

УДК 581.1.579.22

СТИМУЛИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ ЛЕКТИНОВ АССОЦИАТИВНЫХ БАКТЕРИЙ РОДА *Azospirillum* НА ВСХОЖЕСТЬ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ СМОДЕЛИРОВАННЫХ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССАХ

© 2021 г. С. А. Аленькина^а, *, В. Е. Никитина^а

^аФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов Российской академии наук, Саратов, Россия

*e-mail: alenkina_s@ibppm.ru

Поступила в редакцию 30.04.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 05.06.2020 г.

Впервые получены данные о влиянии лектинов двух штаммов азоспирилл — *Azospirillum brasilense* Sp7 (эпифит) и *Azospirillum brasilense* Sp245 (эндофит) на всхожесть и ростовые характеристики растения-хозяина при абиотических стрессах, установлен диапазон оптимальных концентраций и оценен возможный защитный и ростстимулирующий эффект, оказываемый данными гликопротеинами. В результате проведенных исследований было показано, что лектины *A. brasilense* Sp7 и Sp245 с различной эффективностью нивелировали отрицательное воздействие смоделированных абиотических стрессов — тяжелых металлов (CuSO_4 , CoSO_4 , ZnSO_4 , $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$), гипо-, гипертермического стресса, засоления и засухи, вызывающих снижение всхожести семян. Для обоих штаммов наиболее выраженный эффект в отношении всхожести наблюдался в случае воздействия тяжелыми металлами. Обнаружено положительное влияние лектинов на морфометрические параметры корней проростков пшеницы. Результаты продемонстрировали стимулирующее воздействие лектинов на длину и количество корней. Лектин эндофитного штамма проявлял более высокую эффективность, выражающуюся в более высоком уровне эффекта и в меньших концентрациях по сравнению с лектином эпифитного штамма.

Ключевые слова: *Azospirillum brasilense*, ассоциативные бактерии, лектины, оптимальные концентрации, пшеница, ростстимулирующая активность, абиотические стрессы

DOI: 10.31857/S0015330321010024

ВВЕДЕНИЕ

Увеличение продуктивности сельскохозяйственных культур, эффективное и ограниченное использование удобрений и средств защиты растений, а также повышение устойчивости и адаптации растений к неблагоприятным агроклиматическим условиям и антропогенным воздействиям являются актуальными вопросами современного сельского хозяйства. Одно из важных направлений — поиск продуцентов биопрепаратов нового поколения с ярко выраженными комплексными свойствами (ростстимулирующими, стресспротекторными). Подобные исследования будут способствовать разрешению проблем не только получения экологически безопасных агропродуктов, но и повышению экологической устойчивости агроэкосистем.

Перспективным в этом плане является углубленное изучение свойств бактерий *Azospirillum*. В ризосфере злаковых эти бактерии формируют

высокоэффективные ассоциации, оказывающие стимулирующий эффект на рост и развитие растений, включая пшеницу. Однако детали этого взаимодействия пока остаются не до конца известными. В природе они могут колонизировать как поверхность, так и внутренние ткани корней растений, и образование подобных симбиозов приводит к повышению продуктивности злаковых [1–3].

Известно, что положительное воздействие бактерий рода *Azospirillum* на рост, развитие и урожайность растений носит многофакторный характер. В этой связи значимыми признаками считаются не только высокая азотфиксирующая активность, способность к продукции фитогормонов, фунгицидная и бактерицидная активность, но также синтез высокомолекулярных биологически активных веществ [3, 4]. К таким веществам относятся лектины — (глико)протеины, связывающие строго определенные углеводные группы на поверхности клетки-мишени. С поверхности двух

отличающихся по способу колонизации растений штаммов ассоциативных азотфиксирующих бактерий – *A. brasilense* Sp7 (эпифит) и *A. brasilense* Sp245 (эндофит) – были изолированы лектины, являющиеся гликопротеинами с различными молекулярными массами и углеводной специфичностью [5, 6].

Накопившийся обширный массив экспериментальных данных по лектинам азоспирилл позволяет говорить о полифункциональности этих белков. Лектины способны не только обратимо и специфически связываться с клетками-мишенями, но и быть биологически активными веществами, способными вызывать клеточные ответы в низких концентрациях. Этот факт нашел подтверждение в наших предыдущих исследованиях [7–13]. Были получены данные, подтверждающие способность лектинов изменять содержание стрессовых метаболитов в растительной клетке [14, 15]. Последнее свидетельствует о способности лектинов выступать в качестве индукторов адаптационных процессов корней проростков пшеницы.

