

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2025.27.2>**SPHINGOMONAS S6 SP. NOV. ПОТЕНЦИАЛЬНО БЕЗОПАСНЫЙ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА ШТАММ-КАНДИДАТ ДЛЯ СТИМУЛЯЦИИ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ ТОПОЛЯ БЕЛОГО**

Научная статья

**Богданова А.С.<sup>1</sup>, Ковалев М.А.<sup>2</sup>, Гладыш Н.С.<sup>3</sup>, Попченко М.И.<sup>4</sup>, Краснов Г.С.<sup>5</sup>, Большева Н.Л.<sup>6</sup>, Карпов Д.С.<sup>7,\*</sup>, Кудрявцева А.В.<sup>8</sup>**<sup>3</sup>ORCID : 0000-0002-7844-1960;<sup>4</sup>ORCID : 0000-0003-3204-3374;<sup>1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8</sup> Институт молекулярной биологии имени В. А. Энгельгардта Российской академии наук, Москва, Российская Федерация<sup>1</sup> Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Российская Федерация<sup>4</sup> Институт географии Российской академии наук, Москва, Российская Федерация<sup>7</sup> Центр высокоточного редактирования генома и генетических технологий для биомедицины, Москва, Российская Федерация

\* Корреспондирующий автор (aleom[at]yandex.ru)

**Аннотация**

Белый тополь (*Populus alba* L.) часто используется в озеленении городов и заготовки древесины. Эндوفитные бактерии, живущие в корнях дикого тополя *P. alba*, потенциально могут стимулировать рост деревьев, обеспечивая поглощение минеральных элементов из почвы и синтезируя полезные органические вещества. Одним из ключевых условий возможного использования бактериальных штаммов в биотехнологии является безопасность для человека и окружающей среды. В настоящей работе в геноме нового штамма эндوفитной бактерии *Sphingomonas* sp. S6, выделенного из корней *P. alba*, нами выполнен поиск генов, которые могут стимулировать рост тополя, а также генов, которые могут быть потенциально опасны для человека и гены устойчивости к антибиотикам. В результате обнаружены гены, отвечающие за биосинтез зеаксантина. Факторов вирулентности, например, генов, кодирующих токсины, не обнаружено. Не обнаружено также и специальных генов устойчивости к антибиотикам. Полученные нами результаты указывают на то, что *Sphingomonas* sp. S6, может быть кандидатным штаммом для стимуляции роста белого тополя.

**Ключевые слова:** белый тополь, *Populus alba*, *Sphingomonas*, факторы вирулентности, гены устойчивости к антибиотикам.

**SPHINGOMONAS S6 SP. NOV. A POTENTIALLY HUMAN-SAFE CANDIDATE STRAIN FOR GROWTH STIMULATION OF WHITE POPLAR TREES**

Research article

**Bogdanova A.S.<sup>1</sup>, Kovalev M.A.<sup>2</sup>, Gladyshev N.S.<sup>3</sup>, Popchenko M.I.<sup>4</sup>, Krasnov G.S.<sup>5</sup>, Bolsheva N.L.<sup>6</sup>, Karpov D.S.<sup>7,\*</sup>, Kudryavtseva A.V.<sup>8</sup>**<sup>3</sup>ORCID : 0000-0002-7844-1960;<sup>4</sup>ORCID : 0000-0003-3204-3374;<sup>1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8</sup> Engelhardt Institute of Molecular Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation<sup>1</sup> National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russian Federation<sup>4</sup> Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation<sup>7</sup> Center for High-Precision Genome Editing and Genetic Technologies for Biomedicine, Moscow, Russian Federation

\* Corresponding author (aleom[at]yandex.ru)

**Abstract**

White poplar (*Populus alba* L.) is often used in urban landscaping and timber harvesting. Endophytic bacteria living in the roots of wild poplar *P. alba* have the potential to stimulate tree growth by absorbing mineral elements from the soil and synthesising useful organic substances. One of the key conditions for the possible use of bacterial strains in biotechnology is safety for humans and the environment. In the present work, in the genome of a new strain of the endophytic bacterium *Sphingomonas* sp. S6, isolated from the roots of *P. alba*, we searched for genes that can stimulate poplar growth, as well as genes that can be potentially dangerous for humans and antibiotic resistance genes. As a result, genes responsible for zeaxanthin biosynthesis were found. No virulence factors, such as genes encoding toxins, were found. No specific antibiotic resistance genes were also detected. Our results indicate that *Sphingomonas* sp. S6 may be a candidate strain for growth stimulation of white poplar.

