

ОПРЕДЕЛЕНИЕ АДАПТАЦИОННЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ, ФОРМ И СОРТОВ ЯБЛОНИ НА ОСНОВЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЭНДОФИТНОЙ И ЭПИФИТНОЙ МИКРОБИОТЫ

©2024 г. Н. Н. Савельева, доктор биологических наук, М. И. Козаева, кандидат сельскохозяйственных наук

Федеральный научный центр имени И. В. Мичурина,
393774, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Мичурина, 30
E-mail: saveleva_natalya_nic@mail.ru

Исследования проводили с целью выявления наиболее адаптивных видов, форм и сортов яблони на основе особенностей развития различного типа микробиоты. Работу выполняли в 2014–2023 гг. в Тамбовской области. Схема посадки 6×3 м, закладка проведена в 2009 г., подвой 54–118. Объекты исследований – вид яблони *Malus robusta*; формы – 25–8; 64–143; 54–118; сорта – Коричное полосатое, Орловим, Июльское Черненко, Слава Мичуринска. Тип почвы – выщелоченный чернозем среднесиловый суглинистого механического состава. В эндофитной микробиоте адаптивных растений преобладали бактерии *Pseudomonas syringae*: у гибридной яблони *Malus robusta* их доля составляла 96,6 %, у сорта Коричное полосатое – 89,3 %, у формы 25–8 – 88,7 %, что соответственно на 9,7 %, 2,4 % и 1,8 % выше среднего значения по выборке. У формы 64–143 и сорта Слава Мичуринска величины этого показателя были ниже среднегрупповой на 5,5 % и 4,2 % соответственно. Смешанной микробиоты у *Malus robusta* не наблюдали (0,0 %). У сорта Коричное полосатое величина этого показателя была ниже среднего по выборке на 0,7 %, у формы 25–8 – на 1,3 %; у формы 64–143, напротив, выше на 4,5 %. Величину отрицательных тестов ниже среднегрупповой отмечали у образцов *Malus robusta* (3,4 %), Орловим (4,2 %), Коричное полосатое (4,5 %), Июльское Черненко (6,2 %). У образцов 64–143, 54–118 и Слава Мичуринска она была выше среднегрупповой на 1,0 %, 2,0 % и 4,0 % соответственно. По комплексу показателей выхода микробиоты и процента отрицательных тестов лучшими оказались вид яблони *Malus robusta*, сорт Коричное полосатое и форма 25–8, которые целесообразно использовать в дальнейшей селекции на устойчивость к различного типа микробиоте.

DETERMINATION OF ADAPTIVE CAPABILITIES OF VARIOUS TYPES, FORMS AND VARIETIES OF APPLE TREES BASED ON ENDOPHYTIC AND EPIPHYTIC MICROBIOTA INDICATORS

N. N. Saveleva, M. I. Kozayeva

Michurin Federal Scientific Center,
393774, Tambovskaya obl., Michurinsk, ul. Michurina, 30
E-mail: saveleva_natalya_nic@mail.ru

The aim of the research was to identify the most resistant species, forms and varieties of apple trees based on the developmental specifics of the various types of microbiota. The research was conducted in 2014–2023 at the I. V. Michurin Federal Scientific Center, Michurinsk, Tambov region. The year of planting was 2009 with the planning scheme 6×3 m., the rootstock 54–118. The objects of the research are: *Malus robusta* species; forms 25–8, 64–143, and 54–118; varieties Korichnoe polosatoe, Orlovim, Iyulskoe Chernenko, and Slava Michurinska. The soil type was leached medium-power black soil with a loamy mechanical composition. *Pseudomonas syringae* bacteria prevailed in resistant plants: 96.6 % in *Malus robusta* hybrid apple, 89.3 % in Korichnoe polosatoe variety, and 88.7 % in 25–8 form, which is 9.7 %, 2.4 % and 1.8 % respectively, higher than the average value among the test subjects. In 64–143 form and Slava Michurinska variety, the indicators are lower than the average by 5.5 % and 4.2 % respectively. The yield of mixed microbiota in *Malus robusta* was not observed (0.0 %). Korichnoe polosatoe variety had an indicator below the average value by 0.7 %, in the form 25–8 by 1.3 %, and in the form 64–143 by 11.4 %, which is 4.5 % higher than the average. The magnitude of negative tests ranged from 3.4 % (*Malus robusta*) to 6.2 % (Iyulskoe Chernenko), which did not exceed the average value. Samples 64–143, 54–118 and Slava Michurinska had above-average values of 1.0 %, 2.0 % and 4.0 %, respectively. According to the complex of indicators of microbiota yield and the percentage of negative tests, *Malus robusta*, Korichnoe polosatoe variety and 25–8 form had a high potential for environmental resistance. They were recommended for further breeding for resistance to adverse environmental factors.