Цель работы – сравнительное исследование влияния лектинов эпифитного штамма *A. brasilense* Sp7 и эндофитного штамма *A. brasilense* Sp245 на всхожесть и изменение ростовых процессов путем регистрации морфометрических характеристик корней проростков растения-хозяина при смоделированных абиотических стрессах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Микроорганизмы и условия культивирования. Объектом исследования служили два штамма азотфиксирующих ассоциативных бактерий рода *Azospirillum* – *A. brasilense* Sp7 (ATCC 29145) и *A. brasilense* Sp245 (IBPPM 219) – из коллекции микроорганизмов И Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН (<http://collection.ibppm.ru>).

Получение препаратов лектинов. Выделение лектинов с поверхности клеток бактерий проводили методом Эшдата [16]. Очистку изучаемых белков осуществляли гель-фильтрацией на колонке (30 × 2.2 см) с сефадексом G-75 (диаметр частиц 40–120 мкм). Выход белковых фракций фиксировали на приборе Uvicord S11 (LKB) при $\lambda = 278$ нм. В качестве элюентов использовали 0.1 М CH_3COOH (рН 4.8), а также 0.05 М фосфатный буфер (рН 7.0), содержащий 0.15 М NaCl. Скорость потока – 1.5 мл/мин. Лектиновую активность определяли реакцией агглютинации, используя 2% суспензию трипсинизированных кроличьих эритроцитов. Лектин *A. brasilense* Sp7 имел молекулярную массу 36 кДа и проявлял специфичность к L-фукозе (1.87 мМ) и D-галактозе (20 мМ). Лектин *A. brasilense* Sp245 проявлял сродство к собствен-

ному полисахариду – кислому D-рамнану и имел молекулярную массу 67 кДа.

Определение концентрации белка. Количество белка определяли по методу Бредфорд [17].

Стерилизация семян, получение корней проростков. Семена пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 29 (ГНУ НИИ Сельского хозяйства Юго-Востока РСХА, Саратов, Россия) были поверхностно стерилизованы в 70% (v/v) этаноле 1 мин, отмыты многократно стерильной водой.

Для лабораторного моделирования условий загрязнения тяжелыми металлами, гипо-, гипертермии, засоления и засухи семена пшеницы проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге с добавлением лектинов (концентрация 5–40 мкг/мл; использованные концентрации были подобраны в предварительных экспериментах) и солей тяжелых металлов – CoSO_4 , ZnSO_4 , $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, CuSO_4 (концентрация 1 мМ), 1% NaCl и 5% сахарозы (наиболее используемый метод оценки устойчивости растений к дефициту влаги). Для анализа действия гипо- и гипертермии на показатели развития зерна пшеницы выращивали в среде с добавлением лектинов при температуре 5 и 42°C, соответственно. В качестве контроля выступали корни проростков, выращенные на дистиллированной воде при 25°C. Объем выборки составлял 20 семян в 3-кратной повторности для каждого варианта.

В экспериментах использовали 4-суточные проростки. Определяли всхожесть зерновок. Для измерения ростовых показателей корней проростков использовали морфометрические показатели: число и длину корней, их сырую массу.

Статистическая обработка результатов. Все измерения выполняли в трех биологических и трех аналитических повторностях. Анализ проводился с использованием пакета программ AGROS для статистического и биометрическо-генетического анализа при селекции и селекции растений (версия 2.09; Отдел статистического анализа Российской академии сельскохозяйственных наук). На рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные отклонения. Значимость отличий между средними значениями определяли, используя *t*-критерий Стьюдента при уровне $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В литературе представлено достаточно сведений о негативном воздействии различных стрессов на физиологические процессы растительного организма, особенно на этапе прорастания [18, 19]. В лабораторных условиях в первую очередь оценивают всхожесть семян и рост корней проростков.

