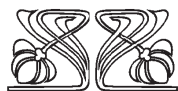
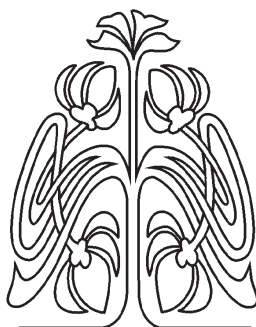
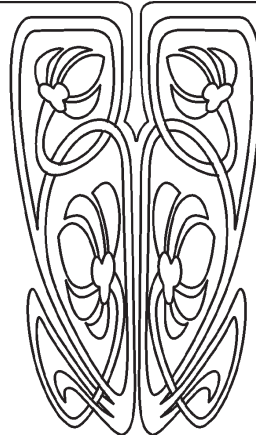




БИОЛОГИЯ



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2025. Т. 25, вып. 4. С. 416–421

Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology, 2025, vol. 25, iss. 4, pp. 416–421

<https://ichbe.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-4-416-421>

EDN: RLRDMM

Научная статья

УДК 579.262

Разнообразие ризосферных бактерий-галофитов береговой полосы оз. Эльтон

Н. Н. Липатов^{1,2}, Н. С. Величко², Е. Н. Сигида², Ю. П. Федоненко^{1,2}✉

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

²Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов, ФИЦ «Саратовский научный центр Российской академии наук» (ИБФРМ РАН), Россия, 410049, г. Саратов, просп. Энтузиастов, д. 13

Липатов Никита Николаевич, ¹студент кафедры биохимии и биофизики, ²лаборант лаборатории биохимии, nikitalipat@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0005-5667-3604>

Величко Наталья Сергеевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии velichko_n@ibppm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9734-3947>

Сигида Елена Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии, sigida_e@ibppm.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9223-4589>

Федоненко Юлия Петровна, кандидат биологических наук, доцент, ¹доцент кафедры биохимии и биофизики, ²заведующий лабораторией биохимии, fedonenko_yu@ibppm.ru, <http://orcid.org/0000-0003-0255-8190>

Аннотация. Галофильные микроорганизмы привлекают внимание исследователей благодаря приобретенной в ходе адаптации к существованию в экстремальных условиях способности синтезировать биополимеры с уникальными свойствами, потенциально востребованными в биотехнологии. Бактерии, обитающие в ризосфере растений, произрастающих в почвах с повышенным уровнем минерализации, часто демонстрируют рост-стимулирующую активность. Целью исследования являлся анализ таксономического разнообразия бактерий ризосферы преобладающих галофитов береговой полосы соленого бессточного самосадочного озера Эльтон (Волгоградская область). Из образцов ризосферы растений семейства *Chenopodiaceae* были получены накопительные культуры микроорганизмов, с последующим выделением бактериальной ДНК, амплификацией и секвенированием нуклеотидных последовательностей переменных фрагментов V3-V4 гена 16S рибосомальной РНК. Анализ микробиома ризосферы *Climacoptera lachnophylla* (Iljin) Botsch., *Salsola soda* L., *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens продемонстрировал большее видовое разнообразие по сравнению с микробиомами образцов почвы и соли береговой зоны озера. Отмечено доминирование филумов *Proteobacteria* и *Firmicutes* во всех анализируемых образцах при различном соотношении их представителей. Микробиота ризосферы исследуемых растений была представлена в основном известными видами семейств *Halomonadaceae* и *Bacillaceae*, которые по литературным данным довольно часто обладают способностью продуцировать такие регулирующие развитие растений метаболиты, как индолил-3-уксусную кислоту и сидерофоры.

Ключевые слова: 16S рНК, микробиота, ризосфера, галофилы

Благодарности. Исследование выполнено в рамках проекта Российского научного фонда № 24-24-00407 (<https://rscf.ru/project/24-24-00407/>).



