MEHANIZMI BIOSTIMULATIVNOG DELOVANJA BAKTERIJA RODA *BACILLUS*

Vasiljka Karačić[1], Dragana Miljaković[2], Milan Ivanović[1]

[1]Univerzitet u Beogradu - Poljoprivredni fakultet, Nemanjina 6, 11080 Beograd;
[2]Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksima Gorkog 30, 21000 Novi Sad
E-mail: vasiljka.dragic@gmail.com

Izvod

Primena mikroorganizama koji stimulišu rast i razvoj biljaka predstavlja alternativu primeni sintetičkih đubriva u konvencionalnoj poljoprivrednoj proizvodnji. Dosadašnja istraživanja pokazala su da bakterije iz roda *Bacillus* ispoljavaju biostimulativno delovanje na različite gajene biljne vrste. Ove bakterije imaju brojne direktne i indirektne mehanizme delovanja zahvaljujući velikoj metaboličkoj raznovrsnosti. Pojedine vrste roda *Bacillus* povećavaju dostupnost hranljivih materija putem biološke fiksacije azota i solubilizacije fosfata u zemljištu, čime deluju kao biofertilizatori i direktno utiču na rast biljaka. Kao biostimulatori, *Bacillus* spp. produkuju fitohormone koji utiču na rast i razvoj biljaka, a najznačajniji su auksini, giberelini i citokinini. Ovaj rad navodi najznačajnije mehanizme delovanja *Bacillus* spp. i daje pregled prethodnih istraživanja efektivnosti ovih bakterija na različitim biljnim vrstama. Poznavanje mehanizama delovanja je od suštinskog značaja za uspešnu primenu preparata na bazi *Bacillus* spp. i postizanje stabilnih prinosa.

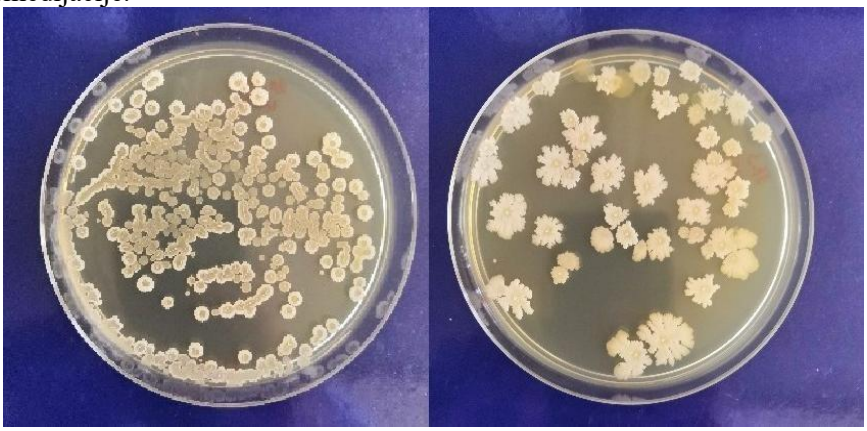
Ključne reči: *Bacillus* spp., fiksacija azota, solubilizacija fosfata, fitohormoni, biljni rast, prinos biljaka

UVOD

Rod *Bacillus* obuhvata Gram-pozitivne, pokretne bakterije, štapićastog oblika ćelije, dužine 2 μm – 6 μm i prečnika nešto manjeg od 1 μm (Errington i Aart, L., 2020). Ovaj rod je jedan od najviše proučavanih i najrasprostranjenijih u prirodi. U nepovoljnim uslovima za rast ove bakterije imaju sposobnost produkcije dormantnih endospora (Tan, I., i Ramamurthi, 2014).

Vrste roda *Bacillus* jedne su od najbolje proučenih bakterija – stimulatora biljnog rasta (engl. Plant Growth-Promoting Rhizobacteria - PGPR) koje kolonizuju rizosferu, obezbeđuju biljke hranljivim materijama i produkuju fitohormone te ispoljavaju stimulativni efekat na rast i prinos biljaka. Zahvaljujući produkciji sekundarnih metabolita, isparljivih organskih i neorganskih jedinjenja, siderofora, kao i indukciji sistemične otpornosti biljaka (engl. Induced Systemic

Resistance - ISR), bakterije iz roda *Bacillus* povećavaju toleranciju biljaka na biotički stres (patogene, štetočine). Osim toga, važno je istaći da ove bakterije poboljšavaju otpornost na različite faktore koji predstavljaju abiotički stres za biljku, kao što su suša, visoke i niske temperature, salinitet, UV zračenje i različiti oksidativni stresovi. *Bacillus subtilis* je tipičan predstavnik ovog roda i prvi put je identifikovan od strane Ferdinand Kon 1872. godine. Osim *B. subtilis*, druge vrste poput *B. amyloliquefaciens* (Slika 1), *B. pumilus* i *B. velezensis* koriste se kao sredstva za biokontrolu različitih patogena i stimulisanje rasta biljaka (Dobrzyński i sar., 2022). Bakterije kao što su *B. subtilis* i *B. amyloliquefaciens* prepoznate su kao jedne od najperspektivnijih bakterija za primenu u biokontroli i biostimulaciji zahvaljujući višestrukim mehaninizama delovanja, bez štetnih efekata na životnu sredinu. Osim navedenog, *Bacillus* spp. imaju važnu ulogu i u procesima bioremedijacije.



