



БИОМИКА/BIOMICS

ISSN 2221-6197 <http://biomicsj.ru>



СРАВНЕНИЕ ВЛИЯНИЯ АУКСИНПРОДУЦИРУЮЩИХ И ЦИТОКИНИНПРОДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ НА РОСТ, ВОДНЫЙ ОБМЕН И СТЕПЕНЬ ПОВРЕЖДЕНИЯ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ОТ ОКСИДАТИВНОГО СТРЕССА ПРИ ЗАСОЛЕНИИ

Архипова Т.Н.*, Мартыненко Е.В., Шарипова Г.В., Кузьмина Л.Ю., Кудоярова Г.Р.

Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, 450054, Уфа, Проспект Октября, 69,

*E-mail: TNArkipova@mail.ru

Резюме

Развитие растений пшеницы (*Triticum durum* Desf., сорт Башкирская 27) на фоне 100 мМ NaCl сопровождалось ингибированием их роста, снижением устьичной проводимости, транспирации и возрастанием уровня малонового диальдегида (МДА), что свидетельствует об оксидативном стрессе. Эти отрицательные последствия удалось уменьшить за счет интродукции в их ризосферу ауксинпродуцирующей бактерии *Pseudomonas mandelii* IB-Ki14 или цитокининпродуцирующей бактерии *Bacillus subtilis* IB-22. Вместе с тем, повышение уровня транспирации под влиянием инокуляции требовало увеличения притока воды из корней. В случае ауксин продуцирующих бактерий решением проблемы поддержания притока воды из корней оказалось снижение водного потенциала листьев, обеспечивающего увеличение движущей силы для подъема воды из корней, а также наращивание массы корней под влиянием инокуляции. У растений, обработанных цитокинин продуцирующими бактериями, оптимизации водного баланса наряду с увеличением массы корней могло способствовать повышение гидравлической проводимости, что определило большую эффективность роста стимулирующего действия этих бактерий на растения. Также присутствие цитокининпродуцирующих бактерий защищало растения от оксидативного стресса, вызванного засолением, о чем свидетельствуют более низкие значения МДА.

Ключевые слова: засоление, PGPR, фитогормоны, оксидативный стресс, пшеница, *Triticum durum*

Цитирование: Архипова Т.Н., Мартыненко Е.В., Шарипова Г.В., Кузьмина Л.Ю., Кудоярова Г.Р. Сравнение влияния ауксинпродуцирующих и цитокининпродуцирующих бактерий на рост, водный обмен и степень повреждения растений пшеницы от оксидативного стресса при засолении // Биомика. 2019. Т.11(4). С. 409-417. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-33

© Автор(ы)

COMPARISON OF THE EFFECTS OF BACTERIA PRODUCING EITHER AUXIN OR CYTOKININS ON GROWTH, WATER RELATIONS AND EXTENT OF WHEAT PLANTS DAMAGE BY OXIDATIVE STRESS CAUSED BY SALINITY

Arkipova T.N., Martynenko E.V., Sharipova G.V., Kuz'mina L.Yu., Kudoyarova G.R.

Ufa Institute of Biology – Separate Structural Division of Ufa Federal Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, Russia, 450054, Ufa, pr. Oktyabrya, 69, *E-mail: TNArkipova@mail.ru

Resume

Growing of wheat plants (*Triticum durum* Desf., cv. Bashkirskaia 27) in the presence of 100 mM NaCl was accompanied by inhibition of their growth, decline in stomatal conductance and transpiration and increase in the level of malondialdehyde (MDA) suggesting oxidative stress. These negative consequences could be decreased by introduction into plant rhizosphere of auxin producing bacteria *Pseudomonas mandelii* IB-

Ki14 or cytokinins producing bacteria *Bacillus subtilis* IB-22. Meanwhile the elevation of transpiration by inoculation demanded an increase in water flow from the roots. In the case of auxin producing bacteria salvation of the problem of maintenance of water flow from the roots was achieved due to a decline in leaf water potential enabling an increase in the driving force for the lifting water from the roots as well as due to an increase in root mass as influenced by inoculation. In the plants treated with cytokinins producing bacteria optimization of water balance was due to increased hydraulic conductance alongside with the increased root mass resulting in higher effectiveness of growth stimulating effect on plants produced by these bacteria. Furthermore, the presence of cytokinin producing bacteria protected plants against oxidative stress caused by salinity as suggested by lowered levels of MDA.

