

Влияние PGP-бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK на гормональный баланс и рост контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы в условиях дефицита почвенной влаги

А. В. ФЕОКТИСТОВА, М. Д. ТИМЕРГАЛИН, Т. В. РАМЕЕВ, С. Н. СТАРИКОВ, Г. Р. КУДОЯРОВА, С. П. ЧЕТВЕРИКОВ

Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, просп. Октября, 69, Уфа, 450054, Российская Федерация

Резюме. Исследования проводили с целью выявления эффективности применения штамма ауксинпродуцирующих ризосферных бактерий для защиты от засухи растений пшеницы, различающихся по засухоустойчивости сортов. Для постановки экспериментов были отобраны сорта мягкой яровой пшеницы Кинельская юбилейная (засухоустойчивый, 4 балла по пятибалльной шкале засухоустойчивости Огородникова) и Екатерина (менее устойчивый, 2 балла), а также штамм бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK, синтезирующий 2000 нг/мл ауксина и 12 нг/мл абсцизовой кислоты. Пшеницу выращивали на светоплощадке в сосудах с почвой по 5 растений в каждом в 6-кратной повторности. Обработку растений проводили в период формирования третьего листа путем однократного опрыскивания суспензией бактерий (титр 10^8 КОЕ/мл), контрольные растения обрабатывали водой. Засуху создавали путем сокращения полива до 30 % от полной влагоемкости почвы, контроль – на уровне 60 %. Образцы для определения гормонов отбирали на 3 сутки после обработки, ростовые параметры определяли через 2 недели. В условиях засухи бактериальная обработка стимулировала рост побегов и корней растений сорта Екатерина в 1,6 и 1,2 раза, по сравнению с контролем, что сопровождалось снижением стрессовой абсцизовой кислоты в растениях на 38 %. При этом содержание ауксина в побегах увеличивалось в 3 раза, в корнях – снижалось в 6 раз. На рост растений сорта Кинельская юбилейная бактерии не оказывали положительного влияния, что связано с увеличением количества АБК на 44 %. Отличался и ауксиновый баланс растений этого сорта: происходило увеличение содержания ауксина в корнях в 4 раза и снижение в побегах в 2 раза. Штамм бактерий благоприятно влиял только на неустойчивый к засухе сорт пшеницы и, вероятно, может быть эффективным для поддержания роста растений таких генотипов в кратковременные засушливые периоды.

Ключевые слова: *Enterobacter ludwigii* BLK, *Triticum aestivum* L., абсцизовая кислота, ауксины, относительное содержание воды, засуха

Сведения об авторах: А. В. Феоктистова, кандидат биологических наук, научный сотрудник (e-mail: feoktistova.arisha@yandex.ru); М. Д. Тимергалин, кандидат биологических наук, научный сотрудник; Т. В. Рамеев, младший научный сотрудник; С. Н. Стариков, младший научный сотрудник; Г. Р. Кудоярова, доктор биологических наук, зав. лабораторией; С. П. Четвериков, доктор биологических наук, зав. лабораторией.

Для цитирования: Влияние PGP-бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK на гормональный баланс и рост контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы в условиях дефицита почвенной влаги / А. В. Феоктистова, М. Д. Тимергалин, Т. В. Рамеев и др. // Достижения науки и техники АПК. 2024. Т. 38. № 5. С. 10–15. doi: 10.53859/02352451_2024_38_5_10

The influence of PGP bacteria *Enterobacter ludwigii* BLK on the hormonal balance and growth of wheat varieties with contrasting drought resistance under conditions of soil moisture deficiency

A. V. Feoktistova, M. D. Timergalin, T. V. Rameev, S. N. Starikov, G. R. Kudoyarova, S. P. Chetverikov

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, prosp. Oktyabrya, 69, Ufa, 450054, Russian Federation

Abstract. The research aimed to determine the effectiveness of using a strain of auxin-producing rhizosphere bacteria to protect wheat plants of different drought-resistant varieties from drought. To carry out the experiments, we selected the soft spring wheat varieties Kinelskaya Yubileynaya (drought-resistant, 4 points on Ogorodnikov's five-point drought resistance scale) and Ekaterina (less resistant, 2 points), as well as the bacterial strain *Enterobacter ludwigii* BLK, which synthesises 2000 ng/ml of auxins and 12 ng/ml of abscisic acid. Wheat was grown on a light platform in containers with soil, 5 plants each, in 6 repetitions. Plants were treated during the formation of the third leaf by single spraying with a suspension of bacteria (titre 10^8 CFU/ml), control plants were treated with water. Drought was created by reducing irrigation to 30% of the total moisture capacity of the soil; control was at 60%. Samples for hormones were taken on the 3rd day after treatment, growth parameters were determined after 2 weeks. Under drought conditions, bacterial treatment stimulated the growth of shoots and roots of plants of the Ekaterina variety by 1.6 and 1.2 times compared to the control, which was accompanied by a decrease in stress abscisic acid in plants by 38%. At the same time, the auxin content in the shoots increased 3 times, in the roots it decreased 6 times. Bacteria did not have a positive effect on the growth of plants of the Kinelskaya Yubileiny variety, which is associated with an increase in the amount of ABA by 44%. The auxin balance of plants of this variety also differed: there was a 4-fold increase in auxin content in the roots and a 2-fold decrease in the shoots. The bacterial strain had a beneficial effect only on a drought-tolerant wheat variety and is likely to be effective in maintaining the growth of plants of such genotypes during short-term dry periods.

