

АГРОНОМИЯ

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология
(сельскохозяйственные науки)

Научная статья

УДК 58.084:633.491:631.532:579.64

doi: <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2024i3pp23-28>

**Влияние липополисахаридов ризосферных бактерий
на рост микрорастений картофеля в условиях *in vitro***

Мария Федоровна Иванова¹, Екатерина Евгеньевна Костина¹, Юлия Анатольевна Филипьевичева²,
Юлия Петровна Федоненко^{2,3}, Александра Александровна Криворучко³, Анастасия Сергеевна
Астанкова³, Оксана Викторовна Ткаченко¹, Геннадий Леонидович Бурьгин^{1,2,3}

¹Саратовский государственный университет генетики, биотехнологии и инженерии имени Н.И. Вавилова,
г. Саратов, Россия

²ИБФРМ РАН Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов, ФИЦ «Саратовский научный
центр РАН», г. Саратов, Россия

³Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского,
г. Саратов, Россия

e-mail: burygingl@gmail.com

Аннотация. Липополисахариды как одни из преобладающих компонентов поверхности грамотрицательных бактерий вовлечены во взаимодействие микроорганизмов с различными объектами среды, в том числе и с растениями. В данной работе изучено влияние липополисахаридов шести бактериальных штаммов разных таксономических групп на рост микрорастений картофеля сорта Кондор в условиях *in vitro*. Показано, что наибольший положительный эффект на такие параметры, как длина побега, суммарная длина корней, сухая масса побегов и корней оказали липополисахариды штаммов *Ochrobactrum quorumnoscens* T1Kr02 и *Azospirillum thiophilum* BV-S, O-полисахариды которых состоят полностью или в большей степени из остатков 6-дезоксигексоз (фукозы и рамнозы). Результаты могут быть использованы для более быстрого выбора эффективных липополисахаридов и бактерий, их продуцирующих, в качестве стимуляторов роста микрорастений в условиях культивирования *in vitro*.

Ключевые слова: картофель; клональное микроразмножение *in vitro*; ризобактерии; липополисахарид

Для цитирования: Иванова М. Ф., Костина Е. Г., Филипьевичева Ю. А., Федоненко Ю. П., Криворучко А. А., Астанкова А. С., Ткаченко О. В., Бурьгин Г. Л. Влияние липополисахаридов ризосферных бактерий на рост микрорастений картофеля в условиях *in vitro* // Аграрный научный журнал. 2024. № 3. С. 23–28. <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2024i3pp23-28>.

AGRONOMY

Original article

**Impact of lipopolysaccharides from rhizospheric bacteria on the growth
of potato microplants under *in vitro* conditions**

Maria F. Ivanova¹, Ekaterina E. Kostina¹, Yulia A. Filip'echeva², Yulia P. Fedonenko^{2,3}, Aleksandra A. Krivoruchko³, Anastasia S. Astankova³, Oksana V. Tkachenko¹, Gennady L. Burygin^{1,2,3}

¹Saratov State University of Genetics, Biotechnology and Engineering named after N.I. Vavilov, Saratov, Russia

²Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Saratov Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Saratov, Russia

³Saratov State University, Saratov, Russia

e-mail: burygingl@gmail.com

Abstract. The surface of gram-negative bacteria is formed mainly by lipopolysaccharide molecules, which are involved in the interaction of microorganisms with various environmental objects, including plants. In this work, we studied the effect of lipopolysaccharides from six bacterial strains of different taxonomic groups on the growth of potato microplants cultivar Kondor under *in vitro* conditions. It was shown that the greatest positive effect on such parameters as shoot length, total root length, dry weight of shoots and roots was exerted by lipopolysaccharides of the strains *Ochrobactrum quorumnoscens* T1Kr02 and *Azospirillum thiophilum* BV-S, the O-polysaccharides of which consist entirely or mostly degree from 6-deoxyhexose residues (fucose and rhamnose). The results can be used to more quickly select effective lipopolysaccharides and the bacteria that produce them as growth promoters for microplant cultivation under *in vitro* conditions.

