

## ВПЛИВ ПРАЙМУВАННЯ МЕТАБОЛІТАМИ РІСТ-СТИМУЛЮВАЛЬНИХ БАКТЕРІЙ НА РОЗВИТОК РОСЛИН ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

Котляр М.М.<sup>1,2</sup>, Калініченко О.О.<sup>1</sup>, Маслак В.І.<sup>1</sup>, Охмат О.А.<sup>1</sup>, Юнгін О.С.<sup>1,3,4</sup>

<sup>1</sup>Київський національний університет технологій та дизайну

вул. Мала Шияновська, 2, 01001, м. Київ

<sup>2</sup>АО «Фармак»

вул. Кирилівська, 63, 04080, м. Київ

<sup>3</sup>Інститут молекулярної біології і генетики Національної академії наук України

вул. Академіка Заболотного, 150, 03680, м. Київ

<sup>4</sup>Університет Вітовта Великого

К. Donelaičio g. 58, 44248, Каунас, Литва

[nikolajkotlar43@gmail.com](mailto:nikolajkotlar43@gmail.com), [kalinichenko742135@gmail.com](mailto:kalinichenko742135@gmail.com),

[vbelfayr@gmail.com](mailto:vbelfayr@gmail.com), [oxmat.oa@knutd.edu.ua](mailto:oxmat.oa@knutd.edu.ua), [olgaungin@gmail.com](mailto:olgaungin@gmail.com)

Розвиток мікробних технологій стимуляції росту та захисту рослин створює передумови пошуку перспективних ізолятів та способів їх застосування у сільському господарстві. Ріст-стимулювальні мікроорганізми можуть встановлювати корисні симбіотичні взаємини з рослинами, полегшуючи поглинання поживних речовин, покращуючи структуру ґрунту та захищаючи від різних патогенних мікроорганізмів. Однак, потенціал мікроорганізмів у стимулюванні росту рослин залишається предметом досліджень як у фундаментальній, так і в прикладній науці. Метод праймування насіння використовується для підвищення проростання насіння як за оптимальних, так і за стресових умов. Дослідження присвячене виявленню впливу метаболітів ріст-стимулювальних бактерій на ріст та розвиток рослин пшениці озимої за умови короткотермінового праймування насіння. В дослідженні використовували три ізоляти ризосфери пшениці для виявлення ріст-стимулювальних властивостей (здатність рости на безазотному середовищі, мобілізувати нерозчинні сполуки фосфатів, синтезувати циклічні ліпопептиди та індол-3-оцтову кислоту) та використання їх вільних від клітин культуральних рідин для праймування насіння пшениці озимої сорту Смуглянка. Один зі штамів був охарактеризований як фосфат-мобілізуючий суперпродуцент ІОК, і є перспективним для використання з метою розробки біопрепаратів для сільського господарства. Праймування насіння метаболітами бактерій підвищувало опушеність коренів та товщину пагонів при проростанні насіння, що може сприяти покращенню стабільності та утримання рослини в ґрунті. Однак, водночас, така реакція на ранніх стадіях розвитку може бути відповіддю рослини на стрес. Необхідно проведення додаткових досліджень для виявлення оптимального часу праймування та дослідження ефектів праймування на різні сорти пшениці озимої. *Ключові слова:* ріст-стимулювальні бактерії, праймування насіння, пшениця озима.

**Effect of priming with metabolites of growth-promoting bacteria on winter wheat plants development. Kotlyar M., Kalinichenko O., Maslak V., Okhmat O., Iungin O.**

