

УДК 631.46:631.811.982:633.11:632.112

ВЛИЯНИЕ РИЗОСФЕРНЫХ БАКТЕРИЙ, СПОСОБНЫХ К БИОСИНТЕЗУ И/ИЛИ ДЕСТРУКЦИИ ФИТОГОРМОНОВ, НА РОСТОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА ВОДЫ[§]

© 2024 г. М. Д. Тимергалин^{1,*}, А. В. Феоктистова¹, Т. В. Рамеев¹, М. Д. Бакаева¹, С. Н. Стариков¹, З. Р. Султангазин², С. П. Четвериков¹

¹Уфимский институт биологии — обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра РАН

450054 Уфа, просп. Октября, 69, Россия

²Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства —

обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра РАН
450059 Уфа, ул. Рихарда Зорге, 19, Россия

*E-mail: timermax@mail.ru

Показана способность различных штаммов почвенных бактерий синтезировать и/или разрушать регуляторы роста растений: индолил-3-уксусную кислоту (ИУК), цитокинины (ЦК) и абсцизовую кислоту (АБК). Бактерии стимулировали рост побегов и корней мягкой пшеницы в нормальных условиях увлажнения и при засухе, оказывали значимое влияние на содержание фитогормонов в побегах и корнях растений. Наиболее перспективными стимуляторами роста были штаммы, имеющие средний уровень продукции ИУК в сочетании со способностью к деградации фитогормонов: *Pseudomonas protegens* DA1.2, *P. plecoglossicida* 2.4-D и штамм-продуцент цитокининов *P. chlororaphis* IB-6.

Ключевые слова: фитогормоны, пшеница, ризобактерии, ауксины, абсцизовая кислота, цитокинины.

DOI: 10.31857/S0002188124090068, **EDN:** CCRZKQ

ВВЕДЕНИЕ

Способность многих бактерий повышать урожайность растений находит применение в растениеводстве, где все шире используют препараты на основе ризосферных бактерий, стимулирующих рост растений. Это свое полезное свойство бактерии проявляют не только в благоприятных для возделывания растений условиях, но и в стрессовых, в том числе при засухе [1]. Бактериальные препараты повышают засухоустойчивость растений и доступность элементов минерального питания за счет активации роста и развития корней [2]. Этот эффект объясняют тем, что микроорганизмы способны продуцировать гормоны растений и их функциональные аналоги [3, 4] и тем самым активировать рост и развитие корней и побегов.

Однако известно, что микроорганизмы могут разрушать и трансформировать фитогормоны

в растениях, влиять на их концентрацию и даже использовать в качестве питательных веществ [5]. Эти процессы исследованы хуже, чем микробный биосинтез фитогормонов, и остается еще много нерешенных вопросов, связанных с микробной деградацией гормонов растений. В частности, не ясна роль бактерий, способных к деградации фитогормонов, в формировании симбиотических растительно-микробных систем и регуляции устойчивости сельскохозяйственных растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. Не изучено влияние микроорганизмов, обладающих способностью как к синтезу, так и к деградации фитогормонов, на процессы роста и гормональный баланс растений.

Цель работы — исследование воздействия ростостимулирующих штаммов почвенных бактерий, способных к синтезу, деградации или трансформированию наиболее распространенных групп фитогормонов, таких как индолил-3-уксусная кислота (ИУК), цитокинины (ЦК) и абсцизовая кислота (АБК), на гормональный статус и рост растений пшеницы в условиях засухи.

[§] Исследование выполнено в рамках Госзадания Минобрнауки России № 075-03-2021-607 по теме № 122031000309-7.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Тестируемые штаммы были взяты из коллекции микроорганизмов УИБ УФИЦ РАН или были ранее выделены из почв, отобранных на территории сельскохозяйственных угодий и промышленных предприятий. Опыты проводили на проростках мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Кинельская Юбилейная, который обладает комплексной устойчивостью к стрессовым факторам. Сорт рекомендован для возделывания в условиях лесостепной и переходной к степной зонах Средневолжского, Центрально-Черноземного и Уральского регионов РФ и включен в Госреестр в Средневолжском и Уральском регионах.

