

## НАУЧНЫЙ ОБЗОР

УДК 57.062:57.063

**МЕХАНИЗМЫ СНИЖЕНИЯ СОЛЕВОГО СТРЕССА У РАСТЕНИЙ  
ПРИ ПОМОЩИ СОЛЕУСТОЙЧИВЫХ БАКТЕРИЙ,  
ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ ГАЛОФИТОВ****Аликулов Б.С.***Самаркандский государственный университет имени Шарофа Рашидова, Самарканд,  
e-mail: balikulov87@gmail.com*

В статье приведены аналитические данные по опубликованным в последние годы в современных научных источниках сведениям о механизмах, по которым эндофитные бактерии галофитных растений могут развиваться под влиянием засоления растений. Галотолерантные бактерии способны расти в средах с широким диапазоном солёности, от 1 до 33% NaCl, а также в отсутствие NaCl. Поэтому они хорошо подходят для выращивания в ризосфере галофитов, где часто бывает низкий водный потенциал из-за солевого стресса в сухом климате. Интересно, что PGPR и эндофитные бактерии, выделенные из экстремальных условий окружающей среды, сохраняют свои черты стимуляции роста растений. Согласно анализу к этим механизмам относятся продукция АЦК-деаминазы, продукция фитогормонов, продукция нерастворимых фосфатов, продукция сидерофоров, фиксация азота, повышение уровня антиоксидантов, накопление совместимых растворённых веществ, производство экзополисахаридов, производство галоцинов и биологический контроль фитопатогенов. Проанализированные данные показывают, что эндофитные бактерии в будущем могут быть использованы при возделывании сельскохозяйственных культур на засоленных территориях и служат основой для проведения исследований в этом направлении в больших масштабах.

**Ключевые слова:** галофит, эндофит, бактерия, механизм, фитогормон, сидерофор, антиоксидант, фитопатоген**MECHANISMS OF SALT STRESS REDUCTION IN PLANTS USING  
SALT-RESISTANT BACTERIA ISOLATED FROM HALOPHYTES****Alikulov B.S.***Samarkand State University named after Sharof Rashidov, Samarkand,  
e-mail: balikulov87@gmail.com*

The article presents analytical data on the information published in recent years in modern scientific sources on the mechanisms by which endophytic bacteria of halophytic plants can develop under the influence of plant salinity. Halotolerant bacteria are able to grow in media with a wide range of salinity, from 1 to 33% NaCl, as well as in the absence of NaCl. Therefore, they are well suited for cultivation in the halophyte rhizosphere, where there is often low water potential due to salt stress in dry climates. Interestingly, PGPR and endophytic bacteria isolated from extreme environmental conditions retain their plant growth promoting traits. According to the analysis, these mechanisms include ACC deaminase production, phytohormone production, insoluble phosphate production, siderophore production, nitrogen fixation, increased antioxidant levels, and accumulation of compatible solutes. , production of exopolysaccharides, production of halocins, and biological control of phytopathogens. The analyzed data show that endophytic bacteria in the future can be used in the cultivation of agricultural crops in saline areas and serve as the basis for conducting research in this direction on a large scale.

**Keywords:** halophyte, endophyte, bacterium, mechanism, phytohormone, siderophore, antioxidant, phytopathogen

В последние годы ведутся исследования по разработке применения микробных препаратов на основе активности растительных микроорганизмов в сельском хозяйстве регионов, подверженных воздействию различных стрессовых факторов. В связи с этим одной из важных задач является разработка конкурентоспособных перспективных биотехнологий для практического применения путем исследования эндофитных бактерий некоторых галофитных растений, распространённых на засоленных территориях. При объяснении значения галофитных экстремофильных эндофитных бактерий в повышении солеустойчивости и продуктивности сельскохозяйственных культур важно изучить механизмы повышения ими солеустойчивости растений. Поэтому в данной

статье мы поставили цель проанализировать современные научные источники, опубликованные по данной проблеме. Анализ показал, что механизмы, с помощью которых галофиты повышают солеустойчивость экстремофильных эндофитных бактерий, можно разделить на несколько групп.

*1. Продукция АЦК-деаминазы*

Этилен является регулятором роста растений и гормоном стресса [1], который продуцируется практически всеми видами растений. Этот газообразный гормон роста играет ключевую роль в физиологических изменениях растений на молекулярном уровне. Производство этилена значительно увеличивается в ответ на экологические стрессы, такие как засуха и засоление.

Избыток этилена угнетает рост корней и, как следствие, ограничивает дальнейший рост растения. Высокий уровень этилена в клубеньках также связан со снижением фиксации  $N_2$  [2]. Хотя производство этилена у корней постоянно регулируется в процессе роста и развития растений [3], снижение уровня этилена, вызванного стрессом, смягчает некоторые последствия стресса для растений [4].

