

УДК 631.4

DOI: 10.19047/0136-1694-2026-127-126-159



### **Ссылки для цитирования:**

Князева А.В., Лысак Л.В., Чепцов В.С., Александрова А.В. Бактериальные сообщества “подвешенных почв” заповедников Вьетнама // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2026. Вып. 127. С. 126-159. DOI: 10.19047/0136-1694-2026-127-126-159

### **Cite this article as:**

Kniazeva A.V., Lysak L.V., Cheptsov V.S., Aleksandrova A.V., Bacterial communities of “suspended soils” of Vietnam national reserves, Dokuchaev Soil Bulletin, 2026, V. 127, pp. 126-159, DOI: 10.19047/0136-1694-2026-127-126-159

### **Благодарность:**

Представленное исследование, в частности культивирование микроорганизмов и прямая микроскопия с применением люминесцентных красителей, проведено по Государственному заданию МГУ (№ 121040800174-6, № 121032300081-7). Часть работы выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Госзадание №FMRM-2026-0015). Также литературный обзор проведен в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”. Высокопроизводительное секвенирование проведено при частичной финансовой поддержке Программы НТР РФ “Анализ микробиомов растений и беспозвоночных животных экстремальных мест обитания с целью разработки штаммов-продуцентов новых метаболитов и ферментов” (договор № 075-15- 2021-1396).

Авторы статьи выражают огромную благодарность сотрудникам Российско-Вьетнамского Тропического центра и сотрудникам заповедников Вьетнама за всестороннюю помощь и поддержку при проведении полевых работ.

### **Acknowledgments:**

The presented study, in particular, the cultivation of microorganisms and direct microscopy using luminescent dyes, was carried out according to the State Assignment of Moscow State University (№ 121040800174-6, № 121032300081-7). Part of this work was financially supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, research topic № FMRM-2026-0015. The literary review was also conducted as part of the Program for the Development of the Interdisciplinary Scientific and Educational

School of Lomonosov Moscow State University “The Future of the planet and global Environmental Changes”. High-throughput sequencing was carried out with partial financial support from the NTR RF Program “Analysis of plant and Invertebrate Microbiomes in extreme habitats in order to develop strains producing new metabolites and enzymes” (agreement № 075-15- 2021-1396). The authors of the article express their deep gratitude to the staff of the Russian-Vietnamese Tropical Center and the staff of the Vietnam nature reserves for their comprehensive assistance and support in conducting field work.

## Бактериальные сообщества “подвешенных почв” заповедников Вьетнама

© 2026 г. А. В. Князева<sup>1,2\*</sup>, Л.В. Лысак<sup>1</sup>, В.С. Чепцов<sup>1</sup>,  
А.В. Александрова<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>МГУ им. М.В. Ломоносова, Россия,  
119991, Москва, Ленинские горы, 1.

<sup>2</sup>Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина  
РАН, Россия, 142290, Московская обл., г. Пушино, пр-т Науки, д.5.

<sup>3</sup>Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-технический  
и технологический центр, Ханой, Вьетнам,

\*<https://orcid.org/0000-0002-9546-7046>, e-mail: [aknyazeva1999@gmail.com](mailto:aknyazeva1999@gmail.com).

Поступила в редакцию 12.05.2025, после доработки 29.08.2025,  
принята к публикации 27.01.2026

**Резюме:** Получена комплексная характеристика прокариотных сообществ “подвешенных почв (почвоподобных тел/солоидов)”, формирующихся в корзинках эпифитных папоротников (*Drynaria* sp. и *Asplenium* sp.) на территории заповедников Вьетнама (Пухоат, Контьянранг, Сонгтхань, Тэйзянг и Суанльен). Показатели общей численности бактерий (прямой микроскопический метод) варьировали от 1.5 до 5 млрд клеток / г субстрата, длина актиномицетного мицелия изменялась от 494 до 690 м/г субстрата. Среди культивируемых сапротрофных бактерий доминировали представители актиномицетов. По результатам метабаркодинга в сообществе доминировали филумы *Pseudomonadota*, *Actinomycetota* и *Acidobacteriota*. Ряд родов бактерий, выявленных методом баркодинга гена 16S рРНК, относился к типично почвенным бактериям, способным к деструкции сложных органических соединений. Максимальное родовое разнообразие было обнаружено среди представителей филума *Pseudomonadota*, среди родов филума

*Actinomycetota* наблюдалось меньшее разнообразие. Среди филума *Pseudomonadota* широко представлены роды бактерий, способные к активной фиксации атмосферного азота и синтезу биологически активных соединений. Полученный пул информации о разнообразии прокариотного микробиома “подвешенных почв” позволит сформировать представление о функционировании данного субстрата и указывает на высокий биотехнологический потенциал бактерий, обитающих в этом биотопе.

**Ключевые слова:** эпифитные папоротники; Вьетнам; прокариоты; микробное разнообразие; бактериальный метагеном.

## Bacterial communities of “suspended soils” of Vietnam national reserves

© 2026 A. V. Kniazeva<sup>1,2\*</sup>, L. V. Lysak<sup>1</sup>, V. S. Cheptsov<sup>1</sup>,  
A. V. Aleksandrova<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University,  
1 Leninskie Gori, Moscow 119991, Russian Federation.*

<sup>2</sup>*Scriabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms,  
Russian Academy of Sciences,  
5 Nauki Ave., Pushchino 142290, Moscow Region, Russian Federation.*

<sup>3</sup>*Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center,  
44 Nguyen Van Huyen Str, Hanoi, Vietnam,*

\*<https://orcid.org/0000-0002-9546-7046>, e-mail: [aknyazeva1999@gmail.com](mailto:aknyazeva1999@gmail.com).

*Received 12.05.2025, Revised 29.08.2025, Accepted 27.01.2026*

**Abstract:** A comprehensive characteristic of prokaryotic communities of “suspended soils (soil-like bodies/solids)” formed in the roots of epiphytic ferns (*Drynaria* sp. and *Asplenium* sp.) in the territory of the Vietnamese nature reserves (Pu Hoat, Con Chu Rang, Song Thanh, Tay Giang and Xuan Lien) was obtained. The total number of bacteria (direct microscopic method) varied from 1.5 to 5 billion cells/g of substrate, the length of actinomycete mycelium varied from 494 to 690 m/g of substrate. Among the cultivated saprotrophic bacteria, representatives of actinomycetes dominated. According to the results of metabarcoding, the community was dominated by the phyla *Pseudomonadota*, *Actinomycetota* and *Acidobacteriota*. A number of bacterial genera identified by the 16S rRNA gene barcoding method belonged to typical soil bacteria capable of degrading complex organic compounds. The maximum generic diversity was found among representatives of the phylum

*Pseudomonadota*, while less diversity was observed among the genera of the phylum *Actinomycetota*. Among the phylum *Pseudomonadota*, bacterial genera capable of actively fixing atmospheric nitrogen and synthesizing biologically active compounds are widely represented. The obtained pool of information on the diversity of the prokaryotic microbiome of “suspended soils” will allow us to form an idea of the functioning of this substrate and indicates a high biotechnological potential of the bacteria living in this biotope.

**Keywords:** epiphytic ferns; Vietnam; prokaryotes; microbial diversity; bacterial metagenome.

## ВВЕДЕНИЕ

В XXI в. в связи с увеличивающимся воздействием антропогенных факторов на окружающую среду изучение микробных сообществ почв стало предметом широкого научного интереса. Особое внимание уделяется исследованиям разнообразия и функциональной активности микроорганизмов в уникальных биотопах, к которым относят так называемые “подвешенные почвы”, формирующиеся в корзинках эпифитов на территории тропических лесов Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Подвешенные почвы развиваются на древесном ярусе экосистем при участии эпифитов, задерживающих органические остатки и золотый мелкозем, именно здесь наиболее ярко проявляются биокосные взаимодействия (Горячкин, 2022). В качестве аналога термина “подвешенные почвы” используют такие термины, как почвоподобные тела или “солоиды”. Данный субстрат до последнего десятилетия являлся малоисследованным, в связи с этим в настоящее время появляются статьи, цель которых состоит в накоплении информации об их формировании и функционировании (Еськов и др., 2017; Donald et al., 2020). Однако полное описание микробного разнообразия “подвешенных почв” ранее представлено не было. В данной работе нами проведено исследование, направленное на формирование общего представления о микробном комплексе различных “подвешенных почв”, а также на поиск общих тенденций в формировании микробных сообществ субстратов, образующихся в результате подобных биокосных взаимодействий. Исследование выявляет общие закономерности и различия в структуре микроб-

ных сообществ “подвешенных почв” разных заповедников, что способствует развитию сравнительной микробной экологии и пониманию влияния абиотических факторов на формирование микробиомов.