© Иванова М. Ф., Костина Е. Г., Филипьевичева Ю. А., Федоненко Ю. П., Криворучко А. А., Астанкова А. С., Ткаченко О. В., Бурьгин Г. Л., 2024



Keywords: potato; micropropagation *in vitro*; rhizobacteria; lipopolysaccharide

For citation: Ivanova M. F., Kostina E. E., Filip'echeva Yu. A., Fedonenko Yu. P., Krivoruchko A. A., Astankova A. S., Tkachenko O. V., Burygin G. L. Impact of lipopolysaccharides from rhizospheric bacteria on the growth of potato microplants under *in vitro* conditions. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal = Agrarian Scientific Journal*. 2024;(3):23–28.(In Russ.). <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2024i3pp23-28>.

Введение. Ризосферные бактерии способны положительно влиять на рост и развитие растений, в том числе и имеющих сельскохозяйственное значение [12]. Однако использование бактериальных культур не всегда оправдано. Например, в культуре *in vitro* для вегетативного размножения используются стерильные растения, и инокуляция ризобактериями может приводить к чрезмерному развитию бактерий, оказывающему негативное влияние на развитие микроклонов [11]. В связи с этим перспективным для стимуляции роста растений в условиях *in vitro* является применение компонентов бактериальных клеток, которые обладают ростостимулирующей активностью [6].

К таким бактериальным макромолекулам можно отнести липополисахариды (ЛПС), занимающие большую часть поверхности клеток грамотрицательных бактерий и непосредственно участвующие во взаимодействии микроорганизмов с растениями [8]. В литературе имеются сообщения как о положительном [5], так и об отрицательном [4] влиянии ЛПС на растения. При этом информации о взаимосвязи между структурой ЛПС и оказываемыми ими эффектами на растительные организмы крайне мало [10]. Нами ранее было показано, что ЛПС ризосферного штамма *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 оказывает положительное влияние на рост и развитие микроклонов картофеля сорта Кондор в условиях *in vitro*, превосходящее по эффектам инокуляцию бактериальной суспензией этого штамма [13].

Цель данного исследования – изучение влияния препаратов ЛПС с описанными структурами повторяющихся звеньев О-полисахаридов, выделенных из шести бактерий различных таксономических групп, на рост микрорастений картофеля сорта Кондор в условиях *in vitro*.

Материалы и методы. В работе были использованы микроклоны картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Кондор из *in vitro*-коллекции агрономического факультета ФГБОУ ВО Вавиловский университет (г. Саратов, Россия). Сорт Кондор (Agrico, Нидерланды), по данным Госсортокмиссии РФ, является среднеранним, высокопродуктивным, приспособленным к различным почвенным и климатическим условиям и рекомендован к использованию в Центральном, Центрально-Черноземном и Нижневолжском регионах Российской Федерации [1].

В качестве действующих на микрорастения веществ были испытаны препараты ЛПС штаммов *Ochrobactrum quorumnocens* T1Kr02 (T1Kr02), *Pseudomonas chlororaphis* K3 (K3), *Azospirillum brasilense* SR80 (SR80) и SR88 (SR88), *Azospirillum zea* N7 (N7) и *Azospirillum thiophilum* BV-S (BV-S), структуры повторяющихся звеньев О-полисахаридов которых представлены в таблице 1. Препараты ЛПС получали модифицированным методом Вестфала [7] экстракцией горячим водным фенолом без разделения слоев из высушенных ацетоном бактериальных клеток. Из полученных экстрактов удаляли остатки фенола диализом против деионизованной воды, затем концентрировали на вакуумном ротационном испарителе, осаждали примеси белков добавлением 40 % трихлоруксусной кислоты до значения pH раствора 2,7. Экстракты центрифугировали, декантировали, диализовывали против деионизованной воды, после чего лиофилизировали. Из препаратов ЛПС готовили водный раствор с концентрацией 1 мг/мл, который автоклавировали в течение 30 мин при 0,8 атм.