Хотя засоление и вызывает потерю способности продуцировать АЦК-дезаминазу, некоторые ризобактерии, стимулирующие рост растений (Plant Growth Promoting Rhizobacteria – PGPR), по крайней мере некоторые солеустойчивые PGPR, выделенные из соленой среды, сохраняют выработку 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат (АЦК)-дезаминазы на основании данных об их полезных свойствах, помогающих растениям преодолевать солевой стресс за счет снижения уровня этилена. Например, 25 из 140 галотолерантных бактериальных изолятов из прибрежных почв южнокорейского Желтого моря проявляли АЦК-дезаминазную активность [5]. Эти бактериальные изоляты принадлежали к родам *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Brevibacterium*, *Corynebacterium*, *Exiguobacterium*, *Halomonas*, *Micrococcus*, *Oceanimonas*, *Planococcus* и *Zhihengliuella*. PGPR и эндофитные бактерии, продуцирующие АЦК-дезаминазу, выделенные из соленой среды, облегчали стресс, вызванный засолением, у различных растений. Например, PGPR штаммы *P. fluorescens* N3 и *P. putida* Q7, продуцирующие АЦК-дезаминазу, стимулировали рост корней кукурузы в 3,3 раза и ростков кукурузы в 2,3 раза соответственно в условиях засоления по сравнению с неинкулированным контролем. Аналогично, инокуляция бобовых растений ризобиями, продуцирующими АЦК-дезаминазу, выделенными из засоленных почв, способствовала образованию клубеньков, а инокуляция растений пшеницы штаммом PGPR *A. brasilense* FP2 из засоленных почв приводила к снижению экспрессии растительной АЦК-оксидазы [6].

Значительное внимание уделялось выделению солеустойчивых PGPR, продуцирующих АЦК-дезаминазу, для их использования для стимулирования роста растений в засоленных средах. Методы выделения таких PGPR хорошо известны. Быстрый и эффективный подход к их выделению заключается в использовании основанного на полимеразной цепной реакции (ПЦР) скрининга гена *acdS*, кодирующего АЦК-дезаминазу, в сочетании с колориметрическим анализом нингидрина для измерения АЦК [7]. Интересно, что недавние резуль-

таты показывают, что эндофитные бактерии более способны продуцировать фермент АЦК-дезаминазу, чем PGPR, выделенные из других мест обитания, включая поверхности листьев и корней, а также из неризосферной почвы [8].

## 2. Продуцирование фитогормонов

Фитогормоны регулируют защитную реакцию растений на биотические и абиотические стрессы, а также развитие и устойчивость к различным экологическим стрессам, в том числе к засолению. Реакция растений на солевой стресс включает ряд изменений на молекулярном, биохимическом и физиологическом уровнях [9] и зависит от условий окружающей среды, свойств почвы и стадии роста растений. Предыдущие исследования [10] показывают, что соленость может либо уменьшать (300 мМ NaCl), либо увеличивать (100 мМ NaCl) эндогенные уровни ИУК в корнях. Растения также могут реагировать на экзогенные фитогормоны, и они могут уменьшать неблагоприятное воздействие засоления [11]. Таким образом, экзогенное применение фитогормонов и их предшественников обеспечивает привлекательный подход к противодействию солевым стрессам за счет изменения баланса эндогенных уровней гормонов. Это было проиллюстрировано в исследовании, показывающем, что обработка семян пшеницы ИУК уменьшает пагубное воздействие солевого стресса на рост пшеницы. В дополнение к стимуляции роста корневой системы, которая может повысить рост и солеустойчивость, ИУК может способствовать поддержанию роста листьев, что помогает предотвратить ограничение продуктивности растений, вызванное засолением. Также сообщалось, что ИУК усиливает защиту бактериальных клеток от абиотических стрессов, таких как высокие концентрации солей [12].

PGPR и эндофитные бактерии могут усиливать рост растений частично, путем модуляции гормонального баланса растений [13]. Продукция ИУК является относительно распространенным признаком большинства солеустойчивых PGPR и эндофитных бактерий, а PGPR, продуцирующие ИУК, могут повышать приспособленность растений, выращенных в засоленных почвах. PGPR и эндофитные бактерии могут улучшать солеустойчивость сельскохозяйственных культур за счет изменения гормональной передачи сигналов от корней к побегам. Ранее сообщалось о способности изменять уровень стресса растений путем предоставления ИУК, которая влияет на развитие боковых корней, для галотолерантных бак-

