



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


ОТВЕТ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ТРЕХ СОРТОВ ФАСОЛИ (*PHASEOLUS VULGARIS* L.) НА ОБРАБОТКУ СЕМЯН ГРАДИЕНТОМ КОНЦЕНТРАЦИЙ 6-БЕНЗИЛАМИНОПУРИНА КАК МОДЕЛЬ ВЛИЯНИЯ ЦИТОКИНИН-ПРОДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ НА РОСТ РАСТЕНИЙ

Гарипова С.Р.^{1*}, Матюнина В.Д.¹,
Чистоедова А.В.¹, Маркова О.В.¹,
Лубянова А.Р.², Пусенкова Л.И.³

¹ Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия

² Институт биохимии и генетики Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

³ Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

*E-mail: garipovasvetlana@gmail.com

Для успешного применения бактериальных препаратов важно определить стимулирующие и ингибирующие дозы экзогенного фитогормона, влияющего на рост растения-хозяина. Семена фасоли обрабатывали разными дозами 6-бензиламинопурина (БАП) 0.00001–10 мг/л. Для сорта Уфимская стимулирующими были дозы 0.01–0.1 мг/л, для сорта Эльза – только 0.001 мг/л БАП, для сорта Золотистая – 0.001 и 0.1 мг/л БАП. При этом у сортов Уфимская и Золотистая усиливалось развитие придаточных корней, тогда как у сорта Эльза – суммарной длины корней. Определены индивидуальные сортовые реакции антиоксидантной системы в ответ на обработку семян цитокинином. Выявленные особенности сортов подчеркивают важность понимания сложного баланса между сигналингом фитогормонов и механизмами антиоксидантной защиты в растительно-микробных взаимодействиях и вызывают необходимость применения прецизионных доз рострегуляторов и цитокинин-продуцирующих бактерий к конкретным сортам для стимулирования роста.

Ключевые слова: растительно-микробные взаимодействия ♦ ростовые показатели ♦ перекись водорода ♦ активность каталазы ♦ малоновый диальдегид ♦ корреляция

Поступила в редакцию: 02.12.2024

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-4-230-244](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-4-230-244)

EDN: [NSEQOU](https://www.edn.ru/NSEQOU)

RESPONSE OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM OF THREE BEAN VARIETIES (*PHASEOLUS VULGARIS* L.) TO SEED TREATMENT WITH A GRADIENT OF 6-BENZYLAMINOPURINE CONCENTRATIONS AS A MODEL OF THE INFLUENCE OF CYTOKININ-PRODUCING BACTERIA ON PLANT GROWTH

Garipova S.R.^{1*}, Matyunina V.D.¹,
Chistoadova A.V.¹, Markova O.V.¹,
Lubyanova A.R.², Pusenkova L.I.³

¹ Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia

² Institute of Biochemistry and of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

³ Bashkir Research Institute of Agriculture of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

*E-mail: garipovasvetlana@gmail.com

For successful application of bacterial preparations, it is important to determine the stimulating and inhibiting doses of the exogenous phytohormone affecting the growth of the host plant. Bean seeds were treated with different doses of 6-benzylaminopurine (BAP) 0.00001–10 mg/l. For the Ufimskaya variety, the stimulating doses were 0.01–0.1 mg/l, for the Elza variety – only 0.001 mg/l BAP, for the Zolotistaya variety – 0.001 and 0.1 mg/l BAP. In this case, the Ufimskaya and Zolotistaya varieties increased the development of adventitious roots, while the Elza variety increased the total root length. Individual varietal reactions of the antioxidant system in response to seed treatment with cytokinin were determined. The identified characteristics of the varieties highlight the importance of understanding the complex balance between phytohormone signaling and antioxidant defense mechanisms in plant-microbe interactions and necessitate the use of precision doses of growth regulators and cytokinin-producing bacteria to specific varieties to stimulate growth.

Keywords: plant-microbe interactions ♦ growth parameters ♦ hydrogen peroxide ♦ catalase activity ♦ malondialdehyde ♦ correlation

Принято в печать: 12.12.2024



ВВЕДЕНИЕ

Фасоль – высокобелковая сельскохозяйственная культура, используемая не только для производства зерна, но и для мелиорации почвы в качестве азотфиксирующей и сидеральной культуры [Uebersax et al., 2022; Маркова, Гарипова, 2013]. Фасоль успешно возделывается в разных регионах мира, в том числе и в России [Миоц, Мирошникова, 2021; Жаркова, Филиппова, 2023]. Одним из перспективных и безопасных способов повышения продуктивности и устойчивости сельскохозяйственных растений является использование биопрепаратов на основе ростстимулирующих бактерий [Fadiji, Babalola, 2020]. Ассоциированные с растениями бактерии способны продуцировать различные фитогормоны, к которым относятся ауксины, цитокинины [Архипова и др., 2019; Sorokan et al., 2021; Мартыненко и др., 2023], гиббереллины [Khan et al., 2014], абсцизовая кислота (АБК) [Ахтямова и др., 2021] и др. Бактериальные фитогормоны, в частности цитокинины, не только напрямую способствуют регуляции роста растений, но могут выступать и в качестве сигнальных молекул растительно-микробной коммуникации, стимулируя корневую экссудацию аминокислот, что обеспечивает колонизацию ими ризосферы [Kudoyarova et al., 2014]. Бактериальные фитогормоны также задействованы в реакциях фитоиммунитета [Максимов, Хайруллин, 2019; Tzipilevich et al., 2021]. Интенсивность этих реакций может быть оценена по активности антиоксидантной системы, например каталазной активности, содержанию перекиси водорода, продуктов перекисного окисления липидов – показателей, которые были выбраны в качестве предполагаемых маркеров эффективного симбиоза растений фасоли с эндофитными бактериями [Markova et al., 2024].

Замечено, что положительный эффект от инокуляции ростстимулирующими бактериями зависит от дозы вносимых штаммов [Suckstorff, Berg, 2003], а также от вида и сорта растения-хозяина [Курамшина и др., 2019; Ghimire et al., 2023]. Поскольку дозозависимый эффект бактериальной инокуляции часто связывают с продукцией ими фитогормонов [Иванчина и др., 2018], главным образом, ауксинов и цитокининов, то очевидно, что их концентрации можно признать ключевым фактором формирования эффективных симбиотических взаимоотношений микроорганизмов с определенными видами и сортами растений [Voivin et al., 2016]. При этом интерес представляет работа антиоксидантной системы в ответ на экзогенное поступление фитогормона как механистическая модель фитогормон-зависимого бактериального фактора растительно-микробной коммуникации.

Ранее для растений фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) были определены стимулирующие рост проростков концентрации экзогенной индолилуксусной кислоты (ИУК), которые различались для сортов Уфимская и Эльза [Матюнина и др., 2023], и были проанализированы показатели антиоксидантной системы растений этих двух сортов и сорта Золотистая в ответ на обработку семян градиентом концентраций ИУК [Garipova et al., 2024]. Однако аналогичные ответные реакции растений на обработку семян экзогенными цитокининами не были изучены.

