



## Сорт-штаммовая специфичность взаимодействия *Bacillus subtilis* с растениями *Phaseolus vulgaris* L. при солевом стрессе

О.В. Маркова✉\*, С.Р. Гарипова\*, Л.И. Пусенкова\*\*

\*Уфимский университет науки и технологий, г. Уфа, Российская Федерация

\*\*Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа, Российская Федерация

**Аннотация.** Эффективность инокуляции сельскохозяйственных культур ростстимулирующими бактериями может зависеть от сорта растений и условий среды. Проанализированы реакции трехнедельных растений сортов Уфимская и Золотистая на инокуляцию штаммами 26Д и 10-4 в норме и при стрессе (1% NaCl 48 ч). Сорт Золотистая формировал меньшую биомассу и площадь листьев, но превосходил сорт Уфимская по содержанию хлорофилла и оводненности корней, на стресс реагировал снижением содержания фотосинтетических пигментов и уменьшением оводненности корней. Инокуляция способствовала сохранению этих показателей на уровне нестрессированных растений, при этом положительный эффект штамма 26Д выразился во влиянии на состав пигментов, а штамма 10-4 – в оводненности корней. Сорт Уфимская при стрессе улучшал водный статус корней, на который инокуляция оказала слабое или негативное воздействие, но снижение уровня синтетических пигментов при стрессе было восполнено за счет инокуляции обоими штаммами. По биомассе трехнедельных растений выявлено, что сорт Золотистая положительно отзывался на инокуляцию обоими штаммами как в норме, так и при стрессе, а сорт Уфимская в норме негативно реагировал на инокуляцию штаммом 26Д, но при стрессе эффект от инокуляции обоими штаммами был положительным. Содержание малонового диальдегида в корнях инокулированных растений обоих сортов снижалось по сравнению с неинокулированным контролем в норме и при стрессе по сравнению со стресс-индуцированным контролем. Выявленные различия в реакциях растений на инокуляцию служат базой для дальнейшего анализа эффективных/неэффективных сорт-штаммовых комбинаций симбиотических партнеров.

**Ключевые слова:** *Bacillus subtilis*, *Phaseolus vulgaris* L., засоление, малоновый диальдегид, фотосинтетические пигменты

**Финансирование.** Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 23-24-00602.

**Для цитирования:** Маркова О.В., Гарипова С.Р., Пусенкова Л.И. Сорт-штаммовая специфичность взаимодействия *Bacillus subtilis* с растениями *Phaseolus vulgaris* L. при солевом стрессе // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2023. Т. 13. N 3. С. 350–358. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2023-13-3-350-358>. EDN: NQHWYM.

### PHYSICO-CHEMICAL BIOLOGY

Original article

## Variety-strain interaction specificity of *Bacillus subtilis* with salt-stressed *Phaseolus vulgaris* L. plants

Oksana V. Markova✉\*, Svetlana R. Garipova\*, Ludmila I. Pusenkova\*\*

\*Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russian Federation

\*\* Bashkiria Research Agricultural Institute, Ufa Federal Research Center RAS, Ufa, Russian Federation

**Abstract.** The effectiveness of crop inoculation using growth-stimulating bacteria can depend on the plant variety and environmental conditions. The reactions of three-week-old plants of the Ufinskaya and Zolotistaya green bean varieties to inoculation with strains 26D and 10-4 in normal conditions and under stress (1% NaCl 48 h) were analysed. Although the Zolotistaya variety formed less biomass and leaf area, it surpassed the Ufinskaya variety in terms of chlorophyll and root water content, as well as reacting to stress by reducing the content of photosynthetic pigments and root water content. Inoculation contributed to the preservation of these indicators at the level of non-stressed

© Маркова О.В., Гарипова С.Р., Пусенкова Л.И., 2023

plants: the positive effect of strain 26D was expressed in the effect on the composition of pigments, while that of strain 10-4 was expressed in the hydration of roots. Under stress, the Ufinskaya variety improved the water status of the roots, on which inoculation had a weak or negative effect; however, the decrease in the level of synthetic pigments under stress was compensated by inoculation with both strains. According to the biomass of three-week-old plants, the Zolotistaya variety was shown to respond positively to inoculation with both strains both normally and under stress, while the Ufinskaya variety tended to react negatively to inoculation with strain 26D; under stress, the effect of inoculation with both strains was positive. Compared with the stress-induced control, the malondialdehyde content in the roots of inoculated plants of both varieties decreased in comparison with that of the uninoculated control both in normal conditions and under stress. The revealed differences in plant reactions to inoculation serve as a basis for further analysis of the effectiveness of variety-strain combinations of symbiotic partners.

**Keywords:** *Bacillus subtilis*, *Phaseolus vulgaris* L., salinization, malondialdehyde, photosynthetic pigments

**Funding.** The study was financially supported by the Russian Science Foundation grant 23-24-00602.

**For citation:** Markova O.V., Garipova S.R., Pusenkova L.I. Variety-strain interaction specificity of *Bacillus subtilis* with salt-stressed *Phaseolus vulgaris* L. plants. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2023;13(3):350-358. (In Russian). <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2023-13-3-350-358>. EDN: NQHWYM.

## ВВЕДЕНИЕ

Растения имеют целый арсенал возможностей противодействия неблагоприятным факторам среды [1]. Вместе с тем симбиоз с эндофитными бактериями повышает их адаптивный потенциал, стимулирует рост и увеличивая устойчивость к стрессам [2–4]. Механизмы влияния бактерий на растения разнообразны [5–7], реакции сортов сельскохозяйственных культур на инокуляцию разными штаммами специфичны [8–10] и могут зависеть от степени стресса [11].

На основе многолетних данных установлено, что сорт фасоли Уфимская характеризовался более высоким коэффициентом адаптированности, проявлял меньшую вариабельность урожая в контрастных условиях среды по сравнению с сортом Золотистая [12]. В полевых условиях инокуляция этих сортов штаммами *Bacillus subtilis* 26Д и 10-4 приводила как к эффективному, так и неэффективному симбиозу, оцениваемому по конечной семенной продуктивности [13, 14]. Для прогноза характера симбиотических взаимоотношений эндофитных бактерий с растениями важно обладать знанием механизмов действия эндофитных штаммов на растения и пониманием того, какие свойства сортов являются лимитирующими, могут ли они быть восполнены за счет физиологической активности инокулируемых штаммов как в нормальных условиях, так и при воздействии стресса. В качестве предварительного показателя эффективности эндофитного симбиоза было предложено учитывать степень снижения уровня малонового диальдегида (МДА) в корнях инокулированных растений фасоли по отношению к неинокулированным [15].

