

Научная статья

УДК 579.64

DOI: 10.17586/2310-1164-2022-15-4-31-37

Влияние углеводов на пигментообразование штаммом *Arthrobacter agilis* wb28

Н.Ю. Шарова^{1*}, О.П. Свердлова¹, А.О. Причепа^{1,2}¹ВНИИ пищевых добавок – филиал Федерального научного центра пищевых систем им. В.М. Горбатова РАН
Россия, Санкт-Петербург, *natalya_sharova1@mail.ru²Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого
Россия, Санкт-Петербург

Аннотация. Исследовали влияние источников углерода, таких как углеводы и сахароспирты, на рост и пигментообразование штамма *Arthrobacter agilis* wb28, выделенного из пшеничных отрубей. Засев питательных сред клетками *A. agilis* wb28 осуществляли методом укола. Культивирование штамма проводили при температуре $28 \pm 1^\circ\text{C}$ в течение семи суток. Наличие роста определяли по помутнению среды, образованию пленки и газообразованию. Показано, что на среде Гисса, предназначенной для оценки сахаролитической способности микроорганизмов, клетки *A. agilis* wb28 способны потреблять в качестве единственного источника углерода компоненты агар-агара и синтезировать метаболиты, сдвигающие pH среды в щелочную область. Выявлено, что подщелачивание среды в процессе роста штамма *A. agilis* wb28 характерно в присутствии в основном олигосахаридов, полисахарида и сахароспирта, за исключением моносахарида фруктозы. Среды, содержащие моносахариды, такие как глюкоза, арабиноза, ксилоза, галактоза для развития штамма *A. agilis* wb28 и пигментообразования не эффективны. В результате культивирования штамма *A. agilis* wb28 на средах с рамнозой и маннитом происходит подкисление, в большей мере среды с маннитом, причем пигментообразование более выражено также на среде с маннитом. Исследуемый штамм *A. agilis* wb28 в сравнении с известными штаммами рода *Arthrobacter* – пигментообразователями – развивается в присутствии глюкозы и фруктозы, и в большей мере образует пигмент на среде с фруктозой. Газообразование при культивировании исследуемого штамма на всех используемых средах не выявлено. Более предпочтительными углеводными источниками для пигментообразования штаммом *A. agilis* wb28 являются дисахариды – сахароза, лактоза, мальтоза, моносахарид фруктоза и трисахарид рафиноза.

Ключевые слова: прикладная микробиология; *Arthrobacter agilis* wb28; среда Гисса; углеводы; сахароспирты; пигментообразование

Финансирование: Исследования проведены по теме FGUS-2022-0003 в рамках государственного задания № 075-01190-22-00 ВНИИ пищевых добавок – филиал ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова» РАН

Original article

The effect of carbohydrates on the pigmentation of strain *Arthrobacter agilis* wb28

Nataliya Yu. Sharova¹, Olga P. Sverdlova^{1*}, Artem O. Prichepa^{1,2}¹All-Russia Research Institute for Food Additives – Branch of V.M. Gorbатов Federal Research Center for Food Systems of RAS
St. Petersburg, Russia, *oly.sverdlova@yandex.ru²Peter the Great Saint Petersburg Polytechnic University, Saint Petersburg, Russia

Abstract. The article presents the results of a study on the influence of carbon sources, such as carbohydrates and sugar alcohols, on the growth and pigmentation of the *Arthrobacter agilis* wb28 strain isolated from wheat bran. Nutrient media were seeded with *A. agilis* wb28 cells by pricking. The cultivation of the strain was carried out at a temperature of $28 \pm 1^\circ\text{C}$ for 7 days. The presence of growth was determined by the turbidity of the medium, film and gas formation. It was shown that *A. agilis* wb28 cells are able to consume agar-agar components as the sole carbon source and synthesize metabolites that shift the pH of the medium to the alkaline region on Hiss medium, which is designed to assess the saccharolytic ability of microorganisms. It was found that the alkalization of the medium during the growth of the *A. agilis* wb28 strain is characteristic in the presence of mainly oligosaccharides, polysaccharide, and sugar alcohol, with the exception of fructose monosaccharide. Media containing monosaccharides, such as glucose, arabinose, xylose, and galactose are not effective for the development of the *A. agilis* wb28 strain and pigment formation. As a result of the cultivation of the *A. agilis* wb28 strain on media with rhamnase and mannitol, acidification occurs, with it being more pronounced on the medium with mannitol. Pigmentation is also more pronounced on the medium with mannitol. The studied strain of *A. agilis* wb28 develops in the presence of glucose and fructose in comparison with the known strains of the genus *Arthrobacter* – pigment-formers, and to a greater extent forms a pigment on a medium with fructose. Gas formation during cultivation of the studied strain on all media used was not detected. More preferred carbohydrate sources for pigment

