

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 581.143:579.64:631.811.98

DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-135-145

Поступила в редакцию 14.12.2017

Received 14.12.2017

**О. В. Дорошук, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан, Т. В. Фролова,  
Н. А. Шевцов, И. А. Овчинников**

*Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси,  
Минск, Республика Беларусь*

### **ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ЯЧМЕНЯ ШТАММАМИ БАКТЕРИЙ РОДА BACILLUS НА АКТИВНОСТЬ КОМПОНЕНТОВ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ В КОРНЯХ ПРОРОСТКОВ ПРИ СОЛЕВОМ СТРЕССЕ**

**Аннотация.** Изучена активность компонентов антиоксидантной системы в корнях проростков ячменя в условиях солевого стресса при обработке семян пятью штаммами спорообразующих бактерий рода *Bacillus*. Полученные данные позволяют сделать вывод о повышении устойчивости к засолению (4 %-ный раствор хлорида натрия, 24 ч) корневой системы проростков ячменя, проявляющейся в поддержании скорости роста и развития корней при действии штаммов *Bacillus amyloliquefaciens* (*B. am.*) 78 ТМ, *Bacillus subtilis* (*B. s.*) 7 МР и *B. s.* М 9/6 в концентрации  $10^5$  клеток/мл. Защитное действие штамма *B. am.* 78 ТМ сопровождается значительной аккумуляцией пролина, а в восстановительный период – накоплением пероксида водорода и активизацией супероксиддисмутазы и пероксидазы. Протекторное действие штаммов *B. s.* М 9/6 и *B. s.* 7 МР обусловлено, на наш взгляд, значительным накоплением пероксида водорода и активацией антиоксидантных ферментов в условиях стресса, а в период адаптации – сохранением повышенного содержания перекиси в сравнении с таковым в стрессовом контроле.

**Ключевые слова:** бактерии рода *Bacillus*, солевой стресс, ячмень, пролин, общая пероксидаза, супероксиддисмутаза, пероксид водорода

**Для цитирования:** Влияние обработки семян ячменя штаммами бактерий рода *Bacillus* на активность компонентов антиоксидантной системы в корнях проростков при солевом стрессе / О. В. Дорошук [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 2. – С. 135–145. DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-135-145

**O. V. Doroshchuk, J. N. Kalatskaja, N. A. Laman, T. V. Frolova, N. A. Shevtsov, I. A. Ovchinnikov**

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,  
Minsk, Republic of Belarus*

### **INFLUENCE TREATMENT OF BARLEY SEEDS BY GENUS BACTERIA BACILLUS ON ACTIVITY OF COMPONENTS OF THE ANTIOXIDATIVE SYSTEM IN ROOTS OF SEEDLINGS UNDER SALT STRESS**

**Abstract.** It has been studied the activity components of the antioxidative system in barley roots to five strains bacteria *Bacillus* genus treatment of seeds under salt stress. The data obtained allow to conclude that the higher resistance to salinity (4 % NaCl solution, 24 h) the root system of barley seedlings, which manifests itself in maintaining the speed of growth and development of roots under the action of *Bacillus amyloliquefaciens* (*B. am.*) 78 ТМ, *Bacillus subtilis* (*B. s.*) 7 МР and *B. s.* М 9/6 at a concentration of  $10^5$  cells/ml. The protective effect of strain *B. am.* 78 ТМ accompanied by a significant accumulation of proline, and in the recovery period the accumulation of hydrogen peroxide and increased superoxide dismutase and peroxidase. The protective action of strains of *B. s.* М 9/6 and *B. s.* 7 МР is due, in our opinion, significant accumulation of hydrogen peroxide and activation of antioxidant enzymes under stress, and in the period of adaptation the preservation of the high content of hydrogen peroxide compared with stress control.

**Keywords:** bacteria *Bacillus* genus, salt stress, barley, proline, total peroxidase, superoxide dismutase, hydrogen peroxide

**For citation:** Doroshchuk O. V., Kalatskaja J. N., Laman N. A., Frolova T. V., Shevtsov N. A., Ovchinnikov I. A. Influence treatment of barley seeds by genus bacteria *Bacillus* on activity of components of the antioxidative system in roots of seedlings under salt stress. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 2, pp. 135–145 (in Russian). DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-135-145

**Введение.** Основными абиотическими стрессами, ограничивающими рост и продуктивность сельскохозяйственных культур, являются засуха и засоление [1, 2]. Как правило, корневая система первой подвергается засолению. Высокие концентрации  $\text{Na}^+$  и/или  $\text{Cl}^-$  в почве вызывают у растений осмотический стресс, обусловленный резким падением водного потенциала корнеобитаемой среды, а избыточное поступление их в клетки сдвигает ионный баланс, нарушает многие физиологические и биохимические процессы [3]. Осмотический стресс наступает

сразу же после повышения концентрации солей в почвенном растворе, что приводит к цепи последовательных событий – ограничению поступления воды и нутриентов, прямому ингибированию деления и растяжения клеток и, в конечном итоге, к замедлению роста корней [4, 5]. Вторая фаза негативного влияния солей, наступающая через несколько дней, обусловлена накоплением в клетках солей и ряда промежуточных продуктов, вызывающих отравление растений [3, 6]. Кроме того, высокие концентрации  $\text{Na}^+$  и/или  $\text{Cl}^-$  в клетках способствуют избыточной генерации активных форм кислорода (АФК), в том числе наиболее стабильного и способного диффундировать от места образования пероксида водорода [7]. Нарушение внутриклеточного баланса между про/антиоксидантными системами оказывает негативное воздействие на все жизненно важные процессы в клетке [8–10]. Формирование устойчивости к окислительному стрессу рассматривается в качестве одного из компонентов солеустойчивости [11].

С другой стороны, корневая система является экологической нишей для почвенных и ризосферных микроорганизмов, образуя с ними как внутри, так и на поверхности ткани корней сложные по таксономическому составу и структурно-функциональной организации ассоциации, оказывающие на растения полифункциональное воздействие [12]. Известно, что в растительно-микробных ассоциациях ризобактерии, в том числе из рода *Bacillus*, и их метаболиты способны стимулировать рост и развитие растений, а также повышать устойчивость организмов к биотическим и абиотическим стресс-факторам, включая воздействие на растения засоления [13–15]. Однако до сих пор полностью не выяснены механизмы функционирования антиоксидантной системы в корнях растений при воздействии ростстимулирующих микроорганизмов в условиях засоления [16–18].

Цель работы – изучение активности компонентов антиоксидантной системы в корнях проростков ячменя при обработке их семян штаммами спорообразующих бактерий рода *Bacillus* в условиях засоления и в восстановительный период.

**Объекты и методы исследования.** Объектами исследования служили проростки ярового ячменя сорта Батка. В работе использованы выделенные из почвы штаммы спорообразующих бактерий *Bacillus subtilis* (*B. s.*) 10/19, *B. s.* 7 МР, *B. s.* М 9/6, *Bacillus amyloliquefaciens* (*B. am.*) 78 ТМ, *B. am.* 23 ТМ, проявляющие высокую антагонистическую активность к широкому спектру фитопатогенов. Условия культивирования бактерий детально изложены в работе [19].

