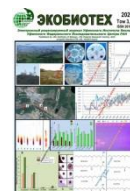




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ИОННЫЙ ГОМЕОСТАЗ У РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ, ИНОКУЛИРОВАННЫХ ПРОДУЦИРУЮЩИМИ ФИТОГОРМОНЫ БАКТЕРИЯМИ НА ФОНЕ ЗАСОЛЕНИЯ

Мартыненко Е.В.¹, Архипова Т.Н.^{1*},
Белимов А.А.², Кудоярова Г.Р.¹

¹ Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа (Россия)

² Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург (Россия)
*E-mail: TNArhipova@mail.ru

Оценивали содержание цитокининов, концентрацию ионов натрия, калия и их соотношение в растениях пшеницы (*Triticum durum* Desf., сорт Башкирская 27) на фоне засоления при обработке гормонпродуцирующими бактериями *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 (продуцент ауксинов) или *Bacillus subtilis* IB-22 (продуцент цитокининов). В присутствии *B. subtilis* IB-22 наблюдался повышенный уровень цитокининов сначала в корнях (на 6 сутки), а затем в побегах (на 11 сутки) как в отсутствие соли, так и на фоне 100мМ NaCl. Введение в ризосферу *P. mandelii* IB-Ki14 не приводило к накоплению цитокининов на фоне засоления. Присутствие NaCl в почве приводило к ожидаемому возрастанию концентрации ионов натрия как в корнях, так и в побегах, и инокуляция значительно не изменяла их величин. Под влиянием засоления содержание ионов калия в корнях снижалось на 25% у растений, инокулированных бактериями, и у растений, обработанных *P. mandelii* IB-Ki14, в результате чего соотношение ионов K^+/Na^+ уменьшалось в 4 раза по сравнению с контролем, что свидетельствует о нарушении ионного гомеостаза. У растений, инокулированных *B. subtilis* IB-22, не было обнаружено снижения концентрации ионов калия по сравнению с контролем и соотношение ионов K^+/Na^+ в корнях на фоне засоления снижалось в меньшей степени, чем в других вариантах опыта. Это указывает на способность цитокининпродуцирующих бактерий в какой-то мере стабилизировать ионный баланс и снижать последствия негативного влияния засоления на фотосинтез, синтез белка, рост. Наши данные свидетельствуют о том, что это свойство бактерий связано с их способностью синтезировать цитокинины и повышать их содержание в растениях на фоне засоления.

Ключевые слова: ростстимулирующие ризосферные бактерии, солевой стресс, цитокинины, ионный гомеостаз, пшеница

IONIC HOMEOSTASIS IN WHEAT PLANTS INOCULATED BY HORMONE-PRODUCING BACTERIA UNDER SALINITY

Martynenko E.V.¹, Arkhipova T.N.^{1*},
Belimov A.A.², Kudoyarova G.R.¹

¹ Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa (Russia)

² All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology RAAS, St.-Petersburg (Russia)
*E-mail: TNArhipova@mail.ru

Cytokinins content, concentration of sodium and potassium ions and K^+/Na^+ ratio in wheat plants (*Triticum durum* Desf., Bashkirskaya 27) were evaluated under salinity during treatment with hormone-producing bacteria *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 (auxin-producer) or *Bacillus subtilis* IB-22 (cytokinin-producer). An increased level of cytokinins was observed in the roots on 6th day and then in the shoots (on 11th day) both in the absence of salt and under 100 mM NaCl in the presence of *B. subtilis* IB-22. The introduction of *P. mandelii* IB-Ki14 into the rhizosphere did not lead to the accumulation of cytokinins under salinity.

The presence of NaCl in the soil led to the expected increase in the concentration of sodium ions both in the roots and in the shoots, and inoculation did not significantly change their values. Salinity decreased the content of potassium ions in the roots by 25% in plants uninoculated with bacteria and in plants treated with *P. mandelii* IB-Ki14, as a result of which the ratio of K^+/Na^+ ions decreased by 4 times compared with the control, indicating a disruption of the ionic homeostasis. In plants inoculated with *B. subtilis* IB-22, no decrease in the concentration of potassium ions was found as compared to the control, and the ratio of K^+/Na^+ ions in the roots under salinity decreased to a lesser extent than in other variants of the experiment. This indicates the ability of cytokinin-producing bacteria to stabilize ionic balance and reduce the consequences of the negative effects of salinity on photosynthesis, protein synthesis, and growth. Our data indicate that this property of bacteria is associated with their ability to synthesize cytokinins and increase cytokinin content in plants under salinity.