formation by *A. agilis* wb28 are the disaccharides sucrose, lactose, maltose, fructose monosaccharide, and raffinose trisaccharide.

Keywords: applied microbiology; *Arthrobacter agilis* wb28; Hiss medium; carbohydrates; sugar alcohols; pigmentation

Financial Support: The research was conducted on the topic FGUS-2022-0003 within the framework of the state task 075-01190-22-00 of the All-Russia Research Institute for Food Additives – Branch of V.M. Gorbатов Federal Research Center for Food Systems of RAS

Введение

Arthrobacter agilis – грамположительная аэробная бактерия семейства *Micrococcaceae*. Относится к психротрофам, растет при низких температурах с образованием таких холодоактивных ферментов, как липаза, амилаза, протеаза, хитиназа и β -галактозидаза [1, 2]. Кроме ферментов при низких температурах культура *A. agilis* способна синтезировать пигменты красного цвета, один из которых бактериоруберин.

Бактериоруберин относится к каротиноидам, входит в состав клеточной стенки и влияет на текучесть мембраны, что позволяет *A. agilis* адаптироваться к низким температурам [3]. Кроме этого, он обладает высокой антиоксидантной активностью и защищает изолят от УФ-излучения [4]. По сравнению с бактериоруберином, синтезируемым *Zobellia laminarie* 465 и *Arthrobacter psychrochitiniphilus* 366, бактериоруберин от *A. agilis* не фототоксичен, что в перспективе позволит использовать данный пигмент для производства солнцезащитного крема [4, 5]. Известно, что бактериоруберин обладает противоопухолевой активностью [6].

Для оптимизации процесса биосинтеза пигмента исследуют усвояемость культурой источников углерода, из которых выбирают предпочтительные для разработки состава питательной среды. По литературным данным, бактерия *A. agilis* усваивает дисахарид мальтозу [6] и полисахарид целлюлозу [7], не усваивает моносахариды глюкозу, фруктозу и полисахарид крахмал [6]. По данным другого научного источника, для оптимизации состава среды для культивирования продуцента и биосинтеза красящего вещества – бета-каротина, используют мелассу, которая является отходом переработки свеклы в белый сахар [8]. Состав свекловичной мелассы многокомпонентный и основные углеводы в нем представлены дисахаридом сахароза (от 48 до 62%), инвертным сахаром (0,4–1,5%), включающим смесь моносахаров глюкозу и фруктозу (структурные единицы сахарозы), трисахаридами рафиноза (0,5–2,0%), кестоза и неокестоза (0,5–1,6%); встречается шестиатомный циклический спирт инозит (0,01%) [9–11]. Представители *Arthrobacter*, являясь почвенными ризобактериями, стимулируют рост растения и могут циркулировать по его органам, что объясняет их обнаружение в продуктах переработки сельскохозяйственных культур. В зерне пшеницы бактерии данного рода встречаются очень редко, а бактерия *A. agilis* предпочитает водную среду.

Целью данной работы является исследование влияния источников углерода, таких как углеводы и спирты с различной структурой, на пигментообразование и рост штамма *Arthrobacter agilis* wb28.

Объекты и методы исследований

Объектом исследования являлся штамм *Arthrobacter agilis* wb28, выделенный из пшеничных отрубей сотрудниками ВНИИПД (О.П. Свердлова, А.О. Причепы, Н.Ю. Шарова) и депонированный в Сетевую биоресурсную коллекцию в области генетических технологий для сельского хозяйства (RCAM).