Keywords: *Enterobacter ludwigii* BLK; *Triticum aestivum* L.; abscisic acid; auxins; relative water content; drought

Author Details: A. V. Feoktistova, Cand. Sc. (Biol.), research fellow (e-mail: feoktistova.arisha@yandex.ru); M. D. Timergalin, Cand. Sc. (Biol.), research fellow T.V. Rameev, Junior researcher; S. N. Starikov, junior research fellow; G. R. Kudoyarova, D. Sc. (Biol.), head of laboratory; S. P. Chetverikov, D. Sc. (Biol.), head of laboratory.

For citation: Feoktistova AV, Timergalin MD, Rameev TV, et al. [The influence of PGP bacteria *Enterobacter ludwigii* BLK on the hormonal balance and growth of wheat varieties with contrasting drought resistance under conditions of soil moisture deficiency]. Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2024;38(5):10–5. Russian. doi: 10.53859/02352451_2024_38_5_10

Использование бактерий, выделенных из ризосферы, для стимуляции роста растений – широко распространенная практика в сельском хозяйстве. Такие микроорганизмы способны повышать урожайность

в различных условиях окружающей среды, что проявляется также при стрессовых воздействиях неблагоприятных факторов, например, засухи. Благодаря активизации роста корней и улучшению доступности элементов

минерального питания увеличивается устойчивость и урожайность сельскохозяйственных культур [1]. Этот эффект объясняют тем, что микроорганизмы способны продуцировать гормоны растений и их функциональные аналоги [2, 3] и, тем самым, активировать рост как корней, так и побегов. В частности, бактерии, синтезирующие ауксины, играют важную роль в развитии растительного организма [4]. Ауксины участвуют в регуляции роста и развития растений, в первую очередь стимулируя развитие корневой системы [5]. При этом применение экзогенного ауксина в высоких концентрациях подавляет рост побегов и корней [6]. Одновременно бактерии способны разрушать гормоны и их предшественники, что также может влиять на рост растений.

Обработка растений бактериями не всегда приводит к желаемому результату – стимуляции роста. Микроорганизмы могут по-разному влиять на ростовые характеристики растений различных генотипов [7]. Однако зависимость стимулирующего действия бактерий от особенностей растений остается слабо изученной.

Цель исследования – оценка эффективности биопрепарата на основе штамма ауксинпродуцирующих ризосферных бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK для защиты от засухи различающихся по засухоустойчивости сортов пшеницы.

Условия, материалы и методы. Для работы были отобраны два контрастных по засухоустойчивости сорта мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. – Кинельская юбилейная и Екатерина [8].

В предварительных экспериментах по оценке относительной засухоустойчивости растений методом проращивания семян в растворе с повышенным осмотическим давлением (маннит, ПЭГ 6000) было показано, что проросткам пшеницы сорта Кинельская юбилейная оно наносит меньший вред, чем проросткам сорта Екатерина. На этом основании был сделан предварительный вывод о контрастной засухоустойчивости изучаемых генотипов.

Кинельская юбилейная характеризуется комплексной устойчивостью к стрессовым факторам, обладает высокой засухо- и жаростойкостью (4 балла по пятибалльной шкале, разработанной А. Я. Огородниковым с модификациями [9]). Сорт рекомендован для возделывания в условиях лесостепной и переходной в степную зон Средневолжского, Центрально-Черноземного и Уральского регионов Российской Федерации, включен в Госреестр по Средневолжскому и Уральскому регионам (<http://reestr.gossort.com/reestr/sort/8756302>).

Сорт Екатерина менее устойчива к неблагоприятным погодным условиям (2 балла по модифицированной шкале Огородникова). Включен в Госреестр по Волго-Вятскому и Западно-Сибирскому регионам. Рекомендован для возделывания в Свердловской и Тюменской областях, Пермском крае и Республике Алтай (<http://reestr.gossort.com/reestr/sort/8756414>).

В работе использовали штамм бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK, способный к синтезу и деструкции фитогормонов. Штамм депонирован в ВКМ под номером В-3652D и ранее была показана его способность повышать урожайность кормовых трав [10]. Бактерии культивировали в питательной среде Кинг Б [11] в колбах Эрленмейера на термостатируемом шейкере (160 об./мин) при температуре 28 °C в течение 72 ч. Посев штамма выполняли из суспензий бактериальных клеткок в стерильной водопроводной воде так, чтобы их исходный титр в питательной среде составлял $(1,0 \pm 0,5) \times 10^6$ КОЕ/мл.

Для исследования деструкции фитогормонов культурой бактерий их выращивали в конических колбах на

термостатируемом шейкере (160 об./мин) при температуре 28 °C в течение 4 суток в среде с добавлением фитогормонов. Для этого использовали минеральную основу среды Раймонда [12], в которую после автоклавирования вносили индолил-3-уксусную (ИУК) или абсцисовую (АБК) кислоты в количестве 250 мг/л. Культуральную жидкость подвергали центрифугированию при 8000 g с последующей ультрафильтрацией через кассеты с диаметром пор 1 кДа («SARTOCOON Slice Cassete», Германия). Способность бактерий к деструкции гормонов растений оценивали по уменьшению концентрации соответствующих гормонов при их добавлении в исходную культуральную среду [13].