Для исследований были взяты концентрации лектинов от 5 до 40 мкг/мл. Выбор диапазона

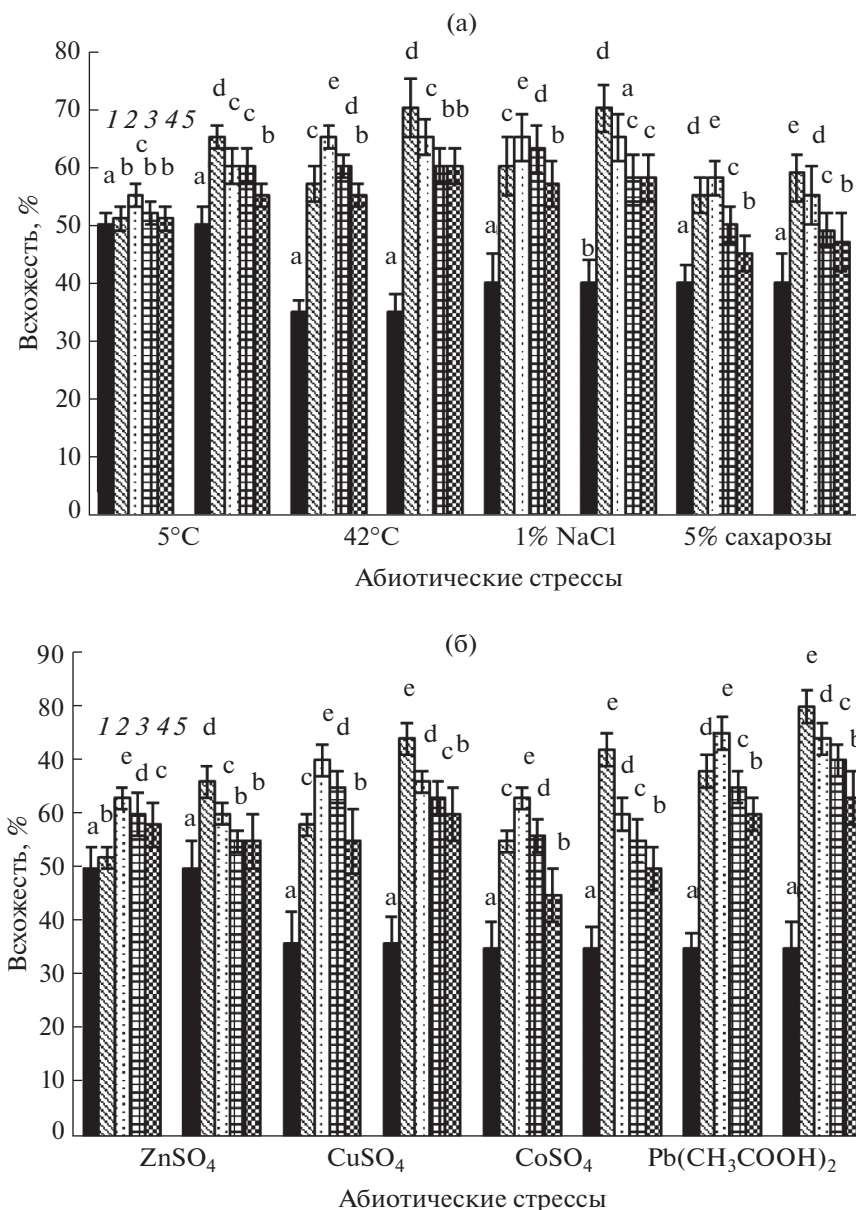


Рис. 1. Влияние лектинов *Azospirillum brasilense* Sp7 и Sp245 на всхожесть семян при воздействии абиотических стрессов. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины ($P < 0.05$). 1 – контроль, 2–5 – лектин, концентрации которого составляли 5, 10, 20, 40 мкг/мл, соответственно.

концентраций в данном случае играет важную роль и был основан на ранее проведенных исследованиях и полученных результатах [7–15]. На рис. 1 представлены результаты изучения лабораторной всхожести семян пшеницы на четвертые сутки после начала эксперимента. Смоделированные абиотические стрессы – соли тяжелых металлов (CuSO_4 , CoSO_4 , ZnSO_4 , $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$), термостресс (гипо-, гипертермия), засоление и засуха приводили к снижению всхожести семян. При проращивании семян в присутствии лектинов *A. brasilense* Sp7 и Sp245 происходило нивелирование отрицательного воздействия стрессов. В