терий, выделенных из прибрежных почв, корней галофитов в Аргентине, сильнозасоленных местообитаний, галофита *Prosopis strombulifera*, ризосферы галофитных сорняков пакистанского солончака Хевра, галотолерантные растения с прибрежной песчаной отмели Китая и ризосферы *S. annuum*, произрастающего в пустынных районах [14]. Tiwari и др. (2011) продемонстрировали, что инокуляция пшеницы солеустойчивыми штаммами *Halomonas* sp., продуцирующими ИУК, приводила к более высокому содержанию ИУК в ризосфере обработанных растений по сравнению с контрольными растениями и к усилению роста растений. В другом исследовании штамм *Sinorhizobium meliloti*, продуцирующий ИУК, улучшал рост *Medicago truncatula* в засоленных почвах. Эти исследования ясно показывают, что регулирование продукции ИУК в галофитных и негалофитных растениях эндофитными и ризосферными бактериями может быть важным инструментом в обеспечении солеустойчивости.

Цитокинины (ЦК) также участвуют в развитии устойчивости растений к биотическим и абиотическим стрессам. Продукция ЦК является относительно обычным признаком PGPR и эндофитных бактерий. PGPR могут влиять на концентрацию ЦК в растениях путем синтеза ЦК или изменения гомеостаза ЦК в растениях [15]. Растения *Platycladus orientalis*, инокулированные штаммом PGPR *B. subtilis*, продуцирующим ЦК, имели повышенный уровень ЦК в побегах и были более устойчивыми к засухе [16]. Повышенный рост растений салата, подвергшихся засухе, инокулированных штаммом *B. subtilis*, продуцирующим ЦК, объясняется модуляцией передачи сигналов ЦК от корня к побегу. Способность PGPR синтезировать ЦК или изменять гомеостаз ЦК растений подчеркивает важность понимания того, как PGPR стимулируют рост и повышают устойчивость растений к засолению.

Гибберелловая кислота (ГК) положительно регулирует деление и удлинение клеток, рост гипокотыля и стебля, а также размер меристемы листьев и корней. Передача сигналов ГК является ключевым фактором ингибирования роста растений в условиях стресса [17].

Абсцизовая кислота (АБК) является важным стрессовым гормоном растений, который синтезируется в ответ на абиотические стрессы и активирует гены, ответственные за стрессоустойчивость [18]. Этот гормон играет важную роль в смягчении стресса от засоления, опосредуя устьичные и, следовательно, фотосинтетические реакции на высокую засоленность. Он также играет

решающую роль во взаимодействиях растений и PGPR. Многие PGPR и эндофитные бактерии продуцируют АБК *in vitro*; к ним относятся *A. brasilense*, *B. licheniformis*, *Novosphingobium* sp., *P. fluorescens*, *Rhodococcus* sp. P1Y и *Variovorax paradoxus* [19].

Жасмоновая кислота также участвует в устойчивости к абиотическим стрессам. Некоторые эндофитные PGPR синтезируют жасмоновую кислоту и салициловую кислоту (СК). Инокуляция растений штаммами PGPR *P. fluorescens* Pf4, *P. aeruginosa* Pag и *B. amyloliquefaciens* LJ02 приводила к повышению эндогенного уровня СК у различных растений. Инокуляция *Vitis vinifera* штаммом PGPR *Burkholderia phytofirmans* PsJN также приводила к накоплению СК, как и инокуляция штаммами PGPR *Promicromonospora* sp. SE188 [20] и *B. amyloliquefaciens* RWL-1 [21], продуцирующими ГК.

Однако роль ИУК, цитокининов, гибберелловой, абсцизовой, салициловой и жасмоновой кислот в физиологии галотолерантности растений указывает на то, что будущие исследования того, как бактериальные изоляты из галофитов влияют на гомеостаз фитогормонов в растениях, могут быть интересными и полезными.

### 3. Растворение нерастворимых фосфатов

Фосфор является одним из важнейших макроэлементов для растений. Хотя в почвах много органического и неорганического фосфора, доступность фосфора ограничена из-за его присутствия в нерастворимых формах. Принимая во внимание, что фосфор составляет около 0,05 % (по весу) почвы, часто только 0,1 % от общего количества фосфора доступен для растений из-за плохой растворимости и его фиксации в почве. В сельском хозяйстве как на засоленных, так и на плодородных почвах интенсивное земледелие сильно истощает питательные вещества почвы. Использование неорганических NPK-удобрений увеличивает засоление почвы, особенно в сочетании с неправильным орошением. Галотолерантные PGPR, солибилизирующие фосфаты, дают возможность повысить доступность фосфора для растений без повышения уровня засоления почвы. PGPR солибилизирующие фосфаты могут растворять нерастворимые фосфаты с помощью различных механизмов, таких как хелатирование, ионный обмен и подкисление, путем секреции низкомолекулярных органических кислот [22]. В засоленных почвах инокуляция галотолерантными PGPR, солибилизирующими фосфаты, улучшала рост растений и подавляла неблагоприятное воздействие соли. После инокуляции растений *Solanum lycopersicum* бактериями