Микрорастения картофеля выращивали на жидкой питательной среде Мурасиге-Скуга без гормонов [9]. К 10-суточным микрорастениям в среду культивирования вносили растворы ЛПС до концентрации 10 мкг/мл. Контролем служили растения без внесения в среду культивирования растворов липополисахаридов. Микрорастения культивировали *in vitro* до возраста 30 суток при температуре 24 °С, влажности воздуха 60 %, освещенности 1400 лк с продолжительностью дня/ночи 16/8 ч, после чего проводили измерение морфометрических параметров (длина побега, количество узлов и корней, длина корней, сырая масса побегов и корней). Также определяли сухую массу побегов и корней. Для этого побеги и корни сушили в термощкафу при 105 °С до постоянной массы навесок.



Таблица 1 – Структуры повторяющихся олигосахаридных звеньев О-полисахаридов использованных в работе препаратов липополисахаридов

Table 1 – Structures of repeating oligosaccharide units of O-polysaccharides used in the work of lipopolysaccharide preparations

Штамм	Структура повторяющегося звена О-полисахарида
<i>Ochrobactrum quorumnocens</i> T1Kr02*	$\rightarrow 2)\text{-}\beta\text{-D-Fucf}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\beta\text{-D-Fucp}\text{-}(1\rightarrow 2)\text{-}\beta\text{-D-Fucf}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\beta\text{-D-Fucp}\text{-}(1\rightarrow$ $\begin{array}{c} 3 \\ \\ \text{OAc} \end{array}$
<i>Pseudomonas chlororaphis</i> K3*	$\rightarrow 4)\text{-}\alpha\text{-D-GalpNAc}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\beta\text{-D-QuipNAc}\text{-}(1\rightarrow 6)\text{-}\alpha\text{-D-GlcpNAc}\text{-}(1\rightarrow$ $\beta\text{-D-GlcpNAc}\text{-}(1\rightarrow 3)$
<i>Azospirillum brasilense</i> SR80 и SR88 [3]	$\rightarrow 3)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\beta\text{-D-Galp}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\beta\text{-D-GlcpNAc}\text{-}(1\rightarrow$ $\begin{array}{ccc} \begin{array}{c} 2 \\ \\ \text{OMe} \end{array} \sim 40\% & \begin{array}{c} 4 \\ \uparrow \\ 1 \\ \alpha\text{-L-Fucp} \end{array} & \begin{array}{c} \alpha\text{-D-Rhap.} \\ 1 \\ \downarrow \\ 3 \\ \rightarrow 4)\text{-}\alpha\text{-L-Fucp}\text{-}(1\rightarrow 4)\text{-}\beta\text{-D-Xylp}\text{-}(1\rightarrow \end{array} \end{array}$
<i>Azospirillum thiophilum</i> BV-S*	$\rightarrow 3)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow 2)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow 2)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow$ $\alpha\text{-D-Xylp}\text{-}(1\rightarrow 2)]$
<i>Azospirillum zeae</i> N7 [2]	$\rightarrow 2)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow 3)\text{-}\alpha\text{-L-Rhap}\text{-}(1\rightarrow$ $\beta\text{-D-Glcp}\text{-}(1\rightarrow 3)$ $\begin{array}{c} 2 \\ \\ \text{OAc} \end{array}$

* предварительные данные о структуре повторяющихся звеньев О-полисахаридов штаммов *Ochrobactrum quorumnocens* T1Kr02, *Pseudomonas chlororaphis* K3 и *Azospirillum thiophilum* BV-S.

Результаты экспериментов оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа с вычислением действительно значимой разности (HSD) и сравнением частных средних по тесту Тьюки на 95%-м уровне значимости ($P = 0,05$) в программе Statistica 6. Данные о морфологических параметрах растений были получены в двух независимых экспериментах.