Для изучения усвояемости углеводов и спиртов использовали среду Гисса, предназначенную для оценки сахаролитической способности микроорганизмов [12]. Среда Гисса состоит из источника углерода углеводной природы и фоновой среды (ФС), содержащей, г/л: пептон – 5,0; K_2HPO_4 – 1,0; индикатор бромтимоловый синий, который изменяет окраску от желтой до синей в интервале pH от 6,0 до 7,6, – 0,03 (1% водный или спиртовой раствор – 3 мл). Так как многие микроорганизмы разлагают углеводы с образованием кислот и газообразных продуктов, то для более четкой фиксации газообразования в качестве альтернативы пробиркам-поплавкам Дарема (Уленгута) в состав используемой среды Гисса введен агар-агар, представляющий собой смесь полисахаридов агарозу и агаропектин, в массовой концентрации 2,0 г/л. В качестве источника углерода для пигментообразования

исследовали моно-, олиго-, полисахариды и сахароспирты (таблица 1). Источник углерода для пигментообразования добавляли в количестве 10 г/л в ФС, содержащую агар-агар.

Таблица 1. Исследуемые источники углерода

Table 1. Investigated carbon sources

№ среды	Наименование источника углерода	Класс углевода и сахароспирта по количеству структурных остатков	Структурные единицы	Класс моносахарида и сахароспирта по количеству атомов углерода в углеродном скелете
1	сахароза	дисахарид	глюкоза/фруктоза	гексоза/пентоза
2	D(+)-глюкоза	моносахарид	глюкоза	гексоза
3	L(+)-арабиноза	моносахарид	арабиноза	пентоза
4	D(+)-ксилоза	моносахарид	ксилоза	пентоза
5	α -D-галактоза	моносахарид	галактоза	гексоза
6	D(+)-мальтоза	дисахарид	глюкоза	гексоза
7	D(+)-лактоза	дисахарид	глюкоза	гексоза
8	L(+)-рамноза	моносахарид	рамноза	гексоза
9	D(+)-сорбит	моносахароспирт	сорбит	шестиатомный спирт
10	фруктоза	моносахарид	фруктоза	пентоза
11	D(+)-рафиноза	трисахарид	галактоза/глюкоза/фруктоза	гексоза/гексоза/пентоза
12	β -D-галактоза	моносахарид	галактоза	гексоза
13	D(+)-маннит	моносахароспирт	маннит	шестиатомный спирт
14	целлюлоза	полисахарид	глюкоза	гексоза

Фоновую среду, содержащую в качестве источника углерода только агар-агар, но не содержащую другие, выше представленные углеводы или сахароспирты, использовали для сравнения сахаролитической способности изучаемого штамма. В опытах по изучению пигментообразования штаммом *A. agilis* wb28 в качестве контроля для каждого варианта использовали среду Гисса углеводом или сахароспиртом. Все среды стерилизовали при температуре 121°C в течение 30 мин и охлаждали до температуры 28 ± 1°C. Часть пробирок со средами засеивали клетками *A. agilis* wb28 методом прокалывания микробиологической петлей (опытные варианты). И контрольные, и опытные варианты выдерживали при температуре 28 ± 1°C в термостате LIB-M (Daihan Labtech, Южная Корея) в течение 7 суток. Наличие роста определяли по помутнению среды, образованию пленки и газообразованию.

Результаты и их обсуждение

Результаты исследований показали, что рост и развитие штамма *A. agilis* wb28 на среде Гисса только с агар-агаром и дополнительно с углеводами или сахароспиртами различаются (рисунок). Судя по окрашиванию среды ФС и образованию пленки, клетки *A. agilis* wb28 способны потреблять в качестве единственного источника углерода компоненты агар-агара и синтезировать метаболиты, сдвигающие рН среды в щелочную область (цвет среды ФС с зеленого поменялся на синий; рисунок, поз. ФС и таблица 2). Аналогичная тенденция отмечена при использовании в качестве дополнительного углеводного источника сахарозы, мальтозы, лактозы, сорбита, фруктозы, рафинозы и целлюлозы (рисунок, поз. 1, 6, 7, 9–11, 14). Полученные данные свидетельствуют о том, что подщелачивание среды в процессе роста штамма *A. agilis* wb28 характерно в присутствии в основном олигосахаридов, полисахарида и сахароспирта; исключение составляет вариант с фруктозой. Следует отметить, что повышенное по сравнению с ФС содержание источника углерода в упомянутых выше средах способствует не только более активному размножению клеток штамма *A. agilis* wb28, но и усилению пигментообразования, о чем свидетельствует помутнение среды (более выражено на среде с лактозой, рисунок, поз. 7) и наличие пленки на поверхности сред.