Slika 1. Izgled kolonija Bacillus subtilis (a) i Bacillus amyloliquefaciens (b) (orig.)

Mehanizmi biofertilizacije *Bacillus* spp. Najznačajniji mehanizmi kojima *Bacillus* spp. povećavaju dostupnost hranljivih materija za biljke su biološka fiksacija azota i solubilizacija fosfata. Zahvaljujući pomenutim mehanizmima delovanja, *Bacillus* spp. direktno utiču na plodnost zemljišta, stimulisanje rasta i razvića biljnih organa i povećanje prinosa.

Biološka fiksacija azota. Azot (N) je jedan od esencijalnih elemenata koji je neophodan biljkama za pravilan rast i razvoj. Biljke, kao i većina mikroorganizama, azot ne mogu da koriste u njegovom molekularnom obliku. Zbog toga, za ishranu biljaka i postizanje visokih prinosa, upotrebljavaju se azotna đubriva. Prekomerna upotreba azotnih đubriva dovodi do zagađenja voda, zemljišta i vazduha. U cilju očuvanja životne sredine, raste potreba za uvođenjem mikrobioloških preparata kao ekološke i održive alternative sintetičkim đubrivima. Navedeni mikrobiološki preparati sadrže simbiotske ili slobodno živeće bakterije koje su selekcionisane na osnovu njihove visoke efektivnosti u

fiksaciji azota. Biološka fiksacija azota predstavlja proces pretvaranja atmosferskog azota (N_2) u amonijak (NH_3) i nitrate (NO_3^-), koje potom mogu da koriste biljke, kao i drugi mikroorganizmi. Količina fiksiranog azota kroz proces biološke fiksacije azota godišnje dostiže vrednosti u rasponu od 1,95-2,5 × 10^{11} kg. Bakterije koje imaju značajnu ulogu u biološkoj fiksaciji azota, ponekad imaju i druga korisna svojstva, kao što su produkcija siderofora, polisaharida, fitohormona i biološka kontrola patogena (Aasfar i sar., 2024). Prethodna istraživanja su potvrdila da bakterije iz roda *Bacillus*, koje imaju sposobnost azotofiksacije, značajne za stimulisanje rasta različitih biljnih vrsta. Stępień i sar. (2022) su utvrdili veći prinos zrna pšenice nakon primene sojeva *Paenibacillus azotofixans*, *B. megaterium* i *B. subtilis* u poređenju sa primenom mineralnog đubriva. Soj *B. subtilis* sa sposobnošću fiksacije azota povećao je rast biljaka kineskog kupusa za 27% u odnosu na kontrolu (Ma i sar., 2022), dok je soj *B. pumilus* u kombinaciji sa azotnim đubrivom, uticao na povećanje sadržaja hlorofila i visine biljaka pirinča (Khin, T.W., i sar., 2018).