Целью данного исследования являлся сравнительный анализ реакций антиоксидантной системы растений трех сортов фасоли на обработку семян градиентом

концентраций 6-бензиламинопурина (БАП) как модель влияния цитокинин-продуцирующих бактерий на рост растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись районированные сорта Уфимская и Золотистая (включены в Реестр селекционных достижений в 1998 и 2001 гг. соответственно), а также сорт Эльза (каталог ВИР № к-14693). Семена стерилизовали дезинфицирующим средством «Бриллиант» (действующие вещества алкилдиметилбензиламмоний хлорид 0.9 %, глутаровый альдегид 0.8 %), в течение 10 мин и многократно промывали дистиллированной водой. Фитогормон БАП разводили методом десятикратных разведений от 100 до 0.00001 мг/л. По 20 семян фасоли каждого варианта опыта замачивали в 4 мл раствора БАП в чашках Петри в течение 3-х часов, затем раскладывали на увлажненные фильтры в пластиковые контейнеры (размером 15×20×15 см) с крышками. В контроле семена замачивали в дистиллированной воде. Семена проращивали в темноте в термостате при температуре 22 °С. Измеряли размеры осевых органов, число и суммарную длину придаточных и боковых корней на 7-е сутки.

Активность каталазы (Кат, ЕС 1.11.1.6) определяли путем измерения разложения H_2O_2 , как описано [Aebi, 1984]. После гомогенизации растительных тканей с 0.05 М калий-фосфатным буфером при pH 7.8, исходя из соотношения 1:5 (м:о), смесь центрифугировали при 13000×g в течение 10 мин при 4 °С. Реакцию начинали путем добавления 0.15 мл 0,03 % H_2O_2 к 0.02 мл ферментного экстракта в лунках плоскодонного планшета для иммуноанализа (Costar, США). Через 1 мин реакцию останавливали путем добавления 0.075 мкл 4 % $(NH_4)_6Mo_7O_{24} \times 4H_2O$. Активность Кат измеряли с помощью микропланшетного ридера Benchmark (Bio-Rad, USA) по изменению поглощения при 405 нм из-за экстинкции комплексов H_2O_2 с ионами молибдена.

Перекись водорода (H_2O_2) определяли в растительных экстрактах согласно [Jiang et al., 1990]. Растительные ткани гомогенизировали в 0,01 М калий-фосфатном буфере при pH 6.2, исходя из соотношения 1:5 (м:о), экстрагировали в течение 10–15 мин при 4 °С. Экстракты центрифугировали при 10 000× g в течение 10 мин при 4 °С и 50 мкл супернатанта использовали для иницирования реакции в смеси (общий объем 150 мкл), содержащей 25 мМ $FeSO_4$ и 25 мМ $(NH_4)_2SO_4$, которые были растворены в 2.5 М H_2SO_4 . Один мл этого раствора добавляли к 100 мл 125 мкМ ксиленолового оранжевого (Merk, Германия) и 100 мМ сорбита. Содержание H_2O_2 контролировали с помощью красителя ксиленолового оранжевого; когда гидропероксиды восстанавливаются ионами железа в кислом растворе, они образуют комплекс железный продукт–ксиленоловый оранжевый. Реакцию инкубировали в темноте при комнатной температуре в течение 1 ч, а поглощение регистрировали с помощью спектрофотометра EnSpire 2300 (Perkin Elmer, США) при 570 нм. Содержание H_2O_2 рассчитывали с помощью стандартной кривой, основанной на поглощении стандартов H_2O_2 .

Содержание малонового диальдегида (МДА) определялось путем измерения его реакции с тиобарбитуровой кислотой [Heath, Parker, 1968]. 0.25 г замороженных растительных тканей гомогенизировали с 3 объемами ледяной 10% трихлоруксусной кислоты (ТХУ) и центрифугировали при 10 000× g в течение 15 мин. Смесь для анализа,

содержащую 1 мл аликвоты супернатанта и 1 мл 0.5% (м:о) 2-тиобарбитуровой кислоты в 20% (м:о) ТХУ, нагревали до 95°C в течение 1 ч, а затем быстро охлаждали в ледяной бане. Поглощение супернатанта контролировали при 532 нм и 600 нм с помощью спектрометра Smart Spec Plus (Bio-Rad, USA). Содержание МДА было рассчитано с использованием коэффициента поглощения $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

Статистические сравнения проводили при $p < 0.05$, используя стандартный пакет описательной статистики в Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При обработке семян сорта Уфимская градиентом концентраций БАП стимулирующими рост длины побега являлись дозы фитогормона 0.0001–10 мг/л, длины корня – 0.001 мг/л, суммарная длина корней была выше контроля при обработке дозами 0.01–1 мг/л, а количество корней – при обработке 0.1 мг/л. По совокупности показателей концентрации фитогормона 0.01–0.1 мг/л были наиболее благоприятными для роста органов проростка (рис. 1).

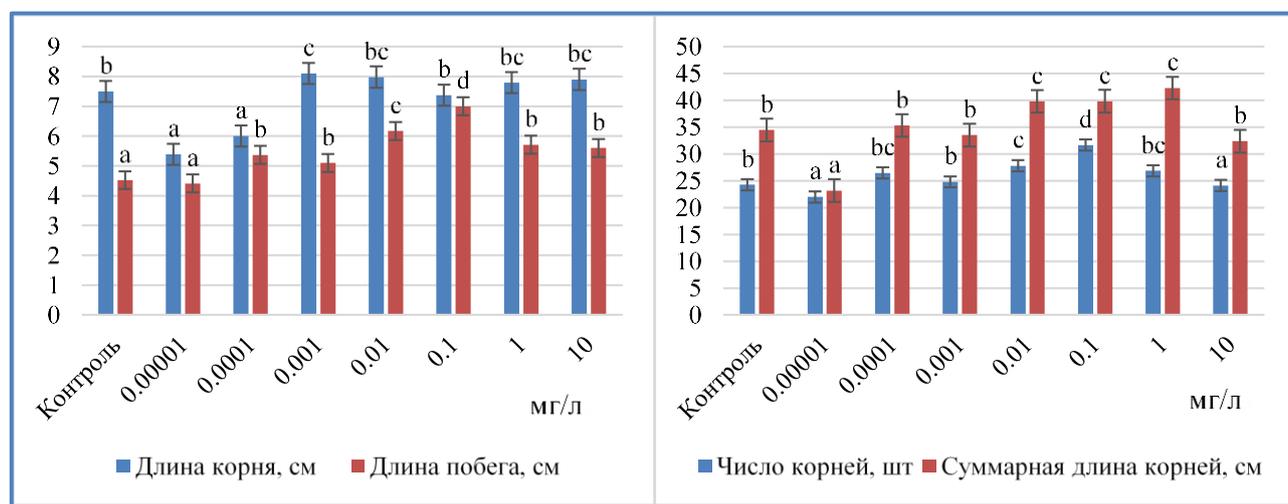


Рис. 1. Ростовые показатели недельных растений сорта Уфимская при обработке семян градиентом концентраций БАП. Отличающиеся латинские буквы означают достоверные отличия при $p < 0.05$

При обработке семян сорта Уфимская стимулирующей дозой гормона 0.1 мг/л (образец варианта обработки 0.01 мг/л БАП был, к сожалению, утрачен) содержание перекиси водорода (H_2O_2) в корнях и побегах было близким к значениям содержания этого метаболита у контрольной группы растений. Обработка высокой концентрацией БАП (10 мг/л) способствовала повышенному уровню содержания H_2O_2 в корнях, а более разбавленной концентрацией (0.001 мг/л) – сниженному, чем в контроле, уровню. В побегах более высокие, чем в контроле уровни содержания H_2O_2 пришлось на дозы 0.00001–0.001 и 10 мг/л (рис. 2а). Активность каталазы (Кат) в корнях со значением, в 1.5–2 раза превышающим уровень контроля, отмечена в вариантах обработки 0.001 и 0.1 мг/л. В побегах только в стимулирующей рост проростка дозе 0.1 мг/л уровень Кат был близок к контролю, в других вариантах опыта он был значительно ниже контроля (рис. 2б). Содержание МДА как в корнях, так и в побегах было существенно ниже в вариантах предобработки дозами 0.0001 и 1 мг/л (рис. 2в).