ходе эксперимента было установлено повышение показателя во всех вариантах опыта по сравнению с контролем. Лектин эндофитного штамма проявлял повышенную способность увеличивать всхожесть семян. Для всех видов стрессовых воздействий в случае лектина *A. brasilense* Sp7 максимальный показатель был отмечен при концентрации – 10 мкг/мл, для лектина *A. brasilense* Sp245 при концентрации лектина – 5 мкг/мл (рис. 1а, б). Самый максимальный эффект для обоих штаммов в отношении всхожести наблюдался в случае воздействия $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$. Для лектина эпифитного штамма он составлял 75% и для эндофитно-

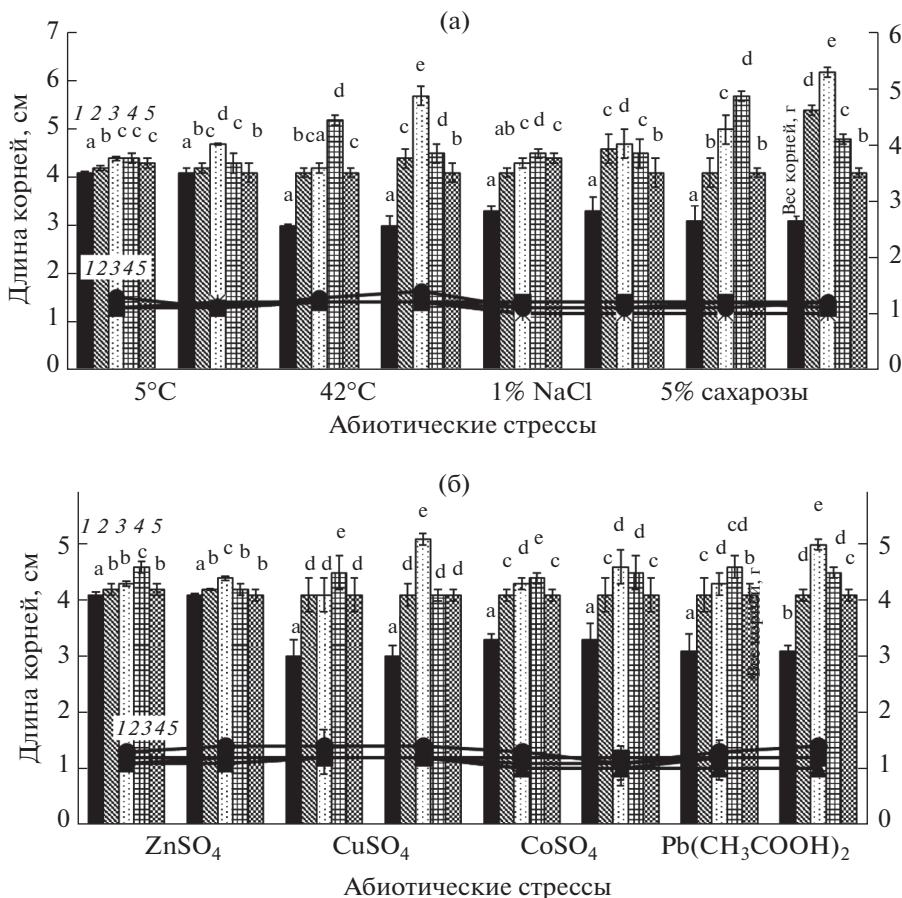


Рис. 2. Влияние лектинов *Azospirillum brasilense* Sp7 и Sp245 на длину и массу корней при воздействии абиотических стрессов. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины ($P < 0.05$). 1 – контроль, 2–5 – лектин, концентрации которого составляли 5, 10, 20, 40 мкг/мл, соответственно.

го штамма 80% от контроля (рис. 1б). Несколько ниже были значения в вариантах с солями меди и кобальта, а также при гипертермии и засолении. Достоверных отличий между этими вариантами обнаружено не было (рис. 1б).