Среды, содержащие моносахариды, такие как глюкоза, арабиноза, ксилоза, галактоза (рисунок, поз. 2–5), для развития штамма *A. agilis* wb28 и пигментообразования не эффективны (визуально признаки роста клеток отсутствуют, цветовая гамма в контрольных и опытных вариантах не изменяется).

Интерес представляют результаты, полученные при культивировании штамма *A. agilis* wb28 на средах, содержащих рамнозу и маннит (рисунок, поз. 8 и 13). Следует отметить, что они являются производными маннозы – изомера глюкозы. Рамноза – это продукт окисления маннозы и по структуре представляет собой 6-дезоксиманнозу, а шестиатомный спирт маннит образуется при восстановлении маннозы. В результате культивирования штамма *A. agilis* wb28 происходит подкисление обеих сред, причем в большей мере это наблюдается для среды с маннитом (таблица 2). Пигментообразование выражено также при культивировании штамма *A. agilis* wb28 на среде с маннитом. По сравнению с литературными данными, согласно которым бактерия *A. agilis* не усваивает глюкозу, фруктозу [6, 13–17], исследуемый штамм *A. agilis* wb28 на среде Гисса, содержащей указанные моносахариды, развивается, но в большей мере предпочитает альдогексозе (глюкоза) кетогексозу – фруктозу.

Газообразование при культивировании исследуемого бактериального штамма на всех используемых средах не выявлено.

