ISSN 2074-9414 (Print)
ISSN 2313-1748 (Online)

https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500
https://elibrary.ru/DOQLFK

Обзорная статья
https://fptt.ru

# Микробная биофортификация злаковых культур: перспективы и текущее развитие

**Д. Е. Колпакова, Ю. Р. Серазетдинова*, Н. В. Фотина, А. В. Заушинцена, Л. К. Асякина, А. И. Лосева**

*Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия*

*Поступила в редакцию: 29.03.2024*
*Принята после рецензирования: 17.04.2024*
*Принята к публикации: 07.05.2024*

**Ю. Р. Серазетдинова: serazetdinova2000@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3044-3529*
*Д. Е. Колпакова: https://orcid.org/0000-0002-8508-3372*
*Н. В. Фотина: https://orcid.org/0000-0002-7655-0258*
*А. В. Заушинцена: https://orcid.org/0000-0003-4645-828X*
*Л. К. Асякина: https://orcid.org/0000-0003-4988-8197*
*А. И. Лосева: https://orcid.org/0000-0003-4037-2653*

*© Д. Е. Колпакова, Ю. Р. Серазетдинова, Н. В. Фотина, А. В. Заушинцена, Л. К. Асякина, А. И. Лосева, 2024*

**Аннотация.**
Скрытый голод является социальной проблемой во многих странах мира и ежегодно провоцирует развитие алиментарно-зависимых заболеваний у населения. Одним из решений проблемы скрытого голода является биофортификация – термин, который объединяет совокупность методов селекции, генной инженерии, агрономии и микробиологии. Цель работы – анализ актуальных исследований зарубежных специалистов по вопросам микробной биофортификации и оценке потенциала использования микроорганизмов для обогащения зерновых культур биогенными элементами.
Объектом исследования являлись научные публикации зарубежных ученых за период 1984–2024 гг. Поиск научных источников осуществляли в базах данных Scopus, ScienceDirect и Google Scholar. Поисковые запросы включали следующие ключевые слова и словосочетания: biofortification, wheat, rice, oats, growth stimulation, antagonism и phytopathogens. Полученную информацию экспортировали из программного обеспечения Zotero в формате файла RIS. Обработку файла для анализа ключевых слов и представления их в графической форме осуществляли с помощью программы VOSviewer.
Основными механизмами микробной биофортификации являются фиксация атмосферного азота и солюбилизация биогенных элементов. Солюбилизация осуществляется за счет синтеза органических и неорганических кислот, протонов, сидерофоров, внеклеточных ферментов и других вторичных метаболитов. Микроорганизмы способны изменять экспрессию генов растений для лучшего поглощения и аккумуляции питательных элементов, а также архитектуру корневой системы растения для лучшего извлечения биогенных соединений из почвы. В работе обобщили сведения о лабораторных и полевых исследованиях микробной биофортификации зерновых культур. Микробной биофортификации подвергали рис, пшеницу, ячмень и т. д. Культуры обогащали такими элементами, как железо, селен, цинк, медь, марганец, азот, фосфор и калий.
Применение биофортификации на основе ростостимулирующих микроорганизмов является экологичным, надежным и экономически эффективным подходом в обеспечении продовольственной безопасности страны и рациональным решением проблемы скрытого голода. Полученные литературные данные могут лечь в основу разработки микробных препаратов для сельского хозяйства.

**Ключевые слова.** Биогенные вещества, скрытый голод, сельское хозяйство, микроорганизмы, азот, фосфор, цинк, железо

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Исследование потенциала ростостимулирующих бактерий для повышения агрономической биофортификации пшеницы» (шифр FZSR-2024-0009).

**Для цитирования:** Микробная биофортификация злаковых культур: перспективы и текущее развитие / Д. Е. Колпакова [и др.] // Техника и технология пищевых производств. 2024. Т. 54. № 2. С. 191–211. https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500

https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500
https://elibrary.ru/DOQLFK

Review article
Available online at https://fptt.ru/en

# Microbial Biofortification of Grain Crops: Current State and Prospects

**Daria E. Kolpakova, Yuliya R. Serazetdinova*, Natalya V. Fotina, Alexandra V. Zaushintsena, Lyudmila K. Asyakina, Anna I. Loseva**

*Kemerovo State University, Kemerovo, Russia*

*Received: 29.03.2024*
*Revised: 17.04.2024*
*Accepted: 07.05.2024*

**Yuliya R. Serazetdinova: serazetdinova2000@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3044-3529*
*Daria E. Kolpakova: https://orcid.org/0000-0002-8508-3372*
*Natalya V. Fotina: https://orcid.org/0000-0002-7655-0258*
*Alexandra V. Zaushintsena: https://orcid.org/0000-0003-4645-828X*
*Lyudmila K. Asyakina: https://orcid.org/0000-0003-4988-8197*
*Anna I. Loseva: https://orcid.org/0000-0003-4037-2653*

*© D.E. Kolpakova, Yu.R. Serazetdinova, N.V. Fotina, A.V. Zaushintsena, L.K. Asyakina, A.I. Loseva, 2024*

**Abstract.**
Hidden hunger is a significant social issue in numerous countries worldwide, causing the development of nutrition-related diseases among populations annually. Biofortification offers a sustainable solution as it combines methods of cross-breeding, genetic engineering, agriculture, and microbiology. The authors reviewed international studies in the field of microbial biofortification in order to assess the microbial potential to enhance the essential element content in grain crops.
The review featured relevant scientific articles published by foreign experts in Scopus, ScienceDirect, and Google Scholar in 1984–2024. The keywords included *biofortification*, *wheat*, *rice*, *oats*, *growth stimulation*, *antagonism*, and *phytopathogen*. The sources were processed in Zotero and VOSviewer.
Nitrogen fixation and nutrient solubilization are the main mechanisms of microbial biofortification. Solubilization occurs as a synthesis of organic and inorganic acids, protons, siderophores, extracellular enzymes, and other secondary metabolites. Microorganisms can improve the expression of plant genes in terms of absorption and nutrient accumulation. They also affect root systems, facilitating the extraction of nutrients from the soil. The authors summarized laboratory and field studies on microbial biofortification of rice, wheat, and barley with iron, selenium, zinc, copper, manganese, nitrogen, phosphorus, and potassium.
Biofortified growth-promoting microorganisms are a sustainable, reliable, and cost-effective approach to food security and hidden hunger issues. The review offers relevant information that can be used to develop new microbial preparations for the domestic agriculture.

**Keywords.** Nutrients, hidden hunger, agriculture, microorganisms, nitrogen, phosphorus, zinc, iron

**Funding.** The research was part of State Assignment FZSR-2024-0009: Growth-promoting biofortification of wheat.

**For citation:** Kolpakova DE, Serazetdinova YuR, Fotina NV, Zaushintsena AV, Asyakina LK, Loseva AI. Microbial Biofortification of Grain Crops: Current State and Prospects. Food Processing: Techniques and Technology. 2024;54(2):191–211. (In Russ.). https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500

## Введение

Постоянный рост населения обуславливает потребность в увеличении мощностей агропромышленного комплекса. Для этого в сельскохозяйственную практику внедряются инструменты, которые позволяют добиться высокой продуктивности культур. Однако вопросам качества полученного урожая уделяется недостаточно внимания, несмотря на актуальность проблемы дефицита эссенциальных нутриентов у населения [1]. Такой дефицит называется скрытым голодом. При данном состоянии человек не испытывает потребности в увеличении количества пищи, но дефицит микро- и макроэлементов, витаминов наносит урон здоровью, провоцируя развитие алиментарно-зависимых заболеваний. Это становится социальной проблемой для нынешнего и будущих поколений [2, 3].

Основная причина развития скрытого голода у населения – низкое содержание незаменимых нутриентов в

основных продовольственных культурах, таких как рис, пшеница и кукуруза [4–6]. Это может быть связано с широким распространением высокоурожайных сортов и гибридов, которые характеризуются более низким содержанием питательных веществ в сравнении с традиционными сортами [4]. С другой стороны, накоплению нутриентов сельскохозяйственными культурами препятствует низкое плодородие возделываемых почв [7].

В качестве устойчивого пути обеспечения населения питательными веществами разработан ряд мероприятий, которые позволяют выращивать богатые микроэлементами (биообогащенные) сельскохозяйственные культуры с повышенной биодоступностью питательных веществ [8]. Эти мероприятия объединили общим термином биофортификация. Биофортификация высокоэффективна с точки зрения экономики, т. к. этот метод более рентабелен в сравнении с обогащением готовых продуктов питания [9]. Биофортификация осуществляется при помощи агрономических, селекционных, трансгенных и микробиологических подходов [10]. Известным примером биофортификации с помощью генной инженерии является разработка золотого риса. В 2000 г. немецкие профессора I. Potrykus и P. Beyer доказали возможность модификации генома белого риса для производства $\beta$-каротина – предшественника витамина А [11]. Несмотря на успешно проведенные исследования, проект не получил широкого признания. Это связано с обеспокоенностью общественности этическими вопросами производства генно-модифицированных культур.

К часто используемым методам биофортификации относят традиционные методы селекции [12, 13]. Данные методы направлены на отбор культур с наиболее высокими технологическими и питательными качествами, склонными к аккумуляции определенных питательных веществ. Селекция активно применяется для биообогащения пшеницы, риса, фасоли и других культур [14, 15]. Например, в странах Латинской Америки ученые получили 23 новых сорта фасоли с высоким содержанием железа [14]. Недавнее исследование позволило получить биообогащенные сорта пшеницы, в которых содержание цинка было увеличено на 74–79 % [16]. Эти сорта сохранили высокий уровень технологического качества, сравнимый с другими популярными сортами пшеницы в Южной Азии. Однако селекция характеризуется рядом недостатков. Не все культуры являются подходящим материалом для данного вида биофортификации. Целенаправленная селекция требует наличия достаточных генетических вариаций в зародышевой плазме для целевого микроэлемента [17]. Кроме того, традиционная селекция представляет собой долгосрочный и трудоемкий процесс, который требует большого количества ресурсов [18].

Агрономическая биофортификация, которая подразумевает внесение удобрений в почву или внекорневую подкормку, является распространенной практикой на территориях с дефицитом биогенных веществ в почвах. Полевые эксперименты, направленные на изучение роли удобрений в формировании питательной ценности зерен, показали, что наиболее оптимальной агрономической стратегией является внекорневая подкормка, в то время как внесение удобрений в почву мало эффективно [19]. Преимущество агрономической биофортификации перед генетической биофортификацией и селекцией заключается в том, что формы удобрений и методы их применения неспецифичны для сельскохозяйственных культур. Нормы внесения удобрений и способ их применения можно быстро адаптировать от одной культуры к другой, в то время как генетические и трансгенные методы биофортификации специфичны для каждой культуры. Тем не менее у агрономической биофортификации есть недостаток: применение данного метода может привести к экологическим проблемам [20].

Длительное применение минеральных удобрений вызывает изменения физических параметров почвы, что отрицательно сказывается на ее плодородии [21]. Биогенные вещества, содержащиеся в удобрениях (азот, фосфор и калий), накапливаются в почвах и модулируют процессы флокуляции-дисперсии и/или коагуляции, которые связаны с уплотнением почв. Уплотненная почва характеризуется меньшей пористостью, проницаемостью и влагоудерживающей способностью. Растворимость вносимых питательных веществ в такой почве снижается, что затрудняет поглощение биогенных элементов растениями [22].

Серьезный урон минеральные удобрения наносят биологическому состоянию почв. Изменения в физико-химических параметрах почвы приводят к снижению микробного разнообразия и активности почвенных ферментов [23]. Нарушение симбиотических связей повышает восприимчивость растений к болезням и снижает устойчивость к абиотическому стрессу [24].

Еще одной проблемой минеральных удобрений является их низкая эффективность. Например, фосфор характеризуется низкой доступностью для культур из-за медленной диффузии и высокой скорости фиксации в почве [25]. Около 70 % вносимых фосфорных удобрений через непродолжительное время становятся недоступными для растений за счет трансформации в нерастворимые комплексные соли кальция, алюминия и железа [26, 27]. Азотные удобрения в почве подвергаются выщелачиванию и денитрификации. В результате этого около 50 % из них становятся недоступными для растений. Часть азотсодержащих удобрений улетучивается в атмосферу, что составляет 80–90 % от общих антропогенных выбросов аммиака [28].

В контексте несостоятельности биообогащения сельскохозяйственных культур описанными ранее методами биофортификация с использованием микроорганизмов рассматривается как многообещающая стратегия для решения проблем повышения качества урожая и предотвращения развития скрытого голода

населения. Целью работы являлся анализ актуальных исследований зарубежных специалистов по вопросам микробной биофортификации и оценке потенциала использования микроорганизмов для обогащения зерновых культур биогенными элементами.

**Объекты и методы исследования**

Проанализировали зарубежную научную литературу, которая соответствует тематике микробной биофортификации, оценили количество доступных исследований и выделили главные характеристики этих работ. Поиск осуществляли в таких базах данных, как Scopus, ScienceDirect и Google Scholar. Для поиска данных использовали поисковые запросы по следующим ключевым словам и словосочетаниям: biofortification (биофортификация), wheat (пшеница), rice (рис), oats (овес), growth stimulation (стимуляция роста), antagonism (антагонизм) и phytopathogens (фитопатогены). В обзор включили публикации, текст которых находится в открытом доступе. Если полный текст публикаций не удалось обнаружить, то статью исключали из исследования. В работе также не учитывали дубликаты и статьи, несоответствующие тематике исследования. Информация о выбранных источниках была экспортирована из программного обеспечения Zotero в формате файла RIS. Обработку файла для анализа ключевых слов и представления их в графической форме осуществляли с помощью программы VOSviewer.