Стерилизованные семена ячменя в течение 3 ч замачивали в водных растворах, содержащих клетки и споры штаммов бактерий в культуральной жидкости, доведенных до концентрации  $10^5$  клеток/мл, а затем проращивали в рулонах в термостате до появления всходов, после чего переносили в световые камеры с освещенностью 13–15 тыс. лк (контролем служили необработанные семена). Часть 5-суточных проростков на 24 ч помещали в 4 %-ный раствор NaCl, затем снова в воду. Морфологические и биохимические параметры растений измеряли непосредственно после действия стрессора (6-дневные проростки) и на 4-е сутки после его отмены (10-дневные проростки). Содержание пролина определяли по методу Bates с соавт. [20], общую активность растворимой пероксидазы оценивали по Бояркину [21], используя в качестве хромогенного субстрата бензидин. Активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли по методу, основанному на способности нитросинего тетразолия конкурировать с СОД за супероксидные радикалы, образующиеся в результате светоиндуцируемой реакции рибофлавина с метионином [22]. Содержание белка оценивали по методу Брэдфорд [23], перекиси водорода – по методу с использованием красителя ксиленовый оранжевый [24], окрашенных тиобарбитуровой кислотой (ТБК) продуктов ПОЛ – по методу, основанному на получении окрашенного комплекса МДА с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) при нагревании [25].

Статистическую обработку данных осуществляли общепринятыми методами [26]. В работе приведены средние значения и их отклонения, указывающие на величину стандартной ошибки средней арифметической.

**Результаты и их обсуждение.** Анализ физиологических особенностей современных сортов, способных давать высокие урожаи при стрессе, показал, что устойчивость у них сочетается с относительно высокой скоростью роста в условиях засухи [27]. С агрономической точки зрения в основе урожайности растений при стрессе лежит способность растений поддерживать рост. Важная роль в условиях дефицита воды и элементов минерального питания отводится корневой системе [28].

В проведенном опыте действие стрессовых условий вызвало торможение роста и развития корневой системы относительно оптимального контроля (см. таблицу). Бактеризация семян изучаемыми штаммами, за исключением *B. s. 10/19*, уменьшала негативное воздействие стрессора, что проявлялось в поддержании скорости роста корней, а также в накоплении ими биомассы.

**Морфометрические показатели проростков ячменя**  
**Morphometric parameters of barley seedlings**

Вариант опыта	Длина корней, мм		Масса корней, г	
	6-дневные проростки	10-дневные проростки	6-дневные проростки	10-дневные проростки
Контроль	173 ± 2,8	191 ± 4,6	0,124 ± 0,007	0,145 ± 0,010
Контроль стресс	133 ± 3,7 <sup>a</sup>	139 ± 3,8 <sup>a</sup>	0,089 ± 0,003 <sup>a</sup>	0,098 ± 0,004 <sup>a</sup>
<i>B. am. 78 TM</i>	147 ± 2,6 <sup>ab</sup>	151 ± 2,6 <sup>ab</sup>	0,107 ± 0,004 <sup>ab</sup>	0,117 ± 0,006 <sup>ab</sup>
<i>B. am. 23 TM</i>	150 ± 2,6 <sup>ab</sup>	153 ± 2,2 <sup>ab</sup>	0,108 ± 0,004 <sup>ab</sup>	0,111 ± 0,005 <sup>a</sup>
<i>B. s. 7 MP</i>	148 ± 2,5 <sup>ab</sup>	153 ± 2,1 <sup>ab</sup>	0,095 ± 0,003 <sup>a</sup>	0,106 ± 0,006 <sup>a</sup>
<i>B. s. M 9/6</i>	150 ± 2,3 <sup>ab</sup>	153 ± 2,7 <sup>ab</sup>	0,109 ± 0,004 <sup>ab</sup>	0,128 ± 0,007 <sup>b</sup>
<i>B. s. 10/19</i>	139 ± 4,3 <sup>a</sup>	146 ± 3,0 <sup>a</sup>	0,091 ± 0,005 <sup>a</sup>	0,092 ± 0,007 <sup>a</sup>
НСР <sub>05</sub>	8	9	0,013	0,018

Примечание. Различия достоверны с вероятностью более 95 %: <sup>a</sup> – по сравнению с контролем; <sup>b</sup> – по сравнению со стрессовым контролем.

Защитное действие штаммов *B. am. 78 TM*, *B. s. M 9/6* и в меньшей степени *B. s. 7 MP* в течение восстановительного периода привело к формированию проростков с более развитой корневой системой.

Ключевая роль в решении растением проблем осморегуляции в условиях засоления принадлежит совместимым осмолитам, к которым относятся такие органические соединения, как пролин, бетаины, сахара, сахаро-спирты и белки позднего эмбриогенеза (LEA) [29]. Содержание пролина многократно возрастает при действии абиотических факторов, инициирующих развитие у растений водного дефицита.

В ходе исследований выявлено значительное повышение накопления пролина в корнях при стрессовых условиях по сравнению с оптимальным контролем (на 26,9 %), а относительно стрессового контроля тенденция к увеличению содержания пролина отмечалась во всех опытных вариантах, кроме варианта, когда семена обрабатывались *B. s. M 9/6*. Наиболее значимым (на 17,1 %) было увеличение после обработки семян штаммом *B. am. 78 TM* (рис. 1).