Для исследования деструкции фитогормонов культурами бактерий их выращивали в конических колбах на термостатируемом шейкере (160 об./мин) при температуре 28°C в течение 4 сут в среде с добавлением фитогормонов. Использовали минеральную основу среды Раймонда [6], в которую после автоклавирования вносили ИУК, АБК или ЦК в количестве 250 мг/л. В качестве контроля использовали аналогичную стерильную питательную среду без добавления бактериального инокулята [9]. Культуральную жидкость подвергали центрифугированию при 8000 g с последующей ультрафильтрацией через кассеты с диаметром пор 1 кДа (SARTOCOON Slice Cassete, Германия).

Синтезированные и выделенные бактериями в культуральную жидкость фитогормоны определяли в системе ВЭЖХ LC-20 Prominence с диодно-матричным детектором SPD-M20A (Shimadzu, Япония). Для хроматографического разделения использовали колонку 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. Анализ ВЭЖХ-МС проводили на жидкостном tandem-ном хромато-масс-спектрометре LCMS-IT-TOF (Shimadzu, Япония) в ЦКП УФИЦ 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 газосушителя — 150 кПа, напряжение детектора TOF — 1.6 кВ. Концентрацию ИУК, АБК и ЦК определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием стандартов (Sigma-Aldrich, США), в интервале концентраций 50–100 000 нг/мл.

Предназначенные для обработки растений штаммы бактерий культивировали в питательном бульоне. Посев штаммов в питательную

среду производили из суспензий бактериальных клеток в стерильной водопроводной воде так, чтобы их исходный титр в питательной среде составлял $(1.0 \pm 0.5) \times 10^6$ КОЕ/мл. Микроорганизмы культивировали в колбах Эрленмейера на термостатируемом шейкере (160 об./мин) при температуре 28°C в течение 72 ч.

Семена пшеницы проращивали в течение 2 сут и пересаживали в сосуды объемом 0.5 л, заполненные смесью песка с почвой в соотношении 1 : 9 (в качестве дренажа на дно сосудов вносили мелкую гальку). Растения выращивали на светоплощадке при плотности потока фотонов ФАР 190 мкмоль/м²/с, 14-часовом фотопериоде и температуре 22–26°C. Путем ежедневного полива поддерживали уровень влажности почвы 60% ПВП. До и после полива взвешивали сосуды с растениями для определения количества воды, необходимой для полива. Дефицит воды создавали, поддерживая влажность почвы на уровне 30% ПВП. На 7-е сут после появления всходов их опрыскивали культурами бактерий из расчета 5×10^7 КОЕ/сосуд. Каждый вариант опыта ставили в пятикратной повторности.

Количество АБК, ИУК и ЦК в растительных тканях определяли на 3-и сут после опрыскивания растений методом иммуноферментного анализа. Побеги и корни гомогенизировали и экстрагировали 80%-ным этиловым спиртом. Спиртовой экстракт упаривали до водного остатка, после центрифугирования последнего отбирали аликваты супернатанта для анализа. Пробоподготовку и определение содержания цитокининов проводили, как описано ранее [7]. Очистку, концентрирование и измерение содержания ИУК и АБК осуществляли согласно детальному описанию, приведенному в работе [8]. Ростовые характеристики определяли через 14 сут после обработок.

Данные были обработаны с использованием программного обеспечения Statistica (Statsoft) (верс. 10) и MS Excel. На рисунках и таблицах данные представлены в виде среднего $\pm$ стандартная ошибка. Значимость различий оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента (MS Excel, $p \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика изученных штаммов микроорганизмов. Перечень использованных для обработки растений штаммов микроорганизмов и их способность к деструкции и синтезу фитогормонов представлены в табл. 1.

