

**Повышение активности про/антиоксидантной системы микрорастений картофеля
ризосферными бактериями в условиях аэропоники**

Оксана Викторовна Ткаченко¹, Нина Васильевна Евсеева^{1,2}, Кристина Юрьевна Каргаполова¹,
Алена Юрьевна Денисова¹, Наталья Николаевна Позднякова², Артем Александрович Куликов¹,
Геннадий Леонидович Бурыгин^{1,2}

¹ФГБОУ ВО «Саратовский государственный университет генетики, биотехнологии и инженерии имени Н.И. Вавилова», г. Саратов, Россия

²Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов, ФИЦ «Саратовский научный центр РАН», г. Саратов, Россия, e-mail:oktkachenko@yandex.ru

Аннотация. Оздоровление растений в культуре *in vitro* является обязательным этапом семеноводства картофеля. Ростостимулирующие ризобактерии способствуют повышению устойчивости растений к стрессовым факторам, в том числе на этапе адаптации микрорастений к условиям *ex vitro*. Целью данного исследования являлось изучение механизмов антиоксидантной защиты микроклонов картофеля при инокуляции ростостимулирующими ризобактериями в процессе адаптации их к условиям *ex vitro* в аэропонной установке. В экспериментах были использованы микрорастения картофеля сортов Невский и Кондор, инокулированные *in vitro* ризобактериями *Azospirillum baldaniorum* Sp245 и *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2. В процессе адаптации в условиях аэропоники в течение 21 суток анализировали микрорастения по морфометрическим и биохимическим показателям. Установлено, что бактеризация микрорастений способствовала регулированию про/антиоксидантной системы, приводящей к ослаблению окислительного стресса и лучшей и более быстрой приживаемости растений *ex vitro*.

Ключевые слова: картофель; ризобактерии; клональное микроразмножение *in vitro*; адаптация *ex vitro*; аэропоника; про/антиоксидантная система.

Для цитирования: Ткаченко О. В., Евсеева Н. В., Каргаполова К. Ю., Денисова А. Ю., Позднякова Н. Н., Куликов А. А., Бурыгин Г. Л. Повышение активности про/антиоксидантной системы микрорастений картофеля ризосферными бактериями в условиях аэропоники // Аграрный научный журнал. 2023. № 3. С. 65–72. <http://10.28983/asj.y2023i3pp65-72>.

AGRONOMY

Original article

**Increased activity of the pro/antioxidant system of potato microplants by rhizospheric bacterias
in aeroponics conditions**

Oksana V. Tkachenko¹, Nina V. Evseeva^{1,2}, Kristina Yu. Kargapolova¹, Alena Yu. Denisova¹,
Natalia N. Pozdnyakova², Artem A. Kulikov¹, Gennady L. Burygin^{1,2}

¹Saratov State University of Genetics, Biotechnology and Engineering named after N.I. Vavilov, Saratov, Russia

²Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms – Subdivision of the Federal State Budgetary Research Institution Saratov Federal Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Saratov, Russia, e-mail:oktkachenko@yandex.ru

Abstract. The improvement of plants *in vitro* culture is an obligatory stage of potato seed production. Plant-growth-promoting rhizobacteria contribute to an increase in plant resistance to stress factors, including at the stage of adaptation of microplants to *ex vitro* conditions. The purpose of this investigation was to study the mechanisms of antioxidant protection of potato microclones during inoculation with rhizobacteria in the process of their adaptation to *ex vitro* conditions in an aeroponic installation. In experiments, microplants of potato Nevsky and Condor cultivars inoculated *in vitro* with rhizobacteria *Azospirillum baldaniorum* Sp245 and *Ochrobactrum cytisi* IPA7 were used. In the process of adaptation in aeroponics conditions, microplants were analyzed for morphometric and biochemical parameters for 21 days. It was found that the bacterization of microplants contributed to the regulation of the pro/antioxidant system, leading to a decrease in oxidative stress and better and faster survival of plants *ex vitro*.

Keywords: potato; rhizobacteria; micropropagation *in vitro*; adaptation *ex vitro*; aeroponic; pro/antioxidant system.