Ключевые слова: яблоня, эндофитная и эпифитная микробиота, адаптационная способность.

Keywords: apple tree, endophytic and epiphytic microbiota, adaptive capacity.

На всем протяжении онтогенетического развития микробиота находится в тесной связи с растением. Ее видовой состав оказывает непосредственное влияние на иммунитет растения-хозяина в ответ на деятельность фитопатогенов. Микроорганизмы вырабатывают фитогормоны, которые воздействуют на экологическую пластичность растений в неблагоприятных условиях окружающей среды [1].

Изучение и понимание сложного взаимодействия растения и микробиоты сегодня находится под пристальным вниманием ученых. Влияние на этот процесс, а лучше управление им, рассматривают как один из способов повышения урожайности сельскохозяйственных культур [2, 3, 4].

Из многих плодовых культур, выращиваемых в мире, яблоня занимает одну из лидирующих позиций. Она широко распространена во многих странах, так как обладает экологической адаптацией и пластичностью. Плоды можно хранить практически круглый год, использовать в свежем виде и как сырье для переработки, это помогает сократить их потери и порчу, а также обеспечить широкую доступность такой продукции для потребителя [5].

Товарные плоды должны удовлетворять требованиям торговых сетей, иметь высокие вкусовые качества, необходимый биохимический состав [6]. Для достижения этой цели требуются высокопродуктивные сорта, устойчивые к неблагоприятным биотическим и аби-

тическим факторам среды. Особенно ценны генотипы, обладающие иммунитетом к парше, как наиболее опасному заболеванию. Существующий сортовой состав яблони не отвечает всем требованиям современного промышленного садоводства. В этой связи сохраняет свою актуальность изучение потенциала устойчивости к дестабилизирующему воздействию неблагоприятных абиотических факторов и выделение для производства и селекционного использования новых сортов и форм с максимальной выраженностью этих признаков, а также поиск наиболее адаптированных к условиям произрастания генотипов, обладающих более мощным механизмом защиты от неблагоприятных факторов окружающей среды и повышенной регенерационной способностью после негативного воздействия внешних условий [5, 7, 8].

Потенциал экологической устойчивости растений в значительной степени определяет комплекс их взаимодействий с микробными эндоситами. Колонизация эндоситами часто играет важную роль в увеличении жизнестойкости растений [9].

Эндоситные бактерии и грибы способны выделять физиологически активные вещества, которые положительно воздействуют на рост, развитие и иммунитет растений. Определенные виды эндоситных бактерий запускают защитные механизмы растений, известные как индуцированная системная устойчивость (ISR), которая схожа с приобретенной системной устойчивостью (SAR) [10, 11, 12].

Существуют штаммы бактерий, которые повышают доступность микроэлементов почвы растениям. Известны 118 штаммов, связывающих катионы калия и обеспечивающих его эффективное усвоение. Это особенно важно при возделывании плодовых насаждений, которые в силу своей биологии произрастают на одних участках десятки лет. В результате развивается почвенное утомление, при котором снижается усвоение растениями необходимых минеральных элементов. Выделение калий-сольбилизующих бактерий может служить основой для создания новых эффективных видов удобрений для плодовых культур [13].

Эндоситные бактерии играют ключевую роль в биоконтроле фитопатогенных микроорганизмов [14]. Они способны ингибировать развитие болезней путем синтеза биологически активных соединений, обладающих «антипатогенным» действием [15].

