

BIOTECHNOLOGICAL POTENTIAL OF ENDOPHYTIC MICROORGANISMS IN ENHANCING PLANT RESISTANCE TO ABIOTIC STRESSES

V. Shopinskyi¹, L. Butsenko^{1,2}

¹National University of Food Technologies

²Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NAS of Ukraine

Key words:

Endophytes
Abiotic stress conditions
Phytohormones
Metabolites
Plant growth-promoting activities

Article history:

Received 09.01.2025
Received in revised form
24.01.2025
Accepted 12.02.2025

Corresponding author:

L. Butsenko

E-mail:

l.m.butsenko@gmail.com

Citation: Шопінський В. В., Буценко Л. М. (2025). Біотехнологічний потенціал ендоефітних мікроорганізмів у підвищенні стійкості рослин до абіотичних стресів. *Наукові праці НУХТ*, 31(1), 21—36.
DOI: 10.24263/2225-2924-2025-31-1-4

ABSTRACT

The intensification of abiotic stresses highlights the need for effective methods to enhance plant resilience. Endophytic microorganisms are emerging as a promising biotechnological tool to address such challenges. Today endophytic bacteria are used in plant growth promotion preparations. The mechanisms by which endophytes facilitate plant adaptation to stress factors include osmotic regulation, optimization of photosynthetic activity, improvement of nutrient uptake, enhancement of antioxidant defense systems, and more.

Recent advances in understanding the role of endophytes in enhancing plant resistance under abiotic stress conditions, including thermal, saline, cold stresses, and heavy metal exposure are reviewed in the article. It was established that with increasing temperatures (which is the main stress factor in climate change), endophytic microorganisms of different taxonomic groups stimulated the growth of plant roots, thus increasing their ability to obtain moisture and resistance. Endophytes enhance plant resistance to salt stress by influencing the expression of the regulate ion balance genes. In conditions of anthropogenic pollution (especially in the war zone), the ability of endophytes to form chelates for metal ions binding is important to effectively limits the toxicity of cadmium cations. By activating the redox systems of the host-plant, endophytes reduce the toxic effect of manganese ions on plants.

Thus, endophytes represent a valuable biotechnological resource for enhancing plant resilience to stress conditions. Their application in agriculture and forestry has the potential to improve ecosystem stability, reduce the reliance on chemical agents, and promote environmental sustainability.

БІОТЕХНОЛОГІЧНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ЕНДОФІТНИХ МІКРООРГАНІЗМІВ У ПІДВИЩЕННІ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСІВ

В. В. Шопінський¹, Л. М. Буценко^{1,2}

¹Національний університет харчових технологій

²Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного, НАН України

Інтенсифікація абіотичних стресів актуалізує пошуки методів підвищення стійкості рослин. Ендофітні мікроорганізми, які вступають у стійкі симбіотичні взаємодії з рослинами, привертають увагу як перспективний біотехнологічний інструмент вирішення таких завдань. Уже сьогодні ендофітні бактерії застосовують у складі препаратів для рослинництва. Механізми, за допомогою яких ендофіти сприяють адаптації рослин до стресових факторів, включають осморегуляцію, оптимізацію фотосинтезувальної активності, покращення засвоєння поживних речовин, посилення антиоксидантних захисних систем тощо.

У статті висвітлено останні досягнення у вивченні ролі ендофітів у підвищенні стійкості рослин в умовах абіотичних стресів: теплових, сольових, холодних стресів і впливу важких металів. Встановлено, що за підвищення температур (що є основним стресовим фактором в умовах змін клімату) ендофітні мікроорганізми різних таксономічних груп стимулюють ріст коренів рослин, підвищуючи таким чином її здатність отримувати вологу та стійкість. Ендофіти посилюють стійкість рослин до сольового стресу, впливаючи на експресію генів, що регулюють іонний баланс. В умовах антропогенного забруднення (особливо у зоні бойових дій) важливою є здатність ендофітів утворювати хелати для зв'язування з іонами металів, що ефективно обмежує токсичність катіонів кадмію. Шляхом активації окисно-відновних систем рослини-хазяїна ендофіти зменшують токсичну дію іонів марганцю на рослини.

Отже, ендофіти становлять важливий біотехнологічний ресурс для покращення стійкості рослин до стресових умов. Використання ендофітів у сільському та лісовому господарствах може підвищити стабільність екосистем, зменшити необхідність у застосуванні хімічних речовин та сприяти збереженню навколишнього середовища.

Ключові слова: ендофіти, абіотичні стресові умови, фітогормони, метаболіти, рістстимулювальна активність.

Постановка проблеми. Наразі застосування мікробних препаратів для стимуляції росту та підвищення стійкості рослин до стресів є актуальним напрямом біотехнології. Однак розвиток цього напрямку вимагає пошуку нових біотехнологічних агентів, що будуть відповідати сучасним викликам, які стоять перед рослинництвом. Одними із найбільш перспективних продуцентів є ендофітні бактерії.

Вперше про ендофітні мікроорганізми згадується в XIX ст., коли німецький ботанік Генріх Фрідріх Лінк у 1809 р. повідомив, що будь-який паразитичний

гриб, який живе всередині рослин, є ендодітом. Визначення ендодітів було пов'язане з грибковим паразитизмом, допоки науковець Галіппе не заявив, що навіть бактерії, які мігрують з ґрунту, можуть колонізувати рослинну тканину та відігравати корисну роль у ній (Rutkowska, Drozdzyński, Ryngajło, & Marchut-Mikolajczyk, 2023). Німецький ботанік і мікробіолог Генріх Антон де Барі ввів поняття «ендодіти рослин». Вчений вважав, що ендодіти рослин — це мікроорганізми, що колонізують внутрішні тканини рослини і вступають у гармонійні відносини з рослиною-хазяїном. На сьогодні ендодітними ми вважаємо симбіотичні мікроорганізми, які утворюють взаємовигідні асоціації з рослиною-хазяїном (Aamir та ін., 2020).

Загалом, ендодіти впливають на рослину-хазяїна завдяки колонізації, яка відбувається двома шляхами: вертикально (через насіння або вегетативні частини, наприклад, пагони) та горизонтально із ґрунту (через кореневу систему). Більшість ендодітів проникають до хазяїна через коріння і поширюються по різних частинах рослини, взаємодіючи з її клітинами й тканинами, включаючи стебла, листя, квіти, насіння тощо (Kandasamy, & Kathirvel, 2023). Метаболічна активність і функціональна різноманітність ендодітів дають змогу чинити їм сприятливий та позитивний вплив на ріст і розвиток рослин. Встановлені симбіотичні відносини сприяють фіксації азоту та солубілізації фосфору рослиною. Крім того, ендодіти стимулюють продукування необхідних фітогормонів (ауксинів, наприклад, індолоцтової кислоти — ІОК, цитокінінів, гіберелінових кислот тощо), які також сприяють росту і розвитку рослин (Ali та ін., 2021).