For citation: Tkachenko O. V., Evseeva N. V., Kargapolova K. Yu., Denisova A. Yu., Pozdnyakova N. N., Kulikov A. A., Burygin G. L. Increased activity of the pro/antioxidant system of potato microplants by rhizospheric bacterias in aeroponics conditions. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal* = *Agrarian Scientific Journal*. 2023;(3):65–72. (In Russ.). [http: 10.28983/asj.y2023i3pp65-72](http://10.28983/asj.y2023i3pp65-72).

Введение. Метод клонального микроразмножения растений *in vitro* широко применяется в семеноводстве вегетативно размножаемых растений для получения необходимого количества посадочного материала. Для картофеля этап оздоровления методом культуры апикальных меристем введен в ГОСТ 33996-2016 на семена. Повышения качества и количества производимых мини-клубней из микрорастений можно достичь применением метода аэропонного выращивания получаемых в культуре *in vitro* микрорастений [3]. Этот метод позволяет значительно повысить коэффициент размножения, ускорить процесс производства оздоровленных семян и рентабельность их производства. Этап переноса растений в условия *ex vitro* очень ответственный, так как получаемые в культуре *in vitro* микрорастения испытывают сильный стресс и должны максимально быстро адаптироваться к меняющимся условиям выращивания. Бессубстратная технология может применяться для моделирования физиологических процессов адаптации микрорастений к условиям *ex vitro*.

Высокий интерес в системе производства и семеноводства картофеля вызывает метод бактериализации растений полезной микрофлорой [10]. Существенное повышение адаптационного потенциала микроклонов достигается путем создания активно-функционирующих растительно-микробных ассоциаций между микрорастениями и ризосферными стимулирующими рост растений бактериями (plant growth-promoting-rhizobacteria – PGPR). Это позволяет ускорить темпы роста микроклонов, а также активизировать формирование защитных систем растений к абиотическим и биотическим стрессовым факторам внешней среды. Ранее нами было показано, что монокультуры ассоциативных ризобактерий *Azospirillum baldaniorum* Sp245 и *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2, а также их консорциум обладают способностью стимулировать рост микрорастений картофеля в условиях *in vitro* и *ex vitro* при выращивании в почве [2]. Также было показано положительное влияние *A. baldaniorum* Sp245 на продуктивность картофеля в аэропонике [18].

Адаптация к условиям *ex vitro* является для микрорастений значительным стрессом. Есть данные о функционировании и регуляции про/антиоксидантных систем у микрорастений при адаптации их к условиям высадки в почву [11], но не изучено влияние бактериализации на механизмы морфофизиологической и биохимической антистрессовой защиты при адаптации микрорастений к условиям аэропоники.

Цель данного исследования – изучение механизмов антиоксидантной защиты микроклонов картофеля при инокуляции ростостимулирующими ризобактериями *A. baldaniorum* Sp245 и *O. cytisi* IPA7.2 в процессе адаптации их к условиям *ex vitro* в аэропонной установке.

Методика исследований. В экспериментах использовали микрорастения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сортов Невский и Кондор из *in vitro*-коллекции микроклонов картофеля агрономического факультета ФГБОУ ВО Вавиловский университет, полученных вычленением апикальных меристем. По данным Госсорткомиссии РФ (<https://reestr.gossortrf.ru/sorts/7805632/>), сорта Кондор (Agrico, Нидерланды) и Невский («ЗАО Всевожская селекционная станция», Россия) являются среднеранними, высокопродуктивными, приспособленными к различным почвенным и климатическим условиям Российской Федерации.

В качестве инокулянтов использовали 2 штамма бактерий из коллекции ризосферных микроорганизмов ИБФРМ РАН (<http://collection.ibppm.ru/>). *A. baldaniorum* Sp245^T (=IBPPM 219^T) [12] – диазотрофная ризосферная бактерия, выделенная из поверхностно-стерилизованных корней пшеницы, является факультативным эндофитом, стимулирует рост широкого круга культурных растений [8]. *O. cytisi* IPA7.2 (=IBPPM 544) – штамм бактерий, выделенный нами из ризосферы картофеля сорта Невский в Саратовской области, способный стимулировать рост микрорастений картофеля [9].

Микрорастения картофеля выращивали в жидкой питательной среде Мурасиге-Скуга без гормонов. На этапе черенкования микрорастения инокулировали суспензией бактерий *A. baldanio-*



rum Sp245. Через 14 суток культивирования их дополнительно инокулировали суспензией бактерий *O. cytisi* IPA7.2. Концентрация бактерий обоих штаммов в среде культивирования на момент инокуляции составляла 10^6 кл./мл. Контролем служили растения без инокуляции бактериями. Микрорастения культивировали *in vitro* в течение 30 суток при температуре 24 °С, влажности воздуха 60 %; освещении 60 мкмоль/(м²с), продолжительности дня 16 ч.