**Результаты и их обсуждение**

**Описание отобранных публикаций.** В ходе анализа 62 работ выделили 1733 ключевых слова, из которых отобрали 41, встречающееся более 2 раз. На рисунке 1 показана карта визуализации взаимосвязи между этими ключевыми словами.

Ключевые слова обозначены кругами разного цвета, размер которых варьируется в зависимости от частоты встречаемости (рис. 2). Связь между ключевыми словами обозначается с помощью цвета и линий. Результаты, полученные с помощью VOSviewer, показали, что чаще упоминаются следующие ключевые слова (за исключением основных понятий): biosynthesis, *Bacillus*, enzyme, solubilization, antagonistic activity, indolylacetic acid, fungi, rhizobacterium и др.

Провели анализ частоты встречаемости ключевых слов в зависимости от года публикации статьи. Рисунок 3 отражает полученные результаты.

Наибольшее количество работ принадлежало временному промежутку с 2012 по 2020 гг. Наиболее активный рост числа публикаций по бифортификации наблюдался в период с 2015 г.

**Перспективы применения микробной биофортификации.** Биофортификацию сельскохозяйственных культур актуально осуществлять с использованием микробных удобрений. Растения и микроорганизмы эволюционировали совместно, а взаимодействия между надземной и подземной биотой считаются основными

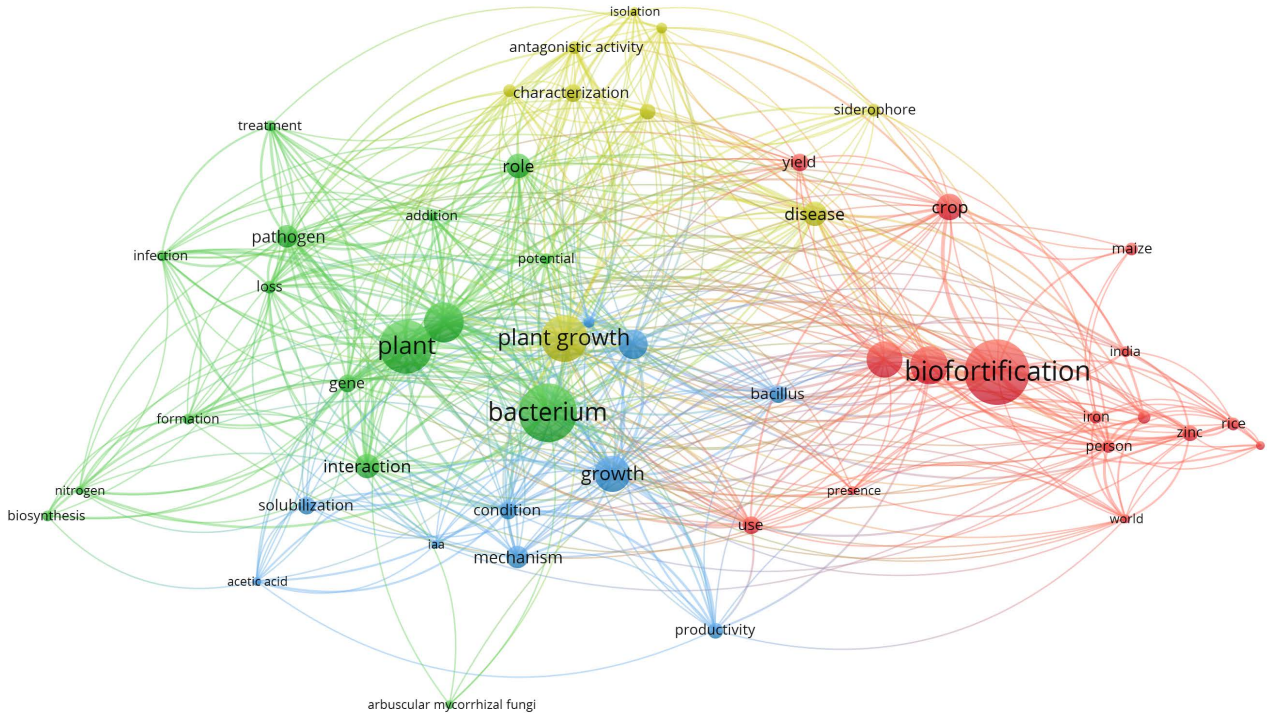


Рисунок 1. Взаимосвязь между ключевыми словами

Figure 1. Keyword net

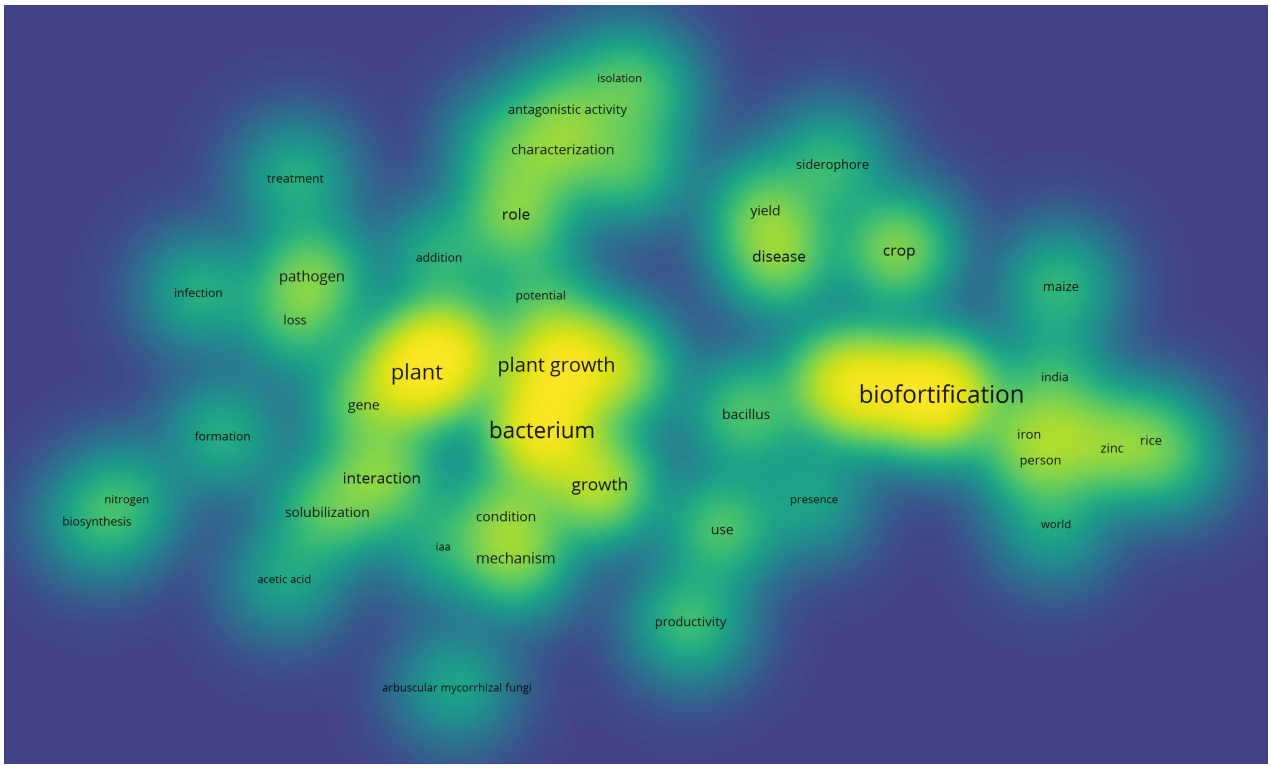


Рисунок 2. Частота встречаемости ключевых слов

Figure 2. Keyword frequency

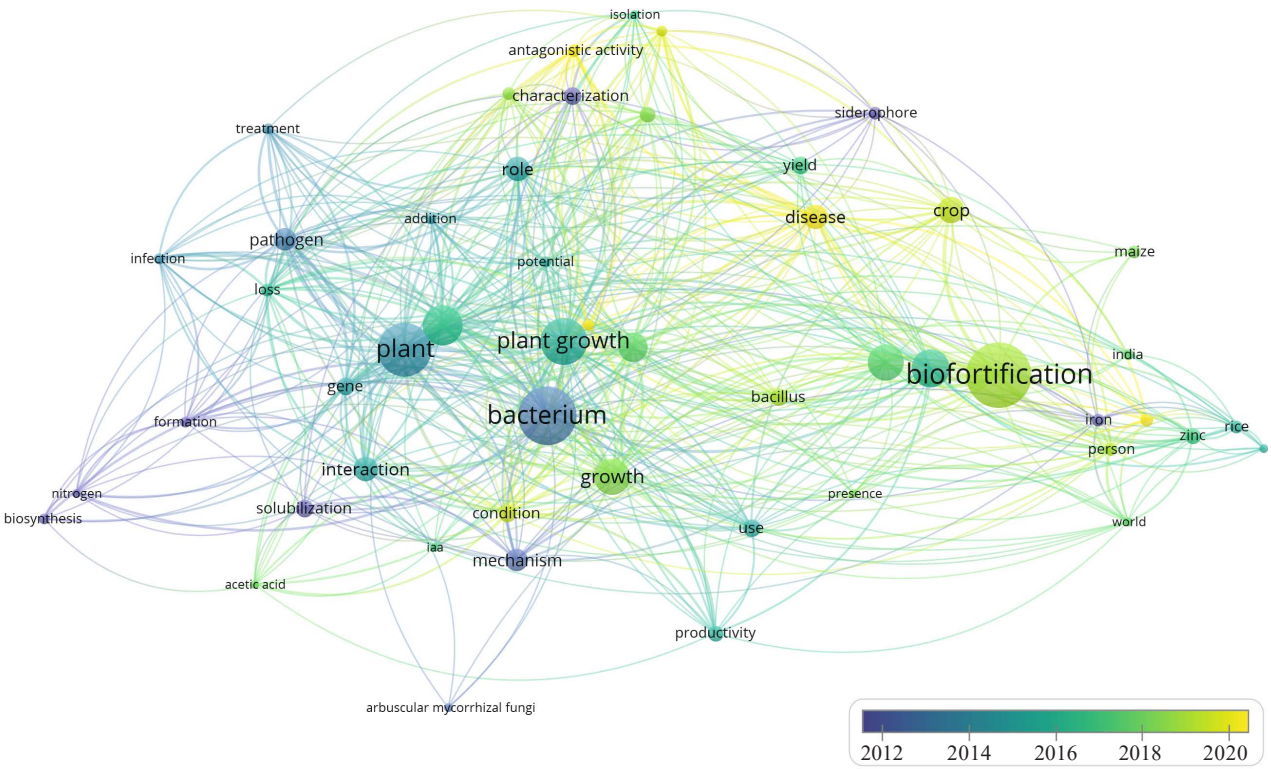


Рисунок 3. Частота встречаемости ключевых слов по годам

Figure 3. Keyword frequency by year

факторами поддержания здоровья почвы и продуктивности сельскохозяйственных культур [29]. Более 20 000 видов растений демонстрируют облигатные симбиотические ассоциации с микроорганизмами [30]. Это отражает значение микроорганизмов в круговороте питательных веществ как движущей силы продуктивности растений.

Среди различных типов микроорганизмов наиболее изученной группой являются микроорганизмы, которые стимулируют рост растений. Они используют один или несколько прямых и косвенных механизмов для улучшения роста растений. Основной механизм действия заключается в увеличении доступности питательных веществ в области ризосферы [31]. В метаболически активной области почвы, известной как ризосфера, происходит выделение, мобилизация и обеспечение растений не только макро- и микроэлементами. Важную роль в процессах играют ростостимулирующие микроорганизмы. Они повышают подвижность питательных веществ и изменяют морфологию корней растений, что приводит к увеличению площади корневой поверхности и более эффективному усвоению питательных веществ из почвы [32, 33]. Исследования природных популяций показывают, что группы микроорганизмов с четко выраженными функциональными нишами участвуют в прикреплении и десорбции неорганических питательных веществ, а также в расщеплении органических остатков и их преобразовании в доступную для растений форму [34–37]. Помимо этого, микроорганизмы обладают другими полезными для растений свойствами. Например, продуцируют фитогормоны, проявляют антагонистическую активность в отношении фитопатогенов и повышают устойчивость растения к абиотическим стрессам. Комплексное положительное влияние микроорганизмов на растения обусловлено увеличением потенциала их применения в сельском хозяйстве [38].

**Механизмы биофортификации, опосредованной микроорганизмами.** Ростостимулирующие микроорганизмы играют важную роль в азотном питании растений. S. T. Ramírez-Puebla и др. обнаружили, что 50 % биологически доступного почвенного азота производится диазотрофными бактериями. Согласно другому исследованию микробиота ежегодно осуществляет фиксацию 200 млн т азота во всем мире [39].

