової природи (індоліл-оцтову кислоту, ІОК) (Govindarajan, Balandreau, & Lakshminarasimhan, 2008). Інші дослідники (Chouya та ін., 2020) встановили, що виділений з ризосфери вівса штам *Streptomyces roseocinereus* MS1B15 утворював 6,34 мг/л ІОК, а інокуляція насіння суспензією штаму сприяла збільшенню довжини пагона на 20, ваги вівса — на 6%.

Інокуляція насіння ячменю ендofітним галотолератним штамом *Pseudomonas flavescens* D5 (Ignatova та ін., 2022), ізольованим з цикорію (*Cichorium intybus* L.), в умовах сольового стресу сприяла збільшенню маси пагона рослин ячменю до 30, а маси кореня — до 20%. Встановлено, що штам D5 продукував 45,2 мг/л ІОК на середовищі з 15% NaCl. У дослідженні (Mahmoud та ін., 2020) також встановлено здатність ризобактерій *Bacillus mojavensis* S1, *Bacillus pumilus* S2 та *Pseudomonas fluorescens* S3, які за наявності 200 мМ NaCl утворювали 9,0—48,2 мг/мл ІОК, індукувати захист ячменю від сольового стресу.

Після інокуляції насіння ячменю ізольованим з його ризосфери штамом *P. fluorescens* B2-10, здатним до синтезу ІОК, висота рослин збільшувалася на 10, довжина колоса — на 30, вага 1000 зернят — на 14, а кількість зернят на колосі — на 14,6% (Azadikhah, Jamali, & Bayat, 2019).

Встановлені вищі показники приросту врожаю ячменю у наших дослідженнях (див. табл. 2) можуть бути пояснені не лише дією фітогормонів, а й поверхнево-активних речовин, що містяться у супернатанті культуральної рідини. Так, дослідниками (Карпенко, 2015) було показано, що передпосівна обробка насіння злакових, бобових, олійних культур комплексами мікробних ПАР (позаклітинних рамноліпідів і полісахаридів *Pseudomonas* sp. PS-17, клітинно-зв'язаних трегалозоліпідів, жирних кислот і каротиноїдів та позаклітинного ліпоамінополісахаридного комплексу *Gordonia rubripertincta* УКМ Ас-122) сприяла підвищенню енергії проростання насіння, ростових, біохімічних показників рослин, врожайності. Встановлено, що рамноліпідний комплекс (0,01—0,05 г/л) є ефективним регулятором росту злакових культур, зокрема, ячменю, жита, а також пшениці. За передпосівної обробки насіння пшениці розчином рамноліпідного біокомплексу ве-

гетативна маса рослин підвищувалася на 16,0—35,0% відносно контролю. У (Карпенко, 2015) зазначається, що позитивний вплив ПАР на рослини пов'язаний, імовірно, з підвищенням проникності клітинних мембран, що сприяє біодоступності поживних та інших екзогенних речовин, а також з активуванням метаболічних процесів ґрунтової мікробіоти. Крім того, застосування комплексів мікробних ПАР спільно з індоліл-3-оцтовою кислотою сприяло підвищенню активності цього фітогормону. Аналогічний вплив ПАР на ІОК визначено і в біотесті на ризогенез живців квасолі. Результати свідчать про можливість зменшення робочої дози ІОК у 2—4 рази у композиціях з ПАР (Карпенко, 2015).

Отже, літературні дані підтверджують, що обробка насіння злакових культур ріст-стимулюючими бактеріями сприяє підвищенню врожайності. Причому серед проаналізованих нами джерел найбільший приріст урожаю зерна становив 31%, у той час як в нашому дослідженні було одержано приріст 33—83%. Це свідчить про значний вплив екзометаболітів *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на ріст і розвиток ячменю.

Врожайність томатів за обробки екзометаболітами штамів IMB B-7405, IMB B-7241 та IMB Ac-5017. Експерименти показали, що обробка розсади томатів сорту Чикаго екзометаболітами штамів *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 перед висадкою у ґрунт стимулювала ріст розсади, збільшувала кількість сформованих квіток і прискорювала утворення та дозрівання плодів (табл. 3).