Keywords: PGPR, salinity, cytokinins, ionic homeostasis, wheat

Поступила в редакцию: 15.12.2020

ВВЕДЕНИЕ

Засоление пахотных земель – широко распространенное явление, обусловленное повышением аридности климата и применением поливного земледелия [Rengasamy 2010; Shahid et al., 2018]. Высокая концентрация солей (особенно хлорида натрия) в почвенном растворе подавляет рост растений и снижает их урожайность [Munns et al., 2006; Веселов и др., 2007]. Поэтому не удивительны попытки исследователей найти способ снижения негативного действия засоления на растения. Интродукция ростстимулирующих бактерий в ризосферу растений зарекомендовало себя как эффективный способ защиты растений от данного стрессового фактора [Paul, Lade, 2014; Воеводина, Балакай, 2017; Egamberdieva et al., 2019; Arora et al., 2020]. Однако механизм действия бактерий остается не до конца понятным. Показано, что бактерии снижают степень нарушения ионного гомеостаза у растений на фоне засоления [Zhang et al., 2008; Wang et al., 2016]. Поддержание ионного гомеостаза при инокуляции PGPR (plant growth promotion rhizobacteria) объясняют изменением экспрессии генов, контролирующих транспорт ионов у растений [Bharti et al., 2016; Kasotia et al., 2016]. Вместе с тем, остается загадкой, каким образом осуществляется влияние ростстимулирующих бактерий на экспрессию генов и активность переносчиков ионов. Известно, что PGP бактерии способны продуцировать гормоны растений и влиять на их содержание в растениях [см. обзоры Siyar et al., 2019; Kudoyarova et al., 2019 и ссылки в них], а гормоны, в свою очередь, потенциально способны влиять на экспрессию генов и активность переносчиков ионов [Yousefirad et al., 2020]. Однако не уделялось достаточно внимания возможной роли гормонов в индуцируемом бактериями повышении устойчивости растений к засолению. Исследования, результаты которых приводятся в данной статье, были направлены на восполнение данного пробела.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта для изучения влияния ростстимулирующих гормонпродуцирующих бактерий на ионный гомеостаз растений и содержание в них цитокининов при засолении использовали растения твердой яровой пшеницы *Triticum durum* Desf., сорт Башкирская 27.

Для инокуляции растений использовали грамположительные аэробные спорообразующие цитокининпродуцирующие бактерии *Bacillus subtilis* IB-22 (GenBank MT590663) [Архипова и др., 2006] и грамотрицательные ауксинпродуцирующие бактерии *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 (ВКМ В-3250) [Кузьмина и др., 2018] из коллекции микроорганизмов Уфимского института биологии УФИЦ РАН. Обе бактерии являются умеренными галофилами (5-7 % NaCl) [Кузьмина и др., 2018]. Бактериальные препараты получали культивированием штаммов на средах: *B. subtilis* IB-22 – на среде K1G [Кузьмина и др., 2015], *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 – на среде Кинг Б [King et al., 1954]. Штаммы микроорганизмов культивировали в колбах Эрленмейера с соответствующей питательной средой на шейкере (160 об/мин): бациллы – в течение 72 ч при температуре 37°C, грамотрицательные бактерии – 48 часов при 28°C.

Исследования проводились в лабораторных условиях. Для обеспечения дренажа слой гравия помещали на дно сосудов объемом 500 см³. После установки стеклянной трубки для газообмена сосуды заполняли 0,45 кг сухой почвы (агрочернозем глинисто-иллювиальный, характеризующийся средней гумусированностью (6.3%), слабокислой реакцией среды), содержащей 10% песка. За трое суток до начала эксперимента почву в сосудах проливали

либо водой, либо 100мМ раствором NaCl до 100% от полной влагоемкости. Семена пшеницы стерилизовали, замачивая их в растворе 96% этанол : 3% H₂O₂ (1:1, v/v) в течение 5 минут и затем многократно промывали дистиллированной водой. В каждый сосуд помещали 12 семян, одновременно внося в ризосферу по 1 мл бактериальной суспензии на семя (10⁷ КОЕ/мл). Растения выращивали на светоплощадке с освещенностью 420 ммоль м⁻² с⁻¹ PAR, 14-часовым фотопериодом при 24°C. В качестве контроля использовали сосуды с растениями, выращенными в почве без внесенных бактерий. Влажность почвы поддерживали на уровне 70% от полной влагоемкости, поливая растения дистиллированной водой. Количество необходимой для полива воды рассчитывали, ежедневно взвешивая сосуды с растениями.