Solubilizacija fosfata. Fosfor je drugi esencijalni element koji je važan za rast i razvoj biljaka. Takođe, fosfor je direktno uključen u ćelijske procese kao što su fotosinteza, metabolizam ugljenih hidrata i redoks homeostaza. Ovaj element ima ključnu ulogu u procesima aktivacije enzima, formiranju nukleinskih kiselina i sintezi adenozin trifosfata (ATP) (Solangi i sar., 2023). Ukoliko zemljište nije obezbeđeno dovoljnom količinom fosfora rast biljaka je ograničen, što dovodi do smanjenja prinosa. Efikasnost primene fosfornih đubriva može biti niska usled fiksacije fosfora za dvovalentne katjone u zemljištu, kao što su aluminijum, kalcijum i gvožđe, čime se stvaraju nerastvorljivi mineralni oblici fosfata u zemljištu. Mikroorganizmi koji rastvaraju neorganske fosfate – fosfosolubilizatori (engl. Phosphate Solubilizing Microorganisms - PSMs) imaju bitnu ulogu u procesima transformacije teško rastvorljivih jedinjenja fosfora u oblike koji su dostupni biljkama. Bakterije koje imaju sposobnost rastvaranja fosfata čine do 50% celokupne mikrobne populacije, a vrste roda *Bacillus* su među najznačajnijim fosfosolubilizatorima (Kalayu, 2019). Elhaissoufi, W., i sar. (2022) ističu da upotreba mikroorganizama sa sposobnošću P-solubilizacije predstavlja obećavajuću strategiju za postizanje visokih prinosa. U istraživanjima Mažylytė, R., i sar. (2022) utvrđena je sposobnost fosfosolubilizacije soja *Bacillus* sp., koja je rezultat produkcije organskih kiselina (limunska, jantarna, 2-ketoglukonska, glukonska, jabučna, mlečna i oksalna kiselina). Primena soja *Bacillus* sp. u kombinaciji sa mineralnim đubrivom (NPS-12:40:10), povećala je količinu dostupnog fosfora u zemljištu za 10–15% u poređenju sa primenom đubriva. Han i sar. (2024) su utvrdili da bakterija *B. subtilis* povećava parametre rasta kod biljaka dinje posredstvom mehanizma P-solubilizacije. Inokulacija krompira sojem *B. subtilis* je povećala dužinu nadzemnog dela i korena u poređenju sa kontrolom. Pomenuti soj produkovao je indol-3-sirćetnu kiselinu i pokazao sposobnost solubilizacije fosfata (Hanif i sar. 2015). Izolat *B. pumilus* produkovao je IAA, egzopolisaharide, biofilm i pokazao sposobnost solubilizacije fosfora, čime je

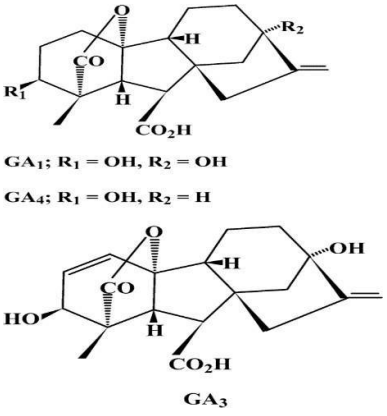
pozitivno uticao na parametre rasta pšenice (Ansari i sar. 2019). S obzirom da hormonalni status biljaka delimično zavisi od dostupnosti mineralnih hranljivih materija u zemljištu, *Bacillus* spp. sa sposobnošću fiksacije azota i solubilizacije fosfata indirektno utiču i na koncentraciju fitohormona u biljkama (Kudoyarova i sar., 2019).

Mehanizmi biostimulacije *Bacillus* spp. Produkcijiom fitohormona (auksini, giberelini, citokinini, apscinska kiselina, etilen) bakterije roda *Bacillus* utiču na regulisanje rasta biljaka u optimalnim i stresnim uslovima. Na ovaj način, *Bacillus* spp. regulišu važne procese, kao što su usvajanje vode i mineralnih materija iz zemljišta, ali i povećavaju otpornost biljaka na stresne uslove.

Produkcija indol-3-sirćetne kiseline (IAA). Auksini su biljni hormoni koji imaju ključnu ulogu u regulisanju rasta i razvoja biljnih organa i povećanju gustine korenskih dlaka i bočnih korenova. Tokom procesa deobe biljnih ćelija, kao i stimulaciji diferencijacije vaskularnog tkiva, auksini imaju značajnu ulogu. Najzastupljeniji biljni hormon iz klase auksina je indol-3-sirćetna kiselina (engl. Indole Acetic Acid – IAA). Sinteza IAA odvija se tokom prelaska iz eksponencijalne u stacionarnu fazu rasta bakterija. U sintezi IAA, glavni prekursor je aminokiselina L-triptofan (Trp). Bakterije iz roda *Bacillus*, kao i druge PGPR bakterije, imaju nekoliko puteva sinteze IAA, kao što su: indol-3-piruvat (IPA), triptamin (TAM) i indol-3-acetamid (IAM) put. Vrste roda *Bacillus* poznate su po širokom spektru produkcije IAA. Soj *B. subtilis* ispoljio je stimulativni efekat na klijavost semena, rast paradajza i sadržaj azota, fosfora i kalijuma u zemljištu, zahvaljujući sintezi IAA, siderofora i solubilizaciji fosfata (Walia i sar., 2014). Benítez, S.V., i sar. (2024) istakli su potencijal primene *B. pumilus* kao biođubriva na nosaču od alginata i skroba, zbog velike održivosti prilikom skladištenja na sobnoj temperaturi i visoke produkcije auksina. Sojevi *B. velezensis*, *B. paralicheniformis* i *B. tequilensis*, koji su rastvarali organski i neorganski fosfor i produkovali IAA, uticali su na povećanje rasta krastavca u odnosu na kontrolu (Wang i sar., 2022). Kazerooni, E. A., i sar. (2021) su utvrdili da soj *B. amyloliquefaciens* ima sposobnost produkcije IAA i siderofora, kao i rastvaranja neorganskih jedinjenja fosfora, kalijuma i cinka. Primenom ovog soja povećan je sadržaj hlorofila, šećera, aminokiselina i prolina kod biljaka paprike. Izolati *Bacillus* sp., *Enterobacter* sp., *Pantoea* sp. i *Burkholderia phytofirmans*, koji produkuju IAA, poboljšali su kvalitet semena i rast biljaka šargarepe (Noor, A., i sar., 2023). Soj *B. subtilis*, koji je imao sposobnost rastvaranja fosfata i produkcije IAA, uticao je na povećanje visine biljaka paprike u odnosu na kontrolu (Huang, Y., i sar., 2017).