Процесс трансформации азота микроорганизмами в доступную для растений форму называется азотфиксацией. Под данным термином понимается процесс превращения газообразного $N_2$ в $NH^{4+}$ [40]. Процесс азотфиксации, инициируемый микроорганизмами, можно описать как серию последовательных реакций: молекула азота превращается в аммиак в результате азотфиксации, аммиак в биологический органический азот путем ассимиляции и поглощения, а органический азот в аммонийную соль [41, 42]. Этот процесс позволяет растению полностью или частично удовлетворить потребности в азоте за счет взаимодействия с эндосимбиотическими, ассоциативными и эндофитными микроорганизмами. Азотфиксирующие микроорганизмы характеризуются конкурентным преимуществом перед нефиксирующими азот симбионтами [43, 44]. Обнаруженные азотфиксирующие микроорганизмы относятся к прокариотическому сообществу и разделены на 59 родов. Классификация азотфиксирующих бактерий приведена на рисунке 4.

Рисунок 4. Классификация азотфиксирующих бактерий

Figure 4. Classification of nitrogen-assimilating bacteria

Процесс фиксации азота наиболее изучен для ризобий (роды *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* и *Sinorhizobium*). Эти микроорганизмы вступают в симбиотические взаимодействия с бобовыми, способствуя образованию специализированных органов – клубеньков, которые фиксируют атмосферный азот за счет белкового комплекса нитрогеназы, подразделяемого на динитрогеназу и динитрогеназоредуктазу [45, 46]. Молибдензависимая динитрогеназа образуется продуктами генов nifD и nifK, а динитрогеназоредуктаза представляет собой гомодимер продукта гена nifH [47]. В зависимости от кофактора активного центра, связывающего металл, в природе существует три типа динитрогеназы. Молибденнитрогеназа вырабатывается у всех диазотрофов в природе, в то время как ванадийную или железную нитрогеназу в дополнение к Mo-нитрогеназе продуцируют лишь некоторые виды [48, 49].

Симбиоз бобовых растений и ризобий начинается с передачи молекулярных сигналов, контролируемых каскадом генов. Растения выделяют сигналы, такие как флавоноиды (например, флавон, 7,4-дигидроксифлавон, изофлавон и генистеин), которые улавливаются бактериями в ризосфере [50]. Это приводит к выработке Nod-факторов, которые запускают процесс образования клубеньков [51]. Начинается деление кортикальных и перициклических клеток и бактериальная колонизация [52]. В процессе «созревания» клубеньков бактерии заключаются в симбиосомную мембрану. В ней они находятся в микроаэробной среде (с более низкой концентрацией кислорода) и дифференцируются в бактероиды, фиксируя диффузионный газообразный азот [53].

Несмотря на то что симбиотическая азотфиксация распространена у бобовых, существуют микроорганизмы, в том числе некоторые диазотрофы, которые населяют ризосферу других сельскохозяйственных растений. В связи с этим дальнейшее изучение механизмов, задействованных в формировании симбиотических отношений между растениями и микроорганизмами, поможет адаптировать данный процесс для небобовых культур [54, 55].

Улучшение питания растений с помощью микроорганизмов не ограничивается фиксацией атмосферного азота. Микроорганизмы играют важную роль в снабжении растений железом. Хелатирование $Fe^{3+}$ является наиболее эффективным путем поглощения железа корнями растений в условиях дефицита данного биогенного металла [56]. Микроорганизмы производят сидерофоры, которые представляют собой низкомолекулярные органические соединения с сильным сродством к железу. Сначала сидерофоры образуют комплекс с $Fe^{3+}$, а затем этот комплекс проникает в клетку через специфические рецепторы, расположенные на клеточной мембране. У грамположительных бактерий транспорту комплекса сидерофор – железо в клеточные мембраны – способствуют сидерофорсвязывающие белки, пермеазы и АТФазы, тогда как у грамотрицательных бактерий это опосредуется рецептором внешней мембраны, периплазматическим связывающим белком и цитоплазматическим АВС-транспортером [57]. Когда

Таблица 1. Микроорганизмы, способствующие накоплению железа в растениях

Table 1. Microbial accumulation of iron in plants

| Наименование микроорганизма | Культура | Уровень повышения содержания железа, % | Источник |
|---|---|---|---|
| *Bacillus subtilis* ZM63, *Bacillus aryabhattai* ZM31 | Кукуруза | 78 | [62] |
| *Pseudomonas plecoglossicida*, *Bembidion antiquum*, *Enterobacter ludwigii*, *Acinetobacter tandoii*, *Pseudomonas monteilii* | Нут, голубиный горох | 12–18 | [63] |
| *Bacillus aryabhattai* MDSR 14 | Соя | 36 | [64] |
| Арбускулярная микориза | Нут | 5 | [66] |
| *Enterobacter cloacae* subsp. *dissolvens* MDSR9 | Соя | 25 | [64] |

Таблица 2. Микроорганизмы, синтезирующие органические кислоты для солюбилизации цинка

Table 2. Microbial production of organic acids for zinc solubilization

| Наименование микроорганизма | Органическая кислота | Источник |
|---|---|---|
| *Bacillus megaterium* | Глюконовая | [76] |
| *Lysinibacillus* sp. | Глюконовая | [76] |
| *Pseudomonas aeruginosa* | 2-кетоглюконовая | [77] |
| *Burkholderia* sp. | Глюконовая | [78] |
| *Pseudomonas chlororaphis* | Глюконовая, малоновая, щавелевая | [79] |
| *Streptomyces narbonensis* | Лимонная, яблочная, 2-оксоглутаровая, янтарная | [79] |
| *Curtobacterium ocenosedimentum* | Лимонная, малоновая, 2-оксоглутаровая, янтарная | [80] |
| *Gluconacetobacter diazotrophicus* | 5-кетоглюконовая | [71] |
| *Bacillus altitudinis* | Гексановая, пентановая, миндальная | [75] |

железо, связанное сидерофором, попадает в цитоплазму, то его трехвалентная форма восстанавливается до двухвалентной и отделяется от сидерофора [58]. Высвобожденное в результате данного процесса $Fe^{2+}$ становится доступным для транспортной системы растений [59]. Различные виды семейства *Rhizobiaceae* производят сидерофоры как в ризосфере бобовых, так и небобовых растений в условиях дефицита железа [60, 61]. Многие микроорганизмы способствуют усиленному накоплению данного элемента в растениях (табл. 1).

Помимо сидерофоров, микробы производят хелаторы, которые могут повысить доступность ионов определенных металлов. S. N. Whiting и др. предположили, что многие бактерии производят цинк-хелатирующие металлофоры, которые способствуют увеличению количества водорастворимого (биодоступного) цинка в почве [66]. M. C. Mastropasqua и др. сообщили, что *Pseudomonas aeruginosa* продуцируют в окружающую среду металлофор, который опосредует поглощение цинка в микробной клетке [67]. S. Lhospice и др. предположили, что псевдолиновый металлофор является основным медиатором поглощения цинка в хелатирующей среде [68].

Солюбилизация цинка микроорганизмами может осуществляться с помощью других механизмов: синтеза органических кислот или экструзии протонов [69]. Органические кислоты, продуцируемые микроорганизмами, снижают pH ризосферы и почвы вокруг нее, тем самым увеличивая подвижность цинка. Главную роль в мобилизации цинка играют глюконовая и кетоглюконовая кислоты [70–72]. Они продуцируются бактериями различных типов (табл. 2). Производство лимонной, яблочной, щавелевой, винной, муравьиной и уксусной кислот связано с солюбилизацией цинка бактериями [73, 74]. *Bacillus altitudinis*, выделенная в исследовании P. Kushwaha с соавторами, демонстрировала способность к солюбилизации трех источников цинка, в частности ZnO, $Zn_3(PO_4)_2$ и $ZnCO_3$. Исследования показали, что солюбилизирующая активность основана на синтезе гексановой, пентановой и миндальной кислот [75]. Неорганические кислоты, а именно серная, азотная и угольная, способны облегчить процесс солюбилизации, но являются менее эффективными в сравнении с органическими.

Благодаря действию микроорганизмов увеличивается способность растений к поглощению цинка, что приводит к его аккумуляции. Например, наличие органических кислот, производимых *Enterobacter cloaceae* MDSR9, обуславливает более интенсивное поглощение и накопление цинка в соевых бобах [64]. Это является основой для использования цинксолюбилизирующих бактерий в сельском хозяйстве в качестве устойчивой стратегии для биофортификации сельскохозяйственных культур цинком.

Важную роль микроорганизмы играют в повышении доступности фосфора. Преобладающими путями распространения фосфора являются минерализация, солюбилизация и иммобилизация. Эти процессы опосредованы фосфатсолюбилизирующими микроорганизмами и зависят от содержания в почве неорганических минералов фосфора. Основные стратегии, используемые солюбилизирующими микроорганизмами для растворения фосфатов, включают выделение органических кислот, протонов и сидерофоров; экскрецию внеклеточных ферментов; деградацию субстрата посредством минерализации [81]. Соляная, серная, азотная и угольная кислоты, продуцируемые микроорганизмами, участвуют в растворении фосфатов, но обладают более низкой эффективностью в сравнении с органическими кислотами. Механизм производства неорганических кислот, таких как азотная и серная, используется видами *Nitrobacter* и *Thiobacillus* [82]. Ацидофильные и сероокисляющие бактерии производят сероводород как побочный продукт при разложении органического вещества, сульфатного восстановления и других биохимических реакций. Сероводород вступает в реакцию с фосфатом железа, что приводит к выделению связанного фосфора [83]. Исследования показали, что сероокисляющие бактерии *Delftia* sp. SR4 автотрофно окисляли 20 мМ тиосульфата и 1 $г^{-1}$ элементарной серы до 220 и 203 мг/л сульфата за 7 дней в аэробных условиях. Растения *Brassica juncea*, обработанные этим штаммом, усваивали на 116 % больше фосфора, чем неинокулированные [84].

Протонная экструзия является альтернативным способом растворения фосфора в почве микроорганизмами [85]. В культуральной жидкости *Pseudomonas* sp. наблюдали растворение фосфора, но не образование органических кислот [86]. Ученые предположили, что данный эффект обусловлен протонной экструзией, которая протекает по следующему механизму: аммоний, присутствующий в почве, усваивается микроорганизмами для синтеза аминокислот. Внутри микробной клетки аммоний превращается в аммиак, а избыток протона H+ высвобождается в цитоплазму микробной клетки. Это подкисляет среду, окружающую микробную клетку, и способствует растворению нерастворимых фосфатов [87]. A. S. Sharan и N. S. Darmwal представили доказательства того, что количество растворенного фосфора во время культивирования было больше при использовании $NH^{4+}$ в качестве источника азота в сравнении с $NO^{3-}$ [88]. Такой механизм растворения фосфора преобладает у небольшого числа микроорганизмов [89].

Еще одним механизмом трансформации фосфора микроорганизмами является синтез кислых и щелочных фосфатаз [89]. Щелочные фосфатазы гидролизуют около 90 % общего органического фосфора почвы и преобразуют его в доступную для растений форму [90]. Обработка почвы очищенными щелочными фосфатазами *Bacillus licheniformis* MTCC 2312 увеличивала процентное содержание фосфора в корне и стебле *Zea mays* L. в 2,35 и 1,76 раза соответственно [91]. Совместная инокуляция в почве фосфатсолюбилизирую-

щего гриба *Talaromyces helices* L7B и арбускулярного микоризного гриба *Rhizophagus ignores* повышала активность щелочной фосфатазы почвы (459,38 МЕ), по сравнению с необработанной почвой (47,86 МЕ), а также улучшала содержание растворимого в почве фосфора на 50 % по сравнению с контролем [92].

Микробные фитазы обеспечивают извлечение фосфора из фитатных соединений, которые представляют собой органическую форму фосфора [89]. Это имеет значение для повышения доступности фосфора, т. к. растения не способны усваивать фитаты. Исследования показали, что микроорганизмы играют важную роль в минерализации фитатов. Внедрение гена phy A из *Aspergillus niger* в *Arabidopsis* способствовало улучшению фосфорного питания растения [93].

Микроорганизмы участвуют в трансформации селена, а также влияют на его биодоступность посредством окисления, восстановления и метилирования во время метаболических процессов. Способность к повышению биодоступности селена подтверждена у различных микробов, таких как *Bacillus*, *Escherichia*, *Lactobacillus*, *Pseudomonas* и т. д. [94, 95]. G. Trivedi и др. выделили *Paraburkholderia megapolitana*, *Alcaligenes faecalis* и *Stenotropomonas maltophilia*, способные повышать доступность селена в почвах [96]. Синергизм между ростостимулирующими бактериями и микоризными грибами играет важную роль в повышении концентрации селена. При инокуляции растений штаммами селенобактерий и *Glomus claroideum* концентрация селена в зерне была на 23,5 % выше, чем у контрольных вариантов. Такой синергизм может быть связан с тем, что селенобактерии способны получать питание из гиф арбускулярной микоризы или эктомикоризных грибов [97, 98].

Диссимиляционное восстановление является основным путем микробной трансформации селена. Большинство штаммов способно восстанавливать как селенит, так и селенат до элементарного селена [99]. Широко изученная $\beta$-протеобактерия *Thaurea selenatis* преобразует селенат в наноселен. Эта бактерия является анаэробной и использует селенат в качестве терминального акцептора электронов в процессе дыхания [100]. M. Sura-de Jong и др. сравнили структуры микробного сообщества двух гипераккумуляторов селена – *Astragalus bisulcatus* и *Stanleya pinnata*. Исследования показали, что их характеристики являлись схожими, и все выделенные штаммы обладали функцией восстановления селенита до элементарного селена [101].