**Keywords:** white poplar, *Populus alba*, *Sphingomonas*, virulence factors, antibiotic resistance genes.

**Введение**

Тополь отличается от других древесных растений высокой скоростью роста и накопления биомассы [1]. Это важно при озеленении крупных населенных пунктов, т.к. тополя поглощают больше углекислого газа и выделяют больше кислорода по сравнению с другими деревьями и, тем самым, эффективнее улучшают состав атмосферы. Кроме того, корневые системы тополей, особенно *P. alba* способны накапливать тяжелые металлы (кадмий, свинец, медь, цинк и

др.), а также ртуть [2], [3], что позволяет использовать их для целей фиторемедиации почвы. Фиторемедиация – это область экобиотехнологии, в которой растения используют для очищения воздуха, воды и почвы от тяжелых металлов и других загрязнителей [4].

Известно, что микроорганизмы, сосуществующие с растениями, могут повышать их устойчивость к стрессу и усиливать их защитные реакции [5], [6]. Тополь имеет разветвленную корневую систему, которая обеспечивает большую площадь поверхности для контакта с почвой и средой обитания. Кроме того, корни содержат много питательных веществ, таких как сахара, аминокислоты, углеводы, и поэтому являются идеальными местами прикрепления для различных микроорганизмов [7]. Корни тополя содержат эндофитные грибы, бактерии и археи, которые живут в тканях растения. Эндофиты корней играют важную роль в жизни деревьев. Они улучшают усвоение питательных веществ и поглощение необходимых минералов из почвы. Симбиотические микроорганизмы часто обладают свойствами, стимулирующими рост растений, в том числе и благодаря секреции соответствующих гормонов [8], [9], [10], [11].

В представленной работе в геноме выделенного нами из корней *P. alba* нового штамма бактерии-эндофита *Sphingomonas* sp. S6 выполнен биоинформатический анализ генов, чьи продукты могут стимулировать рост растений, а также тех, которые могут быть потенциально опасны для человека.

### Методы и принципы исследования

Источником для поиска генов и кластеров стали собственные данные полногеномного секвенирования штамма *Sphingomonas* sp. S6, который был впервые выделен и культивирован нашим коллективом.

Выделение тотальной ДНК из бактерий проводили с помощью набора DNeasy PowerSoil Pro DNeasy (Qiagen, Германия) в соответствии с рекомендованным производителем протоколом. Количественное определение ДНК проводили с помощью флуорометра Qubit 2.0 (Thermo Fisher Scientific, USA). Для создания библиотек двухцепочечной ДНК использовали набор NEBNext Ultra II DNA Library Prep Kit for Illumina (New England Biolabs, USA). Секвенирование проводили с использованием набора MiSeq Reagent Kit v3 (600 циклов) на приборе Illumina MiSeq (Illumina, США).

Аннотацию генома *Sphingomonas* sp. S6 проводили с помощью DFAST и Prokka. Результаты поиска целевых групп генов верифицировали с помощью InterPro [12] и BLAST [13]. Для предсказания биосинтетических кластеров вторичных метаболитов использовали бактериальная версия веб-инструмента antiSMASH [14]. В поиске генов, отвечающих за антибиотикорезистентность и патогенность использовали программу BV-BRC Integrated Genome Analysis pipeline, доступную на сервере BV-BRC [15]. Кроме того, полученные данные дополняли результатами поисков, проведенных в различных базах данных, таких как CARD RGI [16], PATRIC [17], DrugBank [18], TTD [19], TCDB [20], VFDB [21], и Victors [22].

### Результаты и обсуждение

#### 3.1. Кластеры биосинтеза вторичных метаболитов в геноме S6

Вторичные метаболиты необходимы бактериям для получения питательных веществ из почвы (например, сидерофоры для поглощения железа), взаимодействия с другими бактериями (например, через антагонистическое действие антибиотиков, контроль численности популяции с помощью кворум-сенсинга, установление мутуалистических отношений) и растениями (в случае эндофитов), сопротивления различным стрессам и так далее [24], [25]. Мы использовали бактериальную версию antiSMASH для предсказания кластеров биосинтеза вторичных метаболитов в геноме *Sphingomonas* sp. S6. Основные результаты этого анализа представлены в Таблице 1.