Produkcija giberelina. Giberelini (engl. Gibberellic Acid - GA) su biljni hormoni sa stimulativnim delovanjem na rast biljaka, klijanje semena, zametanje i rast plodova (Slika 2.). Kako navode Mukherjee i sar. (2022), najuočljiviji efekat GA u rastu biljaka je izduživanje internodija izdanaka, pojačana apikalna dominacija i rast listova. Giberelini obuhvataju grupu tetracikličnih diterpenoidnih karboksilnih kiselina sa ugljeničnim skeletom sa C_{19} ili C_{20} atoma (Hedden i

Thomas, 2012). Do sada, kod biljaka je identifikovano ukupno 136 strukturno različitih giberelina (GA1-GA136). Produkcija hormona iz ove grupe potvrđena je i kod bakterija, pri čemu su GA1, GA3 i GA4 najaktivniji giberelini. Međutim, za razliku od biljaka, putevi biosinteze giberelina kod bakterija nisu još uvek objašnjeni. Samo mali broj bakterija produkuje gibereline, a koncentracija proizvedenih hormona je veoma niska. Bakterijski proizvedeni giberelini regulisani su pomoću GA-DELLA mehanizma i mogu da indukuju rast i razvoj izdanaka, kao i da inhibiraju rast korena. Kang i sar. (2019) su pokazali da soj *B. subtilis* produkcijom giberelina GA1, GA4, i GA7 značajno utiče na povećanje visine, biomase i sadržaja hlorofila biljaka kupusa. Inokulacija semena rotkvice sa *B. subtilis* i *Pseudomonas fluorescens* dovela je do značajnog povećanja sveže i suve mase korena i listova, kao i sadržaja fotosintetičkih pigmenata, prolina i ukupnih slobodnih aminokiselina u odnosu na kontrolni tretman, u uslovima saliniteta (Mohamed i Gomaa, 2012). Hu, Q., i sar. (2024) su utvrdili da soj *B. subtilis* stimuliše klijavost semena pšenice indukcijom biosinteze GA. Soj *B. amyloliquefaciens* poboljšao je rast biljaka kineskog kupusa, rotkvice i paradajza zahvaljujući produkciji giberelina (GA4, GA8, GA9, GA19 i GA20) (Kim i sar., 2017). U istraživanjima Shahzad i sar. (2021), *B. pumilus* je povećao dužinu korena i izdanaka, ali i svežu masu biljaka kukuruza, dok su kao mogući mehanizmi delovanja navedeni produkcija fitohormona IAA i GA56. Patel, M., i sar. (2023) su utvrdili efikasnost soja *B. subtilis* u ublažavanju štetnih efekata abiotičkog stresa kod piskavice zahvaljujući produkciji IAA, GA3, siderofora, egzopolisaharida i litičkih enzima.



Slika 2. Hemijska struktura giberelina GA_1, GA_3 и GA_4 (Bottini i sar., 2004).

Produkcija citokinina. Citokinini (engl. Cytokinins - CK) su grupa biljnih hormona koji predstavljaju N^6-derivate adenina. Ovi biljni hormoni stimulišu ćelijsku deobu, diferencijaciju hloroplasta, otvaranje stoma, regulišu