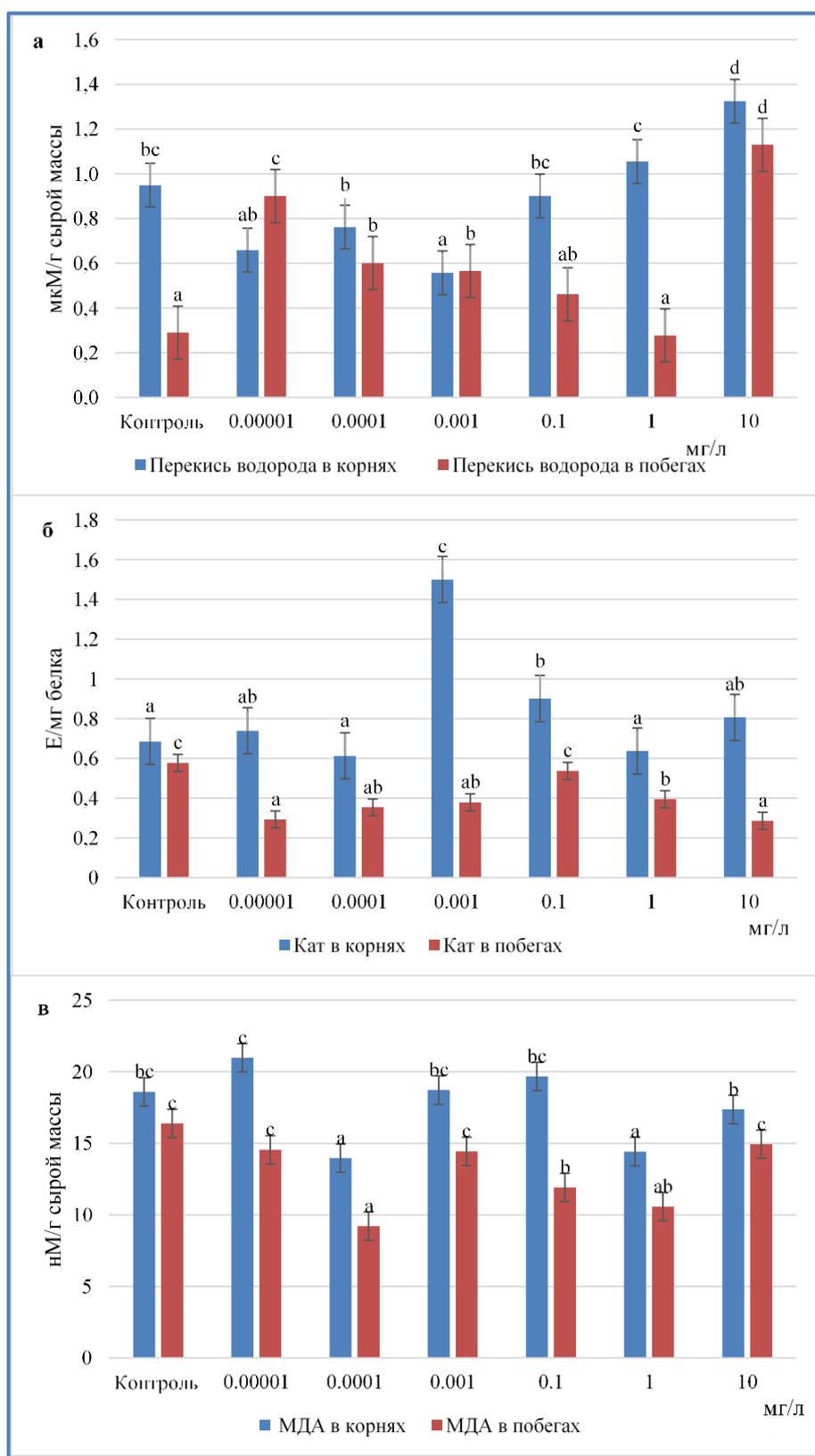


Рис. 2. Содержание H_2O_2 (а), активность каталазы (б) и содержание МДА (в) в растениях сорта Уфимская при обработке градиентом концентраций БАП. Отличающиеся латинские буквы означают достоверные отличия при $p < 0.05$

При обработке семян сорта Уфимская градиентом БАП наибольший вклад в рост побега оказало развитие периферической корневой системы – коэффициент корреляции между длиной побега и числом корней составил 0.86. Анализ корреляционных связей между биохимическими и ростовыми показателями растений сорта Уфимская выявил высокие

отрицательные коэффициенты корреляции между содержанием H_2O_2 в побегах и числом и суммарной длиной корней, а также средние отрицательные коэффициенты корреляции между содержанием МДА в побегах и этим же ростовыми показателями. В то же время связь между активностью каталазы в корнях и побегах и ростовыми показателями не прослеживалась, как и между такими показателями как содержание H_2O_2 и МДА в корнях и ростовыми показателями (табл. 1).

Таблица 1. Коэффициенты корреляции между ростовыми показателями и содержанием H_2O_2 , МДА и активностью каталазы в корнях и побегах растений сорта Уфимская при обработке градиентом концентраций БАП

	Длина корня	Длина побега	Число корней	Суммарная длина корней	Кат корни	Кат побеги	H_2O_2 корни	H_2O_2 побеги	МДА корни	МДА побеги
Длина корня	1.00									
Длина побега	0.56	1.00								
Число корней	0.59	0.86	1.00							
Суммарная длина корней	0.74	0.76	0.93	1.00						
Кат корни	0.33	-0.04	-0.12	-0.13	1.00					
Кат побеги	0.29	0.01	0.08	0.20	-0.02	1.00				
H_2O_2 корни	0.10	0.10	-0.31	-0.15	-0.38	0.05	1.00			
H_2O_2 побеги	-0.56	-0.47	-0.85	-0.87	0.12	-0.39	0.44	1.00		
МДА корни	-0.10	-0.38	-0.33	-0.43	0.39	0.17	-0.23	0.25	1.00	
МДА побеги	-0.06	-0.67	-0.64	-0.60	0.32	0.16	0.22	0.45	0.69	1.00

При обработке экзогенным БАП семян сорта Эльза выявлена единственная концентрация 0.001 мг/л, стимулирующая рост осевых органов проростка и число корней (рис. 3). Следует отметить, что это более разбавленная доза, чем стимулирующие дозы для сорта Уфимская (рис. 1). Существенное снижение длины побега по отношению к параметрам контрольной группы растений произошло при обработке концентрациями 0.00001 и 0.1–10 мг/л, суммарная длина корней была значительно ниже значений контрольной группы при обработке дозами 0.00001, а также 0.1 и 10 мг/л (рис. 3).