Ендодіти відіграють важливу роль у регулюванні реакції рослин на стрес. Присутність ендодітів впливає не тільки на рослину-хазяїна, але й на стабільність навколишньої екосистеми. Вони взаємодіють з іншими організмами (наприклад, з мікоризними грибами), що може покращувати загальний стан ґрунтової мікробіоти і, як наслідок, підвищувати родючість ґрунту та його стійкість до ерозії. Також ендодіти сприяють покращенню циклу поживних речовин у ґрунті, роблячи їх більш доступними для рослин (Chaudhary, Agri, Chaudhary, Kumar, & Kumar, 2022; Мошинець, & Косаківська, 2010). Дослідження ендодітів та їхнього впливу на рослини тривають багато десятиліть і залишаються актуальними та важливими, про що свідчить зростання інтересу наукової спільноти до цієї тематики. При аналізі досліджень у базі даних ScienceDirect за останні десять років було виявлено, що кількість публікацій зросла на 490% порівняно з попереднім десятиріччям. Це підтверджує значний науковий прогрес у біотехнологічній галузі та зростання вагомості ролі ендодітів у функціонуванні екосистем.

Абіотичні стреси переважно зумовлені факторами навколишнього середовища, що впливають на ріст і розвиток рослин. Стресові фактори можуть порушувати фізіологічні процеси рослин (поглинання поживних речовин, фотосинтез тощо) та викликати незворотні наслідки (наприклад, в'янення листя, карликовість та уповільнення розвитку рослин), які можуть завдати шкоди здоров'ю людей і тварин через накопичення токсичних сполук, порушення обміну речовин, зниження врожайності та якості харчових продуктів (Gong та ін., 2020).

Ендодітні мікроорганізми все частіше використовують як природні біоконтролюючі агенти (Пасічник, Гвоздяк, & Ходос, 2020). Проте механізми дії ендодітів

у захисті від абіотичних стресів залишаються недостатньо вивченими. До сих пір залишаються дискусивними питання визначення критеріїв оцінки безпечності ендоефітних мікроорганізмів та їх потенціалу в стимулюванні росту та розвитку рослин (на зразок критеріїв пробіотиків).

Мета статті: аналіз та узагальнення даних щодо впливу ендоефітних мікроорганізмів та їх біологічно-активних метаболітів на стійкість рослин до абіотичних стресів, визначення механізмів їхньої дії та оцінка потенціалу застосування ендоефітів у рослинництві.

Матеріали і методи. Використані зарубіжні та українські наукові публікації у провідних періодичних і спеціалізованих світових виданнях, що стосуються дослідження взаємодії ендоефітів та рослин-хазяїнів в умовах абіотичних стресів. Для написання огляду аналізували дані відкритих джерел: статті, публікації, наукометричні бази даних (Google Scholar, PubMed та ScienceDirect).

Викладення основних результатів. *Вплив ендоефітів на рослин-хазяїнів в умовах абіотичних стресів.* Рослини в природному середовищі постійно піддаються абіотичним стресам. Серед основних абіотичних стресів досить інтенсивно досліджують тепловий і сольовий стрес, вплив важких металів, холодний стрес.

Тепловий стрес. Підвищення глобальної температури стало одним із факторів, що суттєво впливає на ріст рослин. Дослідження показало, що температура в усьому світі може піднятися в середньому на 2—5 °C до кінця ХХІ ст. (Heeter та ін., 2023).

Україна, як і більшість регіонів світу, «відчуває» підвищення середньорічної температури, що створює ризик частіших теплових хвиль і посух. Основні сільськогосподарські культури України (пшениця, кукурудза, соняшник тощо) є чутливими до теплового стресу, який знижує врожайність і якість продукції, а це негативно впливає на сільське господарство — ключову галузь економіки України (Мошинець, & Косаківська, 2010; Пасічник, Гвоздяк, & Ходос, 2020).

Тепловий стрес критично впливає на клітинні мембрани рослин (короткотривалий високотемпературний вплив може призвести до денатурації білка), швидкість біохімічних реакцій (може призвести до змін у метаболізмі) та поглинання рослинами різних поживних речовин. Допмагаючи рослині підтримувати баланс води, накопичувати поживні речовини і зберігати стійкість в умовах високотемпературного стресу, ендоефіти можуть сприяти збільшенню/зростанню:

- біологічної маси (загальної кількості тканин, включаючи воду);
- сухої маси (концентрації поживних речовин; тверді речовини: клітковина, білки, вуглеводи, мінерали та інші компоненти, що є маркерами харчової цінності рослини);
- вмісту хлорофілу;
- довжини коренів (Eid та ін., 2021; Pan, Cheng, & Sun, 2021; Shekhawat, Frohlich, Garcia-Ramirez, Trapp, & Hirt, 2022).

Під впливом теплового стресу ендоефіти можуть посилювати експресію білка теплового шоку (HSP90), активувати протеїнкінази YDA, МКК, МРК та впливати на фосфорилування SPCN для регулювання розміру проростків. Так, Waqas та ін. визначили, що в умовах теплового стресу ендоефіт *Paecilomyces formosus* LWL1

зменшує вміст фітогормонів/речовин, що сигналізують про стрес, зокрема абсцизової (АК) та жасмонової (ЖК) кислот (на 25,1% та 34,57% відповідно), і підвищує на 18,76%—33,22% вміст загального білка в клітинах рису посівного порівняно з контрольними зразками (Waqas та ін., 2015).

Вплив на збільшення вмісту фітогормонів (індолицтової кислоти) спостерігали при дослідженні теплового стресу в симбіотичних відносинах рослини-хазяїна *Parthenium hysterophorus* L. та ендоефіту *Curvularia clavata* (Khan, Ali, Khan, Namayun, & Moon, 2022).

Окрім впливу на синтез фітогормонів, ендоефіти сприяють загальному росту і розвитку рослин як під дією високотемпературного стресу, так і за нормальних умов (ендоефітні мікроорганізми впливають на покращення засвоєння поживних речовин, збільшення доступності мікроелементів, стимулювання синтезу вторинних метаболітів тощо). Порівняно з рослинами, що росли в нормальних умовах, під впливом теплового стресу та за інокуляції ендоефітними мікроорганізмами *Aspergillus spp.* і *Meyerozyma guilliermondi* спостерігали збільшення довжини кореневої системи та сухої маси у соняшника звичайного *Helianthus annuus* (Maia та ін., 2024) і подовження пагона й кореня у *Carthamus oxycantha* (Javed та ін., 2022). Це свідчить про те, що ендоефіти підтримують ріст рослини-хазяїна за умов стресу, стимулюючи подовження кореневої системи як адаптивного механізму для поглинання води та поживних речовин.

У більшості досліджень (Aswini та ін., 2023; De Marco та ін., 2022; Huang, Fan, Cui, Li, & Guo, 2022; Khan та ін., 2020) використання ендоефітних мікроорганізмів, що стимулюють ріст рослин, є ключовим фактором підвищення здатності рослин-хазяїнів підтримувати свою продуктивність в умовах теплового (високотемпературного) стресу. Особливо це важливо для культурних рослин: пшениці, сої, соняшника.

Інформація щодо специфічного впливу ендоефітів на рослини в умовах теплового стресу наведена нижче в табл. 1.