Key words: salinity, PGPR, phytohormones, oxidative stress, wheat, *Triticum durum*

Citation: Arkhipova T.N., Martynenko E.V., Sharipova G.V., Kuz'mina L.Yu., Kudoyarova G.R. Comparison of the effects of bacteria producing either auxin or cytokinins on growth, water relations and extent of wheat plants damage by oxidative stress caused by salinity. *Biomcs*. 2019. V.11(4). P. 409-417. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-33

Funding: This work was partially supported by RFBR Grant No 18-04-00577/18

© The Author(s)

Введение

Засоление – один из наиболее важных факторов внешней среды, вызывающих подавление роста и снижение урожайности растений [Веселов и др., 2007]. Поскольку площади засоленных почв достигают по некоторым оценкам до 10 % пахотных земель, поиск способов повышения солеустойчивости растений является насущной проблемой. Введение в ризосферу растений бактерий, способных стимулировать их рост, повышает устойчивость растений к стрессовым условиям и, в том числе, к засолению [Paul, Lade, 2014]. Между тем, бактерий с такими свойствами обнаружено немало, но эффективность их действия в качестве стимуляторов солеустойчивости неодинакова. Для того, чтобы увеличить эффективность биотехнологий, направленных на повышение солеустойчивости, необходимо более глубокое изучение механизма действия бактерий на растения. С этой целью мы сравнили влияние бактерий, отобранных нами ранее по способности продуцировать ауксины [Kudoyarova et al., 2017] и цитокинины [Kudoyarova et al., 2014], на рост растений пшеницы в норме и на фоне засоления. Поскольку засоление способствует дефициту воды, внимание уделялось влиянию инокуляции бактериями на показатели водного обмена растений.

Материалы и методы

В качестве объекта для изучения влияния гормонпродуцирующих бактерий на рост и показатели водного обмена растений при засолении использовали растения твердой яровой пшеницы *Triticum durum* Desf. (сорт Башкирская 27, районированный в Республике Башкортостан).

Для инокуляции растений использовали грамположительные аэробные спорообразующие

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

Исследования проводились в лабораторных условиях. Для обеспечения дренажа слой гравия помещали на дно сосудов объемом 500 см³. После установки стеклянной трубки для газообмена сосуды заполняли 0,45 кг сухой почвы (агрочернозем глинисто-иллювиальный, характеризующийся средней гумусированностью (6.3%), слабокислой реакцией среды), содержащей 10% песка. За трое суток до начала эксперимента почву в сосудах проливали либо водой, либо 100 мМ раствором NaCl до 100% от полной влагоемкости. Семена пшеницы стерилизовали, замачивая их в растворе 96% этанол : 3% H₂O₂ (1:1, v/v) в течение 5 мин и затем многократно промывали дистиллированной водой. В каждый сосуд помещали 12 семян, одновременно внося в ризосферу по 1 мл бактериальной суспензии на семя (10⁷ КОЕ/мл). Растения выращивали на светоплощадке с освещенностью 420 ммоль м⁻² с⁻¹ PAR при 14-часовым фотопериодом при 24°C. В

качестве контроля использовали сосуды с растениями, выращенными в почве без внесенных бактерий. Влажность почвы поддерживали на уровне 70% от полной влагоемкости, поливая растения дистиллированной водой. Количество необходимой для полива воды рассчитывали, ежедневно взвешивая сосуды с растениями.

Через 14 суток с момента инокуляции растений оценивали сырую и сухую массу корней и побегов, площадь листьев и содержание малонового диальдегида (как интегрального маркера уровня оксидативного стресса). Показатели водного обмена – транспирацию, содержание воды в корнях и листьях, относительное содержание воды в зрелом (первом) листе (ОСВ), устьичную проводимость, осмоляльность листьев, водный потенциал почвы и побега, гидравлическую проводимость – оценивали на 13 сутки с начала эксперимента (момента инокуляции растений).

Оводненность листьев рассчитывали по формуле: (сырая масса - сухая масса)/сырая масса.

Для определения относительного содержания воды сформированный первый лист взвешивали и погружали основанием в дистиллированную воду, налитую в стеклянный сосуд, который затем закрывали для насыщения воздуха влагой и помещали в темноту при комнатной температуре. Через 24 часа листья взвешивали для определения тургорной массы, высушивали и рассчитывали относительное содержание воды (ОСВ) по формуле: $ОСВ = (сырая\ масса - сухая\ масса) / (тургорная\ масса - сухая\ масса)$.

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).

Водный потенциал побега (зрелого листа) и почвы оценивали с помощью психрометра (PSYPRO, "Wescor", США).

Устьичную проводимость (с) оценивали по формуле: $c = 1/g$, где g – сопротивление диффузии водяного пара листом. Для измерения устьичного сопротивления использовали порометр (MK-Delta T, Великобритания), в котором регистрируется продолжительность времени повышения относительной влажности воздуха в пределах листовой камеры и сравнивается с подобными временами, полученными при использовании калибровочной пластины.

Транспирацию измеряли весовым методом на 13 сутки с начала эксперимента в течение 4 часов,

предварительно закрывая почву для предотвращения испарения воды. Интенсивность транспирации рассчитывали по уменьшению массы сосудов с растениями, поделенной на время между измерениями и на количество растений в сосуде.

Гидравлическую проводимость при транспорте воды из корней в листья (L) рассчитывали по формуле: $L = T / [(\Psi_s - \Psi_l)P]$, где T – транспирация, P – масса корней, Ψ_s и Ψ_l – водный потенциал почвы и листа соответственно (модифицировано по [Bunce, Ziska, 1998]).

Содержание малонового диальдегида (МДА) определяли согласно [Малый практикум по физиологии растений, 1994].

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, t-test.

