ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru

ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ГОРМОНПРОДУЦИРУЮЩИМИ И ФОСФАТМОБИЛИЗУЮЩИМИ БАКТЕРИЯМИ НА РОСТ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ЗАСОЛЕНИИ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Архипова Т.Н., Кузьмина Л.Ю., Кудоярова Г.Р.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа
E-mail: TNArkhipova@mail.ru

Представлены данные о влиянии предпосевной обработки семян пшеницы гормонпродуцирующими бактериями *Bacillus subtilis* ИВ-22 (продуцент цитокининов), *Pseudomonas extremaustralis* ИВ-К13-1А (ауксинпродуцирующая и фосфатмобилизующая бактерия) и *Advenella kashmirensis IB-K1* (фосфатмобилизатор) на рост, продуктивность, гормональный баланс и показатели водного обмена растений пшеницы на фоне засоления в полевых условиях. Бактеризация семян всеми штаммами стимулировала накопление массы побега растений пшеницы на фоне засоления на 14 сутки после всходов, но наибольшую прибавку давала предпосевная обработка семян штаммом *B. subtilis* ИВ-22. У растений только этого варианта обработки был выявлен более высокий уровень оводненности побега и повышенный осмотический потенциал по сравнению с растениями всех остальных вариантов. Также инокуляция цитокининпродуцирующей бактерии *B. subtilis* ИВ-22 в ризосферу привела к повышенному содержанию цитокининов, ауксинов, АБК, и более высокому соотношению ЦК/АБК в листьях по сравнению с контрольными растениями. При обработке семян штаммами *A. kashmirensis* ИВ-К1 и *P. extremaustralis* ИВ-К13-1А было зафиксировано пониженное содержание АБК, ИУК по сравнению с контролем. Содержание цитокининов при обработке *A. kashmirensis* ИВ-К1 также было пониженным, а при внесении *P. extremaustralis* ИВ-К13-1А не отличалось от контроля. Тем не менее, бактеризация семян всеми штаммами положительно влияла на урожайность растений при засолении, обеспечивая прибавку массы зерен на 30% при обработке цитокининпродуцирующей *B. subtilis* ИВ-22 и на 20% при обработке *A. kashmirensis* ИВ-К1 и *P. extremaustralis* ИВ-К13-1А. Обсуждается возможность участия неидентичных механизмов повышения солеустойчивости растений под влиянием различных штаммов микроорганизмов.

Ключевые слова: рострегулирующие ризосферные бактерии, солевой стресс, цитокинин, ауксин, АБК, пшеница

INFLUENCE OF BACTERIZATION OF SEEDS BY PHOSPHATOMOBILIZING AND HORMONE PRODUCING BACTERIA TO THE GROWTH OF WHEAT PLANTS UNDER SALTING IN THE FIELD

Arkhipova T.N., Kuzmina L.Yu., Kudoyarova G.R.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: TNArkhipova@mail.ru

Data are presented on the effect of pre-sowing treatment of wheat seeds with hormone-producing bacteria *Bacillus subtilis* IB-22 (cytokinin-producing bacteria), *Pseudomonas extremaustralis* IB-K13-1A (auxin-producing and phosphate-mobilizing bacteria) and *Advenella kashmirensis* IB-K1 on growth, hormonal balance and water relation of wheat plants under salinity in the field. Bacterization of seeds by all strains stimulated the accumulation of shoot mass of wheat plants on the 14th day after germination, but the pre-sowing treatment of seeds by *B. subtilis* IB 22 gave the greatest increase. A higher level of shoot water content and increased osmotic potential were revealed in plants of this treatment variant in comparison with plants of all other variants. Inoculation of the cytokinin-producing *B. subtilis* IB 22 into the rhizosphere also led to an increased content of cytokinins (CK), auxins, abscisic acid (ABA), and a higher ratio of CK / ABA in the leaves compared to control plants. Treating seeds with strains of *A. kashmirensis* IB-K1 and *P. extremaustralis* IB-K13-1A led to a reduced content of ABA and IAA compared to the control. The cytokinins content during treatment with *A. kashmirensis* IB-K1 was also reduced and during treatment by *P. extremaustralis* IB-K13-1A it did not differ from the control. Nevertheless, seeds bacterization by all strains positively affected the yield under salinity, providing an increase in grain mass by 30% when processing a cytokinin-producing *B. subtilis* IB 22 and by 20% when processing *A. kashmirensis* IB-K1 and *P. extremaustralis* IB-K13 -1A. The possibility of the participation of non-identical mechanisms for increasing the salt tolerance of plants under the influence of various strains of microorganisms is discussed.