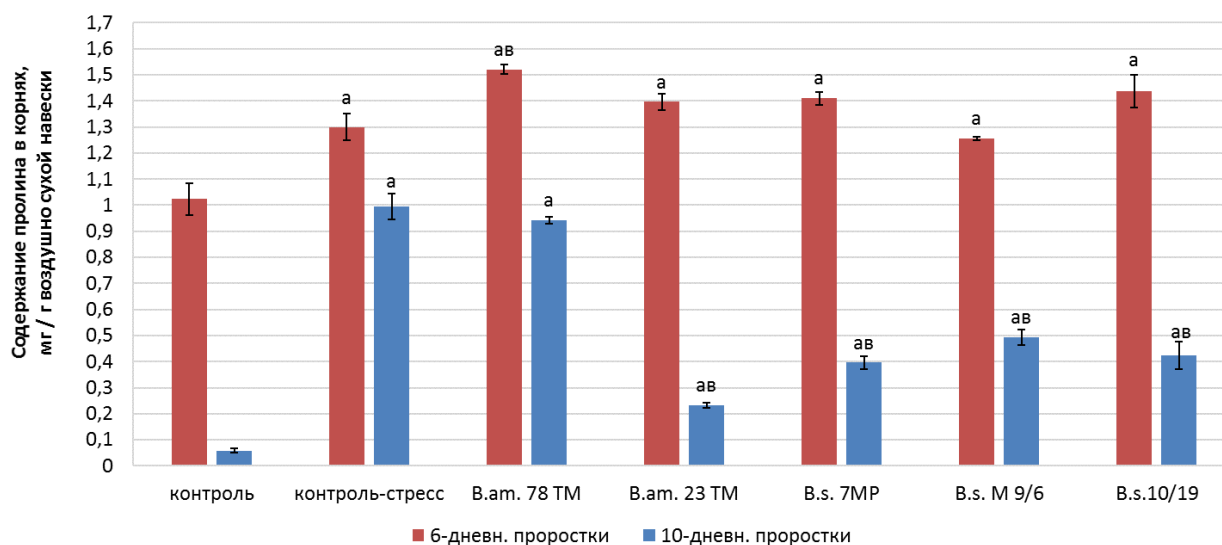


Рис. 1. Содержание пролина в корнях проростков ячменя. На рис. 1–3 различия достоверны с вероятностью более 95 %: <sup>a</sup> – по сравнению с контролем; <sup>b</sup> – по сравнению со стрессовым контролем

Fig. 1. The proline content in roots of barley seedlings. In fig. 1–3 differences significant with a probability of more than 95 %: <sup>a</sup> – compared to control; <sup>b</sup> – compared to stress control

В литературных источниках имеются сведения о влиянии ризосферных микроорганизмов на аккумуляцию пролина в растениях. Так, внедрение гена *proBA*, полученного из *Bacillus subtilis*, в геном *A. thaliana* привело к увеличению уровня свободного пролина у трансгенных растений, что проявилось в повышении их толерантности к осмотическому стрессу [30]. У солеустойчивых растений *Zea mays*, инокулированных *Rhizobium* и *Pseudomonas* [31], увеличение содержания пролина сопровождалось снижением выхода электролитов из тканей, поддержанием оводненности тканей листьев и селективным поглощением ионов калия.

Способность тканей корней к биосинтезу пролина очень низкая, и в органы интактных проростков последний транспортируется из эндосперма [32]. У 10-дневных проростков, уже перешедших на автотрофное питание, пул аминокислот эндосперма истощен, поэтому в оптимальных условиях уровень пролина в корнях был практически в 17 раз ниже, чем у 6-дневных проростков контрольного варианта. В адаптационный период содержание пролина по сравнению со стрессовым контролем уменьшилось, однако значительно интенсивнее это снижение было при использовании всех вариантов обработки. Только при обработке семян штаммом *B. am.* 78 ТМ аккумуляция пролина соответствовала таковой при стрессовом контроле.

Одним из критериев оценки уровня окислительного стресса является интенсивность накопления малонового диальдегида (МДА) – продукта перекисного окисления липидов (ПОЛ). Также известно, что пероксид водорода как сигнальный посредник задействован в активизации многих адаптивных реакций растений, в том числе необходимых для развития устойчивости к солевому стрессу [33, 34]. В частности,  $H_2O_2$  участвует не только в активации системы антиоксидантной защиты, но и в индуцировании накопления совместимых осмолитов, а также в регуляции  $Na^+/K^+$ -гомеостаза в растительных клетках [34]. Вместе с тем в литературных источниках встречаются противоречивые сведения о содержании перекиси водорода в корнях растений при солевом стрессе [18]: одни исследователи наблюдали увеличение содержания пероксида, другие не обнаружили изменения уровня его накопления либо регистрировали его снижение. В нашем исследовании после 24 ч воздействия засоления отмечено снижение содержания пероксида водорода в корнях растений на 28,2 %, а ТБК-продуктов ПОЛ практически в 2 раза (рис. 2, 3).