Тропические леса Вьетнама характеризуются высоким биоразнообразием и широким спектром экологических ниш. “Подвешенные почвы” являются специфическим почвоподобным телом, формирующимся в условиях постоянно и переменно влажных тропических лесов и состоящим из органоминерального материала на корнях растений-эпифитов (орхидеи, папоротники), включающим в себя ризодепозиты эпифитов, растительный материал форофита, продукты жизнедеятельности макроорганизмов, главным образом, термитов (Еськов и др., 2017; Еськов и др., 2020). Ранее на примере анализа образца “подвешенной почвы” из корзинки папоротника *Asplenium* sp. на стволе дерева *Terminalia* sp. (Терминалия, сем. Комбретовые), произрастающего на аллювиальной бурой почве заповедника Пухоат, нами было показано, что они характеризуются высокой общей численностью и разнообразием культивируемых бактерий и широким филогенетическим разнообразием по сравнению с почвой и опадом (Князева и др., 2022).

Корневые экссудаты растения формируют более кислые условия среды в “подвешенных почвах” по сравнению с почвами, находящимися под растениями-форофитами. Известно, что содержание органического углерода в “подвешенных почвах” значительно превышает аналогичное в наземных почвах и составляет до 40-45% (Еськов и др., 2020; Князева и др., 2022). Минеральная составляющая субстрата формируется, предположительно, в основном за счет эолового переноса частиц почвы, а также транспорта частиц представителями фауны, обитающими в “подвешенной почве”.

В настоящей работе мы представляем характеристику прокариотных сообществ “подвешенных почв”, формирующихся в корзинках эпифитных папоротников *Drynaria* sp. и *Asplenium* sp., на территории заповедников Вьетнама (Пухоат, Контъяранг, Сонгтхань, Тэйзянг и Суанльен), проведенную при помощи классических и современных методов микробиологических исследований. Нулевой гипотезой данного исследования является предпо-

ложение, что структура и таксономическое разнообразие прокариотных сообществ “подвешенных почв” различных заповедников Вьетнама не имеют статистически значимых различий и формируются по единым закономерностям, независимо от экологических условий и вида растения-эпифита.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Образцы отбирались на территории заповедников и национальных парков Контъранг, Пухоат, Сонгтхань, Суанльен и Тэйзынг в период с 2018 по 2022 год в ходе комплексной ботанико-зоологической экспедиции, организованной Тропическим центром (рис. 1).

Объектами исследования служили образцы “подвешенных почв” из корзинок эпифитных папоротников *Drynaria* sp. и *Asplenium* sp., произрастающих на стволах деревьев. Координаты точек отбора образцов представлены в таблице 1.

В исследованных экотопах особое внимание уделялось древесному ярусу, в рамках которого формируются “подвешенные почвы”. Так в полидоминантном лесу охраняемого леса Тэйзынг доминантами являлись деревья *Fokienia hodginsii* (Dunn) A. Henry & H.N. Thomas (Cupressaceae, сем. Кипарисовые), а также древовидные папоротники *Cibotium* sp. (Cibotiaceae, сем. Циботиевые). Точка отбора проб в заповеднике Суанльен находилась в смешанном тропическом вечнозеленом лесу с преобладанием бамбука. Экотоп в природном заповеднике Контъранг сопряжен с низкогорным широколиственным лесом с преобладанием в верхнем ярусе деревьев из семейств Sapotaceae, Myrthaceae, Lauraceae, Burseraceae, Fagaceae (сем. Сапотовые, Миртовые, Лавровые, Бурзеровые, Буковые). Доминантами древесного яруса заповедника Сонгтхань являлись деревья семейств Dilleniaceae, Anacardiaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae (сем. Диллениевые, Анакардиевые, Молочайные, Буковые) в точке отбора, расположенной в смешанном лесу. Преобладанием растений семейств Dipterocarpaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae (семейства Диптерокарповые, Миртовые, Анакардиевые, Молочайные, Буковые) отличался экотоп горного широколиственного леса того же заповедника. Образцы в природном заповеднике Пухоат отбирались на

участке тропического долинного широколиственного полидоминантного высокоствольного леса с преобладанием деревьев *Terminalia* sp. (Терминалия, сем. Комбретовые), *Aglaia odorata* var. *gigantea* (Аглая душистая, сем. Мелиевые) со среднесложной вертикальной структурой на переувлажненных аллювиальных почвах на гранитах в долине реки Зут Суой.



**Рис. 1.** Географическое расположение исследуемых особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

**Fig. 1.** Geographical location of the studied specially protected natural areas.

**Таблица 1.** Экотопы, рода ассоциированных растений-эпифитов, pH водной вытяжки и органического углерода (в %) в образцах “подвешенных почв”

**Table 1.** Ecotopes, genera of associated epiphyte plants, pH of aqueous extract and organic carbon (in %) in samples of “suspended soils”

Особо охраняемые природные территории	Экотоп (координаты; высота, м)	Растение-эпифит	pH H <sub>2</sub> O	C <sub>орг</sub> , %
Охраняемый лес Тэйзянг	Полидоминантный лес в истоке ручья (15.809190° с.ш., 107.321853° в.д., 1500 м)	<i>Drynaria</i> sp.	5.5±0.3	45.07±1.16
Природный заповедник Суанльен	Низкогорный нарушенный лес на склоне (19.981312° с.ш., 104.976562° в.д., 900 м)	<i>Drynaria</i> sp.	5.8±0.2	37.2±4.98
Природный заповедник Контъыранг	Низкогорный широколиственный лес (14.514043° с.ш., 108.571246° в.д., 1025 м)	<i>Asplenium</i> sp.	5.5±0.4	45.5 ± 0.9

**Продолжение таблицы 1**  
**Table 1 continued**

<b>Особо охраняемые природные территории</b>	<b>Экотоп (координаты; высота, м)</b>	<b>Растение-эпифит</b>	<b>pH H<sub>2</sub>O</b>	<b>C<sub>орг</sub>, %</b>
Природный заповедник Пухоат	Долинный широколиственный лес (19.762038° с.ш., 104.802386° в.д., 845 м)	<i>Asplenium</i> sp.	5.8 ±0.5	33.64±9.7
Природный заповедник Сонгтхань	Горный смешанный лес (15.57974° с.ш., 107.379022° в.д., 960 м)	<i>Asplenium</i> sp.	5.4±0.3	36.71±0.14
	Горный широколиственный лес (15.567724° с.ш., 107.385276° в.д., 1005 м)	<i>Asplenium</i> sp.	5.7±0.4	40.1±2.26

Образцы субстрата были отобраны в период с мая 2018 г. по июнь 2022 г., далее хранились в воздушно-сухом состоянии при комнатной температуре (20–22°C). Экспериментальные исследования проводились спустя 2–3 недели после каждого этапа отбора образцов. Образцы для исследований представляли собой навески “подвешенных почв” массой 1 г, отобранные из смешанного образца. В рамках данного исследования нами оценивались смешанные образцы “подвешенных почв”, в которых не отделялась ризосферная составляющая. Для каждого экотопа было отобрано по 3 независимых образца “подвешенных почв” (разные корзинки папоротников), которые затем объединялись в смешанный образец. В исследованных образцах были определены рН водной вытяжки по ГОСТ 26423-85 и процентное содержание органического углерода по ГОСТ 26213-91 с учетом поправки на влажность по ГОСТ 28268-89. Результаты представлены в таблице 1.

Определение общей численности бактерий и длины актиномицетного мицелия проводилось с помощью прямого люминесцентно-микроскопического метода с применением красителя акридина оранжевого. Подсчет клеток осуществляли с использованием люминесцентного микроскопа ZEISS Axioscope 2+. Расчеты численности бактерий и длины актиномицетного мицелия производился по общепринятым формулам (Методы..., 1991).

Определение численности комплекса культивируемых сапротрофных бактерий (СБК) проводили при помощи посева суспензии почвы на плотную питательную среду (глюкозо-пептонно-дрожжевая с нистатином) из трех разведений – 1 : 100, 1 : 1000, 1 : 10000 – в 3–5-кратной повторности для каждого разведения (Белов и др., 2020). На 7–10-е сутки культивирования при температуре 25 °С произведен учет численности бактерий, данный показатель выражали в количестве КОЕ в 1 г почвы.