Результаты

Засоление вызывало снижение накопления сырой массы побега растений пшеницы и площади листьев примерно на 35% по сравнению с растениями, которые росли без соли (рис. 1А, 1В). Введение бактерий в ризосферу растений увеличивало массу побега и площадь листьев по сравнению с соответствующим контролем как на фоне засоления, так и без него. Прибавка массы побега и площади листьев была достоверно выше при воздействии на растения штамма *Bacillus subtilis* IB-22 по сравнению со штаммом *Pseudomonas mandelii* IB-Kil4, что проявлялось как на фоне засоления, так и в нормальных условиях. Засоление подавляло не только рост побега, но и его развитие. Так наблюдалась задержка появления третьего листа, и только у растений, в ризосферу которых интродуцировали бактерии штамма *B. subtilis* IB-22, на фоне засоления к концу эксперимента появлялся третий лист.

Засоление подавляло рост корней и в варианте без инокуляции их масса была ниже, чем в контроле (рис. 1Б). Без засоления бактерии снижали этот показатель по сравнению с контролем (эффект был достоверным в случае *B. subtilis* IB-22). Но в присутствии соли не наблюдалось ингибирования накопления массы корней под влиянием бактерий, а, напротив, их инокуляция в ризосферу увеличивала массу корней по сравнению с растениями, которые росли на фоне засоления, но без внесения бактерий в их ризосферу.

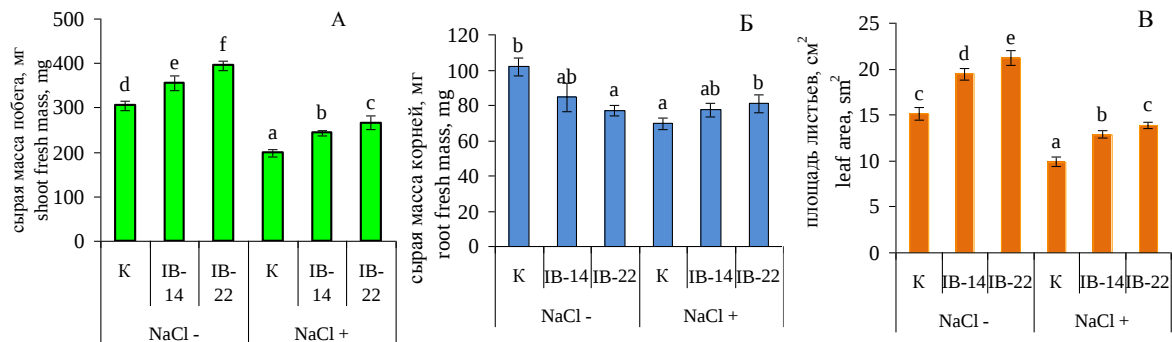


Рис. 1. Сырая масса побегов (А), корней (Б) и площадь листьев (В) 14-суточных растений пшеницы при интродукции в ризосферу гормонпродуцирующих бактерий - *P. mandelii* IB-Ki14 и *B. subtilis* IB-22 в норме и при 100мМ NaCl. К- контроль (без бактеризации). Значимые различия между средними на каждом рисунке обозначены различными буквами ($p \leq 0.05$, t-тест).

Fig. 1. Shoot (A) and root (B) fresh mass and leaf area (C) of 14-days-old wheat plants after inoculation with auxin-producing bacteria *P. mandelii* IB-Ki14 and cytokinin-producing bacteria *B. subtilis* IB-22 under normal conditions and in the presence NaCl. K- control (without bacterization). Significantly different means on each figures are labeled with different letters ($p \leq 0.05$, t-test).

По содержанию воды в побегах и корнях не было обнаружено достоверных различий между растениями разных вариантов выращивания и обработки (рис. 2А). Вместе с тем, относительное содержание воды (ОСВ), отражающее способность листьев поглощать воду при

условии ее доступности, достоверно снижалось при засолении. На фоне засоления тенденция понижения ОСВ под влиянием инокуляции по сравнению с неинокулированными растениями проявлялась в случае псевдомонад (рис. 2Б).