В общей сложности было выбрано 10 штаммов бактерий таким образом, чтобы способность к синтезу и деструкции фитогормонов не коррелировала с их таксономической принадлежностью. Из них 7 штаммов продуцировали ИУК (с различными

Таблица 1. Содержание фитогормонов (нг/мл культуральной жидкости) через 72 ч культивирования штаммов бактерий на богатой питательной среде и степень биодеструкции фитогормонов различных классов (%) этими штаммами

Штамм	Род, вид	ИУК		АБК		ЦК	
		1	2	1	2	1	2
5(3)	<i>Pseudomonas mosselii</i>	—	—	14 ± 1	—	—	—
DA1.2	<i>P. protegens</i>	870 ± 63	53 ± 3	—	30 ± 2	—	60 ± 4
IB-6	<i>P. chlororaphis</i>	—	—	—	—	1100 ± 106	—
2.4-D	<i>P. plecoglossicida</i>	1717 ± 120	63 ± 5	13 ± 2	66 ± 4	—	70 ± 5
1.1	<i>P. turuhanskensis</i>	8700 ± 651	—	—	—	—	—
4CH	<i>P. chlororaphis</i>	850 ± 58	—	—	—	—	—
BLK	<i>Enterobacter ludvigii</i>	2000 ± 163	45 ± 3	11 ± 1	—	—	—
27X2	<i>Bacillus</i> sp.	—	—	—	22 ± 1	212 ± 18	—
8CH	<i>Burkholderia vietnamiensis</i>	500 ± 36	—	—	20 ± 1	—	25 ± 2
MX3	<i>Bacillus siamensis</i>	140 ± 12	—	—	22 ± 1	43 ± 2	20 ± 2

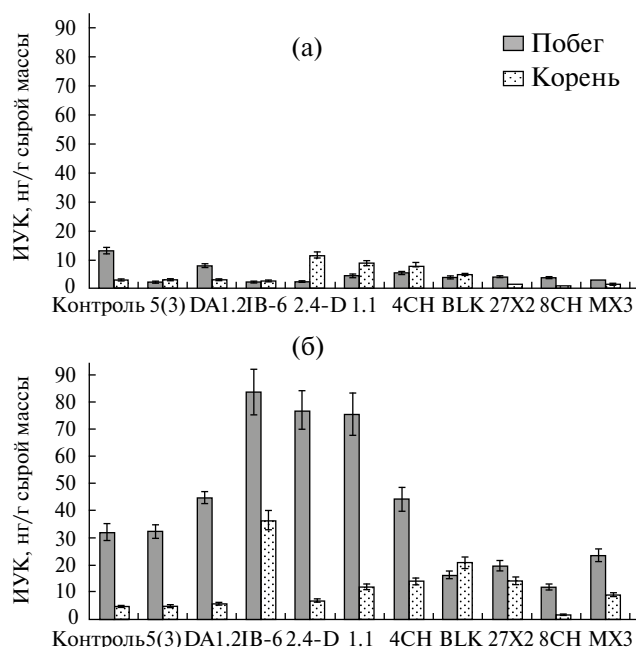
Примечание. В графе 1 — нг/мл культуральной жидкости, 2 — %.

уровнями биосинтеза: низкого — <500 нг/мл, среднего — в диапазоне 850–2000 нг/мл и высокого — >2000 нг/мл), 3 штамма были способны к деструкции ИУК, 3 штамма продуцировали АБК, 5 штаммов были способны ее разлагать, 3 штамма микроорганизмов синтезировали ЦК, 4 штамма разрушали ЦК, 3 штамма бактерий продуцировали одновременно 2 фитогормона. Большая часть бактерий—деструкторов фитогормонов была способна разлагать 2 или 3 типа этих веществ. У части отобранных штаммов сочетались способности к биосинтезу и разрушению фитогормонов.

Влияние микроорганизмов на гормональный статус растений. Сложность изучения гормональных взаимодействий заключается в том, что разные фитогормоны действуют не по отдельности, а посредством синергических или антагонистических перекрестных связей [10, 11]. Кроме этого, чувствительность тканей растений к каждому гормону меняется в зависимости от воздействия стресса [12].

Было определено содержание АБК, ЦК и ИУК в корнях и побегах пшеницы, обработанной различными культурами бактерий в условиях стресса, вызванного почвенной засухой. ИУК — наиболее известный ауксин. Этот гормон контролирует широкий спектр процессов, связанных с ростом и развитием растений, таких как рост и удлинение клеток в апикальных меристемах, колонизацию корней бактериями, дифференцировку сосудистых тканей, защиту от патогенов [13]. При условии оптимального полива штаммы бактерий не способствовали существенному накоплению ИУК (рис. 1а).