Перспективным в биофортификации свойством микроорганизмов является способность усиливать транспорт биогенных элементов в растениях посредством экспрессии определенных генов. Например, *Paenibacillus polymyxa* BFKC01 увеличивает высвобождение растениями фенольных соединений за счет активации мембраносвязанной железохелатредуктазы *FRO2* и переносчика двухвалентных металлов *IRT1* и родственных генов [102]. Исследования Z. Sun и др. показали, что эндофитные микроорганизмы способны к экспрессии генов пшеницы, отвечающих за транспорт железа (например, *IRT1* и *NAM-B1*), а также генов, отвечающих за секвестрацию и хранение железа в различных тканях/органах растений [103]. Ряд микроорганизмов обладает способностью модулировать системы поглощения различных питательных веществ растениями, особенно азота, фосфора и натрия [101, 104]. Существуют данные о влиянии микроорганизмов на растительные переносчики микроэлементов, таких как цинк и железо [105]. В некоторых случаях инокуляция микроорганизмами индуцировала экспрессию генов, связанных с синтезом микроэлементов. Например, инокуляция масличных пальм *Hendersonia toruloidea* привела к более высокой экспрессии THI4, THIC, TH1 и TPK, которые связаны с синтезом тиамина [18, 106]. Инокуляция *Pseudomonas fluorescens* N21.4 привела к увеличению экспрессии нескольких генов биосинтеза флавоноидов у ежевики [107].

Важным механизмом биофортификации различных элементов является трансформация корневой системы растения под действием микроорганизмов. Глубокая корневая система и большая площадь поверхности корня являются адаптивными признаками растений-гипераккумуляторов. Предыдущие исследования показали, что инокуляция эндофитами, продуцирующими сидерофоры или солюбилизирующими цинк, улучшала длину корня, площадь поверхности, объем и диаметр корня, а также среднее количество кончиков корней. Это способствовало обогащению зерна железом и цинком. Помимо морфологии корня, изменялись также его анатомические особенности [108, 109].

**Микробная биофортификация зерновых культур.** К наиболее часто возделываемым сельскохозяйственным культурам относят рис, пшеницу, кукурузу, сорго, ячмень, просо и овес. Несмотря на то что они обеспечивают питанием большую часть населения, их состав характеризуется недостатком многих важных биогенных элементов. В рисе наблюдается дефицит железа, цинка и провитамина А, что является основной причиной скрытого голода в регионах, употребляющих данную культуру [110]. Пшеница нуждается в биофортификации цинком, железом, селеном, провитамином А и незаменимыми аминокислотами. Перспективной стратегией повышения пищевой ценности пшеницы является снижение содержания антипитательных соединений, например, фитиновой кислоты [111]. В кукурузе обнаружен дефицит витаминов Е (токоферола и токотриенола), С и А, а также белка [111]. Ячмень содержит недостаточное количество цинка, железа, полиненасыщенных жирных кислот и т. д. [112].

Устойчивой стратегией биообогащения зерновых культур биогенными элементами является биофортификация с применением микроорганизмов. На данный момент существует большое количество исследований, подтверждающих эффективность данного метода (табл. 3).

Таблица 3. Примеры микробной биофортификации зерновых культур

Table 3. Microbial biofortification of grain crops

| Наименование микроорганизма | Элементы | Обогащаемая культура | Источник |
|---|---|---|---|
| *Chitinophaga* sp., *Comamonas testosteroni* | Se | Рис | [113] |
| *Bacillus subtilis*, арбускулярная микориза | Zn, Fe | Пшеница | [114] |
| *Stenotropomonas* sp., *Enterobacter* sp., *Bacillus* sp., *Pseudomonas* sp., *Glomus claroideum* | Se | Пшеница | [115] |
| *Piriformospora indica*, *Azotobacter chroococcum* | Zn, Fe | Пшеница | [116] |
| *Pseudomonas fluorescens* | Zn | Пшеница | [117] |
| *Bacillus aryabhattai* | Zn, Fe | Пшеница | [118] |
| *Providencia* sp., *Brevundimonas diminuta*, *Ochrobactrum anthropi* | Fe, Zn, Cu, Mn | Рис, пшеница | [119] |
| *Bacillus licheniformis*, *Rhodobacter capsulatus*, *Paenibacillus polymyxa*, *Pseudomonas putida*, *Bacillus* | N, Fe, Mn, Zn | Ячмень | [120] |
| *Bacillus altitudinis* | N, K, Fe | Пшеница | [121] |
| *Exiguobacterium aurantiacum* | Zn, Fe, N, P, K | Пшеница | [122] |
| *Klebsiella* sp. | Se | Пшеница | [123] |

Биофортификация на основе микроорганизмов регулирует содержание микроэлементов в зерне, повышает их биодоступность и снижает потребность в удобрениях при производстве зерновых культур. Микроорганизмы играют решающую роль в биообогащении зерновых культур цинком и железом [124, 125]. Ризосферные и эндофитные микроорганизмы влияют на биодоступность микроэлементов для растений. Однако эндофитные микроорганизмы считаются более перспективными агентами для усиления поглощения и транслокации железа и цинка, поскольку косвенно влияют на регуляцию переносчиков металлов. Эндофитные микроорганизмы *Arthrobacter sulfonivorans* (DS-68) и *Enterococcus hirae* (DS-163) способствовали накоплению железа в зернах пшеницы [109, 126]. Ростостимулирующую ризобактерию *P. fluorescens* можно применять для накопления цинка в зернах пшеницы [127]. A. Rana и др. сообщили, что содержание железа в зернах пшеницы увеличилось при инокуляции культуры *Providencia* sp. ПВ5 [125]. R. Prasanna и др. отметили влияние ризосферных микроорганизмов на биообогащение цинком кукурузы [128]. Инокуляция пшеницы *Bacillus cereus*-YAP6 и *B. licheniformis*-YAP7 привела к увеличению концентрации селена, серы, кальция и железа в стеблях до 375, 40, 55 и 104 % соответственно [129]. *Pantoea dispersa* MPJ9 и *Pseudomonas putida* MPJ6 увеличили содержание железа, белка и углеводов в пшенице [130].

Метаболиты *Acetobacter aceti* изменяют метаболические процессы ячменя, что способствует повышению содержания витаминов в зерне [131]. Увеличение поглощения азота, железа, марганца и цинка в ячмене наблюдалось при обработке азотфиксирующими бактериями *B. licheniformis* RC02, *Rhodobacter capsulatus* RC04, *P. polymyxa* RC05, *P. putida* RC06 и *Bacillus* OSU-142. Исследования показали, что основным механизмом действия данных микроорганизмов является стимулирование роста за счет выработки фитогормонов [120].

Обработка пшеницы штаммом *B. altitudinis* WR10 способствовала увеличению среднего числа зерен в колосе, а также содержанию общего N, K и Fe в зернах [121]. Обработка пшеницы штаммом *Exiguobacterium aurantiacum* увеличила содержание Zn и Fe в шесть раз по сравнению с контролем. Также у обработанных растений наблюдалось более высокое содержание N, P и K [122].

**Микроорганизмы и повышение продуктивности сельскохозяйственных культур.** Применение микроорганизмов в сельском хозяйстве не ограничивается биофортификацией. Микроорганизмы обладают множественными механизмами улучшения роста и продуктивности сельскохозяйственных культур. При прямом стимулировании роста растений бактерии снабжают его основными фитогормонами, включая ауксины, цитокинины и гиббереллины [132]. Многочисленные ростостимулирующие микроорганизмы с различной физиологией и морфологией способны продуцировать ауксины, а именно идолил-3-уксусную кислоту [133–135]. В качестве наиболее известных продуцентов идолил-3-уксусной кислоты выделяют представителей следующих родов: *Pseudomonas*, *Rhizobium*, *Aeromonas*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Azotobacter*, *Klebsiella*, *Alcaligenes*, *Pantoea*, *Acetobacter*, *Herbaspirillum*, *Burkholderia*, *Bacillus*, *Rhodococcus* и *Streptomyces* [136, 137].

Обычно растения очень чувствительны к количеству индолилуксусной кислоты в тканях. Воздействие данного фитогормона на растение заключается в инициировании деления и элонгации клеток, формировании корневой системы, листьев и цветов, а также развитии и старении [138]. Индолилуксусная кислота также участвует в таких процессах, как фотосинтез, биосинтез метаболитов и формирование стрессоустойчивости [139].

Микробный синтез других фитогормонов мало изучен [140]. Полный путь биосинтеза бактериального гиббереллина описан недавно [141]. В связи с этим поиск микроорганизмов-продуцентов данного фитогормона

актуален для сельского хозяйства. Сегодня идентифицировано около 136 гиббереллиновых кислот, которые можно получить микробным синтезом [140–143]. Эти соединения стимулируют ряд метаболических функций растений, включая прорастание семян, удлинение стебля, цветение и образование плодов.

Еще одной группой фитогормонов, продуцируемых микроорганизмами, являются цитокинины. Они присутствуют в культуральном фильтрате ряда бактерий, включая *Azotobacter* sp., *Rhizobium* sp., *Pantoea agglomerans*, *Rhodospirillum rubrum*, *P. fluorescens*, *Bacillus subtilis* и *P. polymyxa* [134]. Несмотря на то что данные микроорганизмы признаны эндофитами и способны стимулировать рост растений, выработку бактериальных цитокининов долгое время не считали ростостимулирующим механизмом из-за малого числа исследований. Все больше исследователей сообщают о способности микробных цитокининов оказывать стимулирующее действие на рост растений. В исследовании B. R. Glick описано выделение, идентификация и характеристика бактериальных эндофитов, продуцирующих цитокининоподобные молекулы [133]. Этилацетатный экстракт культуральных сред микроорганизмов использовали для инокуляции семядолей огурца. Анализ показал, что *Pseudomonas resinovorans* и *P. polymyxa* обладают ростостимулирующими свойствами. Наблюдаемый положительный эффект связан с бактериальными цитокининами [144].

Механизмом положительного влияния микроорганизмов на растения является антагонизм в отношении фитопатогенов [145]. Различные микроорганизмы производят антибиотики, ферменты и другие метаболиты, которые помогают контролировать патогены растений. Широкий спектр микроорганизмов действует как агент биоконтроля (табл. 4) [146].

S. Saechow и др. отметили высокий ингибирующий потенциал *Bacillus amyloliquefaciens* в отношении ряда грибковых патогенов риса, включая *Curvularia lunata*, *Fusarium semitectum* и *Helminthosporium oryzae* [155]. Несколько видов ростостимулирующих микроорганизмов, таких как *Bacillus simplex*, *B. subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. licheniformis*, *Bacillus velezensis* и т. д., продуцируют противогрибковые соединения и конкурируют с грибковыми патогенами за пространство и пищу [156]. Высокая антагонистическая активность рода *Streptomyces* в отношении *Curvularia* sp., *Helminthosporium* sp., *A. niger* и *Fusarium* sp. описана в современной научной литературе [157]. Род бактерий *Bacillus* продуцирует ряд вторичных метаболитов, проявляющих антагонистические свойства. К ним относят бактериоцины, антимикробные пептиды и липопептиды, поликетиды и сидерофоры [158]. Например, *B. amyloliquefaciens* FZB42 представляет собой коммерчески доступный бактериальный штамм, способный продуцировать бацилломицин D. Это вещество подавляет развитие грибка *Fusarium graminearum*, поражающего пшеницу и ячмень [159]. L. Zhang и C. Sun описали фенгицин BS155 – циклический липопептид, продуцируемый *B. subtilis* BS155 [160]. Это вещество изменяет морфологию плазматической мембраны гиф и клеточных стенок, вызывая дисфункцию органелл, нарушение потенциала митохондриальной мембраны, окислительный стресс и конденсацию хроматина, что приводит к гибели клеток *Magnaporthe grisea* – фитопатогена, вызывающего болезнь риса.

Конкуренция между микробными сообществами за пространство и питательные вещества также активно применяется в биологическом контроле фитопатогенов. S. Sarrocco и др. отметили, что эндофитная колонизация корней пшеницы *Trichoderma gamsii* T6085 снижает вероятность заражения растения *F. graminearum* и *Fusarium oxysporum* 7121 [161]. Данный микроорганизм является естественным конкурентом рода *Fusarium*. A. di Francesco и E. Baraldi сообщили, что штаммы

Таблица 4. Микроорганизмы, продуцирующие антимикробные метаболиты

Table 4. Microbial production of antimicrobial metabolites

| Наименование микроорганизма | Механизм биоконтроля | Целевой патоген | Источник |
|---|---|---|---|
| *Bacillus velezensis* | Синтез внеклеточных ферментов, ингибирует рост мицелия и прорастание спор | *Coniella vitis* | [147] |
| *Bacillus amyloliquefaciens* | Синтез липопептиов, проявляющих противогрибковую активность | *Rhizoctonia solani* | [148] |
| *Pseudomonas chlororaphis* R47 | Ингибирование прорастания спор и синтеза HCN грибковыми патогенами | *Phytophthora infestans* | [149] |
| *Leclercia adecarboxylata* | Синтез сидерофоров и N-ацетил-$\beta$-глюкозаминидаза | *Fusarium solani* | [150] |
| *Bacillus cereus* B25 | Продуцирование хитиназы A и B, гликозидгидролазы, петробактина и бациллибактина, сурфактина | *Fusarium verticillioides* | [151] |
| *Gnetum gnemon* L. | Синтез антимикробных пептидов | *Ralstonia solanacearum* | [152] |
| *Bacillus subtilis* | Синтез $\beta$-глюканазы | *Fusarium oxysporum* | [153] |
| *Bacillus subtilis* | Синтез сурфактина | *Medicago sativa* | [154] |

*Aureobasidium pullulans* конкурируют с грибковым патогеном *Monilinia laxa* за железо путем продуцирования сидерофоров [162]. Это позволяет снизить распространение патогена на территориях с низкой концентрацией железа.

