



ВЛИЯНИЕ ЭНДОФИТОВ *B. SUBTILIS* 10-4 НА ГОРМОНАЛЬНУЮ СИСТЕМУ И ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБЕЗВОЖИВАНИИ

Аллагулова Ч.Р., Авальбаев А.М., Лубянова А.Р., Юлдашев Р.А., Ласточкина О.В.

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, Уфа, пр. Октября 71, лит. 1Е, 450054
E-mail: allagulova-chulpan@rambler.ru

Резюме

Исследовали влияние эндофитных рост-стимулирующих (PGP)-бактерий *Bacillus subtilis* штамма 10-4 на растения пшеницы *Triticum aestivum* L., подвергнутых действию обезвоживания, модулируемого 12% полиэтиленгликоля (ПЭГ). Предпосевная обработка эндофитами в концентрации 10^5 КОЕ/мл оказала стимулирующее и защитное действие на рост растений пшеницы в норме и в условиях дефицита влаги, о чем можно было судить по накоплению биомассы, линейным размерам и внешнему виду проростков. Выявленные положительные эффекты PGP-бактерий могут быть связаны с влиянием на гормональную систему пшеницы, о чем свидетельствуют данные по увеличению в проростках содержания ауксинов в норме и предотвращением их падения при стрессе. Предобработанные эндофитами образцы характеризовались снижением уровней стресс-индуцированного накопления абсцизовой кислоты (АБК) и уменьшения концентрации цитокининов (ЦК). Кроме того, защитные эффекты *B. subtilis* 10-4 могут обуславливаться стабилизирующим действием на мембранные клеточные структуры и параметры водного режима растений пшеницы при воздействии обезвоживания.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., *Bacillus subtilis*, водный режим, МДА, обезвоживание, фитогормоны, электролиты, эндофиты, рост-стимулирующие бактерии

Цитирование: Аллагулова Ч.Р., Авальбаев А.М., Лубянова А.Р., Юлдашев Р.А., Ласточкина О.В. Влияние *Bacillus subtilis* 10-4 на гормональную систему и показатели водного режима растений пшеницы при обезвоживании // *Biomics*. 2023. Т.15(1). С.33-40. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-5

© Авторы

THE INFLUENCE OF ENDOPHYTES *B. SUBTILIS* 10-4 ON THE HORMONAL SYSTEM AND WATER REGIME BALANCE OF WHEAT PLANTS UNDER DEHYDRATION

Allagulova Ch.R., Avalbaev A.M., Lubyanova A.R., Yuldashev R.A., Lastochkina O.V.

Institute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 71 Prospekt Oktyabrya, lit. 1E, Ufa, 450054, Russia
E-mail: allagulova-chulpan@rambler.ru

Resume

The work was devoted to the study of the influence of endophytic plant growth-promoting bacteria (PGPB) *Bacillus subtilis* strain 10-4 on wheat plants *Triticum aestivum* L. subjected to dehydration, induced by 12% PEG. Presowing seed treatment with endophytes at the concentration of 10^5 CFU mL⁻¹ had stimulating and protective effects on the wheat plants growth under normal and stress conditions, respectively, which was

judged on biomass accumulation, linear dimensions and visual appearance of the seedlings. The positive action of PGPB may be determined by the effects on the wheat hormonal system, as indicated by the data on increasing in the seedlings of the auxins content under normal conditions and prevention of its reduction under stress. PGPB-pretreatment decreased the stress-induced levels of abscisic acid (ABA) accumulation and cytokinin (CK) content diminution in the seedlings. Moreover the protective effect of *B. subtilis* 10-4 can be determined by their stabilizing effects on the membrane cell structures and water regime balance of wheat plants under dehydration.