*Achromobacter piechaudii* содержание фосфора в растениях и эффективность использования воды увеличивались в условиях солевого стресса. Точно так же инокуляция пшеницы бактериями *B. aquimaris* увеличивала содержание фосфора в растениях в условиях засоления в полевых условиях [23]. Оба исследования предполагают, что PGPR растворяют нерастворимый фосфор в засоленных почвах. Галотолерантные бактерии, выделенные из галофитов, также проявляют фосфат-солюбилизирующую активность. При скрининге ризосферы мангровых зарослей *A. marina* было выявлено 129 бактериальных штаммов, способных растворять каменный фосфат, при этом *Oceanobacillus picturae* способны мобилизовать 97% этого минерала. Показано, что бактерии, выделенные из галофитов, включая *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Azospirillum*, *Vibrio*, *Phyllobacterium* и *O. picturae*, растворяют  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{AlPO}_4$  и  $\text{FePO}_4$  и увеличивают содержание фосфора как в галофитах, так и в гликофитах в условиях солевого стресса. Когда галофиты *S. bigelovii* и *S. bigelovii* инокулировали различными галотолерантными PGPR, включая *Azospirillum*, *Vibrio*, *Bacillus* и *Phyllobacterium*, содержание фосфора в листе увеличивалось [24]. Это повышенное содержание фосфора в тканях растений может помочь смягчить сдерживающие рост эффекты засоления [25].

#### 4. Производство сидерофоров

Железо является микроэлементом, входящим в состав многих ферментов, участвующих в биохимических процессах, включая дыхание, фотосинтез и фиксацию  $\text{N}_2$  [26]. Доступность железа в известковых и засоленных натриевых почвах по всему миру очень низкая. Эти почвы подавляют доступность большинства питательных микроэлементов, включая железо, и подавляют рост растений из-за одновременного стресса от засоления и дефицита железа. PGPR и эндофитные бактерии часто секретируют сидерофоры, которые представляют собой небольшие Fe(III)-хелатирующие соединения, которые поглощают железо, а комплексы железо-сидерофоры легко доступны растениям. Сообщалось о производстве сидерофоров галотолерантными PGPR, выделенными из галофитов [27], однако способность этих штаммов повышать доступность железа и других микроэлементов, таких как Zn, Mn и Cu, для растений пока неизвестна.

#### 5. Фиксация азота

Большинство сельскохозяйственных систем зависят от применения экзогенного

азота, так как часто нехватка этого питательного вещества больше всего ограничивает продуктивность. Продуктивность галофитных культур также может быть ограничена недостатком доступного азота в засоленных почвах. Фиксация азота бобовыми растениями более чувствительна к засолению почвы, чем рост растений, а засоление негативно влияет на все этапы формирования и функционирования клубеньков [28]. Засоление может влиять на питание растений азотом и, таким образом, снижать содержание азота в тканях растений, о чем свидетельствует опосредованное засолением подавление поглощения и ассимиляции аммония и нитратов. Как правило, фермеры используют химические удобрения, чтобы компенсировать нехватку азота в почве, однако чрезмерное использование неорганических удобрений может увеличить засоление, сильно ухудшить структуру почвы и изменить состав почвенной микрофлоры. Засоление также приводит к низкой микробной активности почвы из-за осмотического стресса и ионной токсичности. Таким образом, повышение засоленности почвы во многих частях мира ограничивает продуктивность растений и преимущества, получаемые от биологической фиксации  $\text{N}_2$  [29]. Солеустойчивые  $\text{N}_2$ -фиксирующие PGPR и эндофитные бактерии могут переносить осмотический стресс, продуцируя осмолиты, которые позволяют им поддерживать клеточный тургор и метаболизм [30]. Фиксация  $\text{N}_2$  солеустойчивыми бактериями, ассоциированными с корнями галофитов, является важным источником доступного азота в засоленных почвах. Кроме того, эти корни являются источником галотолерантных  $\text{N}_2$ -фиксирующих бактерий с потенциалом стимулирования роста растений [31], некоторые из которых усиливают рост галофитов, а также негалофитных культур на засоленных почвах. Потенциальные преимущества биологических фиксаторов азота для галофитов и чувствительных к засолению культур, подчеркивают интерес к изучению галотолерантных PGPR и эндофитных бактерий, фиксирующих  $\text{N}_2$ , в качестве потенциальных источников биоудобрений для засоленных почв [32].