Результаты исследований. Анализ результатов измерения длины побегов микрорастений показал, что достоверное стимулирование роста наблюдалось только в вариантах с ЛПС штаммов T1Kr02 (+13,2 %), SR88 (+13,6 %) и BV-S (+16,6 %), таблица 2. ЛПС других трех штаммов статистически не влияли на длину побега. При этом для ЛПС штаммов SR88 и BV-S был выявлен эффект снижения у микрорастений количества узлов на 28 и 21,9 % соответственно. Можно констатировать, что ЛПС штаммов SR88 и BV-S способствовали развитию более высоких микрорастений с меньшим, чем в контроле, количеством узлов, т.е. с более длинными междоузлиями. ЛПС других штаммов достоверно не влияли на среднее количество узлов относительно контрольных растений. При этом наибольшее значение узлов было отмечено для вариантов: контроль, ЛПС штаммов T1Kr02 и K3.

Измерение сырой и сухой массы побегов (таблица 3) продемонстрировало ингибирование этих параметров у растений, выращенных в присутствии ЛПС штамма K3 – сырая масса была на 34,3 % ниже, чем у контрольных растений, а снижение сухой массы составило 35,4 %. Увеличение массы побегов относительно контрольных микрорастений было выявлено только при действии ЛПС штамма BV-S: сырая масса на 12,9 %, сухая масса на 13,5 %. ЛПС других штаммов достоверно не влияли на сырую массу побегов. Сухая масса побегов относительно контрольных растений понижалась при действии ЛПС штамма SR80 на 9,9 % и повышалась при культивировании с ЛПС штамма T1Kr02 на 22,7 %.

Более сильные эффекты ЛПС были выявлены на рост и развитие корневой системы микрорастений. Количество корней было наименьшим в варианте с ЛПС штамма SR88, а наибольшим – с ЛПС штамма T1Kr02, причем эти варианты между собой достоверно различались (см. таблицу 2). Следует отметить, что ни один из вариантов с ЛПС не демонстрировал достоверных различий



Таблица 2 – Морфометрические параметры микрорастений картофеля сорта Кондор после культивирования в условиях *in vitro* с препаратами ЛПС шести штаммов

Table 2 – Morphometric parameters of potato microplants of the Condor variety after cultivation *in vitro* with LPS preparations of six strains

Препарат ЛПС	Длина побега, мм	Количество узлов, шт.	Количество корней, шт.	Длина корней, мм
Контроль	70,5 a	7,25 bc	8,70 abc	238 b
<i>O. quorumnocens</i> T1Kr02	79,8 bc	7,23 bc	9,37 c	315 c
<i>P. chlororaphis</i> K3	74,2 ab	8,47 c	9,1 bc	185 a
<i>A. brasilense</i> SR80	74,7 ab	6,60 ab	8,87 abc	213 ab
<i>A. brasilense</i> SR88	80,1 bc	5,23 a	7,40 a	203 a
<i>A. thiophilum</i> BV-S	82,2 c	5,66 a	9,14 bc	316 c
<i>A. zeae</i> N7	69,9 a	6,63 ab	7,53 ab	215 ab
$F_{\text{факт}}$	5,63*	3,21*	2,96*	7,36*
HSD _{0,05}	6,2	1,46	1,70	33

Примечание: a, b и c – варианты, достоверно различающиеся по тесту Тьюки ($P \leq 0,05$). Жирным шрифтом выделены значения, достоверно отличающиеся от соответствующего контроля. * $F_{\text{факт}} \geq F_{\text{теор}}$, варианты опыта достоверно различаются по результатам дисперсионного анализа.