В рамках определения филогенетической структуры прокариотного сообщества было проведено высокопроизводительное секвенирование четырех образцов “подвешенных почв” из заповедников Тэйзянг, Суаньлен, Пухоат и Контъыранг. Выделение ДНК из образцов производилось с помощью набора FastDNA Spin Kit for Soil (MP Bio, США) согласно рекомендациям производителя. Далее полученные препараты ДНК очищали с помощью набо-

ра Cleanup Mini (Евроген, Россия). Подготовка библиотеки для секвенирования проводилась в компании Novogene (Пекин, Китай) с праймерами 515F + 806R (Caropaso et al., 2011). Высокопроизводительное секвенирование проводилось в компании Novogene на платформе Illumina Miseq (2 × 250 п. о.). Полученные сиквенсы депонированы в GenBank под номером PRJNA1216429. Анализ данных высокопроизводительного секвенирования проведен с помощью пакета Mothur v. 1.44.3 (Schloss et al., 2009) по протоколу MiSeq SOP (URL: [https://mothur.org/wiki/miseq\\_sop/](https://mothur.org/wiki/miseq_sop/)) с выравниванием полученных последовательностей ДНК по базе SILVA SEED v132 и таксономической идентификацией по базе SILVA SSUr v138. Оценку разнообразия бактериальных сообществ исследованных субстратов производили с помощью индексов альфа-разнообразия, рассчитанных при объединении сиквенсов в ОТЕ с уровнем сходства 97%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Общая численность бактерий, длина актиномицетного мицелия.** В рамках проведенного исследования было выявлено, что общая численность бактерий в образцах “подвешенной почвы” варьирует от 1.5 до 5 млрд клеток/г субстрата (табл. 2). Наибольшая численность бактерий была выявлена в образцах “подвешенных почв” в корзинках эпифитных папоротников *Asplenium* sp. из заповедника Сонгтхань и Конгыранг. Минимальная численность зафиксирована для образца “подвешенной почвы” с папоротника *Drynaria* sp. из заповедника Суанльен. Показатели общей численности бактерий в образцах “подвешенных почв”, сформированных в корзинке папоротника *Asplenium* sp., превышали таковые в субстрате из корзинки папоротника *Drynaria* sp., что, возможно, связано с различным химическим составом корневых экссудатов растений, что требует проведения дальнейших исследований.

Длина актиномицетного мицелия в образцах “подвешенных почв” из всех изученных заповедников варьировала от 494 до 690 м/г. Во всех исследованных образцах “подвешенной почвы” длина мицелия превышала таковую в образцах почвы и растительного опада в 1.2–1.5 раза, отобранных в заповедниках Вьет-

нама, что связано с более благоприятными условиями среды (рН, углерод органического вещества (табл. 1)) по сравнению с наземной почвой (Князева и др., 2022). Также полученные значения были сопоставимы или превышали данные по почвам умеренной климатической зоны (Головченко и др., 2023).

**Таблица 2.** Общая численность бактерий, длина актиномицетного мицелия, численность культивируемых сапротрофных бактерий (с указанием доверительного интервала) в образцах “подвешенной почвы”  
**Table 2.** The total number of bacteria, the length of actinomycete mycelium, the number of cultivated saprotrophic bacteria (with confidence interval) in the samples of “suspended soil”

Заповедник, субстрат	Общая численность бактерий, млрд кле- ток/г	Длина актино- мицетного мицелия, м/г	Численность СБК, млн КОЕ/г
Тэйзянг, <i>Drynaria</i> sp.	2.1±0.02	580±34	2.6±0.3
Суанльен, <i>Drynaria</i> sp.	1.5±0.1	494±20	11.4±0.1
Контъбранг, <i>Asplenium</i> sp.	4.4±0.2	680±34	9±0.6
Пухоат, <i>Asplenium</i> sp.	2.6±0.1	580±18	1.2±0.5
Сонгтхань, <i>Asplenium</i> sp., смешанный лес	5±0.1	690±45	0.1±0.01
Сонгтхань, <i>Asplenium</i> sp., широколиственный лес	2.2±0.1	590±23	23.2±1.1

**Численность комплекса культивируемых сапротрофных бактерий.** Результаты посева на плотную питательную среду показали, что численность культивируемых бактерий в образцах “подвешенных почв” варьировала от 0.1 до 23.2 млн КОЕ/г субстрата (табл. 2). Наибольший разброс показателей был приурочен к образцам из природного заповедника Сонгтхань – максимальные значения были обнаружены в “подвешенных почвах”, сопряженных с горными ферраллитными почвами, тогда как минимальные – с темно-гумусовой ферраллитной. Численность культивируемых бактерий в “подвешенной почве” превышала таковую в образцах почвы в 1.5 раза и была несколько ниже или сравнима с образцами растительного опада (Князева и др., 2022). Также не было обнаружено значимого влияния типа растения-эпифита на численность СБК, однако, предположительно, на данный показатель влияло количество доступного органического вещества.

Характерной особенностью исследованных “подвешенных почв” было преобладание актиномицетов, что ранее отмечалось рядом авторов при исследовании наземных аллювиальных бурых почв заповедников Вьетнама (Dorchenkova et al., 2022). Нами для “подвешенных почв” были получены аналогичные результаты – большую долю СБК (до 40% от общей численности) составляли актиномицеты.

**Филогенетическая характеристика прокариотного сообщества (баркодинг гена 16S рРНК).** Во всех изученных образцах “подвешенных почв” заповедников Вьетнама доминирующими филумами являлись *Actinomycetota* и *Pseudomonadota* (рис. 1). Ранее близкие результаты были получены другими исследователями (Donald et al., 2020; Eskov et al., 2021), поэтому нас интересовало, сохраняются ли полученные закономерности для других “подвешенных почв”.

Филум *Pseudomonadota* был наиболее широко представлен во всех исследованных образцах, его относительное обилие превышало 30% от общего числа определенных последовательностей.

Заповедник/Филум	Тэйзынг	Суаньен	Контъяранг	Пухоат
<i>Acidobacteriota</i>	20.9	7.5	0.7	20
<i>Actinomycetota</i>	27.5	27.8	38	12
<i>Armatimonadota</i>	0.8	0.6		0.1
<i>Bacillota</i>	0.7	2.7	8	0.8
<i>Bacteroidota</i>	0.7	5.8	2	6
<i>Bdellovibrionota</i>	0.5	0.5		
<i>Chlorobiota</i>				0.3
<i>Chloroflexota</i>	2.4	3.6	0.7	4
<i>Cyanobacteriota</i>	0.1	0.2	0.7	0.5
<i>Deinococcota</i>		0.1		
<i>Desulfobacterota</i>	0.1	0.1		
<i>Fibrobacterota</i>	0.1	0.1		0.1
<i>Gemmatimonadota</i>	0.1	0.9		2
<i>Mycococcota</i>	0.9	3.6		
<i>NB1-j</i>		0.1		
<i>Nitrospirota</i>		0.4		0.9
<i>Planctomycetota</i>	7.9	4.5		0.3
<i>Pseudomonadota</i>	33.4	37.5	51	50
<i>Spirochaetota</i>		0.1		0.1
<i>Verrucomicrobiota</i>	1.9	2.5		3
<i>Abditibacteriota</i>	0.1	0.1		
<i>Dependentiae</i>	0.1	0.1		0.1
<i>Elusimicrobiota</i>	0.1	0.2		0.3
<i>Entotheonellaeota</i>		0.1		
<i>Eremiobacterota</i>	0.6	0.1		
<i>FCPU426</i>		0.1		0.1
<i>Hydrogenedentota</i>		0.1		
<i>Latescibacterota</i>		0.1		0.1
<i>MBNT15</i>		0.1		
<i>Patescibacteria</i>	0.1	0.8		
<i>RCP2-54</i>	0.9	0.1		
<i>Saccharibacteria</i>				0.1
<i>Sumerlaeota</i>		0.1		
<i>Tectomicrobia</i>		0.1		0.1

Относительное обилие, %
более 10%
5-10%
1-5%
менее 1%
н.о. или менее 0.01%

**Рис. 2.** Тепловая карта (heatmap) распределения филумов бактерий в изученных образцах “подвешенных почв”. Цифры на диаграмме обозначают % от общего количества последовательностей в библиотеке из каждой пробы. Жирным шрифтом обозначены филумы-кандидаты.

**Fig. 2.** Heatmap of bacterial phylum distribution in the studied “suspended soil” samples. Numbers in the diagram represent % of the total number of sequences in the library from each sample. Candidate phyla are shown in bold.

Относительное обилие филума *Actinomycetota* варьировало от 12% до 38%, максимальная представленность была обнаружена в образце из заповедника Контъыранг, минимальная – в образце из заповедника Пухоат. Относительное обилие представителей данного филума в “подвешенных почвах” из заповедников Тэйзянг и Суанльен было близко и составляло 27.5% и 27.8% соответственно. Вероятно, полученные данные связаны с различиями во влажности и содержании органического углерода в изученных субстратах (табл. 1). В ходе исследования было показано, что филум *Acidobacteriota* занимал различные позиции в перечне общего микробного разнообразия – в образцах “подвешенных почв” из заповедников Суанльен и Контъыранг содержание этого филума составляло 7.5% и 0.7% соответственно, тогда как для заповедников Тэйзянг и Пухоат – более 20%. Значимый вклад в формирование бактериального сообщества в “подвешенных почвах” вносили представители филумов *Bacillota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Verrucomicrobiota*. Наиболее высоким разнообразием на уровне филумов отличался образец “подвешенной почвы” из заповедника Суанльен (32 филума), наиболее низким – из заповедника Контъыранг (7 филумов с долей более 0.1%). Общими для всех исследованных образцов “подвешенных почв” были обнаруженные филумы *Acidobacteriota*, *Actinomycetota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Cyanobacteriota*, *Pseudomonadota*. Также в образцах “подвешенных почв” заповедников Тэйзянг и Суанльен были обнаружены общие филумы *Bdellovibrionota*, *Desulfobacterota*, *Abditibacteriota*, *Eremiobacterota*, *Patescibacteria*, *RCP2-54*, что, вероятно, указывает на общность условий, сформированных в “подвешенных почвах” из разных заповедников с одним формирующим растением-эпифитом. Помимо широко распространенных в наземных природных местообитаниях филумов бактерий (*Chloroflexota*, *Verrucomicrobiota*, *Bacteroidota*, *Gemmatimonadota*), практически во всех исследованных образцах “подвешенных почв” было обнаружено большое количество филумов-кандидатов, в частности, филумы *Elusimicrobiota* и *Dependentiae* (заповедники Тэйзянг, Суанльен и Пухоат).