Таблиця 3. Вплив позаклітинних метаболітів *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на врожайність томатів сорту Чикаго

Штам-продуцент	Варіант обробки	Кількість плодів, шт.	Сумарна вага плодів, г
<i>N. vaccinii</i> IMB B-7405	Супернатант КР (1:1)	10	673
	Супернатант КР (1:2)	14	834
	Екстракт фітогормонів (1:1000)	12	647
<i>A. calcoaceticus</i> IMB B-7241	Супернатант КР (1:1)	21	971
	Супернатант КР (1:2)	18	858
	Екстракт фітогормонів (1:1000)	15	611
<i>R. erythropolis</i> IMB Ac-5017	Супернатант КР (1:1)	18	987
	Супернатант КР (1:2)	25	1226
	Екстракт фітогормонів (1:1000)	33	2069

Примітка. Сумарна вага плодів у контрольному варіанті (обробка кореневої системи томатів водою) становила 1167 г, а кількість плодів — 15 шт. КР — культуральна рідина.

Обробка розсади томатів розведеним у 2 і 3 рази супернатантом, а також екстрактом фітогормонів штаму *R. erythropolis* IMB Ac-5017 супроводжувалася збільшенням кількості плодів на 12, 56 і 106% відповідно порівняно з обробкою водою. Зазначимо, що урожайність томатів в кінці вегетації у варіанті з обробкою екстрактом фітогормонів перевищила контроль на 77%.

Що стосується екзометаболітів штаму *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241, то за обробки супернатантом, розведеним у 2 і 3 рази, вага плодів знижувалася, проте їх кількість перевищувала таку в контрольному варіанті на 20 і 40% відповідно. Обробка екзометаболітами штаму *N. vaccinii* ІМВ В-7405 не спричиняла стимулювальної дії на врожайність рослин томатів (див. табл. 3).

Різні результати впливу екзометаболітів трьох досліджуваних штамів на врожайність томатів (див. табл. 3) може бути зумовлена різною концентрацією фітогормонів, синтезованих *N. vaccinii* ІМВ В-7405, *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241 та *R. Erythropolis* ІМВ Ас-5017 на рафінованій олії (див. табл. 1). Штам *N. vaccinii* ІМВ В-7405 синтезує майже в 10 разів більше фітогормонів, ніж *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241 та в 25 разів більше, ніж *R. erythropolis* ІМВ Ас-5017. Відомо, що фітогормони у високих концентраціях спричиняють пригнічувальну дію на рослини, а не стимулювальну (Pirog та ін., 2018). Оскільки розведення супернатантів культуральної рідини всіх трьох штамів під час обробки томатів були однаковими, то концентрація фітогормонів в них відрізнялася на порядки, а оптимальною для стимуляції росту і збільшення врожайності рослин виявилася концентрація екзометаболітів *R. erythropolis* ІМВ Ас-5017.

Тому на наступному етапі з метою визначення ефективної концентрації фітогормонів обробку кореневої системи томатів проводили розбавленими розчинами фітогормональних екстрактів штамів ІМВ В-7405 та ІМВ В-7241 (табл. 4).

Таблиця 4. Показники урожайності томатів сорту Груша за обробки фітогормональними екстрактами *N. vaccinii* ІМВ В-7405 та *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241

Штам-продуцент	Розведення фітогормонального екстракту	Кількість плодів, шт.	Сумарна вага плодів, г
<i>N. vaccinii</i> ІМВ В-7405	1:5000	19	481
	1:10000	25	705
<i>A. calcoaceticus</i> ІМВ В-7241	1:3000	41	1054
	1:5000	28	701

Примітка. Сумарна вага плодів у контрольному варіанті (обробка кореневої системи розсади томатів водою) становила 428 г, а кількість плодів — 17 штук.

Експерименти показали, що обробка розсади томатів сорту Груша екзометаболітами штамів *N. vaccinii* ІМВ В-7405 та *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241 перед висадкою в ґрунт супроводжувалася стимуляцією росту розсади, прискоренням дозрівання плодів та збільшення їх кількості і ваги (табл. 4).

Залежно від ступеня розведення фітогормональних екстрактів загальна вага плодів, зібраних з оброблених рослин, була на 11—145% вищою, ніж у контрольному варіанті (табл. 4). Найбільший приріст врожайності (64 і 145%) спостерігався в разі обробки рослин розчинами фітогормональних екстрактів *N. vaccinii* ІМВ В-7405 (розведення 1:10000) та *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241 — (розведення 1:3000) відповідно.