Дефицит воды приводил к накоплению ИУК в побегах и корнях растений как в вариантах опыта с применением бактерий, так и без них (рис. 1б).

**Рис. 1.** Содержание ИУК в растениях пшеницы сорта Кинельская Юбилейная через 3 сут после обработки штаммами бактерий в условиях оптимального полива (а) и дефицита воды (б), $n = 9$.

На этом фоне наблюдали различия между растениями, обработанными разными штаммами бактерий. Большая часть бактериальных штаммов (2.4-D, 1.1, DA1.2, 4CH), способных продуцировать >500 нг ИУК/мл, способствовала значительному увеличению суммарного количества ИУК, выделенного из корней и побегов пшеницы. Аналогичное действие оказывал синтезирующий ЦК штамм IB-6. Вероятно, что в данном случае были

задействованы разные механизмы регуляции содержания ауксинов в растениях пшеницы. Продуценты ИУК могут оказывать непосредственное влияние на баланс растительных ауксинов. А действие цитокининпродуцирующего штамма IB-6 было опосредовано перекрестным взаимодействием ауксин/цитокинин на уровнях биосинтеза, деградации, транспорта и передачи сигналов. Так как накопление ауксинов в апикальных меристемах, расположенных на кончиках побегов и корней, инициирует рост надземных и подземных органов [14], можно предположить, что накопление ауксинов под действием бактерий предотвращало торможение роста побегов и корней в условиях дефицита воды.

ЦК представляют собой N6-замещенные производные аденина, которые влияют на деление клеток, инициацию роста побегов, минеральное питание, филлотаксис, развитие сосудов, формирование гаметофитов и эмбрионов, старение листьев, адаптацию к абиотическим стрессам и другие физиологические и биохимические процессы [15]. Синтез ЦК, главным образом N6-(2-изопентенил) аденина (iPA), зеатина и их производных, микроорганизмами хорошо изучен [16]. При этом влияние микроорганизмов, способных разрушать или трансформировать ЦК, на процессы роста и гормональный баланс растений остается неизученным.

В условиях оптимального увлажнения почвы многие из исследованных бактерий способствовали накоплению цитокининов (рис. 2).

При этом в вариантах опыта с ауксинпродуцирующими бактериями (штаммы 2.4-D, 1.1, BLK, 8CH) цитокинины накапливались преимущественно в корнях пшеницы, а в вариантах опыта с цитокининпродуцирующими бактериями (IB-6, 27X2) — преимущественно в побегах. Тенденция к перераспределению ЦК в растениях в пользу корней после сохранялась и на фоне засухи, причем такой эффект вызывали все тестируемые штаммы бактерий.

Абсцизовая кислота управляет многими процессами, связанными с ростом и развитием растений, включая созревание семян, деление, удлинение и дифференцировку клеток, активацию цветения, регулирование стрессовых ответов растений, например, закрытие устьиц и замедление роста [17].

Роль бактериальной АБК во взаимодействии растений и микроорганизмов изучена недостаточно, при этом способность бактерий, разрушающих АБК, снижать содержание этого фитогормона в растениях была впервые продемонстрирована при инокуляции рассады томатов и риса *Rhizobacteria Rhodococcus* sp. P1Y и *Novosphingobium* sp. P6W [18].

В условиях оптимального полива АБК накапливалась в первую очередь в побеге и корне растений,