Keywords: PGPR, salinity, cytokinin, auxin, abscisic acid, wheat

Поступила в редакцию: 27.11.2019

DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-4-564-573

ВВЕДЕНИЕ

Повышенная концентрация солей в почвенном растворе подавляет рост растений и снижает их продуктивность [Веселов и др., 2007]. По некоторым данным около 20% пахотных земель в мире подвержены засолению, и площади засоленных земель растут из-за роста аридности климата и применения орошения в земледелии [Shahid et al., 2018]. Поэтому постоянно ведется поиск путей повышения устойчивости растений к засолению. Один из способов решения этой проблемы основан на способности ризосферных бактерий увеличивать солеустойчивость возделываемых культур [Ilangumaran, Smith, 2017]. В литературе имеется немало работ, в которых показана стимуляция роста растений инокулированных разнообразными штаммами ризосферных бактерий в условиях солевого стресса [см. ссылки в обзоре Paul, Lade, 2014]. Их положительное влияние объясняют способностью бактерий нормализовать рост, водный обмен и фотосинтез, а также снижать уровень сопровождающего засоление оксидативного стресса через влияние на антиоксидантную систему растений. Многие из этих свойств бактерий объясняют их способностью синтезировать гормоны растений или влиять на их метаболизм в самих растениях [Kudoyarova et al., 2015]. Тем не менее, несмотря на большое количество публикаций, механизм повышения солеустойчивости растений под влиянием ризосферных бактерий остается не до конца понятным. Цель данной работы состояла в изучении влияния на рост, продуктивность, содержание гормонов и осмотический потенциал растений пшеницы при бактеризации семян штаммами *A. kashmirensis IB-K1, P. extremaustralis* IB-K13-1A *B. subtilis* IB-22, отобранных из коллекции Уфимского института УФИЦ РАН по их способности солюбилизировать фосфаты, а также синтезировать ауксины и цитокинины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта для изучения влияния бактеризации семян на рост, продуктивность, содержание гормонов и осмотический потенциал использовали растения твердой яровой пшенице *Triticum durum* Desf. (сорт Башкирская 27, районированный в Республике Башкортостан). Полевой опыт проводили в 2018 г. на территории Уфимского района. Почва на опытных делянках - агрочернозем глинисто-иллювиальный, характеризуется средней гумусированностью (6.3%), слабокислой реакцией среды, высоким содержанием поглощенных оснований с преобладанием кальция, средней обеспеченностью подвижным фосфором и щелочногидролизуемым азотом. Опытные делянки площадью 1 м^2 располагали в одну полосу в трехкратной повторности. Засоление создавали искусственно, поливая почву 10%-ным раствором хлорида натрия из расчета 10 л/м^2.

Для бактеризации семян были использованы грамположительные аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus subtilis* IB-22 [Архипова и др., 2006], и грамотрицательные – *Advenella kashmirensis* IB-K1 (ВКМ B- 3251) [Gilvanova et al., 2016а] и *Pseudomonas extremaustralis* IB-K13-1A (ВКМ B-3249) [Gilvanova et al., 2016б]. Все бактерии являются умеренными галофилами (5-7 % NaCl) [Кузьмина и др., 2018]. Бактериальные инокуляты для обработки семян получали культивированием штаммов на средах: *B. subtilis* IB-22– на среде K1G [Кузьмина и др., 2015], A. *kashmirensis* IB-K1 – на среде Г1G (вариант

среды К1G, где вместо крахмала была использована глюкоза в той же концентрации) и *P. extremaustralis* ІВ-К13-1А – на среде Кинг Б [King et al., 1954]. Штаммы микроорганизмов культивировали в колбах Эрленмейера с соответствующей питательной средой на шейкере (160 rpm): бациллы – в течение 96 ч при температуре 37°С, грамотрицательные бактерии – 48 часов при 28°С. Биомассу отделяли центрифугированием в течение 20 мин при 4000 об/мин, разводили водопроводной водой так, чтобы плотность инокулята при обработке растений составила 10^4–10^6 КОЕ/семя. Бактеризацию семян проводили с добавлением Na-карбоксиметилцеллюлозы и воды. Контролем служили растения пшеницы без бактериальной обработки семян (но обработанные Na-КМЦ) на фоне засоления.

На стадии 3-го листа определяли массу побегов, содержание в них гормонов и осмотический потенциал; в конце вегетации измеряли показатели структуры урожая.