В аэропонную установку «Урожай 9000» (ВНИИСБ, г. Москва) высаживали 30-суточные микрорастения. Выращивали в условиях длинного дня (16 ч свет/8 ч темнота), при температуре 25 °С днем и 20 °С ночью. Питательный раствор для выращивания растений содержал (г/100 л): KNO₃ – 20, NH₄NO₃ – 10, MgSO₄ × 7H₂O – 25, Ca(NO₃)₂ – 3,24, KH₂PO₄ – 8,64, FeSO₄ × 7H₂O – 1,1, ЭДТА – 1,44. Через 2 недели выращивания концентрация основного питательного раствора увеличивалась вдвое. В него также добавляли раствор микроэлементов (15,6 мл на 100 л раствора), который содержал (мг/л): MnSO₄ × 4H₂O – 14, H₃BO₃ – 19,63, ZnSO₄ × 7H₂O – 1,41, CuSO₄ × 5H₂O – 0,641, Na₂MoO₄ × 2H₂O – 1,41, KI – 0,641, CoCl₂ × 6H₂O – 0,641. В питательном растворе поддерживали pH 5,7–6,0. Время распыления раствора на корни растений (2 мин) чередовалось с нахождением в воздухе (5 мин).

Содержание малонового диальдегида (МДА) определяли спектрофотометрическим методом [5]. Определение активности антиоксидантных ферментов проводили согласно протоколу [13]. Для определения содержания H₂O₂ применяли метод, описанный в работе [6], с модификациями.

На 0, 5, 7, 14 и 21-е сутки выращивания в аэропонике определяли бактерии на корнях растений методом иммуноферментного анализа (ИФА) [20]. В качестве специфических антител использовали антитела к О-антигенам штаммов *A. baldaniorum* Sp245 [17] и *O. cytisi* IPA7.2 [9].

Результаты экспериментов оценивали методом двухфакторного дисперсионного анализа с вычислением наименьшей существенной разности (НСР) и сравнением частных средних по тесту Дункана на 95%-м уровне значимости ($P \leq 0,05$) в программе AGROS (версия 2.10). Данные о физиологических, морфологических и биохимических параметрах растений были получены в двух независимых экспериментах.

Результаты исследований. Условия *ex vitro*, в частности выращивание растений в аэропонной установке, могут рассматриваться как разновидность абиотического стресса для микрорастений, который приводит в различных клеточных компартментах к дисбалансу в синтезе и удалению активных форм кислорода (АФК), таких как синглетный кислород, супероксидный радикал, перекись водорода и гидроксильный радикал. В аэропонике использование PGPR слабо изучено. При этом важно понять, за счет каких механизмов бактериям удастся смягчить действие стрессовых факторов на растение-хозяина в условиях *ex vitro*, в частности при выращивании растений картофеля в аэропонной установке.

Ранее нами было установлено положительное влияние штаммов *A. baldaniorum* Sp245 и *O. cytisi* IPA7.2 на морфометрические параметры микрорастений картофеля сортов Невский и Кондор в культуре *in vitro*. Показано, что консорциум этих бактерий обладает ростостимулирующим эффектом, влияя в первую очередь на количество корней при уменьшении их средней длины [2].

После высадки в аэропонную установку выживаемость микрорастений составила 100 %. Все растения к третьим суткам адаптации начали формировать новые корни, через неделю образовались новые листья, а площадь имеющихся значительно увеличилась. После 3 недель выращивания анализ показал, что бактеризованные растения сорта Невский достоверно превосходили контрольные по длине побега на 38,9 %, сырой и сухой биомассе соответственно на 26 и 33,3 %, а также по количеству листьев на 17,8 % и их площади на растении на 27,9 % (см. таблицу). Достоверных различий в росте корней в контроле и опыте не установлено.

В процессе культивирования растений в аэропонных условиях происходило резкое снижение содержания инокулированных бактерий на корнях до 10^5 клеток на 1 см корня и далее сохранялось на данном уровне до 21-х суток культивирования включительно (рис. 1).