Таблиця 1. Вплив ендоефітів на рослини-хазяїнів в умовах теплового стресу

Ендоефіт		Рослина-хазяїн	Вплив	Джерело
Група	Вид			
Гриби	<i>Paecilomyces formosus</i> . LWL1	Рис посівний (<i>Oryza sativa</i>)	Збільшення вмісту фітогормонів — абсцизової та жасмонової кислот; підвищення загального вмісту білка	Waqas та ін., 2015
	<i>Curvularia clavata</i>	Гваюла (<i>Parthenium hysterophorus</i>)	Збільшення вмісту індолицтової кислоти, хлорофілу та білків	Khan, Ali, Khan, Namayun, & Moon, 2022
	<i>Aspergillus flavus</i>	Соняшник звичайний (<i>Helianthus annuus</i>)	Збільшення вмісту хлорофілу; збільшення довжини кореневої системи та сухої ваги	Maia та ін., 2024
	<i>Meyerozyma guilliermondi</i>	Сафлор (<i>Carthamus oxycantha</i>)	Збільшення довжини пагона та кореня; збільшення загального вмісту хлорофілу та каротиноїдів	Javed та ін., 2022

Бактерії	<i>Bacillus cereus</i> SA1	Соєва культурна (<i>Glycine max</i>)	Збільшення вмісту хлорофілу, каротиноїдів і білків	Aswini та ін., 2023
	<i>Enterobacter</i> sp. SA187	Пшениця м'яка (<i>Triticum aestivum</i>)	Збільшення вмісту фітогормонів: ауксинів і гіберелінів	De Marco та ін., 2022
	<i>Wheat seed endophytic bacteria</i> (WSEB)		Збільшення вмісту індолицтової кислоти та поживних речовин	Huang, Fan, Cui, Li, & Guo, 2022
	<i>Bacillus cereus</i> SA1	Соєва культурна (<i>Glycine max</i>)	Підвищення вмісту саліцилової кислоти (СК) та глутатіону	Khan та ін., 2020

Наведені у табл. 1 дані свідчать про позитивний вплив ендоефітних мікроорганізмів на рослини в умовах теплового стресу: сприяють підвищенню стійкості рослин завдяки збільшенню вмісту фітогормонів, хлорофілу, каротиноїдів, білків та інших біологічно активних сполук. Це призводить до покращення росту, розвитку кореневої системи та збільшення загальної біомаси рослин, що дає змогу їм ефективніше адаптуватися до несприятливих умов.

Сольовий стрес. Дія сольового стресу призводить до пригнічення росту та розвитку рослин: знижується осмотичний тиск клітин коренів, клітинні мембрани піддаються перекисному окисненню, знижується здатність поглинати мінеральні елементи та воду, змінюється динамічний баланс іонів, пригнічується ферментативна активність тощо (Lu, Wei, Lou, Shu, & Chen, 2021).

Засолення може збільшити швидкість деградації хлорофілу хлорофілазою, що негативно вплине на фотосинтез і розвиток рослини. Murphy та інші дослідники визначили, що у хлоропластах і мітохондріях внаслідок засолення спостерігається підвищене продукування активних форм кисню (АФК), перекису водню (H_2O_2), пероксидних радикалів (O^{2-}), вільного кисню (O_2) та гідроксильних аніонів (OH^-); ці продукти із сильною окислювальною властивістю можуть призвести до пошкодження рослинної тканини, мутацій ДНК, розриву клітинної мембрани, деградації ліпідів, білків і фотосинтетичних пігментів (Murphy та ін., 2022).

Під впливом сольового стресу деякі ендоефітні мікроорганізми (наприклад, *Azospirillum*, *Bacillus* і *Pseudomonas*) можуть індукувати секрецію абсцизової кислоти, яка зв'язується з рецептором PYL(PYR)/PP108 і протеїновою фосфатазою PP2C з утворенням комплексу PYL-ABA-PP2C, що спричинятиме зменшення вмісту АФК, а отже, сприятиме покращенню фотосинтетичних процесів і стимулюватиме ріст рослин (Liu, Mao, Yuan, Chu, & Duan, 2022).

За умов сольового стресу *Bacillus circulans* РК3-15 і РК3-109 можуть значно збільшити біомасу рослини на 50% (Vokhrai та ін., 2019). Також встановлено, що бактерії *Enterobacter* sp. FN0603 значно підвищили стійкість рослин до сольового стресу, сприяючи накопиченню поживних речовин у ризосфері (грунтовій зоні навколо коренів) та посилюючи активність важливих ферментів у рослинах, що сприяє їх адаптації до стресового фактору (Xu та ін., 2022).

Ендоефітні бактерії *Bacillus*, *Salmonella*, *Kushneria*, *Micrococcus* і *Pseudomonas*, індукують зміни в активності рослинних антиоксидантних ферментів (аскорбатпероксидази, каталази та супероксиддисмутази) та покращують стійкість рослин

до сольового стресу. Підвищення стресостійкості визначають шляхом порівняння фізіологічних, біохімічних і молекулярних показників інокульованих ендоефітами рослин із контрольними зразками. Аналізують зростання активності антиоксидантних ферментів, зниження рівня малонового діальдегіду (маркера оксидативного стресу), підтримання високого вмісту хлорофілу, балансу іонів натрію (Na^+) та калію (K^+), підвищення концентрації осмопротекторів (наприклад, проліну) тощо (Sofo, Scora, Nuzzaci, & Vitti, 2015; Cui та ін., 2024; Mishra та ін., 2023; Gupta, та ін., 2023).

Дослідники Sabeem та ін. визначили, що підтримання балансу між іонами Na^+ і K^+ в клітинах є важливим механізмом, який забезпечує іонний гомеостаз і захищає клітини від токсичної дії надлишку іонів натрію. Також зазначено, що інокуляція рослини *Phoenix dactylifera* ендоефітними мікроорганізмами *Piriformospora indica* сприяє збільшенню транспортної активності Na^+/K^+ насоса та покращенню ефективності K^+ каналу. Це дає змогу підтримувати високий рівень катіонів калію в цитоплазмі та зменшувати накопичення катіонів натрію у вакуолях, що запобігає порушенню клітинних процесів і сприяє збереженню осмотичного потенціалу (Sabeem та ін., 2022; Zhang, та ін., 2008).

Інформація щодо важливого позитивного впливу ендоефітів на рослин-хазяїнів в умовах сольового стресу наведена в табл. 2.