Через 14 суток с момента инокуляции растений оценивали концентрацию ионов натрия, калия, их соотношение в корнях и побегах (для анализа использовались 1-й и 2-й зрелые листья) растений пшеницы с помощью оптического эмиссионного спектрометра параллельного действия с индуктивно-связанной плазмой ICPE-9000 (Shimadzu, Japan).

Для определения содержания цитокининов брали навеску из 5 растений на один биологический повтор (корни или побеги) на шестые и одиннадцатые сутки после начала эксперимента. Гормоны экстрагировали 80%-ным спиртом (в соотношении 1:10) в течение ночи. Затем отделенный фильтрацией спиртовой экстракт упаривали до водного остатка. Цитокинины из водного остатка после их концентрирования на картридже C-18 (Waters Corporation, USA) разделяли с помощью тонкослойной хроматографии, как описано [Arkhipova et al., 2005] и определяли содержание зеатина, его рибозида и нуклеотида в соответствующих фракциях методом ИФА с помощью антител к рибозиду зеатина, обладающих средством ко всем перечисленным производным цитокининов [Веселов, 1998].

Статистическую обработку данных проводили по стандартным программам MS Excel. В таблицах представлены средние значения и ошибки средних. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента, t-test.

РЕЗУЛЬТАТЫ.

На шестые сутки после введения бактерий в ризосферу растений суммарное содержание анализируемых цитокининов (зеатина, его рибозида и нуклеотида) было выше в корнях растений, инокулированных *B. subtilis* IB-22, как при засолении, так и без него. (табл. 1). В побегах в отсутствие соли достоверно более высокое содержание цитокининов

Таблица 1. Содержание цитокининов после внесения гормонпродуцирующих бактерий в прикорневую среду растений пшеницы.

Уровень засоления	Бактериальная обработка	Содержание цитокининов, нг/г сырой массы			
		6 сутки		11 сутки	
		корни	побеги	корни	побеги
0 мМ NaCl	контроль	36±3,6 ^{a*}	69±6,2 ^a	45±2,8 ^a	21±3,9 ^a
	<i>P. mandelii</i> IB-Ki14	42±4,6 ^a	82±7,5 ^a	72±9 ^b	39±4,8 ^{бв}
	<i>B. subtilis</i> IB-22	75±4,6 ^b	111±6 ^b	51±4,9 ^{аб}	44±6,9 ^{бв}
	без бактериализации	42±3,5 ^a	120±4,6 ^b	50±1,2 ^{аб}	37±2,2 ^b
100 мМ NaCl	<i>P. mandelii</i> IB-Ki14	48±5,7 ^a	123±8,4 ^b	65±3,9 ^b	31±5 ^{аб}
	<i>B. subtilis</i> IB-22	73±5 ^b	130±5,9 ^b	63±6,6 ^b	52±4,5 ^б

*Значимые различия между средними в каждом столбце обозначены различными буквами (n=5, p≤0.05, t-тест).

было также выявлено у растений, обработанных бациллами. Содержание цитокининов в побегах возрастало под влиянием засоления, но различие между необработанными и

обработанными микроорганизмами растениями в присутствии соли не проявлялось. Инокуляция растений *P. mandelii* IB-Ki14 не вызывала достоверного увеличения уровня цитокининов в побегах и корнях по сравнению с неинокулированными растениями, как в присутствии соли, так и без засоления.

На 11-е сутки после инокуляции в отсутствие засоления повышение уровня цитокининов в побегах было выявлено у растений, инокулированных бактериями обоих штаммов. Следует отметить более высокое содержание цитокининов в корнях растений, обработанных *P. mandelii* IB-Ki14 по сравнению с неинокулированными растениями на 50% в варианте без соли. В побегах на засолении повышенный уровень цитокининов был зарегистрирован только у растений, обработанных *B. subtilis* IB-22.