#### 6. Повышение уровня антиоксидантов

Активные формы кислорода образуются у растений при возникновении осмотического и солевого стресса. Окисление мембранных белков, липидов или ДНК предотвращается некоторыми ферментами, включая каталазу, супероксиддисмутазу и аскорбатпероксидазу. Микроорганизмы используют аналогичные подходы, чтобы

справиться с окислительным стрессом. Гамилтон и его коллеги в 2012 г. сообщили о продуцировании активных форм кислорода в растениях эндифитными грибами [33]. В более ранних исследованиях предполагалась корреляция между устойчивостью растений к солевому стрессу и снижением активности антиоксидантных ферментов. Поглотители активных форм кислорода включают ферменты: супероксиддисмутазу, каталазу, аскорбат- или тиол-зависимые пероксидазы, глутатионредуктазы, дегидроаскорбатредуктазы и монодегидроаскорбатредуктазы, в дополнение к глутатиону, аскорбату и токоферолу. Они участвуют в удалении активных форм кислорода либо напрямую (супероксиддисмутазы, каталазы, аскорбатпероксидазы), либо опосредованно через регенерацию аскорбата и глутатиона в клетке. Rodriguez и др. (2008) сообщили, что несимбиотические растения *Leymus mollis* (дюнная трава) при постоянном воздействии раствора NaCl 500 ммоль/л сильно увядали и высыхали в течение 7 суток и погибали через 14 суток. В то же время симбиотические растения, зараженные *Fusarium culmorum*, не проявляли симптомов увядания до тех пор, пока не подвергались воздействию раствора NaCl 500 ммоль/л в течение 14 дней [34].

#### 7. Накопление совместимых растворенных веществ

Если ионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  ограничены в вакуоли растительной клетки, органические растворенные вещества, совместимые с метаболической активностью даже при высоких концентрациях (отсюда «совместимые растворенные вещества»), должны накапливаться в цитозоле и органеллах, чтобы сбалансировать осмотическое давление ионов в вакуоли. Наиболее часто накапливаемыми соединениями являются пролин, глицин-бетаин и сахароза [35].

Накопление органических растворенных веществ является важным механизмом борьбы с осмотическим стрессом, и это также было обнаружено у галофитов. Аминокислота пролин была предметом исследований для понимания повышения солеустойчивости после колонизации растений эндифитами. Однако результаты с арбускулярно-микоризными грибами были неоднозначными и предполагают, что накопление пролина в большинстве случаев является не причиной, а следствием солеустойчивости [36]. Осморегуляция также может быть достигнута с помощью сахаров и бетаинов. Оба были повышены у микоризных растений, и предполагалось, что они участвуют в солеустойчивости [37].

#### 8. Выделение экзополисахаридов

Галотолерантные и галофильные бактерии выделяют экзополисахариды (ЭПС), которые необходимы для прикрепления к поверхности корней или частицам почвы. Они играют важную роль во взаимодействиях бактерий и микробов, клеточных ассоциациях между микроорганизмами и защите растительных тканей от атак бактерий, вирусов и простейших [38]. ЭПС также участвуют в стабилизации структуры почвы и водоудерживающей способности частиц почвы. Инокуляция галофильными бактериями *Halomonas*, *Halobacillus* и *Planococcus* усиливала рост пшеницы, *Sesuvium* и нута в условиях засоления [39].

#### 9. Продуцирование галоцинов

Галоцины представляют собой белковые бактериоцины, продуцируемые чрезвычайно галофильными бактериями и археями. Галоцины подразделяются на два типа: (1) микрогалоцины (пептиды) размером менее 10 кДа и (2) белковые галоцины размером более 10 кДа. Их бактерицидные способы действия имеют широкий спектр, включая ДНК- и РНК-нуклеазную активность, ингибирование транскрипции и трансляции, образование пор и бактериолиз [40]. Все галобактерии и археи нечувствительны к каким-либо конкретным галоцинам. Чувствительные штаммы образуют зону ингибирования на пластине с двойным агаром в ответ на присутствие галоцинов. Halocin  $\text{H}_4$  был первым охарактеризованным галоцином из *Haloferax* sp. Галоцины  $\text{G}_1$ ,  $\text{R}_1$ ,  $\text{A}_2$ ,  $\text{H}_6$ ,  $\text{C}_8$  и  $\text{A}_4$  были изучены на молекулярном уровне [41]. Методы высокопроизводительного секвенирования показали, что галоцины положительно влияют на протеом растения и повышают устойчивость растений к засолению. Бактериоцин турицин 17, продуцируемый *Bacillus thuriengenesis*, дифференциально изменяет протеом арабидопсиса в условиях солевого стресса (200 мМ NaCl). Некоторые растительные белки, участвующие в путях углеродного и энергетического метаболизма, управляются бактериальными сигналами [42].