mirovanje i klijanje semena, cvetanje, razvoj korena i listova. Na osnovu strukture citokinina postoje dve grupe: adeninski tip i tip fenil uree. Adeninski tip uključuje kinetin i zeatin, dok tip fenil uree uključuje 1,3-difenil ureu i tidiazuron (Piotrowska, A i sar., 2005). Citokinini su izolovani iz viših biljaka, ali je njihova produkcija potvrđena i kod gljiva i bakterija. Do danas, otkriveno je 20 prirodnih citokinina, čiju biosintezu katalizuje enzim izopentil-transferaza, kodiran *ipt* genom. Uticaj citokinina je povezan i sa drugim fitohormonima, kao što su auksini. Interakcija između pomenuta dva fitohormona smatra se ključnim regulatorom razvojnih procesa, kao što su formiranje i održavanje meristema i organogeneza biljaka. Produkcija citokinina je dokazana kod mnogih PGPR, uključujući *Bacillus* spp. (Tsotetsi i sar., 2022). Citokinin-produkujući *B. subtilis* utiče na nivo citokinina i drugih biljnih hormona (auksini, apscisinska kiselina) i na taj način stimuliše biljni rast (Arkhipova,T i sar., 2005). Pomenuti autori, istakli su u svom radu da inokulacija zelene salate bakterijom *B. subtilis* povećava sadržaj citokinina u biljkama. Soj *B. velezensis* ispoljio je biostimulativni efekat na arhitekturu korena, biomasu korena i izdanaka *Arabidopsis thaliana* u korelaciji sa produkcijom citokinina i pojačanom mitozom u meristemima (Barrera-Ortiz i sar., 2023).

Produkcija apscisinske kiseline. Apscinska kiselina (engl. Abscisic Acid - ABA) je biljni hormon koji ima ulogu u inhibiciji biljnog rasta. Apscinska kiselina je poznata pod imenom „hormon stresa“ jer deluje kao signalni molekul kada je biljka izložena stresu (Muhammad Aslam i sar., 2022). Dokazano je da, u uslovima suše, ABA utiče na zatvaranje stoma i time sprečava gubitak vode. Istovremeno, ABA obezbeđuje odbranu biljaka od patogenih mikroorganizama (Bharath i sar., 2021). Rizosferne bakterije mogu da produkuju ABA, ali i druge „hormone stresa“, kao što su brasinosteroidi, jasmonska kiselina i salicilna kiselina, čiji je uticaj povezan sa nivoom ABA. U radu Han i sar. (2018) navedeno je da prekomerna ekspresija gena, koji je uključen u sintezu ABA, povećava koncetraciju ABA u biljkama, a viši nivo povećava toleranciju na stres. Utvrđeno je da endofitna bakterija *B. amyloliquefaciens* proizvodi ABA i povećava rast i otpornost pirinča na soni stres (Shahzad i sar., 2017). Soj *B. subtilis* koji produkuje IAA, indol-3-acetaldehid, ABA, jasmonsku kiselinu i druge regulatore rasta stimuliše rast biljaka pamuka (Zhang i sar., 2022).

Produkcija etilena. Etilen (engl. Ethylene - ET) je gasoviti biljni hormon koji reguliše širok spektar fizioloških procesa, kao što su starenje, rast i razvoj biljaka, izduživanje korena i stabla biljaka, formiranje primordija listova i korena, i cvetanje. Osim toga, ET reguliše odgovor biljaka na nepovoljne i stresne uslove, kao što su napad patogena, salinitet i suša. Osim biljaka, i mikroorganizmi mogu da produkuju etilen (Ravanbakhsh i sar., 2018). Međutim, još uvek nije otkriveno kako etilen mikrobiološkog porekla utiče na biljni rast. Rizosferne bakterije, uključujući *Bacillus* spp., produkuju enzim 1-aminociklopropan-1-karboksilat (ACC) deaminazu. Pomenuti enzim, reguliše nivo etilena tako što metaboliše ACC (prekursor etilena) u α-ketobutirat i amonijak. Produkcijom ACC

deaminaze, rizosferne bakterije smanjuju produkciju etilena čime podstiču rast biljaka u uslovima stresa. Prema Singh, S., i Shyu (2024), *Bacillus* spp. produkcijom ACC deaminaze znatno olakšavaju akumulaciju osmolita u biljnim ćelijima, posebno u uslovima stresa. Eksperiment u staklenicima potvrdio je da sojevi *B. subtilis* i *B. safensis* stimulišu rast biljaka kukuruza i smanjuju uticaj saliniteta, zahvaljujući produkciji ACC deaminaze i ublažavanju efekta etilena (Misra i Chauhan, 2020).

ZAKLJUČAK

Na osnovu pregleda dosadašnjih istraživanja može se zaključiti da su bakterije roda *Bacillus* često korišćeni agensi u stimulaciji rasta različitih biljnih vrsta. S obzirom da na poljoprivrednu proizvodnju utiče veliki broj faktora, veoma je važno pronaći efikasno rešenje u cilju postizanja uniformne klijavosti semena, optimalnog rasta biljaka i stabilnih prinosa. Zahvaljujući mehanizmima delovanja koji pospešuju usvajanje hranljivih materija, *Bacillus* spp. podstiču rast i razvoj biljaka, kako u optimalnim tako i u stresnim uslovima.