Еще одним механизмом, активно используемым для борьбы с фитопатогенами, является индуцирование устойчивой системной резистентности растений. Это достигается с помощью нескольких механизмов, включая увеличение синтеза фитоалексинов и белков, связанных с патогенезом, усиление синтеза лигнина и глюканов, которые утолщают стенки растительных клеток, что усложняет проникновение патогенов [163, 164]. Микроорганизмы, участвующие в формировании индуцированной системной резистентности, представлены в таблице 5.

Микроорганизмы способны активировать гены защиты растений, не вызывая каких-либо изменений в геноме. Например, эндофитная бактерия *Burkholderia gladioli* увеличивала содержание эндогенной жасмоновой кислоты и повышала экспрессию сигнального пути жасминовой кислоты для индуцирования системной устойчивости растения-хозяина, что способствовало защите от *F. oxysporum* [171].

**Проблемы, ограничивающие применение биофортификации.** Микробная биофортификация представляет собой эффективный инструмент в обогащении сельскохозяйственных культур биогенными элементами. Существует ряд сложностей, которые не позволяют использовать данный метод повсеместно. Причиной низкой эффективности микроорганизмов могут быть особенности почв. Для поглощения нескольких элементов растение может использовать одну и ту же транспортную систему. Например, почвенная сера ингибирует процесс поглощения селена, поскольку метаболический путь этих элементов в растении совпадает [172].

Для оптимизации стратегии биофортификации необходимо учитывать послеуборочную обработку каждой культуры. Например, зерна большинства злаковых обычно потребляются после процесса полировки или помола. В процессе этих технологических операций зерно теряет большое количество биогенных элементов. Несмотря на то что некоторые минеральные элементы, такие как сера и селен, присутствуют в высоких концентрациях внутри зерна, наибольшая концентрация питательных и биоактивных веществ содержится в отрубях [173]. В связи с этим для биофортифицированных культур рационален подбор обработки, которая позволяет сохранить биологическую ценность продукта. Также рационален поиск стратегий, позволяющих увеличить концентрации биогенных соединений в определенной части растения, чтобы избежать их потери в процессе обработки.

Еще одной сложностью, препятствующей внедрению методов биофортификации в сельскохозяйственную практику, является недоверие потребителей. Введение некоторых питательных веществ может изменять внешний вид продукта. Культуры, обогащенные каротиноидами, обладают оранжевой мякотью, что является отталкивающим для многих потребителей. Мотивировать население на покупку продуктов с нестандартным внешним видом является непростой задачей. Кроме того, повышение концентрации биогенных элементов в продукте может привести к изменению его вкусовых качеств. Следовательно, для повсеместного внедрения методов биофортификации необходимо повышать осведомленность населения о пользе биообогащенных культур [174].

Несмотря на описанные сложности, метод микробной биофортификации остается рациональным решением проблемы производства высококачественного урожая, богатого биогенными веществами. Экологическая безопасность и экономическая эффективность являются основными преимуществами, обуславливающими распространение ростостимулирующих микроорганизмов в сельском хозяйстве. В последние годы наблюдается устойчивое увеличение сегмента микробных препаратов на мировом рынке, в том числе за счет активизации научных исследований в данной сфере.

Таблица 5. Примеры микроорганизмов, индуцирующих системную резистентность растений

Table 5. Microorganisms that induce systemic resistance in plants

| Наименование микроорганизма | Механизм биоконтроля | Целевой патоген | Источник |
|---|---|---|---|
| *Bacillus amyloliquefaciens* | ABA/SA (FZB42-индуцированное закрытие устьиц), активация генов, связанных с защитой PR-la, LOX, ERF1 | *Phytophthora nicotianae*, *Rhizoctonia solani* | [165, 166] |
| *Bacillus cereus* | Подавление miR825 и miR825, нацеленное на активацию генов, связанных с естественной защитой растения | *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* | [167] |
| *Pseudomonas fluorescens* | Активация защитных путей салициловой, жасминовой и абсцизовой кислот | *Plasmopara viticola*, *Botrytis cinerea* | [168] |
| *Streptomyces pactum* | Повышение стрессоустойчивости растения за счет синтеза фенилаланин-аммиаклиазы, активация защитных генов *PR-1*, *PR2*, *PR-5* | Вирус желтой пятнистости | [169] |
| *Paenibacillus alvei* | Активация защитных генов *PR-1*, *PR2*, *PR-5* | *Verticillium dahliae* | [170] |

Актуальность в изучении потенциала микроорганизмов в сфере биофортификации представляют современные методы омиксных технологий. Например, генетика помогает выявить изменения в экспрессии генов во время микробных взаимодействий, что имеет значение для понимания роли микроорганизмов в биофортификации. Все большее внимание уделяется следующим исследовательским вопросам: влиянию микроорганизмов на содержание питательных веществ в экономически важных сельскохозяйственных культурах; идентификации новых перспективных микробных штаммов; использованию синергетической микробной активности, например, между арбускулярной микоризой и другими полезными бактериями; оценке полевой эффективности штаммов в различных экологических режимах для обеспечения адекватного поглощения растениями питательных веществ и улучшения качества урожая.

**Выводы**

В течение долгого времени методы селекции и агрономии оставались основным направлением биообогащения сельскохозяйственных культур. Они до сих пор играют важную роль в биофортификации, но их применение ограничено высокой трудоемкостью, временными затратами и рядом экологических проблем. Ростостимулирующие микроорганизмы, присутствующие в почве и ризосфере, играют важную роль в геобиохимическом круговороте почвенных минералов и доставке питательных веществ растениям. Они способны изменять экспрессию определенных генов, связанных с поглощением и транспортировкой в растениях необходимых микроэлементов, таких как цинк, железо, селен и т. д. Применение биофортификации на основе ростостимулирующих микроорганизмов может быть экологически обоснованным, надежным и экономичным подходом в сравнении с другими традиционными методами для обеспечения продовольственной безопасности и ликвидации скрытого голода.

**Критерии авторства**

Авторы в равной степени участвовали в подготовке и написании статьи.

**Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Contribution**

All the authors contributed equally to the study and bear equal responsibility for information published in this article.

**Conflict of interest**

The authors declare that there is no conflict of interests regarding the publication of this article.

**References/Список литературы**

1. Smith MR, Myers SS. Impact of anthropogenic $CO_2$ emissions on global human nutrition. Nature Climate Change. 2018;8:834–839. https://doi.org/10.1038/s41558-018-0253-3

2. Harding KL, Aguayo VM, Webb P. Hidden hunger in South Asia: A review of recent trends and persistent challenges. Public Health Nutrition. 2018;21(4):785–795. https://doi.org/10.1017/S1368980017003202

3. Lowe NM. The global challenge of hidden hunger: Perspectives from the field. Proceedings of the Nutrition Society. 2021;80(3):283–289. https://doi.org/10.1017/S0029665121000902

4. Debnath S, Mandal B, Saha S, Sarkar D, Batabyal K, Murmu S, *et al.* Are the modern-bred rice and wheat cultivars in India inefficient in zinc and iron sequestration? Environmental and Experimental Botany. 2021;189:104535. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104535

5. Davis DR. Declining fruit and vegetable nutrient composition: What is the evidence? HortScience. 2009;44(1):15–19. https://doi.org/10.21273/HORTSCI.44.1.15

6. Murphy KM, Reeves PG, Jones SS. Relationship between yield and mineral nutrient concentrations in historical and modern spring wheat cultivars. Euphytica. 2008;163:381–390. https://doi.org/10.1007/s10681-008-9681-x

7. Kumar A, Choudhary AK, Pooniya V, Suri VK, Singh U. Soil factors associated with micronutrient acquisition in crops- biofortification perspective. In: Singh U, Praharaj CS, Singh SS, Singh NP, editors. Biofortification of food crops. New Delhi: Springer; 2016. pp. 159–176. https://doi.org/10.1007/978-81-322-2716-8_13

8. Bouis HE, Welch RM. Biofortification – A sustainable agricultural strategy for reducing micronutrient malnutrition in the global south. Crop Science. 2010;50(S1):S-20–S-32. https://doi.org/10.2135/cropsci2009.09.0531

9. Hefferon KL. Can biofortified crops help attain food security? Current Molecular Biology Reports. 2016;2:180–185. https://doi.org/10.1007/s40610-016-0048-0

10. Garg M, Sharma N, Sharma S, Kapoor P, Kumar A, Chunduri V, *et al.* Biofortified crops generated by breeding, agronomy, and transgenic approaches are improving lives of millions of people around the world. Frontiers in Nutrition. 2018;5:12. https://doi.org/10.3389/fnut.2018.00012

11. Ye X, Al-Babili S, Klöti A, Zhang J, Lucca P, Beyer P, *et al.* Engineering the provitamin A (β-carotene) biosynthetic pathway into (carotenoid-free) rice endosperm. Science. 2000;287(5451):303–305. https://doi.org/10.1126/science.287.5451.303

12. Amanullah, Saleem A, Iqbal A, Fahad S. Foliar phosphorus and zinc application improve growth and productivity of maize (*Zea mays* L.) under moisture stress conditions in semi-arid climates. Journal of Microbial and Biochemical Technology. 2016;8(5):433–439. https://doi.org/10.4172/1948-5948.1000321

13. Steckling SM, Ribeiro ND, Arns FD, Mezzomo HC, Possobom MTDF. Genetic diversity and selection of common bean lines based on technological quality and biofortification. Genetics and Molecular Research. 2017;16(1). https://doi.org/10.4238/gmr16019527

14. Andersson MS, Saltzman A, Virk PS, Pfeiffer WH. Progress update: Crop development of biofortified staple food crops under HarvestPlus. African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development. 2017;17(02):11905–11935. https://doi.org/10.18697/ajfand.78.HarvestPlus05

15. Velu G, Singh R, Balasubramaniam A, Mishra VK, Chand R, Tiwari C, *et al.* Reaching out to farmers with high zinc wheat varieties through public-private partnerships – An experience from Eastern-Gangetic plains of India. Advances in Food Technology and Nutritional Sciences. 2015;1(3):73–75. https://doi.org/10.17140/AFTNSOJ-1-112

16. Sendhil R, Cariappa AGA, Ramasundaram P, Gupta V, Gopalareddy K, Gupta OP, *et al.* Biofortification in wheat: Research progress, potential impact, and policy imperatives. SSRN Journal. 2022. https://doi.org/10.2139/ssrn.4087960

17. Virk PS, Andersson MS, Arcos J, Govindaraj M, Pfeiffer WH. Transition from targeted breeding to mainstreaming of biofortification traits in crop improvement programs. Frontiers in Plant Science. 2021;12:703990. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.703990

18. Vinoth A, Ravindhran R. Biofortification in millets: A sustainable approach for nutritional security. Frontiers in Plant Science. 2017;8:29. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00029

19. Cakmak I, Kutman UB. Agronomic biofortification of cereals with zinc: A review. European Journal of Soil Science. 2018;69(1):172–180. https://doi.org/10.1111/ejss.12437

20. Bhardwaj AK, Chejara S, Malik K, Kumar R, Kumar A, Yadav RK. Agronomic biofortification of food crops: An emerging opportunity for global food and nutritional security. Frontiers in Plant Science. 2022;13:1055278. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1055278

21. Patle PN, Kadu PR, Gabhane AR, Pharande AL, Bhagat AP, Bhoyar SM, *et al.* Consequences provoked due to excess application of agrochemical on soil health deterioration – A review for Sustainable Agriculture. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. 2019;8(2S):63–66.