Таким образом, повышение уровня цитокининов у инокулированных растений заметнее проявлялось под влиянием цитокининпродуцирующего штамма *B. subtilis* IB-22, чем при обработке ауксинпродуцирующей бактерией *P. mandelii* IB-Ki14. В корнях этот эффект проявлялся раньше (6 сутки), чем в побегах (11 сутки).

Таблица 2. Концентрация ионов натрия и калия в корнях и побегах растений пшеницы на 14 суток после внесения гормонпродуцирующих бактерий в прикорневую среду растений

Уровень засоления	Бактериальная обработка	Концентрация ионов, мг/г сухой массы					
		Na ⁺		K ⁺		K ⁺ /Na ⁺	
		корни	побеги	корни	побеги	корни	побеги
0мМ NaCl	контроль	1,2±0,2 ^{a*}	2,8±0,07 ^б	10,5±0,8 ^б	31±0,6 ^{аб}	7,4±0,5 ^б	11±0,3 ^б
	без бактериализации	4,5±0,4 ^б	10,1±0,08 ^г	7,8±0,8 ^а	30,3±0,8 ^{аб}	1,7±0,04 ^а	3±0,1 ^а
100мМ NaCl	<i>P. mandelii</i> IB-Ki14	4,3±0,3 ^б	8,1±0,4 ^б	7,8±0,5 ^а	29,1±0,6 ^а	1,8±0,1 ^а	3,6±0,2 ^а
	<i>B. subtilis</i> IB-22	4±0,5 ^б	9,8±0,5 ^г	10,1±0,02 ^б	31,7±0,5 ^б	2,6±0,4 ^б	3,2±0,2 ^а

*Значимые различия между средними в каждом столбце обозначены различными буквами (n= 5, p≤0.05, t-тест).

Присутствие NaCl в почве приводило к возрастанию концентрации ионов натрия как в побегах, так и корнях в три и более раза по сравнению с контролем (т.е. с растениями, которые росли в почве без засоления), что было ожидаемо (табл. 2). При этом содержание ионов калия в корнях снижалось на 25 % как у растений, неинокулированных бактериями, так и у растений, обработанных псевдомонадами. В результате возрастания уровня натрия и снижения концентрации калия соотношение K⁺/Na⁺ в корнях снижалось в 4 раза в вариантах без инокуляции и с внесением *P. mandelii* IB-Ki14 по сравнению с контролем, что указывает на нарушение ионного гомеостаза. У растений, инокулированных бациллами, не было обнаружено снижения концентрации ионов калия по сравнению с контролем (т.е. с растениями, которые не испытывали засоления). На фоне засоления соотношение ионов K⁺/Na⁺ в корнях снижалось у растений, инокулированных бациллами, в меньшей степени, чем в вариантах без инокуляции и инокуляции псевдомонадами, что указывает на способность цитокининпродуцирующих бактерий в какой-то мере стабилизировать ионный баланс. В побегах значительного изменения концентрации калия не было зарегистрировано.

ОБСУЖДЕНИЕ

Повышение уровня цитокининов в растениях под влиянием их инокуляции *B. subtilis* IB-22 - вполне предсказуемый эффект, поскольку бактерии этого штамма были отобраны по их способности продуцировать цитокинины. Тот факт, что наиболее заметно содержание цитокининов под влиянием бацилл возрастало сначала в корнях, а затем уже в побегах, можно объяснить тем, что из ризосферы они сначала поступали в корни, откуда транспортировались в побеги. Результаты, полученные в данных экспериментах,

соответствуют полученным нами ранее сведениям о динамике накопления цитокининов в побегах и корнях растений пшеницы, инокулированной *B. subtilis* IB-22 [Архипова, Шендель, 2011].