The development of microbial technologies for plant growth stimulation and protection creates the foundation for screening of industrially-promising isolates and their application methods in agriculture. Growth-promoting microorganisms can establish beneficial symbiotic interactions with plants, facilitating nutrient uptake, improving soil structure, and protecting against various pathogenic microorganisms. However, the potential of microorganisms in plant growth promotion remains a subject of investigation in both fundamental and applied sciences. Seed priming is a method used to enhance seed germination under both optimal and stressful conditions. This study focuses on exploring the effects of metabolites from growth-promoting bacteria on the growth and development of winter wheat plants through short-term seed priming. Three wheat rhizosphere isolates were used to evaluate growth-promoting properties, including the ability to grow in nitrogen-free media, mobilize insoluble phosphate compounds, synthesize cyclic lipopeptides, and produce indole-3-acetic acid (IAA). Their cell-free culture liquids were applied for seed priming of winter wheat seeds of the Smuglyanka variety. One of the strains was characterized as a phosphate-mobilizing bacteria and superproducer of IAA showed potential for developing bio-preparations for agriculture. Seed priming with bacterial metabolites resulted in increased root hairiness and shoot thickness during seed germination, which may contribute to improved stability and anchorage of the plant in the soil. However, such early-stage responses might also indicate plant stress. Further research is needed to identify the optimal priming time and investigate the effects of priming on different winter wheat varieties. *Key words:* growth-promoting bacteria, seed priming, winter wheat.

**Постановка проблеми.** Розвиток екологічно чистих та стійких сільськогосподарських практик набуває все більшої важливості на світовому рівні. Зі зростанням світового населення та забезпеченням продовольчої безпеки, існує високий попит на

«зелені» технології хімії для підвищення урожайності [1]. В цьому контексті мікробні технології стали передовими напрямками досліджень та розвитку використання мікроорганізмів, що сприяють росту рослин та їх метаболітів, здатних покращувати

родючість ґрунту та стимулювати ріст рослин [2, 3]. Ці мікроорганізми можуть встановлювати корисні симбіотичні взаємини з рослинами, полегшуючи поглинання поживних речовин, покращуючи структуру ґрунту та захищаючи від різних патогенних мікроорганізмів [4]. Відомо, що МСРР (мікроорганізми, що сприяють росту рослин) стимулюють ріст рослин шляхом різних механізмів [5-7]. Для підвищення врожайності культур, ці штами МСРР можуть застосовуватися різними способами. Наприклад, один з них – це пряма інокуляція чистими штамами або змішаними угрупованнями МСРР або спільне застосування МСРР та хімічних речовин, таких як азотні добрива, а другий – це попереднє праймування насіння.

**Актуальність дослідження.** Останній згаданий метод використовується для підвищення проростання насіння як при оптимальних, так і при стресових умовах. Цікаво, що позитивний вплив передпосівного обприскування насіння був помічений більш виразно в умовах стресу, ніж в контрольних зразках [8]. Однак потенціал мікроорганізмів у стимулюванні росту рослин залишається предметом досліджень як у фундаментальній, так і в прикладній науці [9]. Посуха є одним з найважливіших екологічних факторів, який стримує фотосинтез і зменшує зростання та продуктивність рослин. Чутливість сільськогосподарських культур, таких як пшениця, до ґрунтової посухи має особливо значний вплив під час фази репродукції [10]. Зі збільшенням глобального потепління посухи будуть відбуватися частіше, триватимуть довше та будуть більш інтенсивними на південному і західному узбережжі Європи, тоді як умови посухи стануть менш екстремальними на північному та північно-східному узбережжі. Із підвищенням температури на 3°C до 2100 року збитки від посухи можуть бути в 5 разів вищими порівняно з сучасним станом, а найсильніший приріст втрат внаслідок посухи передбачається у Середземноморському та Атлантичному регіонах Європи [11].

**Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями.** Україна є одним з важливих виробників і експортерів зерна в світі, яка забезпечує 12% світових експортів пшениці [12]. Внаслідок змін клімату в регіонах традиційно використовуваних для вирощування зерна, таких як Лісостеп і Степ в Україні, існує потреба адаптувати технології вирощування для збереження високих врожаїв пшениці.

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** За період з 2011 по 2020 роки порівняно з попередніми 30 роками річна кількість опадів в Україні зменшилася з 458 до 387 мм, а річна середня температура повітря зросла до 12.1°C, або на 2.0°C. Протягом останніх п'яти років режими вологості та тепла для сільськогосподарських культур у цій зоні погіршились, а процес аридизації Південного Степу значно

прискорився [13]. Таким чином, крім інших аспектів, ми припустили, що праймування насіння метаболітами МСРР може бути перспективною технологією для стимуляції росту та розвитку рослин.