22. Abou Hussien EA, Abou-Baker NH, Abou Al Fotoh MSM, Kotb EKM. Change of some soil physical properties in newly re-claimed soils following poor soil management: A case study in Al-Qasasin, Egypt. Asian Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2022;8(3):41–53. https://doi.org/10.9734/ajsspn/2022/v8i3161

23. Singh B. Are nitrogen fertilizers deleterious to soil health? Agronomy. 2018;8(4):48. https://doi.org/10.3390/agronomy8040048

24. Beltran-Garcia MJ, Martínez-Rodríguez A, Olmos-Arriaga I, Valdes-Salas B, Di Mascio P, White JF. Nitrogen fertilization and stress factors drive shifts in microbial diversity in soils and plants. Symbiosis. 2021;84:379–390. https://doi.org/10.1007/s13199-021-00787-z

25. Shen J, Yuan L, Zhang J, Li H, Bai Z, Chen X, *et al.* Phosphorus dynamics: From soil to plant. Plant Physiology. 2011;156(3):997–1005. https://doi.org/10.1104/pp.111.175232

26. Walpola BC, Yoon M-H. Prospectus of phosphate solubilizing microorganisms and phosphorus availability in agricultural soils: A review. African Journal of Microbiology Research. 2012;6(37):6600–6605. https://doi.org/10.5897/AJMR12.889

27. Etesami H. Enhanced phosphorus fertilizer use efficiency with microorganisms. In: Meena RS, editor. Nutrient dynamics for sustainable crop production. Singapore: Springer; 2020. pp. 215–245. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8660-2_8

28. Mariano E, Leite JM, Megda MXV, Torres-Dorante L, Trivelin PCO. Influence of nitrogen form supply on soil mineral nitrogen dynamics, nitrogen uptake, and productivity of sugarcane. Agronomy Journal. 2015;107(2):641–650. https://doi.org/10.2134/agronj14.0422

29. Hardoim PR, Andreote FD, Reinhold-Hurek B, Sessitsch A, van Overbeek LS, van Elsas JD. Rice root-associated bacteria: Insights into community structures across 10 cultivars. FEMS Microbiology Ecology. 2011;77(1):154–164. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01092.x

30. van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. Ecology Letters. 2008;11(3):296–310. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x

31. Rana A, Saharan B, Nain L, Prasanna R, Shivay YS. Enhancing micronutrient uptake and yield of wheat through bacterial PGPR consortia. Soil Science and Plant Nutrition. 2012;58(5):573–582. https://doi.org/10.1080/00380768.2012.716750

32. Ilyas M, Nisar M, Khan N, Hazrat A, Khan AH, Hayat K, *et al.* Drought tolerance strategies in plants: A mechanistic approach. Journal of Plant Growth Regulation. 2021;40:926–944. https://doi.org/10.1007/s00344-020-10174-5

33. Morgenstern E, Okon Y. The effect of *Azospirillum brasilense* and auxin on root morphology in seedlings of *Sorghum bicolor* × *Sorghum sudanense*. Arid Soil Research and Rehabilitation. 1987;1(2):115–127. https://doi.org/10.1080/15324988709381135

34. Lakshmanan V, Selvaraj G, Bais HP. Functional soil microbiome: Belowground solutions to an aboveground problem. Plant Physiology. 2014;166(2):689–700. https://doi.org/10.1104/pp.114.245811

35. Finkel OM, Castrillo G, Herrera Paredes S, Salas González I, Dangl JL. Understanding and exploiting plant beneficial microbes. Current Opinion in Plant Biology. 2017;38:155–63. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.04.018

36. Kumar A, Dubey A. Rhizosphere microbiome: Engineering bacterial competitiveness for enhancing crop production. Journal of Advanced Research. 2020;24:337–352. https://doi.org/10.1016/j.jare.2020.04.014

37. Tarkka MT, Drigo B, Deveau A. Mycorrhizal microbiomes. Mycorrhiza. 2018;28:403–409. https://doi.org/10.1007/s00572-018-0865-5

38. Serazetdinova YuR, Fotina NV, Asyakina LK, Prosekov AYu, Neverova OA. The role of Bacillus amyloliquefaciens in reducing the abiotic stress of cereals. XXI Century: Resumes of the Past and Challenges of the Present Plus. 2023;12(4):178–183. (In Russ.). https://elibrary.ru/LBKHMF

39. Ramírez-Puebla ST, Hernández MAR, Guerrero Ruiz G, Ormeño-Orrillo E, Martinez-Romero JC, Servín-Garcidueñas LE, *et al.* Nodule bacteria from the cultured legume *Phaseolus dumosus* (belonging to the *Phaseolus vulgaris* cross-inoculation group) with common tropici phenotypic characteristics and symbiovar but distinctive phylogenomic position and chromid. Systematic and Applied Microbiology. 2019;42(3):373–382. https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.12.007

40. Oldroyd GED, Leyser O. A plant's diet, surviving in a variable nutrient environment. Science. 2020;368(6486):eaba0196. https://doi.org/10.1126/science.aba0196

41. Kuypers MMM, Marchant HK, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. Nature Reviews Microbiology. 2018;16:263–276. https://doi.org/10.1038/nrmicro.2018.9

42. Stokstad E. The nitrogen fix. Science. 2016;353(6305):1225–1227. https://doi.org/10.1126/science.353.6305.1225

43. King CA, Purcell LC. Inhibition of $N_2$ fixation in soybean is associated with elevated ureides and amino acids. Plant Physiology. 2005;137(4):1389–1396. https://doi.org/10.1104/pp.104.056317

44. Liu Y, Wu L, Baddeley JA, Watson CA. Models of biological nitrogen fixation of legumes. In: Lichtfouse E, Hamelin M, Navarrete M, Debaeke P, editors. Sustainable agriculture. Volume 2. Dordrecht: Springer; 2011. pp. 883–905. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_39

45. Graham PH, Vance CP. Legumes: Importance and constraints to greater use. Plant Physiology. 2003;131(3):872–877. https://doi.org/10.1104/pp.017004

46. Bishop PE, Joerger RD. Genetics and molecular biology of alternative nitrogen fixation systems. Annual Review of Plant Biology. 1990;41:109–125. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.41.060190.000545

47. Burén S, Rubio LM. State of the art in eukaryotic nitrogenase engineering. FEMS Microbiology Letters. 2018;365(2):fnx274. https://doi.org/10.1093/femsle/fnx274

48. dos Santos PC, Fang Z, Mason SW, Setubal JC, Dixon R. Distribution of nitrogen fixation and nitrogenase-like sequences amongst microbial genomes. BMC Genomics. 2012;13:162. https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-162

49. McGlynn SE, Boyd ES, Peters JW, Orphan VJ. Classifying the metal dependence of uncharacterized nitrogenases. Frontiers in Microbiology. 2013;3:419. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00419

50. Spaink HP. Root nodulation and infection factors produced by rhizobial bacteria. Annual Review of Microbiology. 2000;54:257–288. https://doi.org/10.1146/annurev.micro.54.1.257

51. Dénarié J, Debellé F, Promé J-C. Rhizobium lipo-chitooligosaccharide nodulation factors: Signaling molecules mediating recognition and morphogenesis. Annual Review of Microbiology. 1996;65:503–535. https://doi.org/10.1146/annurev.bi.65.070196.002443

52. Szczyglowski K, Shaw RS, Wopereis J, Copeland S, Hamburger D, Kasiborski B, *et al.* Nodule organogenesis and symbiotic mutants of the model legume *Lotus japonicus*. Molecular Plant-Microbe Interactions. 1998;11(7):684–697. https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.7.684

53. Timmers ACJ, Auriac M-C, Truchet G. Refined analysis of early symbiotic steps of the *Rhizobium-Medicago* interaction in relationship with microtubular cytoskeleton rearrangements. Development. 1999;126(16):3617–3628. https://doi.org/10.1242/dev.126.16.3617

54. Oldroyd GED, Murray JD, Poole PS, Downie JA. The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. Annual Review of Genetics. 2011;45:119–144. https://doi.org/10.1146/annurev-genet-110410-132549

55. Oldroyd GED. Speak, friend, and enter: Signalling systems that promote beneficial symbiotic associations in plants. Nature Reviews Microbiology. 2013;11:252–263. https://doi.org/10.1038/nrmicro2990

56. Reid CPP, Crowley DE, Kim HJ, Powell PE, Szaniszlo PJ. Utilization of iron by oat when supplied as ferrated synthetic chelate or as ferrated hydroxamate siderophore. Journal of Plant Nutrition. 1984;7(1–5):437–447. https://doi.org/10.1080/01904168409363210

57. Ahmed E, Holmström SJM. Siderophores in environmental research: Roles and applications. Microbial Biotechnology. 2014;7(3):196–208. https://doi.org/10.1111/1751-7915.12117

58. Desai A, Archana G. Role of siderophores in crop improvement. In: Maheshwari DK, editor. Bacteria in agrobiology: Plant nutrient management. Heidelberg: Springer Berlin; 2011. pp. 109–139. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21061-7_6

59. Alaylar B, Egamberdieva D, Gulluce M, Karadayi M, Arora NK. Integration of molecular tools in microbial phosphate solubilization research in agriculture perspective. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2020;36:93. https://doi.org/10.1007/s11274-020-02870-x

60. Boiteau RM, Mende DR, Hawco NJ, McIlvin MR, Fitzsimmons JN, Saito MA, *et al.* Siderophore-based microbial adaptations to iron scarcity across the eastern Pacific Ocean. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2016; 113(50):14237–14242. https://doi.org/10.1073/pnas.1608594113

61. Sullivan JT, Jeffery EF, Shannon JD, Ramakrishnan G. Characterization of the siderophore of *Francisella tularensis* and role of *fslA* in siderophore production. Journal of Bacteriology. 2006;188(11):3785–3795. https://doi.org/10.1128/JB.00027-06

62. Mumtaz MZ, Ahmad M, Jamil M, Hussain T. Zinc solubilizing *Bacillus* spp. potential candidates for biofortification in maize. Microbiological Research. 2017;202:51–60. https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.06.001

63. Gopalakrishnan S, Vadlamudi S, Samineni S, Sameer Kumar CV. Plant growth-promotion and biofortification of chickpea and pigeonpea through inoculation of biocontrol potential bacteria, isolated from organic soils. SpringerPlus. 2016;5:1882. https://doi.org/10.1186/s40064-016-3590-6

64. Ramesh A, Sharma SK, Sharma MP, Yadav N, Joshi OP. Plant growth-promoting traits in *Enterobacter cloacae* subsp. *dissolvens* MDSR9 isolated from soybean rhizosphere and its impact on growth and nutrition of soybean and wheat upon inoculation. Agricultural Research. 2014;3:53–66. https://doi.org/10.1007/s40003-014-0100-3

65. Pellegrino E, Bedini S. Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: Biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biology and Biochemistry. 2014;68:429–439. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.09.030

66. Whiting SN, de Souza MP, Terry N. Rhizosphere bacteria mobilize Zn for hyperaccumulation by *Thlaspicaerulescens*. Environmental Science and Technology. 2001;35(15):3144–3150. https://doi.org/10.1021/es001938v

67. Mastropasqua MC, D'Orazio M, Cerasi M, Pacello F, Gismondi A, Canini A, *et al.* Growth of *Pseudomonas aeruginosa* in zinc poor environments is promoted by a nicotianamine-related metallophore. Molecular Microbiology. 2017;106(4):543–561. https://doi.org/10.1111/mmi.13834

68. Lhospice S, Gomez NO, Ouerdane L, Brutesco C, Ghssein G, Hajjar C, *et al. Pseudomonas aeruginosa* zinc uptake in chelating environment is primarily mediated by the metallophore pseudopaline. Scientific Reports. 2017;7:17132. https://doi.org/10.1038/s41598-017-16765-9

69. Goteti PK, Emmanuel LDA, Desai S, Shaik MHA. Prospective zinc solubilising bacteria for enhanced nutrient uptake and growth promotion in maize (*Zea mays* L.). International Journal of Microbiology. 2013;2013:869697. https://doi.org/10.1155/2013/869697

70. Saravanan VS, Kalaiarasan P, Madhaiyan M, Thangaraju M. Solubilization of insoluble zinc compounds by *Gluconacetobacter diazotrophicus* and the detrimental action of zinc ion ($Zn^{2+}$) and zinc chelates on root knot nematode *Meloidogyne incognita*. Letters in Applied Microbiology. 2007;44(3):235–241. https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2006.02079.x

71. Saravanan VS, Madhaiyan M, Thangaraju M. Solubilization of zinc compounds by the diazotrophic, plant growth promoting bacterium *Gluconacetobacter diazotrophicus*. Chemosphere. 2007;66(9):1794–1798. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.07.067

72. Sunithakumari K, Padma Devi SN, Vasandha S. Zinc solubilizing bacterial isolates from the agricultural fields of coimbatore, Tamil Nadu, India. Current Science. 2016;110(2):196. https://doi.org/10.18520/cs/v110/i2/196-205

73. Li WC, Ye ZH, Wong MH. Metal mobilization and production of short-chain organic acids by rhizosphere bacteria associated with a Cd/Zn hyperaccumulating plant, *Sedum alfredii*. Plant and Soil. 2010;326:453–467. https://doi.org/10.1007/s11104-009-0025-y

74. Sah S, Singh N, Singh R. Iron acquisition in maize (*Zea mays* L.) using *Pseudomonas* siderophore. 3 Biotech. 2017;7:121. https://doi.org/10.1007/s13205-017-0772-z

75. Kushwaha P, Srivastava R, Pandiyan K, Singh A, Chakdar H, Kashyap PL, *et al.* Enhancement in plant growth and zinc biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by *Bacillus altitudinis*. Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2021;21:922–935. https://doi.org/10.1007/s42729-021-00411-5

76. Dinesh R, Srinivasan V, Hamza S, Sarathambal C, Anke Gowda SJ, Ganeshamurthy AN, *et al.* Isolation and characterization of potential Zn solubilizing bacteria from soil and its effects on soil Zn release rates, soil available Zn and plant Zn content. Geoderma. 2018;321:173–186. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.02.013

77. Fasim F, Ahmed N, Parsons R, Gadd GM. Solubilization of zinc salts by a bacterium isolated from the air environment of a tannery. FEMS Microbiology Letters. 2002;213(1):1–6. https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2002.tb11277.x

78. Vaid SK, Kumar B, Sharma A, Shukla AK, Srivastava PC. Effect of Zn solubilizing bacteria on growth promotion and Zn nutrition of rice. Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2014;14(4):889–910. https://doi.org/10.4067/S0718-95162014005000071

79. Costerousse B, Schönholzer-Mauclaire L, Frossard E, Thonar C. Identification of heterotrophic zinc mobilization processes among bacterial strains isolated from wheat rhizosphere (*Triticum aestivum* L.). Applied and Environmental Microbiology. 2018;84(1):e01715-17. https://doi.org/10.1128/AEM.01715-17

80. Costa LEDO, Corrêa TLR, Teixeira JA, Araújo EFD, Queiroz MV. Endophytic bacteria isolated from *Phaseolus vulgaris* produce phytases with potential for biotechnology application. Brazilian Journal of Biological Sciences. 2018;5(11):657–671. https://doi.org/10.21472/bjbs.051105