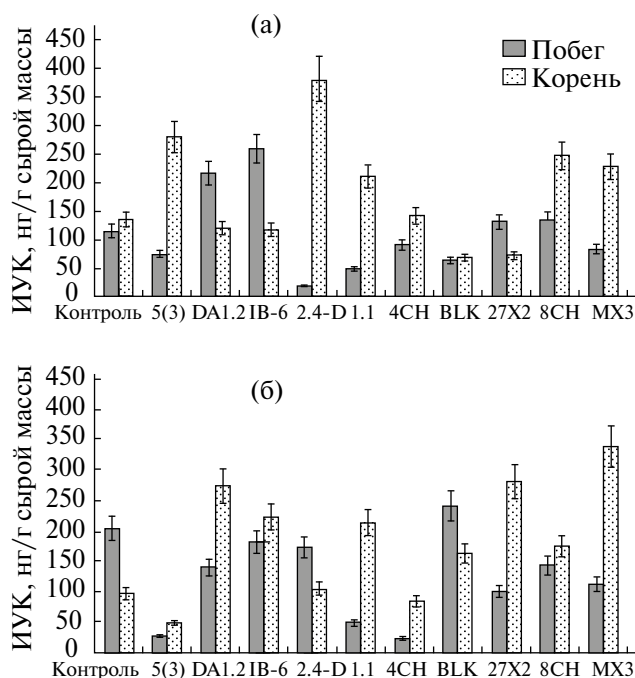


Рис. 2. Содержание ЦК в растениях пшеницы сорта Кинельская Юбилейная через 3 сут после обработки штаммами бактерий в условиях оптимального полива (а) и дефицита воды (б), $n = 9$.

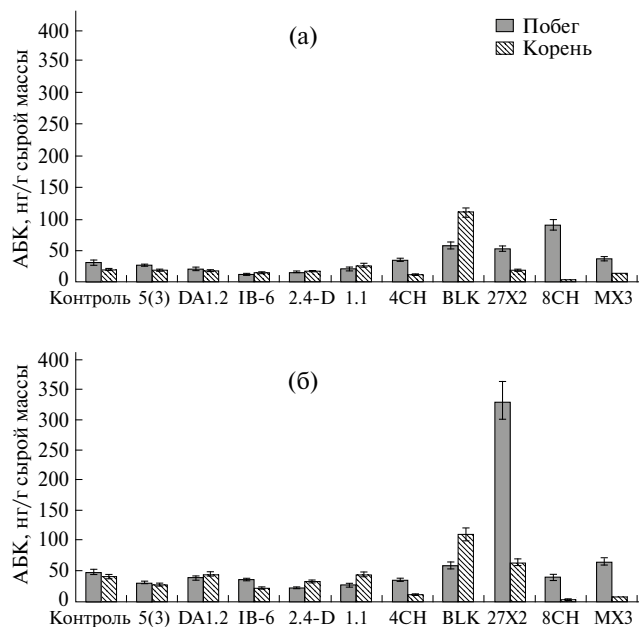


Рис. 3. Содержание АБК в растениях пшеницы сорта Кинельская Юбилейная через 3 сут после обработки штаммами бактерий в условиях оптимального полива (а) и дефицита воды (б), $n = 9$.

обработанных штаммом BLK, эта тенденция сохранялась и при дефиците воды (рис. 3).

На фоне засухи также отмечено аномальное накопление АБК в побеге растений, обработанных ЦК-продуцирующим АБК деструктором 27X2.

Для вариантов опыта, в которых наблюдали активизацию роста пшеницы, было характерно снижение содержания АБК, равномерно распределенное между корнями и побегами. Ранее было показано, что ростостимулирующие штаммы 2.4-D и DA1.2 способствовали снижению концентрации АБК в тканях растений в условиях стресса [19, 20].

Влияние микроорганизмов на рост растений. Результаты измерения длины, массы побега и корня растения пшеницы приведены на рис. 4, 5.

Стимуляция линейного роста побегов при оптимальном увлажнении почвы была обнаружена после обработки штаммами *Pseudomonas chlororaphis* 4CH и *P. protegens* DA1.2. На фоне засухи этот показатель превышал контроль при обработке растений штаммами *P. chlororaphis* IB-6, *P. protegens* DA1.2, *P. plecoglossicida* 2.4-D, *P. turuhanskensis* 1.1.

Наиболее чувствительным показателем при обработке растений штаммами бактерий было

накопление сырой массы корня. Это объясняется способностью бактерий сохраняться и размножаться в почве, что обеспечивает их длительный контакт с корнями растений. При оптимальном поливе статистически значимый стимулирующий эффект был обнаружен у 6-ти штаммов бактерий, а в условиях дефицита влаги — у 3-х штаммов. Независимо от режима увлажнения наиболее активными стимуляторами роста корней были *P. chlororaphis* IB-6, *P. protegens* DA1.2, *P. plecoglossicida* 2.4-D.