#### 10. Биологический контроль фитопатогенов

Помимо нарушения физиологии и морфологии растений, засоление почвы повышает восприимчивость растений к патогенам. Болезни растений являются одним из основных препятствий для урожайности, но потенциально их можно контролировать биологически с помощью PGPR и эндифитных бактерий. Биологическая борьба

ба с использованием PGPR и эндофитных бактерий предлагает более экологичный подход к борьбе с болезнями, чем сельскохозяйственные химикаты [43]. Некоторые механизмы, которые PGPR и эндофитные бактерии используют для противодействия вредному воздействию фитопатогенов, включают: 1) синтез одного или нескольких антимикробных метаболитов, многие из которых описаны среди PGPR представителей родов *Bacillus* и *Pseudomonas*. Эти метаболиты могут служить цитотоксическими, противогрибковыми, антибактериальными, фитотоксическими, противогельминтными, противовирусными, антиоксидантными и/или противоопухолевыми агентами [44]; 2) производство ферментов, разрушающих клеточную стенку грибов, таких как липаза, которая может разрушать некоторые липиды, связаные с клеточной стенкой гриба,  $\beta$ -1,3-глюканаза, которая может разрушать углеводы клеточной стенки, хитиназа, которая может разрушать интегральный компонент клеточной стенки грибов – хитин [45], и протеаза, которая может разрушать белки клеточной стенки [46]; 3) конкуренция либо за питательные вещества, либо за места связывания на корнях растений; такая конкуренция может ограничивать рост фитопатогена или связывание с растением, тем самым затрудняя размножение патогена [44]; 4) синтез цианистого водорода, который при производстве биоконтролирующими PGPR, такими как *Rhizobium*, *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Bacillus* и *Aeromonas*, ингибирует цитохром C-оксидазу, а также другие важные металлоферменты; 5) активация индуцированной системной устойчивости, которая представляет собой механизм устойчивости у растений [47] при воздействии на растения определенных микробов, таких как некоторые биоконтролирующие PGPR. При этом растение быстрее и сильнее реагирует на последующую атаку патогена. Индукция системной устойчивости обеспечивает сильную защиту, координируемую сигнальными путями фитогормонов [48]; 6) подавление кворума, то есть нарушение передачи сигналов между патогенами. Это может происходить за счет продукции ферментов, разрушающих сигнал, таких как лактоназа, и последующая потеря и нарушение передачи сигнала может минимизировать вирулентность патогена; 7) синтез сидерофоров, которые могут предотвращать или снижать пролиферацию патогенов за счет уменьшения количества железа, доступного для патогенов [49]. Было обнаружено, что сидерофоры из PGPR, по крайней мере в некоторых случаях, обладают более высоким родством к  $Fe^{3+}$ , чем сидерофо-

ры из грибковых патогенов, что дает PGPR конкурентное преимущество в отношении железа.

### Заключение

Галофитные растения – это растения, приспособленные для выращивания в засоленных средах. Эндофитные бактерии, обнаруженные в растениях, имеют большое значение в их развитии под влиянием солевого стресса. Рост растений стимулируется несколькими механизмами, осуществляемыми эндофитными бактериями. Описанные выше механизмы представляют собой некоторые из механизмов стимуляции роста растений эндофитных бактерий. Из приведенных данных видно, что эндофитные бактерии являются одним из важных ресурсов, которые могут быть использованы при возделывании сельскохозяйственных культур для земледелия засоленных территорий, и мы считаем целесообразным их углубленное изучение.