Таблиця 2. Вплив ендоефітів на рослин-хазяїнів в умовах сольового стресу

Група	Ендоефіт		Рослина-хазяїн	Функція/ефект	Джерело
	Вид				
Гриби	<i>Piriformospora indica</i>		Фінік їстівний (<i>Phoenix dactylifera</i>)	Підтримується гомеостаз іонів Na^+/K^+	Sabeem та ін., 2022
Гриби	<i>Trichoderma asperelloides</i> T203		Гусимка звичайна (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Посилюється експресія гена, що кодує монодегідраскорбатредуктазу	Brotman та ін., 2013
	<i>Aspergillus flavus</i> CHS1		Лобода біла (<i>Chenopod. album</i>)	Підвищення вмісту хлорофілу, розчинення фосфату, продукування ІОК та галлової кислоти	Lubna та ін., 2018
	<i>Meyerozyma caribbica</i>		Кукурудза (<i>Zea mays</i>)	Підвищення вмісту індолоцтової кислоти, фенолів і флавоноїдів	Jan та ін., 2019
Бактерії	<i>Bacillus safensis</i> BTL5		Рис посівний (<i>Oryza sativa</i>)	Синергія з мелатоніном, активація антиоксидантної системи та покращення осмотичного балансу	Gupta, Tiwari, Shukla, Singh, & Sahu, 2023
	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> SQR9		Кукурудза (<i>Zea mays</i>)	Розподіл іонів Na^+ у везикулах для покращення перебігу циклу Na^+ від ґрунту до коренів	Chen, та ін., 2016

	<i>Azospirillum brasilense</i>	Ячмінь звичайний (<i>Hordeum vulgare</i>)	Регулюється експресія протеїну водного каналу плазматичної мембрани та підвищується провідність кореневої води	Zawoznik, Ameneiros, Benavides, Vazquez, & Groppa, 2011
Бактерії	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> FZB42	Гусимка звичайна (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Продукуються ферменти для синтезу проліну, що підвищує солестійкість рослин	Liu, та ін., 2017
	<i>Pseudomonas simiae</i>	Соя (<i>Glycine max</i>)	Продукуються білки для зберігання поживних речовин; накопичення азоту; підтримується активність кіслої фосфатази та гомеостаз іонів Na ⁺	Vaishnav, Kumari, Jain, Varma, & Choudhary, 2015
	<i>Bacillus subtilis</i> (BERA 71)	Нут звичайний (<i>Cicer arietinum</i>)	Підвищення рівня активних форм кисню, перекисне окиснення ліпідів	Hashem та ін., 2019
	<i>Bacillus subtilis</i> NUU4; <i>Rhizobium ciceriic53</i>	Нут звичайний (<i>Cicer arietinum</i>)	Підвищення вмісту індолоцтової кислоти та флавоноїдів	Lastochkina, 2019
	<i>Pseudomonas spp.</i>	Гусимка звичайна (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Підвищення вмісту антиоксидантних ферментів і проліну	Fan, Subramanian & Smith, 2020

Дані табл. 2 вказують на існування різноманітних механізмів впливу ендofітних мікроорганізмів на рослині-хазяїнів в умовах сольового стресу. Ендofіти можуть посилювати стійкість рослин, впливаючи на експресію генів, що регулюють іонний баланс, окислювальні процеси, засвоєння поживних речовин і водний баланс. Завдяки цим механізмам ендofіти допомагають рослинам підтримувати фізіологічні процеси в стресових умовах, що робить їх важливим елементом для біотехнологічних застосувань у важливих сферах господарств.

Важкі метали. Стрес, спричинений важкими металами, є актуальною проблемою екології, оскільки важкі метали можуть поєднуватися з органічними або неорганічними іонами в ґрунті, утворюючи більш стабільні комплекси, а їх накопичення та токсичність можуть не тільки зменшити кількість мікроорганізмів у ґрунті, але й негативно вплинути на ріст і розвиток рослин. Рослини піддаються впливу таких важких металів: кадмію (Cd), хрому (Cr), міді (Cu), свинцю (Pb), ртуті (Hg) тощо (Alengebawy, Abdelkhalek, Qureshi, & Wang, 2017; Navarro-Torres та ін., 2017).

Дослідження іонів кадмію (Cd²⁺) в екосистемах є актуальною проблемою для України через численні фактори: забруднення ґрунтів промисловими відходами, застосування хімічних добрив і забруднення водних ресурсів. Високий рівень кад-

мію у ґрунтах спостерігається в районах, що постраждали від важкої промислової (металургійні та хімічні заводи), у сільськогосподарських землях (де використовуються хімічні препарати) та в місцях бойових дій (джерелом забруднення можуть бути залишки вибухових речовин і техніка, в якій використовується кадмій у її компонентах або акумуляторах). Довготривале забруднення кадмієм може мати серйозні наслідки для аграрного сектору України, знижуючи родючість ґрунтів і погіршуючи якість сільськогосподарських культур, що, у свою чергу, впливає на продовольчу безпеку країни.

Катіон Cd^{2+} є одним з найбільш токсичних важких металів, період напіврозпаду якого в рослині може досягати 25—30 років. Токсичність кадмію перешкоджає поглинанню й транспортуванню рослинами необхідних іонів, що призводить до дефіциту поживних речовин. Іони Cd^{2+} пошкоджують структуру хлоропластів і можуть замінювати катіони Ca^{2+} в реакційному центрі фотосистеми II (PSII) рослин, знижуючи таким чином фотосинтетичну здатність рослин, що призводить до зменшення її біомаси (Sperdouli та ін., 2022).

Визначено, що для запобігання потраплянню надмірної кількості іонів кадмію в клітини та погіршенню функціональності клітин, ендofіти можуть сприяти або безпосередньо виділяти хелати для зв'язування з іонами металів, що ефективно обмежить токсичність Cd. Глутатіон (γ -glu-cys-gly), трипептидний небілковий тіол, який широко присутній у рослинних клітинах, вважається важливою сполукою для пом'якшення стресу від Cd, виконуючи функцію пептид-ліганду і антиоксиданту. Глутатіон перетворюється на фітохелатини (PCs) у реакціях, що каталізуються ферментом фітохелатинсинтазою, і кадмій, що надходить до коренів рослин, нейтралізується шляхом хелатування з PCs, утворюючи комплекси PCs-Cd, які переносяться та зберігаються у везикулах (Su та ін., 2021).

В ендofітних бактерій *Sphingomonas paucimobilis* ZJSH1, які виділені з коренів *Dendrobium officinale*, виявлено гени, що кодують активні речовини: фітогормони (ІОК, СК, АК, ЖК та зеаксантин), фосфатний цикл, антиоксидантні ферменти та полісахариди, які надали потенціал штаму протистояти впливу засолення, посухи та дії йонів кадмію (Li та ін., 2023).

Марганець (манган) є одним із важливих елементів для росту та розвитку рослин і відіграє значну фізіологічну роль у створенні структури хлоропластів, діючи як каталізатор фотолізу води та регулюючи окисно-відновні потенціали. Однак, коли рівень катіонів Mn^{2+} в ґрунті занадто високий, він проявляє токсичність щодо рослин і може серйозно вплинути на їхню фотосинтетичну систему, руйнуючи структуру цист і фотосинтетичний ланцюг транспортування електронів, що знижує фотосинтетичну ефективність і, зрештою, призводить до в'янення та некрозу листя. Ріст та розвиток первинних і бічних коренів рослини так само сильно пригнічується надмірною кількістю йонів марганцю (Alejandro, Holler, Meier, & Peiter, 2020).

Вивчення впливу іонів мангану (Mn^{2+}) в ґрунті є актуальною проблемою для України, зокрема в районах з підвищеним вмістом цього важкого металу: в місцях з кислими ґрунтами та регіонах, де використовуються високі дози мінеральних добрив або є природні джерела високого вмісту мангану. Токсичність мангану в ґрунті

може обмежити поглинання рослиною інших важливих елементів, наприклад, заліза, кальцію та магнію, що спричинить пошкодження кореневої системи та призведе до значних агрономічних та екологічних проблем.