Для цитирования: Липатов Н. Н., Величко Н. С., Сигида Е. Н., Федоненко Ю. П. Разнообразие ризосферных бактерий-галофитов береговой полосы оз. Эльтон // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2025. Т. 25, вып. 4. С. 416–421. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-4-416-421>, EDN: RLRDMM

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Diversity of rhizosphere bacteria of halophytes of the coastal strip of lake Elton

N. N. Lipatov^{1,2}, N. S. Velichko², E. N. Sigida², Yu. P. Fedonenko^{1,2}✉

¹Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

²Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms – Subdivision of the Federal State Budgetary Research Institution Saratov Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (IBPPM RAS), 13 Entuziastov, Saratov 410049, Russia

Nikita N. Lipatov, nikitalipat@yandex.ru, <https://orcid.org/0009-0005-5667-3604>

Natalya S. Velichko, velichko_n@ibppm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9734-3947>

Elena N. Sigida, sigida_e@ibppm.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9223-4589>

Yulia P. Fedonenko, fedonenko_yu@ibppm.ru, <http://orcid.org/0000-0003-0255-8190>

Abstract. Halophilic microorganisms attract the attention of researchers due to their ability, acquired during adaptation to existence in extreme conditions, to synthesize biopolymers with unique properties that are potentially in demand in biotechnology. Bacteria inhabiting the rhizosphere of plants growing in soils with an increased level of mineralization often demonstrate growth-stimulating activity. The aim of the study was to analyze the taxonomic diversity of rhizosphere bacteria of the predominant halophytes of the coastal strip of the salty endorheic sedimentary lake Elton (Volgograd region). Enrichment cultures of microorganisms were obtained from rhizosphere samples of plants of the *Chenopodiaceae* family, with subsequent isolation of bacterial DNA, amplification and sequencing of nucleotide sequences of variable fragments V3-V4 of the 16S ribosomal RNA gene. The analysis of the rhizosphere microbiome of *Climacoptera lachnophylla* (Ilijin) Botsch., *Salsola soda* L., *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens demonstrated a higher species diversity compared to the microbiomes of the soil and salt samples from the lake's coastal zone. The dominance of the *Proteobacteria* and *Firmicutes* phyla was noted in all analyzed samples with different ratios of their representatives. The rhizosphere microbiota of the studied plants was represented mainly by known species of the Halomonadaceae and Bacillaceae families, which, according to literature data, quite often have the ability to produce such metabolites regulating plant development as indole-3-acetic acid and siderophores.

Keywords: 16S rRNA, microbiota, rhizosphere, halophiles

Acknowledgements. The work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation No. 24-24-00407 (<https://rscf.ru/project/24-24-00407/>).

For citation: Lipatov N. N., Velichko N. S., Sigida E. N., Fedonenko Yu. P. Diversity of rhizosphere bacteria of halophytes of the coastal strip of lake Elton. *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*, 2025, vol. 25, iss. 4, pp. 416–421 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2025-25-4-416-421>, EDN: RLRDMM

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Глобальное изменение климата, сопровождающееся загрязнением окружающей среды, сокращением водных ресурсов, истощением и деградацией почв, является причиной прогрессирующего снижения пригодных для сельскохозяйственной обработки территорий [1]. В засушливых регионах широко распространена проблема засоления, обусловленная накоплением в поверхностных слоях почвы растворимых солей, таких как сульфаты и хлориды, вызывающая явление опустынивания [2]. Иррациональная деятельность человека, в том числе излишняя интенсивность использования сельскохозяйственных земель и чрезмерное применение неорганических удобрений, усугубляет эту проблему [3]. Засоление почвы оказы-

вает отрицательное влияние на рост, развитие и продуктивность солечувствительных растений (гликофитов), к которым относятся важнейшие сельскохозяйственные злаковые культуры, такие как рис, кукуруза и пшеница [4]. Избыток соли снижает эффективность фотосистем и угнетает дыхание растений [5]. Солевой стресс вызывает образование в тканях растений активных форм кислорода, подавляющих активность ферментов и нарушающих функции мембран и клеточных стенок, что приводит к замедлению роста и развития корней и побегов [6].