Морфометрические параметры растений картофеля сортов Невский и Кондор без инокуляции (контроль) и инокулированных штаммами *Azospirillum baldaniorum* Sp245 и *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 (опыт) в аэропоники на 21-е сут.

Сорт	Вариант обработки	Длина корня, см	Длина побега, см	Количество листьев, шт.	Площадь листьев, см ²	Сухая масса побегов, г	Сухая масса корней, г
Невский	Контроль	36,00b	9,65b	9,00a	442,13b	0,39c	0,08bc
	Опыт	33,70b	13,40c	10,60b	565,32c	0,52d	0,05a
Кондор	Контроль	31,30b	7,00a	7,80a	207,85a	0,29b	0,09c
	Опыт	22,50a	7,40a	7,70a	217,54a	0,20a	0,04a

Примечание: a, b, c, d – варианты, достоверно различающиеся по тесту Дункана ($P \leq 0,05$).

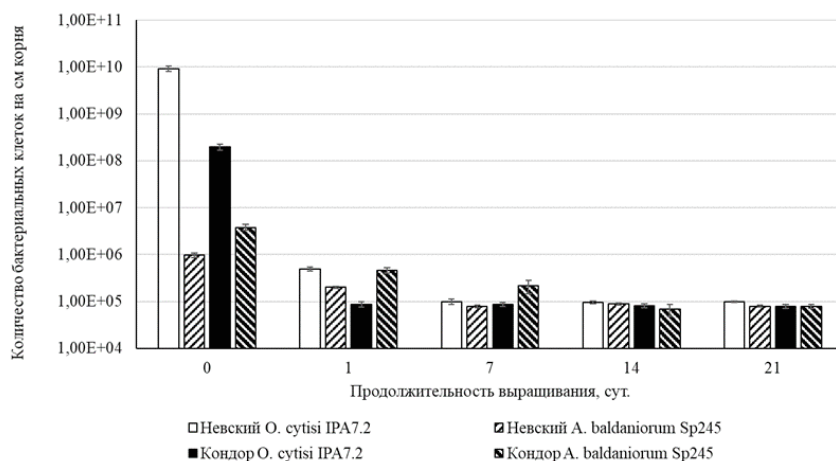


Рис.1. Динамика содержания бактериальных клеток штаммов *Azospirillum baldaniorum* Sp245 и *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 на корнях картофеля сортов Невский и Кондор в условиях *in vitro* и в аэропоники (на 5, 7, 14 и 21-е сутки)

Анализ антиоксидантных ферментов в микрорастениях на этапе культивирования *in vitro* показал, что уровень активности каталазы и пероксидазы (рис. 2, а, б) в листьях как контрольных, так и опытных растений не отличался. При этом у бактеризованных растений по сравнению с контрольными снижалось содержание аскорбатпероксидазы (рис. 2, с) на 34,7 %, МДА (рис. 2, е) – на 13,2 %. Концентрация H_2O_2 в листьях (рис. 2, д) также не изменялась под влиянием бактеризации на этом этапе.

Установлено, что на 1-е и 7-е сутки адаптации растений к условиям *ex vitro* в 1,5–2 раза возрастала активность каталазы и пероксидазы в листьях бактеризованных растений по сравнению с контрольными вариантами (см. рис. 2, а, б).

На 14-е и 21-е сутки выращивания показатели активности каталазы и пероксидазы выровнялись в контроле и опыте. В свою очередь, бактеризация способствовала уменьшению содержания МДА в листьях растений на 1-е и 7-е сутки культивирования и постепенному выравниванию МДА к 14-м суткам по отношению к контрольным вариантам (см. рис. 2, е).

Напротив, более высокая активность аскорбатпероксидазы наблюдалась в листьях контрольных растений на всем протяжении культивирования растений *ex vitro* (см. рис. 2, с). Содержание перекиси водорода как основного компонента активных форм кислорода было высоким в момент высадки растений в аэропонику и в течение первой недели, но постепенно уменьшалось в листьях как контрольных, так и опытных вариантов (см. рис. 2, д) после двух недель выращивания. Бактеризация способствовала уменьшению содержания МДА в листьях растений на 1-е и 7-е сутки культивирования и постепенному выравниванию МДА к 21-м суткам по отношению к контрольным вариантам (см. рис. 2, е).