Zahvalnica

Ovo istraživanje je podržalo Ministarstvo nauke, tehnološkog razvoja i inovacija Republike Srbije, br. Ugovora: 451-03-137/2025-03/200116 i 451-03-136/2025-03/200032.

LITERATURA

Aasfar, A., Kadmiri, I.M., Azaroual, S.E., Lemriss, Sanaâ., Mernissi, N.E., Bargaz, A., Zeroual, Y., Hilali, A. (2024): Agronomic advantage of bacterial biological nitrogen fixation on wheat plant growth under contrasting nitrogen and phosphorus regimes. Frontiers in Plant Science, 15, 1-16.

Ansari, F.A., Ahamd, I., Pichtel, J. (2019): Growth stimulation and alleviation of salinity stress to wheat by the biofilm forming *Bacillus pumilus* strain FAB10. Applied Soil Ecology, 143, 45-54.

Arkhipova, Tatiana., S. U, Veselov., Melentiev, A. I., Martynenko, Elena. V., Kudoyarova, Guzel. (2005): Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants. Plant and Soil, 272, 201–209.

Barrera-Ortiz, S., Balderas-Ruíz, Kariana Alejandra., López-Bucio, J. S., López-Bucio, J., Flores, Celia., Galindo, E., Serrano-Carreón, L., Guevara-García, Á. A. (2023): A *Bacillus velezensis* strain improves growth and root system development in *Arabidopsis thaliana* through cytokinin signaling. Rhizosphere, 28, 100815.

Benítez, Solange V., Carrasco, Rocio., Giraldo, J. D., Schoebitz, M. (2024): Microbeads as carriers for *Bacillus pumilus*: A biofertilizer focus on auxin production. Journal of Microencapsulation, 41, 170–189.

Bharath, P., Gahir, S., Raghavendra, A.S. (2021): Abscisic Acid-Induced Stomatal Closure: An Important Component of Plant Defense Against Abiotic and Biotic Stress. Frontiers in Plant Science, 12, 1-18.

Dobrzyński, J., Jakubowska, Zuzanna., Dybek, Barbara. (2022): Potential of *Bacillus pumilus* to directly promote plant growth. Frontiers in Microbiology, 13, 1-6.

Elhaissoufi, Wissal., Ghoulam, C., Barakat, A., Zeriual, Y., Bargaz, A. (2022): Phosphate bacterial solubilization: A key rhizosphere driving force enabling higher P use efficiency and crop productivity. Journal of Advanced Research, 38, 13-28.

Errington, J., Aart, Lizah. (2020): Microbe Profile: *Bacillus subtilis*: model organism for cellular development, and industrial workhorse. Microbiology, 166, 425-427.

Han, S.E., Kim, K.Y., Maung, Chaw Ei Htwe. (2024): *Bacillus subtilis* PE7-Mediated Alleviation of Phosphate Starvation and Growth Promotion of Netted Melon (*Cucumis melo* L. var. *reticulatus* Naud.). Microorganisms, 12, 1-17.

Han, X., Zeng, Huiru., Bartocci, P., Fantzozzi, F., Yan, Y. (2018): Phytohormones and Effects on Growth and Metabolites of Microalgae: A Review. Fermentation, 4, 1-15.

Hanif, M.K., Hameed, S., Imran, Asma., Naqqash, T., Shahid, M., Elsas, J.D.V. (2015): Isolation and characterization of a β-propeller gene containing phosphobacterium *Bacillus subtilis* strain KPS-11 for growth promotion of potato (*Solanum tuberosum* L.). Frontiers in Microbiology, 6, 1-12.

Hedden, P., Thomas, S. G. (2012): Gibberellin biosynthesis and its regulation. Biochemical Journal, 444, 11–25.

Hu, Qingping., Xiao, Ya., Liu, Z., Huang, X., Dong, Bingqi., Wang, Q. (2024): *Bacillus subtilis* QM3, a Plant Growth-Promoting Rhizobacteria, can Promote Wheat Seed Germination by Gibberellin Pathway. Journal of Plant Growth Regulation, 43, 2682-2695.

Huang, Yuanzuan., Wu, Z., He, Yanhui., Ye, B.C., Li, C. (2017): Rhizospheric *Bacillus subtilis* Exhibits Biocontrol Effect against *Rhizoctonia solani* in Pepper (*Capsicum annuum*). BioMed Research International, 2017, 1-9.

Kalayu, G. (2019): Phosphate Solubilizing Microorganisms: Promising Approach as Biofertilizers. International Journal of Agronomy, 2019, 1–7.

Kang, S.M., Hamayun, M., Khan, M.A., Iqbal, A., Lee, I.J. (2019): *Bacillus subtilis* JW1 enhances plant growth and nutrient uptake of Chinese cabbage through gibberellins secretion. Journal of Applied Botany and Food Quality, 92, 172-178.