Семена, прорастиваемые в условиях изучаемых стрессов, формировали зародышевые корни меньшей длины по сравнению с контролем. Длина корней проростков в контроле в среднем составляла 4.4 ± 0.2 см. При прорастивании семян пшеницы в присутствии лектинов происходил рост показателя для всех вариантов опыта (рис. 2а, б). Для обоих изучаемых лектинов наблюдалась идентичная картина – наибольшее повышение происходило в случае смоделированной засухи. Также как и в предыдущем случае, лектин эндофитного штамма был эффективнее. Максимальное значение показателя было зафиксировано при концентрации лектина 10 мкг/мл (6.2 ± 0.2 см), в тоже время для лектина *A. brasilense* Sp7 максимальный эффект был отмечен при концентрации 20 мкг/мл (5.7 ± 0.1 см) (рис. 2а). Несколько меньшим, но также достаточно высоким был рост показателя в

случае гипертермического воздействия. Максимальные значения были зафиксированы при тех же концентрациях лектинов и составляли 5.2 ± 0.1 см для лектина *A. brasilense* Sp7 и 5.7 ± 0.3 см для Sp245 (рис. 2а).

Сырая масса зародышевых корней при прорастивании зерновок в условиях стрессов варьировала в пределах от 1.1 ± 0.3 до 1.3 ± 0.2 г. В контроле этот показатель был 1.6 ± 0.2 г. Как показали результаты опытов, при воздействии лектинов обоих штаммов по этому признаку изменений практически не наблюдалось. Все исследуемые варианты оказались довольно однородными по изучаемому показателю и не проявляли достоверных отличий между собой и с контролем (рис. 2а, б).

Прорастивание зерновок в присутствии лектинов приводило к увеличению количества зародышевых корней (рис. 3а, б). При этом максимальное воздействие на признак установлено в вариантах засухи и гипертермии. Для лектина эпифитного штамма эффект был отмечен при концентрации – 10 мкг/мл, в случае другого лектина – при 5 мкг/мл. При прорастивании образцов на 5% растворе са-

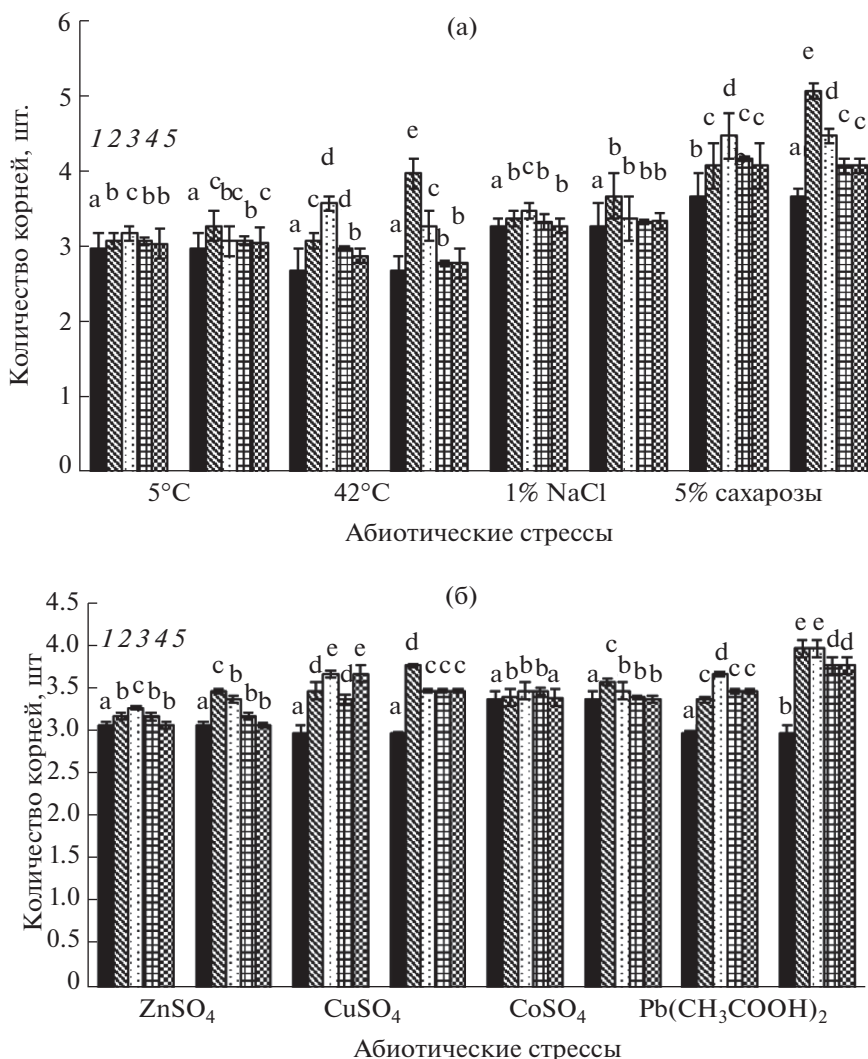


Рис. 3. Влияние лектинов *Azospirillum brasilense* Sp7 и Sp245 на количество зародышевых корней при воздействии абиотических стрессов. Результаты представлены как средние арифметические значения со стандартной ошибкой. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся величины ($P < 0.05$). 1 – контроль, 2–5 – лектин, концентрации которого составляли 5, 10, 20, 40 мкг/мл, соответственно.