Синтез и деструкцию фитогормонов оценивали на жидкостном tandemном хромато-масс-спектрометре LCMS-IT-TOF («Shimadzu», Япония) в ЦКП УФФИЦ РАН «Агидель». Прибор LCMS-IT-TOF работал с использованием ионизации электрораспылением (ESI) в режиме отрицательных ионов со следующими параметрами: высоковольтный зонд – -3,5 кВ; поток распыляющего газа – 1,5 л/мин; температура CDL – 50 °C; температура термоблока – 50 °C; давление газа-осушителя – 150 кПа; напряжение детектора TOF – 1,6 кВ. Хроматографическое разделение осуществляли в колонке PerfectSil Target ODS-3 HD 5µm (150×4,6 mm) («MZ-Analysentechnik», Германия). В качестве подвижной фазы использовали 50 %-ный раствор ацетонитрила в 0,1 %-ной уксусной кислоте при скорости элюирования 0,4 мл/мин. Объем вводимой пробы – 5 мкл. Концентрацию ИУК и АБК оценивали по калибровочной кривой, построенной с использованием стандартов (Sigma-Aldrich, США) в интервале концентраций 50...100000 нг/мл.

Нитрогеназную активность бактерий определяли по их способности восстанавливать ацетилен, используя этилен в качестве маркера, методом газовой хроматографии [14].

Семена пшеницы проращивали в течение 2-х суток и пересаживали по 5 шт. в сосуды объемом 0,5 л, заполненные смесью песка с почвой в соотношении 1:9, по 6 сосудов каждого варианта. Работу проводили на светоплощадке при плотности потока фотонов ФАР 190 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, 14-часовом фотопериоде и температуре 22/26 °C (ночь/день соответственно). Влажность почвы поддерживали путем ежедневного полива на уровне 60 % от полной влагемкости почвы (ПВП). Дефицит воды создавали, сокращением полива до 30 % от ПВП. На седьмые сутки после появления всходов их опрыскивали культурами бактерий из расчета 5×10⁷ КОЕ на один сосуд. Количество АБК и ИУК в растительных тканях, а также относительное содержание воды (ОСВ) определяли на третьи сутки после обработки, а ростовые параметры – через 2 недели.

ОСВ в листьях рассчитывали по формуле Barrs и Weatherley [15]. Срезанные с растений листья немедленно взвешивали (сырая масса). Сырая масса каждого образца составляла не менее 0,5 г. Для достижения тургорной массы листья помещали в дистиллированную воду в закрытом сосуде, которые выдерживали в темноте 12 ч при 4 °C. Затем их помещали в бюксы и на 24 ч убирали в предварительно разогретый сушижаровой шкаф при 80 °C до достижения сухой массы. Все измерения массы выполняли с использованием аналитических весов. Величины сырой, тургорной и сухой массы использовали для расчета ОСВ:

$$ОСВ (\%) = [(сырая\ масса - сухая\ масса) / (тургорная\ масса - сухая\ масса)] \times 100.$$

Содержание гормонов в растениях определяли методом иммуноферментного анализа. Побеги и

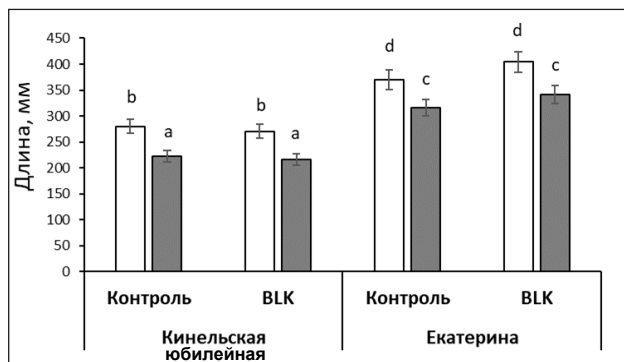


Рис. 1. Длина побегов у растений пшеницы сортов Кинельская юбилейная и Екатерина при оптимальном поливе и в условиях засухи через 2 недели после инокуляции штаммом бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK (здесь и на рис. 2, 3, 4 проводили сравнение всех выборок, как независимых, статистически значимые различия обозначены разными буквами, $p \leq 0,05$, $n = 15$, ANOVA, тест Дункана): □ – полив, ■ – засуха. корни гомогенизировали и экстрагировали 80 %-ным этиловым спиртом. Спиртовой экстракт упаривали до водного остатка, после центрифугирования котрого отбирали аликвоты супернатанта для анализа. Очистку и концентрирование ИУК и АБК проводили по модифицированной схеме с уменьшением объема [16].

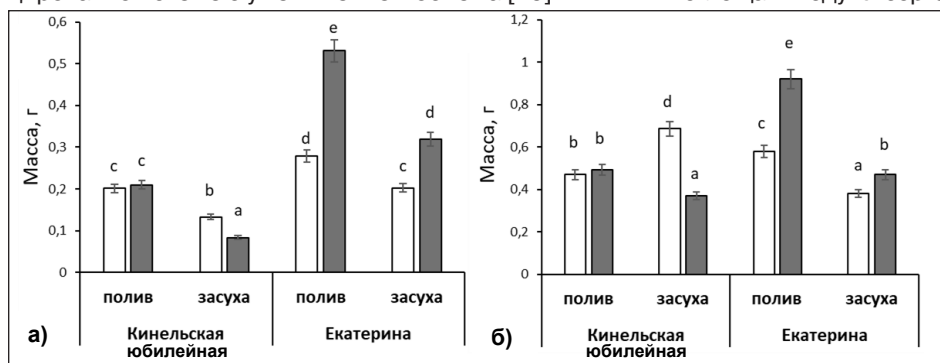


Рис. 2. Масса побегов (а) и корней (б) у растений пшеницы сортов Кинельская юбилейная и Екатерина при оптимальном поливе и в условиях засухи через 2 недели после инокуляции штаммом бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK: □ – контроль, ■ – BLK.

Данные обрабатывали с использованием программного обеспечения Statistica (Statsoft) (версия 10) и MS Excel. На рисунках их представляли в виде среднего значения $\pm$ стандартная ошибка. Значимость различий оценивали методом статистического анализа ANOVA с тестом Дункана ($p \leq 0,05$).