**Виділення не вирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття.** Особливістю даного дослідження є застосування саме вільної від клітин культуральної рідини з метаболітами ризосферних бактерій, а не клітин як таких. Крім того, було досліджено ріст-стимулювальні ознаки використаних ризосферних ізолятів.

**Новизна.** Новизна роботи полягає у використанні вільної від клітин культуральної рідини ризосферних бактерій для короткотермінового праймування насіння пшениці озимої.

**Методологічне або загальнонаукове значення.** Ризосферні грам-негативні бактерії, що використовувалися у дослідженні, ізолювані з ризосфери пшениці, *Pseudomonas putida* LKM13, *Achromobacter xylosoxidans* LKM14, *Ensifer adhaerens* LKM16 [14]. Ці бактерії були перевірені на наявність характеристик, що сприяють росту рослин, включаючи здатність використовувати атмосферний азот як єдиний джерело азоту, мобілізувати нерозчинні сполуки фосфору, синтезувати циклічні ліпопептиди та виробляти індол-3-оцтову кислоту.

У даній роботі використовувалася сорт зимової пшениці (*Triticum aestivum* L.) Смуглянка, який широко культивується в регіонах Лісостепу та Полісся в Україні і вирощується Інститутом фізіології рослин та генетики Національної академії наук України та Миронівським Інститутом пшениці ім. В.М. Ремесла Національної академії аграрних наук України.

Для культивування бактерій та перевірки їх ріст-стимулювальних характеристик використовувалися такі середовища. Культурне середовище на поживній агаровій основі (HiMedia Ltd., Індія) складалося з 10,0 г пептону, 3,0 г екстракту з дріжджів, 5,0 г NaCl, 1,000 мл дистильованої води та 15-20 г агару, pH 7.2-7.4, використовувалося для культивування бактерій та пересівання. Бактерії культивували на середовищах NF, Pi, Po протягом 7 днів при 28°C для тестування активності фіксації азоту та мобілізації фосфату. Для тестування здатності фіксувати азот використовувалося середовище Ешбі NF [15], яке складалося з 20,0 г сахарози, 0,2 г K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 0,2 г MgSO<sub>4</sub> × 7H<sub>2</sub>O, 0,2 г NaCl, 0,1 г K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 5,0 г CaCO<sub>3</sub>, pH 7,2-7,4.

Для перевірки активності мобілізації фосфату використовувалися середовища Pi [16] та Po [17]. Середовище Pi складалося з 10,0 г глюкози, 0,5 г (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 0,5 г дріжджового екстракту, 0,3 г NaCl, 0,3 г KCl, 0,03 г FeSO<sub>4</sub> × 7H<sub>2</sub>O, 0,3 г MgSO<sub>4</sub> × 7H<sub>2</sub>O, 0,03 г MnSO<sub>4</sub> × 4H<sub>2</sub>O, 5,0 г Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>, 1000 мл дистильованої води та 20,0 г агару, pH 7,0-7,5.

Середовище Po складалося з 10,0 г глюкози, 0,5 г (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 0,5 г дріжджового екстракту, 0,3 г NaCl,

0,3 г KCl, 0,03 г FeSO<sub>4</sub>×7H<sub>2</sub>O, 0,3 г MgSO<sub>4</sub>×7H<sub>2</sub>O, 0,03 г MnSO<sub>4</sub>×4H<sub>2</sub>O, 1,0 г CaCO<sub>3</sub>, 0,2 г лецитину, 1000 мл дист.води.

Під час культивування щоденно проводили спостереження за утворенням прозорої «зони гало» навколо колоній кожного ізолюваного штаму. Утворення гало навколо колоній на середовищі Рі свідчило про розчинення фосфату шляхом органічних кислот, тоді як на середовищі Ро це відбувалося за допомогою ферментів.

Тест на рухливість був проведений на середовищі Кларка, яке складалося з 5,0 г глюкози, 7,0 г пептону, 2,0 г Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 3,0 г KН<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 1000 мл дистильованої води та 3,0 г агару, рН 6,9-7,2.