В условиях оптимального увлажнения почвы среди исследованных бактерий 6 штаммов способствовали накоплению биомассы побега. При этом наилучшие результаты показали штаммы *Pseudomonas chlororaphis* 4CH и *P. protegens* DA1.2. В условиях дефицита воды накоплению массы побегов способствовали штаммы микроорганизмов *P. chlororaphis* IB-6, *P. protegens* DA1.2, *P. plecoglossicida* 2.4-D, *Bacillus* sp. 27X2.

Таким образом, штаммы бактерий, продуцирующие от 500 до 2000 нг ИУК/мл культуральной жидкости, с большей вероятностью улучшали рост растений мягкой пшеницы, чем бактерии с более низким или высоким уровнем продукции этого фитогормона. Влияние бактериальной ИУК на баланс фитогормонов в растениях подтверждалось изменениями в содержании ИУК в корнях и побегах пшеницы после интродукции штаммов бактерий с высоким потенциалом к продукции этого вещества. При этом лучшими характеристиками, особенно в засушливых условиях, обладали штаммы бактерии *P. protegens* DA1.2 и *P. plecoglossicida* 2.4-D, которые одновременно с синтезом ИУК были способны и к разложению ИУК, АБК и цитокининов. Возможно, это объясняется тем, что экзогенное применение ИУК в высокой концентрации может негативно сказываться на росте корней в силу того, что оно провоцирует производство растением фитогормона этилена [21]. Вероятно, способность к деградации ИУК может служить предохранительным механизмом от накопления избытка ИУК в зоне корня, если условия сложатся благоприятно для размножения интродуцированных бактерий и колонизации ими корней. Разрушение абсцизовой кислоты могло противодействовать торможению роста пшеницы в неблагоприятных условиях. Действительно, на фоне почвенной засухи после применения наиболее активных штаммов бактерий в корнях или побегах растений сорта Кинельская Юбилейная количество АБК было меньше, чем в контрольных растениях.

Ростстимулирующий эффект в отношении мягкой пшеницы оказал также штамм бактерий *P. chlororaphis* IB-6, синтезирующий цитокинины в значительном количестве (>1000 нг/мл). По-видимому, это объясняется взаимным влиянием

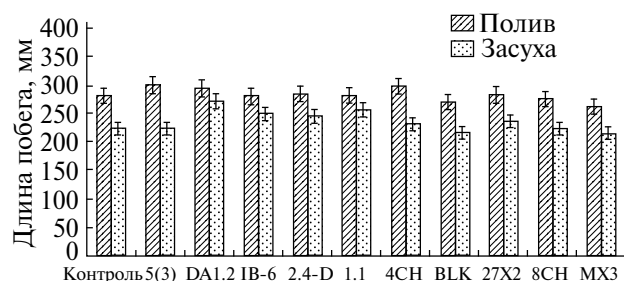


Рис. 4. Длина побега пшеницы сорта Кинельская Юбилейная в условиях оптимального полива и дефицита воды, $n = 15$.

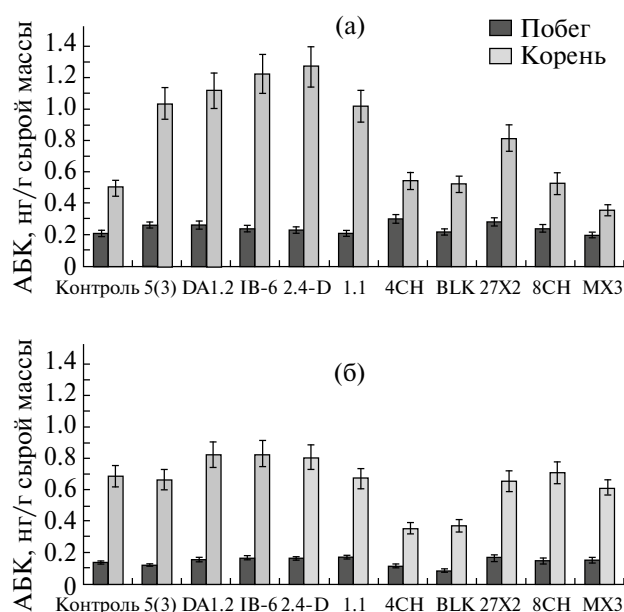


Рис. 5. Масса побега и корня пшеницы сорта Кинельская Юбилейная после обработки штаммами бактерий в условиях оптимального полива (а) и дефицита воды (б), $n = 15$.