Рассмотрим разнообразие микроорганизмов в наиболее представленных филумах на родовом уровне (табл. 3).

Филум *Pseudomonadota* был наиболее широко представлен практически во всех исследованных образцах. Среди представителей филума в “подвешенных почвах”, в основном, были выявлены рода типично почвенных бактерий – *Phenylobacterium*, *Reyranella*, *Bradyrhizobium*, *Pseudolabris*, *Dokdonella* – способных к деструкции широкого спектра ксенобиотиков (род *Phenylobacterium* (Eberspächer, Lingens, 2006)) и природных органических (рода *Sphingomonas*, *Novosphingobium*) соединений (Бабошин, Головлева, 2012). Собственно, типично почвенные виды и являются общими для всех изученных образцов (рода *Acidibacter*, *Reyranella*). Многие представители данных родов хорошо приспособлены к условиям тропических почв – кислой среде, периодам повышенной влажности и ограниченной доступности питательных веществ.

Среди представителей филума *Actinomycetota* в образцах “подвешенной почвы”, отобранной в охраняемом лесу Тэйзянг, заповедниках Суанльен и Контъыранг, были выявлены роды бактерий, активно участвующих в процессе деструкции широкого спектра органических соединений, в том числе ксенобиотиков: *Conexibacter* (Monciardini et al., 2003), *Mycobacterium* (Hennessee et al., 2009; Walsh et al., 2019), *Actinospica* (Cavaletti et al., 2006), а также представители филума *Acidobacteriota* – рода *Terracidiphilus* (García-Fraile et al., 2016), *Granulicella* (Pankratov, Dedysh, 2010). Эти организмы, с одной стороны, за счет высокой гидролитической активности формируют условия, способствующие существованию других организмов, а с другой стороны, поддерживают круговорот углерода в рамках отдельной открытой системы. Также в изученных образцах присутствуют представители родов бактерий, активно участвующие в процессах трансформации азота (азотфиксации, нитрификации и денитрификации) – *Conexibacter* (Monciardini et al., 2003), *Bryobacter* (Kulichevskaya et al., 2010), *Candidatus Solibacter* (Challacombe et al., 2011), *Rhodanobacter* (Green et al., 2012) и др.

**Таблица 3.** Доминантные роды филумов *Pseudomonadota*, *Actinomycetota* и *Acidobacteriota* в образцах “подвешенных почв” заповедников Вьетнама

**Table 3.** Dominant genera of *Pseudomonadota*, *Actinomycetota* and *Acidobacteriota* phyla in samples of “suspended soils” in Vietnam nature reserves

Филум/ заповедник	Тэйзянг	Суанльен	Контгыранг	Пухоат
<i>Pseudomonadota</i>	<i>Roseiarcus</i> , <i>Acidibacter</i> , <i>Phenylobacterium</i> , <i>Reyranella</i>	<i>Acinetobacter</i> , <i>Acidibacter</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Reyranella</i> , <i>Pseudolabrys</i> , <i>Rhodoplanes</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Bauldia</i> , <i>Roseiarcus</i> , <i>Devosia</i> , <i>SWB02</i> , <i>Dongia</i> , <i>Phenylobacterium</i> , <i>Hirschia</i> , <i>Sphingomonas</i> , <i>Rhodanobacter</i> , <i>Labrys</i> , <i>Allorhizobium</i> - <i>Neorhizobium</i> - <i>Pararhizobium</i> - <i>Rhizobium</i> , <i>Hyphomicrobium</i> , <i>Dokdonella</i>	<i>Methylobacterium</i> , <i>Caulobacter</i> , <i>PMMR1</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Acidibacter</i> , <i>Phenylobacterium</i> , <i>Pseudolabrys</i> , <i>Dongia</i> , <i>Novosphingobium</i> , <i>Acidibacter</i> , <i>Pseudomonas</i>	<i>Variibacter</i> , <i>Rhizomicrobium</i> , <i>Haliangium</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Burkholderia</i>

**Продолжение таблицы 3**  
**Table 3 continued**

<b>Филум/ заповедник</b>	<b>Тэйзянг</b>	<b>Суанльен</b>	<b>Контъыранг</b>	<b>Пухоат</b>
Actinomycetota	<i>Conexibacter</i> , <i>Mycobacterium</i> , <i>Actinospica</i>	<i>Nocardioides</i> , <i>Streptomyces</i> , <i>Mycobacterium</i> , <i>Conexibacter</i> , <i>Solirubrobacter</i> , <i>Actinoplanes</i> , <i>Pseudonocardia</i> , <i>Jatrophihabitans</i> , <i>Gaiella</i> , <i>Kutzneria</i> , <i>Amycolatopsis</i> , <i>Marmoricola</i> , <i>Nakamurella</i> , CL500-29_marine_group, <i>Microbacterium</i>	<i>Actinoallomurus</i> , <i>Streptomyces</i> , <i>Amycolatopsis</i> , <i>Catellatospora</i> , <i>Actinospica</i> , <i>Gaiella</i> , <i>Conexibacter</i>	<i>Acidothermus</i> , <i>Jatrophihabitans</i> , <i>Actinomadura</i>

**Продолжение таблицы 3**  
**Table 3 continued**

<b>Филум/ заповедник</b>	<b>Тэйзянг</b>	<b>Суанльен</b>	<b>Контъыранг</b>	<b>Пухоат</b>
<i>Acidobacteriota</i>	<i>Bryobacter, Candidatus_Solibacter, Acidipila, Terracidiphilus, Granulicella, Candidatus_Koribacter, Edaphobacter, Occallatibacter, Acidicapsa</i>	<i>Bryobacter, Candidatus_Solibacter, Acidipila, Subgroup_10, Candidatus_Koribacter, RB41, Edaphobacter, Occallatibacter</i>	<i>Bryobacter, Candidatus Koribacter</i>	<i>Candidatus Solibacter, Bryobacter Granulicella</i>

Также значительный вклад в формирование “подвешенных почв” вносят мезо- и макроорганизмы, что отражает доминирование в филуме *Acidobacteriota* представителей рода *Edaphobacter* – типично почвенного рода бактерий, зачастую ассоциированного с местообитаниями термитов (Koch et al., 2008; Park, Yoon, 2013). Гипотезу об активном участии термитов в формировании “подвешенных почв” (Еськов и др., 2017) подтверждает присутствие в результатах метабаркодинга рода *Pseudonocardia* – экзосимбионта термитов (Gopikrishnan et al., 2023).

Многие бактерии, обнаруженные в исследованных субстратах, имеют специфические приспособления к переживанию условий повышенной инсоляции – содержат меланиноподобные пигменты, имеют плотную клеточную оболочку, образуют покоящиеся формы (например, рода *Solirubrobacter*, *Streptomyces*, *Nakamuraella*) (Paudel et al., 2022). Значительная доля бактерий, выявленных в исследованных субстратах, в частности, принадлежащие к родам *Sphingomonas* (Cziborowski et al., 2020; Gulati, Ghosh, 2017), *Bradyrhizobium* (Pérez-Giménez et al., 2009; Rinaudi, Giordano, 2010), *Granulicella* (Pankratov, Dedysh, 2010), *Candidatus Solibacter* (Challacombe et al., 2011), способны формировать биопленки, что облегчает переживание стресса, обусловленного сезонным пересыханием. Многие представители родов *Occallatibacter*, *Acidicapsa*, относящиеся к типично почвенным бактериям, способны к образованию полисахаридных капсул, удерживающих влагу во время засушливого периода года (Kulichevskaya et al., 2012).

“Подвешенные почвы” частично формируются за счет переноса почвенных частиц, тем самым наследуя свойства наземных почв, располагающихся в непосредственной близости от эпифитного растения. Почвы тропического региона и, в частности, исследуемых заповедников Вьетнама, имеют кислую реакцию среды, низкое содержание органического углерода и высокое содержание железа (Нгуен Ван Тхинь, Околелова, 2017). В рамках метабаркодинга прокариотной составляющей “подвешенных почв” обнаружены широко представленные в почве ацидофильные бактерии – *Acidibacter* (Falagán, Johnson, 2014), *Mycobacterium* (Hennessee et al., 2009), *Actinospica*, *Acidipila* (Okamura et al., 2011),

*Terracidiphilus*, *Granulicella* (Панкратов, 2012)), также были выявлены представители филума *Pseudomonadota*, способные проводить процессы редукации железа (род *Acidibacter*) (Falagán, Johnson, 2014).