### Список литературы

1. Pierik R., Sasidharan R., Voesenek L. Growth control by ethylene: adjusting phenotypes to the environment. *J. Plant Growth Regul.* 2007. No. 26. P. 188–200.
2. Ma W., Penrose D.M., Glick B.R. Strategies used by rhizobia to lower plant ethylene levels and increase nodulation. *Can. J. Microbiol.* 2022. No. 48. P. 947–954.
3. Mayak S., Tirosh T., Glick B.R. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiol. Biochem.* 2004. No. 42. P. 565–572.
4. Etesami H., Beattie G.A. Plant-microbe interactions in adaptation of agricultural crops to abiotic stress conditions in Probiotics and Plant Health. Singapore: Springer, 2017. P. 163–200.
5. Siddikee M.A., Chauhan P.S., Anandham R., Han G.H., Sa T. Isolation, characterization, and use for plant growth promotion under salt stress, of ACC deaminase-producing halotolerant bacteria derived from coastal soil. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2010. No. 20. P. 1577–1584.
6. Camilios-Neto D., Bonato P., Wassem R., Tadra-Sfeir M.Z., Brusamarello-Santos L.C. C., Valdameri G. Dual RNA-seq transcriptional analysis of wheat roots colonized by *Azospirillum brasilense* reveals up-regulation of nutrient acquisition and cell cycle genes. *BMC Genomics.* 2014. No. 15. P. 378–385.
7. Jasim B., Anish M.C., Shimil V., Jyothis M., Radhakrishnan E.K. Studies on plant growth promoting properties of fruit-associated bacteria from *Elettaria cardamomum* and molecular analysis of ACC deaminase gene. *Appl. Biochem. Biotechnol.* 2015. No. 177. P. 175–189.
8. Bruto M., Prigent-Combaret C., Muller D., Moënnelocoz Y. Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting rhizobacteria and related Proteobacteria. *Sci. Rep.* 2014. No. 4. P. 6261–6268.
9. Ahmad P., Rasool S., Gul A., Sheikh S.A., Akram N.A., Ashraf M. Jasmonates: multifunctional roles in stress tolerance. *Front. Plant Sci.* 2016. No. 7. P. 813–818.
10. Dodd I.C., Pérez-Alfocea F. Microbial amelioration of crop salinity stress. *J. Exp. Bot.* 2012. No. 63. P. 3415–3428.
11. Zahir Z.A., Shah M.K., Naveed M., Akhter M.J. Substrate-dependent auxin production by *Rhizobium phaseoli* improves the growth and yield of *Vigna radiata* L. under salt stress conditions. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2010. No. 20. P. 1288–1294.