ауксинов и ЦК в растениях, поскольку гормональный ответ растений, обработанных этим штаммом (особенно в засушливых условиях), был похож на гормональный ответ растений, обработанных активными продуцентами ИУК.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, бактерии *P. protegens* DA1.2 и *P. plecoglossicida* 2.4-D стимулировали рост побегов и корней мягкой пшеницы сорта Кинельская Юбилейная при разных уровнях увлажнения почвы. Отличительными чертами этих штаммов бактерий были средний уровень продукции ИУК в сочетании со способностью к деградации фитогормонов разных классов. Как перспективный стимулятор роста проявил себя также продуцент цитокининов *P. chlororaphis* IB-6. Штаммы – стимуляторы роста пшеницы значимо влияли на содержание в растениях пшеницы фитогормонов ИУК, АБК и ЦК.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ruzzi M., Aroca R. Plant growth-promoting rhizobacteria act as biostimulants in horticulture // *Sci. Hortic.* 2015. V. 196. P. 124–134. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.08.042
2. Petrillo C., Vitale E., Ambrosino P., Arena C., Istito R. Plant growth-promoting bacterial consortia as a strategy to alleviate drought stress in *Spinacia oleracea* // *Microorganisms*. 2022. V. 10. P. 1798. DOI: 10.3390/microorganisms10091798
3. 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 // *Front. Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 1368. DOI: 10.3389/fpls.2019.01368
4. Asari S., Tarkowská D., Rolčík J., Novák O., David Palmero D.V., Bejai S., Meijer J. Analysis of plant growth-promoting properties of *Bacillus amyloliquefaciens* UCMB5113 using *Arabidopsis thaliana* as host plant // *Planta*. 2017. V. 245. P. 15–30. DOI: 10.1007/s00425-016-2580-9
5. Syrova D.S., Shaposhnikov A.I., Yuzikhin O.S., Belimov A.A. Destruction and transformation of phytohormones by microorganisms // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2022. V. 58. P. 1–18. DOI: 10.1134/S0003683822010094
6. Raymond R.L. Microbial oxidation of *n*-paraffinic hydrocarbons // *Develop. Industr. Microbiol.* 1961. V. 2. P. 23–32.
7. Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzmina L.Yu., Galimsyanova N.F., Sidorova L.V., Gabbasova I.M., Melentiev A.I., Veselov S.Yu. Effect of auxin producing and phosphate solubilizing bacteria on mobility of soil phosphorus, growth rate, and P acquisition by wheat plants // *Acta Physiol. Plantar.* 2017. V. 39. P. 253. DOI: 10.1007/s11738-017-2556-9
8. Feoktistova A., Timergalin M., Chetverikov S., Nazarov A., Kudoyarova G. 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*. 2023. V. 11. P. 549. DOI: 10.3390/microorganisms11030549
9. Стариков С.Н., Четверикова Д.В., Четвериков С.П. Деструкция фитогормонов бактериями-стимуляторами роста растений // *Экобиотехнология*. 2023. Т. 6. № 4. С. 217–226. DOI: 10.31163/2618-964X-2023-6-4-217-226
10. Peleg Z., Blumwald E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2011. V. 14(3). P. 290–295. DOI: 10.1016/j.pbi.2011.02.001
11. Wolters H., Jürgens G. Survival of the flexible: hormonal growth control and adaptation in plant development // *Nat. Rev. Genet.* 2009. V. 10(5). P. 305–317. DOI: 10.1038/nrg2558
12. Khan N., Bano A., Ali S., Babar M.D.A. Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses // *Plant Growth Regul.* 2020. V. 90. P. 189–203. DOI: 10.1007/s10725-020-00571-x
13. Du M., Spalding E.P., Gray W.M. Rapid auxin-mediated cell expansion // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2020. V. 71. P. 379–402. DOI: 10.1146/annurev-arplant-073019-025907
14. Vernoux T., Besnard F., Traas J. Auxin at the shoot apical meristem // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2010. V. 2(4). DOI: 10.1101/cshperspect.a001487
15. Kieber J.J., Schaller G.E. Cytokinins // *Arabidopsis Book*. 2014. V. 2. DOI: 10.1199/tab.0168
16. Trdá L., Barešová M., Šašek V., Nováková M., Zahajská L., Dobrev P.I., Motyka V., Burketová L. Cytokinin metabolism of pathogenic fungus *Leptosphaeria maculans* involves isopentenyltransferase, adenosine kinase and cytokinin oxidase/dehydrogenase // *Front Microbiol.* 2017. V. 21. DOI: 10.3389/fmicb.2017.01374
17. Brookbank B.P., Patel J., Gazzarrini S. Role of basal ABA in plant growth and development // *Genes*. 2021. V. 12(12). P. 1936. DOI: 10.3390/genes12121936
18. Belimov A.A., Dodd I.C., Safronova V.I., Dumova V.A., Shaposhnikov A.I., Ladatko A.G., Davies W.J. Absciscic acid metabolizing rhizobacteria decrease ABA concentrations in planta and alter plant growth // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. V. 74. P. 84–91. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.10.032