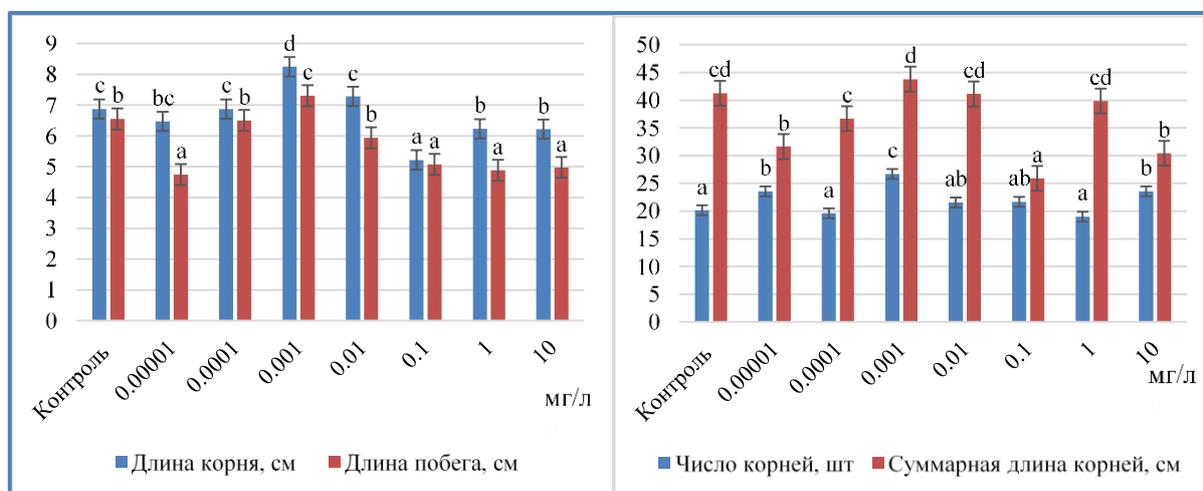


Рис. 3. Ростové показатели недельных растений сорта Эльза при обработке семян градиентом концентраций БАП. Отличающиеся латинские буквы означают достоверные отличия при $p < 0.05$

В вариантах обработки семян сорта Эльза стимулирующей дозой БАП (0.001 мг/л) содержание H_2O_2 в корнях было на уровне контроля, тогда как в вариантах обработок, отличающихся на два порядка, оно значительно превышало уровень контрольной группы при увеличении концентрации экзогенного гормона, и оно было ниже уровня контрольной группы при разбавлении концентрации. В побегах в варианте обработки стимулирующей рост дозой фитогормона (0.001 мг/л) содержание H_2O_2 также находилось на уровне контроля, но увеличение этой дозы на три порядка способствовало повышению уровня H_2O_2 , а уменьшение этой дозы на порядок – увеличению накопления этого метаболита (рис. 4а). Каталазная активность в корнях сильно варьировала в зависимости от дозы экзогенного БАП. По мере увеличения концентрации БАП в диапазоне 0.0001–0.1 мг/л активность фермента последовательно снижалась в 2 раза, и при высоких и самой низкой концентрации сохранялось на уровне контроля. В побегах сниженный уровень каталазной активности наблюдался при обработке дозами 0.00001–0.01 и 1-10 мг/л (рис. 4б). Повышенный по сравнению с контролем уровень МДА в побегах был в вариантах обработок дозами 0.01 и 1 мг/л, в корнях – 0.00001 и 0.0001, а также 10 мг/л (рис. 4в).

У проростков сорта Эльза длина побега так же хорошо коррелировала с суммарной длиной корней (0.77), как и у сорта Уфимская (0.76), но в отличие от него для сорта Эльза более тесная связь была обнаружена между длиной побега и длиной главного корня (0.85), которая, в свою очередь была тесно связана с суммарной длиной корней (0.91) (табл. 2), для сравнения эти же коэффициенты у сорта Уфимская составили 0.56 и 0.74 (табл. 1). Архитектура корневой системы у лучших по длине побега проростков сорта Эльза под влиянием БАП приобретала более вытянутую в осевом направлении форму, тогда как у сорта Уфимская архитектура формировалась более разветвленная. Наибольшие отличия между корреляционными отношениями биохимических показателей с ростовыми параметрами у сорта Эльза по сравнению с сортом Уфимская выявлены по активности каталазы в корнях: коэффициенты были средними положительными, тогда как у сорта Уфимская они были слабыми или нулевыми. Содержание H_2O_2 в побегах у сорта Эльза отрицательно коррелировало с числом корней (–0.67), что также наблюдалось в корреляционных связях сорта Уфимская (–0.85), но коэффициенты корреляции по содержанию МДА в корнях с ростовыми параметрами отличались у обоих сортов: у сорта Эльза этот показатель отрицательно коррелировал с числом корней (–0.61), тогда как для сорта Уфимская эти корреляционные отношения были слабыми (табл. 2).