Одержані результати можуть бути використані в подальшому для підбору оптимального розведення фітогормонвмісних супернатантів культуральної рідини продуцентів ПАР при використанні їх у рослинництві для стимуляції росту сільськогосподарських рослин.

У літературі наявні дані щодо впливу PGPR-бактерій на врожайність рослин. Так, у праці (Gravel, Antoun, & Tweddell, 2007) повідомляється про те, що передпосівна інокуляція насіння томатів різними штамми бактерій роду *Pseudomonas* супроводжувалася підвищенням ваги плодів на 9—14% порівняно з обробкою дистильованою водою.

Babu із співавт. (Babu, Jogaiah, & Tran, 2015) було продемонстровано позитивний вплив обробки п'ятьма неідентифікованими штамми PGPR-бактерій, здатними до синтезу ІОК, на врожайність томатів: вага плодів перевищувала контроль на 51,3—116,0%. Крім того, автори відмітили більш раннє утворення квіток на оброблених бактеріями рослинах. Зазначимо, що такий самий ефект спостерігали і ми під час дослідження впливу екзометаболітів *N. vaccinii* ІМВ В-7405 на томати.

Прикоренева обробка томатів суспензією *Streptomyces thermocarboxyodus* BPSAC147 після висадки пророщеного насіння в ґрунт супроводжувалася збільшенням довжини пагона і кореня рослин на 6 і 43,5% відповідно порівняно з необробленими рослинами (Passari, Upadhyaya, & Singh, 2019).

У праці (Almaghrabi, Massoud, & Abdelmoneim, 2013) показано, що передпосівна обробка томатів штамми ризобактерій *Pseudomonas putida*, *P. fluorescens*, *Serratia marcescens*, *Bacillus amyloliquefaciens*, *Bacillus subtilis* та *Bacillus cereus* підвищувала вагу стебла, висоту рослин та їх врожай. Так, після обробки штамом *S. marcescens* кількість плодів підвищувалася на 6 шт/рослину, а їх сумарна вага — на 180,3 г.

Ahirwar із співавт. (Ahirwar, Gupta, & Ramana, 2015) встановили, що обробка насіння томатів культуральною рідиною ізольованого з їх ризосфери штаму *P. fluorescens*, SS5, здатного до синтезу ІОК, дала змогу збільшити кількість плодів на 57, а загальну вагу томатів на 28% порівняно з контролем.

У праці (Riyanti, Susilowati, & Listanto, 2019) встановлено, що *Pseudomonas fragi*, який продукував до 14,77 мг/л ІОК, сприяв підвищенню врожайності томатів: кількість плодів на оброблених рослинах була майже в 5 разів більшою, ніж на необроблених, а висота рослин збільшилася на 7%.

Goudjal із співавт. (Goudjal та ін., 2014) продемонстрували, що після обробки насіння томатів супернатантом *Streptomyces* sp. СА-2, що містив 50 мкг/мл ІОК, довжина коренів і стебла рослин через 14 днів була в 1,4 і 1,2 раза більшою, ніж у необроблених томатів.

Після витримування кореневої системи саджанців шпинату, салату й томатів в культуральній рідині ризобактерій *Pseudomonas* S2 та *Pseudomonas* S4 суха маса пагонів збільшувалася на 48—74% порівняно з контрольним варіантом без обробки (Hsu, & Micallef, 2017).

Завдяки обробці рослин томатів ізолятом *Bacillus* sp. ЗМК13, виділеним з ризосфери цих рослин, вага пагона підвищувалася у 4, а довжина — у 2,3 раза. (Shah, Amagesan, & Krishnamurthy, 2020). Автори встановили, що штам ЗМК13 продукує ІОК на рівні від 10,28 до 25,81 мкг/мл.