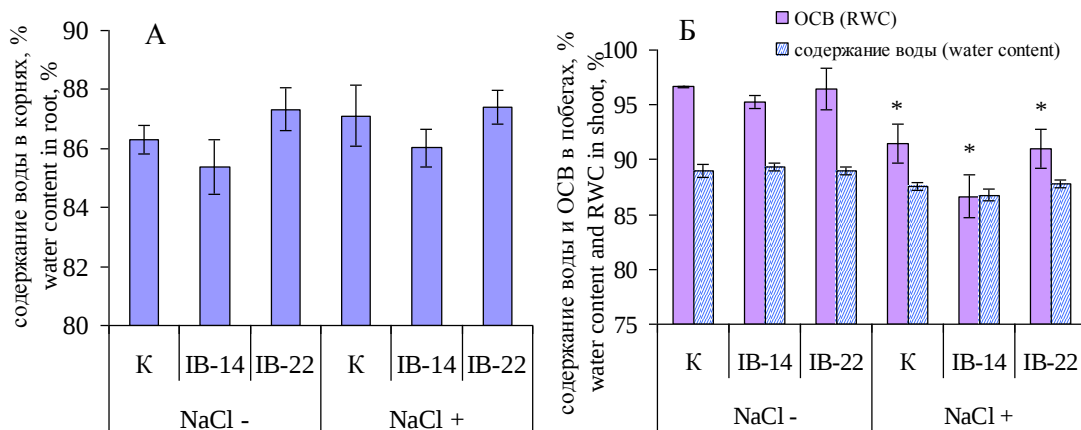


Рис. 2. Содержание воды в корнях и побегах (А, Б) и относительное содержание воды (ОСВ) в побегах (Б) 13-суточных растений пшеницы при интродукции в ризосферу гормонпродуцирующих бактерий - *P. mandelii* IB-Ki14 и *B. subtilis* IB-22 в норме и при 100 мМ NaCl. К- контроль (без бактеризации). * - различия между вариантами на засолении по сравнению с теми же вариантами в норме достоверны ($p=0.014$, парный t-тест).
Fig. 2. Water content in root and shoot (A,B) and relative water content in shoot (B) of 13-days-old wheat plants after inoculation with auxin-producing bacteria *P. mandelii* IB-Ki14 and cytokinin-producing bacteria *B. subtilis* IB-22 under normal conditions and in the presence of 100мМ NaCl. K- control (without bacterization). * - the differences between the variants with NaCl compared to the same variants without NaCl are significant ($p=0.014$, paired t-test)

Оценка водного потенциала листа повторяла картину, выявленную для ОСВ с тем отличием, что снижение водного потенциала под влиянием псевдомонад было достоверным как в присутствии соли, так и без нее (рис. 3А). Концентрация

осмотически активных веществ у растений пшеницы увеличивалась почти в 2 раза под влиянием засоления, однако введение бактерий в ризосферу растений не оказывало существенного влияния на этот показатель (рис. 3Б).

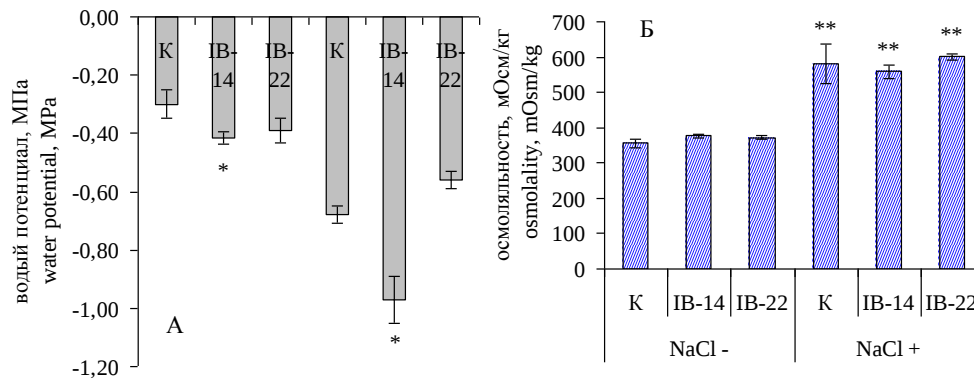


Рис. 3. Водный потенциал (А) и осмоляльность (Б) побегов 13-суточных растений пшеницы при интродукции в ризосферу гормонпродуцирующих бактерий - *P. mandelii* IB-Ki14 и *B. subtilis* IB-22 в норме и при 100 мМ NaCl. К- контроль (без бактериализации). * различия по сравнению с соответствующим контролем достоверны при $p < 0.05$, т-тест; ** различия между вариантами на засолении по сравнению с теми же вариантами в норме достоверны ($p=0.002$, парный т-тест).
Fig. 3. Water potential (A) and osmolality (B) of shoot of 13-days wheat plants after inoculation with auxin-producing bacteria *P.mandelii* IB-Ki14 and cytokinin-producing bacteria *B. subtilis* IB-22 under normal conditions and in the presence of 100 mM NaCl. K- control (without bacterization). * - differences in comparison with the control are significant $p < 0.05$, t-test; ** - the differences between the variants with NaCl compared to the same variants without NaCl are significant ($p=0.002$, paired t-test)

При засолении уровень транспирации снижался примерно в 1,5 раза, что, видимо, было следствием как снижения площади листьев, так и устьичной проводимости ($p=0.008$, парный т-тест). Бактерии повышали уровень транспирации и она была выше у растений, в ризосферу которых интродуцировали бациллы, по сравнению с инокуляцией псевдомонадами,

как на фоне соли, так и без нее (табл. 1). Как засоление, так и бактериализация псевдомонадами вызывали снижение гидравлической проводимости корней. Исключение составили лишь растения, инокулированные бациллами, у которых мы зарегистрировали повышенный уровень способности корней проводить воду на фоне засоления.

Таблица 1

Влияние интродукции в ризосферу гормонпродуцирующих бактерий - *P. mandelii* IB-Ki14 и *B. subtilis* IB-22 на показатели водного обмена 13-суточных растений пшеницы в норме и при 100 мМ NaCl.