Таблица 3 – Морфометрические параметры микрорастений картофеля сорта Кондор после культивирования в условиях *in vitro* с препаратами ЛПС шести штаммов

Table 3 – Morphometric parameters of potato microplants of the Condor variety after cultivation *in vitro* with LPS preparations of six strains

Препарат ЛПС	Сырая масса побега, мг	Сырая масса корней, мг	Сухая масса побега, мг	Сухая масса корней, мг
Контроль	341 b	144 ab	38,4 c	12,5 ab
<i>O. quorumnocens</i> T1Kr02	318 b	164 b	47,1 e	16,4 bc
<i>P. chlororaphis</i> K3	224 a	99,8 a	24,8 a	8,3 a
<i>A. brasilense</i> SR80	333 b	130 ab	34,6 b	13,8 b
<i>A. brasilense</i> SR88	352 bc	138 ab	39,0 c	15,1 b
<i>A. thiophilum</i> BV-S	385 c	237 c	43,6 d	20,6 c
<i>A. zeae</i> N7	345 b	174 b	40,2 c	13,6 ab
$F_{\text{факт}}$	6,33*	12,3*	12,5*	4,39*
HSD _{0,05}	36	47,2	2,14	5,37

Примечание: a, b, c, d и e – варианты, достоверно различающиеся по тесту Тьюки ($P \leq 0,05$). Жирным шрифтом выделены значения, достоверно отличающиеся от соответствующего контроля. * $F_{\text{факт}} \geq F_{\text{теор}}$, варианты опыта достоверно различаются по результатам дисперсионного анализа.

с микрорастениями из контрольной группы. На длину корней положительное влияние оказывали препараты ЛПС штаммов T1Kr02 и BV-S (для обоих вариантов +32,4 % от контроля). Наоборот, у микрорастений, выращенных в присутствии ЛПС штаммов SR88 и K3, суммарная длина корней снижалась на 14,7 и 22,3 % соответственно. При этом в варианте с ЛПС штамма K3 наблюдалось формирование большого числа коротких и тонких корней. При действии ЛПС штамма SR88 более низкое значение суммарной длины корней относительно контрольных микрорастений связано с уменьшением количества корней ($P \leq 0,1$), в то время как сформированные корни были сопоставимы с контролем.





При сравнении данных сырой массы корней (см. таблицу 3) наименьшее значение было выявлено для варианта с ЛПС штамма К3, для которого наблюдалось снижение данного параметра относительно контрольных микрорастений на 30,7 % ($P < 0,10$). Достоверное отличие на уровне значимости 95 % от контрольного и всех других вариантов эксперимента было установлено для микрорастений картофеля, культивированных с ЛПС штамма BV-S (+64,6 % от контроля). Этот же вариант (ЛПС штамма BV-S) был единственным, для которого отмечали существенное (64,8 %; $P < 0,05$) повышение сухой массы корней. Действие ЛПС штамма T1Kr02 на сухую массу корней микрорастений достоверно не отличалось от действия ЛПС штамма BV-S, но существенно не отличалось и от контроля.

Таким образом, препараты ЛПС штаммов *Ochrobactrum quorumnocens* T1Kr02 и *Azospirillum thiophilum* BV-S оказывали достоверно положительное влияние на наибольшее количество исследованных параметров микрорастений картофеля сорта Кондор, что может быть связано с химическим строением их повторяющихся звеньев О-полисахаридов. Так, олигосахаридное повторяющееся звено О-полисахарида штамма *Ochrobactrum quorumnocens* T1Kr02 состоит из остатков D-фукозы, а штамма *Azospirillum thiophilum* BV-S – из пентасахарида, в котором четыре остатка L-рамнозы и в боковом положении один остаток D-ксилозы. Соответственно доминирующими для ЛПС обоих штаммов являются остатки 6-дезоксигексоз (фукозы и рамнозы), в отличие от ЛПС других исследованных штаммов, в составе которых также содержатся остатки фукозы и рамнозы (кроме ЛПС штамма К3), но в меньшем количестве.

Заключение. По результатам проведенных исследований установлено, что препараты бактериальных ЛПС, в которых доля остатков фукозы и рамнозы была максимальной, оказывали наибольшее положительное влияние на рост и развитие микрорастений картофеля, как побегов, так и корней. Препарат ЛПС штамма *Pseudomonas chlororaphis* К3, продемонстрировавший ингибирующее действие на рост побега микрорастений картофеля, характеризовался наличием О-полисахарида, состоящего из остатков N-ацетилированных аминокислот.