Одним из методов рационального ведения сельского хозяйства, позволяющим эффективно снижать зависимость от химикатов и повышать устойчивость растений к стрессу, может являться использование PGP (plant-growth-promoting)-бактерий, стимулирующих рост и



развитие растений. Природным резервуаром таких микроорганизмов, толерантных к повышенному уровню температуры, засоленности и pH среды, является ризосфера галофитов. По литературным данным известно, что многие представители галофильных бактерий обладают рост-стимулирующими свойствами, благодаря синтезу фитогормонов и комплексов хелатирования железа, стимуляции процессов формирования развитой корневой системы, а также посредством снижения уровня ингибирующих концентраций этилена и защиты растений от окислительного стресса [7–10]. Обитание в экстремальных условиях привело к формированию у галофильных микроорганизмов ряда адаптивных механизмов устойчивости к колебаниям pH и температуры, связанных с продукцией экстраклеточных биополимеров, высокой минерализации ферментов, осмолитов и поверхностно-активных веществ, потенциально востребованных в биотехнологии [11–13].

Способность галофильных бактерий выживать в широком диапазоне концентрации солей (0–25% NaCl), а также особенности их метаболизма накладывают определенные ограничения на использование классических микробиологических методов для анализа микробного разнообразия. В настоящее время метагеномика и другие независимые от культивирования «омиксные» технологии с успехом используются для характеристики микробиома гиперсоленых сред [14].

Целью нашего исследования являлась характеристика разнообразия галофильных бактерий из ризосферы преобладающих галофитов береговой полосы соленого бессточного самосадочного озера Эльтон (Волгоградская область) с использованием метагеномного анализа.

Материалы и методы

Объектами исследования являлись микроорганизмы, выделенные из образцов соли, почвы и ризосферы растений *Climacoptera lachnophylla* (Iljin) Botsch., *Salsola soda* L., *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, собранных во время экспедиции на соленое бессточное самосадочное озеро Эльтон (49°08'00" с. ш. 46°42'00" в. д., Волгоградская область) 5 июня 2024 г. В период экспедиционных исследований температура воздуха колебалась от 35°C – днем до 22°C – в ночной период. Атмосферных осадков во время проведения экспедиции не было.

Отбор почвы осуществляли не менее чем на трех участках исследования, отбирали по 5 случайных образцов растений одного вида, которые извлекали вместе с корневой системой, аккуратно стряхивали слой почвы, и помещали в стерильные контейнеры. Образцы соли собирали по аналогичной схеме из пяти квадратных участков размеров 100×100 см, не менее 10 случайных образцов из верхнего слоя соли (0–20 см). Отдельные образцы были объединены в один контейнер для получения наиболее репрезентативного материала.

Состав сред и условия культивирования. Для получения накопительных культур корни растений (1 г) помещали в колбу с 10 мл стерильной питательной среды S-G (pH 7,5), содержащей NaCl (5%) [15]. Через 5 мин встряхивания корни из колбы удаляли стерильным пинцетом. Также в колбу с 10 мл стерильной среды S-G помещали 1 г образца соли. Культивирование осуществляли на шейкере-инкубаторе ES 20 (BioSan, Латвия) в течение 3 суток при температуре 38 °C и 120 об/мин. Далее бактериальные осадки отделяли от среды культивирования центрифугированием при 3000 об/мин в течение 40 мин на центрифуге Allegra X-30R (Beckman Coulter, США). Осадок ресуспендировали в стерильном фосфатном буфере (0,01 М, pH 7,4) и осаждали центрифугированием при тех же условиях.