Для тестування здатності синтезувати циклічні ліпопептиди використовувався метод на основі дестабілізації рідких крапель поверхнево-активними речовинами. Стабільність крапель залежала від концентрації поверхнево-активних речовин і корелювала з поверхневим та міжфазовим натягом. Для цього на плівці парафіну, розтягнутій на твердій поверхні, розміщували аліквоти нічних культур (10 мкл). Зменшення поверхневого натягу та розподіл краплі свідчили про наявність поверхнево-активних речовин. тильованої води та 20,0 г агару, рН 7,0-7,5.

Здатність бактерій виробляти ІОК була перевірена на культурі бактерій у 10 мл середовища NB з триптофаном (200 мкг на 100 мл NB) при температурі 28°C протягом 3 днів. 3 мл бактеріальної культури центрифугували при 8000 об/хв протягом 10 хв, після чого було взято супернатант та додано 4 мл реактиву Салковскі, після чого зразок було інкубовано в темному приміщенні протягом 30 хвилин. Концентрація ІОК (в мкг/мл) визначалася на основі стандартної кривої ІОК, використовуючи спектрофотометр з довжиною хвилі 535 нм для вимірювання оптичної густини (OD) [18].

Праймування насіння пшениці озимої. У експерименті насіння пшениці було праймоване бактеріальними метаболітами за наступною процедурою: бактерії культивувалися у рідкому середовищі NB протягом 7 днів (28°C, 160 об/хв). Після цього культуральну рідину центрифугували, а супернатант був відфільтрований за допомогою фільтру 0.22 мкм і використаний для праймування насіння зимової пшениці шляхом замочування (30 хвилин).

Стерильне середовище NB використовували як контроль. Насіння стерилізували перед праймуванням таким чином: промивали розчином мильної рідини (1 хв), потім – хлорвмісним розчином розведеним у дистильованій воді (співвідношення 1:3) протягом 3 хвилин, на завершення – стерильною дистильованою водою (1 хв). Насіння розкладали на стерильних паперових фільтрах у чашках Петрі (3 повтори по 10 насінин), і далі культивували за температури 18°C протягом 3 днів. Після культивування були визначені такі параметри: швидкість проростання, відсоток проостання, довжина проростків і коренів, кількість коренів. Візуально оцінювалися товщина та опушеність коренів.

Статистичний аналіз. Усі експерименти були виконані у трьох повторюваностях та представлені як середнє значення ± стандартне відхилення (SD). Для обчислення варіації даних були використані однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA) і критерій Тьюкі HSD або Тьюкі Крамера, і P<0.05 вказує на статистично значиму різницю. Перевірка виконання умов нормальності проводилася на основі тесту Шапіро-Уїлка (α=0.05).

**Виклад основного матеріалу.** Визначення ріст-стимулювальних властивостей мікробних штамів показало здатність *Pseudomonas putida* LKM13 та *Ensifer adhaerens* LKM16 використовувати молекулярний азот як єдиний джерело азоту. Зростання біомаси у рідкому середовищі NF спостерігалось протягом 2 днів культивування. Крім того, штам *E. adhaerens* LKM16 демонстрував здатність розчинення фосфатів як на середовищі Рі, так і на Ро. Найбільші зони гало спостерігалися на середовищі Рі, досягаючи 2.5 мм, тоді як на середовищі Ро – 1.0 мм. Здатність синтезувати циклічні ліпопептиди була виявлена як у штаму *P. putida*, так і в *E. adhaerens*.

Згідно з різними способами розчинення фосфатів, фосфат-розчиняючі бактерії можна поділити на дві класи: (1) бактерії, що розчиняють Рі, які виділяють органічні кислоти для розчинення сполук у Рі середовищі, та (2) бактерії, що мінералізують Ро, які виділяють фосфатазу для ензиматичної мінералізації сполук у середовищі Ро [20].