Kazerooni, Elham Ahmed., Maharachchikumbura, Sajeewa, S.N., Adhikari, A., Al-Sadi, A.M., Kang, S.M., Kim, L.R., Lee, I.J. (2021): Rhizospheric *Bacillus amyloliquefaciens* Protects Capsicum annuum cv. Geumsugangsan From Multiple Abiotic Stresses via Multifarious Plant Growth-Promoting Attributes.Frontiers in Plant Science, 12, 1-19.

Khin, Thuzar Win., Oo, A.Z., Okhama-Ohtsu, Naoko., Yokoyama, T. (2018): *Bacillus Pumilus* Strain TUAT-1 and Nitrogen Application in Nursery Phase Promote Growth of Rice Plants under Field Conditions. Agronomy, 8, 1-12.

Kim, Min-Ji., Radhakrishnan, R., Kang, S.M., You, Young-Hyun, Jeong, Eun-Ju., Kim, J.G., Lee, I.J. (2017): Plant growth promoting effect of *Bacillus amyloliquefaciens* H-2-5 on crop plants and influence on physiological changes in soybean under soil salinity. Physiology and Molecular Biology of Plants, 23, 1-10.

Kudoyarova, G., Arkhipova, Tatiana., Korshunova, Tatiana., Bakaeva, Margarita., Loginov, O., Dodd, I. C. (2019): Phytohormone Mediation of Interactions Between Plants and Non-Symbiotic Growth Promoting Bacteria Under Edaphic Stresses. Frontiers in Plant Science, 10, 1-11.

Ma, Y., Zhang, S., Hu, J., Chen, S., Wang, J. (2022): Effects of Molybdenum Fertilizer Combined with *Bacillus subtilis* Strain on the Growth of Chinese Cabbage and the Content of Nitrate in Soil. Horticulturae, 8, 1-14.

Mažylytė, Raimonda., Kaziūnienė, Justina., Orola, Liana., Valkovska, Valda., Lastauskienė, Eglė., Gegeckas, A. (2022): Phosphate Solubilizing Microorganism *Bacillus* sp. MVY-004 and Its Significance for Biomineral Fertilizers' Development in Agrobiotechnology. Biology, 11, 1-17.

Misra, S., Chauhan, P.S. (2020): ACC deaminase-producing rhizosphere competent *Bacillus* spp. mitigate salt stress and promote *Zea mays* growth by modulating ethylene metabolism. Biotech, 10, 119.

Mohamed, H.I., Gomma, E.Z. (2012): Effect of plant growth promoting *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* on growth and pigment composition of radish plants (*Raphanus sativus*) under NaCl stress. PHOTOSYNTHETICA, 50, 263-272.

Muhammad Aslam, M., Waseem, M., Jakada, B. H., Okal, E. J., Lei, Z., Saqib, H. S. A., Yuan, W., Xu, W., Zhang, Q. (2022): Mechanisms of Abscisic Acid-Mediated Drought Stress Responses in Plants. International Journal of Molecular Sciences, 23, 1-21.

Mukherjee, A., Gaurav, A.K., Singh, S., Yadav, Shweta., Bhowmick, S., Abeysinghe, S., Verma, J.P. (2022): The bioactive potential of phytohormones: A review. Biotechnology Reports, 35, 1-9.

Noor, Anam., Ziaf, K., Naveed, M., Khan, K.S., Ghani, M.A., Ahmad, I.A., Anwar, R., Siddiqui, M.H., Shakeel, A., Khan, A.I. (2023): L-Tryptophan-Dependent Auxin-Producing Plant-Growth-Promoting Bacteria Improve

Seed Yield and Quality of Carrot by Altering the Umbel Order. Horticulture, 9, 1-19.

Patel, Margi., Islam, S., Husain, F.M., Yadav, V.K., Park, Hyun-Kyung., Yadav, K.K., Bagatharia, S., Joshi, M., Jeon, B.H., Patel, A. (2023): *Bacillus subtilis* ER-08, a multifunctional plant growth-promoting rhizobacterium, promotes the growth of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) plants under salt and drought stress. Frontiers in Microbiology, 14, 1-20.

Piotrowska, Alicja., Czerpak, R., Adamowicz, Joanna., Biedrzycka, Alicja., Potocka, Marta. (2005): Comparison of stimulatory effect of cytokinins adenine and urea derivatives on the level of some components in *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm. (Lemnaceae). Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 74, 111–118.

Ravanbakhsh, M., Sasidharan, R., Voesenek, L. A. C. J., Kowalchuk, G. A., Jousset, A. (2018): Microbial modulation of plant ethylene signaling: Ecological and evolutionary consequences. Microbiome, 6, 1-10.