Effect of bacterization with auxin-producing bacteria *P.mandelii* IB-Ki14 and cytokinin-producing bacteria *B. subtilis* IB-22 on the water relation of 13-days-old wheat plant under normal conditions and in the presence of 100 mM NaCl

Вариант обработки Treatment	Транспирация, H ₂ O/ч/растение Transpiration, mg H ₂ O/h/plant	Устьичная проводимость, cm/s Stomatal conductance, cm/s	Гидравлическая проводимость, мг H ₂ O/ч/МПа/мг Hydraulic conductance, mg H ₂ O/h/MPa/mg
Без добавления NaCl Without addition of NaCl			
Контроль (без инокуляции) control without treatment	177 ± 10 ^c	0,219 ± 0,011	9,1 ± 1,1 ^a
<i>P.mandelii</i> IB-Ki14	214 ± 5 ^d	0,188 ± 0,014	8,3 ± 0,8 ^a
<i>B.subtilis</i> IB-22	303 ± 12 ^e	0,172 ± 0,018	11,0 ± 0,9 ^a
В присутствии NaCl In the presence of NaCl			
Контроль (без инокуляции) control without treatment	108 ± 13 ^a	0,168 ± 0,010	3,9 ± 0,4 ^b
<i>P.mandelii</i> IB-Ki14	134 ± 4 ^b	0,141 ± 0,008	2,3 ± 0,3 ^b
<i>B.subtilis</i> IB-22	173 ± 5 ^c	0,130 ± 0,007*	7,1 ± 0,8 ^a

В таблице указаны средние значения и ошибки средней. Значимые различия между средними в столбцах обозначены различными буквами ($p \leq 0.05$, т-тест). * - различия по сравнению с контролем (без инокуляции) на фоне засоления достоверны ($p \leq 0.05$, т-тест).

Values are means±SE. Significantly different means in columns are labeled with different letters ($p \leq 0.05$, t-test).

* - differences in comparison with the control (without inoculation) under salinity are significant ($p \leq 0.05$, t-test).

Уровень МДА в листьях увеличивался под влиянием засоления на 20 % по сравнению с контролем. Инокуляция бактерий обоих штаммов снижала содержание МДА в растениях в отсутствие засоления, но на фоне соли только бациллы оказались способны снизить этот показатель (рис. 4).

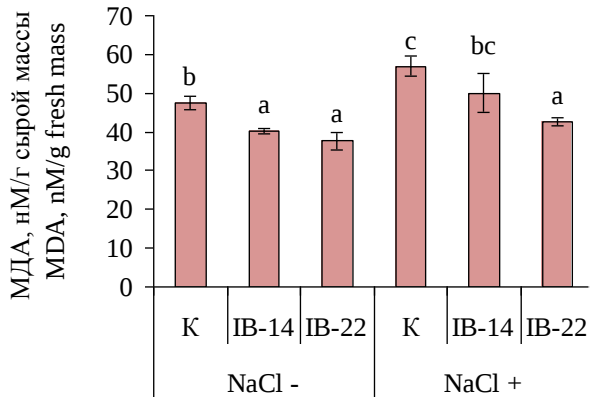


Рис. 4. Влияние интродукции в ризосферу гормонпродуцирующих бактерий - *P. mandelii* IB-Ki14 и *B. subtilis* IB-22 на уровень малонового диальдегида (МДА) в 13-суточных растениях пшеницы в норме и при засолении. Достоверные различия между средними обозначены разными буквами ($p \leq 0.05$, t-тест).
Fig 4. Effect of seed bacterization on the MDA level in 13-days-old wheat plants under normal conditions and in the presence of 100 mM NaCl. Significantly different means on each figures are labeled with different letters ($p \leq 0.05$, t-test)

Обсуждение результатов.

Как и можно было ожидать, засоление снижало уровень накопления биомассы растений. Повышение под влиянием бактерий способности растений к накоплению биомассы на фоне засоления свидетельствует о том, что бактерии данных штаммов повышали солеустойчивость растений. В настоящее время у нас есть основания считать, что способность бактерий продуцировать цитокинины, а не ауксины, обеспечивает большую степень повышения солеустойчивости растений. На это указывает большее, чем у псевдомонад, влияние бацилл на рост и транспирацию растений на фоне засоления. Важно было понять механизм действия бактерий на рост растений.

В негативном действии засоления на растения выделяют два компонента – это осмотический компонент, обусловленный пониженной доступностью воды из-за присутствия солей в растворе (вне растения), и токсический компонент, связанный с поступлением и накоплением токсичных ионов в растениях [Веселов и др., 2007]. Ионы натрия особенно токсичны для клеток листа, где их

накопление в цитоплазме ингибирует фотосинтез [Flowers et al., 2015], но токсичный компонент проявляется позже осмотического, поскольку требуется время для поступления и накопления ионов. У растений твердой пшеницы, с которыми мы работали, проявление токсического компонента наблюдается раньше, т.к., в отличие от растений мягкой пшеницы, у них менее выражена способность к предотвращению притока токсичных ионов в растения [Davenport et al., 2005].