81. Abbaszadeh-Dahaji P, Masalehi F, Akhgar A. Improved growth and nutrition of sorghum (*Sorghum bicolor*) plants in a low-fertility calcareous soil treated with plant growth–promoting rhizobacteria and Fe-EDTA. Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2020;20:31–42. https://doi.org/10.1007/s42729-019-00098-9

82. Shrivastava M, Srivastava PC, D'Souza SF. Phosphate-solubilizing microbes: Diversity and phosphates solubilization mechanism. In: Meena VS, editor. Role of rhizospheric microbes in soil. Singapore: Springer; 2018. pp. 137–165. https://doi.org/10.1007/978-981-13-0044-8_5

83. Florentino AP, Weijma J, Stams AJM, Sánchez-Andrea I. Ecophysiology and application of acidophilic sulfur-reducing microorganisms. In: Rampelotto PH, editor. Biotechnology of extremophiles. Cham: Springer; 2016. pp. 141–175. https://doi.org/10.1007/978-3-319-13521-2_5

84. Roy S, Roy M. Characterization of plant growth promoting feature of a neutromesophilic, facultatively chemolithoautotrophic, sulphur oxidizing *bacterium Delftia* sp. strain SR4 isolated from coal mine spoil. International Journal of Phytoremediation. 2019;21(6):531–540. https://doi.org/10.1080/15226514.2018.1537238

85. Parks EJ, Olson GJ, Brinckman FE, Baldi F. Characterization by high performance liquid chromatography (HPLC) of the solubilization of phosphorus in iron ore by a fungus. Journal of Industrial Microbiology. 1990;5(2–3):183–189. https://doi.org/10.1007/BF01573868

86. Illmer P, Schinner F. Solubilization of inorganic calcium phosphates – Solubilization mechanisms. Soil Biology and Biochemistry. 1995;27(3):257–263. https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00190-C

87. Gaind S. Phosphate dissolving fungi: Mechanism and application in alleviation of salt stress in wheat. Microbiological Research. 2016;193:94–102. https://doi.org/10.1016/j.micres.2016.09.005

88. Sharan A, Shikha, Darmwal NS. Efficient phosphorus solubilization by mutant strain of *Xanthomonas campestris* using different carbon, nitrogen and phosphorus sources. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2008;24:3087–3090. https://doi.org/10.1007/s11274-008-9807-2

89. Park K-H, Lee C-Y, Son H-J. Mechanism of insoluble phosphate solubilization by *Pseudomonas fluorescens* RAF15 isolated from ginseng rhizosphere and its plant growth-promoting activities. Letters in Applied Microbiology. 2009;49(2):222–228. https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2009.02642.x

90. Jarosch KA, Doolette AL, Smernik RJ, Tamburini F, Frossard E, Bünemann EK. Characterisation of soil organic phosphorus in NaOH-EDTA extracts: A comparison of $^{31}$P NMR spectroscopy and enzyme addition assays. Soil Biology and Biochemistry. 2015;91:298–309. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.09.010

91. Singh P, Banik RM. Effect of purified alkaline phosphatase from *Bacillus licheniformis* on growth of *Zea mays* L. Plant Science Today. 2019;6(sp1):583–589. https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.sp1.676

92. Della Mónica IF, Godeas AM, Scervino JM. In vivo modulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis and soil quality by fungal P solubilizers. Microbial Ecology. 2020;79:21–29. https://doi.org/10.1007/s00248-019-01396-6

93. Richardson AE. Prospects for using soil microorganisms to improve the acquisition of phosphorus by plants. Functional Plant Biology. 2001;28(9):897–906. https://doi.org/10.1071/PP01093

94. Xia X, Wu S, Li N, Wang D, Zheng S, Wang G. Novel bacterial selenite reductase CsrF responsible for Se(IV) and Cr(VI) reduction that produces nanoparticles in *Alishewanella* sp. WH16-1. Journal of Hazardous Materials. 2018;342:499–509. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2017.08.051

95. Avendaño R, Chaves N, Fuentes P, Sánchez E, Jiménez JI, Chavarría M. Production of selenium nanoparticles in *Pseudomonas putida* KT2440. Scientific Reports. 2016;6:37155. https://doi.org/10.1038/srep37155

96. Trivedi G, Patel P, Saraf M. Synergistic effect of endophytic selenobacteria on biofortification and growth of *Glycine max* under drought stress. South African Journal of Botany. 2020;134:27–35. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.10.001

97. Hrynkiewicz K, Ciesielska A, Haug I, Baum C. Ectomycorrhiza formation and willow growth promotion as affected by associated bacteria: Role of microbial metabolites and use of C sources. Biology and Fertility of Soils. 2010;46:139–150. https://doi.org/10.1007/s00374-009-0419-2

98. Artursson V, Finlay RD, Jansson JK. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. Environmental Microbiology. 2006;8(1):1–10. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00942.x

99. Calomme MR, van den Branden K, Vanden Berghe DA. Selenium and *Lactobacillus* species. Journal of Applied Bacteriology. 1995;79(3):331–340. https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1995.tb03145.x

100. Butler CS, Debieux CM, Dridge EJ, Splatt P, Wright M. Biomineralization of selenium by the selenate-respiring bacterium *Thauera selenatis*. Biochemical Society Transactions. 2012;40(6):1239–1243. https://doi.org/10.1042/BST20120087

101. Sura-de Jong M, Reynolds RJB, Richterova K, Musilova L, Staicu LC, Chocholata I, *et al.* Selenium hyperaccumulators harbor a diverse endophytic bacterial community characterized by high selenium resistance and plant growth promoting properties. Frontiers in Plant Science. 2015;6:113. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00113

102. Zhou C, Guo J, Zhu L, Xiao X, Xie Y, Zhu J, *et al. Paenibacillus polymyxa* BFKC01 enhances plant iron absorption via improved root systems and activated iron acquisition mechanisms. Plant Physiology and Biochemistry. 2016;105:162–173. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.04.025

103. Sun Z, Liu K, Zhang J, Zhang Y, Xu K, Yu D, *et al.* IAA producing *Bacillus altitudinis* alleviates iron stress in *Triticum aestivum* L. seedling by both bioleaching of iron and up-regulation of genes encoding ferritins. Plant and Soil. 2017; 419:1–11. https://doi.org/10.1007/s11104-017-3218-9

104. Liu C, Ravnskov S, Liu F, Rubæk GH, Andersen MN. Arbuscular mycorrhizal fungi alleviate abiotic stresses in potato plants caused by low phosphorus and deficit irrigation/partial root-zone drying. The Journal of Agricultural Science. 2018;156(1):46–58. https://doi.org/10.1017/S0021859618000023

105. Zhang H, Sun Y, Xie X, Kim M-S, Dowd SE, Paré PW. A soil bacterium regulates plant acquisition of iron via deficiency-inducible mechanisms. The Plant Journal. 2009;58(4):568–577. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03803.x

106. Kamarudin AN, Seman IA, Balia Yusof ZN. Thiamine biosynthesis gene expression analysis in *Elaeis guineensis* during interactions with *Hendersonia toruloidea*. Journal of Oil Palm Research. 2017;29(2):218–226. https://doi.org/10.21894/jopr.2017.2902.06

107. Garcia-Seco D, Zhang Y, Gutierrez-Mañero FJ, Martin C, Ramos-Solano B. Application of *Pseudomonas fluorescens* to blackberry under field conditions improves fruit quality by modifying flavonoid metabolism. PLoS ONE. 2015;10(11):e0142639. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142639

108. Singh D, Geat N, Rajawat MVS, Mahajan MM, Prasanna R, Singh S, *et al.* Deciphering the mechanisms of endophyte-mediated biofortification of Fe and Zn in wheat. Journal of Plant Growth Regulation. 2018;37:174–182. https://doi.org/10.1007/s00344-017-9716-4

109. Singh D, Geat N, Rajawat MVS, Prasanna R, Kar A, Singh AM, *et al.* Prospecting endophytes from different Fe or Zn accumulating wheat genotypes for their influence as inoculants on plant growth, yield, and micronutrient content. Annals of Microbiology. 2018;68:815–833. https://doi.org/10.1007/s13213-018-1388-1

110. Majumder S, Datta K, Datta SK. Rice biofortification: High iron, zinc, and vitamin-A to fight against "hidden hunger". Agronomy. 2019;9(12):803. https://doi.org/10.3390/agronomy9120803

111. Prasanna BM, Palacios-Rojas N, Hossain F, Muthusamy V, Menkir A, Dhliwayo T, *et al.* Molecular breeding for nutritionally enriched maize: Status and prospects. Frontiers in Genetics. 2020;10:1392. https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01392

112. Sakellariou M, Mylona PV. New uses for traditional crops: The case of barley biofortification. Agronomy. 2020; 10(12):1964. https://doi.org/10.3390/agronomy10121964

113. Huang C, Wang H, Shi X, Wang Y, Li P, Yin H, *et al.* Two new selenite reducing bacterial isolates from paddy soil and the potential Se biofortification of paddy rice. Ecotoxicology. 2021;3:1465–1475. https://doi.org/10.1007/s10646-020-02273-6

114. Yadav R, Ror P, Rathore P, Ramakrishna W. Bacteria from native soil in combination with arbuscular mycorrhizal fungi augment wheat yield and biofortification. Plant Physiology and Biochemistry. 2020;150:222–233. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.02.039

115. Durán P, Acuña JJ, Jorquera MA, Azcón R, Borie F, Cornejo P, *et al.* Enhanced selenium content in wheat grain by co-inoculation of selenobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi: A preliminary study as a potential Se biofortification strategy. Journal of Cereal Science. 2013;57(3):275–280. https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.11.012

116. Singh J, Singh AV, Upadhayay VK, Khan A, Chandra R. Prolific contribution of *Pseudomonas protegens* in Zn biofortification of wheat by modulating multifaceted physiological response under saline and non-saline conditions. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2022;38:227. https://doi.org/10.1007/s11274-022-03411-4

117. Sarkar D, Rakshit A. Bio-priming in combination with mineral fertilizer improves nutritional quality and yield of red cabbage under Middle Gangetic Plains, India. Scientia Horticulturae. 2021;283:110075. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110075

118. Ramesh A, Sharma SK, Sharma MP, Yadav N, Joshi OP. Inoculation of zinc solubilizing *Bacillus aryabhattai* strains for improved growth, mobilization and biofortification of zinc in soybean and wheat cultivated in Vertisols of central India. Applied Soil Ecology. 2014;73:87–96. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.08.009

119. Rana A, Kabi SR, Verma S, Adak A, Pal M, Shivay YS, *et al.* Prospecting plant growth promoting bacteria and cyanobacteria as options for enrichment of macro- and micronutrients in grains in rice–wheat cropping sequence. Cogent Food and Agriculture. 2015;1(1):1037379. https://doi.org/10.1080/23311932.2015.1037379

120. Singh D, Prasanna R, Sharma V, Rajawat MVS, Nishanth S, Saxena AK. Prospecting plant–microbe interactions for enhancing nutrient availability and grain biofortification. In: Gupta OP, Pandey V, Narwal S, Sharma P, Ram S, Singh GP, editors. Wheat and barley grain biofortification. Woodhead Publishing; 2020. pp. 203–228. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818444-8.00008-0

121. Sun Z, Yue Z, Liu H, Ma K, Li C. Microbial-assisted wheat iron biofortification using endophytic *Bacillus altitudinis* WR10. Frontiers in Nutrition. 2021;8:704030. https://doi.org/10.3389/fnut.2021.704030

122. Abat M, McLaughlin MJ, Kirby JK, Stacey SP. Adsorption and desorption of copper and zinc in tropical peat soils of Sarawak, Malaysia. Geoderma. 2012;175–176:58–63. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.01.024

123. Acuña JJ, Jorquera MA, Barra PJ, Crowley DE, de la Luz Mora M. Selenobacteria selected from the rhizosphere as a potential tool for Se biofortification of wheat crops. Biology and Fertility of Soils. 2013;49:175–185. https://doi.org/10.1007/s00374-012-0705-2

124. Sharma SK, Sharma MP, Ramesh A, Joshi OP. Characterization of zinc-solubilizing Bacillus isolates and their potential to influence zinc assimilation in soybean seeds. Journal of Microbiology and Biotechnology. 2012;22(3):352–359. https://doi.org/10.4014/jmb.1106.05063

125. Rana A, Joshi M, Prasanna R, Shivay YS, Nain L. Biofortification of wheat through inoculation of plant growth promoting rhizobacteria and cyanobacteria. European Journal of Soil Biology. 2012;50:118–126. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.01.005

126. Singh D, Rajawat MVS, Kaushik R, Prasanna R, Saxena AK. Beneficial role of endophytes in biofortification of Zn in wheat genotypes varying in nutrient use efficiency grown in soils sufficient and deficient in Zn. Plant and Soil. 2017;416:107–116. https://doi.org/10.1007/s11104-017-3189-x

127. Sirohi G, Upadhyay A, Srivastava PS, Srivastava S. PGPR mediated Zinc biofertilization of soil and its impact on growth and productivity of wheat. Journal of Soil Science and Plant Nutrition. 2015;15(1):202–216. https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000017

128. Prasanna R, Bidyarani N, Babu S, Hossain F, Shivay YS, Nain L. Cyanobacterial inoculation elicits plant defense response and enhanced Zn mobilization in maize hybrids. Cogent Food and Agriculture. 2015;1(1):998507. https://doi.org/10.1080/23311932.2014.998507