Shahzad, A., Qin, M., Elahie, M., Naeem, M., Bashir, Tasmia, Yasmin, Humaira., Younas, M., Areeb, A., Irfan, M., Billah, M., Shakor, A., Zulfigar, S. (2021): *Bacillus pumilus* induced tolerance of Maize (*Zea mays* L.) against Cadmium (Cd) stress. Scientific Reports, 11, 1-11.

Shahzad, R., Khan, A. L., Bilal, S., Waqas, M., Kang, S.-M., Lee, I.-J. (2017): Inoculation of abscisic acid-producing endophytic bacteria enhances salinity stress tolerance in *Oryza sativa*. Environmental and Experimental Botany, 136, 68–77.

Singh, Shubhra., Shyu, D.J.H. (2024): Perspective on utilization of *Bacillus* species as plant probiotics for different crops in adverse conditions. Microbiology, 10, 220-238.

Solangi, F., Zhu, X., Khan, Shumaila., Rais, Nazia., Majeed, Asma., Sabir, M. A., Iqbal, R., Ali, S., Hafeez, Aqsa., Ali, B., Ercisli, S., Kayabasi, E. T. (2023): The Global Dilemma of Soil Legacy Phosphorus and Its Improvement Strategies under Recent Changes in Agro-Ecosystem Sustainability. ACS Omega,8, 23271–23282.

Stępień, A., Wojtkowiak, Katarzyna., Kolankowska, Ewelina. (2022): Effect of Commercial Microbial Preparations Containing *Paenibacillus azotofixans*, *Bacillus megaterium* and *Bacillus subtilis* on the Yield and Photosynthesis of Winter Wheat and the Nitrogen and Phosphorus Content in the Soil. Applied Sciences, 12, 1-18.

Tan, Irene. S., Ramamurthi, K. S. (2014): Spore formation in *Bacillus subtilis*. Environmental Microbiology Reports, 6, 212–225.

Tsotetsi, T., Nephali, L., Malebe, Motumiseng., Tugizimana, F. (2022): *Bacillus* for Plant Growth Promotion and Stress Resilience: What Have We Learned? Plants, 11, 1-23.

Walia, A., Mehta, Preeti., Chauhan, Anjali., Shirkot, C. K. (2014): Effect of *Bacillus subtilis* Strain CKT1 as Inoculum on Growth of Tomato Seedlings

Under Net House Conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences, 84, 145–155.
Wang, J., Qu, F., Liang, Jiayi., Yang, M., Hu, X. (2022): *Bacillus velezensis* SX13 promoted cucumber growth and production by accelerating the absorption of nutrients and increasing plant photosynthetic metabolism. Scientia Horticulture, 301, 111151.
Zhang, H., Yang, Qilin., Zhao, Jingjing., Chen, J., Wang, S.,Ma, Mingyue., Liu, H., Zhang, Q., Zhao, Q., Zhao, H., Zhou, Dongyuan., Wang, Xianxian., Gao, Jie., Zhao, Huixin. (2022): Metabolites from *Bacillus subtilis* J-15 Affect Seedling Growth of *Arabidopsis thaliana* and Cotton Plants. Plant Physiology and Metabolism, 11, 1-18.

Abstract

MECHANISMS OF THE BIOSTIMULANT ACTION OF *BACILLUS* SPP.

Vasiljka Karačić[1], Dragana Miljaković[2], Milan Ivanović[1]
[1]Univerzitet u Beogradu - Poljoprivredni fakultet, Nemanjina 6, 11080 Beograd;
[2]Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksima Gorkog 30, 21000 Novi Sad
E-mail: vasiljka.dragic@gmail.com

The use of microorganisms that stimulate the growth and development of plants is an alternative to the use of synthetic fertilizers in conventional agricultural production. Previous research has shown that bacteria from the genus *Bacillus* exert a biostimulating effect on various cultivated plant species. These bacteria have numerous direct and indirect mechanisms of action due to their great metabolic diversity. Certain *Bacillus* spp. increase the availability of nutrients through biological nitrogen fixation and phosphate solubilization in the soil, which directly affects plant growth. Also, *Bacillus* spp. produce phytohormones that affect the growth and development of plants, the most important of which are auxins, gibberellins and cytokinins. This paper discusses the most important mechanisms of action of *Bacillus* spp. and provides an overview of previous research on the effectiveness of these bacteria on different plant species. Knowledge of the mechanisms of action is essential for the successful application of preparations based on *Bacillus* spp. and achieving stable yields.

Keywords: *Bacillus* spp., nitrogen fixation, phosphate solubilization, phytohormones, plant growth, crop yield