Для оценки содержания гормонов их экстрагировали из побегов 80%-ным спиртом (в соотношении 1:10) в течение ночи. Затем отделенный фильтрацией спиртовый экстракт упаривали до водного остатка, который разделяли на аликвоты для определения цитокининов (одна порция) и ауксинов и абсцизовой кислоты (вторая порция). Цитокинины после их концентрирования на картридже С-18 (Waters Corporation, USA) разделяли с помощью тонкослойной хроматографии, как описано [Arkhipova et al., 2005] и определяли с помощью иммуноферментного анализа содержание зеатина, его рибозида и нуклеотида в соответствующих фракциях с помощью антител к рибозиду зеатина, обладающий сродством ко всем перечисленным производным цитокининов. Индолилуксусную (ИУК) и абсцизовую (АБК) кислоты экстрагировали, как описано [Veselov et al., 1992] и проводили их количественное определение с помощью соответствующих антител.

Образцы для измерения осмотического потенциала были получены путем замораживания и оттаивания тканей побегов и последующего центрифугирования. Осмотический потенциал полученного клеточного сока измеряли с помощью цифрового микроосмометра (CAMLAB Limited, UK). Оводненность побега рассчитывали по формуле (сырая масса - сух масса)/сырая масса.

Структурный анализ урожая включает в себя оценку высоты растений, продуктивной кустистости, длины главного колоса и подгонов, количество колосков, количество непродуктивных колосков, числа и массы зерен главного колоса и подгонов.

Статистическую обработку данных проводили по стандартным программам MS Excel. На рисунке и в таблице представлены средние значения и ошибка средней. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ.

Бактеризация семян всеми используемыми в работе штаммами стимулировала накопление массы побега растений пшеницы, которая на стадии третьего листа была больше, чем у необработанных (контрольных) растений на фоне засоления (рис.1). Наибольшее накопление массы побегов растений пшеницы наблюдали при предпосевной обработке *B. subtilis* ІВ-22.

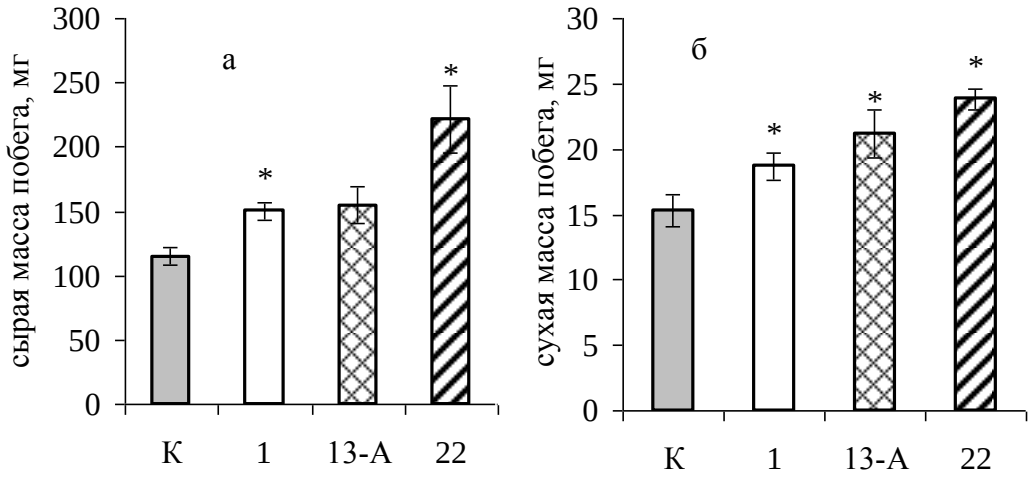

Рис. 1. Сырая (а) и сухая (б) масса побега растений пшеницы на стадии третьего листа при искусственном засолении в полевых условиях после бактеризации семян: 1 – *A. kashmirensis* IB-K1; 13-А – *Ps. extremaustralis* IB-K13-A; 22 – *B. subtilis* IB-22; К- вариант без бактеризации (n=8).
* различия по сравнению с контролем достоверны при $p < 0.05$, т-тест.

Определение оводненности побега выявило ее достоверно более высокий уровень у растений, обработанных цитокининпродуцирующей *B. subtilis* IB-22, в то время как содержание воды во всех остальных бактериальных вариантах достоверно не отличалась от контроля (рис. 2). Наблюдалось повышение уровня осмотически активных веществ у растений под влиянием *A. kashmirensis* IB-K1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A (достоверное в первом случае и тенденция – во втором), напротив обработка семян бациллами приводила снижению концентрации осмотически активных веществ. Также только в варианте бактеризации семян цитокининпродуцирующей *B. subtilis* IB-22 содержание хлорофилла в листьях растений пшеницы было ниже, чем в листьях растений без инокуляции.