Накопление осмотически активных веществ на фоне дефицита воды при засолении считается адаптивной реакцией, направленной на поддержание водоудерживающей способности клеток и их тургора. В наших экспериментах мы также наблюдали накопление осмотически активных веществ, что могло быть следствием поглощения ионов, которые характеризуют как «дешевый осмотик» (при условии их накопления в вакуолях они не оказывают токсического действия) [Zhang et al., 2010]. Однако в данных опытах этот механизм не играл существенной роли в повышении бактериями устойчивости растений, поскольку уровень накопления осмотиков под их влиянием не менялся.

Более важным представляется влияние бактерий на транспирацию растений. В результате снижения испарения воды как за счет наблюдаемого при засолении торможения роста и уменьшения поверхности листьев, с которой испаряется вода, так и закрытия устьиц, достигается баланс между пониженным уровнем поглощения воды из засоленного раствора и транспирацией. Кроме того, считается, что снижение скорости транспирационного потока уменьшает приток к поверхности корней токсичных ионов. Поэтому закрытие устьиц можно рассматривать как приспособительную реакцию на засоление, и неудивительно, что отдельные авторы сообщали о способности некоторых бактерий индуцировать закрытие устьиц и тем самым повышать солеустойчивость растений [Salomon et al., 2014]. Вместе с тем, уменьшение площади листьев снижает их способность поглощать свет, а закрытие устьиц нарушает газообмен, что отрицательно сказывается на фотосинтезе. Кроме того, не всегда можно выявить обратную зависимость между уровнем транспирации и скоростью накопления токсичных ионов. Дело в том, что пути воды и ионов по растению различны, и если вода свободно проникает в клетки по аквапоринам, переносчики токсичных ионов могут обеспечить их выброс из клеток эпидермы корня или предотвратить их загрузку и транспорт по флоэме в листья [Volkov et al., 2003]. В соответствии с этим, в ряде статей было показано повышение устьичной проводимости под влиянием бактерий, что коррелировало с возрастанием интенсивности фотосинтеза [Zhang et al., 2008]. В

нашей работе прослеживается четкая корреляция между уровнем транспирации и накоплением массы побега растений при разных вариантах обработки ($r=0,91$): снижение транспирации под влиянием засоления коррелирует с ингибированием накопления массы побега, а повышение транспирации под влиянием бактерий – с прибавкой массы побегов. Однако повышение транспирации не было связано с устьичной проводимостью, т.к. мы не зарегистрировали повышения устьичной проводимости под влиянием бактерий. Очевидно, более высокий уровень транспирации у инокулированных растений был обусловлен большей площадью листьев, с которой испарялась вода. Увеличение размера листьев инокулированных растений обеспечивало большую площадь для поглощения света и тем самым способствовало повышению уровня фотосинтеза и накопления биомассы растений. Засоление сопровождалось снижением устьичной проводимости. Известно, что закрытие устьиц при стрессе приводит к снижению концентрации углекислого газа, что способствует образованию активных форм кислорода [Sharma et al., 2012], и перекисному окислению липидов, проявляясь в накоплении МДА [Shulaev, Oliver, 2006]. Таким образом, увеличение содержания МДА в растениях при засолении, можно объяснить более низким уровнем устьичной проводимости, что должно было вызвать окислительный стресс. Вместе с тем, механизм снижения уровня окислительного стресса под влиянием бактерий в наших опытах остается неясным и требует дальнейшего изучения.

Ранее нами было также показано, что интродукция бактерий штамма *B. subtilis* IB-22 в ризосферу растений табака, которые росли на фоне засухи, приводит к ускорению их роста и транспирации, что мы связывали с продукцией цитокининов этими бактериями [Arkhipova et al., 2005; 2007]. Повышение уровня транспирации требует компенсаторного возрастания притока воды из корней, что непросто осуществить на фоне засоления, при котором корням сложнее поглощать воду. На фоне инокуляции растений псевдомонадами дополнительные сложности возникали из-за вызванного бактериями снижения способности корней проводить воду (таблица 1). Это могло быть следствием усиления барьерной функции поясков Каспари как реакции на бактериализацию. Как же инокулированные растения справлялись с задачей поглощения повышенного по сравнению с контролем количества воды при засолении? Движущей силой движения воды из корней в побег является градиент водного потенциала. Мы зарегистрировали понижение водного потенциала листа под влиянием псевдомонад, что обеспечивало увеличение его градиента и

способствовало увеличению притока воды. В отличие от гомойогидрических растений (таких как кукуруза), поддерживающих относительно постоянный уровень водного потенциала в условиях дефицита воды, пшеница относится к анизогидрическим растениям и способна адаптироваться к падению водного потенциала. Таким образом, снижение водного потенциала у инокулированных псевдомонадами растений обеспечивало повышение притока воды. В отличие от псевдомонад, у бактерий мы зарегистрировали повышение гидравлической проводимости корней на фоне засоления. Изменение гидравлической проводимости корней может быть обусловлено модуляцией активности аквапоринов. Так была показана способность бактерий повышать экспрессию генов, кодирующих аквапорины у растений кукурузы [Marulanda et al., 2010], но требуются дальнейшие исследования для того, чтобы проверить, как влияли бактерии на активность аквапоринов. Кроме того, оптимизации поглощения воды у растений должно было способствовать увеличение массы корней, которое мы зарегистрировали у растений, инокулированных обоими штаммами бактерий.