Позитивний вплив МСРР на ріст рослин часто пояснюється синтезом бактеріями фітогормону ауксину, при чому індол-3-оцтова кислота (ІОК) є най-

Таблиця 1

Ріст-стимулювальні властивості ризобактеріальних штамів

№	Штам	рухливість	Синтез ліпо-пептидів	NF	Формування гало на середовищі з фосфатами		Синтез ІОК, мкг/мл
					Рі, mm	Ро, mm	
1	<i>P.putida</i> LKM13	+	+	+	-	-	89,6±0,27
2	<i>A.xylosoxidans</i> LKM14	+	-	-	-	-	34,6±0,12
3	<i>E.adhaerens</i> LKM16	-	+	+	2,5±0,2	1,0±0,1	178,3±1,45

більш дослідженою та, ймовірно, найпоширенішою молекулою ауксину [21]. Індол-3-оцтова кислота є головним рослинним гормоном, який регулює їх ріст та розвиток. Відомо, що синтез індол-3-оцтової кислоти бактеріями може відрізнятися в різних видів та штаммах, а також залежати від умов культивування, стадії росту та наявності підстрату [22]. Ризосферні штами були протестовані на здатність синтезувати індол-3-оцтову кислоту (Рис. 1). Використання методології з реактивом Салковські для синтезу індол-3-оцтової кислоти має важливе значення для якісного та напівкількісного визначення. Цей реактив дозволяє виявити позитивну реакцію (зміну кольору) протягом декількох хвилин.

На основі проведених досліджень два штами – LKM13 та LKM16 – можна описати як перспективні МСРР, оскільки результати вказують на їх потенціал впливати на ріст рослин та сприяти живленню рослин. МСРР здобули значну увагу в сільськогосподарських дослідженнях через їх потенціал підвищити ріст та продуктивність рослин. Застосування штамів МСРР шляхом праймування насіння, замочуючи зерно в вільній від клітин культуральній рідині протягом визначеного періоду часу, ініціює фізіологічні процеси, пов'язані з проростанням насіння. Праймування насіння живими бактеріями може мати наслідки для розвитку бактеріальної популяції або підтримання нормального рівня бактеріальних метаболітів протягом ранніх стадій розвитку рослини. В нашому дослідженні ми обробляли насіння пшениці бактеріальними метаболітами лише один раз, щоб спостерігати ефекти секретому бактерій на рослини. Секретом бактерій містить велику кількість білків, які взаємодіють з іншими мікроорганізмами, рослиною-господарем або середовищем [23]. Незважаючи на те, що всі тестовані штами були здатні синтезувати ІОК, а *E. adhaerens* був суперпродуцентом і виробляв до 180 мкг/мл ІОК

у культуральній рідині, не було виявлено ефекту стимуляції проростання насіння (Рис. 2).

Незважаючи на те, що не було відмічено статистично значущої різниці у швидкості проростання насіння, довжині коренів та проростків після 7 днів культивування за умов праймування, спостерігали загальні візуальні зміни проростків (Табл. 2).

Хоча LKM16 був лідером за дослідженими ріст-стимулювальними властивостями, найбільш помітний ефект на опушеність коренів був викликаний метаболітами LKM13. З одного боку, опушеність коренів може мати позитивний вплив на розвиток рослин. Наприклад, це збільшує загальну поверхню для адсорбції вологи та поживних речовин із ґрунту, що може покращити метаболічні процеси в коренях та сприяти росту рослини [24]. Крім того, опушеність коренів може сприяти покращенню стабільності та утримання рослини в ґрунті. Тому можливі результати використання метаболітів можуть мати відкладений ефект і спостерігатися на пізніших стадіях росту. Наприклад, в 20-річному польовому дослідженні [25] інокуляція МСРР значно збільшувала біомасу, об'єм та поверхню коренів пшениці. Втім, у дослідженні [26] підвищена опушеність коренів була результатом морфогенних змін, викликаних стресом.

**Головні висновки.** Досліджені ризосферні культури мають ознаки ріст-стимулювальних бактерій. Один з ізолятів *Ensifer adhaerens* LKM16 високопродуктивним продуцентом ІОК. Використання вільних від бактерій культуральних рідин досліджених ізолятів для праймування насіння стимулювали розвиток пшениці на ранніх стадіях розвитку.

**Перспективи використання результатів дослідження.** Результати досліджень можуть бути використані для розробки технологій стимуляції росту рослин. Однак, необхідно проведення додаткових досліджень для виявлення оптимального часу праймування та дослідження ефектів праймування на різні сорти пшениці озимої.