Таблица 1 - Кластеры генов биосинтеза вторичных метаболитов, обнаруженные в геноме *Sphingomonas* sp. S6

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2025.27.2.1>

Контиг	Координаты	Тип	Наиболее похожий известный кластер	Сходство
3.1	274655-299881	Терпены	Зеаксантин ( <i>Xanthobacter autotrophicus</i> Py2)	100%

Согласно литературным данным, мы рассматриваем только кластеры со сходством не менее 60%. Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что *Sphingomonas* sp. S6 содержит кластер для биосинтеза зеаксантина.

Колонии *Sphingomonas* sp. S6 имеют бледно-желтый цвет, что косвенно подтверждает наличие кластера генов для биосинтеза зеаксантина. Представители рода *Sphingomonas* известны как продуценты каротиноидов, в том числе зеаксантина. Например, *S. jaspersi* была описана как бактерия, продуцирующая зеаксантин и ностоксантин [28], морская бактерия *Sphingomonas* sp. SG73 продуцирует ностоксантин [29], а атаксантин дирамнозид был впервые выделен из *S. astaxanthinifaciens* [30]. Каротиноиды необходимы растениям для выполнения целого ряда функций, связанных с реакцией на окислительный стресс, фотосинтезом, фотозащитой, пигментацией, синтезом фитогормонов и сигнализацией [31].

Биосинтез каротиноидов способствует стимулированию роста растений у *Sphingomonas* sp. S6. В целом геномы рода *Sphingomonas* очень разнообразны, и представители с признаками, способствующими росту растений, включая

устойчивость к металлам, встречаются на разных ветвях эволюционного древа рода [32]. Гены, стимулирующие рост растений, были обнаружены даже в штаммах *Sphingomonas*, выделенных на Международной космической станции [33]. Возможно, что гены, стимулирующие рост растений, также важны для жизнеспособности и стрессоустойчивости самих видов *Sphingomonas*.

Кроме того, есть примеры успешного совместного культивирования эндофитных бактерий с генетически далекими растениями: например, *S. nostoxanthinifaciens*, продуцент ностоксантина, первоначально выделенный из листьев *Abies koreana*, помог семенам *Arabidopsis thaliana* бороться со стрессом, нейтрализуя реактивные виды кислорода [34]. Для определения способности новых эндофитных бактерий стимулировать рост растений необходимы дальнейшие исследования, в том числе совместное культивирование с тополем белым и другими тополями.

### 3.2. Гены патогенности для человека и устойчивости к антибиотикам

Потенциальное применение новых штаммов в биотехнологии растений ставит вопрос об их безопасности для человека. Чтобы ответить на этот вопрос, в геноме штамма *Sphingomonas* sp. S6 провели поиск генов, связанных с патогенностью для человека и устойчивостью к антибиотикам. Общие результаты обобщены в Табл. 2.

Таблица 2 - Количество генов, имеющих медицинское значение, в геноме штамма S6

DOI: <https://doi.org/10.60797/jbg.2025.27.2.2>

Категория	Факторы вирулентности			Устойчивость к антибиотикам		Транспортеры	Устойчивость к лекарствам
	База данных	VFDB	Victors	PATRIC_VF	PATRIC		
-	1	2	-	32	1	4	1

В геноме *Sphingomonas* sp. S6, по-видимому, отсутствуют гены, кодирующие токсины.

Хотя количество совпадений относительно велико, большинство из них представляют собой обычные метаболические ферменты и транспортеры. Например, гены, кодирующие ацилтрансферазный белок AspXL, шаперонный белок DnaK и L-карнитиндегидратазу/индуцибельный белок F CaiB, были идентифицированы как «факторы вирулентности» у *Sphingomonas* sp. S6 благодаря их гомологии с белками *Brucella* spp.

Что касается категории устойчивости к антибиотикам, то *Sphingomonas* sp. S6 обладает генами эффлюксных насосов EmrAB-TolC и MexJK-OprM/OprN, порина внешней мембраны OprB и OxyR, который является транскрипционным активатором, регулирующим реакцию на окислительный стресс [35], [36], [37]. В целом, в ходе поиска были обнаружены факторы транскрипции и трансляции, рибосомальные белки и ферменты, такие как аланин-рацемаза, которые обычно кодируются в геномах многих видов бактерий. Таким образом, геном штамма S6 не содержит специфических генов, кодирующих патогенные для человека факторы и специфические гены устойчивости к антибиотикам.

Последний аспект, который мы хотели бы обсудить — это потенциальная патогенность наших штаммов для человека. Некоторые виды рода *Sphingomonas* признаны патогенными. Описаны случаи бактериемии, вызванной *S. paucimobilis* и *S. koreensis*, включая нозокомиальные инфекции [38], [39], [40]. Это согласуется с наличием в их геномах генов вирулентности и устойчивости к антибиотикам. Однако геном штамма S6 не содержит специфических патогенных генов или генов устойчивости к антибиотикам. Поэтому мы считаем, что наши штаммы не представляют опасности для здоровых людей.