Дослідниками (Passari та ін., 2016) з ризосфери томату (*Solanum lycopersicum*) було виділено ендofітний штам *Streptomyces* sp. DBT20, який виявляв антифунгальну активність щодо фітопатогенних грибів родів *Fusarium*, *Aspergillus* і *Colletotrichum*. Після прикореневої обробки томатів і перцю чилі суспензією штаму

DBT20 довжина кореня та пагона підвищувалися на 12—33% порівняно з необробленими рослинами. Автори встановили, що антагоністична активність *Streptomyces* sp. DBT20 щодо фітопатогенних грибів забезпечується синтезом антибіотиків, у той час як антимікробна активність досліджуваних нами штамів *A. calcoaceticus* IMB B-7241, *N. vaccinii* IMB B-7405 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 (причому не тільки антифунгальна, а й антибактеріальна) зумовлена наявністю комплексу поверхнево-активних речовин, механізм дії яких, на відміну від антибіотиків, не викликає резистентності патогенних мікроорганізмів.

У праці (Parasuraman та ін., 2020) встановлено, що виділені з ризосфери баклажану та чилі штами *Pseudomonas aeruginosa* JB та JC підвищували схожість та індекс життєздатності насіння відповідних рослин порівняно з варіантом без обробки. Крім того, ці штами характеризувалися антимікробною щодо *Fusarium oxysporum* та *Alternaria solani* активністю.

Отже, дослідження (Passari та ін., 2016; Parasuraman та ін., 2020) підтверджують актуальність інтегрованих мікробних технологій, спрямованих на досягнення двох цілей: підвищення врожайності та захист рослин від фітопатогенних грибів. Проте зазначимо, що досліджувані штами мають суттєву перевагу перед описаними в (Passari та ін., 2016; Parasuraman та ін., 2020), оскільки характеризуються антимікробною активністю не тільки щодо фітопатогенних грибів, а й фітопатогенних бактерій (Pirog, Konon, Sofilkanich, & Iutinskaya, 2013a).

Врожайність перців за обробки екзометаболітами штамів IMB B-7405, IMB B-7241 та IMB Ac-5017. Як другу тест-культуру було обрано перці сорту Ротунда, які, так само, як і томати, належать до сімейства Пасльонових. В експериментах досліджували вплив на врожайність рослин оптимальної для кожного штаму концентрації фітогормонів, визначеної на основі попередніх досліджень з обробки томатів (табл. 3 і табл. 4).

Встановлено, що в усіх варіантах обробки кореневої системи розсади перцю фітогормональними екстрактами досліджуваних штамів прискорювалося цвітіння та дозрівання плодів, а також збільшувалася їхня кількість або маса порівняно з обробкою водою (табл. 5).

Таблиця 5. Вплив фітогормональних екстрактів *N. vaccinii* IMB B-7405, *A. calcoaceticus* IMB B-7241 та *R. erythropolis* IMB Ac-5017 на врожайність перців

Штам-продуцент	Розведення фітогормонального екстракту	Кількість плодів, шт.	Сумарна вага плодів, г
<i>R. erythropolis</i> IMB Ac-5017	1:1000	10	288
	1:2000	8	263
<i>N. vaccinii</i> IMB B-7405	1:10000	10	457
<i>A. calcoaceticus</i> IMB B-7241	1:3000	12	406

Примітка. Сумарна вага плодів у контрольному варіанті (обробка кореневої системи розсади перцю водою) становила 258 г, а кількість плодів — 8 штук.

Дані, наведені в табл. 5, показують, що обробка рослин екзометаболітами *N. vaccinii* IMB B-7405 (розведення 1:10000) та *A. calcoaceticus* IMB B-7241 (розведення 1:3000) найкраще стимулювала ріст і розвиток перців: кількість плодів і

загальна вага перевищувала контроль на 25—50% і 77—57% відповідно. Ці результати збігаються з одержаними в експериментах з томатами, що свідчить про те, що така концентрація фітогормонів є оптимальною для стимуляції росту рослин.

У літературі є приклади позитивного впливу на розвиток перцю як виділених з його ризосфери бактерій, так і неасоційованих з рослиною.

За обробки перцю культуральною рідиною *Methylobacterium populi* Gen-B2 вага пагона збільшувалася у 5 разів, а його висота — в 1,6 раза порівняно з обробкою неінокульованим середовищем (Yang, Shi, & Lu, 2022). Штам було виділено з ризосфери цукрової тростини та визначено, що він здатний до синтезу ІОК (6,46 мг/л).