Марганцевий стрес шкодить рослинам, зменшуючи вміст розчинних цукрів, руйнуючи структуру хлоропластів, утворюючи надмірну кількість активних форм кисню та пригнічуючи ріст коренів. Ендофіти допомагають рослинам пом'якшити Mn^{2+} -стрес головним чином шляхом запобігання прикріплення катіонів Mn^{2+} до клітинних стінок, регуляції антиоксидантної системи рослин, обмеження поглинання іонів Mn коренями та секреції органічних кислот для хелатування *in vitro* (Cui та ін., 2024).

Визначено, що ендофіт *Bacillus* sp. AP10 підвищив експресію специфічних генів, що сприяють поглинанню активних форм кисню і накопиченню антиоксидантних флавоноїдів, знижуючи токсичність марганцю (Wu та ін., 2023). Ендофітні бактерії *Bacillus megaterium* 1Y31 підвищують резистентність рослин до Mn^{2+} шляхом продукування ІОК, носіїв заліза та 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат (АЦК) дезамінази, збільшуючи експресію білків, що пов'язані з фотосинтезом і виробництвом енергії, і знижуючи експресію білків, що пов'язані зі стресом. Також було визначено, що штам 1Y31 регулював відносний вміст індолоцтової кислоти та носіїв заліза у корені та листі, надаючи рослині більшу стійкість до впливу надлишкової кількості мангану (Zhang, He, Wang, & Sheng, 2015).

Отже, вченими та дослідниками визначено, що під впливом важких металів ендофітні мікроорганізми сприяють виділенню малих органічних молекул і позаклітинних полімерів з кореневої системи для зв'язування надмірної кількості металів і запобігання їх надходження у клітини рослин. Тому цей процес є критично важливим для екосистем в умовах фітостресу, викликаного впливом важких металів.

Холодовий стрес. Холодовий (низькотемпературний) стрес або стрес, спричинений впливом низьких температур, — це абіотичний стрес, який впливає на нормальний ріст і розвиток рослин. Ендофіти можуть зменшити шкоду низьких температур для рослин, регулюючи співвідношення фітогормонів (абсцизова кислота — гібереліни) та метаболізм цукрів (Cui та ін., 2024).

Деякі ендофіти активують молекулярні механізми мембранних рецепторів і сигнальні шляхи, пов'язані з G-білком, рецепторо-подібними кіназами, іонними каналами та гістидинкіназами, коли рослина-хазяїн піддається, окрім дії температури, ще й впливу солоності, посухи, токсичності важких металів тощо (Li та ін., 2022).

При активуючому впливі ендофітних мікроорганізмів *Piriformospora indica* на гусимку звичайну (*Arabidopsis thaliana*) виявлено підвищення синтезу рослинних метаболітів (проліну, аскорбінової та абсцизової кислот), які збільшують стійкість рослини до низькотемпературного (холодового) стресу та рівень транскрипції споріднених генів (Jiang та ін., 2020).

Інформація щодо впливу деяких ендофітів та їх біологічно активних метаболітів на стійкість рослини-хазяїна до абіотичних стресів (холодового, важких металів, інших абіотичних стресів, зокрема, посухи) наведена у табл. 3.

Визначено, що симбіотичні зв'язки між ендофітними мікроорганізмами та рослинами-хазяїнами впливають на фізіологічний стан рослин через серію сигнальних і метаболічних регуляцій. Аналізуючи дані, описані в табл. 1—3, виявлено,

що різноманітність ендоефітних угруповань та їх специфічна дія на рослини мають значний вплив на адаптивність рослини-хазяїна до навколишнього середовища. Дослідники визначили, що ендоефіти можуть мінімізувати шкоду, спричинену абіотичними стресами, і підвищити стресостійкість рослин, беручи участь в осморегуляції, фотосинтезі, покращуючи засвоєння поживних речовин рослинами, посилюючи антиоксидантні системи тощо.

Таблиця 3. Вплив ендоефітів та їх метаболітів на стійкість рослини-хазяїна до різних абіотичних стресів

Ендоефіт	Рослина-хазяїн	Біохімічний вплив	Вид стресостійкості	Джерело
<i>Fusarium;</i> <i>Alternaria</i>	Соя культурна (<i>Glycine max</i>)	Підвищення вмісту тритерпеноїдів, фенолів та полісахаридів	Стійкий до кислот, лугів та інших абіотичних стресів	Xiao та ін., 2021
<i>Burkhold.</i> <i>cepacia</i> J62; <i>Microbact.</i> JYC17	Ріпак озимий (<i>Brassica napus</i>)	Підвищення вмісту не-ферментативних антиоксидантів: аскорбінової кислоти і глутатіон	Пригнічення стресу важких металів, поглинання міді, посилення антиоксидантної активності	Ren та ін., 2019
<i>Piriformosp.</i> <i>indica</i>	Полин (<i>Artemisia carvifolia</i>)	Підвищення вмісту флавоноїдів та амонійного білка	Стійкість до впливу миш'яку; покращення рівня транскрипції генів; біосинтез ізопренодіолу, терпену та флавоноїдів	Rahman, Khalid, Kayani, & Tang, 2020
<i>Sinorhizob.</i> <i>meliloti</i> CCNWSX0020	Люцерна хмелецвіта (<i>Medicago lupulina</i>)	Підвищення вмісту флавоноїдів та амонійного білка	Стійкість до впливу нікелю та кобальту	Li та ін., 2018
<i>Bacillus</i> sp.; <i>Arthrobact.</i> sp.	Перець чорний (<i>Piper nigrum</i>)	Накопичення проліну	Стійкість до посухи; посилення активності АЦК-дезамінази	Saikia та ін., 2018
<i>Bacillus megaterium</i> H3	Рис посівний (<i>Oryza sativa</i>)	Накопичення проліну	Стійкість до впливу миш'яку; покращення здатності протистояти бактеріальним патогенам	Cheng, Nie, Wang, He, & Sheng, 2020
<i>Bacillus megaterium</i> BM18-2	Слонова трава (<i>Pennisetum purpureum</i>)	Підвищення вмісту хлорофілу	Стійкість до впливу кадмію; покращення росту і розвитку рослин та відновлення складу ґрунту	Kamal, Liu, Qian, Wu, & Zhong, 2021
<i>P. indica</i>	Тютюн справжній (<i>Nicotiana tabacum</i>)	Підвищення вмісту глутатіону та пероксидаз	Знижується фітотоксичність кадмію, посилюється активність антиоксидантних ферментів	Su та ін., 2021

<i>Piriformosp. indica</i>	Гусимка звичайна (<i>Arabidops. thaliana</i>)	Підвищення вмісту проліну, аскорбінової та абсцизової кислот	Стійкість до холодового стресу; підвищення рівня транскрипції споріднених генів	Jiang та ін., 2020
<i>Bacillus subtilis</i>	Сололка уральська (<i>Glycyrrh. uralensis Fisch</i>)	Підвищення вмісту флавоноїдів, полісахаридів і гліциризинової кислоти	Стійкість до посухи; покращення експерсії генів	Xie, Chu, Zhang, Lang, & Zhang, 2019

Ендофіти мають великий потенціал реагувати на абіотичний стрес. Використання мікроорганізмів для стимулювання росту рослин в умовах абіотичних стресів може покращити стійкість рослин, зменшити потребу в хімічній обробці землі та сприяти захисту навколишнього середовища. Хоча дослідження ендофітів досягли значного прогресу, вони все ще невідомі щодо багатьох аспектів наукової цінності. На сьогодні раціональне застосування наукових підходів для повного розуміння взаємодії між ендофітами та їх хазяїнами є корисним для розширення вибору і можливостей у дослідженні цінності та практичного використання ендофітних мікроорганізмів. Майбутні дослідження можуть відкрити більше деталей про роль ендофітів в адаптації рослин і стратегіях їх виживання, надаючи більш повну перспективу для розвитку сталого сільського господарства й управління екосистемами.