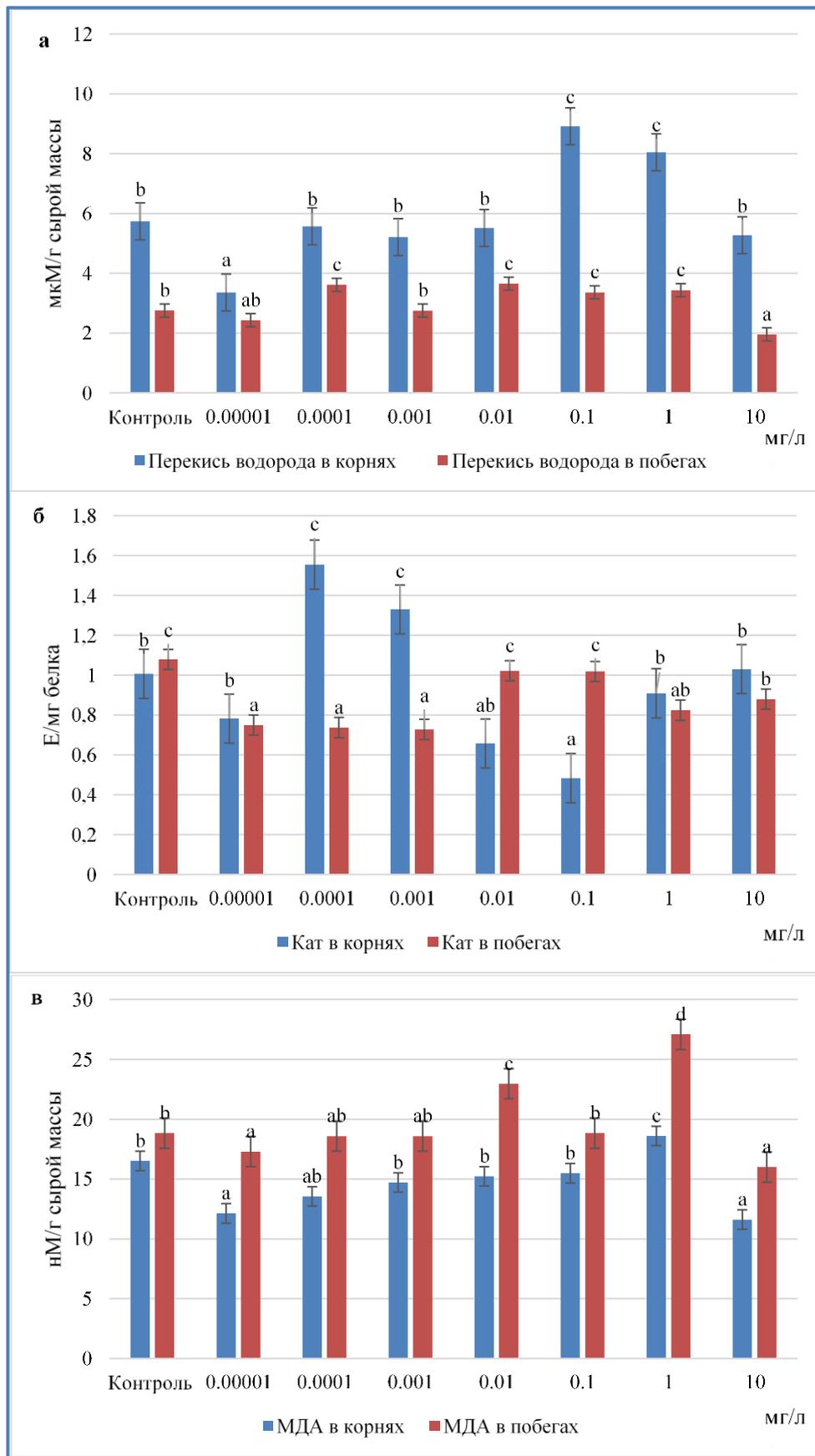


Рис. 4. Содержание H₂O₂ (а), активность каталазы (б) и содержание МДА (в) в растениях сорта Эльза при обработке градиентом концентраций БАП. Отличающиеся латинские буквы означают достоверные отличия при *p*<0.05

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между ростовыми показателями и содержанием H₂O₂, МДА и активностью каталазы в корнях и побегах растений сорта Эльза при обработке градиентом концентраций БАП

	Длина корня	Длина побега	Число корней	Суммарная длина корней	Кат корни	Кат побеги	H ₂ O ₂ корни	H ₂ O ₂ побеги	МДА корни	МДА побеги
Длина корня	1.00									
Длина побега	0.85	1.00								
Число корней	0.68	0.47	1.00							
Суммарная длина корней	0.91	0.77	0.46	1.00						
Кат корни	0.48	0.58	0.09	0.36	1.00					
Кат побеги	-0.38	-0.16	-0.39	-0.20	-0.61	1.00				
H ₂ O ₂ корни	-0.48	-0.21	-0.39	-0.20	-0.35	0.41	1.00			
H ₂ O ₂ побеги	-0.26	-0.04	-0.67	-0.11	-0.08	0.22	0.50	1.00		
МДА корни	-0.26	-0.08	-0.61	0.06	-0.20	0.40	0.66	0.65	1.00	
МДА побеги	0.04	-0.09	-0.35	0.37	-0.22	0.10	0.49	0.57	0.74	1.00

У проростков сорта Золотистая, предобработанных БАП, определены две стимулирующие концентрации фитогормона 0.001 и 0.1 мг/л, которые улучшали рост корня и побега. В указанных вариантах обработок не выявлено значимых различий по сравнению с контролем по числу и суммарной длине корней, тогда как другие концентрации экзогенного БАП оказали отрицательное действие на эти показатели (рис. 5).

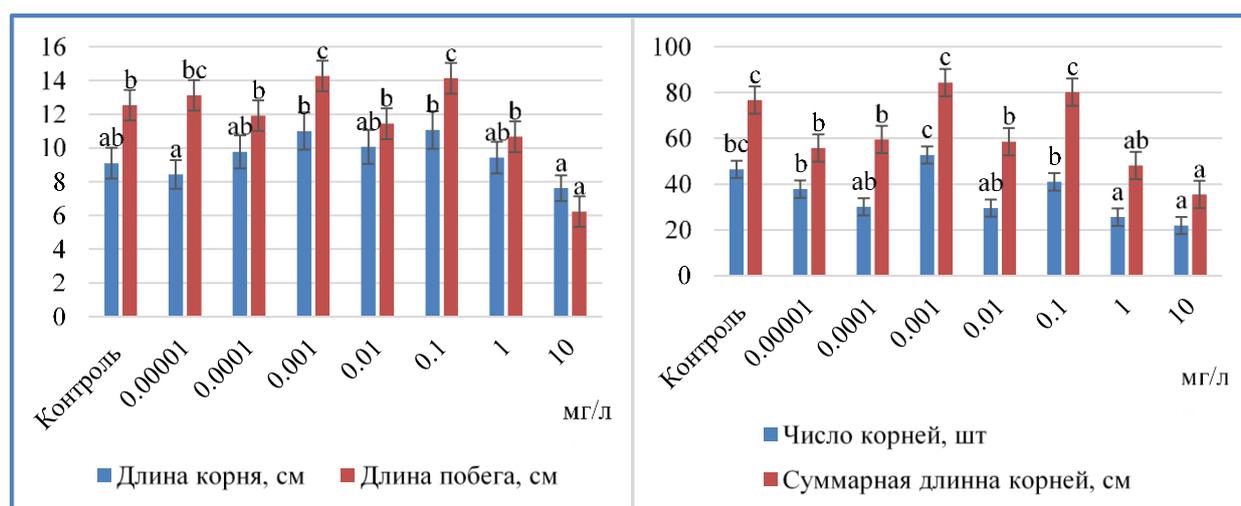


Рис. 5. Ростовые показатели недельных растений сорта Золотистая при обработке семян градиентом концентраций БАП. Отличающиеся латинские буквы означают достоверные отличия при p<0.05

Содержание H₂O₂ в корнях проростков сорта Золотистая, предобработанных ростстимулирующими дозами БАП (0.001 и 0.1), было на уровне контроля. При изменении этих доз на порядок в обе стороны градиента (0.0001 и 1 мг/л) содержание H₂O₂ в корнях

стало выше контроля (рис. ба). Активность каталазы в корнях превышала уровень контроля в диапазонах концентраций 0.00001–0.001 и 1–10 мг/л, в побегах – при обработке дозами 0.00001 и 10 мг/л, и было ниже контроля при обработке мг/л (рис. 4б). Содержание МДА в корнях во всех опытных вариантах было ниже контроля и варьировало независимо от стимулирующих рост вариантов опыта (рис. бв).