У (Samaddar, Chatterjee, & Sa, 2019) показано, що ко-інокуляція перцю штамми *Pseudomonas frederiksbergensis* OB139 та *Pseudomonas vancouverensis* OB155 сприяла збільшенню довжини пагона на 16—23% порівняно з необробленими рослинами. Також збільшилися суха вага рослин і довжина кореня. Дослідники пояснюють це здатністю штамів до утворення ІОК, сидерофорів, саліцилової кислоти, здатності до сольобілізації фосфатів.

Ізолят з ризосфери перцю, *Serratia nematodiphila* PEJ1011, утворює ГК₄ у кількості 8650 нг/л (Kang, Khan, & Joo, 2015). Інокуляція штамом PEJ1011 рослин перцю підвищувала довжину кореня та стебла на 55,8 та 12,9% відповідно.

Штами *B. cereus* MJ-1, *Bacillus macroides* CJ-29 і *B. pumilus* CJ-69, ізольовані з ризосфери червоного перцю, сприяли збільшенню висоти рослин на 11—14, а їх ваги — на 21—30% порівняно з контролем (Joo, Kim, & Rhee, 2004). Автори зазначають, що ці штамми утворюють біологічно активні гібереліни ГК₁, ГК₃, ГК₄ і ГК₇ у концентрації 17—87 нг/л, і стимуляція росту рослин зумовлена синтезом саме гіберелінів, оскільки в культуральній рідині досліджуваних штамів не виявлені інші фітогормони.

У доступній літературі нам не вдалося знайти інформації про стимулювальний ефект здатних до синтезу фітогормонів бактерій на кількість і вагу перців, у зв'язку з чим неможливо провести порівняння одержаних даних щодо впливу екзометаболітів *N. vaccinii* ІМВ В-7405, *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241 і *R. Erythropolis* ІМВ Ас-5017 на врожайність цих рослин. Водночас очевидним є зв'язок між обробкою перців бактеріями, які утворюють позаклітинні фітогормони, і стимуляцією росту та розвитку рослин, що узгоджується з нашими експериментальними даними.

Висновки

Одержані раніше (Pirog, Konon, Sofilkanich, & Iutinskaya, 2013a; Pirog, Sofilkanich, Konon, & Shevchuk, 2013b; Pirog та ін., 2018; Пирог та ін., 2019) і наведені у цій статті результати є основою для розробки інтегрованої безвідходної технології з використанням штамів *N. vaccinii* ІМВ В-7405, *A. calcoaceticus* ІМВ В-7241 і *R. erythropolis* ІМВ Ас-5017, що дасть змогу отримати в одному процесі комплексні мікробні препарати з різноманітними біологічними властивостями. Так, при одержанні препаратів ПАР осаджені клітини можуть бути використані для очищення води від нафти; отриманий супернатант культуральної рідини може бути

використаний у двох напрямках: для подальшого виділення ПАР з антиадгезивними і антимікробними (зокрема й щодо фітопатогенних бактерій) властивостями, або як препарат для використання в сільському господарстві з метою стимуляції росту рослин (завдяки наявності фітогормонів ауксинової, цитокінінової і гібереллової природи) та контролю чисельності фітопатогенів (завдяки наявності ПАР).

Література

Карпенко, О. В. (2015). *Наукові засади створення біотехнологій поверхнево-активних речовин з поліфункціональними властивостями* (Дис. д-ра техн. наук). Національний університет харчових технологій, Київ. <https://dspace.nuft.edu.ua/jspui/handle/123456789/20251>.

Пирог, Т. П., Ключка, Л. В., Клименко, Н. О., Шевчук, Т. А., Іутинська, Г. О. (2019). Інтегровані технології мікробного синтезу кількох цільових продуктів. *Мікробіологічний журнал*, 81(6), 86—106. <https://doi.org/10.15407/microbiolj81.06.110>.

Almaghrabi, O. A., Massoud, S. I., & Abdelmoneim, T. S. (2013). Influence of inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on tomato plant growth and nematode reproduction under greenhouse conditions. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 20(1), 57—61. doi: 10.1016/j.sjbs.2012.10.004.

Ahirwar, N. K., Gupta, G., Singh, V., Rawley, R. K., & Ramana, S. (2015). Influence on growth and fruit yield of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants by inoculation with *Pseudomonas fluorescence* (SS5): Possible role of plant growth promotion. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 4(2), 720—730. <http://www.ijcmas.com>.