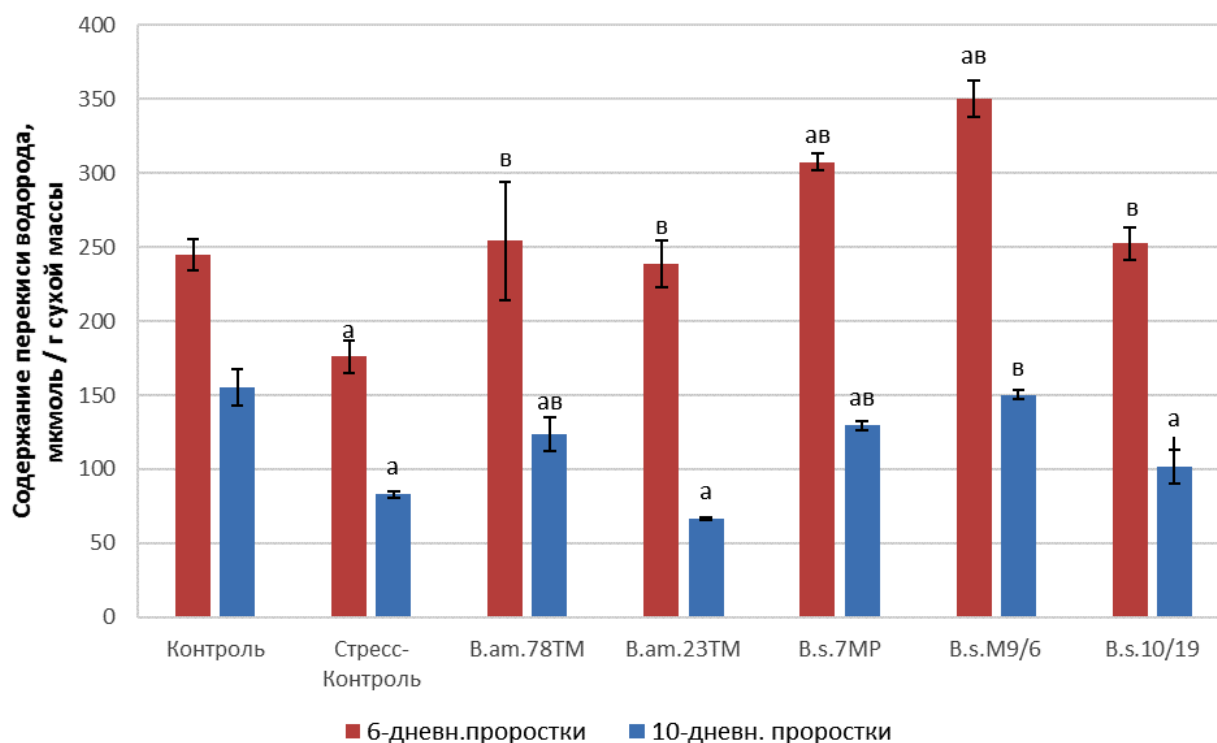


Рис. 2. Содержание перекиси водорода в корнях растений ячменя

Fig. 2. The hydrogen peroxide content in roots of barley seedlings

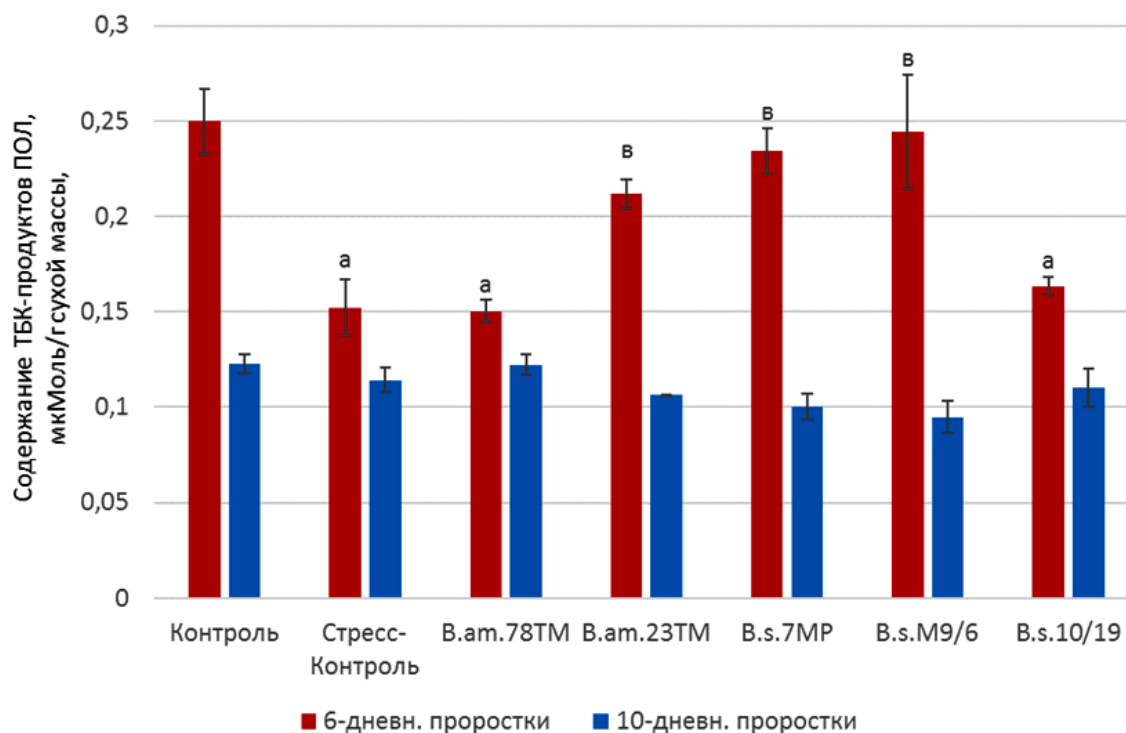


Рис. 3. Содержание ТБК-продуктов ПОЛ в корнях растений ячменя

Fig. 3. The TBA-reactive-substances of lipid peroxidation content in roots of barley seedlings

Полученные нами результаты сходны с данными работы [35], согласно которым содержание перекиси водорода в корнях ячменя снижается на 30–50 % в течение первых двух дней засоления 200 мМ раствором хлорида натрия. Вероятнее всего, в нашем исследовании увеличение интенсивности накопления перекиси водорода и продуктов ПОЛ в контрольном варианте произошло ранее, чем были проведены измерения.

Косвенным подтверждением этому являются приведенные в работе [36] данные о небольшом увеличении содержания пероксида водорода в листьях, а также о незначительном его повышении в корнях уже через 30 мин после засоления (500 мМ NaCl в течение 6 ч). Через 1,5 ч  $H_2O_2$  регистрировали только в листьях проростков проса, причем уровень его снижался, приближаясь к оптимальному контролю. В работе [18] при использовании нескольких концентраций NaCl и периодов засоления установлено, что перекись водорода быстро накапливается в течение первых 24 ч стресса, но на высоком уровне поддерживается только при длительном периоде засоления и высоких концентрациях соли. В работе [37] также показано, что под действием NaCl уровень ПОЛ в листьях и корнях шалфея увеличивался в первые 15 ч, затем интенсивность накопления ПОЛ в корнях снижалась, а содержание перекиси водорода существенно не изменялось.

Под воздействием штаммов *V. am.* 78 ТМ, *V. s.* 10/19 и *V. s.* 23 ТМ (рис. 2, 3) содержание пероксида в корнях было выше, чем в стрессовом контроле, но на уровне оптимального контроля, а накопление продуктов ПОЛ оставалось на уровне стрессового контроля при обработке растений *V. am.* 78 ТМ и *V. s.* 10/19. Значительное количество перекиси водорода аккумулировалось при обработке штаммами *V. s.* 7 МР и особенно *V. s.* М 9/6 – на 25,4 и 42,9 % соответственно больше по отношению к оптимальному контролю и на 74,7 и 99,0 % больше по отношению к стрессовому контролю. Примечательно, что при обработке растений *V. s.* М 9/6 не выявлено накопления пролина. При применении этих же вариантов обработки, а также при обработке штаммом *V. s.* 23 ТМ содержание ТБК-продуктов оставалось на уровне оптимального контроля.

В постстрессовый период содержание перекиси водорода снизилось при использовании всех вариантов обработки, в стрессовом контроле ее было меньше практически в 2 раза в сравнении



с таковым у 6-дневных проростков. Однако при использовании *B. am.* 78 ТМ, *B. s.* 7 МР и *B. s.* М 9/6 содержание перекиси в тканях корней на 48,9; 55,9 и 80,6 % больше, чем в стрессовом контроле. Причем если при действии штаммов *B. am.* 78 ТМ и *B. s.* 7 МР оно было ниже оптимального контроля, то на фоне *B. s.* М 9/6 содержание пероксида поддерживалось на уровне оптимального контроля. Содержание ТБК-продуктов ПОЛ было одинаковым во всех вариантах опыта.

В ответ на выработку АФК в растениях активируется система антиоксидантной защиты, включающая и антиоксидантные ферменты. Солевой стресс, действующий на проростки ячменя в течение суток, вызывал увеличение активности пероксидазы и СОД в корнях растений (рис. 4, 5). Значительное увеличение активности антиоксидантных ферментов относительно стрессового контроля происходило при обработке семян штаммами *B. s.* 7 МР, *B. s.* М 9/6, при этом отмечены и самые высокие уровни содержания перекиси. При обработке семян штаммами *B. am.* 78 ТМ и *B. s.* 10/19 активность СОД, напротив, была ниже, чем в корнях проростков из оптимального контроля, а активность пероксидазы приближалась к значениям оптимального контроля.

Установлено [37], что у растений с высокой пролин-аккумуляционной способностью активность СОД минимальна, и наоборот. Приводятся также сведения, что экзогенный пролин способен модифицировать экспрессию генов СОД [38, 39] или снимать эффект транзиторного повышения пероксида водорода, наблюдавшийся после закаливающего воздействия [10]. Выявленное наиболее высокое содержание пролина при обработке семян штаммами *B. am.* 78 ТМ и *B. s.* 10/19, вероятно, указывает на имеющий место в этом случае эффект «реципрокной координации» между содержанием пролина и активностью СОД.