харозы в присутствии изучаемых лектинов количество корней увеличилось с 3.7 ± 0.2 до 4.5 ± 0.2 шт. в случае лектина *A. brasilense* Sp7 и до 5.1 ± 0.3 шт. в случае лектина Sp245 (рис. 3а). При гипертермии присутствие изучаемых лектинов увеличило количество корней с 2.7 ± 0.2 до 3.6 ± 0.2 шт. в случае лектина *A. brasilense* Sp7 и до 4.0 ± 0.1 шт. в случае лектина Sp245 (рис. 3а).

ОБСУЖДЕНИЕ

Неблагоприятные климатические условия, создающие абиотические стрессы, являются основными ограничивающими факторами снижения продуктивности сельскохозяйственных культур. Доминирующие абиотические стрессы – это засуха, низкая/высокая температура, засоление, воздействие тяжелых металлов. Стрессы являются причи-

ной замедления темпов роста и снижения общей урожайности разнообразных культур, оказывая влияние на целый спектр физиолого-биохимических и метаболических процессов.

Многочисленные результаты исследований последних десятилетий показали, что ответ растения независимо от природы воздействия происходит по некоторой общей схеме, что позволяет говорить о существовании неспецифической стрессовой реакции на различные воздействия [20–22]. Ввиду этого одним из прикладных направлений современной физиологии растений является создание препаратов на основе биологически активных молекул с антистрессовым эффектом. Учитывая мировую тенденцию к экологизации сельского хозяйства, предпочтение отдается веществам, продуцируемым высшими растениями, грибами и микроорганизмами.

Известно, что инокуляция растений пшеницы ассоциативными бактериями *Azospirillum brasilense* при стрессах, вызванных различными абиотическими воздействиями, улучшает морфогенез растений и приводит к увеличению корневой и надземной биомассы растений (на 40–60% в зависимости от штамма) [23, 24]. Азоспириллы отличаются по способу колонизации корней растений. Например, эндофитный штамм *A. brasilense* Sp245 был найден в ксилеме корня, в то же время эпифитный штамм *A. brasilense* Sp7 был обнаружен на поверхности корня [25]. Эндофитные бактерии представляют особый интерес, поскольку считается, что способность существовать внутри растительных тканей позволяет им в меньшей степени зависеть от внешних воздействий и формировать более длительную защиту макроорганизма от стрессовых факторов окружающей среды.

Азоспириллы способны синтезировать лектины – гликопротеины, связывающие строго определенные углеводные группы на поверхности растительной клетки. С поверхности клеток бактерий *A. brasilense* Sp7 и Sp245 были выделены эти белки. Они имели различные молекулярные массы и углеводную специфичность.

Рост растений, особенно начальные этапы онтогенеза, является одним из важных показателей адаптации растений к условиям обитания. В результате проведенных исследований было показано, что лектины с различной эффективностью нивелировали отрицательное воздействие тяжелых металлов, гипо-, гипертермического стресса, засоления и смоделированной засухи на корни проростков пшеницы. При этом участие лектинов в адаптации растений к стрессу, вызванному тяжелыми металлами, и засухе оказалось более существенным.

Стимулирующий эффект обнаруживался уже на самых ранних стадиях развития растений, начиная с прорастания семян, так как лектины существенно влияли на их всхожесть. Анализ морфометрических показателей позволил сделать вывод о том, что лектины способны стимулировать ростовые показатели корней растений, которые, как известно, претерпевают значительные изменения в условиях стресса. Лектины оказывали положительное влияние в основном на количество и размеры корней, при этом не затрагивая их массу.