Результаты и обсуждение. Исследуемый штамм PGP-бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK проявлял способность синтезировать значительные количества ауксинов в виде индолилуксусной кислоты (2000 нг/мл), некоторое количество абсцизовой кислоты (12 нг/мл), не продуцировал цитокинины, а также обладал нитрогеназной активностью (18,2 нмоль C_2H_4 /ч/мл), то есть способностью фиксировать атмосферный азот.

Результаты анализа ВЭЖХ-МС подтвердили способность к деструкции ИУК штаммом на 72 % за четверо суток культивирования при её исходном уровне 250 мкг/л.

В условиях дефицита почвенной влаги длина побегов снижалась у растений обоих сортов; обработка штаммом бактерий не влияла на величину этого показателя. Длина побегов у незасухоустойчивого сорта Екатерина изначально была на 25 % больше, чем у второго сорта (рис. 1).

Предварительные исследования показали более высокую устойчивость растений сорта Кинельская юби-

лейная к стрессу, вызванному добавлением осмотически активных веществ в питательную среду. Последующие эксперименты с уменьшением уровня полива растений, которые росли в почве, подтвердили более высокую засухоустойчивость растений сорта Кинельская юбилейная. Она проявлялась в том, что суммарная масса растений этого сорта (побег + корни) не только не снижалась под влиянием засухи, но и возрастала из-за активации роста корней. Так, в отсутствие засухи масса 2-недельных растений сорта Екатерина была больше, чем у сорта Кинельская юбилейная (в 1,5 раза по массе побега и почти в 2 раза по массе всего растения). Различий по массе корней и побегов при обработке бактерией засухоустойчивого сорта Кинельская юбилейная не наблюдали, в то время как у сорта Екатерина отмечали прибавку почти в 2 раза. В условиях засухи, масса побега была на 25...28 % ниже, чем в ее отсутствии, у обоих изученных сортов. Одновременно масса корней растений сорта Кинельская юбилейная возрастала, по сравнению с растениями, получавшими достаточное количество воды, в 1,5 раза. У растений сорта Екатерина масса корней на фоне засухи была на 35 % меньше, чем без нее. Активация роста корней – адаптивная реакция растений на дефицит воды, увеличивающая способность корневой системы поглощать воду. У сорта Екатерина она отсутствовала,

и засуха подавляла рост как побега, так и корней, что подтверждает более низкую засухоустойчивость этого сорта, по сравнению с Кинельской юбилейной.

Бактериальная обработка тормозила рост побегов и корней у засухоустойчивого сорта при дефиците почвенной влаги на 40 и 45 % соответственно (рис. 2). На неустойчивый сорт такое количество бактериального ауксина оказывало положительное воздействие, при

поливе масса побегов возрастала с 0,28 г до 0,53 г, при засухе – с 0,20 г до 0,32 г, масса корней увеличивалась – соответственно в 1,6 и 1,2 раза.

Таким образом, у устойчивого сорта реакция на засуху проявлялась в относительной активации роста корней на 45...50 %, а у сорта Екатерина соотношение массы корень/побег не менялось, как в условиях обработки штаммом бактерий, так и без нее (рис. 3).

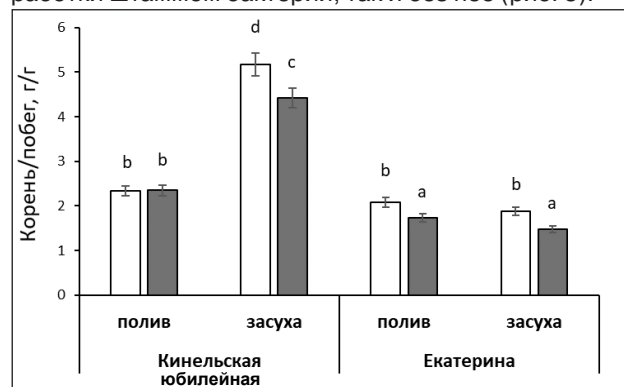


Рис. 3. Соотношение массы корня и побега у растений пшеницы сортов Кинельская юбилейная и Екатерина при оптимальном поливе и в условиях засухи через 2 недели после инокуляции штаммом бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK: □ – контроль, ■ – BLK.

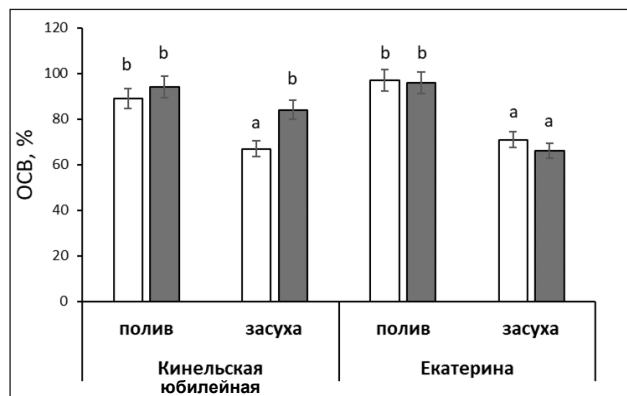


Рис. 4. Относительное содержание воды (OCB) в растениях пшеницы сортов Кинельская юбилейная и Екатерина при оптимальном поливе и в условиях засухи через 3 дня после инокуляции штаммом бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK: □ – контроль, ■ – BLK.

В условиях дефицита почвенной влаги относительное содержание воды (OCB) в побегах растений пшеницы снижалось на 25 %, а обработка растений штаммом бактерий повышала величину этого показателя до уровня контроля только у засухоустойчивого сорта (рис. 4).