### Заключение

Согласно имеющимся результатам, мы считаем данный штамм перспективным для совместного культивирования с белым тополем. С высокой долей вероятности он синтезирует зеаксантин, который при выделении в корни растения будет оказывать положительные эффекты на рост растения. Мы не наблюдаем признаков того, что *Sphingomonas* sp. S6 может быть патогенным для человека, тем не менее для того, чтобы однозначно убедиться в его безопасности для человека, необходимо провести дополнительные эксперименты.

### Финансирование

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФ № 22-14-00404.

### Конфликт интересов

Не указан.

### Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

### Funding

This research was supported financially by the Russian Science Foundation, grant no. 22-14-00404.

### Conflict of Interest

None declared.

### Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

## Список литературы / References

1. Wang Z. Evaluating the biomass production of coppiced willow and poplar clones in Michigan, USA, over multiple rotations and different growing conditions / Z. Wang, D.W. MacFarlane // *Biomass and Bioenergy*. — 2012. — Vol. 46. — P. 380–388.
2. Tózsér D. Heavy metal uptake by plant parts of *Populus* species: a meta-analysis / D. Tózsér, R. Horváth, E. Simon [et al.] // *Environmental Science and Pollution Research International*. — 2023. — Vol. 30. — № 26. — P. 69416–69430.
3. Юсупов Д.В. Ртуть в листьях тополя на урбанизированных территориях Юга Сибири и Дальнего Востока / Д.В. Юсупов, Л.П. Рихванов, Ю.В. Робертус [и др.] // *Экология и промышленность России*. — 2018. — Т. 22. — № 12. — С. 56–62.
4. Wei Z. A review on phytoremediation of contaminants in air, water and soil / Z. Wei, Q. Van Le, W. Peng [et al.] // *Journal of Hazardous Materials*. — 2021. — Vol. 403. — P. 123658.
5. Liu H. Microbiome-Mediated Stress Resistance in Plants / H. Liu, L.E. Brettell, Z. Qiu [et al.] // *Trends in Plant Science*. — 2020. — Vol. 25. — № 8. — P. 733–743.
6. Banik A. Characterization of halotolerant, pigmented, plant growth promoting bacteria of groundnut rhizosphere and its in-vitro evaluation of plant-microbe proto-cooperation to withstand salinity and metal stress / A. Banik, P. Pandya, B. Patel [et al.] // *The Science of the Total Environment*. — 2018. — Vol. 630. — P. 231–242.
7. Beckers B. Structural variability and niche differentiation in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of field-grown poplar trees / B. Beckers, M. Op De Beeck, N. Weyens [et al.] // *Microbiome*. — 2017. — Vol. 5. — № 1. — P. 25.
8. Kovalev M.A. Editing Metabolism, Sex, and Microbiome: How Can We Help Poplar Resist Pathogens? / M.A. Kovalev, N.S. Gladyshev, A.S. Bogdanova [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. — 2024. — Vol. 25. — № 2. — P. 1308.
9. Doty S.L. Potential Biocontrol Activities of *Populus* Endophytes against Several Plant Pathogens Using Different Inhibitory Mechanisms / S.L. Doty, P.M. Joubert, A. Firrincieli [et al.] // *Pathogens (Basel, Switzerland)*. — 2022. — Vol. 12. — № 1. — P. 13.
10. Khare E. Multifaceted Interactions Between Endophytes and Plant: Developments and Prospects / E. Khare, J. Mishra, N.K. Arora // *Frontiers in Microbiology*. — 2018. — Vol. 9. — P. 2732.
11. Sharma H. Exploring endophytes for in vitro synthesis of bioactive compounds similar to metabolites produced in vivo by host plants / H. Sharma, A.K. Rai, D. Dahiya [et al.] // *AIMS microbiology*. — 2021. — Vol. 7. — № 2. — P. 175–199.
12. Paysan-Lafosse T. InterPro in 2022 / T. Paysan-Lafosse, M. Blum, S. Chuguransky [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — № D1. — P. D418–D427.
13. Altschul S. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs / S. Altschul // *Nucleic Acids Research*. — 1997. — Vol. 25. — № 17. — P. 3389–3402.
14. Blin K. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualisation / K. Blin, S. Shaw, H.E. Augustijn [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — № 1. — P. 46–50.
15. Olson R.D. Introducing the Bacterial and Viral Bioinformatics Resource Center (BV-BRC): a resource combining PATRIC, IRD and ViPR / R.D. Olson, R. Assaf, T. Brettin [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — № D1. — P. D678–D689.
16. Alcock B.P. CARD 2023: expanded curation, support for machine learning, and resistome prediction at the Comprehensive Antibiotic Resistance Database / B.P. Alcock, W. Huynh, R. Chalil [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — CARD 2023. — № D1. — P. D690–D699.
17. Wattam A.R. Improvements to PATRIC, the all-bacterial Bioinformatics Database and Analysis Resource Center / A.R. Wattam, J.J. Davis, R. Assaf [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2017. — Vol. 45. — № D1. — P. D535–D542.
18. Wishart D.S. DrugBank 5.0: a major update to the DrugBank database for 2018 / D.S. Wishart, Y.D. Feunang, A.C. Guo [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2018. — Vol. 46. — № D1. — P. D1074–D1082.
19. Zhu F. Update of TTD: Therapeutic Target Database / F. Zhu, B. Han, P. Kumar [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2010. — Vol. 38. — Suppl. 1. — P. D787–D791.
20. Saier M.H. The Transporter Classification Database (TCDB): 2021 update / M.H. Saier, V.S. Reddy, G. Moreno-Hagelsieb [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2021. — Vol. 49. — The Transporter Classification Database (TCDB). — № D1. — P. D461–D467.
21. Liu B. VFDB 2022: a general classification scheme for bacterial virulence factors / B. Liu, D. Zheng, S. Zhou [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2022. — Vol. 50. — № D1. — P. D912–D917.
22. Sayers S. Victors: a web-based knowledge base of virulence factors in human and animal pathogens / S. Sayers, L. Li, E. Ong [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2019. — Vol. 47. — № D1. — P. D693–D700.
23. Mohamed H.I. *Plant Growth-Promoting Microbes for Sustainable Biotic and Abiotic Stress Management* / H.I. Mohamed. — Cham : Springer International Publishing AG, 2021. — 1 p.
24. Narayanan Z. Secondary Metabolites Produced by Plant Growth-Promoting Bacterial Endophytes / Z. Narayanan, B. R. Glick // *Microorganisms*. — 2022. — Vol. 10. — № 10. — P. 2008.
25. Asker D. *Sphingomonas jaspisi* sp. nov., a novel carotenoid-producing bacterium isolated from Misasa, Tottori, Japan / D. Asker, T. Beppu, K. Ueda // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. — 2007. — Vol. 57. — № 7. — P. 1435–1441.
26. Kikukawa H. Carotenoid Nostoxanthin Production by *Sphingomonas* sp. SG73 Isolated from Deep Sea Sediment / H. Kikukawa, T. Okaya, T. Maoka [et al.] // *Marine Drugs*. — 2021. — Vol. 19. — № 5. — P. 274.