Таким образом, активация роста листьев растений под влиянием бактерий в условиях засоления создавала проблемы для поддержания водного баланса из-за повышения уровня транспирации на фоне соли при бактериализации и снижения гидравлической проводимости корней на соли у всех вариантов по сравнению с контролем без засоления. В случае ауксинпродуцирующих бактерий решением этой проблемы оказалось увеличение массы корней и снижение водного потенциала, создающего дополнительную силу для поднятия воды из корней в побеги под влиянием бактерий. У растений, инокулированных бактериями, оптимизации поглощения воды могло способствовать повышение гидравлической проводимости, предположительно за счет активности аквапоринов. Это проявление пластичности растений, инокулированных бактериями, могло быть причиной большего повышения массы растений под влиянием этих бактерий.

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

Литература

1. Архипова Т.Н., Веселов С.Ю., Мелентьев А.И., Мартыненко Е.В., Кудоярова Г.Р. Сравнение действия штаммов бактерий, различающихся по способности синтезировать цитокинины, на рост и содержание цитокининов в растениях пшеницы // Физиология растений. 2006. Т. 53. №4. С. 567-573.

2. Веселов Д.С., Маркова И.В., Кудоярова Г.Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // Успехи современной биологии. 2007. № 5. С. 482-493.
3. Кузьмина Л.Ю., Высоцкая Л.Б., Галимзянова Н.Ф., Гильванова Е.В., Рябова А.С., Мелентьев А.И. Новые штаммы фосфатмобилизующих бактерий, продуцирующих ауксин, перспективные для сельскохозяйственной биотехнологии // Известия УНЦ РАН. 2015. №1. С. 40-46.
4. Кузьмина Л.Ю., Архипова Т.Н., Актуганов Г.Э., Галимзянова Н.Ф., Четвериков С.П., Мелентьев А.И. Бактерии родов *Advenella*, *Bacillus* и *Pseudomonas* – перспективная основа биопрепаратов для растениеводства // Биомика. 2018. Т. 10. № 1. С. 16-19. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-47
5. Малый практикум по физиологии растений / А.Т. Мокроносов (ред.). М.: МГУ. 1994, 184 с.
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. V. 272(1–2). P. 201–209. doi: 10.1007/s11104-004-5047-x.
7. Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martynenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil // Plant Soil. 2007. V. 292. P. 305–315. doi: 10.1007/s11104-007-9233-5.
8. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide // Plant Cell Environ. 1998. V. 21. P. 121–126.
9. Davenport R., James R.A., Zakrisson-Plogander A., Tester M., Munns R. Control of sodium transport in durum wheat // Plant Physiol. 2005. V. 137(3). P. 807-818. doi: 10.1104/pp.104.057307
10. Flowers T.J., Munns R., Colmer T.D. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes // Annals of Botany. 2015. V. 115. P. 419–431. doi: 10.1093/aob/mcu217
11. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein // J. Lab. Clin. Med. 1954. V.44. P.301–307.
12. Kudoyarova G.R., Alexander I. Melentiev A.I., Martynenko E.V., Arkhipova T.N., Galina V. Shendel G.V., Kuz'mina L.Yu., Dodd I.C., Veselov S.Yu. Cytokinin producing bacteria stimulate amino acid deposition by wheat roots // Plant Physiology and Biochemistry. 2014. V. 83. P. 285–291. doi: 10.1016/j.plaphy.2014.08.015
13. 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 Plant. 2017. V. 39. P. 253. doi 10.17221/617/2017-PSE
14. Marulanda A., Azcón R., Chaumont F., Ruiz-Lozano J. M., Aroca R. Regulation of plasma membrane aquaporins by inoculation with a *Bacillus megaterium* strain in maize (*Zea mays* L.) plants under unstressed and salt-stressed conditions // Planta. 2010. V. 232. P. 533–543. doi: 10.1007/s00425-010-1196-8
15. Paul D., Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review. Agron. Sustain. Dev. 2014. V. 34. P. 737–752. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0233-6>
16. Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M. 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. P. 359–374. doi: 10.1111/pp.12117
17. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // Journal of Botany. 2012. Article ID 217037, 26 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2012/217037>
18. Shulaev V., Oliver D.J. Metabolic and proteomic markers for oxidative stress. New tools for reactive oxygen species research. Plant Physiol. 2006. V. 141. P. 367-72. doi: 10.1104/pp.106.077925
19. Volkov V., Wang B., Dominy P.J., Fricke W., Amtmann A. *Thellungiella halophila*, a salt-tolerant relative of *Arabidopsis thaliana*, possesses effective mechanisms to discriminate between potassium and sodium // Plant, Cell and Environment. 2003. V. 27. P. 1–14. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01116.x>
20. Zhang H., Xie X., Kim M. S., Korniyev 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. P. 264–273. doi: 10.1111/j.1365-3113.2008.03593.x
21. Zhang H., Irving L.J., McGill C., Matthew C., Zhou D., Kemp P. The effects of salinity and osmotic stress on barley germination rate: sodium as an osmotic regulator // Ann Bot. 2010. Dec; 106(6). P. 1027–1035. doi: 10.1093/aob/mcq204.