Полученные данные о влиянии лектинов азоспирилл на ростовые процессы растений, возможно, объясняются активацией этими белками биохимических процессов в прорастающем семени. Лектины азоспирилл способны воздействовать на активность различных ферментов корней проростков растений – пектинолитических, протеолитических [10–12], антиоксидантных [15], изменять содержание ряда стрессовых метаболитов – перекиси водорода [14], цАМФ [13], оксида азота, диа-

цилглицерина, салициловой кислоты [14], низкомолекулярных антиоксидантов [26]. Было показано, что лектины обладали различной степенью функциональной активности, что согласуется с описанными в настоящей работе данными. Всегда эффект для лектина *A. brasilense* Sp245 проявлялся в большей степени и при более низких концентрациях, чем для лектина Sp7. Это может быть связано с различиями в углеводной специфичности и структуре белков, в результате чего изменяется взаимодействие с поверхностью растительной клетки, что является определяющим фактором для проявления функций лектинов. [5, 6].

Вероятным объяснением продемонстрированных концентрационных различий, при которых лектины проявляли эффекты, может быть влияние изучаемых неблагоприятных факторов на процесс связывания лектинов с рецепторами на корнях. Изучение концентрационных зависимостей достаточно актуально для понимания процессов, происходящих при адаптации растений к условиям окружающей среды, а также при практическом использовании регуляторов роста, к которым можно отнести лектины.

Результаты настоящей работы продемонстрировали участие лектинов азоспирилл в повышении способности растений переносить воздействие абиотических факторов, развивая эколого-биологические реакции, направленные на усиление жизнестойкости растения в данных условиях. Полученные результаты являются дополнением к полученным ранее данным о том, что лектины азоспирилл могут участвовать в адаптации и вызывать индукцию защитных механизмов растений. Таким образом, стресс-толерантный эффект лектинов в растениях носит мультинаправленный (полифункциональный) характер. Это является одной из причин считать эти белки способными повышать выживаемость растений в условиях действия стрессоров различной физической природы и тем самым выполнять роль одного из компонентов общих клеточных защитных систем. Все это позволяет рассматривать лектины как перспективное для практического применения соединения для защиты растений от стресса и повышения их продуктивности.