129. Yasin M, El-Mehdawi AF, Pilon-Smits EAH, Faisal M. Selenium-fortified wheat: Potential of microbes for biofortification of selenium and other essential nutrients. International Journal of Phytoremediation. 2015;17(8):777–786. https://doi.org/10.1080/15226514.2014.987372

130. Patel P, Trivedi G, Saraf M. Iron biofortification in mungbean using siderophore producing plant growth promoting bacteria. Environmental Sustainability. 2018;1:357–365. https://doi.org/10.1007/s42398-018-00031-3

131. Yousaf A, Qadir A, Anjum T, Ahmad A. Identification of microbial metabolites elevating vitamin contents in barley seeds. Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2015;63(32):7304–7310. https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b01817

132. Asyakina LK, Isachkova OA, Kolpakova DE, Borodina EE, Boger VYu, Prosekov AYu. The effect of a microbial consortium on spring barley growth and development in the Kemerovo region, Kuzbass. Grain Economy of Russia. 2024;16(1):104–112. (In Russ.). https://doi.org/10.31367/2079-8725-2024-90-1-104-112

133. Glick BR. Plant growth-promoting bacteria: Mechanisms and applications. Scientifica. 2012;2012:963401. https://doi.org/10.6064/2012/963401

134. Rashid S, Charles TC, Glick BR. Isolation and characterization of new plant growth-promoting bacterial endophytes. Applied Soil Ecology. 2012;61:217–224. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.09.011

135. Duca D, Lorv J, Patten CL, Rose D, Glick BR. Indole-3-acetic acid in plant–microbe interactions. Antonie van Leeuwenhoek. 2014;106:85–125. https://doi.org/10.1007/s10482-013-0095-y

136. Apine OA, Jadhav JP. Optimization of medium for indole-3-acetic acid production using *Pantoea agglomerans* strain PVM. Journal of Applied Microbiology. 2011;110(5):1235–1244. https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2011.04976.x

137. Dellagi A, Quillere I, Hirel B. Beneficial soil-borne bacteria and fungi: A promising way to improve plant nitrogen acquisition. Journal of Experimental Botany. 2020;71(15):4469–4479. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa112

138. Phillips KA, Skirpan AL, Liu X, Christensen A, Slewinski TL, Hudson C, *et al. vanishing tasse*l2 Encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize. The Plant Cell. 2011;23:550–566. https://doi.org/10.1105/tpc.110.075267

139. Fahad S, Hussain S, Matloob A, Khan FA, Khaliq A, Saud S, *et al.* Phytohormones and plant responses to salinity stress: A review. Plant Growth Regulation. 2015;75:391–404. https://doi.org/10.1007/s10725-014-0013-y

140. Khan AL, Waqas M, Kang S-M, Al-Harrasi A, Hussain J, Al-Rawahi A, *et al.* Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth. Journal of Microbiology. 2014;52:689–695. https://doi.org/10.1007/s12275-014-4002-7

141. Nett RS, Montanares M, Marcassa A, Lu X, Nagel R, Charles TC, *et al.* Elucidation of gibberellin biosynthesis in bacteria reveals convergent evolution. Nature Chemical Biology. 2017;13:69–74. https://doi.org/10.1038/nchembio.2232

142. Khan AL, Hussain J, Al-Harrasi A, Al-Rawahi A, Lee I-J. Endophytic fungi: Resource for gibberellins and crop abiotic stress resistance. Critical Reviews in Biotechnology. 2015;35(1):62–74. https://doi.org/10.3109/07388551.2013.800018

143. Bömke C, Tudzynski B. Diversity, regulation, and evolution of the gibberellin biosynthetic pathway in fungi compared to plants and bacteria. Phytochemistry. 2009;70(15–16):1876–1893. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.05.020

144. Bhore SJ, Nithya R, Loh CY. Screening of endophytic bacteria isolated from leaves of Sambung Nyawa [*Gynura procumbens* (Lour.) Merr.] for cytokinin-like compounds. Bioinformation. 2010;5(5):191–197. https://doi.org/10.6026/97320630005191

145. Asyakina LK, Serazetdinova YuR, Frolova AS, Fotina NV, Neverova OA, Petrov AN. Antagonistic activity of extremophilic bacteria against phytopathogens in agricultural crops. Food Processing: Techniques and Technology. 2023; 53(3):565–575. https://doi.org/10.21603/2074-9414-2023-3-2457

146. Köhl J, Kolnaar R, Ravensberg WJ. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: Relevance beyond efficacy. Frontiers in Plant Science. 2019;10:845. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845

147. Yin X, Li T, Jiang X, Tang X, Zhang J, Yuan L, *et al.* Suppression of grape white rot caused by *Coniella vitis* using the potential biocontrol agent *Bacillus velezensis* GSBZ09. Pathogens. 2022;11(2):248. https://doi.org/10.3390/pathogens11020248

148. Chenniappan C, Narayanasamy M, Daniel GM, Ramaraj GB, Ponnusamy P, Sekar J, *et al.* Biocontrol efficiency of native plant growth promoting rhizobacteria against rhizome rot disease of turmeric. Biological Control. 2019;129:55–64. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.07.002

149. Anand A, Chinchilla D, Tan C, Mène-Saffrané L, L'Haridon F, Weisskopf L. Contribution of hydrogen cyanide to the antagonistic activity of *Pseudomonas* strains against *Phytophthora infestans*. Microorganisms. 2020;8(8):1144. https://doi.org/10.3390/microorganisms8081144

150. Lee SH, Jeon SH, Park JY, Kim DS, Kim JA, Jeong HY, *et al.* Isolation and evaluation of the antagonistic activity of *Cnidium officinale* rhizosphere bacteria against phytopathogenic fungi (*Fusarium solani*). Microorganisms. 2023;11(6):1555. https://doi.org/10.3390/microorganisms11061555

151. Báez-Astorga PA, Cázares-Álvarez JE, Cruz-Mendívil A, Quiroz-Figueroa FR, Sánchez-Valle VI, Maldonado-Mendoza IE. Molecular and biochemical characterisation of antagonistic mechanisms of the biocontrol agent *Bacillus cereus* B25 inhibiting the growth of the phytopathogen *Fusarium verticillioides* P03 during their direct interaction *in vitro*. Biocontrol Science and Technology. 2022;32(9):1074–1094. https://doi.org/10.1080/09583157.2022.2085662

152. Agarwal H, Dowarah B, Baruah PM, Bordoloi KS, Krishnatreya DB, Agarwala N. Endophytes from *Gnetum gnemon* L. can protect seedlings against the infection of phytopathogenic bacterium *Ralstonia solanacearum* as well as promote plant growth in tomato. Microbiological Research. 2020;238:126503. https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126503

153. Putri RE, Mubarik NR, Ambarsari L, Wahyudi AT. Antagonistic activity of glucanolytic bacteria *Bacillus subtilis* W3.15 against *Fusarium oxysporum* and its enzyme characterization. Biodiversitas. 2021;22(9):4067–4077. https://doi.org/10.13057/biodiv/d220956

154. Rosier A, Pomerleau M, Beauregard PB, Samac DA, Bais HP. Surfactin and Spo0A-dependent antagonism by *Bacillus subtilis* strain UD1022 against *Medicago sativa* phytopathogens. Plants. 2023;12(5):1007. https://doi.org/10.3390/plants12051007

155. Saechow S, Thammasittirong A, Kittakoop P, Prachya S, Thammasittirong SN-R. Antagonistic activity against dirty panicle rice fungal pathogens and plant growth-promoting activity of *Bacillus amyloliquefaciens* BAS23. Journal of Microbiology and Biotechnology. 2018;28(9):1527–1535. https://doi.org/10.4014/jmb.1804.04025

156. Choub V, Won S-J, Ajuna HB, Moon J-H, Choi S-I, Lim H-I, *et al.* Antifungal activity of volatile organic compounds from *Bacillus velezensis* CE 100 against *Colletotrichum gloeosporioides*. Horticulturae. 2022;8(6):557. https://doi.org/10.3390/horticulturae8060557

157. Evangelista-Martínez Z. Isolation and characterization of soil *Streptomyces* species as potential biological control agents against fungal plant pathogens. World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2014;30:1639–1647. https://doi.org/10.1007/s11274-013-1568-x

158. Fira D, Dimkić I, Berić T, Lozo J, Stanković S. Biological control of plant pathogens by *Bacillus* species. Journal of Biotechnology. 2018;285:44–55. https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2018.07.044

159. Gu Q, Yang Y, Yuan Q, Shi G, Wu L, Lou Z, *et al.* Bacillomycin D produced by *Bacillus amyloliquefaciens* is involved in the antagonistic interaction with the plant-pathogenic fungus *Fusarium graminearum*. Applied and Environmental Microbiology. 2017;83(19):e01075-17. https://doi.org/10.1128/AEM.01075-17

160. Zhang L, Sun C. Fengycins, cyclic lipopeptides from marine *Bacillus subtilis* strains, kill the plant-pathogenic fungus *Magnaporthe grisea* by inducing reactive oxygen species production and chromatin condensation. Applied and Environmental Microbiology. 2018;84(18):e00445-18. https://doi.org/10.1128/AEM.00445-18

161. Sarrocco S, Esteban P, Vicente I, Bernardi R, Plainchamp T, Domenichini S, *et al.* Straw competition and wheat root endophytism of *Trichoderma gamsii* T6085 as useful traits in the bio-ogical control of fusarium head blight. Phytopathology®. 2021;111(7):1129–1136. https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-20-0441-R

162. di Francesco A, Baraldi E. How siderophore production can influence the biocontrol activity of *Aureobasidium pullulans* against *Monilinia laxa* on peaches. Biological Control. 2021;152:104456. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104456

163. Asghari S, Harighi B, Ashengroph M, Clement C, Aziz A, Esmaeel Q, *et al.* Induction of systemic resistance to *Agrobacterium tumefaciens* by endophytic bacteria in grapevine. Plant Pathology. 2020;69(5):827–837. https://doi.org/10.1111/ppa.13175

164. Fontana DC, de Paula S, Torres AG, de Souza VHM, Pascholati SF, Schmidt D, *et al.* Endophytic fungi: Biological control and induced resistance to phytopathogens and abiotic stresses. Pathogens. 2021;10(5):570. https://doi.org/10.3390/pathogens10050570

165. Wu L, Huang Z, Li X, Ma L, Gu Q, Wu H, *et al.* Stomatal closure and SA-, JA/ET-signaling pathways are essential for *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 to restrict leaf disease caused by *Phytophthora nicotianae* in *Nicotiana benthamiana*. Frontiers in Microbiology. 2018;9:847. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00847

166. Chowdhury SP, Uhl J, Grosch R, Alquéres S, Pittroff S, Dietel K, *et al.* Cyclic lipopeptides of *Bacillus amyloliquefaciens* subsp. *plantarum* colonizing the lettuce rhizosphere enhance plant defense responses toward the bottom rot pathogen *Rhizoctonia solani*. Molecular Plant-Microbe Interactions. 2015;28(9):984–995. https://doi.org/10.1094/MPMI-03-15-0066-R

167. Nie P, Chen C, Yin Q, Jiang C, Guo J, Zhao H, *et al.* Function of miR825 and miR825* as negative regulators in *Bacillus cereus* AR156-elicited systemic resistance to *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis thaliana*. International Journal of Molecular Sciences. 2019;20(20):5032. https://doi.org/10.3390/ijms20205032

168. Lakkis S, Trotel-Aziz P, Rabenoelina F, Schwarzenberg A, Nguema-Ona E, Clément C, *et al.* Strengthening grapevine resistance by *Pseudomonas fluorescens* PTA-CT2 relies on distinct defense pathways in susceptible and partially resistant genotypes to downy mildew and gray mold diseases. Frontiers in Plant Science. 2019;10:1112. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01112

169. Li Y, Guo Q, Li Y, Sun Y, Xue Q, Lai H. *Streptomyces pactum* Act12 controls tomato yellow leaf curl virus disease and alters rhizosphere microbial communities. Biology and Fertility of Soils. 2019;55:149–69. https://doi.org/10.1007/s00374-019-01339-w

170. Tjamos SE, Flemetakis E, Paplomatas EJ, Katinakis P. Induction of resistance to *Verticillium dahliae* in *Arabidopsis thaliana* by the biocontrol agent K-165 and pathogenesis-related proteins gene expression. Molecular Plant-Microbe Interactions. 2005;18(6):555–561. https://doi.org/10.1094/MPMI-18-0555

171. Ahmad T, Bashir A, Farooq S, Riyaz-Ul-Hassan S. *Burkholderia gladioli* E39CS3, an endophyte of *Crocus sativus* Linn., induces host resistance against corm-rot caused by *Fusarium oxysporum*. Journal of Applied Microbiology. 2022;132(1):495–508. https://doi.org/10.1111/jam.15190

172. Mackowiak CL, Amacher MC. Soil sulfur amendments suppress selenium uptake by alfalfa and western wheat-grass. Journal of Environmental Quality. 2008;37(3):772–779. https://doi.org/10.2134/jeq2007.0157

173. Waters BM, Sankaran RP. Moving micronutrients from the soil to the seeds: Genes and physiological processes from a biofortification perspective. Plant Science. 2011;180(4):562–574. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.003

174. Sheoran S, Kumar S, Ramtekey V, Kar P, Meena RS, Jangir CK. Current status and potential of biofortification to enhance crop nutritional quality: An overview. Sustainability. 2022;14(6):3301. https://doi.org/10.3390/su14063301