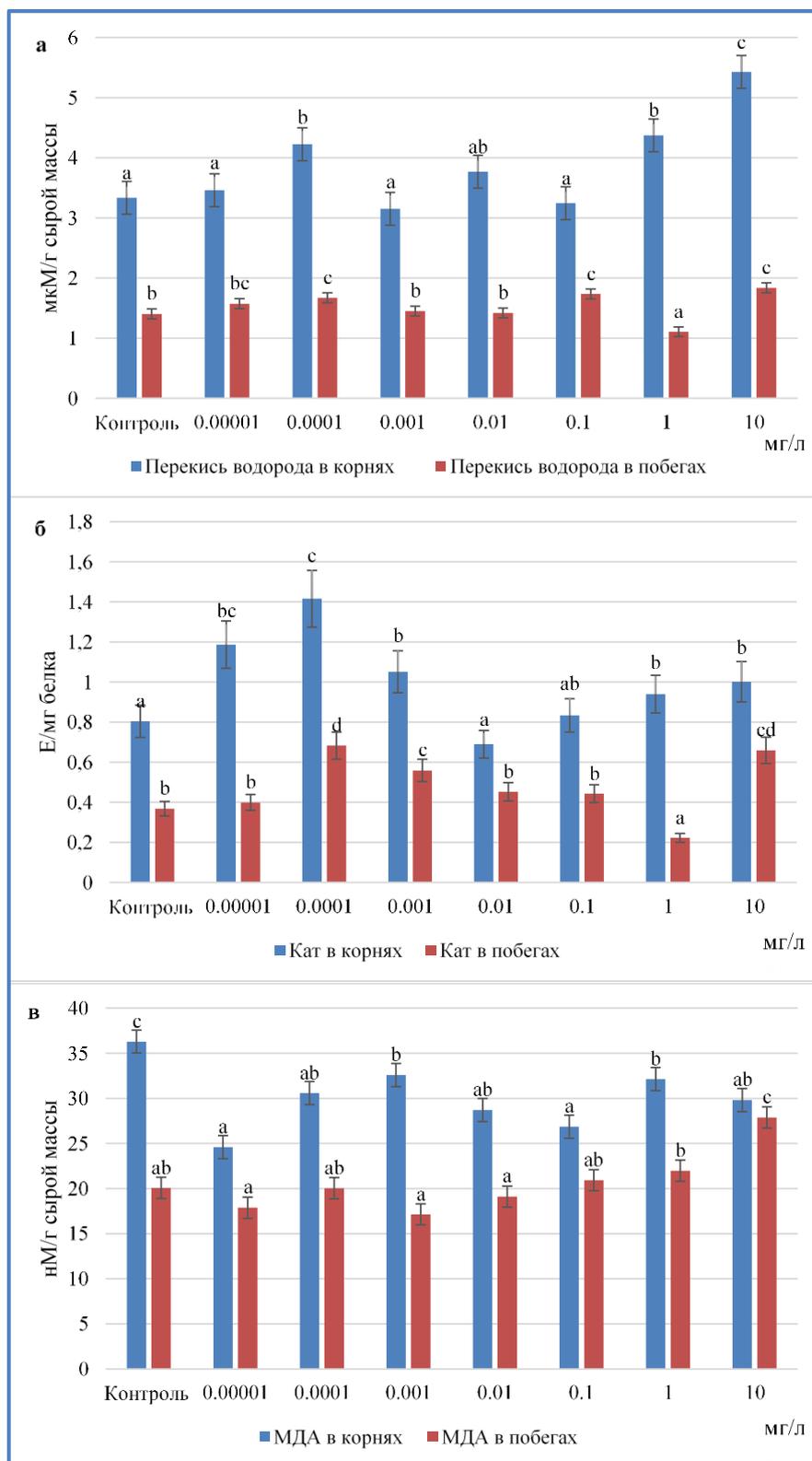


Рис. 6. Содержание H_2O_2 (а), активность каталазы (б) и содержание МДА (в) в растениях сорта Золотистая при обработке градиентом концентраций БАП. Отличающиеся латинские буквы означают достоверные отличия при $p < 0.05$

Корреляционный анализ между ростовыми показателями сорта Золотистая показал, что длина побега была теснее связана как с числом, так и с суммарной длиной корней (0.80 и 0.87), что обнаруживало большее сходство с сортом Уфимская (0.86 и 0.76), чем с сортом Эльза (0.47 и 0.77). Высокие отрицательные коэффициенты корреляции отмечены между всеми ростовыми показателями и содержанием H_2O_2 в корнях (от -0.68 до -0.96 в зависимости от показателя). Эта особенность отличает сорт Золотистая. С сортом Уфимская, сорт Золотистая объединяют высокие отрицательные коэффициенты корреляции между ростовыми показателями и содержанием МДА в побегах (от -0.59 до -0.89) (табл. 3).

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между ростовыми показателями и содержанием H_2O_2 , МДА и активностью каталазы в корнях и побегах растений сорта Золотистая при обработке градиентом концентраций БАП

	Длин а корня	Длина побег а	Число корне й	Суммарна я длина корней	Кат корн и	Кат побег и	H_2O_2 корн и	H_2O_2 побег и	МДА корн и	МДА побег и
Длина корня	1.00									
Длина побега	0.75	1.00								
Число корней	0.55	0.80	1.00							
Суммарна я длина корней	0.79	0.87	0.92	1.00						
Кат корни	-0.19	0.01	-0.09	-0.18	1.00					
Кат побеги	-0.07	-0.27	-0.09	-0.09	0.50	1.00				
H_2O_2 корни	-0.68	-0.96	-0.87	-0.89	0.20	0.34	1.00			
H_2O_2 побеги	-0.19	-0.22	-0.09	-0.09	0.30	0.77	0.24	1.00		
МДА корни	0.06	-0.07	0.26	0.25	-0.18	-0.09	0.00	-0.45	1,00	
МДА Побеги	-0.59	-0.89	-0.69	-0.68	-0,09	0,24	0,87	0,38	0,05	1,00

Ростстимулирующие бактерии, ассоциированные с растениями, оказывают комбинированный полезный эффект на растение-хозяина благодаря способности продуцировать фитогормоны [Тимофеева и др., 2024]. В условиях *in vitro* было обнаружено, что 90 % ризобактерий продуцируют и выделяют стимуляторы роста, напоминающие цитокинины [Khosro et al., 2024]. Цитокинины влияют на ряд ключевых процессов в жизни растений: деление и растяжение клеток, биогенез хлоропластов и старение, метаболизм азота и фосфора, водный обмен и поглощение ионов, закладка и формирование вегетативных и репродуктивных органов [Веселов и др., 2017]. На ранних стадиях развития растений важная роль цитокининов заключается в том, что они стимулируют деление клеток, но их функции гораздо сложнее и зависят от взаимодействия с другими растительными гормонами [Ma et al., 2024]. Цитокинины регулируют дифференциацию корневой меристемы и способствуют росту корневых волосков, но также предотвращают рост боковых корней и распространение основных корней. Регулируя дифференциацию корней, цитокинины и ауксины могут оказывать антагонистические эффекты, например, ауксин стимулирует развитие боковых корней, а цитокинины ингибируют его [Sosnowsky et al., 2023].

Сбалансированные уровни ауксина и цитокинина часто считаются критическими регуляторами органогенеза растений и архитектуры корня [Khosro et al., 2024].

Процессы развития растений, опосредованные растительными гормонами, могут модулироваться влиянием ауксин- и цитокинопредуцирующих бактерий [Orozco-Mosqueda et al., 2023]. Поэтому, разрабатывая формулы биопрепаратов на основе полезных ростстимулирующих бактерий, важно обладать информацией об оптимальных и ингибирующих дозах экзогенных гормонов, которые зачастую индивидуальны для разных видов и даже сортов растений [Pandey et al., 2022].