Azadikhah, M., Jamali, F., Nooryazdan, H. R., & Bayat, F. (2019). Growth promotion and yield enhancement of barley cultivars using ACC deaminase producing *Pseudomonas fluorescens* strains under salt stress. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 17(1), e0801. <https://doi.org/10.5424/sjar/2019171-13828>.

Babu, A. N., Jogaiah, S., Ito, S. I., Nagaraj, A. K., & Tran, L. S. P. (2015). Improvement of growth, fruit weight and early blight disease protection of tomato plants by rhizosphere bacteria is correlated with their beneficial traits and induced biosynthesis of antioxidant peroxidase and polyphenol oxidase. *Plant Science*, 231, 62—73. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.11.006.

Goudjal, Y., Toumatia, O., Yekkour, A., Sabaou, N., Mathieu, F., & Zitouni, A. (2014). Biocontrol of *Rhizoctonia solani* damping-off and promotion of tomato plant growth by endophytic actinomycetes isolated from native plants of Algerian Sahara. *Microbiological Research*, 169(1), 59—65. doi: 10.1016/j.micres.2013.06.014.

Govindarajan, M. (2008). Effects of the inoculation of *Burkholderia vietnamensis* and related endophytic diazotrophic bacteria on grain yield of rice. *Microbial Ecology*, 55(1), 21—37. doi: 10.1007/s00248-007-9247-9.

Gravel, V., Antoun, H., & Tweddell, R. J. (2007). Growth stimulation and fruit yield improvement of greenhouse tomato plants by inoculation with *Pseudomonas putida* or *Trichoderma atroviride*: possible role of indole acetic acid (IAA). *Soil Biology and Biochemistry*, 39(8), 1968—1977. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.02.015>.

Hsu, C. K., & Micallef, S. A. (2017). Plant-mediated restriction of *Salmonella enterica* on tomato and spinach leaves colonized with *Pseudomonas* plant growth-promoting rhizobacteria. *International Journal of Food Microbiology*, 259, 1—6. doi: 10.1016/j.ijfoodmicro.2017.07.012.

Hungria, M., Campo, R. J., Souza, E. M., & Pedrosa, F. O. (2010). Inoculation with selected strains of *Azospirillum brasilense* and *A. lipoferum* improves yields of maize and wheat in Brazil. *Plant and Soil*, 331(1—2), 413—425. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0262-0>.

Ignatova, L., Usmanova, A., Brazhnikova, Y., Omirbekova, A., Egamberdieva, D., Mukasheva, T., ... & Goncharova, A. (2022). Plant probiotic endophytic *Pseudomonas flavescens* D5 strain for protection of barley plants from salt stress. *Sustainability*, 14(23), 15881. <https://doi.org/10.3390/su142315881>.

Joo, G. J., Kim, Y. M., Lee, I. J., Song, K. S., & Rhee, I. K. (2004). Growth promotion of red pepper plug seedlings and the production of gibberellins by *Bacillus cereus*, *Bacillus macroides* and *Bacillus pumilus*. *Biotechnology Letters*, 26(6), 487—491. doi: 10.1023/b:bile.0000019555.87121.34.