Информация о вкладе авторов: Аленькина С.А. – разработка эксперимента, обработка экспериментальных данных, обсуждение результатов и подготовка статьи; Никитина В.А. – разработка эксперимента, обсуждение результатов и подготовка статьи.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей в качестве объектов исследований. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Schlöter M., Wiehe W., Assmus B., Steindl H., Becke H., Hoflich G., Hartmann A. Root colonization of different plants by plant-growth-promoting *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* R39 studied with monospecific polyclonal antisera // Appl. Environ. Microbiol. 1997. V. 63. P. 2038. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC168493/pdf/632038.pdf>
2. Bashan Y., Holguin G., de-Bashan L.E. *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997–2003) // Can. J. Microbiol. 2004. V. 50. C. 521. <https://doi.org/10.1139/w04-035>
3. Thirunavukkarasu N., Mishra M.N., Spaepen S., Vanderleyden J., Gross C.A., Tripathi A.K. An extra-cytoplasmic function sigma factor and anti-sigma factor control carotenoid biosynthesis in *Azospirillum brasilense* // Microbiology. 2008. V. 154. P. 2096. <https://doi.org/10.1099/mic.0.2008/016428-0>
4. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Современные представления о предполагаемых функциях лектинов растений // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. С. 98.
5. Никитина В.Е., Аленькина С.А., Пономарева Е.Г., Савенкова Н.Н. Изучение роли клеточной поверхности азоспирилл во взаимодействии с корнями пшеницы // Микробиология. 1996. Т. 65. С. 165.
6. Шелудько А.В., Пономарева Е.Г., Варшаломидзе О.Э., Ветчинкина Е.И., Кацы Е.И., Никитина В.Е. Гемагглютинирующая активность и подвижность бактерий *Azospirillum brasilense* в присутствии разных источников азота // Микробиология. 2009. Т. 78. С. 749.
7. Никитина В.Е., Богомолова Н.В., Пономарева Е.Г., Соколов О.И. Влияние лектинов азоспирилл на способность семян к прорастанию // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. Т. 31. С. 431.
8. Alen'kina S.A., Payusova O.A., Nikitina V.E. Effect of *Azospirillum* lectins on the activities of wheat-root hydrolytic enzymes // Plant Soil. 2006. V. 283. P. 147. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-4890-8>
9. Никитина В.Е., Пономарева Е.Г., Аленькина С.А. Лектины клеточной поверхности азоспирилл и их роль в ассоциативных взаимоотношениях с растениями // Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. М.: Наука, 2005. С. 70.
10. Чернышева М.П., Аленькина С.А., Никитина В.Е., Игнатов В.В. Внеклеточные протеолитические ферменты штамма *Azospirillum brasilense* Sp7 и регулирование их активности гомологичным лектином // Прикл. биохимия и микробиология. 2005. Т. 41. С. 444.
11. Аленькина С.А., Никитина В.Е. Влияние лектинов азоспирилл на активность протеолитических ферментов и их ингибиторов в корнях проростков пшеницы // Микробиология. 2015. Т. 84. С. 553. <https://doi.org/10.7868/S002636561505002X>
12. Alen'kina S.A., Nikitina V.E. Change in the ratio of the activities of different types of proteases and their inhibitors in plant roots exposed to *Azospirillum* lectins // J. Plant Growth Regul. 2017. V. 381. P. 337. <https://doi.org/10.1007/s00344-016-9658-2>
13. Аленькина С.А., Матора Л.Ю., Никитина В.Е. Оценка влияния лектинов азоспирилл на уровень цАМФ в растительной клетке // Микробиология. 2010. Т. 79. С. 856.
14. Alen'kina S.A., Bogatyrev V.A., Matora L.Yu., Sokolova M.K., Chernysheva M.P., Trutneva K.A., Nikitina V.E. Signal effects of the lectin from the associative nitrogen-fixing bacterium *Azospirillum brasilense* Sp7 in bacterial-plant root interactions // Plant Soil. 2014. V. 381. P. 337. <https://doi.org/10.1134/S0026261715050021>
15. Alen'kina S.A., Romanov N.I., Nikitina V.E. Regulation by *Azospirillum* lectins of the activity of antioxidant enzymes in wheat seedling roots under short-term stresses // Braz. J. Bot. 2018. V. 41. P. 579. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0489-1>
16. Echdat Y., Ofek I., Yachow-Yan Y., Sharon N., Mirelman D. Isolation of mannose-specific lectin from *E.coli* and its role in the adherence of the bacterial to epithelial cells // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1978. V. 85. P. 1551. [https://doi.org/10.1016/0006-291x\(78\)91179-8](https://doi.org/10.1016/0006-291x(78)91179-8)
17. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248. [http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](http://dx.doi.org/https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
18. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
19. Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 638 с.
20. Sorty A.M., Meena K.K., Choudhary K., Bitla U.M., Minhas P.S., Krishnani K.K. Effect of plant growth promoting bacteria associated with halophytic weed (*Psoralea corylifolia* L.) on germination and seed. Appl. Biochem. Biotechnol. 2016. P. 872. <https://doi.org/10.1007/s12010-016-2139-z>
21. Sahoo R.K., Ansari M.W., Pradhan M., Dangar T.K., Mohanty S., Tuteja N. A novel *Azotobacter vinelandii* (SRIAz 3) functions in salinity stress tolerance in rice. Plant Signal Behav. 2014. V. 9. P. e29377. <https://doi.org/10.4161/psb.29377>
22. Belimov A.A., Dietz K.-J. Effect of associative bacteria on element composition of barley seedlings grown in solution culture at toxic cadmium concentrations // Microbiol. Res. 2000. V. 155. P. 113. [https://doi.org/10.1016/S0944-5013\(00\)80046-4](https://doi.org/10.1016/S0944-5013(00)80046-4)
23. Berg G. Plant-microbe interactions promoting plant growth and health: perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2009. V. 84. P. 11. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2092-7>
24. Assmus B., Hutzler P., Kirchhof G., Amann R., Lawrence J.R., Hartmann A. In situ localization of *Azospirillum brasilense* in the rhizosphere of wheat with fluorescently labeled, rRNA-targeted oligonucleotide probes and scanning confocal laser microscopy // Appl. Environ. Microb. 1995. V. 61. P. 1013. <https://aem.asm.org/content/61/3/1013.short>
25. Аленькина С.А., Никитина В.Е. Влияние лектинов азоспирилл на активность аскорбатпероксидазы и содержание аскорбиновой кислоты в корнях проростков пшеницы при абиотических стрессах // Прикл. биохимия и микробиология. 2020. Т. 56. С. 174. <https://doi.org/10.31857/S0555109920020026>