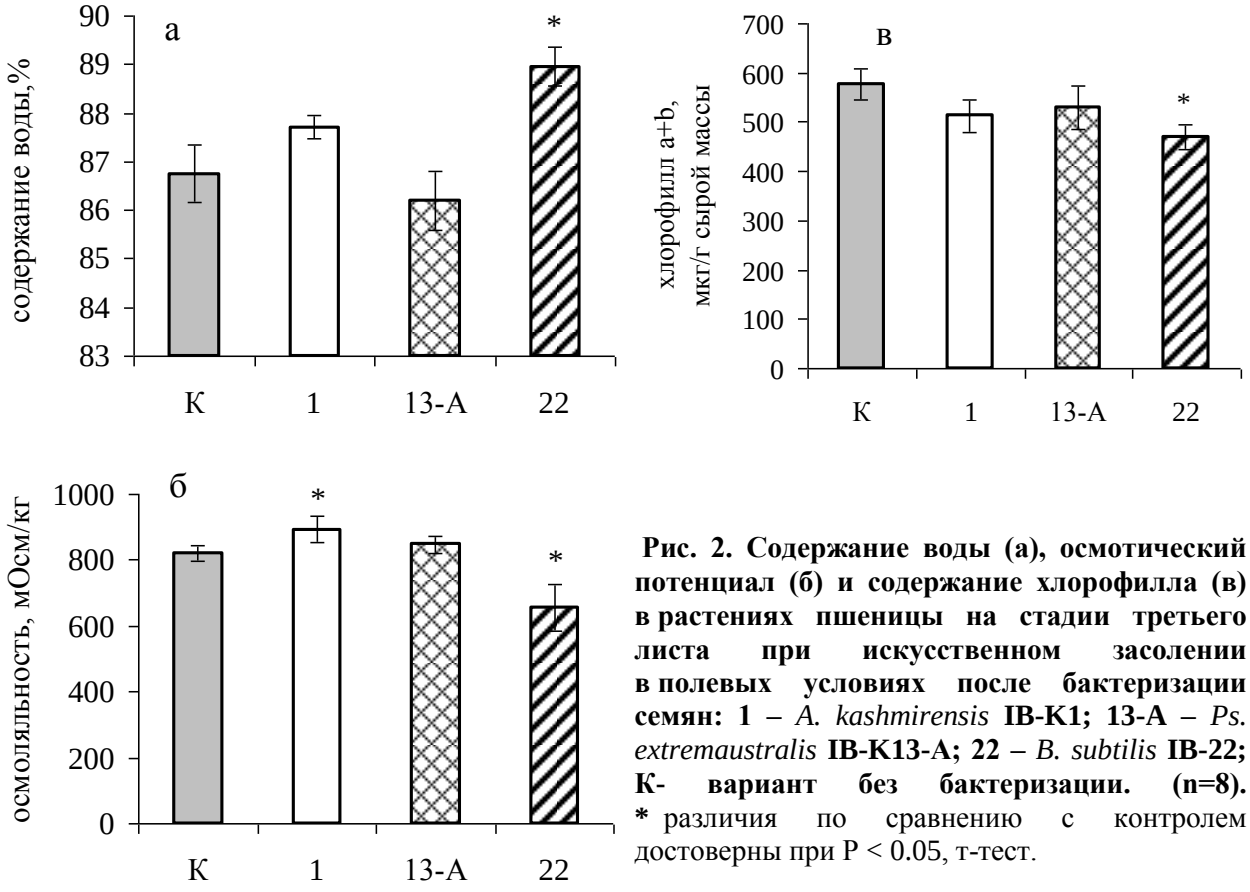

Рис. 2. Содержание воды (а), осмотический потенциал (б) и содержание хлорофилла (в) в растениях пшеницы на стадии третьего листа при искусственном засолении в полевых условиях после бактеризации семян: 1 – *A. kashmirensis* **IB-K1; 13-А –** *Ps. extremaustralis* **IB-K13-A; 22 –** *B. subtilis* **IB-22; К- вариант без бактеризации. (n=8).**
***** различия по сравнению с контролем достоверны при $P < 0.05$, т-тест.