27. Asker D. Astaxanthin dirhamnoside, a new astaxanthin derivative produced by a radio-tolerant bacterium, *Sphingomonas astaxanthinifaciens* / D. Asker, S. Amano, K. Morita [et al.] // *The Journal of Antibiotics*. — 2009. — Vol. 62. — № 7. — P. 397–399.
28. Sun T. Plant carotenoids: recent advances and future perspectives / T. Sun, S. Rao, X. Zhou [et al.] // *Molecular Horticulture*. — 2022. — Vol. 2. — № 1. — P. 3.
29. Asaf S. *Sphingomonas*: from diversity and genomics to functional role in environmental remediation and plant growth / S. Asaf, M. Numan, A.L. Khan [et al.] // *Critical Reviews in Biotechnology*. — 2020. — Vol. 40. — № 2. — P. 138–152.
30. Lombardino J. Genomic Characterization of Potential Plant Growth-Promoting Features of *Sphingomonas* Strains Isolated from the International Space Station / J. Lombardino, S. Bijlani, N.K. Singh [et al.] // *Microbiology Spectrum*. — 2022. — Vol. 10. — № 1. — P. e01994–21.
31. Asker D. Astaxanthin dirhamnoside, a new astaxanthin derivative produced by a radio-tolerant bacterium, *Sphingomonas astaxanthinifaciens* / D. Asker, S. Amano, K. Morita [et al.] // *The Journal of Antibiotics*. — 2009. — Vol. 62. — № 7. — P. 397–399.
32. Yang X. Overcoming Multidrug Resistance in Bacteria Through Antibiotics Delivery in Surface-Engineered Nano-Cargos: Recent Developments for Future Nano-Antibiotics / X. Yang, W. Ye, Y. Qi [et al.] // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. — 2021. — Vol. 9. — P. 696514.
33. Du D. Multidrug efflux pumps: structure, function and regulation / D. Du, X. Wang-Kan, A. Neuberger [et al.] // *Nature Reviews Microbiology*. — 2018. — Vol. 16. — № 9. — P. 523–539.
34. Coines J. Glucose transport via the pseudomonad porin OprB: implications for the design of Trojan Horse anti-infectives / J. Coines, S. Acosta-Gutierrez, I. Bodrenko [et al.] // *Physical Chemistry Chemical Physics*. — 2019. — Vol. 21. — № 16. — P. 8457–8463.
35. Ryan M.P. *Sphingomonas paucimobilis*: a persistent Gram-negative nosocomial infectious organism / M.P. Ryan, C.C. Adley // *Journal of Hospital Infection*. — 2010. — Vol. 75. — № 3. — P. 153–157.
36. Lin J.-N. *Sphingomonas paucimobilis* Bacteremia in Humans: 16 Case Reports and a Literature Review / J.-N. Lin, C.-H. Lai, Y.-H. Chen [et al.] // *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*. — 2010. — Vol. 43. — № 1. — P. 35–42.
37. Toh H.-S. Risk factors associated with *Sphingomonas paucimobilis* infection / H.-S. Toh, H.-T. Tay, W.-K. Kuar [et al.] // *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*. — 2011. — Vol. 44. — № 4. — P. 289–295.
38. Johnson R.C. Investigation of a Cluster of *Sphingomonas koreensis* Infections / R.C. Johnson, C. Deming, S. Conlan [et al.] // *New England Journal of Medicine*. — 2018. — Vol. 379. — № 26. — P. 2529–2539.
39. Marbjerg L.H. First Report of *Sphingomonas koreensis* as a Human Pathogen in a Patient with Meningitis / L.H. Marbjerg, S. Gaini, U.S. Justesen // *Journal of Clinical Microbiology*. — 2015. — Vol. 53. — № 3. — P. 1028–1030.
40. Wallner J. A Rare Case of Peritoneal Dialysis-Associated Peritonitis with *Sphingomonas koreensis* / J. Wallner, R. Frei, F. Burkhalter // *Peritoneal Dialysis International: Journal of the International Society for Peritoneal Dialysis*. — 2016. — Vol. 36. — № 2. — P. 224–225.