Цель исследования – выявление наиболее адаптивных видов, форм и сортов яблони на основе особенностей развития микробиоты.

Для ее достижения решали следующие задачи: изучить состав и биологические особенности выделенной микробиоты, оценить токсическое воздействие бактерий на фитопатогенные грибы.

Методика. В качестве объектов исследований использованы растения вида *Malus robusta*, который представляет собой гибрид между *Malus baccata* (L.) Borkh и *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh.; форм 25–8 (Прима × Бессемянка мичуринская), 64–143 (Свежесть × Ваяк), 54–118 (среднерослый подвой яблони, парадизка Будаговского (ПБ9) × гибрид 13–14); сортов Коричное полосатое (народной селекции); Орловим (Антоновка обыкновенная × сеянец SR0523), Июльское Черненко (Анис алый × Папировка), Слава Мичуринска (выделен из семян мичуринских сортов яблони, полученных от свободного опыления).

Эксперименты проводили в 2014–2023 гг. в г. Мичуринске Тамбовской обл. Работу выполняли в селекционном саду № 7 Селекционно-генетического центра

Табл. 1. Метеорологические условия лет исследований

Год	Температура воздуха (t, °C)	Сумма осадков, мм	Гидротермический коэффициент (ГТК)
Среднегодовое	7,2	583,1	0,91
2014	7,1	347,4	0,71
2015	7,5	511,1	0,88
2016	6,9	812,3	1,10
2017	6,9	606,7	0,92
2018	6,7	494,7	0,87
2019	7,8	445,0	0,85
2020	8,2	512,0	0,89
2021	7,2	570,0	0,94
2022	7,3	722,4	0,98
2023	7,7	611,9	0,91

им. И. В. Мичурина. Схема посадки – 6×3 м, насаждения были заложены в 2009 г. на подвое 54–118. Для проведения детальных учетов отбирали по 4 типичных дерева каждого образца одного возраста и нормального развития. Система содержания междурядий – залужение, в рядах – механизированная обработка. Деревья выращивали без орошения и удобрений, обработку фунгицидами не проводили, осуществляли защитные мероприятия от вредителей.

Почва сада – выщелоченный чернозем среднесуглинистого механического состава со следующими агрохимическими показателями: содержание гумуса (ГОСТ 26213-91) – 4,8...5,7 %, кислотность (ГОСТ 26212-2021) – 5,3...5,6 ед. pH, содержанием азота (по Тюрину и Кононовой) – 8,0 мг/100 г, подвижного фосфора и калия (ГОСТ 26204-91) – соответственно 13,0...14,0 мг/100 г и 13,0...15,0 мг/100 г, обменного кальция (ГОСТ 26487-85) – 22,3 мг-экв./100 г, сумма обменных оснований (по Каппену – Гильковицу) – 26,7 мг-экв./100 г.

Метеорологические условия региона в основном благоприятны для выращивания яблони. За время проведения исследований наблюдали отклонение среднегодовой температуры воздуха от среднегодовой, от –0,1 в 2014 г. до +1,0 °C в 2020 г. (табл. 1). Осадки характеризовались неравномерным распределением по годам. В 2014 г. их выпало наименьшее количество – 347,4 мм, что на 235,7 мм ниже среднегодового. В 2016 г. сумма осадков составляла 812,3 мм, что превысило норму на 229,2 мм. Место проведения исследований находится в зоне недостаточного увлажнения – ГТК варьировал от 0,71 до 0,98. Исключение составил 2016 г. (ГТК – 1,10, или на 0,19 выше среднего), когда отмечали высокое увлажнение, но с неравномерным распределением осадков по месяцам.

Тестирование однолетних побегов различных видов, форм и сортов яблони на наличие эндоситной микробиоты проводили согласно действующей методике [16]. Изучение состава, а также биологических особенностей выделенной микробиоты и токсического действия бактерий на фитопатогенные грибы выполняли с использованием существующих руководств [17, 18]. Для изучения эпифитной микробиоты яблони осуществляли смывы с листьев стерильной водой, после чего их рассевали на питательную среду в чашки Петри.