В постстрессовый период активность СОД в корнях проростков из стрессового контроля снизилась, а активность пероксидазы оставалась на 11,4 % выше уровня оптимального контроля. При обработке штаммами *B. s.* 7 МР и *B. s.* М 9/6 наблюдалось значительное увеличение активности ферментов при засолении, а в постстрессовый период – снижение их активности. При этом активность СОД была выше на 42,7 и 43,8 % соответственно, а активность пероксидазы оставалась на уровне стрессового контроля. Напротив, штаммы *B. am.* 78 ТМ и *B. s.* 10/19, не оказывающие влияния на активность фермента при стрессе, в период адаптации способствовали увеличению активности энзимов практически в 2 раза. При обработке штаммом *B. am.* 23 ТМ активность СОД была высокой в течение всего эксперимента, а активность пероксидазы возрастала в период адаптации.

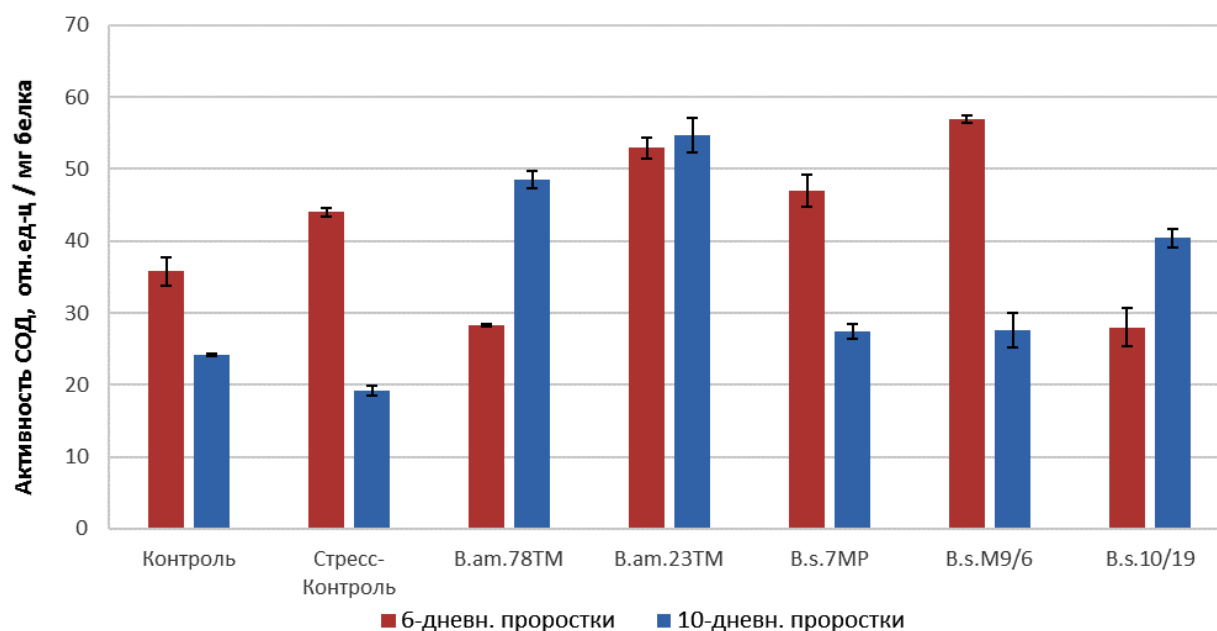


Рис. 4. Активность СОД в корнях растений ячменя

Fig. 4. Superoxide dismutase activity in roots of barley seedlings

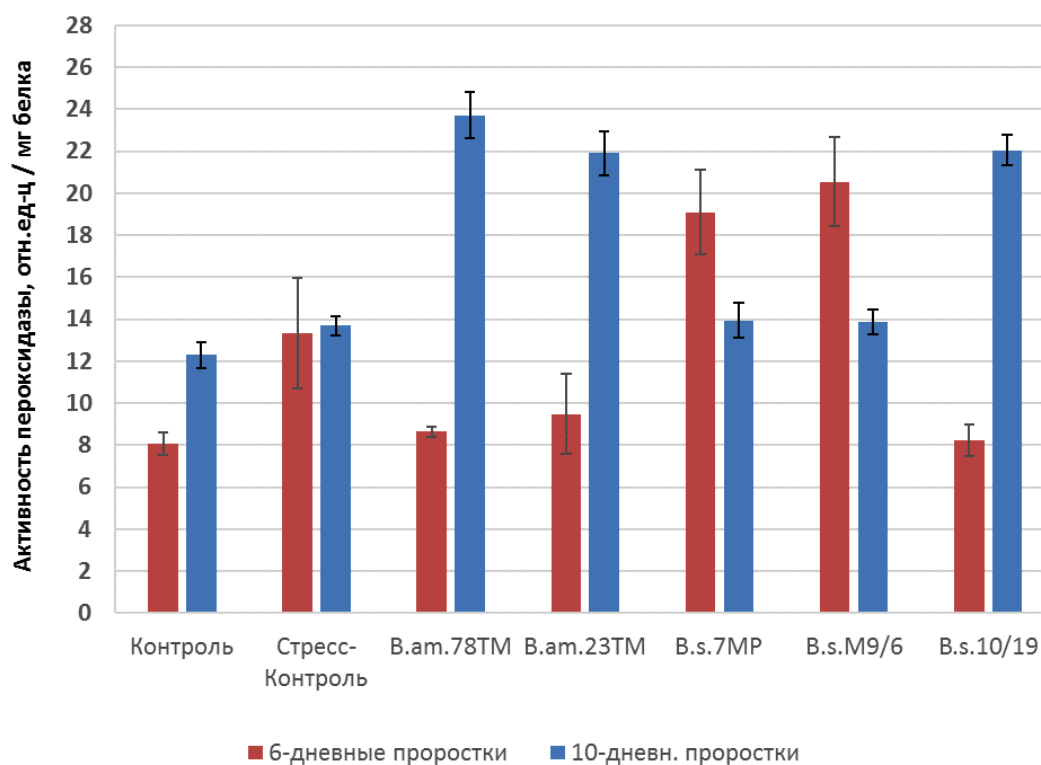


Рис. 5. Активность пероксидазы в корнях растений ячменя

Fig. 5. Peroxidase activity in roots of barley seedlings

**Заклучение.** Действие 4 %-ного раствора хлорида натрия в течение суток на растения ячменя на начальных этапах онтогенеза вызвало торможение роста и развития корневой системы проростков на фоне увеличения накопления пролина и активации антиоксидантных ферментов (СОД и растворимой пероксидазы). В то же время выявлено снижение содержания перекиси водорода и продуктов пероксидации липидов. Вероятно, накопление АФК происходит на более ранних этапах действия стрессора. В период восстановления (через 4 сут после отмены повреждающего действия засоления) наблюдали сохранение высокого уровня пролина и активности пероксидазы в корнях и, напротив, низкую активность СОД, при этом содержание перекиси водорода было в 2 раза ниже, чем в условиях стресса.