Ранее были отмечены различные фенотипические реакции сортов фасоли Уфимская и Золотистая на инокуляцию эндофитными бактериями *Bacillus subtilis* [Гарипова и др., 2020], а также особенности сорта Эльза, взаимодействие которого с разными микроорганизмами не приводило к эффективному симбиозу [Маркова, Гарипова, 2022]. Одной из причин разных по эффективности растительно-микробных взаимоотношений может являться неодинаковая отзывчивость генотипов растений на концентрации экзогенных гормонов, в частности цитокининов, секретируемых бактериями.

Сорта отличались по восприимчивости к разным дозам БАП, и это может служить основой для построения модели дозозависимого растительно-микробного взаимодействия. Корреляционный анализ между ростовыми параметрами и биохимическими показателями антиоксидантного статуса в корнях и побегах растений, обработанных БАП, выявил индивидуальные для каждого сорта корреляционные связи. Они касались преимущественно изменений содержания H_2O_2 и МДА в побегах и были мало связаны с каталазной активностью. Следует отметить, что в экспериментах по обработке тех же сортов фасоли экзогенной ИУК наиболее тесные корреляционные отношения с ростовыми параметрами были связаны как раз с изменениями каталазной активности в корнях и побегах [Garipova et al., 2024]. А при обработке сорта Уфимская эндофитными бактериями наряду с названными показателями антиоксидантной системы маркером эффективного симбиоза был показатель высокого содержания H_2O_2 и сниженного содержания МДА в корнях [Markova et al., 2024]. Для понимания механизмов этого феномена желательно провести дальнейшие исследования на других сортах и с другим набором штаммов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для каждого сорта определены оптимальные для роста недельных проростков дозы БАП. Для сорта Уфимская стимулирующим являлся широкий диапазон концентраций 0.0001–10 мг/л, в котором по совокупности показателей наиболее благоприятными являлись дозы 0.01–0.1 мг/л. Для сорта Эльза только одна концентрация 0.001 мг/л оказала положительное влияние на рост осевых органов проростка и число корней. Для сорта Золотистая различающиеся на два порядка концентрации 0.001 и 0.1 мг/л БАП улучшали рост корня и побега. Обработка БАП вызывала различия в архитектуре корневой системы растений: сорта Уфимская и Золотистая усиливали развитие придаточных корней, тогда как у сорта Эльза увеличивалась суммарная длина корней.

Для каждого сорта была характерна индивидуальная реакция антиоксидантной системы в ответ на обработку семян БАП. У сорта Уфимская наиболее тесно с ростовыми показателями отрицательно коррелировало содержание H_2O_2 и МДА в побегах, у сорта Эльза только число корней отрицательно коррелировало с содержанием H_2O_2 в побегах и МДА в корнях, у сорта Золотистая со всеми ростовыми показателями отрицательно коррелировало содержание H_2O_2 в корнях и МДА в побегах. Положительный коэффициент корреляции по активности каталазы в корнях с длиной корня и побега выявлен у сорта Эльза.

Выявленные особенности сортов подчеркивают важность понимания сложного баланса между сигнализацией фитогормонов и механизмами антиоксидантной защиты в растительно-микробных взаимодействиях и вызывают необходимость прецизионного применения дозы рострегулятора и цитокинин-предуцирующих бактерий к конкретным сортам для последовательного стимулирования роста.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Научного Фонда, грант № 23-24-00602, <https://rscf.ru/project/23-24-00602/>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Архипова Т.Н., Мартыненко Е.В., Шарипова Г.В. и др. Сравнение влияния ауксинпродуцирующих и цитокининпродуцирующих бактерий на рост, водный обмен и степень повреждения растений пшеницы от оксидативного стресса при засолении // Биомика. 2019. Т.11 (4). С. 409-417. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2019-33](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2019-33)
2. Ахтямова З.А., Архипова Т.Н., Мартыненко Е.В. и др. Влияние штамма *Bacillus subtilis* на содержание абсцизовой кислоты у дефицитного по этому гормону мутанта ячменя и растений его родительского сорта // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 2 (26). С. 28–40. https://tvan.niishk.site/data/documents/3_17.pdf
3. Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н. В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиология растений. 2017. Т. 64 (1). С 19-32. DOI: [10.7868/S001533031701016X](https://doi.org/10.7868/S001533031701016X)
4. Гарипова С.Р., Шаяхметова А.С., Ласточкина О.В., Федорова К.А., Пусенкова Л.И. Влияние инокуляции растений фасоли эндофитными бактериями *Bacillus subtilis* на рост проростков в модельных опытах и продуктивность в условиях южного Предуралья // Агрехимический вестник. 2020. № 6. С. 48-53. https://www.elibrary.ru/download/elibrary_44346958_46897256.pdf
5. Жаркова С.В., Филиппова А.С. Результаты изучения сортообразцов фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) в условиях приобской зоны Алтайского края // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2023. Т. 221(3). С. 16-22 DOI: [10.53083/1996-4277-2023-221-3-16-22](https://doi.org/10.53083/1996-4277-2023-221-3-16-22)
6. Иванчина Н.В., Гарипова С.Р., Хайруллин Р.М. Влияние дозы клеток эндофитных штаммов *Bacillus subtilis*, продуцирующих индолил-3-уксусную кислоту, на рост и продуктивность гороха (*Pisum sativum* L.) // Агрехимия 2018. № 4. С. 39-44. DOI: [10.7868/S0002188118040051](https://doi.org/10.7868/S0002188118040051)
7. Курамшина З.М., Хайруллин Р.М., Смирнова Ю.В. Сортовая отзывчивость *Triticum aestivum* L. на инокуляцию клетками эндофитных штаммов *Bacillus subtilis* // Российская сельскохозяйственная наука. 2019. №6. С. 3-6. DOI: [10.31857/S2500-2627201963-6](https://doi.org/10.31857/S2500-2627201963-6)
8. Максимов И.В., Хайруллин Р.М. Фитоиммунитет и микробиом растений // Аграрная наука. 2019. S2. 40–44. DOI: [10.32634/0869-8155-2019-326-2-40-44](https://doi.org/10.32634/0869-8155-2019-326-2-40-44)
9. Маркова О.В., Гарипова С.Р. Отбор перспективных линий фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) сорта Эльза и особенности их симбиотрофного питания в разных почвенно-климатических условиях Предуралья // Вестник БашГУ. 2013. Т. 18 (3) С. 709–712.
10. Матюнина В.Д., Чистоедова А.В., Маркова О.В., Гарипова С.Р. Влияние обработки семян разными дозами гетероауксина на ростовые параметры двух сортов фасоли // Экобиотех. 2023. Т. 6 (3). С. 175-184. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-3-175-184](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-3-175-184)
11. Маркова О.В., Гарипова С.Р. Эффект от инокуляции фасоли эндофитными бактериями, выделенными из клубеньков // Аграрный научный журнал. 2022. № 4. С. 32-36. DOI: [10.28983/asj.y2022i4pp32-36](https://doi.org/10.28983/asj.y2022i4pp32-36)
12. Мартыненко Е.В., Архипова Т.Н., Ахтямова З.А., Кузьмина Л.Ю. Действие штаммов бактерий с разной способностью к синтезу ауксинов и цитокининов на рост и водный