Ранжирование показателей выполняли по процентному выходу бактерии *Pseudomonas syringae*. В таблицах представлены показатели средней (М) и ошибки средней величины или ошибки репрезентативности ($\pm m$), коэффициента вариации (C_v , %).

Результаты и обсуждение. В эндоситной микробиоте более адаптивных форм преобладали бактерии, относящиеся к сборному виду *Pseudomonas syringae*. Самый высокий выход этих бактерий – 96,6 % отмечен

Табл. 2. Выход эндофитной микробиоты при тестировании побегов яблони

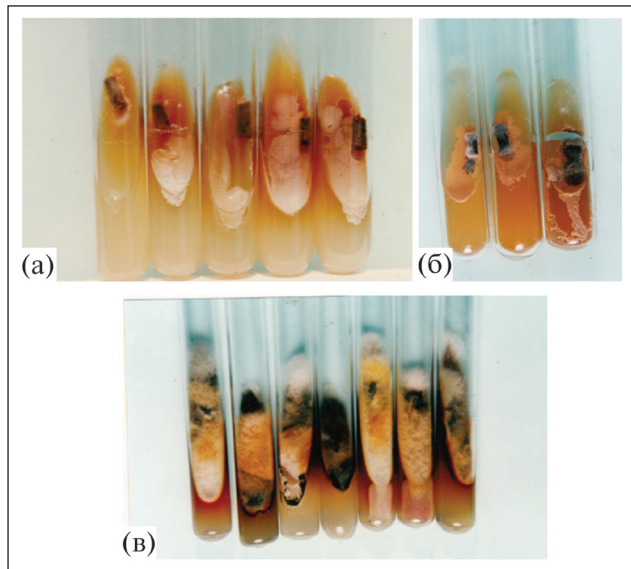
Вид, сорт, форма	Выход бактерии <i>Pseudomonas syringae</i> , %	Выход смешанной эндофитной микробиоты, %	Показатель отрицательных тестов, %
<i>Malus robusta</i>	96,6	0,0	3,4
Коричное	89,3	6,2	4,5
полосатое			
25-8	88,7	5,6	5,7
Орловим	87,7	8,1	4,2
Июльское	85,6	8,2	6,2
Черненко			
54-118	83,7	8,1	8,2
Слава	82,7	7,1	10,2
Мичуринска			
64-143	81,4	11,4	7,2
$M \pm m$	86,9 $\pm$ 1,7	6,9 $\pm$ 1,1	6,2 $\pm$ 0,8
C_v , %	5,5	47,2	36,6

у вида *Malus robusta* (табл. 2). У сорта Коричное полосатое и формы 25–8 величины этого показателя были меньше, чем у *M. robusta*, соответственно на 7,3 % и 7,9 % и больше среднegrupповой – на 2,4 % и 1,8 %.

Среднее положение в выборке по выходу бактерии *Pseudomonas syringae* занимали сорта Орловим и Июльское Черненко, а также форма 54–118. По сравнению с видом *Malus robusta*, величины этого показателя были ниже на 8,9 %, 11,0 % и 12,9 % соответственно. У формы 64–143 и сорта Слава Мичуринска уровень выхода бактерии *Pseudomonas syringae* был ниже, чем у гибридной яблони, соответственно на 15,2 % и 13,9 %, а по сравнению со средней величиной этого показателя по изучаемой выборке, – на 5,5 % и 4,2 %. Эти образцы характеризовались меньшей приспособленностью к негативным условиям внешней среды.

Токсины *Pseudomonas syringae*, как правило, или убивают фитопатогенные грибы, или угнетают их рост и развитие. Выделившиеся бактерии были однотипными, матовой консистенции, бежевого цвета, с гладкой поверхностью колонии и древовидным краем (см. рисунок, а).

В составе эндофитной микробиоты так же тестировали микробиоту смешанного типа. Ассоциация оказалась мицелиально-прокариотным организмом, включающим,



Микробиота, выделенная при тестировании различных сортов: а – бактериальная микробиота, сорт Коричное полосатое; б – смешанная микробиота, сорт Орловим; в – грибная микробиота, сорт Слава Мичуринска.