Действие штаммов *V. am.* 78 ТМ, *V. s.* М 9/6 и в меньшей степени *V. s.* 7 МР проявлялось в поддержании скорости роста корней, а также в накоплении ими биомассы, что привело к формированию проростков с более развитой корневой системой. Однако на биохимическом уровне выявлено несколько различное действие штаммов в условиях засоления. Так, штамм *V. am.* 78 ТМ в условиях стресса вызывал значительное накопление осмотически активного соединения – пролина, а протекторное действие штаммов *V. s.* М 9/6 и *V. s.* 7 МР было обусловлено в первую очередь активацией антиоксидантных ферментов и значительным накоплением пероксида водорода. В адаптационный период при всех вариантах опыта сохранялось повышенное содержание перекиси в сравнении со стрессовым контролем, содержание пролина при действии штамма *V. am.* 78 ТМ оставалось на уровне стрессового контроля, а активность ферментов возрастала, тогда как при обработке *V. s.* М 9/6 и *V. s.* 7 МР аккумуляция пролина и активность ферментов снижались.

В постстрессовый период обнаружено сходство действия штаммов *V. s.* 10/19 и *V. s.* 23 ТМ, которые не оказали значимого защитного влияния на корневую систему проростков, где выявлено уменьшение накопления пролина и увеличение активности ферментов при уровнях содержания перекиси водорода и продуктов ПОЛ, близких к значениям стрессового контроля.

Таким образом, полученные данные позволяют сделать вывод о повышении устойчивости к засолению (4 %-ный раствор хлорида натрия, 24 ч) корневой системы проростков ячменя, про-

являющейся в поддержании скорости роста и развития корней при действии штаммов *B. am.* 78 ТМ, *B. s.* 7 МР и *B. s.* М9/6 в концентрации  $10^5$  клеток/мл. Защитное действие штамма *B. am.* 78 ТМ сопровождается значительной аккумуляцией пролина, а в восстановительный период – накоплением пероксида и активизацией СОД и пероксидазы. Протекторное действие штаммов *B. s.* М9/6 и *B. s.* 7 МР обусловлено, на наш взгляд, значительным накоплением пероксида водорода и активацией антиоксидантных ферментов в условиях стресса, а в период адаптации – сохранением повышенного содержания перекиси водорода в сравнении с таковым при стрессовом контроле.

**Благодарности.** Выражаем благодарность сотрудникам лаборатории средств биологического контроля Института микробиологии НАН Беларуси за предоставленные для исследования штаммы бактерий.

**Acknowledgements.** We express our gratitude to the colleagues from the laboratory of Biological control agents of Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus for provided study strains of bacteria.

### Список использованных источников

1. Rengasamy, P. World salinization with emphasis on Australia / P. Rengasamy // J. of Experimental Botany. – 2006. – Vol. 57, N 5. – P. 1017–1023.
2. Flowers, T. J. Salinity tolerance in halophytes / T. J. Flowers, T. D. Colmer // New Phytologist. – 2008. – Vol. 179, N 4. – P. 945–963.
3. Munns, R. Mechanisms of salinity tolerance / R. Munns, M. Tester // Annu. Rev. of Plant Biology. – 2008. – Vol. 59. – P. 651–681.
4. Geissler, N. Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. / N. Geissler, S. Hussin, H.-W. Koyro // Environmental and Experimental Botany. – 2009. – Vol. 65, N 2–3. – P. 220–231.
5. Munns, R. Comparative physiology of salt and water stress / R. Munns // Plant Cell and Environment. – 2002. – Vol. 25, N 2. – P. 239–250.
6. Salinity Stress and Salt Tolerance [Electronic resource] / P. Carillo [et al.] // Abiotic stress in plants – Mechanisms and adaptations / ed. : A. Shanker, B. Venkateswarlu. – 2011. – Mode of access : <https://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-in-plants-mechanisms-and-adaptations/salinity-stress-and-salt-tolerance>. – Date of access : 26.08.2017.
7. Mittler, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // Trends in Plant Science. – 2002. – Vol. 7, N 9. – P. 406–410.
8. Koyro, H.-W. Survival at extreme locations: Life strategies of halophytes / H.-W. Koyro, N. Geissler, S. Hussin // Salinity and water stress / ed. : M. Ashraf, M. Ozturk, H. R. Athar. – Dordrecht, 2009. – P. 167–177.
9. Parida, A. K. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review / A. K. Parida, A. B. Das // Ecotoxicology and Environmental Safety. – 2005. – Vol. 60, N 3. – P. 324–349.
10. Колупаев, Ю. Е. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений / Ю. Е. Колупаев // Успехи соврем. биологии. – 2016. – Т. 136, № 2. – С. 181–198.
11. Ху, Ю. Ф. Ферменты антиоксидантной защиты и физиологические характеристики двух сортов топинамбура при солевом стрессе / Ю. Ф. Ху, Ж. П. Лиу // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 6. – С. 863–868.
12. Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями: механизмы образования и факторы эффективности ассоциативных симбиозов (обзор) / А. И. Шапошников [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – № 3. – С. 16–22.
13. Повышение устойчивости пшеницы к абиотическим стрессам эндофитным штаммом *Bacillus subtilis* / Р. М. Хайруллин [и др.] // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2007. – № 2. – С. 129–134.
14. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам / И. В. Максимов [и др.] // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 6. – С. 763–775.
15. Kasim, W. A. Effect of biofilm forming plant growth promoting rhizobacteria on salinity tolerance in barley / W. A. Kasim [et al.] // Annals of Agr. Science. – 2016. – Vol. 61, N 2. – P. 217–227.
16. Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions / S. K. Upadhyay [et al.] // Plant Biology. – 2011. – Vol. 14, N 4. – P. 605–611.
17. Dodd, I. C. Microbial amelioration of crop salinity stress / I. C. Dodd, F. Pérez-Alfocea // J. of Experimental Botany. – 2012. – Vol. 63, N 9. – P. 3415–3428.
18. A different role for hydrogen peroxide and antioxidative system under short and long salt stress in *Brassica oleracea* roots / M. Hernandez [et al.] // J. of Experimental Botany. – 2010. – Vol. 61, N 2. – P. 521–535.
19. Влияние композиций на основе бактерий-антагонистов рода *Bacillus* и фитогормонов на устойчивость проростков ячменя при солевом стрессе / Ж. Н. Калацкая [и др.] // Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты : сб. науч. тр. / редкол. : Э. И. Коломиец (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2017. – Т. 9. – С. 183–190.
20. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, J. D. Teare // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–207.
21. Ермаков, А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков [и др.] ; под ред. А. И. Ермакова. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л. : Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1987. – 429 с.
22. Giannopolitis, C. N. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants / C. N. Giannopolitis, S. K. Ries // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 73, N 2. – P. 627–650.