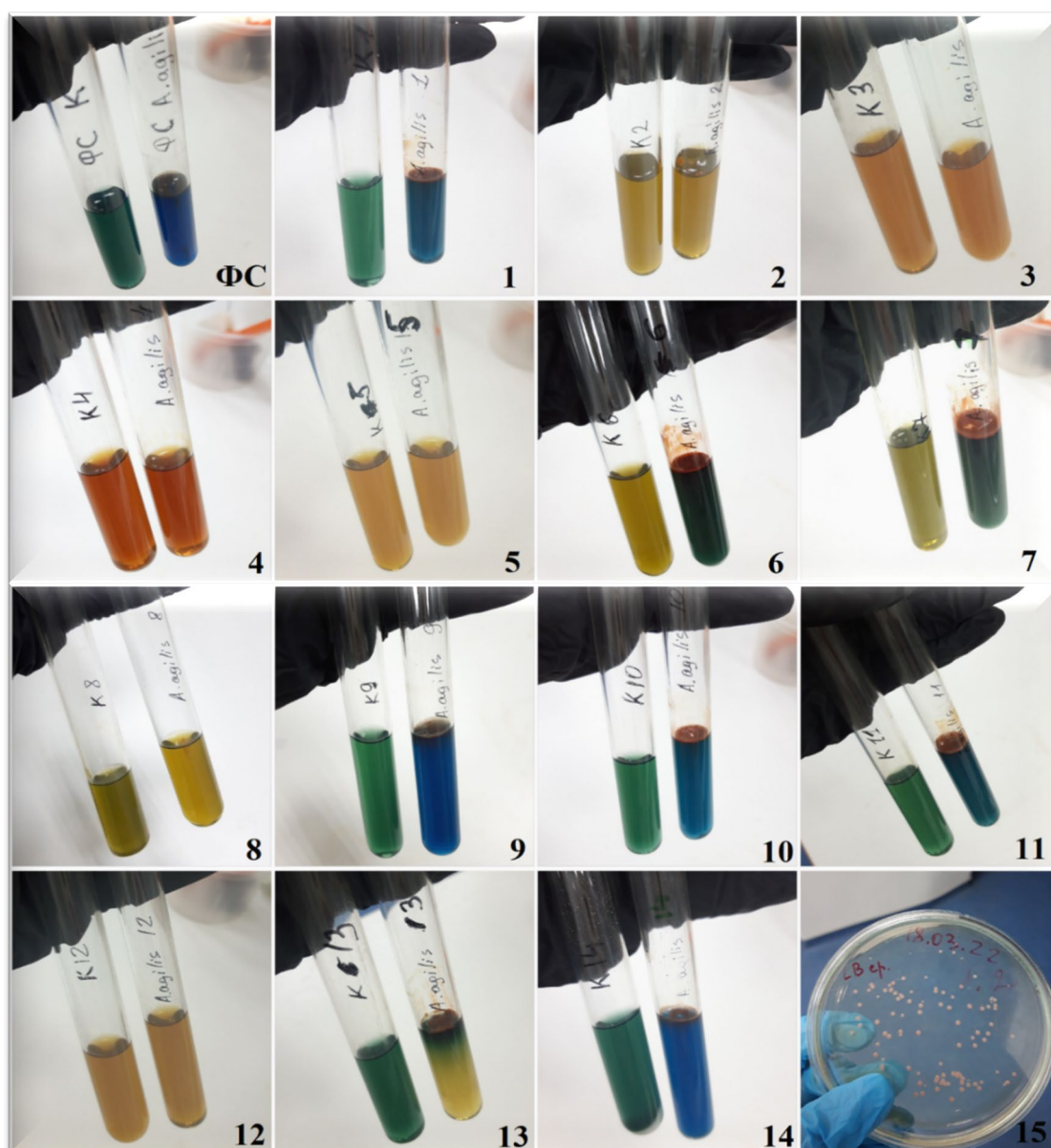


Рисунок – Изменение окраски среды Гисса различными источниками углерода с *A. agilis* wb28 (правая пробирка) в сравнении с контролем (левая пробирка): ФС – фоновая среда (контроль); 1 – сахароза; 2 – глюкоза; 3 – L(+)-арабиноза; 4 – D(+)-ксилоза; 5 – α-D-галактоза; 6 – D(+)-мальтоза; 7 – D(+)-лактоза; 8 – L(+)-рамноза; 9 – D(+)-сорбит; 10 – фруктоза; 11 – D(+)-рафиноза; 12 – D(+)-галактоза; 13 – D(+)-маннит; 14 – целлюлоза; 15 – LB-среда
 Figure. Color change of the Hiss medium with *A. agilis* wb28 (right tube) compared to the control (left tube): FS – background medium (control); 1 – sucrose; 2 – glucose; 3 – L(+)-arabinose; 4 – D(+)-xylose; 5 – α-D-galactose; 6 – D(+)-maltose; 7 – D(+)-lactose; 8 – L(+)-rhamnose; 9 – D(+)-sorbitol; 10 – fructose; 11 – D(+)-raffinose; 12 – D(+)-galactose; 13 – D(+)-mannitol; 14 – cellulose; 15 – LB medium

Таблица 2. Изменение цветовой гаммы среды в зависимости от исследуемого источника углерода
Table 2. Changing the color of the medium depending on the investigated carbon source

Вариант и pH среды	№ среды (варианта, рисунок и таблица 1)														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Наименование источника углерода														
	сахароза	глюкоза	L(+)-арабиноза	D(+)-ксилоза	α-D-галактоза	D(+)-мальтоза	D(+)-лактоза	L(+)-рамноза	D(+)-сорбит	фруктоза	D(+)-рафиназа	β-D-галактоза	D(+)-маннит	целлюлоза	Фоновая среда
опытные с <i>A. agilis</i> wb28	+	+/-	-	-	-	+	+	+/-	+	+	+	-	+	+	+
pH опытных вариантов	6,6	6,8	6,4	6,4	6,0	7,0	7,0	6,8	7,6	6,6	6,6	6,4	6,6	7,6	7,6
контрольные															
pH контрольных вариантов	7,2	6,8	6,4	6,4	6,0	6,9	6,9	6,9	7,2	7,2	7,2	6,4	7,2	7,2	7,2