помимо бактерии, грибы с темной окраской, которые хорошо заметны на питательной среде (см. рисунок, б). Поскольку микробиота также претерпевает стресс, адаптируясь к неблагоприятным условиям среды, она, объединяясь в ассоциации, образует ассоциативные комплексы микроорганизмов, обладающих большой быстротой и силой поражения [19, 20].

Наименьшую токсическую нагрузку испытывал вид гибридной яблони *Malus robusta* (0 %). У формы 25–8 выход смешанной микробиоты был больше на 5,6 %, у формы 54–118 – на 8,1 %. У сортов Коричное полосатое, Орловим, Июльское Черненко и Слава Мичуринска стрессорная нагрузка превышала величину этого показателя у *Malus robusta* соответственно на 6,2 %, 8,1 %, 8,2 %, и 7,1 %. Форма 64–143 характеризовалась самым высоким показателем токсического давления – 11,4 %, что на 4,5 % больше среднegrupпового. Выход смешанной микробиоты ниже среднего по выборке отмечали у сорта Коричное полосатое (на 0,7 %) и формы 25–8 (на 1,3 %), что свидетельствует об их высокой сопротивляемости токсическому действию комплекса микроорганизмов.

Исключительно важным для определения запасов адаптации, а также жизнеспособности растений, считают показатель отрицательных тестов. Известно, что некрозы ослабляют и убивают микробиоту, в результате чего при тестировании она не выходит на питательные среды. Следовательно, чем выше отрицательный тест, тем меньше микробиоты выделяется на питательный субстрат. Однако состояние паранекроза (окислительного стресса) – результат как абиотического, так и биотического стрессоров – ослабляет не только микробиоту, но и само растение. Это отражается на репродуктивных органах, что приводит к снижению продуктивности яблони [21, 22]. Поэтому высокий процент отрицательных тестов свидетельствует о повышении уровня окислительного стресса и снижении адаптационной способности.

Наиболее адаптированным к неблагоприятным условиям внешней среды оказался вид яблони *Malus robusta* с показателем отрицательных тестов 3,4 %, что на 2,8 % ниже среднegrupпового значения. У сортов Орловим, Коричное полосатое и формы 25–8 величина этого показателя была выше, чем у *Malus robusta*, соответственно на 0,8 %, 1,1 % и 2,3 %, но ниже среднего по выборке на 2,0 %, 1,7 % и 0,5 %. Сорт Июльское Черненко по показателю отрицательных тестов занимал среднее положение в выборке. Перечисленные образцы характеризовались более высокой экологической адаптацией, чем формы 64–143, 54–118 и сорта Слава Мичуринска, процент отрицательных тестов у которых превышал средний по изучаемой выборке на 1,0 %, 2,0 % и 4,0 % соответственно.

Коэффициент вариации (C_v) показателей выхода эндофитной микробиоты по изучаемым генотипам варьировал от 5,5 % для бактерии *Pseudomonas syringae* до 47,2 % для смешанной микробиоты. Коэффициент вариации отрицательных тестов достигал 36,6 %. Это указывает на различия в реакции организма растений на влияние микробиоты, что важно учитывать при вовлечении их в селекционный процесс.

Определение состава эпифитной микробиоты в микробиоте растений, а также характера взаимодействия участвующих в нем агентов позволило оценить инфекционный фон и активность патогенов. У более адаптивных форм в 86,7 % случаев наблюдали выход бактерий, обладающих выраженным фунгицидным и фунгистатическим действием. В 8,3 % случаев определяли грибную микробиоту, имевшую под влиянием бактериальных

токсикозов сильную степень деградации, что проявилось в потере выраженных видовых признаков, вследствие чего их идентификация не представлялась возможной. В 5 % случаев отмечено проявление белого стерильного мицелия. При этом наиболее жизнеспособными оказались грибные патогены, относящиеся к группе темнопигментных, наделенные рядом защитных свойств, которые смогли приспособиться к действию бактериальных токсинов и проявиться на питательной среде (см. рисунок, в).