Методы идентификации культур и определения состава микробного сообщества. Таксономический состав бактериального сообщества анализируемых проб соли и ризосферной почвы определяли с применением высокопроизводительного секвенирования библиотек гена 16S рРНК. Для этого ДНК выделяли из полученных осадков с использованием набора FastDNA Spin Kit For Soil (MP Biomedicals, Германия). Оценку качества выделенной ДНК проводили визуализацией электрофорезом в 0,8% агарозном геле. Концентрацию выделенной ДНК определяли на флуориметре Qubit 2.0 с использованием реагентов Qubit™ dsDNA Quantification Assay Kits (ThermoFisher Scientific, США) согласно инструкциям производителя. Фрагментация 1 мкг геномной ДНК проводилась ультразвуком на приборе Covaris S220 (Covaris Inc, США) в соответствии с рекомендациями производителя. Библиотека ДНК для секвенирования была подготовлена с использованием набора реактивов NEBNext Ultra II (New England Biolabs, США) согласно протоколу производителя «16S



Metagenomic Sequencing Library Preparation» (Part #15044223 Rev. B). Оценку качества полученной библиотеки фрагментов ДНК проводили на чипах с использованием 2100 Bioanalyzer (Agilent Technologies, США).

Амплификацию (Thermal Cycler T100, Bio-Rad, США) проводили с универсальными бактериальными праймерами с дополнительной последовательностью адаптера (курсив): 337F (5'-TCGTCGGCAGCGTCAGAT GTGTAT AAGAGACAGCCTACGGGNGGCWGCAG-3') и 805R (5'-GTCTCG TGGGCTCGGAGATGTGT ATAAGAGACAGGACTACHVGGGTATCTAAT CC-3') и высокоточной Q5® High-Fidelity DNA полимеразы (New England Biolabs, США) при следующем режиме: начальная денатурация 98° С, 30 с; 25 циклов: денатурация 98°С, 30 с, 55° С, 20 с, 72° С, 20 с; завершающая элонгация – 72° С, 2 мин. По окончании амплификации ПЦР-смеси очищали с помощью магнитных частиц AMPure XP beads согласно протоколу. Готовый пул библиотек разводили и денатурировали с помощью реагентов набора MiSeq Reagent kit v3 и секвенировали на платформе Illumina MiSeq (Illumina, Inc., США) согласно протоколу производителя. Анализ данных производился с помощью программы QIIME2 и базы данных Silva138.

Результаты и их обсуждение

Растения семейства Маревые, которые в системе APG III входят в состав семейства Амарантовые (Amaranthaceae), являются преобладающими в полупустынных равнинных ландшафтах. Многие их представители имеют важное хозяйственное значение, например, некоторые виды ежовника (*Anabasis*), солянки (*Salsola*), лебеды (*Atriplex*) и солероса (*Salicornia*) являются кормовыми культурами для верблюдов и овец. Эти растения распространены в береговой полосе гипергалинного оз. Эльтон, где произрастают в условиях экстремальных природноклиматических возмущений, характерных для аридных зон юга России [16]. Очевидно, что ризосферная микрофлора, частично нивелируя воздействие неблагоприятных абиотических факторов, может стимулировать рост и развитие растений.

Использование баркодирования ДНК позволяет быстро и достоверно идентифицировать организмы и определить их таксономическое положение по коротким генетическим маркерам

в ДНК. В данной работе представлены исследования микробиоты ризосферы галофитов сем. Chenopodiaceae береговой полосы оз. Эльтон. Так как анализ микрофлоры был ориентирован на выявление потенциальных PGP-бактерий, то выделению ДНК предшествовало накопительное культивирование микроорганизмов.

Современные исследования микробиомов различных экологических ниш преимущественно используют секвенирование переменных областей V3-V4 или V4 гена 16S рРНК [17]. Подобный подход имеет ряд практических преимуществ, поскольку снижает затраты, связанные с подготовкой библиотек ДНК и процессом секвенирования, обеспечивает более высокую производительность, по сравнению с полногеномным секвенированием, и требует меньшего количества образцов, что делает его особенно востребованным для анализа образцов с низким содержанием ДНК или загрязненных образцов. Кроме того, время секвенирования участков V3-V4 приблизительно в два-три раза меньше, чем полноразмерных генов 16S рРНК [18].