Кроме того, можно отметить связь между изменением уровня АБК под влиянием засухи и бактерий с ростовой реакцией растений. В отсутствие засухи бактериальная обработка увеличивала концентрацию АБК в побегах и корнях на 46 и 72 % соответственно (см. табл.) и ее сум-

Таблица. Концентрация АБК и ИУК в побегах и корнях (в расчете на 1 г сырой массы) и содержание в растениях пшеницы сортов Кинельская юбилейная и Екатерина при оптимальном поливе и в условиях засухи через 3 дня после инокуляции штаммом бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK*

Содержание гормонов, нг/г сырой массы		Кинельская юбилейная				Екатерина			
		полив		засуха		полив		засуха	
		контроль	BLK	контроль	BLK	контроль	BLK	контроль	BLK
АБК	побег	32,6±1,6 ^b	59,3±3,0 ^d	47,2±2,4 ^c	49,3±2,4 ^c	68,9±3,4 ^e	7,3±0,4 ^a	25,5±1,3 ^b	102,5±5,1 ^f
	корень	20,2±1,0 ^c	110,4±5,5 ^e	40,3±2,1 ^d	88,2±4,4	10,6±0,5 ^b	2,2±0,1 ^a	158,7±7,9 ^f	17,3±0,9 ^{bc}
	растение	16,1±0,8 ^b	66,9±3,3 ^e	33,9±1,6 ^{cd}	36,8±1,6 ^d	25,3±1,3 ^c	5,9±0,2 ^a	65,5±3,0 ^e	40,9±2,1 ^d
ИУК	побег	13,1±0,6 ^b	4,0±0,2 ^a	32,1±1,4 ^c	16,3±0,9 ^b	61,4±3,0 ^d	52,4±2,6 ^d	16,8±0,9 ^b	53,0±2,3 ^d
	корень	3,1±0,1 ^a	5,0±0,3 ^{ab}	4,8±0,2 ^{ab}	21,0±1,0 ^c	10,4±0,4 ^b	7,9±0,3 ^b	38,2±1,6 ^d	6,2±0,3 ^b
	растение	4,1±0,2 ^a	3,3±0,2 ^a	7,5±0,4 ^b	9,1±0,4 ^b	23,1±1,1 ^c	35,1±1,6 ^d	17,9±0,9 ^c	19,8±0,9 ^c

*сравнение всех выборок проводили как независимых, статистически значимые различия обозначены разными буквами, $p \leq 0,05$, $n = 9$ (ANOVA, Duncan's test).

марное содержание во всем растении сорта Кинельская юбилейная на 75 %. Реакция растений сорта Екатерина при нормальном поливе была диаметрально противоположной – наблюдали резкое снижение концентрации (на 90 % в побеге и на 78 % в корне) этого гормона в растениях. В отсутствие бактериальной обработки засуха сопровождалась накоплением АБК в побегах растений сорта Кинельская юбилейная в 1,5 раза и в корнях – в 2 раза, в то время как у сорта Екатерина уровень этого гормона в корнях возрастал в 15 раз, а в побеге снижался на 37 %. При этом уровень накопления АБК в корнях сорта Кинельская юбилейная под влиянием засухи был ниже, чем под воздействием бактериальной обработки. На фоне засухи бактериальная обработка повышала накопление АБК (на 55 %) в корнях растений сорта Кинельская юбилейная, но не влияла на ее уровень в побеге. При бактериальной обработке растений сорта Екатерина уровень АБК на фоне засухи возрастал в побеге в 4 раза, а в корнях снижался в 9 раз.

В отсутствие засухи торможение роста растений сорта Кинельская юбилейная под влиянием бактерий происходило одновременно с повышением уровня АБК в растениях (на 75 %), а стимуляция бактериями роста растений сорта Екатерина совпадала с резким сни-

жением содержания АБК, как в условиях нормальной доступности воды, так и при ее дефиците (в последнем случае наиболее заметным было снижение уровня АБК в корнях сорта Екатерина под влиянием бактерий, на 76 и 39 % соответственно).

Известно, что АБК часто выступает в качестве ингибитора роста, подавляя стимуляцию удлинения клеток побега и ветвление корней под влиянием ауксинов [17].

В контексте задач, которые стояли перед нами, принципиально важно было то, что растения изучаемых сортов резко различались по ростовой реакции на бактериальную обработку. У неустойчивого сорта бактерии стимулировали рост, как в нормальных условиях, так и на фоне засухи. В то же время у устойчивого сорта в отсутствии засухи влияния бактерий на рост не регистрировали, а на фоне засухи бактерии даже ингибировали накопление массы побегов и корней.

Изучаемый штамм бактерий был выбран для дальнейших исследований потому, что он отличался высоким уровнем продукции ауксинов [18]. При достаточном увлажнении концентрация ауксинов в побегах растений сорта Екатерина была в 5 раз выше, чем у растений сорта Кинельская юбилейная. Под влиянием бактериальной обработки растений в этих условиях концентрация ИУК в побеге сорта Кинельская юбилейная в 3 раза снижалась, а в корнях не менялась, у растений сорта Екатерина существенного влияния на уровень ауксина не наблюдали как в побегах, так и корнях (см. табл.).

Засуха увеличивала содержание ИУК в побегах не-

обработанных бактериями растений сорта Кинельская юбилейная с 13 до 32 нг/г и не влияла на величину этого показателя в корнях. На этом фоне бактериальная обработка увеличивала уровень ауксина в корнях (с 4,8 до 21 нг/г) и снижала в побеге (с 32,1 до 16,3 нг/г). Гормональная реакция растений сорта Екатерина на засуху и бактериальную обработку резко отличалась. У необработанных бактериями растений сорта Екатерина засуха приводила к накоплению ауксина в корнях и к снижению – в побегах примерно в 3 раза. Бактериальная обработка растений этого сорта на фоне засухи в 3 раза увеличивала уровень ауксина в побеге и в 6 раз снижала – в корнях.