Есть представление о том, что к разным видам стресса растения проявляют сходные физиолого-биохимические реакции [1]. Ответ растений на инокуляцию при засолении [6, 7, 10, 11] может в определенной степени служить моделью для анализа эффективности взаимодействия штаммов эндофитных бактерий с растениями в стрессовых условиях. Ранее при изучении влияния суточной экспозиции двухнедельных растений сорта Золотистая в 2%-м растворе NaCl на ростовые и биохимические показатели инокулированных данными штаммами растений было выявлено, что одним из механизмов повышения жизнеспособности растений являлась лигнизация клеточных стенок, которая была в большей степени выражена у растений, инокулированных

штаммом 10-4, по сравнению со штаммом 26Д, и это совпадало с улучшением ряда ростовых показателей недельных растений как в норме, так и при стрессе [16]. Особенности взаимодействия данных штаммов с растениями сорта Уфимская в условиях засоления ранее не были изучены. В данном исследовании была поставлена цель – сравнить физиолого-биохимические показатели 2-х сортов фасоли (Золотистая и Уфимская) в ответ на инокуляцию штаммами *B. subtilis* 26Д и 10-4 в нормальных условиях и в условиях менее интенсивного (1% NaCl), но более продолжительного (48 ч) стресса.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Исследования проводили на растениях фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) районированных сортов Золотистая и Уфимская. Для инокуляции семян использовали эндофитные бактерии, полученные из коллекции Башкирского научно-исследовательского института сельского хозяйства – обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра РАН: штамм *B. subtilis* 26Д (ВКПМ № 016-02-2491-1), входящий в состав препарата «Фитоспорин-М» (НВП «Башинком», Россия), и штамм *B. subtilis* 10-4 (ВКПМ В-12988). Для приготовления бактериального препарата использовали суспензии споровых культур бактерий, выращенных на мясо-пептонном агаре при температуре 37 °С. Плотность клеток бактерий в суспензии нормировали по стандарту мутности Тарасевича: для *B. subtilis* 26Д использовали титр 10<sup>8</sup> КОЕ/мл по рекомендации производителя, для *B. subtilis* 10-4 – титр 10<sup>5</sup> КОЕ/мл по эффективности проведенных ранее лабораторных и полевых опытов.

Поверхность семян промывали водопроводной водой с детергентом, трижды ополаскивали дистиллированной водой, затем поверхностно стерилизовали в 96%-м этаноле в течение 10 мин, ополаскивали дистиллированной водой. Инокуляцию штаммами 26Д и 10-4 проводили путем замачивания семян в суспензии бактериальных клеток в течение 1 ч в термостате при температуре 28 °С, контролем служили необработанные семена, которые замачивали в стерильной воде. Затем семена переносили в кюветы 14x10 см на увлажненный песок (80% от полной влагоемкости) и проращивали в термостате при температуре 22–24 °С. На седьмые сутки однородные проростки высаживали

в пластиковые сосуды объемом 250 мл, заполненные стерильным песком. На дно сосудов в качестве дренажа помещали слой гальки объемом 50 г. Влажность субстрата поддерживали на уровне 80% от полной влагоемкости. Растения выращивали в течение 2-х недель при температуре 23–25 °С и 12-часовом естественном фотопериоде. Трехнедельные растения на 48 ч подвергали засолению 1%-м раствором NaCl.

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений определяли в спиртовом экстракте: 0,2 г растительного материала погружали в 10 мл 96%-го этанола и оставляли в темноте на 1 сутки. Оптическую плотность спиртового раствора измеряли на спектрофотометре ПЭ-53008 (ГК «Экрес», Россия) при длинах волн 665, 649 и 440,5 нм, соответствующих максимумам поглощения хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов соответственно, и выражали в мг/л сырой массы. Степень оксидативного стресса в корнях растений фасоли определяли по накоплению МДА методом спектрофотометрии при длинах волн 540 и 590 нм, оценивая концентрацию продуктов реакции с тиобарбитуровой кислотой в вытяжках трихлоруксусной кислоты, и выражали в нМ/г сырой массы [17]. Для определения содержания воды в растениях отбирали пробы побегов и корней растений, высушивали их до постоянной массы с периодическим взвешиванием [18]. Обезвоживание на воздухе проводили в течение 4 ч, высушивание осуществляли в сушильном шкафу, нагретом до температуры 100–105 °С. Рассчитывали общую водоненность (*W*), водоудерживающую способность (*R*) в пробах, используя формулы:

$$W = 100 \cdot (M - M_2) / M,$$

$$R = 100 \cdot ((M - M_2) - (M - M_1)) / M = 100 \cdot (M_1 - M_2) / M,$$

где *M* – масса свежей пробы; *M*<sub>1</sub> – масса пробы спустя сутки; *M*<sub>2</sub> – масса пробы после высушивания.

Статическую обработку данных проводили с помощью программ Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 8.0. Биологические повторы представляли собой анализ 4-х растений, с каждого из которых анализировали

по 2 листа, биохимические анализы осуществляли в 3-кратной повторности для каждого варианта опыта. Достоверность различий определяли по *t*-тесту (*p* < 0,05).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В норме и при стрессе сорта фасоли по-разному взаимодействовали с бактериями (рис. 1). В норме инокуляция штаммом 26Д сорта Золотистая привела к увеличению массы растений в 2,3 раза, тогда как при инокуляции этим штаммом сорта Уфимская масса трехнедельных растений была на 21% меньше, чем у контрольных растений. При стрессе оба штамма 10-4 и 26Д способствовали увеличению массы растений обоих сортов от 17 до 69%. Сопоставляя данные по массе инокулированных трехнедельных растений с результатами семенной продуктивности в полевых опытах [13, 14], можно отметить следующие совпадения: во-первых, сорт Золотистая положительно отзывался на инокуляцию обоими штаммами как в норме, так и при стрессе; во-вторых, сорт Уфимская положительно реагировал на обработку бактериями только при стрессе, а также несовпадения: в полевых условиях инокуляция сорта Уфимская штаммом 26Д была неэффективной, тогда как в данном эксперименте эта закономерность наблюдалась только в нормальных условиях.