В условиях засоления содержание ИУК и АБК в листьях было ниже при обработке семян штаммами *A. kashmirensis* IB-K1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A, и выше - в случае обработки *B. subtilis* IB-22, чем в листьях растений в варианте без бактеризации семян (табл. 1). Содержание цитокининов (зеатин, зеатинрибозид, зеатиннуклеотид) возрастало

Таблица 1. Концентрация гормонов в побегах растений пшеницы на стадии третьего листа после бактеризации семян при засолении в полевых условиях

Фитогормоны, нг/г сухой массы	**Контроль, без бактеризации семян на фоне засоления**	***Advenella kashmirensis* IB-K1**	***Pseudomonas extremaustralis* IB-K13-A**	***Bacillus. Subtilis* IB-22**
АБК	103 ± 9	67 ± 9*	87 ± 7*	129 ± 6*
ИУК	63± 6	45 ± 8	54 ± 6	90 ± 4*
Зеатин	61 ± 4	28 ± 5*	37 ± 5*	135 ± 10*
Зеатинрибозид	59 ± 5	21 ± 5*	90 ± 8*	153 ± 10*
Зеатиннуклеотид	55 ± 6	58 ± 6	50 ± 3	63 ± 4
Цитокинины, сумма	175	107	177	351
отношение ЦК/АБК	1,7	1,6	2,0	2,7

* различия по сравнению с контролем достоверны при $P < 0.05$ (n=4).

в 2 раза по сравнению с контролем при обработке семян *B. subtilis* IB-22, снижалось при обработке *A. kashmirensis* IB-K1 и не отличалось от контроля в случае *P. extremaustralis* IB-K13-1A. Наблюдалось изменение цитокининов по формам: содержание зеатиннуклеотидов не изменялось при бактеризации семян; значительным был уровень накопления зеатина (в 2 раза) и зеатинрибозида (в 2,5 раза) на фоне *B. subtilis* IB-22; при воздействии *P. extremaustralis* IB-K13-1A уровень зеатинрибозида был выше (в 1,5 раза), а уровень зеатина - ниже на 40% по сравнению с контролем. При воздействии *A. kashmirensis* IB-K1 содержание зеатина и зеатинрибозида было ниже, чем в контроле.

При засолении резко снижались всхожесть и выживаемость растений, в варианте без бактеризации количество растений на фоне искусственного засоления составляло 40% от количества растений в варианте без соли. Также при засолении была ниже и урожайность растений пшеницы, что проявлялось в отсутствии подгонов и в меньшей массе зерен в главном колосе. Необработанные бактериями растения имели массу зерен в 1,5 раза меньшую по сравнению с растениями, которые росли на почве без искусственного засоления [данные для сравнения получены в тех же условиях и взяты из статьи Arkhipova et al., 2019]. Также нужно отметить неравномерность в плотности роста растений на делянке: растения, выросшие в центре и по краям делянок, отличались друг от друга по количеству и продуктивности (в таблице 2 представлены средние значения показателей всех растений с делянки).

Предпосевная обработка семян бактериями в условиях засоления существенно не влияла на всхожесть растений (табл. 2), но увеличивала показатели структуры урожая. Масса зерен с главного колоса растений пшеницы, обработанных *B. subtilis* IB-22, была почти на 30% больше, чем у не инокулированных бактериями растений. В случае обработки *A. kashmirensis* IB-K1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A также наблюдалась прибавка массы зерен, но только на 20%. Увеличение массы зерен с главного колоса под влиянием бактеризации

Таблица 2. Структурный анализ урожая растений твердой яровой пшенице *Triticum durum* Desf. (сорт Башкирская 27) в полевом опыте при бактеризации семян фосфатмобилизирующими и гормон продуцирующими бактериями на фоне искусственного засоления.

Показатели структуры урожая	контроль, без бактеризации и засоления**	контроль без бактеризации, на фоне засоления	*A. kashmirensi* IB-K 1	*P.extremaustralis* IB-K13-1A	*B. subtilis* IB-22
Высота растения, см	75 ± 0,7	60,4 ± 0,9	61,2 ± 0,8	63,0 ±1,0*	67,0 ± 1,0*
Количество выживших растений, шт/м^2	430 ± 27	172 ± 9	198 ± 10	144 ± 7	175 ± 20
Главный колос					
Длина колоса, см	4,8±0,06	3,72 ± 0,06	3,86 ± 0,05	3,97 ± 0,07*	4,19 ± 0,07*
Число непродуктивных колосков, шт/колос	0,9±0,06	1,66 ± 0,08	1,28 ± 0,05*	1,43 ± 0,07*	1,21 ± 0,05*
Число колосков, шт/колос	12,4±0,16	9,8 ± 0,18	10,00 ± 0,12	10,00±0,16	10,7 ± 0,15*
Число зерен, шт/растение	20,7±0,42	14,21 ± 0,45	16,23 ± 0,36*	16,6±0,55*	17,23 ± 0,49*
Масса зерен (главный колос +подгон), г/растение	0,82±0,03	0,54 ± 0,02	0,65 ± 0,02*	0,64 ± 0,03*	0,69 ± 0,02*

* различия по сравнению с вариантом без обработки бактериями на засолении достоверны при p≤0.05, *t*-тест
** данные для контроля (без обработки, без засоления) взяты из статьи [Arkhipova et al., 2019].