В настоящих экспериментах у растений, инокулированных *P. mandelii* IB-Ki14, повышенное содержание цитокининов практически не проявлялось, что соответствует ранее полученным результатам, которые показали способность бактерий этого штамма синтезироваться не цитокинины, а ауксины [Кузьмина и др., 2018]. Важно то, что именно инокуляция растений пшеницы бациллами, которые повышали в них уровень цитокининов, предотвращала снижение уровня калия по сравнению с контрольными растениями, которые не испытывали засоления. Полученные нами результаты указывают на то, что повышение содержания цитокининов в растениях под влиянием инокуляции бактериями может играть важную роль в поддержании ионного гомеостаза. Это предположение соответствует данным литературы о том, что повышение концентрации цитокининов в трансгенных растениях томатов в результате индукции их синтеза, уменьшала степень снижения концентрации калия [Ghanem et al., 2011].

Ранее нами было показано, что засоление подавляет рост растений пшеницы, а бактериальная инокуляция снижает его ростигибирующее действие [Arkhipova et al., 2020]. Результаты настоящих исследований свидетельствуют о том, что негативное действие засоления объясняется нарушением ионного гомеостаза, которое проявляется в снижении соотношения ионов K^+/Na^+ . Конкуренция между этими ионами приводит к ингибированию фотосинтеза и синтеза белка [Веселов и др., 2007]. Поддержание ионного гомеостаза с помощью PGP бактерий – важный механизм защиты растений от негативного влияния засоления. Наши данные свидетельствуют о том, что это свойство бактерий связано с их способностью синтезировать цитокинины и повышать их содержание в растениях на фоне засоления.

Работа выполнена с использованием приборной базы ЦКП «Агидель» и при частичной поддержке гранта Российского Фонда Фундаментальных Исследований №18-04-00577.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Архипова Т.Н., Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Мартыненко Е.В., Кудоярова Г.Р. Сравнение действия штаммов бактерий, различающихся по способности синтезировать цитокинины, на рост и содержание цитокининов в растениях пшеницы // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 4. С. 567–573.
2. Архипова Т.Н., Шендель Г.В. Цитокинины, продуцируемые ризосферными микроорганизмами, как регуляторы роста и стимуляции экссудации аминокислот растений твердой пшеницы // Агрехимия. 2011. № 7. С. 43–49.
3. Веселов С.Ю. Использование антител для количественного определения, очистки и локализации регуляторов роста растений. Изд-е Башкирск. ун-та. Уфа. 1998. 138 с.
4. Веселов Д.С., Маркова И.В., Кудоярова Г.Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 482–493.
5. Воеводина Л.А., Балакай Г.Т. Обзор новых направлений исследований по использованию микроорганизмов для повышения биопродуктивности засоленных земель // Научный журнал Российского НИИ проблем мелиорации. 2017. № 4 (28). С. 154–169.

6. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Мелентьев А.И., Гильванова Е.А., Архипова Т.Н., Рябова А.С., Актуганов Г.Э. Синтез фосфатаз фосфатмобилизирующими бактериями родов *Bacillus*, *Paenibacillus* и *Pseudomonas* // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 4. С. 77–79.
7. Кузьмина Л.Ю., Архипова Т.Н., Актуганов Г.Э., Галимзянова Н.Ф., Четвериков С.П., Мелентьев А.И. Бактерии родов *Advenella*, *Bacillus* и *Pseudomonas* – перспективная основа биопрепаратов для растениеводства // Биомика. 2018. Т. 10. № 1. С. 16–19. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2018-47](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2018-47)
8. Arkhipova T., Martynenko E., Sharipova G., Kuzmina L., Ivanov I., Garipova M., Kudoyarova G. Effects of Plant Growth Promoting Rhizobacteria on the Content of Abscisic Acid and Salt Resistance of Wheat Plants // Plants. 2020. V. 9 (11). Art. 1429. DOI: [10.3390/plants9111429](https://doi.org/10.3390/plants9111429)
9. Arora N. Kumar, Fatima T., Mishra J., Mishra I., Verma S., Verma R., Verma M., Bhattacharya A., Verma P., Mishra P., Bharti C. Halo-tolerant plant growth promoting rhizobacteria for improving productivity and remediation of saline soils // Journal of Advanced Research. 2020. V. 26. P. 69–82.
10. Bharti, N., Pandey, S. S., Barnawal, D., Patel, V. K., and Kalra, A. (2016). Plant growth promoting rhizobacteria *Dietzia natronolimnaea* modulates the expression of stress responsive genes providing protection of wheat from salinity stress // Sci. Rep. 2016. V. 6. Art. 34768. DOI: [10.1038/srep34768](https://doi.org/10.1038/srep34768)
11. Egamberdieva D, Wirth S, Bellingrath-Kimura SD, Mishra J, Arora NK. Salttolerant plant growth promoting rhizobacteria for enhancing crop productivity of saline soils // Front. Microbiol. 2019. V. 10. Art. 2791. DOI: [10.3389/fmicb.2019.02791](https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02791)
12. Ghanem M.E., Albacete A., Smigocki A.C., Frebort I., Pospisilova H., Martinez-Andujar C., Acosta M., Sanchez-Bravo J., Lutts S., Dodd I.C., Perez-Alfocea F. Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants // Journal of Experimental Botany. 2001. V. 62 (1). P. 125–140. DOI: [10.1093/jxb/erq266](https://doi.org/10.1093/jxb/erq266)
13. Kasotia A., Varma A., Tuteja N., Choudhary D. Amelioration of soybean plant from saline-induced condition by exopolysaccharide producing *Pseudomonas*-mediated expression of high affinity K⁺-transporter (HKT1) gene // Curr. Sci. 2016. V. 111 (12). P. 1961–1967. DOI: [10.18520/cs/v111/i12/1961-1967](https://doi.org/10.18520/cs/v111/i12/1961-1967)
14. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein // J. Lab. Clin. Med. 1954. V. 44 (2). P. 301–307.
15. Kudoyarova G., Arkhipova T., Korshunova T., Bakaeva M., Loginov O., Dodd I.C. Phytohormone Mediation of Interactions Between Plants and Non-Symbiotic Growth Promoting Bacteria Under Edaphic Stresses // Frontiers in Plant Science. 2019. V. 10. Art. 1368. DOI: [10.3389/fpls.2019.01368](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01368)
16. Munns R., James R.A., Läuchli A. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals // J. Exp. Bot. 2006. V. 57 (5). P. 1025–1043. DOI: [10.1093/jxb/erj100](https://doi.org/10.1093/jxb/erj100)
17. Paul D., Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review // Agron. Sustain. Dev. 2014. V. 34. P. 737–752. DOI: [10.1007/s13593-014-0233-6](https://doi.org/10.1007/s13593-014-0233-6)
18. Rengasamy P. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils // Funct. Plant Biol. 2010. V. 37 (7). P. 613–620. DOI: [10.1071/FP09249](https://doi.org/10.1071/FP09249)

19. Shahid S.A., Zaman M., Heng L. Soil Salinity: Historical Perspectives and a World Overview of the Problem // In: Guideline for Salinity Assessment, Mitigation and Adaptation Using Nuclear and Related Techniques. Springer, Cham. [DOI: 10.1007/978-3-319-96190-3_2](https://doi.org/10.1007/978-3-319-96190-3_2)
20. Siyar S., Inayat N., Hussain F. Plant growth promoting Rhizobacteria and plants' improvement: a mini-review // PSM Biol. Res. 2019. V. 41 (1). P. 1–5. <https://www.journals.psmpublishers.org/index.php/biolres/article/view/214>
21. Wang Q., Dodd I. C., Belimov A. A., Jiang F. Rhizosphere bacteria containing 1-aminocyclopropane-1- carboxylate deaminase increase growth and photosynthesis of pea plants under salt stress by limiting Na accumulation // Funct Plant Biol. 2016. V. 43 (2). P. 161–172. [DOI: 10.1071/FP15200](https://doi.org/10.1071/FP15200)
22. Yousefirad S., Soltanloo H., Ramezanpour S.S., Nezhad K.Z., Shariati V. The RNA-seq transcriptomic analysis reveals genes mediating salt tolerance through rapid triggering of ion transporters in a mutant barley // PLoS One. 2020. V. 15 (3). Art. e0229513. [DOI: 10.1371/journal.pone.0229513](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0229513)
23. Zhang H., Kim M.S., Sun Y., Dowd S.E., Shi H., Pare P.W. Soil bacteria confer plant salt tolerance by tissue-specific regulation of the sodium transporter HKT1 // Mol. Plant Microbe Interact. 2008. V. 21 (6). P. 737–744. [DOI: 10.1094/MPMI-21-6-0737](https://doi.org/10.1094/MPMI-21-6-0737)