Примечание: «+» – наличие роста; «-» – отсутствие роста; «+/-» – слабый рост

В сравнительном аспекте представлены результаты исследования роста штамма *A. agilis* wb28 на плотной агаризованной среде LB, содержащей агар-агар, триптон и дрожжевой экстракт, в состав которого входят аминокислоты и пептиды (рисунок, поз. 15). В структурах последних присутствуют атомы углерода, поэтому в незначительной мере эти компоненты могут служить источником углерода для роста клеток изучаемого штамма. Пигментообразование в таких условиях роста слабое. Возможно, это обусловлено замедленным по сравнению с используемыми в экспериментах модифицированными средами Гисса, которые представляют собой менее плотную по консистенции субстанцию (гелеобразную).

Следует отметить, что представители *A. agilis* активно развиваются при низких температурах с образованием холодоактивных ферментов гидролитического действия. Возможно, что при культивировании на средах, содержащих полисахариды, происходит синтез таких ферментов, как амилаза, β-галактозидаза, которые катализируют гидролиз сложных по структуре углеводных молекул до моно- и дисахаридов, которые усваиваются бактериальными клетками и включаются в обменные внутри- и внеклеточные процессы. Учитывая, что исследуемая культура относится к аэробам, то она синтезирует такие ферменты окислительно-восстановительного действия, как глюкозооксидаза и пероксидаза. Пигмент, синтезируемый изучаемым штаммом, по-видимому, относится к каротиноидам, являющимся производными продуктами реакций гидрирования, дегидрирования, циклизации, окисления. Бактериальный пигмент бактериоруберин входит в группу каротиноидов, является компонентом клеточной стенки и влияет на текучесть мембраны, что позволяет *A. Agilis* адаптироваться к различным стрессовым факторам, в частности изменениям pH среды, концентрации компонентов среды, в том числе углеводов и сахароспиртов, а также низким температурам. Изменения в направленности биосинтеза пигмента и продуктивности штамма-производителя в ответ на стресс дают представление о механизмах адаптации бактерий. Поэтому важна и количественная оценка содержания пигмента в клетках исследуемого штамма при культивировании на средах различного качественного состава.

Заключение

Таким образом, на среде Гисса с агаром клетки *A. agilis* wb28 способны расти и синтезировать метаболиты, сдвигающие рН среды в щелочную область. Тот факт, что подщелачивание среды в процессе роста штамма *A. agilis*wb28 выражено в присутствии в основном олигосахаридов, полисахарида и сахароспирта, свидетельствует о том, что это предпочтительные условия для роста исследуемого штамма, так как большинство бактерий проявляет жизнеспособность при рН, близком к нейтральному (6,2–7,4). В зависимости от состава используемых в опытах сред и продуктов метаболизма рН среды, как показали результаты исследований, может сдвигаться как в кислую, так и в щелочную зону. Бактериальные культуры чувствительны к уровню рН среды, что выражается в снижении способности синтезировать ферменты и усваивать углеводные субстраты.

Подкисление сред с рамнозой и маннитом в результате культивирования штамма *A. agilis* wb28 свидетельствует о синтезе органических кислот, причем в большей степени из сахароспирта.

Моносахариды, такие как глюкоза, арабиноза, ксилоза, галактоза, для роста штамма *A. agilis* wb28 и пигментообразования не эффективны. Исключение составляет моносахарид, относящийся к кетозам, – фруктоза. Исследуемый штамм *A. agilis* wb28 в сравнении с известными представителями рода *Arthrobacter* развивается в присутствии глюкозы и фруктозы, и в большей мере образует пигмент на среде с фруктозой.

По совокупности полученных данных можно сделать заключение, что к более предпочтительным углеводным источникам для синтеза пигментов, являющихся вторичными метаболитами, штаммом *A. agilis* wb28 относятся дисахариды сахароза, лактоза, мальтоза, моносахарид фруктоза и трисахарид рафиноза. Следует отметить, что упомянутые выше дисахариды и трисахарид содержат в структуре моносахаридные остатки галактозы, глюкозы и фруктозы, что предполагает участие этих углеводов в сложном комплексе биохимических превращений, связанных с пигментообразованием и обусловленных, по-видимому, окислительно-восстановительными процессами. Для оптимизации состава среды по углеводному источнику для увеличения пигментообразования штамма необходимо провести исследования его свойств при глубинном культивировании в условиях различных температур, режимов аэрации, воздействий, связанных с диффузионными процессами, например, при осмотическом шоке, волновом воздействии, воздействии света.