складывалось из прибавки количества колосков, количества зерен в колосе, массы зерен и снижения числа непродуктивных колосков. При обработке *B. subtilis* IB-22 все эти показатели были максимальными.

ОБСУЖДЕНИЕ

Засоление снижало выживаемость и продуктивность растений пшеницы. Тем не менее, показатели роста и урожайности были выше у обработанных бактериями растений, что соответствует данным литературы о повышении солеустойчивости растений под влиянием некоторых ризосферных микроорганизмов [Ilangumaran, Smith, 2017]. Вместе с тем, сходное влияние всех трех изученных штаммов бактерий на рост растений реализовалось на фоне контрастных изменений в содержании гормонов: обработка семян цитокининпродуцирующим штаммом *B. subtilis* IB-22 повышала уровень всех трех гормонов (ИУК, АБК и цитокининов) по сравнению с контролем (необработанными бактериями растениями на фоне засоления), а обработка двумя другими штаммами приводила к снижению содержания гормонов. Эти результаты указывают на возможность участия неидентичных механизмов повышения солеустойчивости растений под влиянием различных штаммов микроорганизмов.

В литературе есть сведения как о повышении уровня АБК [Salomon et al., 2014], так и о его снижении в растениях под влиянием бактерий [Zhang et al., 2008]. При этом, как в работах, где было зарегистрировано накопления АБК в растениях, так и в случае снижения ее содержания под влиянием бактерий, авторы утверждают, что они наблюдали активацию роста растений. В нашей работе мы зарегистрировали как увеличение, так и снижение содержания АБК при бактеризации семян разными штаммами в одном и том же

эксперименте, что позволяет сравнить их действие на растения. Известно, что изменение уровня АБК прежде всего сказывается на устьичной проводимости [Davies et al., 2005] и в литературе есть сведения о том, что под влиянием бактерий зарегистрировано как повышение, так и снижение этого показателя. В случае закрытия устьиц положительное влияние на рост связывают с нормализацией водного обмена при дефиците воды [Salomon et al., 2014]. В тех же работах, где было показано повышение устьичной проводимости, авторы делают акцент на поддержание фотосинтеза [Zhang et al., 2008]. Таким образом, мы сталкиваемся с противоречивым результатом от закрытия устьиц: с одной стороны, закрытие устьиц помогает экономить воду, а с другой – нарушение газообмена в результате закрытия устьиц приводит к подавлению фотосинтеза. Для описания этого противоречия в англоязычной литературе применяют термин trade-off, т.е. компромисс между необходимостью экономить воду и ассимилировать углекислый газ [Ewers, 2013]. Хотя в наших экспериментах мы не измеряли устьичную проводимость, оводненность побега у растений, инокулированных штаммом *B. subtilis* ІВ-22, была выше, чем в контроле, что указывает на нормализацию водных отношений. Поддержание оводненности растений в этом случае могло быть связано не только со снижением устьичной проводимости (на фоне повышенного содержания АБК в листьях), но и с уменьшением гидравлического сопротивления, поскольку известна способность повышенного уровня АБК влиять на проведение воды по тканям растений за счет активации аквапоринов [Sharipova et al., 2015]. Пониженный уровень АБК, зарегистрированный при обработке растений штаммами *A. kashmirensis* ІВ-К1 и *P. extremaustralis* ІВ-К13-1А, мог способствовать более высокой устьичной проводимости и тем самым обеспечивать поддержание фотосинтеза. О том, что в нашем случае это действительно могло быть так, свидетельствует повышение уровня осмотически активных веществ у растений под влиянием *A. kashmirensis* ІВ-К1 и *P. extremaustralis* ІВ-К13-1А (достоверное в первом случае и тенденция – во втором), поскольку продукты фотосинтеза играют важную роль в накоплении осмотически активных веществ. Требуются дальнейшие исследования в лабораторных условиях для того, чтобы выявить те процессы, за счет которых стимуляции роста растений могла способствовать их инокуляция как бактериями, стимулирующими накопление АБК, так и бактериями, внесение которых приводит к снижению уровня этого гормона.