Отже, ендофіти можуть ефективно регулювати стресостійкість рослин-хазяїнів до абіотичних стресів, і завдяки своїй природній функціональності предмет їх вивчення викликає зацікавленість у дослідників і вчених.

Висновки

У результаті проведених досліджень та аналізу встановлено, що ендофітні мікроорганізми мають значний потенціал у підвищенні стійкості рослин до різноманітних абіотичних стресів. Вплив ендофітів на рослини проявляється через різні механізми, включаючи регулювання фізіологічних процесів, покращення іонного балансу, осморегуляції, фотосинтезу та антиоксидантних систем. Ендофіти сприяють накопиченню біологічно активних речовин, що допомагають рослинам адаптуватися до стресових умов.

Ендофіти та їх біологічно активні метаболіти індукують різноманітні біохімічні процеси, які є важливими для росту та розвитку рослин. Ендофітні мікроорганізми продукують фітогормони, ароматичні сполуки, ліпопептиди, полісахариди та специфічні ферменти, які представляють вагомий потенціал у контролі екосистем.

Майбутні дослідження повинні зосередитися на оптимізації умов застосування ендофітів та вивченні їх взаємодії з різними видами рослин-хазяїнів, що дасть змогу розширити потенціал ендофітів у екологічному управлінні. Використання ендофітних мікроорганізмів може стати ключовим елементом у розробці нових біологічних засобів захисту та підвищенні стійкості рослин до стресів, що має важливе значення для забезпечення продовольчої безпеки та збереження екосистем.

Література

- Мошинець, О. В., & Косаківська, І. В. (2010). Екологія фітосфери: рослинно-мікробні взаємовідносини. 1. Структурно-функціональна характеристика ризо-, ендо- та філосфери. *Вісник ХНАУ*, 2(20), 19—35.
- Пасічник, Л. А., Гвоздяк, Р. І., & Ходос, С. Ф. (2005). Епіфітна і ендофітна мікрофлора здорового зерна та вегетуючих рослин пшениці. *Вісник ДАУ*, 2(15), 141—148.
- Aamir, M., Rai, K. K., Andleeb Z., Kumar, S., Yadav, M., Shukla, V., & Upadhyay, R. S. (2020). Fungal endophytes: Classification, diversity, ecological role, and their relevance in sustainable agriculture. *Microbial Endophytes*, 291—323. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818734-0.00012-7>.
- Alejandro, S., Holler, S., Meier, B., & Peiter, E. (2020). Manganese in plants: from acquisition to subcellular allocation. *Frontiers in Plant Science*, 11, 300. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00300>.
- Alengebawy, A., Abdelkhalek, S. T., Qureshi, S. R., & Wang, M. Q. (2021). Heavy metals and pesticides toxicity in agricultural soil and plants: ecological risks and human health implications. *Toxics*, 9(3), 42. <https://doi.org/10.3390/toxics9030042>.
- Ali, M., Ali, Q., Sohail M. A., Ashraf, M. F., Saleem, M. H., Hussain, S., & Zhou, L. (2021). Diversity and taxonomic distribution of endophytic bacterial community in the rice plant and its prospective. *International Journal of Molecular Sciences*, 22 (18), 10165. <https://doi.org/10.3390/ijms221810165>.
- Aswini, K., Suman, A., Sharma, P., Singh, P. K., Gond, S., & Pathak, D. (2023). Seed endophytic bacterial profiling from wheat varieties of contrasting heat sensitivity. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1101818. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1101818>.
- Bokhari, A., Essack, M., Lafi, F. F., Andres-Barrao, C., Jalal, R., Alamoudi, S., ..., Saad, M. M. (2019). Bioprospecting desert plant *Bacillus* endophytic strains for their potential to enhance plant stress tolerance. *Scientific Reports*, 9(1), 18154. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54685-y>.
- Brotman, Y., Landau, U., Cuadros-Inostroza, A., Tohge, T., Fernie, A. R., Chet, I., ..., Willmitzer, L. (2013). Trichoderma-plant root colonization: escaping early plant defense responses and activation of the antioxidant machinery for saline stress tolerance. *PLOS Pathogens*, 9(3), e1003221. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003221>.
- Chaudhary, P., Agri, U., Chaudhary, A., Kumar, A., & Kumar, G. (2022). Endophytes and their potential in biotic stress management and crop production. *Frontiers in Microbiology*, 13, 933017. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.933017>.
- Chen, L., Liu, Y., Wu, G., Njeri, K. V., Shen, Q., Zhang, N., & Zhang, R. (2016). Induced maize salt tolerance by rhizosphere inoculation of *Bacillus amyloliquefaciens* SQR9. *Plant Physiology*, 158(1), 34—44. <https://doi.org/10.1111/ppl.12441>.
- Cheng, C., Nie, Z. W., Wang, R., He, L. Y., & Sheng, X. F. (2020). Metal(loid)-resistant *Bacillus megaterium* H3 reduces arsenic uptake in rice (*Oryza sativa* Nanjing 5055) at different growth stages in arsenic-contaminated soil. *Geoderma*, 375, 114510. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114510>.
- Cui, J., Nie, F., Zhao, Y., Zhang, D., Zhou, D., Wu, J., ..., Liu, L. (2024). A review on plant endophytes in response to abiotic stress. *Environmental Pollutants and Bioavailability*, 36(1), <http://dx.doi.org/10.1080/26395940.2024.2323123>.
- De Marco, A., Sicard, P., Feng, Z., Agathokleous, E., Alonso, R., Araminiene, V., ..., Paoletti, E. (2022). Strategic roadmap to assess forest vulnerability under air pollution and climate change. *Global Change Biology*, 28(17), 5062—5085. <https://doi.org/10.1111/gcb.16278>.
- Eid, A. M., Fouda, A., Abdel-Rahman, M. A., Salem, S. S., Elsaied, A., Oelmuller, R., ..., Hassan, S. E. D. (2021). Harnessing bacterial endophytes for promotion of plant growth and biotechnological applications: an overview. *Plants*, 10(5), 935. <https://doi.org/10.3390/plants10050935>.
- Fan, D., Subramanian, S., & Smith, D. L. (2020). Plant endophytes promote growth and alleviate salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*, 10, 12740. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69713-5>.
- Fatemi, H., Zaghdoud, C., Nortes, P. A., Carvajal, M., & Martinez-Ballesta, M. (2020). Differential aquaporin response to distinct effects of two Zn concentrations after foliar application in Pak Choi (*Brassica rapa* L.) plants. *Agronomy*, 10(3), 450. <http://dx.doi.org/10.3390/agronomy10030450>.