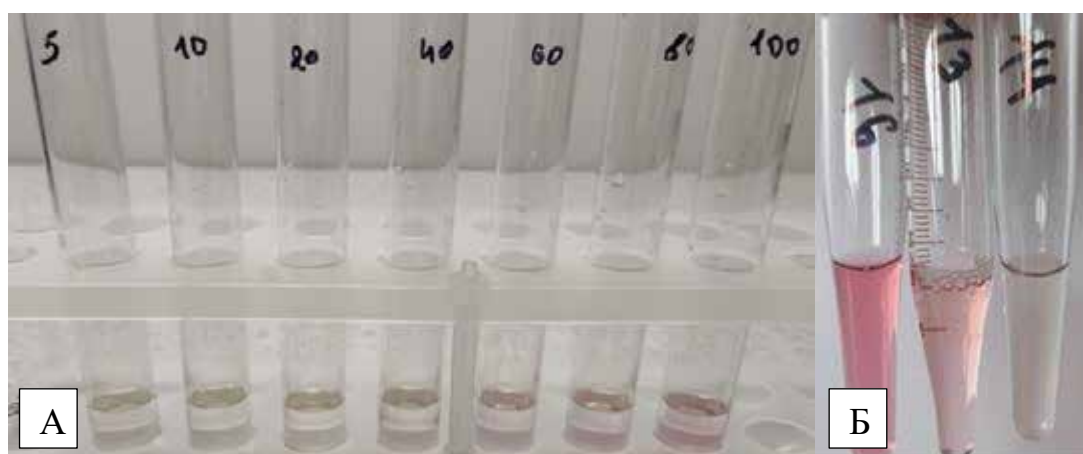


Рис. 1. Визначення індол-3-оцтової кислоти (ІОК) у культурній рідині з використанням реактиву Салковські: А – калібрувальні розчини в діапазоні від 5 до 100 мкг/мл; Б – тестовані штами