Однако в расчете на целое растение повышение уровня ауксинов было зарегистрировано только при обработке растений сорта Екатерина в отсутствие засухи (с 23,1 до 35,1 нг/растение). Отсутствие повышения уровня ауксинов в растениях под влиянием бактерий, которое было зарегистрировано во всех остальных случаях в экспериментах, совпадает с результатами отдельных исследователей [19]. Неспособность штамма бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK повышать уровень ИУК в растениях может быть обусловлено тем, что они могут не только продуцировать ауксины, но и разрушать их.

Тем не менее, прослеживалась связь между изменением концентрации ауксинов и ростовой реакцией растений, под влиянием засухи и бактериальной обработки. Так, при нормальном увлажнении большей массы растений сорта Екатерина соответствовал повышенный уровень ауксинов в побегах (в 4,7 раз), по сравнению со вторым сортом, а уменьшению накопления массы побега у необработанных бактериями растений этого сорта под влиянием засухи соответствовало снижение уровня ИУК в побегах в 3,8 раза. На фоне засухи увеличение массы побегов у растений сорта Екатерина под влиянием бактериальной обработки происходило на фоне повышения содержания ауксинов в побегах в 3,3 раза, а у растений сорта Кинельская юбилейная в этих условиях снижение содержания в 2 раза ауксинов в побегах, обработанных бактериями растений, сопровождалось торможением накопления массы побега. Обнаруженное в экспериментах соответствие между содержанием ИУК в побегах и массой побега совпадает с данными литературы о способности ауксинов влиять на накопление массы побегов [20].

Активация роста корней под влиянием засухи у растений сорта Кинельская юбилейная было зарегистрировано одновременно с повышением уровня ауксинов в побегах. Еще один пример – активация роста корней на фоне засухи у растений сорта Екатерина под влиянием бактерий, которая происходила одновременно с увеличением уровня ауксинов в побегах, и, напротив, торможение накопления массы корней под влиянием бактерий, совпадающее со снижением уровня ауксинов в побегах растений сорта Кинельская на фоне засухи. Влияние бактерий на уровень гормонов в растениях реализуется не только благодаря продукции ими гормонов, но и в результате влияния бактерий на метаболизм гормонов в самом растении [21, 22]. На первый взгляд

такая связь между содержанием гормонов в побегах и ростом корней может показаться неожиданной. Но ее можно объяснить способностью ауксинов обеспечивать формирование проводящей системы растений, по которой из побега в корень поступает субстрат для их роста [18].

Выводы. Таким образом, штамм бактерий *Enterobacter ludwigii* BLK уменьшал негативное воздействие засухи на рост неустойчивого к засухе сорта пшеницы Екатерина (масса побега и корня увеличивалась в 1,5 и 2 раза при засухе и нормальном увлажнении соответственно), но не оказывал положительного влияния на устойчивый к засухе сорт Кинельская юбилейная при моделировании стрессового фактора. Очевидно, наблюдаемый эффект был связан с различным воздействием бактерий на гормональную систему растений двух сортов пшеницы, в частности на содержание фитогормонов (ИУК и АБК). По-видимому, применение ростстимулирующих бактерий может быть эффективным для поддержания роста неустойчивых к засухе сортов в кратковременные засушливые периоды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ. Исследование выполнено в рамках Гос. задания Минобрнауки России № 075-03-2021-607 по теме № 122031000309-7.

Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ.

В работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Литература.