Анализ других ростовых параметров 15-дневных растений показал, что при взаимодействии с сортом Золотистая оба штамма стимулировали на 15% рост побегов и увеличение на 65% площади листьев по сравнению с контролем (рис. 2). При взаимодействии с сортом Уфимская штамм 10-4 способствовал формированию более низкорослых растений, но с большей (на 9%), чем в контроле, площадью листьев. Таким образом, по данным морфометрическим показателям не прослеживались выраженные сортоспецифические взаимодействия, которые обнаружились неделю спустя по биомассе растений (см. рис. 1).

Следует отметить, что в варианте инокуляции сорта Уфимская штаммом 10-4 в полевых экспериментах также отмечено формирование более низкорослых растений, что, возможно, связано с усилением энергии роста в

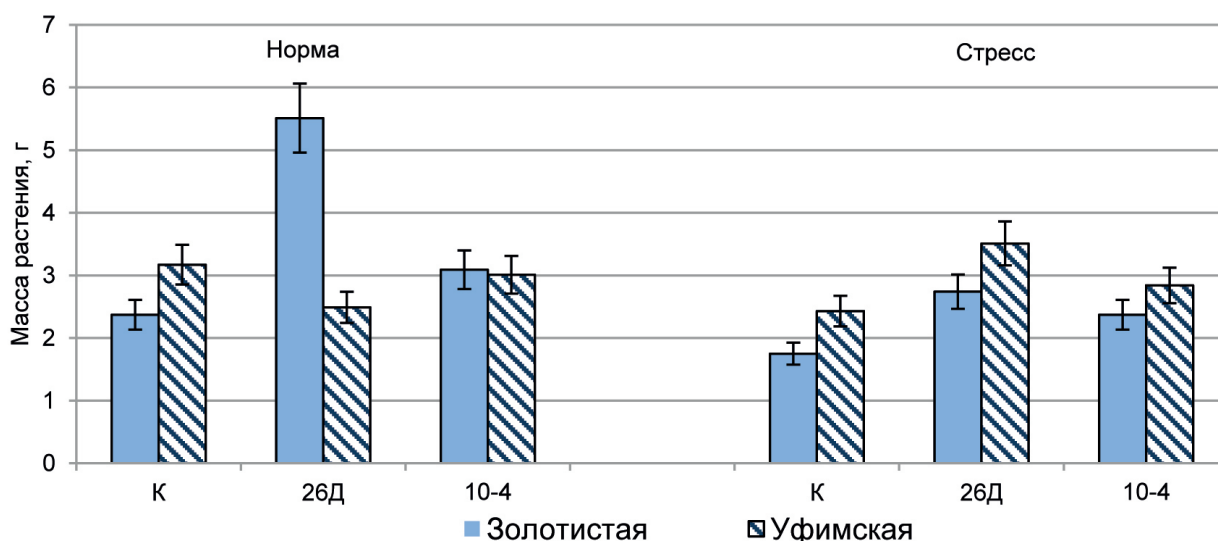


Рис. 1. Влияние штаммов *B. subtilis* на массу 21-суточных растений фасоли

Fig. 1. Effect of *B. subtilis* strains on the weight of 21-day-old bean plants



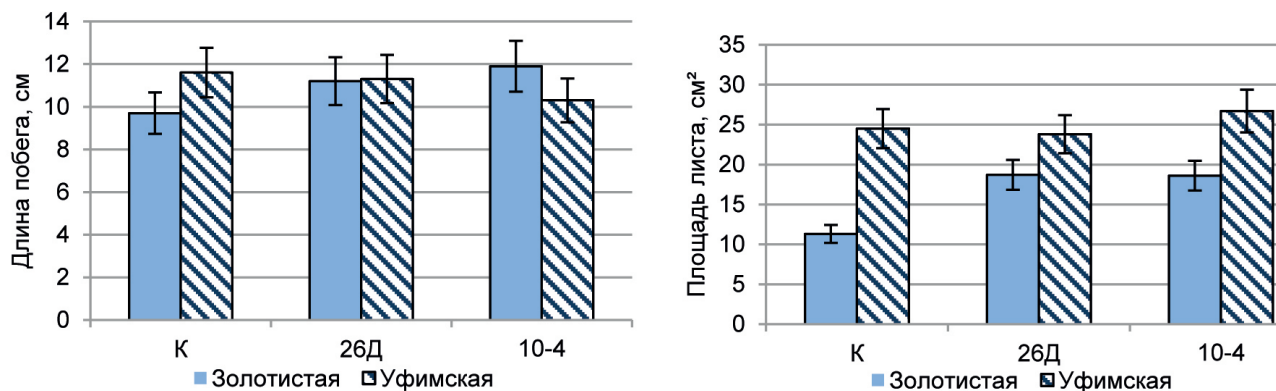


Рис. 2. Влияние штаммов *B. subtilis* 26Д и 10-4 на длину побега и площадь листьев 15-суточных растений фасоли

Fig. 2. Effect of *B. subtilis* 26D and 10-4 strains on shoot length and leaf area of 15-day-old bean plants

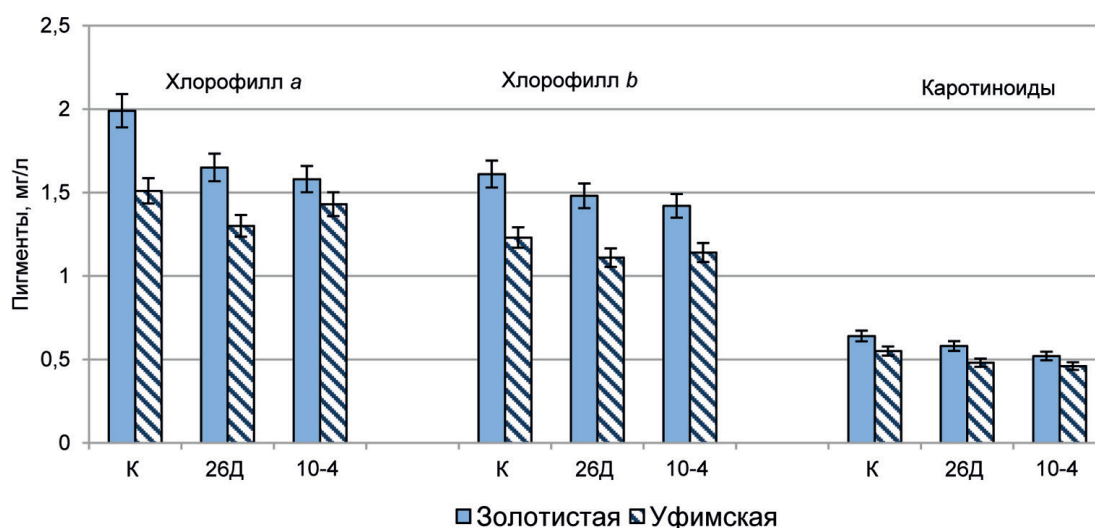


Рис. 3. Влияние штаммов *B. subtilis* на содержание фотосинтетических пигментов 21-суточных растений фасоли в нормальных условиях