Растения за счет неподвижного образа жизни чаще всего подвергаются воздействию различных факторов окружающей среды. Эти стрессоры вызывают образование в растениях активных форм кислорода (АФК). Окислительный стресс является естественным физиологическим про-



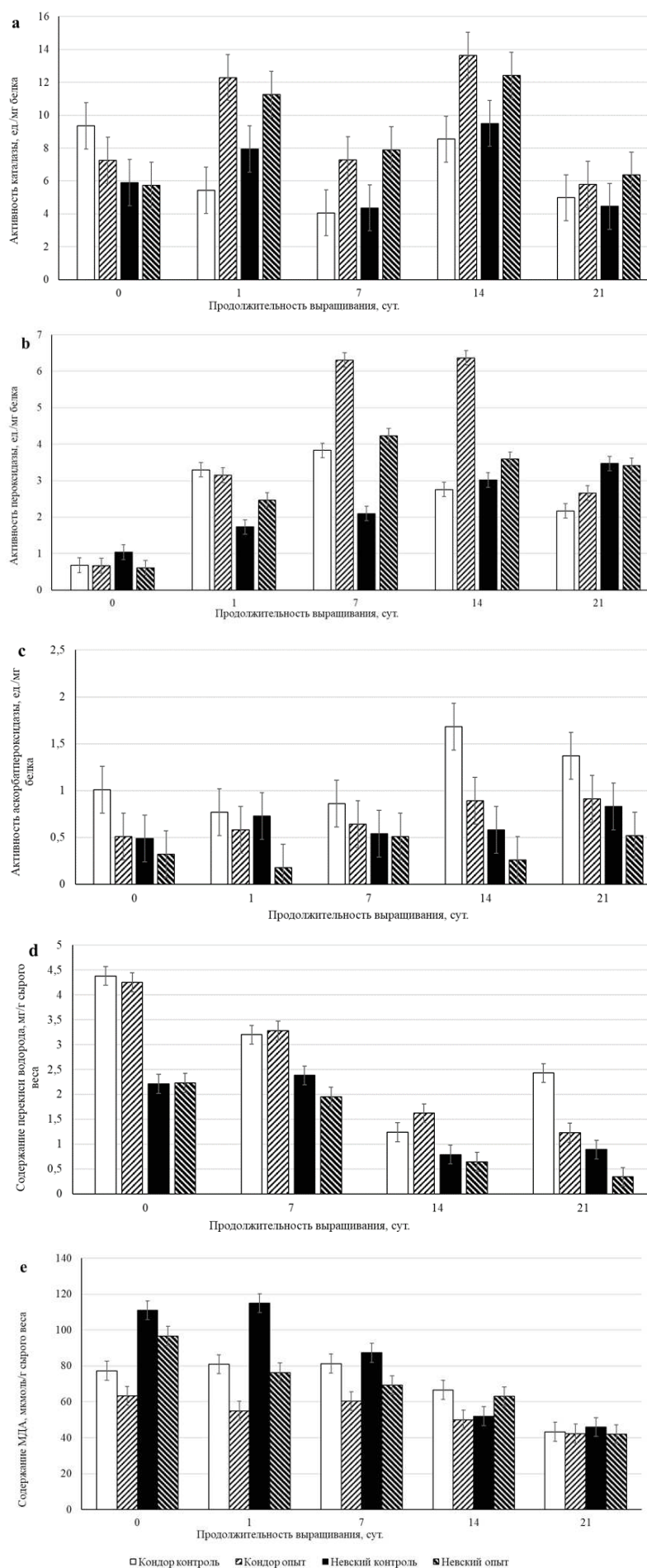


Рис. 2. Активность про/антиоксидантной системы у растений картофеля сортов Невский и Кондор без инокуляции (контроль) и инокулированных штаммами *Azospirillum baldaniorum* Sp245 и *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 (опыт) в условиях *in vitro* (0 суток) и в аэропонике (на 1, 7, 14 и 21-е сутки)





цессом. Однако, если АФК «перекрывают» систему детоксикации, может возникнуть дисбаланс в клеточном гомеостазе [15, 16]. Антиоксидантная система включает в себя как ферментативные (каталаза, супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза и др.), так и неферментативные (пролин, цистеин, глутатион, аскорбиновая кислота) компоненты. Антиоксиданты, поддерживая низкий уровень АФК в клетке, предотвращают повреждение белков, липидов и нуклеиновых кислот и, в конечном итоге, гибель растения [18]. Показано, что PGPR регулируют систему антиоксидантной защиты растений и способствуют тем самым повышению их устойчивости к различным стрессовым факторам [14].