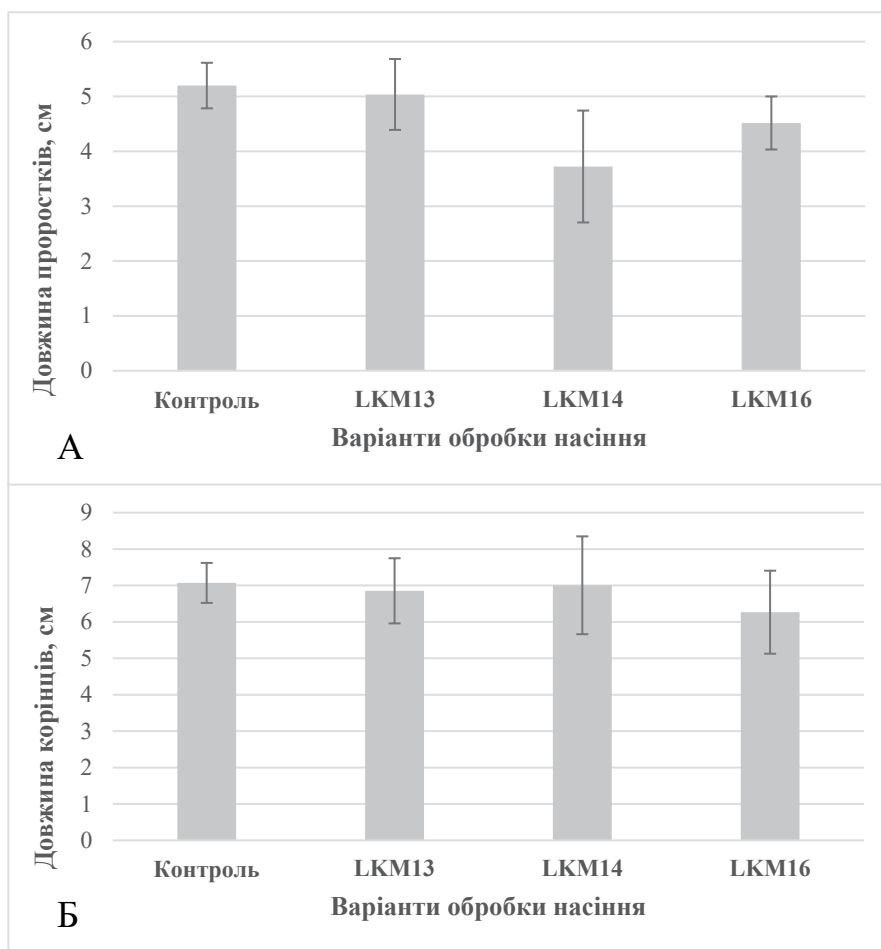


Рис. 2. Довжина проростків (А) та корінців (Б) через 7 днів після праймування насіння. Дані представлені як середнє значення  $\pm$  стандартне відхилення (SD)

Таблиця 2

**Додаткові візуальні спостереження пророслого насіння після 7 діб культивування**

№	Варіант обробки	Стан проростків
1	Контроль	Візуально корені не сильно опушені, стебло потовщене та не сильно видовжене
2	<i>P. putida</i> LKM13	Візуально корені набагато опушені порівняно з контрольним зразком, стебло потовщене, грубе, видовжене
3	<i>A. xylooxidans</i> LKM14	Корені набагато більше опушені порівняно з контрольним зразком, стебло потовщене, але менше ніж у варіанті з LKM13, кількість коренів відносно посередня серед представлених зразків
4	<i>E. adhaerens</i> LKM16	Корені опушені сильніше у порівнянні з контролем, стебло потовщене, але менше ніж у варіантів з LKM13.

**Література**

- Ek-Ramos, M. J., Gomez-Flores, R., Orozco-Flores, A. A., Rodríguez-Padilla, C., González-Ochoa, G., & Tamez-Guerra, P. Bioactive products from plant-endophytic Gram-positive bacteria. *Frontiers in microbiology*. 2019. 10. P. 463.
- Moshynets, O. V., Babenko, L. M., Rogalsky, S. P., Iungin, O. S., Foster, J., Kosakivska, I. V., & Spiers, A. J. Priming winter wheat seeds with the bacterial quorum sensing signal N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) shows potential to improve plant growth and seed yield. *PLoS One*. 2019. 14(2). e0209460;
- Riaz, U., Mehdi, S. M., Iqbal, S., Khalid, H. I., Qadir, A. A., Anum, W. & Murtaza, G. Bio-fertilizers: eco-friendly approach for plant and soil environment. *Bioremediation and Biotechnology: Sustainable Approaches to Pollution Degradation*. 2020. P. 189-213.
- Eid, A. M., Fouda, A., Abdel-Rahman, M. A., Salem, S. S., Elsaied, A., Oelmüller, R., ... & Hassan, S. E. D. Harnessing bacterial endophytes for promotion of plant growth and biotechnological applications: an overview. *Plants*. 2021.10(5). P. 935.