Fig. 3. Effect of *B. subtilis* strains on the content of photosynthetic pigments in 21-day-old bean plants under normal conditions

направлении увеличения длины главного корня еще на стадии проростков [13] и также с большей (на 8%), чем в контроле, площадью листьев на 40-й день от посева [14]. Таким образом, данная особенность сорт-штаммовых взаимодействий воспроизводилась ранее как в модельных, так и в полевых условиях.

Анализ содержания фотосинтетических пигментов в листьях показал, что в растениях сорта Уфимская оно было на 24% меньше, чем у сорта Золотистая (см. рис. 2). Следует отметить, что при этом площадь листьев сорта Уфимская вдвое превосходила таковую у сорта Золотистая (см. рис. 2). В инокулированных вариантах обоих сортов отмечено уменьшение содержания фотосинтетических пигментов (рис. 3), при этом в растениях сорта Золотистая, вероятно, оно компенсировалось увеличением площади листьев на 65% к контролю (см. рис. 2), тогда как растения сорта Уфимская, инокулированные штаммом 26Д, не имели такого преимущества. При засолении содержание хлорофилла а и каротиноидов в листьях обоих сортов уменьшилось от 15 до 40% по сравнению с нормальными условиями, но в инокулированных вариантах оно сохранилось таким же, как у нестрессированных растений (рис. 4). Можно

предположить, что вклад бактерий в поддержание целостности фотосинтетической системы состоял в увеличении площади листьев, возможно, за счет развития сосудистой ткани листа или лигнификации клеточных стенок, показанной в работе [16].

Оводненность и водоудерживающая способность были измерены и в корнях, и в побегах. Но, в отличие от значений этих показателей в побегах, которые статистически не отличались в разных вариантах опыта (данные не представлены), в корнях различия между вариантами опыта были существенными (рис. 5). В нормальных условиях оводненность корней сорта Золотистая (85%) была выше, чем у сорта Уфимская (63%). Но в условиях стресса этот показатель изменился противоположным образом, что указывает на высокую резистентность сорта Уфимская к неблагоприятным факторам среды и отсутствие этого свойства у сорта Золотистая. При этом в нормальных условиях инокулированные растения сорта Золотистая имели 10%-е уменьшение оводненности в корнях по сравнению с контролем, а растения сорта Уфимская реагировали на инокуляцию увеличением этого показателя от 21 до 37%. При стрессе, напротив, на фоне пониженной оводненности в контроле у сорта

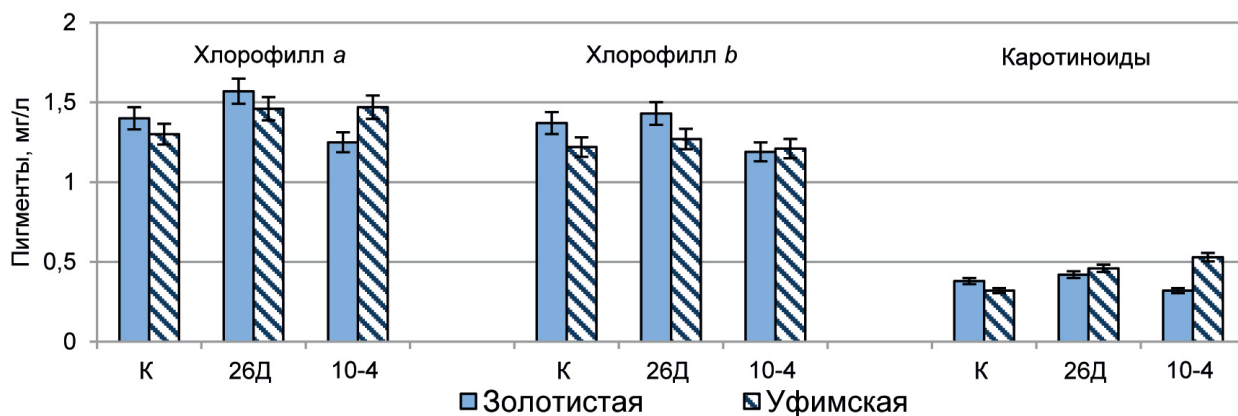


Рис. 4. Влияние штаммов *B. subtilis* на содержание фотосинтетических пигментов 21-суточных растений фасоли при стрессе

Fig. 4. Effect of *B. subtilis* strains on the content of photosynthetic pigments in 21-day-old bean plants under stress

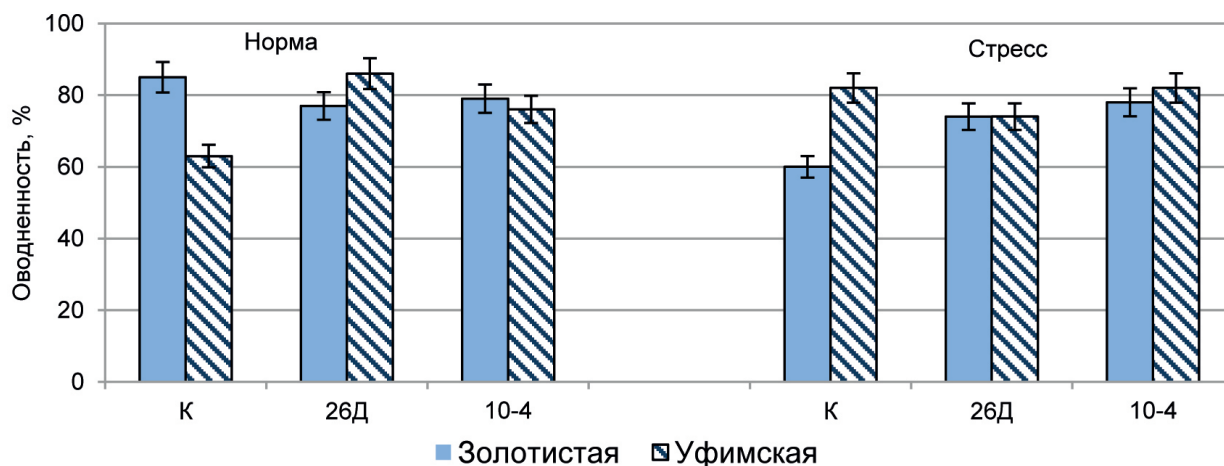


Рис. 5. Оводненность в корнях растений фасоли при инокуляции штаммами *B. subtilis* 26Д и 10-4 в нормальных условиях и при стрессе