Исследования показали, что предварительная инокуляция растений на стадии *in vitro* ростостимулирующими ризобактериями *A. baldaniorum* Sp245 и *O. cytisi* IPA7.2 приводила к повышению активности антиоксидантных ферментов каталазы и пероксидазы в листьях после высадки микроклонов картофеля в условия аэропной установки, более интенсивному, чем в контроле (см. рис. 2, а, б). Вследствие этого процесс сопровождался снижением концентрации H_2O_2 (см. рис. 2, d) как одного из важных компонентов АФК и уменьшением содержания МДА в листьях (рис. 2, е) как одного из важных показателей окислительного стресса в растениях. Напротив, бактерии снижали активность аскорбатпероксидазы, как в условиях *in vitro*, так и *ex vitro*. Вероятно, это связано с тем, что высокая активность каталазы и пероксидазы резко понижает уровень перекиси водорода на начальных этапах культивирования растений *ex vitro*, и бактерии снижают активность других ферментов, также направленных на детоксикацию перекиси. Таким образом, бактериализация способствовала регулированию про/антиоксидантной системы в растении, что приводило к лучшей и более быстрой приживаемости растений *ex vitro*. Об этом свидетельствуют более высокие значения морфофизиологических показателей бактеризованных растений по сравнению с контрольными вариантами (см. таблицу). Подобные результаты были получены нами ранее при изучении действия на растения картофеля осмотического стресса. Было установлено, что повышение активности каталазы в листьях бактеризованных растений при стрессе приводило к уменьшению содержания МДА в листьях, к лучшему и более быстрому восстановлению опытных растений при постстрессовой репарации [1]. Аналогично [7] было установлено, что инокуляция растений горчицы ризобактериями рода *Bacillus* приводила к увеличению активности каталазы и уменьшению содержания МДА в листьях, что способствовало лучшему и более быстрому восстановлению опытных растений после осмотического стресса.

Таким образом, нами показаны биохимические механизмы защиты растений картофеля от неблагоприятных факторов внешней среды, опосредованные ростостимулирующими ризобактериями, в условиях аэропоники.

Закключение. Результаты исследований показали, что в условиях аэропоники микрорастения испытывают стресс в момент высадки, который может быть успешно нивелирован за счет бактериализации на этапе культивирования *in vitro*. Бактериализация микрорастений приводила к более эффективному ответу со стороны антиоксидантной системы растений. При этом адаптация микрорастений, инокулированных бактериями изученных штаммов, проходила быстрее, что приводило к их опережающему росту по сравнению с контрольными неинокулированными растениями.

Полученные данные позволят повысить эффективность инновационных агротехнологий, способствующих высокопродуктивному и экологически чистому семеноводству картофеля.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 22-26-00087, <https://rscf.ru/en/project/22-26-0008.7>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Эффект коинокуляции микроклонов картофеля ризосферными бактериями при осмотическом стрессе *in vitro* / Н. В. Евсеева [и др.] // Растения и микроорганизмы: биотехнология будущего: материалы 2-й Междунар. науч. конф., 5–9 октября 2020. Саратов: Амирит, 2020. С. 67.