Литература/References

1. Singh R.N., Gaba S., Yadav A.N., Gaur P., Gulati S., Kaushik R., Saxena A.K. First high quality draft genome sequence of a plant growth promoting and cold active enzyme producing psychrotrophic *Arthrobacter agilis* strain L77. *Standards in Genomic Sciences*. 2016, V. 11, article 54. DOI: 10.1186/s40793-016-0176-4
2. Kim S., Park H., Choi J. Cloning and characterization of cold-adapted α -amylase from Antarctic *Arthrobacter agilis*. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2017, V. 181, pp. 1048–1059. DOI: 10.1007/s12010-016-2267-5
3. Flegler A., Lipski A. The C50 carotenoid bacterioruberin regulates membrane fluidity in pink-pigmented *Arthrobacter* species. *Archives of Microbiology*. 2022, V. 204, article 70. DOI: 10.1007/s00203-021-02719-3
4. Silva T.R., Tavares R.S.N., Canela-Garayoa R., Eras J., Rodrigues M.V.N. [et al.]. Chemical characterization and biotechnological applicability of pigments isolated from antarctic bacteria. *Marine Biotechnology*. 2019, V. 21, pp. 416–429. DOI: 10.1007/s10126-019-09892-z
5. Giuffrida D., Sutthiwong N., Dugo P., Donato P., [et al.] Characterisation of the C50 carotenoids produced by strains of the cheese-ripening bacterium *Arthrobacter arilaitensis*. *International Dairy Journal*. 2016, V. 55, pp. 10–16. DOI: 10.1016/j.idairyj.2015.11.005
6. Afra S., Makhdoumi A., Matin M.M., Feizy J. A novel red pigment from marine *Arthrobacter* sp. G20 with specific anticancer activity. *Journal of Applied Microbiology*. 2017, V. 123, no. 5, pp. 1228–1236. DOI: 10.1111/jam.13576
7. Jiang Ch., Cheng J., Zang H., Chen X., Wang Yu., Zang Yu., Wang J., Shen X., Li Ch. Biodegradation of lignin and the associated degradation pathway by psychrotrophic *Arthrobacter* sp. C2 from the cold region of China. *Cellulose*. 2020, V. 27, pp. 1423–1440. DOI: 10.1007/s10570-019-02858-3
8. Özdal M., Özdal Ö.G., Gürkök S. Statistical optimization of beta-carotene production by *Arthrobacter agilis* A17 using response surface methodology and Box-Behnken design. *AIP Conference Proceedings*. 2017, V. 1833, Is. 1, article 020101. <https://doi.org/10.1063/1.4981749>
9. Palmonari A., Cavallini D., Sniffen C.J., Fernandes L., Holder P., [et. al]. Short communication: Characterization of molasses chemical composition. *Journal of Dairy Science*. 2020, V. 103, no. 7, pp. 6244–6249. DOI: 10.3168/jds.2019-17644