Fig. 5. Water content in the roots of bean plants inoculated with *B. subtilis* 26D and 10-4 strains under normal conditions and under stress

Золотистая оба инокулированных варианта имели более высокие значения оводненности. На фоне более высокой оводненности корня в контроле сорта Уфимская инокуляция штаммом 26Д привела к 10%-му снижению значения этого показателя. Таким образом, обладая разной степенью резистентности к фактору засоления, сорт Золотистая повышал оводненность корней при взаимодействии с обоими штаммами бактерий, а сорт Уфимская уменьшал содержание свободной влаги при инокуляции штаммом 26Д.

Что касается водоудерживающей способности (рис. 6), то в нормальных условиях сорт Золотистая превосходил по этому показателю сорт Уфимская. Инокулированные варианты растений сорта Золотистая мало отличались от контрольных. Инокуляция обоими штаммами сорта Уфимская способствовала повышению этого показателя на 6% от контроля. При стрессе наблюдалась сорт-штаммовая специфичность: при инокуляции сорта Золотистая штаммом 26Д происходило повышение на 6% водоудерживающей способности по сравнению с контролем, а при инокуляции штаммом 10-4, напротив,

снижение на 4%. Это при том, что содержание воды в обоих вариантах инокуляции увеличивалось (см. рис. 5). Инокуляция сорта Уфимская, обладающего при стрессе высокой водоудерживающей способностью, приводила к снижению показателя от 4 до 9% по сравнению с контролем (см. рис. 6).

Различия между водным статусом инокулированных сортов в норме и при стрессе можно объяснить, если обратиться к полученным ранее сведениям о влиянии штаммов на формирование архитектуры корневой системы разных сортов: по длине главного корня 6-суточных проростков сорт Уфимская вдвое превосходил сорт Золотистая, инокуляция сорта Золотистая штаммом 26Д и особенно штаммом 10-4 способствовала равномерному увеличению как длины главного, так и всех корней растений [13]. По-видимому, такая архитектура корня позволила повысить от 23 до 30% по сравнению с контролем оводненность корня инокулированных растений сорта Золотистая (см. рис. 5). Сорт Уфимская на ранних стадиях развития реагировал на инокуляцию штаммом 10-4 увеличением длины главного корня,

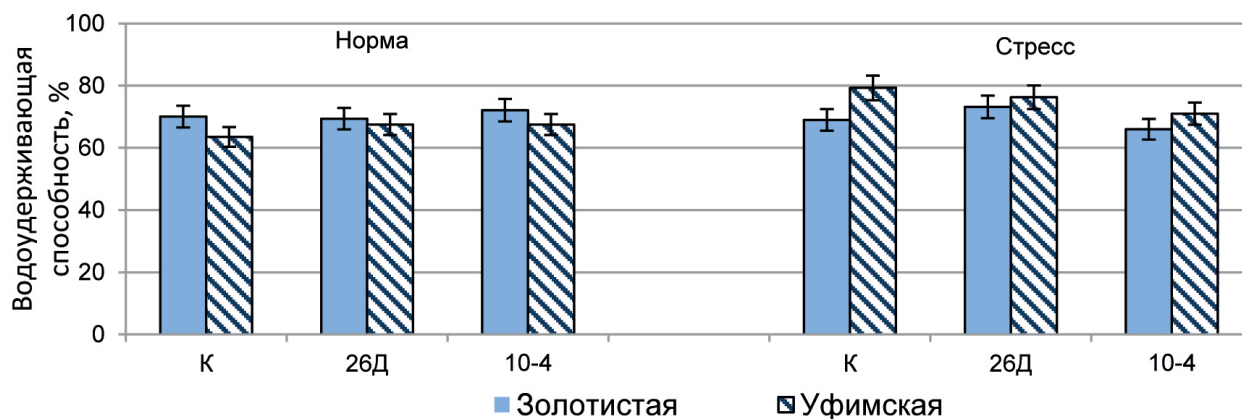


Рис. 6. Вододерживающая способность в корнях растений фасоли при инокуляции штаммами *B. subtilis* 26Д и 10-4 в нормальных условиях и при стрессе

Fig. 6. Water-retaining capacity in the roots of bean plants inoculated with *B. subtilis* 26D and 10-4 strains under normal conditions and under stress

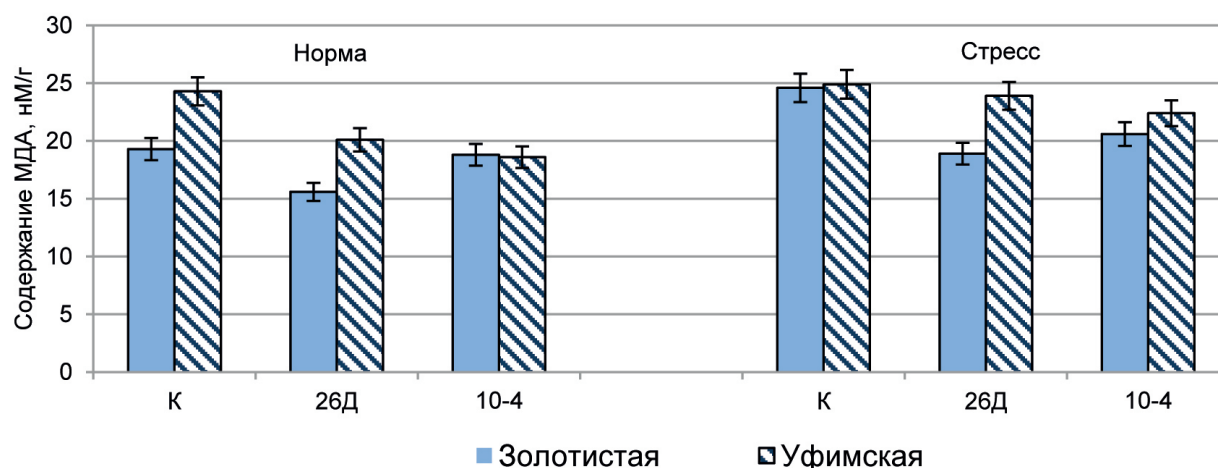


Рис. 7. Влияние штаммов *B. subtilis* на содержание малонового диальдегида в корнях 21-суточных растений фасоли