### Список литературы на английском языке / References in English

1. Wang Z. Evaluating the biomass production of coppiced willow and poplar clones in Michigan, USA, over multiple rotations and different growing conditions / Z. Wang, D.W. MacFarlane // *Biomass and Bioenergy*. — 2012. — Vol. 46. — P. 380–388.
2. Tózsér D. Heavy metal uptake by plant parts of *Populus* species: a meta-analysis / D. Tózsér, R. Horváth, E. Simon [et al.] // *Environmental Science and Pollution Research International*. — 2023. — Vol. 30. — № 26. — P. 69416–69430.
3. Jusupov D.V. Rtut' v list'jah topolja na urbanizirovannyh territorijah Juga Sibiri i Dal'nego Vostoka [Mercury in poplar leaves in urbanised areas of South Siberia and the Far East] / D.V. Jusupov, L.P. Rihvanov, Ju.V. Robertus [i dr.] // *Jekologija i promyshlennost' Rossii* [Ecology and Industry of Russia.]. — 2018. — Vol. 22. — № 12. — P. 56–62. [in Russian]
4. Wei Z. A review on phytoremediation of contaminants in air, water and soil / Z. Wei, Q. Van Le, W. Peng [et al.] // *Journal of Hazardous Materials*. — 2021. — Vol. 403. — P. 123658.
5. Liu H. Microbiome-Mediated Stress Resistance in Plants / H. Liu, L.E. Brettell, Z. Qiu [et al.] // *Trends in Plant Science*. — 2020. — Vol. 25. — № 8. — P. 733–743.
6. Banik A. Characterization of halotolerant, pigmented, plant growth promoting bacteria of groundnut rhizosphere and its in-vitro evaluation of plant-microbe proto-cooperation to withstand salinity and metal stress / A. Banik, P. Pandya, B. Patel [et al.] // *The Science of the Total Environment*. — 2018. — Vol. 630. — P. 231–242.
7. Beckers B. Structural variability and niche differentiation in the rhizosphere and endosphere bacterial microbiome of field-grown poplar trees / B. Beckers, M. Op De Beeck, N. Weyens [et al.] // *Microbiome*. — 2017. — Vol. 5. — № 1. — P. 25.
8. Kovalev M.A. Editing Metabolism, Sex, and Microbiome: How Can We Help Poplar Resist Pathogens? / M.A. Kovalev, N.S. Gladyshev, A.S. Bogdanova [et al.] // *International Journal of Molecular Sciences*. — 2024. — Vol. 25. — № 2. — P. 1308.
9. Doty S.L. Potential Biocontrol Activities of *Populus* Endophytes against Several Plant Pathogens Using Different Inhibitory Mechanisms / S.L. Doty, P.M. Joubert, A. Firrincieli [et al.] // *Pathogens* (Basel, Switzerland). — 2022. — Vol. 12. — № 1. — P. 13.
10. Khare E. Multifaceted Interactions Between Endophytes and Plant: Developments and Prospects / E. Khare, J. Mishra, N.K. Arora // *Frontiers in Microbiology*. — 2018. — Vol. 9. — P. 2732.
11. Sharma H. Exploring endophytes for in vitro synthesis of bioactive compounds similar to metabolites produced in vivo by host plants / H. Sharma, A.K. Rai, D. Dahiya [et al.] // *AIMS microbiology*. — 2021. — Vol. 7. — № 2. — P. 175–199.