Keywords: *Triticum aestivum* L., *Bacillus subtilis* 10-4, dehydration, electrolytes, endophytes, growth-stimulating bacteria, MDA, phytohormones, water regime

Citation: Allagulova Ch.R., Avalbaev A.M., Lubyanova A.R., Yuldashev R.A., Lastochkina O.V. The influence of *Bacillus subtilis* 10-4 on the hormonal system and water regime balance of wheat plants under dehydration. *Biomics*. 2023. V.15(1). P. 33-40. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2023-5 (In Russian)

© The Authors

Введение

К числу наиболее широко распространенных неблагоприятных природных явлений принадлежит засуха, которая оказывает негативное действие на все звенья растительного метаболизма и вызывает существенное снижение урожайности культурных растений [Osakabe et al., 2014]. В условиях засухи в растениях зерновых культур, в частности у пшеницы, вследствие падения аттрагирующей способности колосьев происходит уменьшение их размеров, выполненности и количества в них зерен, что в целом негативно сказывается на ее продуктивности [Kirova et al., 2021]. Поэтому одной из ключевых проблем современной биологической науки становится поиск эффективных и экологически безопасных способов защиты растений от неблагоприятных внешних воздействий. Большой интерес вызывает возможность применения эндофитных рост-стимулирующих микроорганизмов (*PGPB* - *plant growth-promoting bacteria*), колонизирующих внутренние ткани растений-хозяев, оказывая положительное влияние на их метаболизм в ходе всего жизненного цикла и в послеуборочный период [Lastochkina et al., 2019]. Вместе с тем для обоснования практического применения эндофитов необходимо понимание молекулярных механизмов, лежащих в основе их действия на культурные растения. Цель работы заключалась в исследовании влияния предпосевной обработки эндофитами *Bacillus subtilis* 10-4 на ростовые процессы проростков пшеницы, целостность их клеточных структур, а также на показатели водного обмена в норме и при воздействии обезвоживания, моделируемого с помощью 12%-го полиэтиленгликоля (ПЭГ). Поскольку в регуляции метаболических процессов, лежащих в основе роста растений ключевая роль отводится гормональной системе, была проведена оценка влияния предобработки эндофитами на баланс фитогормонов в растениях пшеницы в норме и при стрессе.

Материалы и методы

Объектом исследования служили 3-5 суточные проростки пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Экада-70. После стерилизации в 96%-ом этаноле (1 мин) семена промывали водой, инкубировали в суспензионной культуре *B. subtilis* 10-4 с концентрацией 10^5 КОЕ/мл или в воде (контроль) в течение 1 ч и далее проращивали в кюветах на фильтровальной бумаге, смоченной водопроводной водой при 16-часовом фотопериоде, освещенности 15 клк и температуре 22-23°C [Lastochkina et al., 2020]. Обезвоживанию подвергали 4-суточные проростки с использованием 12% ПЭГ. Об интенсивности роста судили по показателям сырой и сухой массы, внешнему виду и линейным размерам проростков. Содержание фитогормонов оценивали методом иммуноферментного анализа. Для экстракции фитогормонов растительную навеску гомогенизировали с использованием 80% этанола в соотношении 1:10 с последующим инкубированием образцов при 4°C в течение 16 ч. После центрифугирования (20 мин при 10000g) супернатант упаривали в токе воздуха до водного остатка, в аликвоте которого определяли суммарное содержание свободных цитокининов (ЦК). Индолилуксусную (ИУК) и абсцизовую (АБК) кислоты экстрагировали серным эфиром [Shakirova et al., 2012].

Целостность мембранных структур оценивали по уровню перекисного окисления липидов, о котором судили по образованию малонового диальдегида (МДА) по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой, и выходу электролитов, которые регистрировали с использованием кондуктометра ОК 102/1, измеряя омическое сопротивление водных экстрактов в постоянном токе [Lastochkina et al., 2020].

Транспирацию определяли весовым методом [Шарипова и др. (Sharipova et al.), 2012]. Для определения оводненности корней и относительного

содержания воды (ОСВ) листья и корни пяти проростков взвешивали сразу после отделения от растения и определяли их сырую массу. Затем после высушивания при температуре 70°C в течении 24 ч определяли сухую массу корней. Оводненность корней рассчитывали по формуле:

$$\text{оводненность} = (\text{сырая масса} - \text{сухая масса}) / \text{сухая масса}$$

Для определения ОСВ, после измерения сырой массы листья пяти проростков помещали на 19 часов в темноту при комнатной температуре в закрытые сосуды, погружая основанием в дистиллированную воду [Безрукова и др. (Bezrukova et al.), 2021] и взвешивали с целью оценки тургорной массы. После определения массы при полном тургоре листья высушивали, определяли их сухую массу и рассчитывали ОСВ по формуле:

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

Результаты и обсуждение

Результаты опытов показали, что предпосевное замачивание семян эндофитными бактериями *B. subtilis* 10-4 стимулирует рост растений пшеницы, о чем судили по показателям сырой и сухой массы, а также линейным размерам корней, побегов и целых проростков, что отразилось на их внешнем виде (рис. 1). ПЭГ-индуцируемое обезвоживание вызвало существенное торможение роста проростков, которое привело к почти двукратному снижению анализируемых параметров. Предобработка семян эндофитами способствовала смягчению негативного действия стресса на рост растений пшеницы и поддержанию ростовых процессов на уровне близких к контролю (рис. 1). Таким образом, предпосевная обработка семян эндофитными бактериями *B. subtilis* 10-4 в концентрации 10⁵ КОЕ/мл оказывала стимулирующее и защитное действие на рост растений пшеницы в норме и в условиях обезвоживания, соответственно.

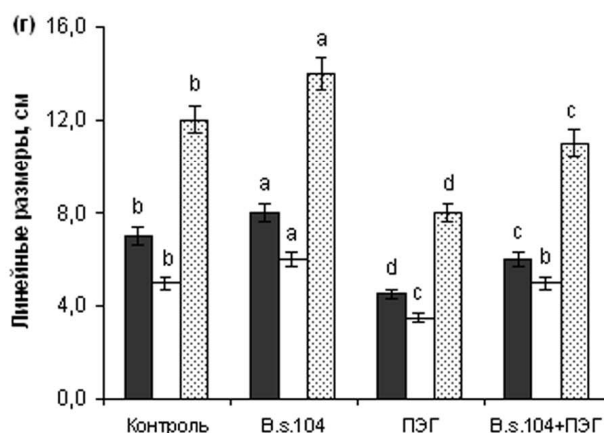
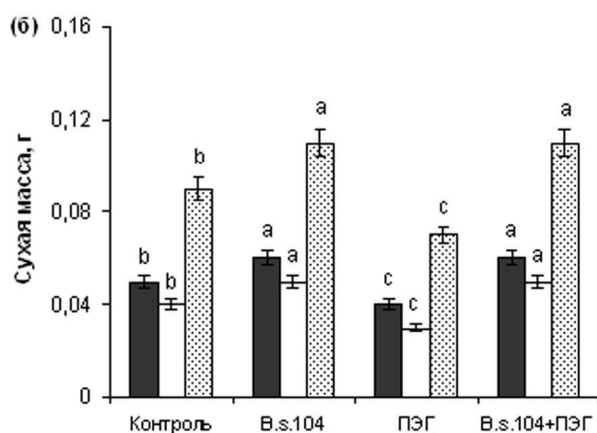
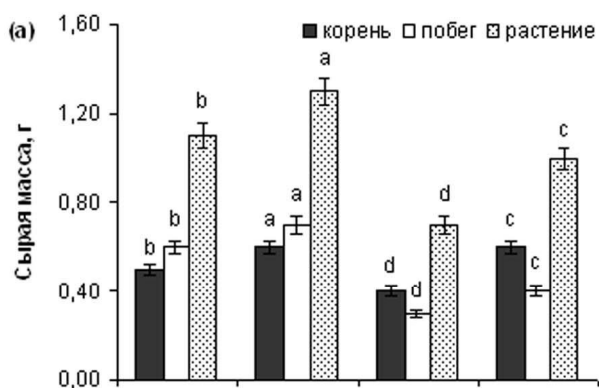


Рис. 1. Сырая (а), сухая (б) масса, внешний вид (в) и линейные размеры (г) проростков пшеницы, предобработанных эндофитами *B. subtilis* 10-4 и подвергнутых действию обезвоживания (ПЭГ 12%).

Fig. 1. Fresh (a), dry (b) weight, visual appearance (c) and linear dimensions (d) of wheat seedlings pretreated with endophytic bacteria *B. subtilis* 10-4 and subjected to dehydration (PEG 12%).