Полученные данные открывают возможность более эффективного подбора липополисахаридов, стимулирующих рост растений, для использования в биотехнологии и селекции, требующих культивирования тканей *in vitro* в условиях поддержания стерильных условий.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 22-26-00293, <https://rscf.ru/en/project/22-26-00293>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорты растений. М.: ФГБНУ Росинформагротех, 2023. 631 с.
2. Характеристика структуры и генов биосинтеза О-антигенов *Azospirillum zeae* N7(T), *Azospirillum melinis* TMCY 0552(T) и *Azospirillum palustre* B2(T) / Е. Н. Сигида [и др.] // Биоорганическая химия. 2022. № 48(3). С. 302–312. DOI: 10.31857/S0132342322030174.
3. Характеристика липополисахаридов бактерий рода *Azospirillum*, отнесенных к серогруппе II / Е. Н. Сигида [и др.] // Микробиология. 2014. № 83(4). С. 416–425. DOI: 10.7868/S0026365614040156.
4. Dow M., Newman M. A., von Roepenack E. The induction and modulation of plant defense responses by bacterial lipopolysaccharides // Annu. Rev. Phytopathol. 2000;38:241–261. DOI: 10.1146/annurev.phyto.38.1.241.
5. Effect of *Azospirillum brasilense* Sp245 lipopolysaccharides on wheat plant development / E. Chávez-Herrera, A. A. Hernández-Esquivel, E. Castro-Mercado, E. García-Pineda // J. Plant Growth Regul. 2018;37:859–866. DOI: 10.1007/s00344-018-9782-2.
6. Effect of bacterial lipopolysaccharides on morphogenetic activity in wheat somatic calluses / N. V. Evseeva, O. V. Tkachenko, G. L. Burygin, L. Y. Matora, Y. V. Lobachev, S. Y. Shchyogolev // World J. Microbiol. Biotechnol. 2018;34:3. DOI: 10.1007/s11274-017-2386-3.
7. Galanos C., Lüderitz O., Westphal O. A new method for the extraction of R lipopolysaccharides // Eur. J. Biochem. 1969;9:245–249. DOI: 10.1111/j.1432-1033.1969.tb00601.x.
8. Kutschera A., Ranf S. The multifaceted functions of lipopolysaccharide in plant-bacteria interactions // Biochimie. 2019;159:93–98. DOI: 10.1016/j.biochi.2018.07.028.



9. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.* 1962;15:473–497.
10. Morphogenesis of wheat calluses treated with *Azospirillum* lipopolysaccharides / O. V. Tkachenko, G. L. Burygin, N. V. Evseeva, Y. P. Fedonenko, L. Y. Matora, Y. V. Lobachev, S. Y. Shchyogolev // *Plant Cell, Tissue Organ Cult.* 2021;147(1):147–155. DOI: 10.1007/s11240-021-02114-2.
11. Orlikowska T., Nowak K., Reed B. Bacteria in the plant tissue culture environment // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 2017;128:487–508. doi: 10.1007/s11240-016-1144-9.
12. Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production / L. A. de Andrade, C. H. Santos, E. T. Frezarin L. R., Sales, E. C. Rigobelo // *Microorganisms.* 2023;11(4):1088. DOI: 10.3390/microorganisms11041088.
13. Structure, gene cluster of the O antigen and biological activity of the lipopolysaccharide from the rhizospheric bacterium *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 / E. N. Sigida, K. Y. Kargapolova, A. S. Shashkov, E. L. Zdorovenko, T. S. Ponomaryova, A. A. Meshcheryakova, O. V. Tkachenko, G. L. Burygin, Y. A. Knirel // *Int. J. Biol. Macromol.* 2020;154:1375–1381. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2019.11.017.