- обмен растений пшеницы //Агрохимия. 2023. № 1. С. 49-56
[DOI: 10.31857/S0002188123010064](https://doi.org/10.31857/S0002188123010064)
13. Миющ О.А., Мирошникова М.П. Обоснование параметров модели высокопродуктивного сорта фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* (L.) Savi) для центральной полосы России // Земледелие. 2021. Т. 4. С. 31-34.
 14. Aebi H. Catalase in vitro // *Methods Enzymol.* 1984. V. 105. P. 121-126. [DOI: 10.1016/s0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/s0076-6879(84)05016-3)
 15. Boivin S., Fonouni-Farde C., Frugier F. How auxin and cytokinin phytohormones modulate root microbe interactions // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7: 1240. [DOI: 10.3389/fpls.2016.01240](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01240)
 16. Fadiji A.E., Babalola O.O. Elucidating Mechanisms of Endophytes Used in Plant Protection and Other Bioactivities with Multifunctional Prospects // *Front. Bioeng. Biotechnol.* 2020. V. 8. P. 467. [DOI: 10.3389/fbioe.2020.00467](https://doi.org/10.3389/fbioe.2020.00467)
 17. Garipova S., Matyunina V., Chistoedova A. et al. Antioxidant System Activity in Roots and Shoots of Bean Cultivars in Response to Seed Treatment with Auxin as a Potential Model of Interaction with Endophytic Bacteria // *Plants.* 2024. V. 13. P. 3365. [DOI: 10.3390/plants13233365](https://doi.org/10.3390/plants13233365)
 18. Ghimire K., Peta V., Bücking H., Caffè M. Effect of Non-Native Endophytic Bacteria on Oat (*Avena sativa* L.) Growth. *Int. J. Plant Biol.* 2023. V. 14 (3). 827–844. [DOI: 10.3390/ijpb14030062](https://doi.org/10.3390/ijpb14030062)
 19. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys.* 1968. V. 125. P.189-198.
 20. Jiang Z.Y., Woollard A.C.S., Wolff S.P. Hydrogen peroxide production during experimental protein glycation // *FEBS Lett.* 1990. V. 268. P. 69-71.
 21. Khan A.L., Waqas M., Kang S.-M. et al. Bacterial endophyte *Sphingomonas* sp. LK11 produces gibberellins and IAA and promotes tomato plant growth // *J. Microbiol.* 2014. V. 52. P. 689-695. [DOI: 10.1007/s12275-014-4002-7](https://doi.org/10.1007/s12275-014-4002-7)
 22. Khoso M.A., Wagan S., Alam I. et al. Impact of plant growth-promoting rhizobacteria (PGPR) on plant nutrition and root characteristics: Current perspective // *Plant Stress.* 2024. V. 11. P. 100341. [DOI: 10.1016/j.stress.2023.100341](https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100341)
 23. Kudoyarova G.R., Melentiev A.I., Martynenko E.V., Timergalina L.N., Arkhipova T.N., Shendel G.V., Kuz'mina L.Y., Dodd I.C., Veselov S.Y. Cytokinin producing bacteria stimulate amino acid deposition by wheat roots. *Plant Physiol Biochem.* 2014. V. 83. P. 285-291. [DOI: 10.1016/j.plaphy.2014.08.015](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.08.015)
 24. Ma Y., Zhang Y., Xu J., Qi J., Liu X., Guo L., Zhang H. Research on the Mechanisms of Phytohormone Signaling in Regulating Root Development. *Plants* 2024, V. 13 (21): 3051. [DOI: 10.3390/plants13213051](https://doi.org/10.3390/plants13213051)
 25. Markova O., Garipova S., Chistoedova A. et al. Predicting Field Effectiveness of Endophytic *Bacillus subtilis* Inoculants for Common Bean Using Morphometric and Biochemical Markers // *Plants.* 2024. V. 13 (13): 1769. [DOI: 10.3390/plants13131769](https://doi.org/10.3390/plants13131769)
 26. Orozco-Mosqueda M.d.C., Santoyo G., Glick B.R. Recent advances in the bacterial phytohormone modulation of plant growth // *Plants.* 2023. V. 12 (3): 606. [DOI: 10.3390/plants12030606](https://doi.org/10.3390/plants12030606)
 27. Pandey S.S., Jain R., Bhardwaj P., Thakur A., Kumari M., Bhushan S., Kumar S. Plant probiotics – Endophytes pivotal to plant health. *Microbiol. Res.* 2022, V. 263: 127148. [DOI: 10.1016/j.micres.2022.127148](https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127148)

28. Sorokan A., Veselova S., Benkovskaya G., Maksimov I. Endophytic strain *Bacillus subtilis* 26D increases levels of phytohormones and repairs growth of Potato Plants after Colorado Potato Beetle Damage // *Plants*. 2021. V. 10 (5): 923. DOI: [10.3390/plants10050923](https://doi.org/10.3390/plants10050923)
29. Sosnowski J., Truba M., Vasileva V. The impact of auxin and cytokinin on the growth and development of selected crops // *Agriculture*. 2023. V. 13 (3): 724. DOI: [10.3390/agriculture13030724](https://doi.org/10.3390/agriculture13030724)
30. Suckstorff I., Berg G. Evidence for dose-dependent effects on plant growth by *Stenotrophomonas* strains from different origins // *J Appl Microbiol*. 2003. V. 95 (4). P. 656-663. DOI: [10.1046/j.1365-2672.2003.02021.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2003.02021.x)
31. Timofeeva A.M., Galyamova M.R., Sedykh S.E. How Do Plant Growth-Promoting Bacteria Use Plant Hormones to Regulate Stress Reactions? // *Plants*. 2024. V. 3 (17): 2371. DOI: [10.3390/plants13172371](https://doi.org/10.3390/plants13172371)
32. Tzipilevich E., Russ D., Dangel J.L., Benfey P.N. Plant immune system activation is necessary for efficient root colonization by auxin-secreting beneficial bacteria. *Cell Host Microbe*. 2021. V. 29 (10): 1507-1520.e4. DOI: [10.1016/j.chom.2021.09.005](https://doi.org/10.1016/j.chom.2021.09.005)
33. Uebersax M.A., Cichy K.A., Gomez, et al. Dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.) as a vital component of sustainable agriculture and food security – A review. *Legume Sci*. 2022. V. 5 (1): e155. DOI: [10.1002/leg3.155](https://doi.org/10.1002/leg3.155)

Цитировать как

Гарипова С.Р., Матюнина В.Д., Чистоедова А.В., Маркова О.В., Лубянова А.Р., Пусенкова Л.И. Ответ антиоксидантной системы растений трех сортов фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) на обработку семян градиентом концентраций 6 бензиламинопурина как модель влияния цитокинин-продуцирующих бактерий на рост растений // *Экобиотех*, 2024, Т. 7 № 4. С. 230-244. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-4-230-244](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-4-230-244) EDN: NSEQOU

Cited as

Garipova S.R., Matyunina V.D., Chistoedova A.V., Markova O.V., Lubyanova A.R., Pusenkova L.I. Response of the antioxidant system of three bean varieties (*Phaseolus vulgaris* L.) To seed treatment with a gradient of 6 benzylaminopurine concentrations as a model of the influence of cytokinin-producing bacteria on plant growth. *Ekobiotek*. 2024, V. 7 (4). P. 230-244. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-4-230-244](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-4-230-244) EDN: NSEQOU (In Rus.)