1. Plant growth-promoting bacterial consortia as a strategy to alleviate drought stress in *Spinacia oleracea* / C. Petrillo, E. Vitale, P. Ambrosino, et al. // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10. Article 1798. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/9/1798> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.3390/microorganisms10091798.
2. Analysis of plant growth-promoting properties of *Bacillus amyloliquefaciens* UCMB5113 using *Arabidopsis thaliana* as host plant / S. Asari, D. Tarkowska, J. Rolcik, et al. // *Planta*. 2017. Vol. 245. P. 15–30. doi: 10.1007/s00425-016-2580-9.
3. Phytohormone mediation of interactions between plants and non-symbiotic growth promoting bacteria under edaphic stresses / G. Kudoyarova, T. Arkhipova, T. Korshunova, et al. // *Front. Plant Sci.* 2019. Vol. 10. Article 1368. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.01368/full> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.3389/fpls.2019.01368.
4. A highly efficient auxin-producing bacterial strain and its effect on plant growth / S. Park, A. L. Kim, Y. K. Hong, et al. // *J Genet Eng Biotechnol.* 2021. Vol. 19. No. 1. Article 179. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1687157X23006030?via%3Dihub> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.1186/s43141-021-00252-w.
5. Destruction and transformation of phytohormones by microorganisms / D. S. Syrova, A. I. Shaposhnikov, O. S. Yuzikhin, et al. // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2022. Vol. 58. P. 1–18. URL: <https://link.springer.com/article/10.1134/S0003683822010094> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.1134/S0003683822010094.
6. Olatunji D., Geelen D., Verstraeten I. Control of endogenous auxin levels in plant root development // *Int J Mol Sci.* 2017. Vol. 18. No. 12. Article 2587. URL: <https://www.mdpi.com/1422-0067/18/12/2587> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.3390/ijms18122587.
7. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants / R. Porcel, A. M. Zamarreno, J. M. Garcia-Mina, et al. // *BMC Plant Biol.* 2014. Vol. 14. Article 36. URL: <https://bmcpplantbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2229-14-36> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.1186/1471-2229-14-36.
8. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений». М.: Росинформагротех, 2023. 631 с.
9. Федоринова О. И., Козловский Б. Л., Куропятников М. В. Засухоустойчивость видов рода *Acer* L. коллекции Ботанического сада ЮФУ в экстремальный по засухе 2020 год // *Живые и биокосные системы*. 2021. № 36. URL: <https://jbks.ru/archive/issue-36/article-4/> (дата обращения: 14.06.2024). doi: 10.18522/2308-9709-2021-36-4.
10. Штамм бактерий *Enterobacter ludwigii* для повышения урожайности кормовых трав // Патент РФ № 2796926, 29.05.2023.
11. Effects of humic substances on the growth of *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D and wheat plants inoculated with this strain / A. Feoktistova, M. Bakaeva, M. Timergalin, et al. // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10. Article 1066. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/5/1066> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.3390/microorganisms10051066.
12. Ястребова О. В., Малышева А. А., Плотнокова Е. Г. Галотолерантные бактерии рода *Glutamicibacter* – деструкторы терефталевой кислоты // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2022. Т. 58. № 5. С. 476–483. doi: 10.31857/S0555109922050166.
13. Стариков С. Н., Четверикова Д. В., Четвериков С. П. Деструкция фитогормонов бактериями-стимуляторами роста растений // *Экобиотех.* 2023. Т. 6. № 4. С. 217–226. doi: 10.31163/2618-964X-2023-6-4-217-226.
14. Окислительная и нитрогеназная активность бактерии *Oribacterium* sp. ИБ ДТ-5.3/2 / Т. Ю. Коршунова, С. П. Четвериков, С. Р. Мухаматдьярова и др. // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2013. № 3-5. С. 1637–1640.
15. Роль ауксинпродуцирующих бактерий в преодолении стресса растениями пшеницы в условиях обработки гербицидом чисталан / М. Д. Тимергалин, А. В. Феоктистова, Т. В. Рамеев и др. // *Агрохимия*. 2020. № 11. С. 35–40. doi: 10.31857/

S0002188120110113.

16. Effect of auxin producing and phosphate solubilizing bacteria on mobility of soil phosphorus, growth rate, and P acquisition by wheat plants / G. R. Kudoyarova, L. B. Vysotskaya, T. N. Arkhipova, et al. // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2017. Vol. 39. Article 253. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11738-017-2556-9> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.1007/s11738-017-2556-9.
17. Absciscic acid regulates root growth under osmotic stress conditions via an interacting hormonal network with cytokinin, ethylene and auxin / J. H. Rowe, J. F. Topping, J. Liu, et al. // *New Phytol.* 2016. Vol. 211. P. 225–239. doi: 10.1111/nph.13882.
18. Effects on *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D and humic substances on the growth, pigment indices and concentration of hormones in wheat seedlings grown under water deficit / A. Feoktistova, M. Timergalin, S. Chetverikov, et al. // *Microorganisms*. 2023. Vol. 11. Article 549. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/3/549> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.3390/microorganisms11030549.
19. The auxin-signaling pathway is required for the lateral root response of *Arabidopsis* to the rhizobacterium *Phyllobacterium brassicacearum* / C. Contesto, S. Milesi, S. Mantelin, et al. // *Planta*. 2010. Vol. 232. P. 1455–1470.
20. Effects of auxin (indole-3-butyric acid) on growth characteristics, lignification, and expression profiles of genes involved in lignin biosynthesis in carrot taproot / A. Khadr, G. Wang, Y. Wang, et al. // *Peer J*. 2020. Vol. 8. Article e10492. URL: <https://peerj.com/articles/10492/> (дата обращения: 23.05.2024). doi: 10.7717/peerj.10492.
21. Rhizobacterial mediation of plant hormone status / I. C. Dodd, N. Y. Zinovkina, V. I. Safronova, et al. // *Ann. Appl. Biol.* 2010. Vol. 157. P. 361–379. doi: 10.1111/j.1744-7348.2010.00439.x.
22. Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis* / H. Zhang, M. S. Kim, V. Krishnamachari, et al. // *Planta*. 2007. Vol. 226. P. 839–851. doi: 10.1007/s00425-007-0530-2.