12. Paysan-Lafosse T. InterPro in 2022 / T. Paysan-Lafosse, M. Blum, S. Chuguransky [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — № D1. — P. D418–D427.
13. Altschul S. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs / S. Altschul // *Nucleic Acids Research*. — 1997. — Vol. 25. — № 17. — P. 3389–3402.
14. Blin K. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualisation / K. Blin, S. Shaw, H.E. Augustijn [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — № 1. — P. 46–50.
15. Olson R.D. Introducing the Bacterial and Viral Bioinformatics Resource Center (BV-BRC): a resource combining PATRIC, IRD and ViPR / R.D. Olson, R. Assaf, T. Brettin [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — № D1. — P. D678–D689.
16. Alcock B.P. CARD 2023: expanded curation, support for machine learning, and resistome prediction at the Comprehensive Antibiotic Resistance Database / B.P. Alcock, W. Huynh, R. Chalil [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — Vol. 51. — CARD 2023. — № D1. — P. D690–D699.
17. Wattam A.R. Improvements to PATRIC, the all-bacterial Bioinformatics Database and Analysis Resource Center / A.R. Wattam, J.J. Davis, R. Assaf [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2017. — Vol. 45. — № D1. — P. D535–D542.
18. Wishart D.S. DrugBank 5.0: a major update to the DrugBank database for 2018 / D.S. Wishart, Y.D. Feunang, A.C. Guo [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2018. — Vol. 46. — № D1. — P. D1074–D1082.
19. Zhu F. Update of TTD: Therapeutic Target Database / F. Zhu, B. Han, P. Kumar [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2010. — Vol. 38. — Suppl. 1. — P. D787–D791.
20. Saier M.H. The Transporter Classification Database (TCDB): 2021 update / M.H. Saier, V.S. Reddy, G. Moreno-Hagelsieb [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2021. — Vol. 49. — The Transporter Classification Database (TCDB). — № D1. — P. D461–D467.
21. Liu B. VFDB 2022: a general classification scheme for bacterial virulence factors / B. Liu, D. Zheng, S. Zhou [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2022. — Vol. 50. — № D1. — P. D912–D917.
22. Sayers S. Victors: a web-based knowledge base of virulence factors in human and animal pathogens / S. Sayers, L. Li, E. Ong [et al.] // *Nucleic Acids Research*. — 2019. — Vol. 47. — № D1. — P. D693–D700.
23. Mohamed H.I. Plant Growth-Promoting Microbes for Sustainable Biotic and Abiotic Stress Management / H.I. Mohamed. — Cham : Springer International Publishing AG, 2021. — 1 p.
24. Narayanan Z. Secondary Metabolites Produced by Plant Growth-Promoting Bacterial Endophytes / Z. Narayanan, B. R. Glick // *Microorganisms*. — 2022. — Vol. 10. — № 10. — P. 2008.
25. Asker D. *Sphingomonas jaspisi* sp. nov., a novel carotenoid-producing bacterium isolated from Misasa, Tottori, Japan / D. Asker, T. Beppu, K. Ueda // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. — 2007. — Vol. 57. — № 7. — P. 1435–1441.
26. Kikukawa H. Carotenoid Nostoxanthin Production by *Sphingomonas* sp. SG73 Isolated from Deep Sea Sediment / H. Kikukawa, T. Okaya, T. Maoka [et al.] // *Marine Drugs*. — 2021. — Vol. 19. — № 5. — P. 274.