Индекс Шеннона, расчет которого позволяет оценить видовое разнообразие бактерий, составил $2,481 \pm 0,011$, $3,246 \pm 0,016$ и $3,273 \pm 0,019$ соответственно, для бактериальных сообществ ризосфер *S. soda* L., *A. salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens и *C. lachnophylla* (Iljin) Botsch. Индекс Шеннона для образцов соли и почвы, которые использовали в качестве сравнения, составил $0,792 \pm 0,02$ и $2,382 \pm 0,015$. Очевидно, что большее видовое разнообразие бактериальных сообществ ризосферы обусловлено выделением корнями растений метаболитов, увеличивающих доступность питательных веществ и позволяющих некоторым видам, представленным только в ризосфере, противостоять условиям осмотического стресса [19].

Исследование таксономического и функционального разнообразия прокариот в образцах соли выявило доминирование двух основных филумов *Proteobacteria* (85,91%) и *Firmicutes* (14%). При этом филум *Proteobacteria* был представлен практически одним видом *Halomonas elongata* (99,9%), а менее 0,1% приходилось на представителей *Halomonas* spp. и *Azospirillum* spp. Среди *Firmicutes* доминировали представители класса *Bacilli* – *Bacillus* spp., а также было продемонстрировано присутствие представителей родов *Lactobacillus*, *Marinilactibacillus*, *Lysinibacillus* и *Virgibacillus*, количество которых, однако, не превышало 0,5%. Также в об-



разцах соли было установлено присутствие двух представителей класса *Clostridia* – *Clostridium* spp. и *Sporosolibacterium* spp.

Большим видовым разнообразием по сравнению с предыдущим образцом характеризовалась микробиота почвы, в которой было выявлено присутствие представителей филумов *Proteobacteria* (50,43%) и *Firmicutes* (45,13%), а также *Halanaerobiaeota* (4,41%). *Proteobacteria* были представлены только родом *Halomonas*: *Halomonas elongata* (27,76%), *Halomonas caseinilytica* (21,62%), *Halomonas cupida* (0,57%) и *Halomonas* spp. (4,49%). К филуму *Firmicutes* в составе сообщества принадлежали *Virgibacillus pantothenicus* (38,11%) и значительно менее представленные *Bacillus* spp. (4,49%), *Virgibacillus* spp. (2,23%). *Halanaerobiaeota* был представлен только одним родом *Orenia*.

Как отмечалось выше, видовой состав сообществ микроорганизмов ризосферы растений на почвах с повышенным уровнем минерализации значительно богаче, по сравнению с таковым сообществ почвы вне корневой системы. Так, в бактериальном сообществе ризосферы *Salsola soda* L. помимо филумов *Proteobacteria* (20,25%) и *Firmicutes* (53,74%) было установлено наличие представителей филума *Halanaerobiaeota* (25,99%). Для *Proteobacteria* было отмечено преобладание *Halomonas elongata* (18,09%), а также присутствие *Halomonas caseinilytica*, *Halomonas* spp., *Lysobacter* spp. и представителей семейства *Rhizobiaceae*, доля каждого из которых не превышала 2%. Среди *Firmicutes* в исследуемом сообществе были идентифицированы представители *Staphylococcaceae*, с преобладающим видом *Staphylococcus succinus* (3,43%), и *Bacillaceae* (*Bacillus* spp.). Также в составе сообщества было установлено наличие анаэробных бактерий рода *Orenia*.

Близким по составу, но отличным по соотношению филумов, было микробное сообщество ризосферы *Climacoptera lachnophylla* (Iljin) Botsch: *Proteobacteria* (69,75%), *Firmicutes* (28,4%) и *Halanaerobiaeota* (1,7%). Среди представителей *Proteobacteria* в этом сообществе преобладали представители рода *Halomonas* (46,02%): *Halomonas elongata*, *Halomonas caseinilytica* и *Halomonas* spp. Класс *Bacilli* в основном был представлен семейством *Bacillaceae* с преобладанием *Virgibacillus* (13,5%) и *Bacillus* (13,28%), а также незначительным присутствием (1,22%) *Terribacillus*, *Sediminibacillus*,

Aquibacillus, *Oceanobacillus* и *Gracilibacillus*. *Halanaerobiaeota* был представлен единственным видом *Orenia chitinitropha*.