References

1. Petrillo C, Vitale E, Ambrosino P, et al. Plant growth-promoting bacterial consortia as a strategy to alleviate drought stress in *Spinacia oleracea*. *Microorganisms* [Internet]. 2022 [cited 2024 May 23];10: Article 1798. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/9/1798>. doi: 10.3390/microorganisms10091798.
2. Asari S, Tarkowska D, Rolcik J, et al. Analysis of plant growth-promoting properties of *Bacillus amyloliquefaciens* UCMB5113 using *Arabidopsis thaliana* as host plant. *Planta*. 2017;245:15–30. doi: 10.1007/s00425-016-2580-9.
3. Kudoyarova G, Arkhipova T, Korshunova T, et al. Phytohormone mediation of interactions between plants and non-symbiotic growth promoting bacteria under edaphic stresses. *Front. Plant Sci* [Internet]. 2019 [cited 2024 May 23];10: Article 1368. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2019.01368/full>. doi: 10.3389/fpls.2019.01368.
4. Park S, Kim AL, Hong YK, et al. A highly efficient auxin-producing bacterial strain and its effect on plant growth. *J Genet Eng Biotechnol* [Internet]. 2021 [cited 2024 May 23];19(1): Article 179. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1687157X23006030?via%3Dihub>. doi: 10.1186/s43141-021-00252-w.
5. Syrova DS, Shaposhnikov AI, Yuzikhin OS, et al. Destruction and transformation of phytohormones by microorganisms. *Applied Biochemistry and Microbiology* [Internet]. 2022 [cited 2024 May 23];58:1–18. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1134/S0003683822010094>. doi: 10.1134/S0003683822010094.
6. Olatunji D, Geelen D, Verstraeten I. Control of endogenous auxin levels in plant root development. *Int J Mol Sci* [Internet]. 2017 [cited 2024 May 23];18(12): Article 2587. Available from: <https://www.mdpi.com/1422-0067/18/12/2587>. doi: 10.3390/ijms18122587.
7. Porcel R, Zamarreno AM, Garcia-Mina JM, et al. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants. *BMC Plant Biol* [Internet]. 2014 [cited 2024 May 23];14: Article 36. Available from: <https://bmcpantbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2229-14-36>. doi: 10.1186/1471-2229-14-36.
8. Gosudarstvennyi reestr selektsionnykh dostizhenii, dopushchennykh k ispol'zovaniyu [State register of selection achievements approved for use]. Vol. 1. Sorta rastenii [Plant varieties]. Moscow: Rosinformagrotekh; 2023. 631 p. Russian.
9. Fedorinova OI, Kozlovskii BL, Kuropyatnikov MV. [Drought resistance of species of *Acer* L. genus from the collection of the SFU Botanical Garden in the extremely drought 2020]. *Zhivye i biokosnye sistemy* [Internet]. 2021 [cited 2024 Jun 14];(36). Available from: <https://jbks.ru/archive/issue-36/article-4/>. Russian. doi: 10.18522/2308-9709-2021-36-4.
10. Shtamm bakterii *Enterobacter ludwigii* dlya povysheniya urozhainosti kormovykh trav [*Enterobacter ludwigii* strain to increase the yield of forage grasses]. Russian Federation patent RU 2796926. 2023 May 29. Russian.
11. Feoktistova A, Bakaeva M, Timergalin M, et al. Effects of humic substances on the growth of *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D and wheat plants inoculated with this strain. *Microorganisms* [Internet]. 2022 [cited 2024 May 23];10: Article 1066. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/10/5/1066>. doi: 10.3390/microorganisms10051066.
12. Yastrebova OV, Malysheva AA, Plotnikova EG. [Halotolerant bacteria of the genus *Glutamicibacter* – destructors of terephthalic acid]. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2022;58(5):476–83. Russian. doi: 10.31857/S0555109922050166.
13. Stanikov SN, Chetverikova DV, Chetverikov SP. [Destruction of phytohormones by plant growth stimulating bacteria]. *Ekobiotekh*. 2023;6(4):217–26. Russian. doi: 10.31163/2618-964X-2023-6-4-217-226.
14. Korshunova TYu, Chetverikov SP, Mukhamat'yarova SR, et al. [Oxidative and nitrogenase activity of the bacterium *Ohrobactrum* sp. IB DT-5.3/2]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2013;(3-5):1637–40. Russian.
15. Timergalin MD, Feoktistova AV, Rameev TV, et al. [Role of auxin-producing bacteria in overcoming stress by wheat plants under conditions of treatment with Chistalan herbicide]. *Agrokhimiya*. 2020;(11):35–40. Russian. doi: 10.31857/S0002188120110113.
16. Kudoyarova GR, Vysotskaya LB, Arkhipova TN, et al. Effect of auxin producing and phosphate solubilizing bacteria on mobility of soil phosphorus, growth rate, and P acquisition by wheat plants. *Acta Physiologiae Plantarum* [Internet]. 2017 [cited 2024 May 23];39: Article 253. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11738-017-2556-9>. doi: 10.1007/s11738-017-2556-9.
17. Rowe JH, Topping JF, Liu J, et al. Absciscic acid regulates root growth under osmotic stress conditions via an interacting hormonal network with cytokinin, ethylene and auxin. *New Phytol.* 2016;211:225–39. doi: 10.1111/nph.13882.
18. Feoktistova A, Timergalin M, Chetverikov S, et al. Effects on *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D and humic substances on the growth, pigment indices and concentration of hormones in wheat seedlings grown under water deficit. *Microorganisms* [Internet]. 2023 [cited 2024 May 23];11: Article 549. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2607/11/3/549>. doi: 10.3390/microorganisms11030549.
19. Contesto C, Milesi S, Mantelin S, et al. The auxin-signaling pathway is required for the lateral root response of *Arabidopsis* to the rhizobacterium *Phyllobacterium brassicacearum*. *Planta*. 2010;232:1455–70.
20. Khadr A, Wang G, Wang Y, et al. Effects of auxin (indole-3-butyric acid) on growth characteristics, lignification, and expression profiles of genes involved in lignin biosynthesis in carrot taproot. *Peer J* [Internet]. 2020 [cited 2024 May 23];8: Article e10492. Available from: <https://peerj.com/articles/10492/>. doi: 10.7717/peerj.10492.
21. Dodd IC, Zinovkina NY, Safronova VI, et al. Rhizobacterial mediation of plant hormone status. *Ann. Appl. Biol.* 2010;157:361–79. doi: 10.1111/j.1744-7348.2010.00439.x.
22. Zhang H, Kim MS, Krishnamachari V, et al. Rhizobacterial volatile emissions regulate auxin homeostasis and cell expansion in *Arabidopsis*. *Planta*. 2007;226:839–51. doi: 10.1007/s00425-007-0530-2.

Поступила в редакцию 17.04.2021 После доработки 06.05.2024 Принята к публикации 21.05.2024