23. Bradford, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M. M. Bradford // *Analytical Biochemistry*. – 1976. – Vol. 2, N 1–2. – P. 248–254.
24. Extracellular H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants / D. Bellincampi [et al.] // *Plant Physiology*. – 2000. – Vol. 122, N 4. – P. 1379–1386.
25. Kumar, G. N. M. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and freeradical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers / G. N. M. Kumar, N. R. Knowles // *Plant Physiology*. – 1993. – Vol. 102, N 1. – P. 115–124.
26. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика : учеб. пособие / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Минск : Вышэйш. шк., 1973. – 318 с.
27. Collins, N. C. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand / N. C. Collins, F. Tardieu, R. Tuberosa // *Plant Physiology*. – 2008. – Vol. 147, N 2. – P. 469–486.
28. Кудоярова, Г. Р. Образование фитогормонов почвенными и ризосферными бактериями как фактор стимуляции роста растений / Г. Р. Кудоярова, И. К. Курдиш, А. И. Мелентьев // *Изв. Уфим. науч. центра Рос. акад. наук*. – 2011. – № 3–4. – С. 5–15.
29. Кузнецов, В. В. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / В. В. Кузнецов, Н. И. Шевякова // *Физиология растений*. – 1999. – Т. 46, N 2. – С. 321–336.
30. Expression of *Bacillus subtilis* proBA genes and reduction of feedback inhibition of proline synthesis increases proline production and confers osmotolerance in transgenic *Arabidopsis* / M. Chen [et al.] // *J. of Biochemistry and Molecular Biology*. – 2007. – Vol. 40, N 3. – P. 396–403.
31. Bano, A. Salt tolerance in *Zea mays* (L). following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas* / A. Bano, M. Fatima // *Biology and Fertility of Soils*. – 2009. – Vol. 45, N 4. – P. 405–413.
32. Role of proline in cell wall synthesis and plant development and its implications in plant ontogeny / P. B. Kavi Kishor [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2015. – Vol. 6, Art. 544. – P. 108–122.
33. Leshem, Y. Induction of phosphatidyl-inositol 3-kinase-mediated endocytosis by salt stress leads to intracellular production of reactive oxygen species and salt tolerance / Y. Leshem, L. Seri, A. Levine // *Plant J.* – 2007. – Vol. 51, N 2. – P. 185–197.
34. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF function in ROS-dependent regulation of Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress / L. Ma [et al.] // *J. of Experimental Botany*. – 2012. – Vol. 63, N 1. – P. 305–317.
35. Enhanced antioxidant enzymes are associated with reduced hydrogen peroxidase in barley roots under saline stress / S. Y. Kim [et al.] // *J. of Biochemistry and Molecular Biology*. – 2005. – Vol. 38, N 2. – P. 218–224.
36. Вайнер, А. А. Участие пероксида водорода в индуцировании накопления пролина в растениях проса при действии NaCl / А. А. Вайнер, Ю. Е. Колупаев, Т. О. Ястреб // *Вісн. Харк. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*. – 2013. – Вип. 2. – С. 32–38.
37. Участие пролина в системе антиоксидантной защиты у шалфея при действии NaCl и параквата / Н. Л. Радюкина [и др.] // *Физиология растений*. – 2008. – Т. 55, № 5. – С. 721–730.
38. Экзогенный пролин модифицирует дифференциальную экспрессию генов супероксидсмутазы в растения шалфея при UV-B облучении / Н. Л. Радюкина [и др.] // *Физиология растений*. – 2011. – Т. 58, № 1. – С. 49–57.
39. The accumulation of endogenous proline induced changes in gene expression of several antioxidante enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo / K. de Carvahlo [et al.] // *Molecular Biology Rep.* – 2013. – Vol. 40, N 4. – P. 3269–3279.

## References

1. Rengasamy P. World salinization with emphasis on Australia. *Journal of Experimental Botany*, 2006, vol. 57, no. 5, pp. 1017–1023. DOI: 10.1093/jxb/erj108
2. Flowers T. J., Colmer T. D. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 2008, vol. 179, no. 4, pp. 945–963. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02531.x
3. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, vol. 59, pp. 651–681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911
4. Geissler N., Hussin S., Koyro H.-W. Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, vol. 65, no. 2–3, pp. 220–231. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2008.11.001
5. Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 2002, vol. 25, no. 2, pp. 239–250. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x
6. Carillo P., Annunziata M. G., Pontecorvo G., Fuggi A., Woodrow P. Salinity stress and salt tolerance. *Abiotic stress in plants – Mechanisms and adaptations*. Available at: <https://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-in-plants-mechanisms-and-adaptations/salinity-stress-and-salt-tolerance> (accessed 26.08.2017).
7. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, vol. 7, no. 9, pp. 406–410. DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9
8. Koyro H.-W., Geissler N., Hussin S. Survival at extreme locations: Life strategies of halophyte. *Salinity and Water*. Dordrecht, 2009, pp. 167–177. DOI: 10.1007/978-1-4020-9065-3\_17
9. Parida A. K., Das A. B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, vol. 60, no. 3, pp. 324–349. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2004.06.010
10. Kolupaev Yu. E. Plant cell antioxidants and their role in AOF signaling and plant resistance. *Uspekhi sovremennoi biologii = Biology Bulletin Reviews*, 2016, vol. 136, no. 2, pp. 181–198 (in Russian).