2. Повышение эффективности клонального микроразмножения картофеля при инокуляции ризосферными бактериями *Azospirillum baldaniorum* Sp245 и *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 / К. Ю. Каргаполова [и др.] // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2022. № 26(5). С. 422–430. Doi: 10.18699/VJGB-22-52.
3. Мартиросян Ю. Ц. Аэропонные технологии в первичном семеноводстве картофеля – перспективы и преимущества // Методы биотехнологии в селекции и семеноводстве картофеля. Картофелеводство: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Москва, 2014. С. 75–77.
4. Матора Л. Ю., Шварцбурд Б. И., Щеголев С. Ю. Иммунохимический анализ О-специфических полисахаридов почвенных азотфиксирующих бактерий *Azospirillum brasilense* // Микробиология. 1998. № 67. С. 815–820.
5. Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.
6. Влияние бактерий *Bacillus subtilis* и сигнальных молекул на состояние про-/антиоксидантной системы и экспрессию генов защитных белков у растений картофеля при инфицировании возбудителем фитофтороза и недостатке влаги / Л. Г. Яруллина [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. 2021. № 57 (6). С. 594–604.
7. Antioxidant, physiological and biochemical responses of drought susceptible and drought tolerant mustard (*Brassica juncea* L.) genotypes to rhizobacterial inoculation under water deficit stress / S. Bandeppe et al. // Plant Physiol. Biochem. 2019;143:19–28. Doi: 10.1016/j.plaphy.2019.08.018.
8. Bashan Y., de-Bashan L. E., Prabhu S. R., Hernandez J. P. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculants technology: formulations and practical perspectives, 1998–2013 // Plant Soil. 2014;1–33. Doi: 10.1007/s11104-013-1956-x.
9. *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 promotes growth of potato microplants and is resistant to abiotic stress / G. L. Burygin et al. // World J. Microbiol. 2019;35:55. Doi: 10.1007/s11274-019-2633-x.
10. Caradonia F., Ronga D., Tava A., Francia E. Plant biostimulants in sustainable potato production: an overview // Potato Res. 2022;65:83–104. Doi: 10.1007/s11540-021-09510-3.
11. Morpho-anatomical changes and antioxidant enzyme activity during the acclimatization of *Genipa Americana* / De R. R. Souza et al. // Acta Physiol Plant. 2021;43:93. Doi: 10.1007/s11738-021-03263-9.
12. Genome-based reclassification of *Azospirillum brasilense* Sp245 as the type strain of *Azospirillum baldaniorum* sp. nov. / Dos Santos Ferreira N. et al. Int J. Syst Evol Microbiol. 2020;70(12):6203–6212. Doi: 10.1099/ijsem.0.004517.
13. Elavarthi S., Martin B. Spectrophotometric assays for antioxidant enzymes in plants. // Plant stress tolerance. methods in molecular biology. Humana Press. 2010:273–280. Doi: 10.1007/978-1-60761-702-0_16.
14. Bano A, Rai S, Mishra R, Singh M, Sharma S, Pathak N. Mechanistic insights of plant-microbe interaction towards drought and salinity stress in plants for enhancing the agriculture productivity / A. Gupta et al. // Plant Stress. 2022;23(7):37–41. Doi: 10.3390/ijms23073741.
15. Lipiec J., Doussan C., Nosalewicz A., Kondracka K. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review // International Agrophysics. 2013;27(4):463–477. Doi: 10.2478/intag-2013-0017.
16. Lobo V., Patil A., Phatak A., Chandra N. Free radicals, antioxidants and functional foods: impact on human health // Pharmacogn Rev. 2010;4:118–126. Doi: 10.4103/0973-7847.70902.
17. Matora L. Yu., Shvartsburd B. I., Shchegolev S. Yu. Immunochemical analysis of O-specific polysaccharides from the soil ni-trogen-fixing bacterium *Azospirillum brasilense* // Microbiology. 1998;67(6):815–820.
18. Miller G., Susuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses // Plant Cell Environ. 2010;33:453–467. Doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x.
19. Improved production of high-quality potato seeds in aeroponics with plant-growth-promoting rhizobacteria / O. V. Tkachenko et al. // Potato Res. 2021;64:55–66. Doi: 10.1007/s11540-020-09464-y.
20. Assessing the efficacy of coinoculation of wheat seed-lings with the associative bacteria *Paenibacillus polymyxa* 1465 and *Azospirillum brasilense* Sp245 / I. V. Yegorenkova et al. // Can. J. Microbiol. 2016;62(3):279–285. Doi: 10.1139/cjm-2015-0647.

REFERENCES

1. The effect of co-inoculation of potato microclones with rhizospheric bacteria under osmotic stress in vitro / N. V. Evseeva et al. Plants and microorganisms: biotechnology of the future: materials of the 2nd Intern. scientific Conf., October 5–9, 2020. Saratov: Amirit; 2020. P. 67. (In Russ.).