По сравнению с образцами “подвешенных почв” из охраняемого леса Тэйзянг, микробное разнообразие данного субстрата из заповедника Суанльен было выше за счет родового разнообразия представителей филума *Pseudomonadota*, здесь было обнаружено 153 рода бактерий, содержание 51 рода из которых было выше 0.1%. Значительная часть бактерий этого филума была связана с процессами деструкции органики за счет активного синтеза гидролаз (рода *Acinetobacter* (Jung, Park, 2015), *Devosia* (Zhang et al., 2024), *Dongia*, *Hirschia*, *Sphingomonas*, *Dokdonella*) и процессами цикла азота (рода *Rhodoplanes*, *Bauldia*, *Rhodanobacter*, *Huphromicrobium*, *Dokdonella* и др.). Во всех изученных образцах “подвешенной почвы” показатели родового разнообразия филума *Pseudomonadota* превышали полученные ранее для наземных почв заповедников Вьетнама (Князева и др., 2022; Чернов и др., 2019). Было выявлено большее количество родов бактерий, проводящих процессы симбиотической и свободной азотфиксации (рода *Bradyrhizobium*, *Devosia* (Zhang et al., 2024), *Labrys*). Также многие обнаруженные рода прокариот относятся к группе PGPB (plant growth promoting bacteria) (Cong et al., 2015; Prashar et al., 2013), способных к синтезу фитогормонов или других вторичных метаболитов, влияющих на рост растений, – представители родов *Caulobacter*, *Bradyrhizobium*, *Burkholderia* (Nievas et al., 2021).

Ряд родов бактерий, приуроченных к филумам *Pseudomonadota* и *Actinomycetota*, обнаруживаются практически во всех “подвешенных почвах” заповедников Вьетнама – роды *Bradyrhizobium*, *Phenylobacterium*, *Actinospica*, *Conexibacter*, и *Streptomyces* (заповедники Тэйзянг, Суанльен и Контъыранг). Данные роды бактерий типичны для кислых почв, обогащенных железом и сложно разлагаемым органическим веществом (Indrasumunar et al., 2012). Помимо этих родов в заповеднике Контъыранг были также обнаружены бактерии-деструкторы токсинов и сложных ароматических соединений – роды *Caulobacter* (Wilhelm, 2018), *Pseudolabrys*, *Novosphingobium*, *Catellatospora*). Наиболее низкое

разнообразие прокариот филумов *Pseudomonadota*, *Actinomycetota* и *Acidobacteriota* было приурочено к образцам “подвешенных почв” заповедника Пухоат.

Некоторые представители филума *Pseudomonadota* были обнаружены во всех изученных образцах, в частности роды, участвующие в цикле азота, тогда как пересечений по родам внутри филума *Actinomycetota* было значительно меньше. Примечательно, что представители филума *Acidobacteriota* практически не отличались во всех исследованных образцах “подвешенных почв”. Рода *Bryobacter*, *Terracidiphilus*, *Granulicella*, *Occallatibacter*, *Acidicapsa* вносят важный вклад в трансформацию органических соединений, при этом способны функционировать в условиях ограниченного питания и влажности “подвешенных почв”.

На основании данных, полученных путем высокопроизводительного секвенирования, были рассчитаны некоторые экологические показатели. Альфа-разнообразие исследованных образцов “подвешенных почв” оценивалось на основании расчетных индексов Шеннона и  $Chao1$  (табл. 4). Индекс Шеннона определяет разнообразие таксонов; индекс  $Chao1$  оценивает общее реальное количество таксонов, обнаруженных в данном субстрате (Меркель и др., 2019; Чернов и др., 2015, Chao, 1987, Magurran, 1988).

Наибольшее разнообразие (по индексу Шеннона) было обнаружено в образцах “подвешенной почвы” из заповедника Суанльен (7.74), наименьшее – приурочено к образцам из охраняемого леса Тэйзьянг (5.52). Большой разброс значений разнообразия был получен при помощи индекса  $Chao1$ , где предположительное реальное количество ОТЕ в сообществах “подвешенных почв” разных заповедников различалось в 1.5–3.3 раза. Альфа-разнообразие прокариотных сообществ, предположительно, связано с высотами точек отбора образцов над уровнем моря – так, в заповедниках, расположенных на средних высотах (Суанльен, Конгтыранг) индексы Шеннона и  $Chao1$  в “подвешенных почвах” превышали аналогичные для заповедников, расположенных более низко или высоко (Пухоат и Тэйзьянг, соответственно).

**Таблица 4.** Экологические индексы альфа-разнообразия бактериального сообщества (Шеннон и Chao1) в исследованных образцах “подвешенных почв”

**Table 4.** Ecological indices of the alpha diversity of the bacterial community (Shannon and Chao1) in the studied samples of “suspended soils”

Заповедник	Chao1	Шеннон
Тэйзьянг, <i>Drynaria</i> sp.	3252.75	5.52
Суанльен, <i>Drynaria</i> sp.	6870.55	7.74
Контъыранг, <i>Asplenium</i> sp.	4016.58	6.98
Пухоат, <i>Asplenium</i> sp.	2075.7	6.76

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, общая численность бактерий в изученных образцах “подвешенных почв” из заповедников Вьетнама варьировала от 1.5 до 5 млрд клеток/г субстрата, была выше в корзинке папоротника *Asplenium* sp. и ниже в корзинке папоротника *Drynaria* sp. Длина актиномицетного мицелия изменялась от 494 до 690 м/г субстрата и не зависела от рода эпифитного папоротника. В комплексах сапротрофных культивируемых бактерий “подвешенных почв” доминировали представители актинобактерий (актиномицеты), что соотносится с высокой долей актиномицетов, определенных прямым методом, по сравнению с почвами Вьетнама и умеренной климатической зоны. Доминирующими филумами в “подвешенных почвах” заповедников Тэйзьянг, Суанльен, Контъыранг и Пухоат являются *Pseudomonadota*, *Actinomycetota* и *Acidobacteriota*, что подтверждает данные, полученные классическими методами, представленные в литературных источниках. Общие роды бактерий, обнаруженные в “подвешенных почвах”, преимущественно относились к типично почвенным, способным к

деструкции сложных органических соединений. Большинство представителей филума *Acidobacteriota* были обнаружены во всех образцах, тогда как среди родов филума *Actinomycetota* наблюдалось меньшее количество пересечений между заповедниками. Результаты изучения филогенетического разнообразия бактериального комплекса свидетельствуют в пользу значимого вклада и влияния эолового переноса частиц почвы, а также транспорта почвенных частиц представителями фауны на формирование “подвешенной почвы”, однако требуются дополнительные исследования для подтверждения этой гипотезы.

Накопленная информация о микробном разнообразии “подвешенных почв” позволит сформировать наиболее полное представление о функционировании прокариотных сообществ в исследованном биотопе. Полученные результаты о высоком разнообразии прокариотных сообществ подчеркивают важность охраны тропических лесов Вьетнама как резерватов уникальных микроорганизмов, что актуально в контексте глобальных изменений климата и антропогенного воздействия на природные экосистемы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бабошин М.А., Головлева Л.А.* Деграция полициклических ароматических углеводов (ПАУ) аэробными бактериями и ее кинетические аспекты // *Микробиология*. 2012. Т. 81. № 6. С. 695.
2. *Белов А.А., Чепцов В.С., Лысак Л.В.* Методы идентификации почвенных микроорганизмов. М.: МАКС Пресс, 2020. 196 с.
3. *Головченко А.В., Грачева Т.А., Семенова Т.А., Морозов А.А., Самигуллина С.Р., Глухова Т.В., Иншиева Л.И.* Мицелиальный компонент эуτροφных торфяных почв в зоне активной деструкции органического детрита // *Почвоведение*. 2023. Т. 5. С. 536–549. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601232>.
4. *Горячкин С.В.* География экстремальных почв и почвоподобных систем // *Вестник Российской Академии Наук*. 2022. Т. 92. № 6. С. 564–571.
5. *Еськов А.К., Абакумов Е. В., Тиунов А.В.* Агеотропные воздушные корни-“улавливатели” гнездовых эпифитов и их роль в формировании подвешенных почв // *Журнал общей биологии*. 2017. Т. 78. № 3. С. 54–68.