В составе сообщества бактерий, выделенного из ризосферы *Anabasis salsa* (C. A. Mey.) Benth. ex Volkens, было установлено наличие представителей пяти филумов: *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteriota*, *Halanaerobiaeota* и *Gemmatimonadota*, однако бактерии трех последних филумов в сумме составили менее 0,2% всех бактерий сообщества. К преобладающим семействам данного бактериального сообщества следует отнести *Halomonadaceae* (*Halomonas elongata* (22,54%), *Halomonas cupida* (2,95%), *Halomonas* spp. (0,88%)); *Bacillaceae* (*Bacillus* (47,78%), *Virgibacillus* (19,62%) и *Terribacillus* (2,35%)), *Idiomarinaceae* и *Garciellaceae*. Среди виргибацилл установлено присутствие *Virgibacillus pantothenicus*. Показано, что семейство *Idiomarinaceae* представлено только родом *Idiomarina*.

Заключение

Таким образом, для ризосферных сообществ исследуемых растений показано достаточно высокое бактериальное альфа-разнообразие, с преобладанием представителей родов *Halomonas* и *Bacillus*. Наличие редких видов может объясняться таким стохастическим фактором, как дрейф. По литературным данным известно, что многие виды родов *Halomonas* и *Bacillus* продуцируют метаболиты, регулирующие развитие растений, например, индолил-3-уксусная кислота и сидерофоры; а их эффективность была подтверждена в экспериментах *in vivo* [19–22]. Галотолерантность можно рассматривать как предпочтительный признак при выборе PGP-бактерий для использования в качестве биопрепаратов для увеличения производительности сельскохозяйственных культур на засоленных почвах.

Список литературы / References

1. Egamberdieva D., Wirth S., Bellingrath-Kimura S. D., Mishra J., Arora N. K. Salt-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for enhancing crop productivity of saline soils. *Frontiers in Microbiology*, 2019, vol. 10, art. 2791. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02791>
2. Stavi I., Thevs N., Priori S. Soil salinity and sodicity in drylands: A review of causes, effects, monitoring, and restoration measures. *Frontiers in Environmental Science*, 2021, vol. 9, art. 330. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2021.712831>