Также требуют объяснений те различия в изменении гормонального статуса растений под влиянием бактеризации разными штаммами, которые были обнаружены при анализе уровня цитокининов и ауксинов. Как и в случае АБК, было выявлено как повышение уровня этих гормонов (при бактеризации штаммом *B. subtilis* ІВ-22), так и их снижение (в случае штаммов *A. kashmirensis* ІВ-К1 и *P. extremaustralis* ІВ-К13-1А). Увеличение содержания цитокининов у растений, инокулированных *B. subtilis* ІВ-22, легко объяснить способностью данного штамма продуцировать эти гормоны, которая была выявлена нами ранее [Arkhipova et al., 2005]. Сложнее дело обстоит с *P. extremaustralis* ІВ-К13-1А, способность которого продуцировать ауксины и повышать их уровень в растениях также была продемонстрирована [Arkhipova et a., 2019]. Эти результаты можно объяснить тем, что бактерии способны влиять на гормональный статус не только через продукцию гормонов растений, но и через влияние на метаболизм гормонов в растениях, который может по-разному меняться в норме и при стрессовых воздействиях [Zhang et al., 2007; Dodd et al., 2010].

Ауксины и цитокинины, в отличие от АБК, относят к гормонам стимулирующего типа действия, что затрудняет интерпретацию их связи со стимулирующим действием *A. kashmirensis* IB-K1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A на рост растений пшеницы в условиях засоления. Тем не менее, есть сведения о том, что как ауксины [Iglesias et al., 2013], так и цитокинины [см. обзор Веселов и др., 2017], могут понижать устойчивость растений к стрессовым воздействиям, что соответствует данным о повышении устойчивости растений на фоне уменьшения уровня этих гормонов в растениях в наших опытах под влиянием штаммами *A. kashmirensis* IB-K1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A. Вместе с тем, есть сведения и о повышении устойчивости растений под влиянием ауксинов [Kim et al., 2013] и цитокининов [обзор Веселов и др., 2017], что соответствует нашим данным о повышении солеустойчивости растений пшеницы у растений под влиянием *B. subtilis* IB-22 на фоне возрастания уровня этих гормонов. Механизмы солеустойчивости, которые запускает повышенный уровень гормонов представляются более эффективными (по крайней мере в условиях наших экспериментов), поскольку на возрастание уровня гормонов под влиянием *B. subtilis* IB-22 обеспечивало более значительный рост стимулирующий эффект на фоне засоления.

Возможно, полученный положительный результат от инокуляции штаммами *A. kashmirensis* IB-K1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A может быть связан с повышением солюбилизации труднорастворимых фосфатов в неблагоприятных условиях. Ранее *in vitro* была показана фосфатмобилизирующая активность штаммов *A. kashmirensis* IBK1 и *P. extremaustralis* IB-K13-1A в растворении фитина и ортофосфат кальция с индексом солюбилизации 5-7, тогда как для культуры *B. subtilis* IB-22 этот показатель был не более 2. [Кузьмина и др., 2018; Arkhipova et al., 2019].

Таким образом, полученные нами результаты указывают на разнообразие реакций, которые могут обеспечивать повышение солеустойчивости растений и необходимости их всестороннего изучения. Бактерии трех изученных нами штаммов бактерий, вызывающие контрастные изменения гормонального статуса растений, но проявляющие сходный ростстимулирующий эффект, являются привлекательной моделью для дальнейшего изучения вклада различных механизмов в формирование солеустойчивости растений.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-0577_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Архипова Т.Н., Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Мартыненко Е.В., Кудоярова Г.Р. Влияние микроорганизмов, продуцирующих цитокинины, на рост растений // Биотехнология. 2006. № 4. С. 50–55.
2. 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.
3. Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудрякова Н.В., Кузнецов В.В. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 1. С. 19–32.
4. Кузьмина Л.Ю., Высоцкая Л.Б., Галимзянова Н.Ф., Гильванова Е.А., Рябова А.С., Мелентьев А.И. Новые штаммы фосфатмобилизующих бактерий, продуцирующих

ауксин, перспективные для сельскохозяйственной биотехнологии // Изв. Уфим. научн. Центра РАН. 2015. № 1. С. 40–46.