REFERENCES

1. The State Register of breeding achievements approved for use. Vol. 1. Plant cultivars. M.: Rosinformagrotech; 2023. 631 p. (In Russ.).
2. O-Antigens of *Azospirillum zeae* N7 (T), *Azospirillum melinis* TMCY 0552 (T), and *Azospirillum palustre* B2 (T): Structure Elucidation and Analysis of Biosynthesis Genes / E. N. Sigida, V. S. Grinev, E. L. Zdorovenko, A. S. Dmitrenok, G. L. Burygin, N. K. Kondurina, S. A. Konnova, Y. P. Fedonenko *Russ. J. Bioorg. Chem.* 2022;48(3):519–528. (In Russ.). DOI: 10.1134/S1068162022030177.
3. Characterization of the lipopolysaccharides of serogroup II *Azospirillum* strains / E. N. Sigida, Y. P. Fedonenko, E. L. Zdorovenko, G. L. Burygin, S. A. Konnova, V.V. Ignatov. *Microbiology.* 2014;83:326–334. (In Russ.). DOI: 10.1134/S0026261714040158.
4. Dow M., Newman M. A., von Roepenack E. The induction and modulation of plant defense responses by bacterial lipopolysaccharides. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2000;38:241–261. DOI: 10.1146/annurev.phyto.38.1.
5. Effect of *Azospirillum brasilense* Sp245 lipopolysaccharides on wheat plant development / E. Chávez-Herrera, A. A. Hernández-Esquivel, E. Castro-Mercado, E. García-Pineda. *J. Plant Growth Regul.* 2018;37:859–866. DOI: 10.1007/s00344-018-9782-2.
6. Effect of bacterial lipopolysaccharides on morphogenetic activity in wheat somatic calluses/ N. V. Evseeva, O. V. Tkachenko, G. L. Burygin, L. Y. Matora, Y. V. Lobachev, S. Y. Shchyogolev. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2018;34:3. DOI: 10.1007/s11274-017-2386-3.
7. Galanos C., Lüderitz O., Westphal O. A new method for the extraction of R lipopolysaccharides. *Eur. J. Biochem.* 1969;9:245–249. DOI: 10.1111/j.1432–1033.1969.tb00601.x.
8. Kutschera A., Ranf S. The multifaceted functions of lipopolysaccharide in plant-bacteria interactions. *Biochimie.* 2019;159:93–98. DOI: 10.1016/j.biochi.2018.07.028.
9. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 1962;15:473–497.
10. Morphogenesis of wheat calluses treated with *Azospirillum* lipopolysaccharides / O. V. Tkachenko, G. L. Burygin, N. V. Evseeva, Y. P. Fedonenko, L. Y. Matora, Y. V. Lobachev, S. Y. Shchyogolev. *Plant Cell, Tissue Organ Cult.* 2021;147(1):147–155. DOI: 10.1007/s11240-021-02114-2.
11. Orlikowska T., Nowak K., Reed B. Bacteria in the plant tissue culture environment. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 2017;128:487–508. doi: 10.1007/s11240-016-1144-9.
12. Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production / L. A. de Andrade, C. H. Santos, E. T. Frezarin L. R., Sales, E. C. Rigobelo. *Microorganisms.* 2023;11(4):1088. DOI: 10.3390/microorganisms11041088.
13. Structure, gene cluster of the O antigen and biological activity of the lipopolysaccharide from the rhizospheric bacterium *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 / E. N. Sigida, K. Y. Kargapolova, A. S. Shashkov, E. L. Zdorovenko, T. S. Ponomaryova, A. A. Meshcheryakova, O. V. Tkachenko, G. L. Burygin, Y. A. Knirel. *Int. J. Biol. Macromol.* 2020;154:1375–1381. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2019.11.017.

Статья поступила в редакцию 21.11.2023; одобрена после рецензирования 20.12.2023; принята к публикации 26.12.2023.

The article was submitted 21.11.2023; approved after reviewing 20.12.2023; accepted for publication 26.12.2023.