6. Еськов А.К., Прилепский Н.Г., Антипина В.А. Формирование эпифитных сообществ в искусственных лесных посадках Южного Вьетнама // Экология. 2020. № 3. С. 171–180. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0367059720030075>.
7. Князева А.В., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Латыгина Е.В., Александрова А.В. Численность и таксономическое разнообразие прокариот аллювиальной бурой почвы и сопряженных субстратов (Вьетнам, заповедник Пухоат) // Почвоведение. 2022. № 10. С. 1290–1300. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22100070>.
8. Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Подсокорская О.А., Тоцаков С.В. Анализ систем праймеров на ген 16S рНК для профилирования термофильных микробных сообществ // Микробиология. 2019. Т. 88. № 6. С. 655–664. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0026365619060119>.
9. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
10. Нгуен Ван Тхинь, Околелова А.А. Биоразнообразие и свойства почв биосферного заповедника Донг Най Южного Вьетнама. Волгоград: ВолгГТУ, 2017. 160 с.
11. Панкратов Т.А. Ацидобактерии в микробных сообществах болотных и тундровых лишайников // Микробиология. 2012. Т. 81. № 1. С. 56–63.
12. Чернов Т.И., Железова А.Д., Тхакахова А.К. Микробиомы целинных почв тропических лесов южного Вьетнама // Микробиология. 2019. Т. 88. № 4. С. 479–489. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0026365619040049>.
13. Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Кутовая О.В. Оценка различных индексов разнообразия для характеристики почвенного прокариотного сообщества по данным метагеномного анализа // Почвоведение. 2015. С. 462–468. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X15040036>.
14. Caporaso J.G., Lauber C.L., Walters W.A., Berg-Lyons D., Lozupone C.A., Turnbaugh P.J., Fierer N., Knight R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2011. Vol. 108. P. 4516–4522. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1000080107>.
15. Cavaletti L., Monciardini P., Schumann P., Rohde M., Bamoto R., Busti E., Sosio M., Donadio S. *Actinospica robiniae* gen. nov., sp. nov. and *Actinospica acidiphila* sp. nov.: Proposal for Actinospicaceae fam. nov. and Catenulisporinae subord. nov. in the order Actinomycetales // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2006. Vol. 56. P. 1747–53. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.63859-0>.
16. Challacombe J.F., Eichorst S.A., Hauser L., Land M., Xie G., Kuske C.R. Biological consequences of ancient gene acquisition and duplication in the

- large genome of *Candidatus Solibacter usitatus* Ellin6076 // PloS one. 2011. Vol. 6(9). DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024882>.
17. Chao A. Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability // Biometrics. 1987. Vol. 43(4). P. 783–791. DOI: <https://doi.org/10.2307/2531532>.
18. Cong P., Dung D., Hien T., Hien N., Choudhury A., Kecskés M., Kennedy I. Inoculant plant growth-promoting microorganisms enhance utilisation of urea-N and grain yield of paddy rice in southern Vietnam // European Journal of Soil Biology. 2015. Vol. 45. P. 52–61. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.06.006>.
19. Czieborowski M., Hübenal A., Poehlein A., Vogt I., Philipp B. Genetic and physiological analysis of biofilm formation on different plastic surfaces by *Sphingomonas* sp. strain S2M10 reveals an essential function of sphingan biosynthesis // Microbiology. 2020. Vol. 166(10) P. 918–935. DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.000961>.
20. Donald J., Maxfield P., Leroy C., Ellwood M.D. Epiphytic suspended soils from Borneo and Amazonia differ in their microbial community composition // Acta Oecologica. 2020. Vol. 1. P. 106. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103586>.
21. Dorchenkova Y.A., Gracheva T.A., Babich T.L., Sokolova D.S., Alexandrova A.V., Pham G.T.H., Lysak L.V., Golovchenko A.V., Manucharova N.A. Soil Actinomycetes of Vietnam Tropical Forests // Forests. 2022. Vol. 13. P. 1–23. DOI: <https://doi.org/10.3390/f13111863>.
22. Eberspächer J., Lingens F. The Genus *Phenylobacterium* // The Prokaryotes. 2006. Vol. 5. P. 250–256. DOI: [https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1\\_13](https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1_13).
23. Eskov A.K., Zverev A.O., Abakumov E.V. Microbiomes in Suspended Soils of Vascular Epiphytes Differ from Terrestrial Soil Microbiomes and from Each Other // Microorganisms. 2021. Vol. 9. P. 1033. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9051033>.
24. Falagán C., Johnson D.B. *Acidibacter ferrireducens* gen. nov., sp. nov.: an acidophilic ferric iron-reducing gammaproteobacterium // Extremophiles: life under extreme conditions. 2014. Vol. 18(6). P. 1067–1073. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0684-3>.
25. García-Fraile P., Benada O., Cajthaml T., Baldrian P., Lladó S. *Terracidiphilus gabretensis* gen. nov., sp. nov., an Abundant and Active Forest Soil Acidobacterium Important in Organic Matter Transformation // Applied and environmental microbiology. 2016. Vol. 82(2). P. 560–569. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.03353-15>.
26. Gopikrishnan V., Radhakrishnan M., Krupakar P., Manigundan K., Abirami B., Reshma S. Endosymbiotic interactions of actinobacteria with the

insects / Editor: Dharumadurai D. // *Microbial Symbionts*. Academic Press. 2023. P. 645–658. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99334-0.00001-3>.

27. Green S.J., Prakash O., Jasrotia P., Overholt W.A., Cardenas E., Hubbard D., Tiedje J.M., Watson D.B., Schadt C.W., Brooks S.C., Kostka J.E. Denitrifying bacteria from the genus *Rhodanobacter* dominate bacterial communities in the highly contaminated subsurface of a nuclear legacy waste site // *Applied and environmental microbiology*. 2012. Vol. 78(4). P. 1039–1047. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.06435-11>.

28. Gulati P., Ghosh M. Biofilm forming ability of *Sphingomonas paucimobilis* isolated from community drinking water systems on plumbing materials used in water distribution // *J Water Health*. 2017. Vol. 15(6) P. 942–954. DOI: <https://doi.org/10.2166/wh.2017.294>.

29. Hennessee C.T., Seo J.S., Alvarez A.M., Li Q.X. Polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading species isolated from Hawaiian soils: *Mycobacterium crocinum* sp. nov., *Mycobacterium pallens* sp. nov., *Mycobacterium rutilum* sp. nov., *Mycobacterium rufum* sp. nov. and *Mycobacterium aromaticivorans* sp. nov. // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2009. Vol. 59 (Pt. 2) P. 378–387. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65827-0>.

30. Indrasumunar A., Menzies N.W., Dart P.J. Laboratory prescreening of *Bradyrhizobium japonicum* for low pH, Al and Mn tolerance can be used to predict their survival in acid soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2012. Vol. 48. P. 135–141. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.019>.

31. Jung J., Park W. *Acinetobacter* species as model microorganisms in environmental microbiology: current state and perspectives // *Applied microbiology and biotechnology*. 2015. Vol. 99(6). P. 2533–2548. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6439-y>.

32. Koch I.H., Gich F., Dunfield P.F., Overmann J. *Edaphobacter modestus* gen. nov., sp. nov., and *Edaphobacter aggregans* sp. nov., acidobacteria isolated from alpine and forest soils // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2008. Vol. 58 (Pt. 5). P. 1114–1122. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65303-0>.

33. Kulichevskaya I.S., Kostina L.A., Valášková V., Rijpstra W.I.C., Sinninghe Damsté J.S., de Boer W., Dedysh S.N. *Acidicapsa borealis* gen. nov., sp. nov. and *Acidicapsa ligni* sp. nov., subdivision 1 Acidobacteria from Sphagnum peat and decaying wood // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2012. Vol. 62 (Pt. 7). P. 1512–1520. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.034819-0>.

34. Kulichevskaya I.S., Suzina N.E., Liesack W., Dedysh S.N. *Bryobacter aggregatus* gen. nov., sp. nov., a peat-inhabiting, aerobic chemo-organotroph from subdivision 3 of the Acidobacteria // *International journal of systematic*

- and evolutionary microbiology. 2010. Vol. 60 (Pt. 2). P. 301–306. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.013250-0>.
35. Magurran A.E. Ecological Diversity and Its Measurement // Springer Netherlands. 1988.
36. Monciardini P., Cavaletti L., Schumann P., Rohde M., Donadio S. *Conexibacter woesei* gen. nov., sp. nov., a novel representative of a deep evolutionary line of descent within the class Actinobacteria // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2003. Vol. 53 (Pt. 2). P. 569–576. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02400-0>.
37. Nievas F.L., Bogino P.C., Giordano W. Quorum sensing signaling molecules and their inhibitors in legume-associated bacteria / Editors: Singh V.P., Singh S., Tripathi D. K., Prasad S.M., Bhardwaj R., Chauhan D.K. In: Abiotic Stress and Legumes. Academic Press. 2021. P. 277–289. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815355-0.00014-X>.
38. Okamura K., Kawai A., Yamada T., Hiraishi A. *Acidipila rosea* gen. nov., sp. nov., an acidophilic chemoorganotrophic bacterium belonging to the phylum Acidobacteria // FEMS microbiology letters. 2011. Vol. 317 (2). P. 138–142. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02224.x>.
39. Pankratov T. A., Dedysh S. N. *Granulicella paludicola* gen. nov., sp. nov., *Granulicella pectinivorans* sp. nov., *Granulicella aggregans* sp. nov. and *Granulicella rosea* sp. nov., acidophilic, polymer-degrading acidobacteria from Sphagnum peat bogs // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2010. Vol. 60 (Pt. 12). P. 2951–2959. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.021824-0>.
40. Park S., Yoon J.H. *Hirschia litorea* sp. nov., isolated from seashore sediment, and emended description of the genus *Hirschia* // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2013. Vol. 63 (Pt. 5). P. 1684–1689. DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.044297-0>.
41. Paudel L., Ghimire N., Han S.R., Park H., Jung S.H., Oh T.J. Complete genome of *Nakamurella* sp. PAMC28650: genomic insights into its environmental adaptation and biotechnological potential // Functional & integrative genomics. 2022. Vol. 23 (1) P. 18. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10142-022-00937-6>.
42. Perez-Gimenez J., Mongiardini E.J., Althabegoiti M.J., Covelli J., Quelas J.I., Lopez-Garcia S.L., Lodeiro A.R. Soybean Lectin Enhances Biofilm Formation by *Bradyrhizobium japonicum* in the Absence of Plants // International Journal of Microbiology. 2009. Vol. 2009. P. 8. DOI: <https://doi.org/10.1155/2009/719367>.
43. Prashar P., Kapoor N., Sachdeva S. Rhizosphere: Its structure, bacterial diversity and significance // Reviews in Environmental Science and