References

1. 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. V. 272(1–2). P. 201–209. doi: 10.1007/s11104-004-5047-x.
2. Arkhipova T. N., Veselov S. Yu., Melent'ev A. I., Martynenko E. V., Kudoyarova G. R. Comparison of effects of bacterial strains differing in their ability to synthesize cytokinins on growth and cytokinin content in wheat plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2006. V. 53(4), P. 507–513.
3. Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martynenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil. *Plant Soil*. 2007. V. 292. P. 305–315. doi: 10.1007/s11104-007-9233-5.
4. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide. *Plant Cell Environ*. 1998. V. 21. P. 121–126.
5. Davenport R., James R.A., Zakrisson-Plogander A., Tester M., Munns R. Control of sodium transport in durum wheat. *Plant Physiol*. 2005. V. 137(3). P. 807–818. doi: 10.1104/pp.104.057307
6. Flowers T.J., Munns R., Colmer T.D. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of Botany*. 2015. V. 115. P. 419–431. doi: 10.1093/aob/mcu217
7. King E.O., Ward M.K., Raney D.E. Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein. *J. Lab. Clin. Med*. 1954. V. 44. P. 301–307.
8. Kudoyarova G.R., Alexander I. Melentiev A.I., Martynenko E.V., Arkhipova T.N., Galina V. Shendel G.V., Kuz'mina L.Yu., Dodd I.C., Veselov S.Yu. Cytokinin producing bacteria stimulate amino acid deposition by wheat roots. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2014. V. 83. P. 285–291. doi: 10.1016/j.plaphy.2014.08.015
9. Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuz'mina L.Yu., Galimzyanova 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 Plant*. 2017. V. 39. P. 253. doi: 10.17221/617/2017-PSE
10. Kuz'mina L.YU., Vysotskaya L.B., Galimzyanova N.F., Gil'vanova E.V., Ryabova A.S., Melent'ev A.I. Novye shtammy fosfatmobilizuyushchih bakterij, produciruyushchih auksin, perspektivnye dlya sel'skohozyajstvennoj biotekhnologii. *Izvestiya UNC RAN*. 2015. №1. S. 40–46.
11. Kuz'mina L.YU., Arkhipova T.N., Aktuganov G.E., Galimzyanova N.F., Chetverikov S.P., Melent'ev A.I. Bakterii rodov *Advenella*, *Bacillus* i *Pseudomonas* – perspektivnaya osnova biopreparatov dlya rastenievodstva. *Biomika*. 2018. T. 10(1). S. 16–19. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-47
12. Malyy praktikum po fiziologii rasteniy / A.T. Mokronosov (red.). M.: MGU. 1994. 184 s.
13. Marulanda A., Azcón R., Chaumont F., Ruiz-Lozano J. M., Aroca R. Regulation of plasma membrane aquaporins by inoculation with a *Bacillus megaterium* strain in maize (*Zea mays* L.) plants under unstressed and salt-stressed conditions. *Planta*. 2010. V. 232. P. 533–543. doi: 10.1007/s00425-010-1196-8
14. Paul D., Lade H. Plant-growth-promoting rhizobacteria to improve crop growth in saline soils: a review. *Agron. Sustain. Dev*. 2014. V. 34. P. 737–752. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0233-6>
15. Salomon M.V., Bottini R., de Souza Filho G.A., Cohen A.C., Moreno D., Gil M. 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. P. 359–374. doi: 10.1111/pp.12117
16. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*. 2012. Article ID 217037, 26 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2012/217037>
17. Shulaev V., Oliver D.J. Metabolic and proteomic markers for oxidative stress. New tools for reactive oxygen species research. *Plant Physiol*. 2006. V. 141. P. 367–72. doi: 10.1104/pp.106.077925
18. Veselov D.S., Markova I.V., Kudoyarova G.R. Reakciya rastenij na zasolenie i formirovanie soleustojchivosti. *Uspekhi sovremennoj biologii*. 2007. № 5. S. 482–493.
19. Volkov V., Wang B., Dominy P.J., Fricke W., Amtmann A. The halophyte *Arabidopsis thaliana*, possesses effective mechanisms to discriminate between potassium and sodium. *Plant, Cell and Environment*. 2003. V. 27. P. 1–14. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01116.x>
20. Zhang H., Xie X., Kim M. S., Korniyev 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. P. 264–273. doi: 10.1111/j.1365-3113.2008.03593.x
21. Zhang H., Irving L.J., McGill C., Matthew C., Zhou D., Kemp P. The effects of salinity and osmotic stress on barley germination rate: sodium as an osmotic regulator. *Ann Bot*. 2010 Dec; 106(6). P. 1027–1035. doi: 10.1093/aob/mcq204