19. Феоктистова А.В., Тимергалин М.Д., Рамеев Т.В., Четвериков С.П. Совместное воздействие штамма RGPB *Pseudomonas plecoglossicida* 2,4-D и гуминовых веществ на рост, содержание фотосинтетических пигментов и фитогормонов в растениях пшеницы в условиях засухи // *Агрохимия*. 2023. № 9. С. 28–36.
DOI: 10.31857/S0002188123090065
20. Феоктистова А.В., Тимергалин М.Д., Рамеев Т.В., Четвериков С.П. Обработка растений пшеницы бактериями *Pseudomonas Protegens* DA1.2 нивелировала негативное действие гербицида чисталан в условиях дефицита воды // *Агрохимия*. 2021. № 10. С. 89–96.
DOI: 10.31857/S0002188121100082
21. Glick B.R. Bacteria with ACC deaminase can promote plant growth and help to feed the world // *Microbiol. Res.* 2014. V. 169. P. 30–39.
DOI: 10.1016/j.micres.2013.09.009

Effect of Rhizospheric Bacteria Capable of Biosynthesis and/or Destruction of Phytohormones on the Growth Characteristics and Hormonal Status of Wheat Plants in Conditions of Water Scarcity

M. D. Timergalin^{a, #}, A. V. Feoktistova^a, T. V. Rameev^a, M. D. Bakaeva^a, S. N. Starikov^a,
Z. R. Sultangazin^b, S. P. Chetverikov^a

^aUfa Institute of Biology – a separate structural unit of the Ufa Federal Research Center of the RAS,
prosp. October 69, Ufa 450054, Russia

^bBashkir Scientific Research Institute of Agriculture – a separate structural unit of the Ufa Federal Research Center
of the RAS,

ul. Richard Sorge 19, Ufa 450059, Russia

[#]E-mail: timermax@mail.ru

The ability of various strains of soil bacteria to synthesize and/or destroy plant growth regulators: indolyl-3-acetic acid (IAA), cytokinins (CK) and abscisic acid (ABA) has been shown. Bacteria stimulated the growth of shoots and roots of soft wheat under normal conditions of moisture and drought, had a significant effect on the content of phytohormones in shoots and roots of plants. The most promising growth stimulators were strains with an average level of IAA production in combination with the ability to destroy phytohormones: *Pseudomonas protegens* DA1.2, *P. plecoglossicida* 2.4-D and the cytokinin-producing strain *P. chlororaphis* IB-6.

Keywords: phytohormones, wheat, rhizobacteria, auxins, abscisic acid, cytokinins.