Fig. 7. Effect of *B. subtilis* strains on the content of malon dialdehyde in the roots of 21-day-old bean plants

сохраняя на уровне контроля длину и количество всех корней, тогда как инокуляция штаммом 26Д вызвала преимущественный рост боковых корней, сокращая рост главного корня [13], что в норме привело к увеличению оводненности, а при стрессе – к ее уменьшению в корнях (см. рис. 5).

Способность *B. subtilis* обеспечивать повышенное содержание воды в листьях растений фасоли без ущерба для скорости фотосинтеза была отмечена в работе [19]. В исследовании влияния предпосевной обработки пшеницы (яровой и озимой) штаммом *B. subtilis* 10-4 на рост было также выявлено различное воздействие на водный статус растений в зависимости от стратегии разных экотипов адаптации к стрессу [20], что согласуется с нашими исследованиями.

Процесс адаптации к любому стрессу сопровождается необходимостью восстановления редокс-баланса, вызванного накоплением активных форм кислорода, в удаление которых могут внести существенный вклад эндофитные бактерии благодаря активизации ферментов супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы, и конечным результатом этой работы может служить

содержание МДА [3, 7, 15]. В корнях инокулированных растений обоих сортов концентрация МДА снижалась по сравнению с неинокулированным контролем в норме и на фоне засоления по сравнению со стресс-индуцированным контролем (рис. 7). Наибольшее снижение по сравнению с каждым из контролей (в норме и при стрессе) отмечено для сорта Золотистая при инокуляции штаммом 26Д и для сорта Уфимская при инокуляции штаммом 10-4, т.е. для тех сорт-штаммовых комбинаций, которые были наиболее эффективными в продукционном процессе в полевых условиях 2018 года [13], что свидетельствует в пользу выдвинутого ранее предположения [15].

## ВЫВОДЫ

Сорт-штаммовая специфичность взаимодействия растений фасоли с эндофитными штаммами *B. subtilis*, выявленная в полевых условиях, подтвердилась по показателю массы трехнедельных растений в модельном эксперименте (штамм 26Д стимулировал рост сорта Золотистая и ингибировал рост сорта Уфимская). При этом длина побега и площадь листьев двухнедельных



растений указывали на стимулирующее влияние бактерий в любых вариантах бактериальных обработок.

Сорт-штаммовые отличия в содержании фотосинтетических пигментов обнаружены только в условиях стресса. Сорта отличались по накоплению/убыванию каротиноидов в ответ на инокуляцию, а штаммы дифференцированно влияли на количество зеленых пигментов.

Сорта отличались по уровню оводненности и водоудерживающей способности. Инокулированные растения сорта Золотистая получили преимущество по сравнению

с контролем по оводненности при стрессе, при этом штаммы по-разному влияли на уровень водоудерживающей способности. Сорт Уфимская положительно реагировал на бактеризацию только в оптимальных условиях, штамм 26Д уменьшал оводненность и водоудерживающую способность.