Выводы. Показатели как внутренней (эндофитной), так и внешней (эпифитной) микробиоты в значительной степени отражают адаптационные возможности различных видов, форм и сортов яблони. В микробиоте более адаптивных форм преобладали бактерии, относящиеся к сборному виду *Pseudomonas syringae*. Самый высокий их выход наблюдали у гибридной яблони *Malus robusta* – 96,6 %, у сорта Коричное полосатое – 89,3 % и формы 25–8 – 88,7 %, что соответственно на 9,7 %, 2,4 % и 1,8 % выше среднего по выборке. Наименьшую токсическую нагрузку испытывали эти образцы и при тестировании смешанной микробиоты, выход которой у *Malus robusta* не наблюдали (0,0 %), а у формы 25–8 и сорта Коричное полосатое он достигал 5,6 % и 6,2 %, что меньше среднегрупповой на 1,3 % и 0,7 % соответственно.

Показатель отрицательных тестов у образца *Malus robusta* был ниже среднего по всей выборке на 2,8 %, сорта Коричное полосатое – на 1,7 % и формы 25–8 – на 0,5 %. Эти генотипы характеризуются более высокой адаптацией к негативным факторам окружающей среды в отличие от форм 64–143, 54–118 и сорта Слава Мичуринска, у которых процент отрицательных тестов превышал среднегрупповую величину этого показателя соответственно на 1,0 %, 2,0 % и 4,0 %, что свидетельствует об их низкой сопротивляемости токсическому давлению микробиоты.

Проведенные исследования выявили высокий потенциал экологической адаптации у гибридной яблони *Malus robusta*, сорта Коричное полосатое и формы 25–8, которые целесообразно использовать в дальнейшей селекции на устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр им. И. В. Мичурина». Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература.

1. Галиева Г. Ш., Галицкая П. Ю., Селивановская С. Ю. Растительный микробиом: происхождение, состав и функции // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки 2023. Т. 165. С. 231–262.
2. Hassani M. A., Duran P., Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont // Microbiome. 2018. Vol. 6. No 1. Article 58. URL: <https://microbiomejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s40168-018-0445-0> (дата обращения: 09.06.2024). doi: 10.1186/s40168-018-0445-0.
3. Plant–microbiome interactions under a changing world: responses, consequences and perspectives / P. Trivedi, B. D. Batista, K. E. Bazany, et al. // New Phytologist. 2022. Vol. 234. No. 6. P. 1951–1959. doi: 10.1111/nph.18016.
4. Endophytic fungi as direct plant growth promoters for sustainable agricultural production / J. Poveda, D. Eugui, P. Abril-Urias, et al. // Symbiosis. 2021. V. 85. No. 1. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s13199-021-00789-x> (дата обращения: 09.06.2024). doi: 10.1007/s13199-021-00789-x.
5. Innovative technologies of increasing the efficiency of the breeding process of fruit crops / A. N. Yushkov, N. N. Saveleva, V. V. Chivilev, et al. // Achievements of Science and Technology of AICis. 2019. Vol. 33. No. 2. P. 27–30. doi: 10.24411/0235-2451-2019-10207.
6. Endophytes Increase Fruit Quality with Higher Soluble Sugar production in Honeycrisp Apple (*Malus pumila*) / H. Rho, V. Van Epps, S.-H. Kim, et al. // Microorganisms. 2020. Vol. 8. No. 699. <https://www.mdpi.com/2076-2607/8/5/699> (дата обращения: 09.06.2024). doi: 10.3390/microorganisms8050699.
7. Лыжин А. С., Савельева Н. Н. Полиморфизм сортов яблони по локусам моногенной устойчивости к парше // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020. Т. 181. № 1. С. 64–72. doi: 10.3090/17227-8834-2020-1-64-72.
8. Обеспечение стабильности устойчивости генотипов яблони к грибу *VenturiaInaequalis* (Cooke) Wint. / Н. Н. Савельева, А. Н. Юшков, А. С. Земисов и др. // Биосфера. 2022. № 4. С. 384–386. doi: 10.24855/biosfera.v14i4.696.
9. Induction of abiotic stress tolerance in plants by endophytic microbes / R. Lata, S. Chowdhury, S. K. Gond, et al. // Letters in Applied Microbiology. 2018. Vol. 66. No. 4. P. 268–276. doi: 10.1111/lam.12855.
10. Evaluation of antagonistic activity and mechanisms of endophytic yeasts against pathogenic fungi causing economic crop diseases / P. Khunnamwong, N. Lertwattanasakul, S. Jindamorakot, et al. // Folia Microbiol (Praha). 2020. Vol. 65. No. 3. P. 573–590. doi: 10.1007/s12223-019-00764-6.
11. Endophytic *Bacillus* and *Pseudomonas* spp. Modulate Apple Shoot Growth, Cellular Redox Balance, and Protein Expression Under in Vitro Conditions / I. Tamosiune, G. Staniene, P. Haimi, et al. // Frontiers in Plant Science. 2018. Vol. 9. Article 889. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plantscience/articles/10.3389/fpls.2018.00889/full> (дата обращения: 09.06.2024). doi: 10.3389/fpls.2018.00889.
12. Самарина Л. С., Мажаровская В. И., Рогожина Е. В. и др. Эндофитные микроорганизмы как промоторы роста растений в культуре *in vitro* // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52. № 5. С. 917–927. doi: 10.15389/agrobiol.2017.5.917rus.
13. Lacava P. T., Azevedo J. L. Endophytic Bacteria: A Biotechnological Potential in Agrobiological System // Maheshwari D., Saraf M., Aeron A. (eds) Bacteria in Agrobiological: Crop Productivity. Berlin, Heidelberg: Springer, 2013. URL: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-37241-4_1 (дата обращения: 09.06.2024). doi: 10.1007/978-3-642-37241-4_1.
14. Endophytic Bacteria Isolated from Common Bean (*Phaseolus vulgaris*) Exhibiting High Variability Showed Antimicrobial Activity and Quorum Sensing Inhibition / R. B. Lopes, L. E. Costa, M. C. Vanetti, et al. // Current Microbiology. 2015. Vol. 71. No. 4. P. 509–516. doi: 10.1007/s00284-015-0879-6.