Gong, Z., Xiong, L., Shi, H., Yang, S., Herrera-Estrella, L. R., Xu, G., ..., Zhu, J. K. (2020). Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China Life Sciences*, 63(5), 635—674. <https://doi.org/10.1007/s11427-020-1683-x>.

Gupta, A., Singh, A. N., Tiwari, R. K., Sahu, P. K., Yadav, J., Srivastava, A. K., & Kumar, S. (2023). Salinity alleviation and reduction in oxidative stress by Endophytic and rhizospheric microbes in two rice cultivars. *Plants*, 12(5), 976. <https://doi.org/10.3390/plants12050976>.

Gupta, A., Tiwari, R. K., Shukla, R., Singh, A. N., & Sahu, P. K. (2023). Salinity alleviator bacteria in rice (*Oryza sativa* L.), their colonization efficacy, and synergism with melatonin. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1060287. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1060287>.

Hashem, A., Kumar, A., Al-Dbass, A. M., Alqarawi, A. A., Al-Arjani, A. B. F., Singh, G., ..., Abd Allah, E. F. (2019). Arbuscular mycorrhizal fungi and biochar improves drought tolerance in chickpea. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26, 614—624. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2018.11.005>.

Heeter, K. J., Harley, G. L., Abatzoglou, J. T., Anchukaitis, K. J., Cook, E. R., Coulthard, B. L., ..., Homfeld, I. K. (2023). Unprecedented 21st century heat across the Pacific Northwest of North America. *Npj Climate and Atmospheric Science*, 6(1), 5. <http://dx.doi.org/10.1038/s41612-023-00340-3>.

Huang, B., Fan, Y., Cui, L., Li, C., & Guo C. (2022). Cold stress response mechanisms in another development. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(1), 30. <https://doi.org/10.3390/ijms24010030>.

Inbaraj, P., & Krishnaswamy, M. (2021). The effect of zinc stress combined with high irradiance stress on membrane damage and antioxidative response in bean seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 74, 171—177. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.05.016>.

Jan, F. G., Hamayun, M., Hussain, A., Iqbal, A., Jan, G., Khan, S. A., ..., Lee, I. J. (2019). A promising growth promoting *Meyerozyma caribbica* from *Solanum xanthocarpum* alleviated stress in maize plants. *Bioscience Reports*, 39, BSR20190290. <https://doi.org/10.1042/bsr20190290>.

Javed, J., Rauf, M., Arif, M., Hamayun, M., Gul, H., Ud-Din, A., ..., Lee, I. J. (2022). Endophytic fungal consortia enhance basal drought-tolerance in *Moringa oleifera* by upregulating the antioxidant enzyme (APX) through heat shock factors. *Antioxidants*, 11(9), 1669. <https://doi.org/10.3390/antiox11091669>.

Jiang, W., Pan, R., Wu, C., Le Xu, Abdelaziz, M. E., Oelmuller, R., & Zhang, W. (2020). *Piriformospora indica* enhances freezing tolerance and post-thaw recovery in *Arabidopsis* by stimulating the expression of CBF genes. *Plant Signaling and Behavior*, 15, 1745472. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1745472>.

Kamal, N., Liu, Z., Qian, C., Wu, J., & Zhong, X. (2021). Improving hybrid Pennisetum growth and cadmium phytoremediation potential by using *Bacillus megaterium* BM18-2 spores as biofertilizer. *Microbiological Research*, 242, 126594. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126594>.

Kandasamy, G. D., & Kathirvel, P. (2023). A review: insights into bacterial endophytic diversity and isolation with a focus on their potential applications. *Microbiological Research*, 266, 127256. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127256>.

Khan, A., Ali, S., Khan, M., Hamayun, M., & Moon, Y. S. (2022). *Parthenium hysterophorus*'s endophytes: the second layer of defense against biotic and abiotic stresses. *Microorganisms*, 10(11), 2217. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10112217>.

Khan, M. A., Asaf, S., Khan, A. L., Jan, R., Kang, S. M., Kim, K. M., & Lee, I. J. (2020). Thermotolerance effect of plant growth-promoting *Bacillus cereus* SA1 on soybean during heat stress. *BMC Microbiology*, 20(1), 175. <https://doi.org/10.1186/s12866-020-01822-7>.

Lastochkina, O. V. (2019). Bacillus subtilis-mediated abiotic stress tolerance in plants. *Bacilli and Agrobiotechnology: Phytostimulation and Biocontrol*, 97—133. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-15175-1_6.

Li, Z., Song, X., Wang, J., Bai, X., Gao, E., & Wei, G. (2018). Nickel and cobalt resistance properties of *Sinorhizobium meliloti* isolated from *Medicago lupulina* growing in gold mine tailing. *PeerJ*, 6, e5202. <https://doi.org/10.7717/peerj.5202>.

Li, Z., Wen, W., Qin, M., He, Y., Xu, D., & Li, L. (2022). Biosynthetic mechanisms of secondary metabolites promoted by the interaction between endophytes and plant hosts. *Frontiers in Microbiology*, 13, 928967. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.928967>.