12. Bianco C., Defez R. Medicago truncatula improves salt tolerance when nodulated by an indole-3-acetic acid-overproducing *Sinorhizobium meliloti* strain. *J. Exp. Bot.* 2009. No. 60. P. 3097–3107.
13. Ilangumaran G., Smith D.L. Plant growth promoting rhizobacteria in amelioration of salinity stress: a systems biology perspective. *Front. Plant Sci.* 2017. No. 8. P. 1768.
14. Marasco R., Rolli E., Ettoumi B., Vignani G., Mapell F., Borin S. A drought resistance-promoting microbiome is selected by root system under desert farming. *PLoS ONE.* 2012. No. 7. P. 484–489.
15. Kapoor R., Kaur M. Cytokinins production by fluorescent *Pseudomonas* isolated from rhizospheric soils of Malus and Pyrus. *Afr. J. Microbiol. Res.* 2016. No. 10. P. 1274–1279.
16. Liu F., Xing S., Ma H., Du Z., Ma B. Cytokinin-producing, plant growth-promoting rhizobacteria that confer resistance to drought stress in *Platycladus orientalis* container seedlings. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013. No. 97. P. 9155–9164.
17. Magome H., Kamiya Y. Inactivation processes: Gibberellins. *Annual Plant Reviews.* 2016. No. 49. P. 73–94.
18. Sah S.K., Reddy K.R., Li J. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Front. Plant Sci.* 2016. No. 7. P. 571.
19. Cohen A.C., Bottini R., Pontin M., Berli F.J., Moreno D., Boccanlandro H. *Azospirillum brasilense* ameliorates the response of *Arabidopsis thaliana* to drought mainly via enhancement of ABA levels. *Physiol. Plant.* 2015. No. 153. P. 79–90.
20. Kang S.M., Khan A.L., Hamayun M., Hussain J., Joo G.J., You Y.H. Gibberellin-producing *Promicromonospora* sp. SE188 improves *Solanum lycopersicum* plant growth and influences endogenous plant hormones. *J. Microbiol.* 2012. No. 50. P. 902.
21. Shahzad R., Waqas M., Khan A.L., Asaf S., Khan M.A., Kang S.M. Seed-borne endophytic *Bacillus amyloliquefaciens* RWL-1 produces gibberellins and regulates endogenous phytohormones of *Oryza sativa*. *Plant Physiol. Biochem.* 2016. No. 106. P. 236–243.
22. Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springer Plus.* 2013. No. 2. P. 587.
23. Upadhyay S.K., Singh D.P. Effect of salt-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria on wheat plants and soil health in a saline environment. *Plant Biol.* 2015. No. 17. P. 288–293.
24. Banerjee S., Palit R., Sengupta C., Standing D. Stress induced phosphate solubilization By ‘arthrobacter’ sp. and ‘Bacillus’ sp. isolated from tomato rhizosphere. *Aust. J. Crop Sci.* 2010. No. 4. P. 378.
25. Shurigin V., Alikulov B., Davranov K., Ismailov Z. Bacterial endophytes from halophyte black saxaul (*Haloxylon aphyllum* Minkw.) and their plant growth-promoting properties. *J Appl. Biol Biotech.* 2022. Vol. 10. No. 1. P. 45–53.
26. Kobayashi T., Nishizawa N. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2012. No. 63. P. 131–152.
27. Abbas G., Saqib M., Akhtar J. Interactive effects of salinity and iron deficiency on different rice genotypes. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2015. No. 178. P. 306–311.
28. Bruning B., Rozema, J. (2013). Symbiotic nitrogen fixation in legumes: perspectives for saline agriculture. *Environ. Exp. Bot.* 2013. No. 92. P. 134–143.
29. Jha B., Gontia I., Hartmann A. The roots of the halophyte *Salicornia brachiata* are a source of new halotolerant diazotrophic bacteria with plant growth-promoting potential. *Plant Soil.* 2012. No. 356. P. 265–277.
30. Yan N., Marschner P., Cao W., Zuo C., Qin W. Influence of salinity and water content on soil microorganisms. *Int. Soil Water Conserv. Res.* 2015. No. 3. P. 316–323.
31. Sharma S., Kulkarni J., Jha B. Halotolerant rhizobacteria promote growth and enhance salinity tolerance in peanut. *Front. Microbiol.* 2016. No. 7. P. 1600.
32. Alikulov B., Shurigin V., Davranov K., Ismailov Z. Plant growth-promoting endophytic bacteria associated with *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb and their plant beneficial traits. *Plant Science Today.* 2022. No. 8. P. 44–50.
33. Hamilton C.E., Gundel P.E., Helander M., Saikkonen K. Endophytic mediation of reactive oxygen species and antioxidant activity in plants: a review. *Fungal Divers.* 2012. Vol. 54. No. 1. P. 1–10.
34. Rodriguez R.J., Henson J., Van Volkenburgh E., Hoy M., Wright L., Beckwith F., Kim Y.O., Redman R.S. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *ISME J.* 2008. No. 2. P. 404.
35. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2008. No. 59. P. 651–681.
36. Ruiz-Lozano J.M., Porcel R., Azcon C., Aroca R. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *J Exp Bot.* 2012. Vol. 63. No. 1. P. 4033–4044.
37. Manchanda G., Garg N. Alleviation of salt-induced ionic, osmotic and oxidative stresses in *Cajanus cajan* nodules by AM inoculation. *Plant Biosyst.* 2011. Vol. 145. No. 1. P. 88–97.
38. Abd Allah E.F., Alqarawi A.A., Hashem A., Radhakrishnan R., Asma A., Al-Huqail A.A. Endophytic bacterium *Bacillus subtilis* (BERA 71) improves salt tolerance in chickpea plants by regulating the plant defence mechanisms. *J. Plant Interact.* 2018. No. 13. P. 37–44.
39. Oren A. Halophilic microbial communities and their environments. *Curr. Opin. Microbiol.* 2015. No. 33. P. 119–124.
40. Subramanian S., Souleimanov A., Smith D.L. Proteomic studies on the effects of lipo-chitoooligosaccharide and thuricin 17 under unstressed and salt stressed conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 2016. No. 7. P. 1314.
41. Vurukonda S.S., Vardharajula S., Shrivastava M., SkZ A. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiol. Res.* 2016. No. 184. P. 13–24.
42. Zhang H., Kim M.S., Sun Y., Dowd S.E., Shi H., Paré P.W. Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2008. No. 21. P. 737–744.
43. Etesami H., Alikhani H. *Bacillus* species as the most promising bacterial biocontrol agents in rhizosphere and endorhiza of plants grown in rotation with each other. *Eur. J. Plant Pathol.* 2018. No. 150. P. 497–506.
44. Olanrewaju O.S., Glick B.R., Babalola O.O. Mechanisms of action of plant growth promoting bacteria. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2017. No. 33. P. 197.
45. Husson E., Hadad C., Huet G., Laclef S., Lesur D., Lambertyn V. The effect of room temperature ionic liquids on the selective biocatalytic hydrolysis of chitin via sequential or simultaneous strategies. *Green Chem.* 2017. No. 19. P. 4122–4131.
46. Vaddepalli P., Fulton L., Wieland J., Wassmer K., Schaeffer M., Ranf S. The cell wall-localized atypical  $\beta$ -1, 3 glucanase ZERZAUST controls tissue morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Development.* 2017. No. 144. P. 2259–2269.
47. Halfeld-Vieira B.A., Vieira Júnior J.R., Romeiro R.d.S., Silva H.S.A., Baracat-Pereira M.C. Induction of systemic resistance in tomato by the autochthonous phylloplane resident *Bacillus cereus*. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 2006. No. 41. P. 1247–1252.
48. Walters D.R., Ratsep J., Havis N.D. Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *J. Exp. Bot.* 2013. No. 64. P. 1263–1280.
49. Shen X., Hu H., Peng H., Wang W., Zhang, X. Comparative genomic analysis of four representative plant growth-promoting rhizobacteria in *Pseudomonas*. *BMC Genomics.* 2013. No. 14. P. 271.