15. *Natural products from endophytic microorganisms* / G. Strobel, B. Daisy, U. Castillo, et al. // *Journal of Natural Products*. 2004. Vol. 67. P. 257–268. doi: 10.1021/np030397v.
16. Билай В. И. Методы экспериментальной микологии. К.: Наукова думка, 1982. 552 с.
17. Билай В. И. Основы общей микологии. К.: Вища школа, 1989. 392 с.
18. Билай В. И. Микроорганизмы – возбудители болезней растений. К.: Наукова думка, 1988. 550 с.
19. Harrison J. G., Griffin E. A. The diversity and distribution of endophytes across biomes, plant phylogeny and host tissues: how far have we come and where do we go from here? // *Environmental Microbiology*. 2020. Vol. 22. No. 6. P. 2107–2123. doi: 10.1111/1462-2920.14968.
20. Miliute I., Buzaitė O., Gelvonauskienė D. Plant growth promoting and antagonistic properties of endophytic bacteria isolated from domestic apple // *Zemdirbyste-Agriculture*. 2016. Vol. 103. No. 1. P. 77–82. doi: 10.13080/z-a.2016.103.010.
21. Steven B., Huntley R. B., Zeng Q. The influence of flower anatomy and apple cultivar on the apple flower phytobiome // *Phytobiomes Journal*. 2018. Vol. 2. No. 3. P. 171–179. doi: 10.1094/PBIOMES-03-18-0015-R.
22. Isolation and Identification of Potassium-Solubilizing Bacteria from Rhizosphere Soil of Apple Tree / J. Jiang, X. Peng, Z. Yan, et al. // *Chinese Journal of Agrometeorology*. 2017. Vol. 38. No. 11. P. 738–748. doi: 10.3969/j.issn.1000-6362.2017.11.006.

Поступила в редакцию 10.06.2024

После доработки 26.06.2024

Принята к публикации 23.07.2024