11. Xue Y. F., Liu Zh. P. Antioxidant enzymes and physiological characteristics in two Jerusalem artichoke cultivars under salt stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008, vol. 55, no. 6, pp. 776–781. DOI: 10.1134/S1021443709010221
12. Shaposhnikov A. I., Belimov A. A., Kravchenko L. V., Vivanko D. M. Interaction of rhizosphere bacteria with plants: mechanisms of formation and factors of efficiency in associative symbiosis (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural biology*, 2011, vol. 3, pp. 16–22 (in Russian).
13. Khairullin P. M., Nedorezkov V. D., Mubinov I. G., Zakharova R. Sh. Increase of resistance of wheat to abiotic stresses by endophytic strain of *Bacillus subtilis*. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta [Vestnik of the Orenburg State University]*, 2007, no. 2, pp. 129–134 (in Russian).
14. Maksimov I. V., Veselova S. V., Nuzhnaya T. V., Sarvarova E. R., Khairullin R. M. Plant growth-promoting bacteria in regulation of plant resistance to stress factors. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2015, vol. 62, no. 6, pp. 715–726. DOI: 10.1134/S1021443715060114
15. Kasim W. A., Gaafar R. M., Abou-Ali R. M., Omar M. N., Hewait H. M. Effect of biofilm forming plant growth promoting rhizobacteria on salinity tolerance in barley. *Annals of Agricultural Science*, 2016, vol. 61, no. 2, pp. 217–227. DOI: 10.1016/j.aos.2016.07.003
16. Upadhyay S. K., Singh J. Sh., Saxena A. K., Singh D. P. Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions. *Plant Biology*, 2011, vol. 14, no. 4, pp. 605–611. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2011.00533.x
17. Dodd I. C., Pérez-Alfocea F. Microbial amelioration of crop salinity stress. *Journal of Experimental Botany*, 2012, vol. 63, no. 9, pp. 3415–3428. DOI: 10.1093/jxb/ers033
18. Hernandez M., Fernandes-Garcia N., Diaz-Vivancos P., Olmos E. A different role for hydrogen peroxide and antioxidative system under short and long salt stress in *Brassica oleracea* roots. *Journal of Experimental Botany*, 2010, vol. 61, no. 2, pp. 521–535. DOI: 10.1093/jxb/erp321
19. Kalatskaya Zh. N., Doroshchuk O. V., Laman N. A., Molchan O. V., Nosonova T. L., Ovchinnikov I. A., Frolova T. V., Bratanova M. A., Mandrik-Litvinkovich M. N. The influence of compositions on the basis of bacteria-antagonists *Bacillus* and phytohormones on salinity tolerance of barley seedlings. *Mikrobye biotekhnologii: fundamental'nye i prikladnye aspekty: sbornik nauchnykh trudov [Microbial biotechnology: fundamental and applied aspects: a collection of scientific papers]*. Minsk, 2017, vol. 9, pp. 183–190 (in Russian).
20. Bates L. S., Waldren R. P., Teare J. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. DOI: 10.1007/bf00018060
21. Ermakov A. I. (ed.). *Methods of biochemical research of plants*. 3rd ed. Leningrad, Agropromizdat (Leningradskoe otделение) Publ., 1987. 429 p. (in Russian).
22. Giannopolitis C. N., Ries S. K. Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 1977, vol. 73, no. 2, pp. 627–650. DOI: 10.1104/pp.59.2.309
23. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, vol. 72, no. 1–2, pp. 248–254. DOI: 10.1006/abio.1976.9999
24. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., Lorenzo de G. Extracellular H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants1. *Plant Physiology*, 2000, vol. 122, no. 4, pp. 1379–1386. DOI: 10.1104/pp.122.4.1379
25. Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and freeradical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers. *Plant Physiology*, 1993, vol. 102, no. 1, pp. 115–124. DOI: 10.1104/pp.102.1.115
26. Rokitskii P. F. *Biological statistics*. Minsk, Vysheishaya shkola, 1973. 318 p. (in Russian).
27. Collins N. C., Tardieu F., Tuberosa R. Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? *Plant Physiology*, 2008, vol. 147, no. 2, pp. 469–486. DOI: 10.1104/pp.108.118117
28. Kudoyarova G. R., Kudrish I. K., Melent'ev A. I. The formation of phytohormones by soil and rhizosphere bacteria as a factor stimulating plant growth. *Izvestiya Ufmskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk = Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre*, 2011, no. 3–4, pp. 5–15 (in Russian).
29. Kuznetsov V. V., Shevyakova N. I. Proline under stress: biological role, metabolism, regulation. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 1999, vol. 46, no. 2, pp. 321–336 (in Russian).
30. Chen M., Wei H., Cao J., Liu R., Wang Y., Zheng C. Expression of *Bacillus subtilis* proBA genes and reduction of feedback inhibition of proline synthesis increases proline production and confers osmotolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2007, vol. 40, no. 3, pp. 396–403.
31. Bano A., Fatima M. Salt tolerance in *Zea mays* (L.) following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, vol. 45, no. 4, pp. 405–413. DOI: 10.1007/s00374-008-0344-9
32. Kavi Kishor P.B., Hima Kumari P., Sunita M. S., Sreenivasulu N. Role of proline in cell wall synthesis and plant development and its implications in plant ontogeny. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, art. 544, pp. 108–122. DOI: 10.3389/fpls.2015.00544
33. Leshem Y., Seri L., Levine A. Induction of phosphatidyl-inositol 3-kinase-mediated endocytosis by salt stress leads to intracellular production of reactive oxygen species and salt tolerance. *Plant Journal*, 2007, vol. 51, no. 2, pp. 185–197. DOI: 10.1111/j.1365-313x.2007.03134.x
34. Ma L., Zhang H., Sun L., Jiao Y., Zhang G., Miao Ch., Hao F. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF function in ROS-dependent regulation of Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress. *Journal of Experimental Botany*, 2012, vol. 63, no. 1, pp. 305–317. DOI: 10.1093/jxb/err280

35. Kim S. Y., Lim J.-H., Park M.-R., Kim Y.-J., Park T.-I., Seo Y.-W., Choi K.-G., Yun S.-J. Enhanced antioxidant enzymes are associated with reduced hydrogen peroxidase in barley roots under saline stress. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, vol. 38, no. 2, pp. 218–224. DOI: 10.5483/bmbrep.2005.38.2.218

36. Vainer A. A., Kolupaev U. E., Yastreb T. O. The hydrogen peroxide contribution in inducing proline accumulation in millet plants under the action of NaCl. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya Biologiya = The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Biology series*, 2013, Iss. 2, pp. 32–38 (in Russian).

37. Radyukina N. L., Shashukova A. V., Shevyakova N. I., Kuznetsov V. I. V. Proline involvement in the common sage antioxidant system in the presence of NaCl and paraquat. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008, vol. 55, no. 5, art. 649. DOI: 10.1134/S1021443708050087

38. Radyukina N. L., Shashukova A. V., Makarova S. S., Kuznetsov V. I. V. Exogenous proline modifies differential expression of superoxide dismutase genes in UV-B-irradiated *Salvia officinalis* plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011, vol. 58, no. 1, pp. 51–59. DOI: 10.1134/S1021443711010122

39. De Carvalho K., de Campos M. K. F., Domingues D. S., Pereira L. F. P., Vieira L. G. E. The accumulation of endogenous proline induced changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrangelo. *Molecular Biology Reports*, 2013, vol. 40, no. 4, pp. 3269–3279. DOI: 10.1007/s11033-012-2402-5

### Информация об авторах

*Дорошук Ольга Владимировна* – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: doroshuk.olga@mail.ru.

*Калацкая Жанна Николаевна* – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

*Ламан Николай Афанасьевич* – академик, д-р биол. наук, заведующий отделом. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

*Фролова Татьяна Викторовна* – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

*Шевцов Николай Александрович* – мл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

*Овчинников Игорь Алексеевич* – лаборант. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: igor-1606@mail.ru.

### Information about the authors

*Olga V. Doroshchuk* – Ph. D. (Biol.), Senior researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: doroshuk.olga@mail.ru.

*Joanna N. Kalatskaya* – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru.

*Nikolai A. Laman* – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Department. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

*Tatiana V. Frolova* – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

*Nikolai A. Shevtsov* – Junior researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

*Igor A. Ovchinnikov* – laboratory assistant. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: igor-1606@mail.ru.