2. Improving the efficiency of clonal micropropagation of potatoes when inoculated with rhizospheric bacteria *Azospirillum baldaniorum* Sp245 and *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 / K. Yu. Kargapolova et al. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(5):422–430. Doi: 10.18699/VJGB-22-52. (In Russ.).
3. Martirosyan Yu. Ts. Aeroponic technologies in primary potato seed production - prospects and advantages. Methods of biotechnology in potato breeding and seed production. Potato growing: materials of the International scientific-practical. conf. Moscow; 2014. P.75–77. (In Russ.).
4. Matora L. Yu., Shvartsburd B. I., Shchegolev S. Yu. Immunochemical analysis of O-specific polysaccharides of soil nitrogen-fixing bacteria *Azospirillum brasilense*. *Microbiology*. 1998;(67):815–820. (In Russ.).
5. Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Plant resistance to heavy metals. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences; 2007. 172 p. (In Russ.).
6. Effect of *Bacillus subtilis* bacteria and signaling molecules on the state of the pro-/antioxidant system and expression of protective protein genes in potato plants under infection with late blight and lack of moisture / L. G. Yarullina et al. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2021;57(6):594–604. (In Russ.).
7. Antioxidant, physiological and biochemical responses of drought susceptible and drought tolerant mustard (*Brassica juncea* L.) genotypes to rhizobacterial inoculation under water deficit stress / S. Bandeppe et al. *Plant Physiol. Biochem.* 2019;143:19–28. Doi: 10.1016/j.plaphy.2019.08.018. (In Russ.).
8. Bashan Y., de-Bashan L. E., Prabhu S. R., Hernandez J. P. Advances in plant growth-promoting bacterial inoculants technology: formulations and practical perspectives, 1998–2013. *Plant Soil*. 2014;1-33. Doi: 10.1007/s11104-013-1956-x.
9. *Ochrobactrum cytisi* IPA7.2 promotes growth of potato microplants and is resistant to abiotic stress / G. L. Burygin et al. *World J. Microbiol.* 2019;35:55. Doi: 10.1007/s11274-019-2633-x.
10. Caradonia F., Ronga D., Tava A., Francia E. Plant biostimulants in sustainable potato production: an overview. *Potato Res.* 2022;65:83–104. Doi: 10.1007/s11540-021-09510-3.
11. Morpho-anatomical changes and antioxidant enzyme activity during the acclimatization of *Genipa Americana* / De R. R. Souza et al. *Acta Physiol Plant.* 2021;43:93. Doi: 10.1007/s11738-021-03263-9.
12. Genome-based reclassification of *Azospirillum brasilense* Sp245 as the type strain of *Azospirillum baldaniorum* sp. nov. / Dos Santos Ferreira N. et al. *Int J. Syst Evol Microbiol.* 2020;70(12):6203–6212. Doi: 10.1099/ijsem.0.004517.
13. Elavarthi S., Martin B. Spectrophotometric assays for antioxidant enzymes in plants. Plant stress tolerance. methods in molecular biology. Humana Press. 2010:273–280. Doi: 10.1007/978-1-60761-702-0_16.
14. Mechanistic insights of plant-microbe interaction towards drought and salinity stress in plants for enhancing the agriculture productivity / A. Gupta et al. *Plant Stress*. 2022;23(7):37–41. Doi:10.3390/ijms23073741.
15. Lipiec J., Doussan C., Nosalewicz A., Kondracka K. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics*. 2013;27(4):463–477. Doi: 10.2478/intag-2013-0017.
16. Lobo V., Patil A., Phatak A., Chandra N. Free radicals, antioxidants and functional foods: impact on human health. *Pharmacogn Rev.* 2010;4:118–126. Doi: 10.4103/0973-7847.70902.
17. Matora L. Yu., Shvartsburd B. I., Shchegolev S. Yu. Immunochemical analysis of O-specific polysaccharides from the soil ni-trogen-fixing bacterium *Azospirillum brasilense*. *Microbiology*. 1998;67(6):815–820.
18. Miller G., Susuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ.* 2010;33:453–467. Doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x.
19. Improved production of high-quality potato seeds in aeroponics with plant-growth-promoting rhizobacteria / O. V. Tkachenko et al. *Potato Res.* 2021;64:55–66. Doi: 10.1007/s11540-020-09464-y.
20. Assessing the efficacy of coinoculation of wheat seed-lings with the associative bacteria *Paenibacillus polymyxa* 1465 and *Azospirillum brasilense* Sp245 / I. V. Yegorenkova et al. *Can. J. Microbiol.* 2016;62(3):279–285. Doi: 10.1139/cjm-2015-0647.

Статья поступила в редакцию 02.12.2022; одобрена после рецензирования 12.12.2022; принята к публикации 23.12.2022.

The article was submitted 02.12.2022; approved after 12.12.2022; accepted for publication 23.12.2022.