27. Asker D. Astaxanthin dirhamnoside, a new astaxanthin derivative produced by a radio-tolerant bacterium, *Sphingomonas astaxanthinifaciens* / D. Asker, S. Amano, K. Morita [et al.] // *The Journal of Antibiotics*. — 2009. — Vol. 62. — № 7. — P. 397–399.
28. Sun T. Plant carotenoids: recent advances and future perspectives / T. Sun, S. Rao, X. Zhou [et al.] // *Molecular Horticulture*. — 2022. — Vol. 2. — № 1. — P. 3.
29. Asaf S. *Sphingomonas*: from diversity and genomics to functional role in environmental remediation and plant growth / S. Asaf, M. Numan, A.L. Khan [et al.] // *Critical Reviews in Biotechnology*. — 2020. — Vol. 40. — № 2. — P. 138–152.
30. Lombardino J. Genomic Characterization of Potential Plant Growth-Promoting Features of *Sphingomonas* Strains Isolated from the International Space Station / J. Lombardino, S. Bijlani, N.K. Singh [et al.] // *Microbiology Spectrum*. — 2022. — Vol. 10. — № 1. — P. e01994–21.
31. Asker D. Astaxanthin dirhamnoside, a new astaxanthin derivative produced by a radio-tolerant bacterium, *Sphingomonas astaxanthinifaciens* / D. Asker, S. Amano, K. Morita [et al.] // *The Journal of Antibiotics*. — 2009. — Vol. 62. — № 7. — P. 397–399.
32. Yang X. Overcoming Multidrug Resistance in Bacteria Through Antibiotics Delivery in Surface-Engineered Nano-Cargos: Recent Developments for Future Nano-Antibiotics / X. Yang, W. Ye, Y. Qi [et al.] // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. — 2021. — Vol. 9. — P. 696514.
33. Du D. Multidrug efflux pumps: structure, function and regulation / D. Du, X. Wang-Kan, A. Neuberger [et al.] // *Nature Reviews Microbiology*. — 2018. — Vol. 16. — № 9. — P. 523–539.
34. Coines J. Glucose transport via the pseudomonad porin OprB: implications for the design of Trojan Horse anti-infectives / J. Coines, S. Acosta-Gutierrez, I. Bodrenko [et al.] // *Physical Chemistry Chemical Physics*. — 2019. — Vol. 21. — № 16. — P. 8457–8463.
35. Ryan M.P. *Sphingomonas paucimobilis*: a persistent Gram-negative nosocomial infectious organism / M.P. Ryan, C.C. Adley // *Journal of Hospital Infection*. — 2010. — Vol. 75. — № 3. — P. 153–157.
36. Lin J.-N. *Sphingomonas paucimobilis* Bacteremia in Humans: 16 Case Reports and a Literature Review / J.-N. Lin, C.-H. Lai, Y.-H. Chen [et al.] // *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*. — 2010. — Vol. 43. — № 1. — P. 35–42.
37. Toh H.-S. Risk factors associated with *Sphingomonas paucimobilis* infection / H.-S. Toh, H.-T. Tay, W.-K. Kuar [et al.] // *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*. — 2011. — Vol. 44. — № 4. — P. 289–295.
38. Johnson R.C. Investigation of a Cluster of *Sphingomonas koreensis* Infections / R.C. Johnson, C. Deming, S. Conlan [et al.] // *New England Journal of Medicine*. — 2018. — Vol. 379. — № 26. — P. 2529–2539.

39. Marbjerg L.H. First Report of *Sphingomonas koreensis* as a Human Pathogen in a Patient with Meningitis / L.H. Marbjerg, S. Gaini, U.S. Justesen // *Journal of Clinical Microbiology*. — 2015. — Vol. 53. — № 3. — P. 1028–1030.
40. Wallner J. A Rare Case of Peritoneal Dialysis-Associated Peritonitis with *Sphingomonas koreensis* / J. Wallner, R. Frei, F. Burkhalter // *Peritoneal Dialysis International: Journal of the International Society for Peritoneal Dialysis*. — 2016. — Vol. 36. — № 2. — P. 224–225.