- Li, J., Wu, H., Pu, Q., Zhang, C., Chen, Y., Lin, Z., ..., Li, O. (2023). Complete genome of *Sphingomonas paucimobilis* ZJSH1, an endophytic bacterium from *dendrobium officinale* with stress resistance and growth promotion potential. *Archives of Microbiology*, 205(4), 132. <https://doi.org/10.1007/s00203-023-03459-2>.
- Liu, S., Hao, H., Lu, X., Zhao, X., Wang, Y., Zhang, Y., ..., Wang, R. (2017). Transcriptome profiling of genes involved in induced systemic salt tolerance conferred by *Bacillus amyloliquefaciens* FZB42 in *Arabidopsis thaliana*. *Scientific Reports*, 7(1), 10795. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11308-8>.
- Liu, C., Mao, B., Yuan, D., Chu, C., & Duan, M. (2022). Salt tolerance in rice: physiological responses and molecular mechanisms. *Crop Journal*, 10(1), 13—25. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.02.010>.
- Lu, H., Wei, T., Lou, H., Shu, X., & Chen, O. (2021). A critical review on communication mechanism within plant-endophytic fungi interactions to cope with biotic and abiotic stresses. *Journal of Fungi*, 7(9), 719. <https://doi.org/10.3390/jof7090719>.
- Lubna, Asaf, S., Hamayun, M., Khan, A. L., Waqas, M., Khan, M. A., ..., Hussain, A. (2018). Salt tolerance of *Glycine max*.L induced by endophytic fungus *Aspergillus flavus* CSH1, via regulating its endogenous hormones and antioxidative system. *Plant Physiology and Biochemistry*, 128, 13—23. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.05.007>.
- Maia, R. A., Barbosa, M., Franco, A. C., Oki, Y., Romano, M. C. C., Siqueira-Silva, A. I., & Fernandes, G. W. (2024). The role of *Aspergillus flavus* in modulating the physiological adjustments of sunflower to elevated CO₂ and temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 228(A), 105992. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105992>.
- Mishra, N., Jiang, C., Chen, L., Paul, A., Chatterjee, A., & Shen, G. (2023). Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms. *Frontiers in Plant Science*, 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1110622>.
- Murphy, M. P., Bayir, H., Belousov, V., Chang, C. J., Davies, K. J. A., Davies, M. J., ..., Halliwell, B. (2022). Guidelines for measuring reactive oxygen species and oxidative damage in cells and *in vivo*. *Nature Metabolism*, 4(6), 651—662. <https://doi.org/10.1038/s42255-022-00591-z>.
- Navarro-Torre, S., Barcia-Piedras, J. M., Caviedes, M. A., Pajuelo, E., Redondo-Gomez, S., Rodriguez-Llorente, I. D., & Mateos-Naranjo, E. (2017). Bioaugmentation with bacteria selected from the microbiome enhances arthropodum metal accumulation and tolerance. *Marine Pollution Bulletin*, 117(1—2), 340—347. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.02.008>.
- Pan, Y., Cheng, J. H., & Sun, D. W. (2021). Metabolomic analyses on microbial primary and secondary oxidative stress responses. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 20(6), 5675—5697. <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12835>.
- Rahman, S. U., Khalid, M., Kayani, S. I., & Tang, K. (2020). The ameliorative effects of exogenous inoculation of *Piriformospora indica* on molecular, biochemical and physiological parameters of *Artemisia annua* L. under arsenic stress condition. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 206, 111202. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111202>.
- Ren, X. M., Guo, S. J., Tian, W., Chen, Y., Han, H., Chen, E., ..., Chen, Z. J. (2019). Effects of plant growth-promoting bacteria (PGPB) inoculation on the growth, antioxidant activity, Cu uptake, and bacterial community structure of rape (*Brassica napus* L.) grown in Cu-contaminated Agricultural Soil. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1455. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01455>.
- Rutkowska, N., Drozdynski, P., Ryngajillo, M., & Marchut-Mikolajczyk, O. (2023). Plants as the extended phenotype of endophytes — the actual source of bioactive compounds. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(12), 10096. <https://doi.org/10.3390/ijms241210096>.
- Sabeem, M., Abdul Aziz, M., Mullath, S. K., Brini, F., Rouached, H., & Masmoudi, K. (2022). Enhancing growth and salinity stress tolerance of date palm using *Piriformospora indica*. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1037273. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1037273>.
- Saikia, J., Sarma, R. K., Dhandia, R., Yadav, A., Bharalim, R., Gupta, V. K., & Saikia, R. (2018). Alleviation of drought stress in pulse crops with ACC deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India. *Scientific Reports*, 8, 3560. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21921-w>.

Shekhawat, K., Frohlich, K., Garcia-Ramirez, G. X., Trapp, M. A., & Hirt, H. (2022). Ethylene: a master regulator of plant-microbe interactions under abiotic stresses. *Cells*, 12(1), 31. <https://doi.org/10.3390/cells12010031>.

Sofo, A., Scopa, A., Nuzzaci, M., & Vitti, A. (2015). Ascorbate peroxidase and catalase activities and their genetic regulation in plants subjected to drought and salinity stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(6), 13561—13578. <https://doi.org/10.3390/ijms160613561>.

Sperdoui, I., Adamakis, I. S., Dobrikova, A., Apostolova, E., Hanc, A., & Moustakas, M. (2022). Excess zinc supply reduces cadmium uptake and mitigates cadmium toxicity effects on chloroplast structure, oxidative stress, and photosystem II photochemical efficiency in *Salvia sclarea* plants. *Toxics*, 10(1), 36. <https://doi.org/10.3390/toxics10010036>.

Su, Z., Zeng, Y., Li, X., Perumal, A. B., Zhu, J., Lu, X., ..., Lin, L. (2021). The endophytic fungus *piriformospora indica*-assisted alleviation of cadmium in tobacco. *Journal of Fungi*, 7(8), 675. <https://doi.org/10.3390/jof7080675>.

Vaishnav, A., Kumari, S., Jain, S., Varma, A., & Choudhary, D. K. (2015). Putative bacterial volatile-mediated growth in soybean (*Glycine max* L. Merrill) and expression of induced proteins under salt stress. *Journal of Applied Microbiology*, 119(2), 539—551. <https://doi.org/10.1111/jam.12866>.

Waqas, M., Khan, A. L., Shahzad, R., Ullah, I., Khan, A. R., & Lee, I. J. (2015). Mutualistic fungal endophytes produce phytohormones and organic acids that promote japonica rice plant growth under prolonged heat stress. *Journal of Zhejiang University*, 16(12), 1011—1018. <https://doi.org/10.1631/jzus.b1500081>.

Wu, Q., Lin, X., Li, S., Liang, Z., Wang, H., & Tang, T. (2023). Endophytic *Bacillus* sp. AP10 harboured in *Arabis paniculata* mediates plant growth promotion and manganese detoxification. *Ecotoxicology and environmental safety*, 262, 115170. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115170>.

Xiao, J. L., Sun, J. G., Pang, B., Zhou, X., Gong, Y., Jiang, L., ..., Yin, J. (2021). Isolation and screening of stress-resistant endophytic fungus strains from wild and cultivated soybeans in cold region of China. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 105, 755—768. <https://doi.org/10.1007/s00253-020-11048-2>.

Xie, Z., Chu, Y., Zhang, W., Lang, D., & Zhang, X. (2019). *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 99—106. <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.021>.

Xu, F., Liang, Y., Wang, X., Guo, Y., Tang, K., & Feng, F. (2022). Synergic mitigation of saline-alkaline stress in wheat plant by silicon and *Enterobacter* sp. FN0603. *Frontiers in Microbiology*, 13, 1100232. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1100232>.

Yan, J., Pan, Y., He, J., Pang, X., Shao, W., Wang C., ..., Dong, S. (2023). Toxic vascular effects of polystyrene microplastic exposure. *Science of the Total Environment*, 905, 167215. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.167215>.

Zawoznik, M. S., Ameneiros, M., Benavides, M. P., Vazquez, S. C., & Groppa, M. D. (2011). Response to saline stress and aquaporin expression in *Azospirillum*-inoculated barley seedlings. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 90(4), 1389—1397. <http://dx.doi.org/10.1007/s00253-011-3162-1>.

Zhang, W. H., He, L. Y., Wang, Q., & Sheng, X. F. (2015). Inoculation with endophytic *Bacillus megaterium* 1Y31 increases Mn accumulation and induces the growth and energy metabolism-related differentially-expressed proteome in Mn hyperaccumulator hybrid pennisetum. *Journal of hazardous materials*, 300, 513—521. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.07.049>.

Zhang, H., Kim, M. S., Sun, Y., Dowd, S. E., Shi, H., & Pare, P. W. (2008). Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(6), 737—744. <https://doi.org/10.1094/mpmi-21-6-0737>.