5. Singh, M., Sharma, J. G., & Giri, B. Microbial inoculants alter resilience towards drought stress in wheat plants. 2023.
6. Chandra, D., Srivastava, R., Gupta, V. V., Franco, C. M., Paasricha, N., Saifi, S. K., ... & Sharma, A. K. Field performance of bacterial inoculants to alleviate water stress effects in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and soil*. 2019. 441. P. 261-281;
7. Hussaini, H. B. S. M. B. Potential of plant growth promoting bacteria (PGPB) on drought stress alleviation of wheat (*Triticum aestivum* L.) for dry condition-a review. *GSJ*. 2021. 9(3).
8. Hadj Brahim, A., Ben Ali, M., Daoud, L., Jlidi, M., Akremi, I., Hmani, H., ... & Ben Ali, M. Biopriming of durum wheat seeds with endophytic diazotrophic bacteria enhances tolerance to Fusarium head blight and salinity. *Microorganisms*. 2022. 10(5). P. 970.
9. Hossain, M. A., Hossain, M. S., & Akter, M. Challenges faced by plant growth-promoting bacteria in field-level applications and suggestions to overcome the barriers. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 2023. P. 102029.
10. Sharifi, P., & Mohammadkhani, N. Effects of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during anthesis. *Cereal research communications*. 2016. 44(2), 229-239.
11. Cammalleri, C., Naumann, G., Mentaschi, L., Formetta, G., Forzieri, G., Gosling, S., ... & Feyen, L. Global warming and drought impacts in the EU. Publications Office of the European Union: Luxembourg. 2020.
12. Lin, F., Li, X., Jia, N., Feng, F., Huang, H., Huang, J., ... & Song, X. P. The impact of Russia-Ukraine conflict on global food security. *Global Food Security*. 2023. 36, 100661.
13. Вожегова, Р. А., Негіс, І. Т., Онуфран, Л. І., Сахацький, Г. І., & Шарата, Н. Г. Зміна клімату та аридизація Південного Степу України. *Аграрні інновації*. 2021. 7. P. 16-20.
14. Деякі ріст-стимулювальні характеристики бактерій, асоційованих з ризосферою пшениці озимої: Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції Продовольча та екологічна безпека в умовах війни та повоєнної відбудови: виклики для України та світу, присвяченої 125-річчю Національного університету біоресурсів і природокористування України. Секція 2. Післявоєнне відновлення рослинних ресурсів та екологічна безпека країни (25 травня 2023 р, Київ), Київ, 2023. 651 с.
15. Baldani, J. I., Reis, V. M., Videira, S. S., Boddey, L. H., & Baldani, V. L. D. The art of isolating nitrogen-fixing bacteria from non-leguminous plants using N-free semi-solid media: a practical guide for microbiologists. *Plant and soil*. 2014. 384. P. 413-431.
16. Sahu, S. N., & Jana, B. B. Enhancement of the fertilizer value of rock phosphate engineered through phosphate-solubilizing bacteria. *Ecological Engineering*. 2000. 15(1-2), 27-39.
17. Surange, S., Wollum Ii, A. G., Kumar, N., & Nautiyal, C. S. Characterization of Rhizobium from root nodules of leguminous trees growing in alkaline soils. *Canadian Journal of Microbiology*. 1997. 43(9), 891-894.
18. Denaya, S., Yulianti, R., Pambudi, A., & Effendi, Y. Novel microbial consortium formulation as plant growth promoting bacteria (PGPB) agent. In IOP Conference Series: Earth and Environmental Science (Vol. 637, No. 1, p. 012030). 2021. IOP Publishing.
19. Manolopoulou, E., Varzakas, T., & Petsalaki, A. Chlorophyll determination in green pepper using two different extraction methods. *Current Research in Nutrition and Food Science Journal* (Special Issue Carotenoids March 2016). 2016. 4. P. 52-60.
20. Chen, Q., & Liu, S. Identification and characterization of the phosphate-solubilizing bacterium *Pantoea* sp. S32 in reclamation soil in Shanxi, China. *Frontiers in microbiology*. 2019. 10, 2171.
21. Stegelmeier, A. A., Rose, D. M., Joris, B. R., & Glick, B. R. The use of PGPB to promote plant hydroponic growth. *Plants*. 2022. 11(20), 2783.
22. Panigrahi S., Dash D., Rath C. C. Characterization of endophytic bacteria with plant growth promoting activities isolated from six medicinal plants. *Journal of experimental biology and agricultural sciences*. 2018. 6 (5). P. 782-791.
23. Gagic, D., Ciric, M., Wen, W. X., Ng, F., & Rakonjac, J. Exploring the secretomes of microbes and microbial communities using filamentous phage display. *Frontiers in microbiology*. 2016. 7. P. 429.
24. Shiao, T. L., & Doran, P. M. Root hairiness: effect on fluid flow and oxygen transfer in hairy root cultures. *Journal of biotechnology*. 2000. 83(3). P. 199-210.
25. Rostamian, A., Moaveni, P., Mozafari, H., & Rajabzadeh, F. Effective drought mitigation by rhizobacteria consortium in wheat field trials. *Rhizosphere*. 2023. 25. 100653.
26. Potters, G., Pasternak, T. P., Guisez, Y., Palme, K. J., & Jansen, M. A. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends in plant science*. 2007. 12(3). P. 98-105.