10. Семенихин С.О., Бабакина М.В., Федосеева О.В., Городецкий В.О. Обзор современных исследований в области переработки мелассы для получения биологически активных веществ // Новые технологии. 2019. № 2. С. 97–107. DOI: 10.24411/2072-0920-2019-10210
Semenikhin S.O., Babakina M.V., Fedoseeva O.V., Gorodetsky V.O. Overview of modern research in the field of processing molasses for obtaining biologically active substances. *New Technologies*. 2019, no. 2, pp. 97–107. <https://doi.org/10.24411/2072-0920-2019-10210> (In Russian)
11. Минеев В.Г., Сычев В.Г., Гамзиков Г.П. и др. Агрохимия. М.: Изд-во ВНИИ агрохимии им. Д.Н. Прянишникова, 2017. 854 с.
Mineev V.G., Sychev V.G., Gamzikov G.P., [et al.]. *Agrochemistry*. Moscow, All-Russian Scientific Research Institute n. a. D.N. Pryanishnikov Publ., 2017. 854 p. (In Russian)
12. Лисицкая Т.Б. Методы изучения физиолого-биохимических свойств микроорганизмов: методические указания. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гос. техн. ин-та, 2013. 49 с.
Lisitskaya T.B. *Methods for studying the physiological and biochemical properties of microorganisms*. St. Petersburg, St. Petersburg State Technological Institute Publ., 2013. 49 p. (In Russian)
13. Velázquez-Becerra C., Macías-Rodríguez L.I., Lopez-Bucio J., Altamirano-Hernandez J., Flores-Cortez I., Valencia-Cantero E. A volatile organic compound analysis from *Arthrobacter agilis* identifies dimethylhexadecylamine, an amino-containing lipid modulating bacterial growth and *Medicago sativa* morphogenesis in vitro. *Plant and Soil*. V. 339, pp. 329–340. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0583-z>
14. Velázquez-Becerra C., Macías-Rodríguez L.I., Lopez-Bucio J., Flores-Cortez I., Santoyo G., Hernández-Soberano Ch., Valencia-Cantero E. The rhizobacterium *Arthrobacter agilis* produces dimethylhexadecylamine, a compound that inhibits growth of phytopathogenic fungi in vitro. *Protoplasma*. 2013, V. 250, pp. 1251–1262. <https://doi.org/10.1007/s00709-013-0506-y>
15. Orozco-Mosqueda M.C., Velázquez-Becerra C., Macías-Rodríguez L.I., Santoyo G., Flores-Cortez I., Alfaro-Cuevas R., Valencia-Cantero E. *Arthrobacter agilis* UMCV2 induces iron acquisition in *Medicago truncatula* (strategy I plant) in vitro via dimethylhexadecylamine emission. *Plant and Soil*. 2013, V. 362, pp. 51–66. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1263-y>
16. Raya-González J., Velázquez-Becerra C., Barrera-Ortiz S., López-Bucio J., Valencia-Cantero E. N,N-dimethyl hexadecylamine and related amines regulate root morphogenesis via jasmonic acid signalling in *Arabidopsis thaliana*. *Protoplasma*. 2017, V. 254, Is. 3, pp. 1399–1410. DOI: 10.1007/s00709-016-1031-6
17. Xie S., Zang H., Wu H., Rajer F.U., Gao X. Antibacterial effects of volatiles produced by *Bacillus* strain D13 against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Mol Plant Pathol*. 2018, V. 19, Is. 1, pp. 49–58. <https://doi.org/10.1111/mpp.12494>
18. Tahir H.A.S., Gu Q., Wu H., Niu Y., Huo R., Gao X. *Bacillus* volatiles adversely affect the physiology and ultra-structure of *Ralstonia solanacearum* and induce systemic resistance in tobacco against bacterial wilt. *Scientific Reports*. 2017, V. 7, article 40481. <https://doi.org/10.1038/srep40481>
19. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol*. 2013. V. 30, Is. 12, pp. 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
20. Schulz-Bohm K., Martin-Sanchez L., Garbeva P. Microbial volatiles: small molecules with an important role in intra- and interkingdom interactions. *Front. Microbiol*. 2017, V. 8, article 2484. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02484>

Информация об авторах

Наталья Юрьевна Шарова – д-р техн. наук, профессор РАН, заместитель директора по научной работе

Ольга Петровна Свердлова – лаборант-исследователь

Причепка Артем Олегович – лаборант-исследователь

Information about the authors

Natalia Yu. Sharova, D. Sci., Professor of RUS, Deputy Director for Research

Olga P. Sverdlova, Laboratory Assistant Researcher

Artem O. Prichepa, Laboratory Assistant Researcher

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests

Статья поступила в редакцию 27.10.2022

Одобрена после рецензирования 11.11.2022

Принята к публикации 18.11.2022

The article was submitted 27.10.2022

Approved after reviewing 11.11.2022

Accepted for publication 18.11.2022