- Biotechnology. 2013. Vol. 13. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11157-013-9317-z>.
44. Rinaudi L.V., Giordano W. An integrated view of biofilm formation in rhizobia // FEMS Microbiology Letters. 2010. Vol. 304. P. 1–11. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2009.01840.x>.
45. Schloss P.D., Westcott S.L., Ryabin T., Hall J.R., Hartmann M., Hollister E.B., Lesniewski R.A., Oakley B.B., Parks D.H., Robinson C.J., Sahl J.W., Stres B., Thallinger G.G., Van Horn D.J., Weber C.F. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities // Applied and environmental microbiology. 2009. Vol. 75 (23). P. 7537–7541. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09>.
46. Walsh C.M., Gebert M.J., Delgado-Baquerizo M., Maestre F.T., Fierer N.A Global Survey of Mycobacterial Diversity in Soil // Applied and environmental microbiology. 2019. Vol. 85 (17). DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01180-19>.
47. Wilhelm R.C. Following the terrestrial tracks of *Caulobacter* – redefining the ecology of a reputed aquatic oligotroph // The ISME journal. 2018. Vol. 12 (12). P. 3025–3037. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0257-z>.
48. Zhang Y., Binbin Ouyang, Wenli Zhang, Cuie Guang, Wei Xu, Wanmeng Mu Deoxynivalenol: Occurrence, toxicity, and degradation // Food Control. 2024. Vol. 155. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2023.110027>.
49. MOTHUR. URL: [https://mothur.org/wiki/miseq\\_sop/](https://mothur.org/wiki/miseq_sop/).

## REFERENCES

1. Baboshin M. A., Golovleva L.A., Aerobic bacterial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and its kinetic aspects, *Mikrobiologiya*, 2012, Vol. 81 (6), pp. 639–650, DOI: <https://doi.org/10.1134/S0026261712060021>.
2. Belov A.A., Cheptsov V.S., Lysak L.V., *Metody identifikatsii pochvennykh mikroorganizmov* (Methods of identification of soil microorganisms). Moscow: MAKS Press, 2020, 196 p.
3. Golovchenko A.V., Gracheva T.A., Semenova T.A., Morozov A.A., Samigullina S.R., Glukhova T.V., Inisheva L.I., Mitselial'nyi komponent eutrofnyykh torfyanykh pochv v zone aktivnoi destrukttsii organicheskogo detrita (Mycelial component of eutrophic peat soils in the zone of active destruction of organic detritus), *Pochvovedenie*, 2023, Vol. 5, pp. 536–549, DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601232>.
4. Goryachkin S.V., Geografiya ekstremal'nykh pochv i pochvopodobnykh system (Geography of extreme soils and soil-like systems), *Vestnik Rossiiskoi*

*Akademii Nauk*, 2022, Vol. 92, No. 6, 5pp. 64–571.

5. Es'kov A.K., Abakumov E.V., Tiunov A.V., Ageotropnye vozduzhnye korni-“ulavlivateli” gnezdovykh epifitov i ikh rol' v formirovanii podveshennykh pochv (Ageotropic aerial roots-“catchers” of nesting epiphytes and their role in the formation of suspended soils), *Zhurnal obshchei biologii*, 2017, Vol. 78 (3), pp. 54–68.

6. Es'kov A.K., Prilepskii N.G., Antipina V.A., Formirovanie epifitnykh soobshchestv v iskusstvennykh lesnykh posadkakh Yuzhnogo V'etnama (Formation of epiphytic communities in artificial forest plantations of Southern Vietnam), *Ekologiya*, 2020, Vol. 3, pp. 171–180, DOI: <https://doi.org/10.31857/S0367059720030075>.

7. Kniازهva A.V., Lysak L.V., Manucharova N.A., Lapygina E.V., Aleksandrova A.V., Chislennost' i taksonomicheskoe raznoobrazie prokariot allyuvial'noi buroi pochvy i sopryazhennykh substratov (V'etnam, zapovednik Pukhoat) (Abundance and taxonomic diversity of prokaryotes in alluvial brown soil and associated substrates (Vietnam, Pukhoat Nature Reserve)), *Pochvovedenie*, 2022, Vol. 10, pp. 1290–1300, DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22100070>.

8. Merkel' A.Yu., Tarnovetskii I.Yu., Podosokorskaya O.A., Toshchakov S.V., Analiz sistem praimerov na gen 16S rRNK dlya profilirovaniya termofil'nykh mikrobnnykh soobshchestv (Analysis of primer systems for the 16S rRNA gene for profiling thermophilic microbial communities), *Mikrobiologiya*, 2019, Vol. 88 (6), pp. 655–664, DOI: <https://doi.org/10.1134/S0026365619060119>.

9. Zvyagintsev D.G., *Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii* (Methods of soil microbiology and biochemistry), Moscow: Izd-vo MGU, 1991, 304 p.

10. Nguen Van Tkhin', Okolelova A.A., *Bioraznoobrazie i svoystva pochv biosfernogo zapovednika Dong Nai Yuzhnogo V'etnama* (Biodiversity and properties of soils in the Dong Nai Biosphere Reserve of Southern Vietnam), Volgograd: VolgGTU, 2017, 160 p.

11. Pankratov T.A., Acidobacteria in microbial communities of the bog and tundra lichens, *Microbiology*, 2012, Vol. 81, No. 1, pp. 51–58, DOI: <https://doi.org/10.1134/S0026261711060166>.

12. Chernov T.I., Zhelezova A.D., Tkhakakhova A.K., Mikrobiomy tselinnykh pochv tropicheskikh lesov yuzhnogo V'etnama (Microbiomes of virgin soils of tropical forests of Southern Vietnam), *Mikrobiologiya*, 2019, Vol. 88 (4), pp. 479–489, DOI: <https://doi.org/10.1134/S0026365619040049>.

13. Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Kutovaya O.V., Otsenka razlichnykh indeksov raznoobraziya dlya kharakteristiki pochvennogo prokariotnogo soobshchestva po dannym metagenomnogo analiza (Evaluation of various diversity indices for characterizing the soil prokaryotic community based on

metagenomic analysis), *Pochvovedenie*, 2015, pp. 462–468, DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X15040036>.

14. Caporaso J.G., Lauber C.L., Walters W.A., Berg-Lyons D., Lozupone C.A., Turnbaugh P.J., Fierer N., Knight R., Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, Vol. 108, pp. 4516–4522, DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1000080107>.

15. Cavaletti L., Monciardini P., Schumann P., Rohde M., Bamonte R., Busti E., Sosio M., Donadio S., *Actinospica robiniae* gen. nov., sp. nov. and *Actinospica acidiphila* sp. nov.: Proposal for Actinospicaceae fam. nov. and Catenulisporinae subord. nov. in the order Actinomycetales, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2006, Vol. 56, pp. 1747–53, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.63859-0>.

16. Challacombe J.F., Eichorst S.A., Hauser L., Land M., Xie G., Kuske C.R., Biological consequences of ancient gene acquisition and duplication in the large genome of *Candidatus Solibacter usitatus* Ellin6076, *PloS one*, 2011, Vol. 6 (9), DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024882>.

17. Chao A., Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability, *Biometrics*, 1987, Vol. 43 (4), pp. 783–791, DOI: <https://doi.org/10.2307/2531532>.

18. Cong P., Dung D., Hien T., Hien N., Choudhury A., Kecskés M., Kennedy I., Inoculant plant growth-promoting microorganisms enhance utilisation of urea-N and grain yield of paddy rice in southern Vietnam, *European Journal of Soil Biology*, 2015, Vol. 45, pp. 52–61, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.06.006>.

19. Czieborowski M., Hübenthal A., Poehlein A., Vogt I., Philipp B., Genetic and physiological analysis of biofilm formation on different plastic surfaces by *Sphingomonas* sp. strain S2M10 reveals an essential function of sphingan biosynthesis, *Microbiology*, 2020, Vol. 166 (10), pp. 918–935, DOI: <https://doi.org/10.1099/mic.0.000961>.

20. Donald J., Maxfield P., Leroy C., Ellwood M.D., Epiphytic suspended soils from Borneo and Amazonia differ in their microbial community composition, *Acta Oecologica*, 2020, Vol. 1, pp. 106, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103586>.