5. 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. 16-20. http://biomics.ru/year/2018/91-tom-10-1-2018.html
6. Arkhipova T.N., Melentiev A.I., Martynenko E.V., Kudoyarova G.R., Veselov S.U. Ability of bacterium Bacillus subtilis to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants // Plant and Soil. 2005. Т. 272. № 1-2. С. 201-209.
7. Arkhipova T.N., Galimsyanova N.F., Kuzmina L.Y., Vysotskaya L.B., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. // Effect of seed bacterization with plant growth-promoting bacteria on wheat productivity and phosphorus mobility in the rhizosphere. Plant, Soil Environ., 2019. V. 65 № 6. P. 313-319.
8. Davies W.J., Kudoyarova G., Hartung W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought // Journal of Plant Growth Regulation. 2005. Т. 24. № 4. С. 285-295.
9. Dodd I.C., Zinovkina N.Y., Safronova V.I., Belimov A.A. Rhizobacterial mediation of plant hormone status // Ann. Appl. Biol. 2010. V. 157. № 3. P. 361–379.
10. Ewers B.E. Understanding stomatal conductance responses to long-term environmental changes: a Bayesian framework that combines patterns and processes // Tree Physiol. 2013. V. 33. № 2. P. 119–122.
11. Gilvanova E.A., Kuzmina L.Y., Galimzianova N.F., Melentiev A.I., Ryabova A.S. *Advenella kashmirensis* partial 16S rRNA gene, strain IB-K1 // Europ. Nucleotide Archive. 2016. Acce. LT617887. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/LT617887
12. Gilvanova E.A., Kuzmina L.Y., Galimzianova N.F., Melentiev A.I., Ryabova A.S. *Pseudomonas extremaustralis* partial 16S rRNA gene, strain IB-K13-1A // Europ. Nucleotide Archive. 2016. Acce. LT617886. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/LT617886.1
13. Iglesias M.J., Terrile M.C., Anahí C. Auxin and salicylic acid signalings counteract during the adaptive response to stress // Plant Signal Behav. 2011. Mar; 6(3): 452–454.
14. Ilangumaran G., Smith D.L. Plant Growth Promoting Rhizobacteria in Amelioration of Salinity Stress: A Systems Biology Perspective // Front. Plant Sci. 8: 1768. DOI: 10.3389/fpls.2017.01768
15. Kim J.I., Baek D., Park H.C., Chun H.J., Oh D.H., Lee M.K., Cha J.Y., Kim W.Y., Kim M.C., Chung W.S., Bohnert H.J., Lee S.Y., Bressan R.A., Lee S.W., Yun D.J. Overexpression of Arabidopsis YUCCA6 in potato results in high-auxin developmental phenotypes and enhanced resistance to water deficit // Mol. Plant 2013. V. 6. P. 337–349
16. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescin // J. Lab. Clin. Med. 1954. V. 44. P. 301–307.
17. Kudoyarova G.R., Arkhipova T.N., Melent'ev A.I. Role of bacterial phytohormones in plant growth regulation and their development // In: Bacterial Metabolites in Sustainable Agroecosystem, Sustainable Development and Biodiversity. Ed. Maheshwari D.K. Springer, Cham, 2015. V. 12. P. 69–86.

18. Paul D., Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review // Agronomy for Sustainable Development. 2014. V. 34 (4), P. 737-752.
19. Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M., Piccoli P. Bacteria isolated from roots and rhizosphere of Vitis vinifera retard water losses, induce abscisic acid accumulation and synthesis of defense-related terpenes in in vitro cultured grapevine // Physiol. Plant. 2014. V. 151. № 4. P. 359–374.
20. Sharipova G., Veselov D., Kudsoyarova G., Fricke W., Dodd I., Katsuhara M., Furuichi T., Ivanov I., Veselov S. Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA deficient barley mutant Az34 // Annals of Botany. 2016. V. 118 (4) P. 777-785 DOI: 10.1093/aob/mcw117
21. 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, 2018. P. 43-53. DOI: 10.1007/978-3-319-96190-3_2
22. Veselov, S.Yu., Kudoyarova, G.R., Egutkin, N.L., Gyuli-Zade, V.G., Mustafina, A.R., Kof, E.K., 1992. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid // Physiol. Plant. V. 86. P. 93–96.
23. Zhang H., Kim M.S., Krishnamachari V., Payton P., Sun Y., Grimso M., Fara M.A., Ryu C. M., Allen R., Melo I.S., Paré P.W. Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in Arabidopsis // Planta. 2007. V. 226. № 4. P. 839–851.
24. Zhang H., Xie X., Kim M.S., Kornyeyev D.A., Holaday S., Paré P.W. Soil bacteria augment *Arabidopsis* photosynthesis by decreasing glucose sensing and abscisic acid levels in planta // Plant J. 2008. V. 56. № 2. P. 264–273.