- Kang S. M., Khan A. L., Waqas, M., You, Y. H., Hamayun, M., & Joo, G. J. (2015). Gibberellin-producing *Serratia nematodiphila* PEJ1011 ameliorates low temperature stress in *Capsicum annuum* L. *European Journal of Soil Biology*, 68: 85—93. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.02.005>.
- Khalid, A., Arshad, M., & Zahir, Z. A. (2004). Screening plant growth-promoting rhizobacteria for improving growth and yield of wheat. *Journal of Applied Microbiology*, 96(3), 473—480. doi: 10.1046/j.1365-2672.2003.02161.x.
- Mahmoud, O. M. B., Hidri, R., Talbi-Zribi, O., Taamalli, W., Abdelly, C., & Djébal, N. (2020). Auxin and proline producing rhizobacteria mitigate salt-induced growth inhibition of barley plants by enhancing water and nutrient status. *South African Journal of Botany*, 128, 209—217. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.10.023>.
- Parasuraman, P., Pattnaik, S. S., Busi, S., Marraiki, N., Elgorban, A. M., & Syed, A. (2020). Isolation and characterization of plant growth promoting rhizobacteria and their biocontrol efficacy against phytopathogens of tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 156(1), 164—170. <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1845842>.
- Passari, A. K., Chandra, P., Mishra, V. K., Leo, V. V., Gupta, V. K., Kumar, B., & Singh, B. P. (2016). Detection of biosynthetic gene and phytohormone production by endophytic actinobacteria associated with *Solanum lycopersicum* and their plant-growth-promoting effect. *Research in Microbiology*, 167(8), 692—705. doi: 10.1016/j.resmic.2016.07.001.
- Passari, A. K., Upadhyaya, K., Singh, G., Abdel-Azeem, A. M., Thankappan, S., Uthandi, S., ... & Singh, B. P. (2019). Enhancement of disease resistance, growth potential, and photosynthesis in tomato (*Solanum lycopersicum*) by inoculation with an endophytic actinobacterium, *Streptomyces thermo-carboxydus* strain BPSAC147. *PLoS One*, 14(7), e0219014. doi: 10.1371/journal.pone.0219014.
- Pirog, T. P., Iutynska, G. O., Leonova, N. O., Beregova, K. A., & Shevchuk, T. A. (2018). Microbial synthesis of phytohormones. *Biotechnologia Acta*, 11(1), 5—24. <https://doi.org/10.15407/biotech11.01.005>.
- Pirog, T. P., Konon, A. D., Sofilkanych, A. P., & Iutinskaya, G. A. (2013a). Effect of surface-active substances of *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241, *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017, and *Nocardia vaccini* K-8 on phytopathogenic bacteria. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 49(4), 360—367. <https://doi.org/10.1134/S000368381304011X>.
- Pirog, T., Sofilkanych, A., Konon, A., & Shevchuk, T. (2013b). Intensification of surfactants' synthesis by *Rhodococcus erythropolis* IMV Ac-5017, *Acinetobacter calcoaceticus* IMV B-7241 and *Nocardia vaccini* K-8 on fried oil and glycerol containing medium. *Food and Bioproducts Processing*. 91(2), 149—157. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fbp.2013.01.001>.
- Pirog, T., Stabnikov, V., & Stabnikova, O. (2023). Microbial surfactants production from industrial waste. In: O. Stabnikova, O. Shevchenko, V. Stabnikov, O. Paredes-López (Eds.) *Bioconversion of Waste to Value-Added Products*, pp. 271—304. CRC Press, Boca Raton. doi: 10.1201/9781003329671-2.
- Raajaraam, L., & Raman K. A. (2022). Computational framework to identify metabolic engineering strategies for the co-production of metabolites. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 9:779405. doi: 10.3389/fbioe.2021.779405.
- Riyanti, E. I., Susilowati, D. N., Mulya, K., & Listanto, E. (2019). Growth improvement of tomato with the application of bacterial isolates producing indole acetic acid (IAA) and phosphate solubilizer. *Indonesian Journal of Agricultural Science*, 20(1), 35. <http://dx.doi.org/10.21082/ijas.v20n1.2019.p35-42>.
- Samaddar, S., Chatterjee, P., Choudhury, A. R., Ahmed, S., & Sa, T. (2019). Interactions between *Pseudomonas* spp. and their role in improving the red pepper plant growth under salinity stress. *Microbiological Research*, 19, 66—73. doi: 10.1016/j.micres.2018.11.005.
- Shah, R., Amaresan, N., Patel, P., Jinal, H. N., & Krishnamurthy, R. (2020). Isolation and characterization of *Bacillus* spp. endowed with multifarious plant growth-promoting traits and their potential effect on tomato (*Lycopersicon esculentum*) seedlings. *Arabian Journal for Science and Engineering*, 45, 4579—4587. <https://doi.org/10.1007/s13369-020-04543-1>.
- Yang, T., Shi, F., An, Y., Sun, D., & Lu, Y. (2022). Isolation of a pink-pigmented facultative methylotrophic bacteria and its growth-promoting effect on pepper plants. *Current Science*, 123, 214. <https://www.currentscience.ac.in/Volumes/123/02/0214.pdf>. УДК 579.66