3. Ondrasek G., Rengel Z. Environmental salinization processes: Detection, implications and solutions. *Science of The Total Environment*, 2021, vol. 754, art. 142432. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142432>
4. Ondrasek G., Rathod S., Manohara K. K., Gireesh C., Anantha M. S., Sakhare A. S., Parmar B., Yadav B. K., Bandumula N., Raihan F. et al. Salt stress in plants and mitigation approaches. *Plants*, 2022, vol. 11, art. 717. <https://doi.org/10.3390/plants11060717>
5. Santos T. B. dos, Ribas A. F., Souza S. G. H. de, Budzinski I. G. F., Domingues D. S. Physiological responses to drought, salinity, and heat stress in plants: A review. *Stresses*, 2022, vol. 2, pp. 113–135. <https://doi.org/10.3390/stresses2010009>
6. Rossi M., Borromeo I., Capo C., Glick B. R., Del Gallo M., Pietrini F., Forni C. PGPB improve photosynthetic activity and tolerance to oxidative stress in *Brassica napus* grown on salinized soils. *Applied Sciences*, 2021, vol. 11, art. 11442. <https://doi.org/10.3390/app112311442>
7. Saghafi D., Delangiz N., Lajayer B. A., Ghorbanpour M. An overview on improvement of crop productivity in saline soils by halotolerant and halophilic PGPRs. *3 Biotech*, 2019, vol. 9, no. 7, art. 261. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1799-0>
8. Etesami H., Beattie G. A. Mining halophytes for plant growth-promoting halotolerant bacteria to enhance the salinity tolerance of non-halophytic crops. *Frontiers in Microbiology*, 2018, vol. 9, art. 148. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00148>
9. Meinzer M., Ahmad N., Nielsen B. L. Halophilic plant-associated bacteria with plant-growth-promoting potential. *Microorganisms*, 2023, vol. 11, no. 12, art. 2910. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11122910>
10. Kumar V., Raghuvanshi N., Pandey A. K., Kumar A., Thoday-Kennedy E., Kant S. Role of halotolerant plant growth-promoting rhizobacteria in mitigating salinity stress: Recent advances and possibilities. *Agriculture*, 2023, vol. 13, no. 1, art. 168. <https://doi.org/10.3390/agriculture13010168>
11. Margesin R., Schinner F. Potential of halotolerant and halophilic microorganisms for biotechnology. *Extremophiles*, 2001, vol. 5, no. 2, pp. 73–83. <https://doi.org/10.1007/s007920100184>
12. Martínez G. M., Pire C., Martínez-Espinosa R. M. Hypersaline environments as natural sources of microbes with potential applications in biotechnology: The case of solar evaporation systems to produce salt in Alicante County (Spain). *Current Research in Microbial Sciences*, 2022, vol. 3, art. 100136. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2022.100136>
13. Biswas J., Jana S. K., Mandal S. Biotechnological impacts of *Halomonas*: A promising cell factory for industrially relevant biomolecules. *Biotechnology and Genetic Engineering Reviews*, 2023, vol. 39, no. 2, pp. 348–377. <https://doi.org/10.1080/02648725.2022.2131961>
14. Oren A. Novel insights into the diversity of halophilic microorganisms and their functioning in hypersaline ecosystems. *npj Biodiversity*, 2024, vol. 3, art. 18. <https://doi.org/10.1038/s44185-024-00050-w>
15. Sehgal S. N., Gibbons N. E. Effect of some metal ions on the growth of *Halobacterium cutirubrum*. *Canadian Journal of Microbiology*, 1960, vol. 6, pp. 156–169. <https://doi.org/10.1139/m60-018>
16. Zinchenko T. D., Shitikov V. K., Golovatyuk L. V., Gusakov V. A., Lazareva V. I. Plankton and bottom communities in the saline rivers of Lake Elton basin: Statistical analysis of dependences. *Arid Ecosystems*, 2018, vol. 8, pp. 225–230. <https://doi.org/10.1134/S2079096118030083>
17. Abellan-Schneyder I., Machado M. S., Reitmeier S., Sommer A., Sewald Z., Baumbach J., List M., Neuhaus K. Primer, pipelines, parameters: Issues in 16S rRNA gene sequencing. *MSphere*, 2021, vol. 6, no. 1, art. e01202-20. <https://doi.org/10.1128/mSphere.01202-20>
18. Wensel C. R., Pluznick J. L., Salzberg S. L., Sears C. L. Next-generation sequencing: Insights to advance clinical investigations of the microbiome. *Journal of Clinical Investigation*, 2022, vol. 132, no. 7, art. e154944. <https://doi.org/10.1172/JCI154944>
19. Wang R., Cui L., Li J., Li W. Factors driving the halophyte rhizosphere bacterial communities in coastal salt marshes. *Frontiers in Microbiology*, 2023, vol. 14, art. 1127958. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1127958>
20. Oliva G., Di Stasio L., Vigliotta G., Guarino F., Ciccattelli A., Castiglione S. Exploring the potential of four novel halotolerant bacterial strains as plant-growth-promoting rhizobacteria (PGPR) under saline conditions. *Applied Sciences*, 2023, vol. 13, no. 7, art. 4320. <https://doi.org/10.3390/app13074320>
21. Desale P., Patel B., Singh S., Malhotra A., Nawani N. Plant growth promoting properties of *Halobacillus* sp. and *Halomonas* sp. in presence of salinity and heavy metals. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2014, vol. 54, no. 8, pp. 781–791. <https://doi.org/10.1002/jobm.201200778>
22. Etesami H., Glick B. R. Halotolerant plant growth-promoting bacteria: Prospects for alleviating salinity stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, vol. 178, art. 104124. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104124>

Поступила в редакцию 26.05.2025; одобрена после рецензирования 03.06.2025; принята к публикации 25.06.2025
The article was submitted 26.05.2025; approved after reviewing 03.06.2025; accepted for publication 25.06.2025