Содержание МДА в корнях инокулированных растений обоих сортов снижалось по сравнению с неинокулированным контролем в норме и на фоне засоления по сравнению со стресс-индуцированным контролем.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Munns R., Millar A.H. Seven plant capacities to adapt to abiotic stress // *Journal of Experimental Botany*. 2023. Vol. 74, no. 15. P. 4308–4323. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad179>.
2. Васильева Е.Н., Ахтемова Г.А., Жуков В.А., Тихонович И.А. Эндوفитные микроорганизмы в фундаментальных исследованиях и сельском хозяйстве // *Экологическая генетика*. 2019. Т. 17. N 1. С. 19–32. <https://doi.org/10.17816/ecogen17119-32>. EDN: KUMEWN.
3. Salvi P., Mahawar H., Agarrwal R., Kajal, Gautam V., Deshmukh R. Advancement in the molecular perspective of plant-endophytic interaction to mitigate drought stress in plants // *Frontiers in Microbiology*. 2022. Vol. 13. P. 981355. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.981355>.
4. Zhang Y., Yu X., Zhang W., Lang D., Zhang X., Cui G., et al. Interactions between endophytes and plants: beneficial effect of endophytes to ameliorate biotic and abiotic stresses in plants // *Journal of Plant Biology*. 2019. Vol. 62. P. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s12374-018-0274-5>.
5. Bhat M.A., Mishra A.K., Jan S., Bhat M.A., Kamal M.A., Rahman S., et al. Plant growth promoting rhizobacteria in plant health: a perspective study of the underground interaction // *Plants*. 2023. Vol. 12, no. 3. P. 629. <https://doi.org/10.3390/plants12030629>.
6. Zhang Y., Cui G., Zhang W., Lang D., Li Z., Zhang X. *Bacillus* sp. G2 improved the growth of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. related to antioxidant metabolism and osmotic adjustment // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2021. Vol. 43. P. 152. <https://doi.org/10.1007/s11738-021-03318-x>.
7. Zhou Y., Sang T., Tian M., Jahan M.S., Wang J., Li X., et al. Effects of *Bacillus cereus* on photosynthesis and antioxidant metabolism of cucumber seedlings under salt stress // *Horticulturae*. 2022. Vol. 8, no. 5. P. 463. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8050463>.
8. Курамшина З.М., Хайруллин Р.М., Смирнова Ю.В. Сортотзывчивость *Triticum aestivum* L. на инокуляцию клетками эндوفитных штаммов *Bacillus subtilis* // *Российская сельскохозяйственная наука*. 2019. N 6. С. 3–6. <https://doi.org/10.31857/S2500-2627201963-6>.
9. Гарипова С.Р., Гарифуллина Д.В., Маркова О.В., Уразбахтина Н.А., Хайруллин Р.М. Комплексная биологическая активность *in vitro* эндوفитных бактерий, выделенных из клубеньков гороха и фасоли // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2015. N 4-1. С. 25–28. EDN: UXPIFX.
10. Fan D., Subramanian S., Smith D.L. Plant endophytes promote growth and alleviate salt stress in *Arabidopsis thaliana* // *Scientific Reports*. 2020. Vol. 10, no. 1. P. 12740. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69713-5>.
11. Song P., Zhao B., Sun X., Li L., Wang Z., Ma C., et al. Effects of *Bacillus subtilis* HS5B5 on maize seed germination and seedling growth under NaCl stress conditions // *Agronomy*. 2023. Vol. 13. P. 1874. <https://doi.org/10.3390/agronomy13071874>.
12. Маркова О.В., Гарипова С.Р. Адаптивный потенциал сортов фасоли *Phaseolus vulgaris* L., возделываемых в условиях Южного Предуралья // *Проблемы агрохимии и экологии*. 2020. N 4. С. 40–43. <https://doi.org/10.26178/AE.2020.78.87.007>. EDN: ZADIV.
13. Гарипова С.Р., Шаяхметова А.С., Ласточкина О.В., Федорова К.А., Пусенкова Л.И. Влияние инокуляции растений фасоли эндوفитными бактериями *Bacillus subtilis* на рост проростков в модельных опытах и продуктивность в условиях Южного Предуралья // *Агрохимический вестник*. 2020. N 6. С. 48–53. <https://doi.org/10.33184/dokbsu-2021.3.2>. EDN: YUTLRK.
14. Иксанова М.А., Гарипова С.Р. Анализ фенологии, роста и продуктивности фасоли сортов Уфимская и Золотистая при инокуляции эндوفитными бактериями *Bacillus subtilis* в условиях Предуралья // *Доклады Башкирского университета*. 2021. Т. 6. N 3. С. 152–157. <https://doi.org/10.33184/dokbsu-2021.3.2>. EDN: LPSSBT.
15. Garipova S.R., Markova O.V., Fedorova K.A., Dedova M.A., Iksanova M.A., Kamaletdinova A.A., et al. Malondialdehyde and proline content in bean cultivars following the inoculation with endophytic bacteria // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2022. Vol. 44, no. 7. P. 89. <https://doi.org/10.1007/s11738-022-03427-1>.
16. Lastochkina O., Allagulova C., Fedorova K., Baymiev A., Koryakov I., Aliniaiefard S., et al. Seed priming with endophytic *Bacillus subtilis* strain-specifically improves growth of *Phaseolus vulgaris* plants under normal and salinity conditions and exerts anti-stress effect through induced lignin deposition in roots and decreased oxidative and osmotic damages // *Journal of Plant Physiology*. 2021. Vol. 263. P. 153462. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153462>.
17. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968. Vol. 125, no. 1. P. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1).
18. Реут А.А., Денисова С.Г. Устойчивость декоративных травянистых растений к изменяющимся условиям окружающей среды // *Экобиотех*. 2019. Т. 2. N 4. С. 456–461.

<https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-4-456-461>.  
EDN: KDNNGA.

19. De Lima B.C., Moro A.L., Santos A.C.P., Bonifacio A., Araujo A.S.F., de Araujo F.F. *Bacillus subtilis* ameliorates water stress tolerance in maize and common bean // *Journal of Plant Interactions*. 2019. Vol. 14, no. 1. P. 432–439.

## REFERENCES

1. Munns R., Millar A.H. Seven plant capacities to adapt to abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*. 2023;74(15):4308–4323.

<https://doi.org/10.1093/jxb/erad179>.

2. Vasileva E.N., Akhtemova G.A., Zhukov V.A., Tikhonovich I.A. Endophytic microorganisms in fundamental research and agriculture. *Ekologicheskaya genetika = Ecological Genetics*. 2019;17(1):19–32. (In Russian).  
<https://doi.org/10.17816/ecogen17119-32>. EDN: KUMAWN.

3. Salvi P., Mahawar H., Agarrwal R., Kajal, Gautam V., Deshmukh R. Advancement in the molecular perspective of plant-endophytic interaction to mitigate drought stress in plants. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:981355.

<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.981355>.

4. Zhang Y., Yu X., Zhang W., Lang D., Zhang X., Cui G., et al. Interactions between endophytes and plants: beneficial effect of endophytes to ameliorate biotic and abiotic stresses in plants. *Journal of Plant Biology*. 2019;62:1–13.  
<https://doi.org/10.1007/s12374-018-0274-5>.

5. Bhat M.A., Mishra A.K., Jan S., Bhat M.A., Kamal M.A., Rahman S., et al. Plant growth promoting rhizobacteria in plant health: a perspective study of the underground interaction. *Plants*. 2023;12(3):629.  
<https://doi.org/10.3390/plants12030629>.

6. Zhang Y., Cui G., Zhang W., Lang D., Li Z., Zhang X. *Bacillus* sp. G2 improved the growth of *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. related to antioxidant metabolism and osmotic adjustment. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2021;43:152.  
<https://doi.org/10.1007/s11738-021-03318-x>.

7. Zhou Y., Sang T., Tian M., Jahan M.S., Wang J., Li X., et al. Effects of *Bacillus cereus* on photosynthesis and antioxidant metabolism of cucumber seedlings under salt stress. *Horticulturae*. 2022;8(5):463.  
<https://doi.org/10.3390/horticulturae8050463>.

8. Kuramshina Z.M., Khairullin R.M., Smirnova Y.V. The responsiveness of *Triticum aestivum* L. variety for inoculation by cells of endophytic strains *Bacillus subtilis*. *Rossiiskaya sel'skokhozyaistvennaya nauka = Russian Agricultural Sciences*. 2019;(6):3–6. (In Russian).  
<https://doi.org/10.31857/S2500-2627201963-6>.

9. Garipova S.R., Garifullina D.V., Markova O.V., Urazbakhtina N.A., Khairullin R.M. Complex *in vitro* biological activity of endophytic lesions isolated from pea and bean nodules. *Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;(4-1):25–28. (In Russian). EDN: UXPIFX.