21. Dorchenkova Y.A., Gracheva T.A., Babich T.L., Sokolova D.S., Alexandrova A.V., Pham G.T.H., Lysak L.V., Golovchenko A.V., Manucharova N.A., Soil Actinomycetes of Vietnam Tropical Forests, *Forests*, 2022, Vol. 13, pp. 1–23, DOI: <https://doi.org/10.3390/f13111863>.

22. Eberspächer J., Lingens F., The Genus *Phenylobacterium*, *The Prokaryotes*, 2006, Vol. 5, pp. 250–256, DOI: [https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1\\_13](https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1_13).

23. Eskov A.K., Zverev A.O., Abakumov E.V., Microbiomes in Suspended Soils of Vascular Epiphytes Differ from Terrestrial Soil Microbiomes and from Each Other, *Microorganisms*, 2021, Vol. 9, pp. 1033, DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms9051033>.
24. Falagán C., Johnson D.B., *Acidibacter ferrireducens* gen. nov., sp. nov.: an acidophilic ferric iron-reducing gammaproteobacterium, *Extremophiles: life under extreme conditions*, 2014, Vol. 18 (6), pp. 1067–1073, DOI: <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0684-3>.
25. García-Fraile P., Benada O., Cajthaml T., Baldrian P., Lladó S., *Terracidiphilus gabretensis* gen. nov., sp. nov., an Abundant and Active Forest Soil Acidobacterium Important in Organic Matter Transformation, *Applied and environmental microbiology*, 2016, Vol. 82 (2), pp. 560–569, DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.03353-15>.
26. Gopikrishnan V., Radhakrishnan M., Krupakar P., Manigundan K., Abirami B., Reshma S., Endosymbiotic interactions of actinobacteria with the insects, *Microbial Symbionts*, Academic Press, 2023, pp. 645–658, DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-99334-0.00001-3>.
27. Green S.J., Prakash O., Jasrotia P., Overholt W.A., Cardenas E., Hubbard D., Tiedje J.M., Watson D.B., Schadt C.W., Brooks S.C., Kostka J.E., Denitrifying bacteria from the genus *Rhodanobacter* dominate bacterial communities in the highly contaminated subsurface of a nuclear legacy waste site, *Applied and environmental microbiology*, 2012, Vol. 78 (4), pp. 1039–1047, DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.06435-11>.
28. Gulati P., Ghosh M., Biofilm forming ability of *Sphingomonas paucimobilis* isolated from community drinking water systems on plumbing materials used in water distribution, *J Water Health*, 2017, Vol. 15 (6), pp. 942–954, DOI: <https://doi.org/10.2166/wh.2017.294>.
29. Hennessee C.T., Seo J.S., Alvarez A.M., Li Q.X., Polycyclic aromatic hydrocarbon-degrading species isolated from Hawaiian soils: *Mycobacterium crocinum* sp. nov., *Mycobacterium pallens* sp. nov., *Mycobacterium rutilum* sp. nov., *Mycobacterium rufum* sp. nov. and *Mycobacterium aromaticivorans* sp. nov., *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2009, Vol. 59 (Pt. 2), pp. 378–387, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65827-0>.
30. Indrasumunar A., Menzies N.W., Dart P.J., Laboratory prescreening of *Bradyrhizobium japonicum* for low pH, Al and Mn tolerance can be used to predict their survival in acid soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, Vol. 48, pp. 135–141, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.019>.
31. Jung J., Park W., Acinetobacter species as model microorganisms in environmental microbiology: current state and perspectives, *Applied microbiology and biotechnology*, 2015, Vol. 99 (6), pp. 2533–2548, DOI: <https://doi.org/10.1007/s00253-015-6439-y>.

32. Koch I.H., Gich F., Dunfield P.F., Overmann J., *Edaphobacter modestus* gen. nov., sp. nov., and *Edaphobacter aggregans* sp. nov., acidobacteria isolated from alpine and forest soils, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2008, Vol. 58 (Pt. 5), pp. 1114–1122, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65303-0>.
33. Kulichevskaya I.S., Kostina L.A., Valášková V., Rijpstra W.I.C., Sinninghe Damsté J.S., de Boer W., Dedysh S.N., *Acidicapsa borealis* gen. nov., sp. nov. and *Acidicapsa ligni* sp. nov., subdivision 1 Acidobacteria from Sphagnum peat and decaying wood, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2012, Vol. 62 (Pt. 7), pp. 1512–1520, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.034819-0>.
34. Kulichevskaya I.S., Suzina N.E., Liesack W., Dedysh S.N., *Bryobacter aggregatus* gen. nov., sp. nov., a peat-inhabiting, aerobic chemo-organotroph from subdivision 3 of the Acidobacteria, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2010, Vol. 60 (Pt. 2), pp. 301–306, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.013250-0>.
35. Magurran A.E., Ecological Diversity and Its Measurement, *Springer Netherlands*, 1988.
36. Monciardini P., Cavaletti L., Schumann P., Rohde M., Donadio S., *Conexibacter woesei* gen. nov., sp. nov., a novel representative of a deep evolutionary line of descent within the class Actinobacteria, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2003, Vol. 53 (Pt. 2), pp. 569–576, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02400-0>.
37. Nievas F.L., Bogino P.C., Giordano W., Quorum sensing signaling molecules and their inhibitors in legume-associated bacteria, In: Singh V.P., Singh S., Tripathi D. K., Prasad S.M., Bhardwaj R., Chauhan D.K. (Eds), *Abiotic Stress and Legumes*, Academic Press, 2021, pp. 277–289, DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815355-0.00014-X>.
38. Okamura K., Kawai A., Yamada T., Hiraishi A., *Acidipila rosea* gen. nov., sp. nov., an acidophilic chemoorganotrophic bacterium belonging to the phylum Acidobacteria, *FEMS microbiology letters*, 2011, Vol. 317 (2), pp. 138–142, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02224.x>.
39. Pankratov T.A., Dedysh S.N., *Granulicella paludicola* gen. nov., sp. nov., *Granulicella pectinivorans* sp. nov., *Granulicella aggregans* sp. nov. and *Granulicella rosea* sp. nov., acidophilic, polymer-degrading acidobacteria from Sphagnum peat bogs, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2010, Vol. 60 (Pt. 12), pp. 2951–2959, DOI: <https://doi.org/10.1099/ijs.0.021824-0>.
40. Park S., Yoon J.H., *Hirschia litorea* sp. nov., isolated from seashore sediment, and emended description of the genus Hirschia, *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 2013, Vol. 63 (Pt. 5), pp.

1684–1689, DOI: <https://doi.org/10.1099/jjs.0.044297-0>.

41. Paudel L., Ghimire N., Han S.R., Park H., Jung S.H., Oh T.J., Complete genome of *Nakamurella* sp. PAMC28650: genomic insights into its environmental adaptation and biotechnological potential, *Functional & integrative genomics*, 2022, Vol. 23 (1), pp. 18, DOI: <https://doi.org/10.1007/s10142-022-00937-6>.

42. Perez-Gimenez J., Mongiardini E.J., Althabegoiti M.J., Covelli J., Quelas J.I., Lopez-Garcia S.L., Lodeiro A., R. Soybean Lectin Enhances Biofilm Formation by *Bradyrhizobium japonicum* in the Absence of Plants, *International Journal of Microbiology*, 2009, Vol. 2009, pp. 8, DOI: <https://doi.org/10.1155/2009/719367>.

43. Prashar P., Kapoor N., Sachdeva S., Rhizosphere: Its structure, bacterial diversity and significance, *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 2013, Vol. 13, DOI: <https://doi.org/10.1007/s11157-013-9317-z>.

44. Rinaudi L.V., Giordano W., An integrated view of biofilm formation in rhizobia, *FEMS Microbiology Letters*, 2010, Vol. 304, pp. 1–11, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2009.01840.x>.

45. Schloss P.D., Westcott S.L., Ryabin T., Hall J.R., Hartmann M., Hollister E.B., Lesniewski R.A., Oakley B.B., Parks D.H., Robinson C.J., Sahl J.W., Stres B., Thallinger G.G., Van Horn D.J., Weber C.F., Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities, *Applied and environmental microbiology*, 2009, Vol. 75 (23), pp. 7537–7541, DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01541-09>.

46. Walsh C.M., Gebert M.J., Delgado-Baquerizo M., Maestre F.T., Fierer N., A Global Survey of Mycobacterial Diversity in Soil, *Applied and environmental microbiology*, 2019, Vol. 85 (17), DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.01180-19>.

47. Wilhelm R.C., Following the terrestrial tracks of *Caulobacter* - redefining the ecology of a reputed aquatic oligotroph, *The ISME journal*, 2018, Vol. 12 (12), pp. 3025–3037, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0257-z>.

48. Zhang Y., Binbin Ouyang, Wenli Zhang, Cuie Guang, Wei Xu, Wanmeng Mu Deoxynivalenol: Occurrence, toxicity, and degradation, *Food Control*, 2024, Vol. 155, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2023.110027>.

49. MOTHUR, URL: [https://mothur.org/wiki/miseq\\_sop/](https://mothur.org/wiki/miseq_sop/).