10. Fan D., Subramanian S., Smith D.L. Plant endophytes promote growth and alleviate salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*. 2020;10(1):12740.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-69713-5>.

11. Song P., Zhao B., Sun X., Li L., Wang Z., Ma C., et al. Effects of *Bacillus subtilis* HS5B5 on maize seed germination and seedling growth under NaCl stress conditions. *Agronomy*. 2023;13:1874.

<https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1645896>.

20. Lubyanova A.R., Allagulova C.R., Lastochkina O.V. The effects of seed pretreatment with endophytic bacteria *Bacillus subtilis* on the water balance of spring and winter wheat seedlings under short-time water deficit // *Plants*. 2023. Vol. 12, no. 14. P. 2684.  
<https://doi.org/10.3390/plants12142684>.

<https://doi.org/10.3390/agronomy13071874>.

12. Markova O.V., Garipova S.R. Adaptive potential of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties cultivated in the conditions of Southern Urals. *Problemy agrokhimii i ekologii = Agrochemistry and Ecology Problems*. 2020;(4):40–43. (In Russian).

<https://doi.org/10.26178/AE.2020.78.87.007>. EDN: ZADIV.

13. Garipova S.R., Shayakhmetova A.S., Lastochkina O.V., Fedorova K.A., Pusenkova L.I. Influence of bean plants inoculation by endophyte bacteria *Bacillus subtilis* on seedlings growth in model experiment and its yield in conditions of the Southern Pre-Ural territory. *Agrokhimicheskii vestnik = Agrochemical Herald*. 2020;(6):48–53. (In Russian).

<https://doi.org/10.33184/dokbsu-2021.3.2> EDN: YUTLRK.

14. Iksanova M.A., Garipova S.R. Analysis of the phenology, growth and productivity of Ufimskaya and Zolotistaya bean varieties upon inoculation with endophytic bacteria *Bacillus subtilis* under the conditions of the Urals. *Doklady Bashkirskogo universiteta*. 2021;6(3):152–157. (In Russian).

<https://doi.org/10.33184/dokbsu-2021.3.2> EDN: LPSSBT.

15. Garipova S.R., Markova O.V., Fedorova K.A., Dedova M.A., Iksanova M.A., Kamaletdinova A.A., et al. Malondialdehyde and proline content in bean cultivars following the inoculation with endophytic bacteria. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2022;44(7):89.

<https://doi.org/10.1007/s11738-022-03427-1>.

16. Lastochkina O., Allagulova C., Fedorova K., Baymiev A., Koryakov I., Aliniaiefard S., et al. Seed priming with endophytic *Bacillus subtilis* strain specifically improves growth of *Phaseolus vulgaris* plants under normal and salinity conditions and exerts anti-stress effect through induced lignin deposition in roots and decreased oxidative and osmotic damages. *Journal of Plant Physiology*. 2021;263:153462.

<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153462>.

17. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968;125(1):189–198.

[https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)

18. Reut A.A., Denisova S.G. Resistance of decorative herbaceous plants to changing environmental conditions. *Ekobiotech = Ecobiotech*. 2019;2(4): 456–461. (In Russian).

<https://doi.org/10.31163/2618-964X-2019-2-4-456-461>.  
EDN: KDNNGA.

19. De Lima B.C., Moro A.L., Santos A.C.P., Bonifacio A., Araujo A.S.F., de Araujo F.F. *Bacillus subtilis* ameliorates water stress tolerance in maize and common bean. *Journal of Plant Interactions*.



2019;14(1):432-439.

<https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1645896>.

20. Lubyanova A.R., Allagulova C.R., Lastochkina O.V.  
The effects of seed pretreatment with endophytic

bacteria *Bacillus subtilis* on the water balance of spring and winter wheat seedlings under short-time water deficit. *Plants*. 2023;12(14):2684.

<https://doi.org/10.3390/plants12142684>.

#### **ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ**

**Маркова Оксана Вячеславовна**,  
старший преподаватель, старший научный  
сотрудник,  
Уфимский университет науки и технологий,  
450076, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32,  
Российская Федерация,  
✉o-ksana@list.ru  
<https://orcid.org/0009-0000-5881-7636>

**Гарипова Светлана Равиловна**,  
д.б.н., профессор, ведущий научный сотрудник,  
Уфимский университет науки и технологий,  
450076, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32,  
Российская Федерация,  
garipovasvetlana@gmail.com  
<https://orcid.org/0000-0002-0276-6689>

**Пусенкова Людмила Ивановна**,  
к.с.-х.н., ведущий научный сотрудник,  
Башкирский научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства – обособленное структурное  
подразделение Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН,  
450059, г. Уфа, ул. Р. Зорге, 19,  
Российская Федерация,  
l.pusenкова@mail.ru  
<https://orcid.org/0000-0001-6341-0486>

#### **Вклад авторов**

Все авторы сделали эквивалентный вклад  
в подготовку публикации.

#### **Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта  
интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный  
вариант рукописи.

#### **Информация о статье**

Поступила в редакцию 01.08.2023.  
Одобрена после рецензирования 30.08.2023.  
Принята к публикации 31.08.2023.

#### **INFORMATION ABOUT THE AUTHORS**

**Oksana V. Markova**,  
Senior Lecturer, Senior Researcher,  
Ufa University of Science and Technology,  
32, Zaki Validi St., Ufa, 450076,  
Russian Federation,  
✉o-ksana@list.ru  
<https://orcid.org/0009-0000-5881-7636>

**Svetlana R. Garipova**,  
Dr. Sci. (Biology), Professor, Leading Researcher,  
Ufa University of Science and Technology  
32, Zaki Validi St., Ufa, 450076,  
Russian Federation,  
garipovasvetlana@gmail.com  
<https://orcid.org/0000-0002-0276-6689>

**Ludmila I. Pusenkova**,  
Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher,  
Bashkiria Research Agricultural Institute,  
Ufa Federal Research Center RAS,  
19, R. Zorge St., Ufa, 450059,  
Russian Federation,  
l.pusenкова@mail.ru  
<https://orcid.org/0000-0001-6341-0486>

#### **Contribution of the authors**

The authors contributed equally to this article.

#### **Конфликт интересов**

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

The final manuscript has been read and approved by  
all the co-authors.

#### **Информация о статье**

The article was submitted 01.08.2023  
Approved after reviewing 30.08.2023.  
Accepted for publication 31.08.2023.