Как известно, рост и развитие растений регулируется фитогормонами, поэтому можно было ожидать, что проявление стимулирующего и защитного действия эндофитов на рост может быть обусловлено их влиянием на состояние гормональной системы растений пшеницы. С помощью ИФА было выявлено, что сама предобработка семян бактериями *B. subtilis* 10-4 на фоне отсутствия значимых сдвигов в содержании АБК и ЦК вызвала почти двукратное увеличение ИУК, что, по всей вероятности, лежит в основе проявления рост-стимулирующего эффекта эндофитов. Хорошо известно, что ауксином принадлежит важная роль в регуляции роста растений, обусловленная, в частности, их способностью повышать митотическую активность растительных тканей и стимулировать работу ферментов, отвечающих за прочность клеточных стенок, что способствует усилению процесса растяжения клеток и стимуляции роста в целом [Shakirova et al., 2012; Кулуев, Сафиуллина (Kuluev, Safiullina), 2015]. Далее было интересно исследовать способность эндофитных бактерий *B. subtilis* 10-4 проявлять защитное действие на состояние гормональной системы проростков пшеницы в условиях ПЭГ-индуцированного обезвоживания. Водный стресс вызвал в проростках существенное накопление АБК (рис. 2, а), что вполне ожидаемо, поскольку именно ей принадлежит ключевая роль в регуляции развития защитных программ растений при воздействии абиотических стрессовых факторов [Rock et al., 2009; Vishwakarma et al., 2017]. Кроме того, в подвергнутых обезвоживанию проростках наблюдалось стойкое снижение содержания ИУК и ЦК (рис. 2, б, в), чем может быть обусловлено угнетение ростовых процессов в этих растениях (рис.1). Предпосевная обработка семян эндофитами значительно сокращала амплитуду стресс-индуцированных колебаний в балансе фитогормонов, что проявилось в снижении накопления АБК и уменьшении содержания ЦК, и в полном предотвращении падения уровня ИУК (рис. 2). Более того, в предобработанных эндофитами и подвергнутых стрессу растениях выявлялось повышенное относительно контроля содержание ауксинов в ходе всего опыта, хотя и меньшее в сравнении с уровнем ИУК в предобработанных эндофитными бактериями образцах в норме (рис. 2, б).

Полученные данные указывают на способность эндофитных бактерий *B. subtilis* 10-4 индуцировать в растениях пшеницы накопление эндогенных ауксинов, что может играть важную роль в реализации как рост-стимулирующего эффекта эндофитов в нормальных условиях произрастания, так и их защитного действия в условиях водного стресса [Аллагулова, Ласточкина (Allagulova, Lastochkina), 2020].

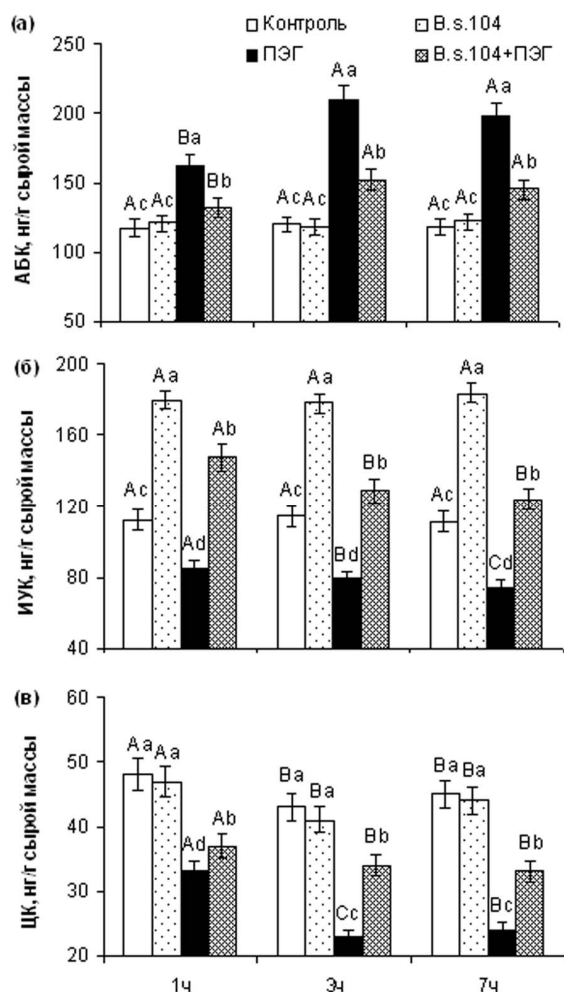


Рис. 2. Содержание фитогормонов: АБК (а), ИУК (б) и ЦК (в) в проростках пшеницы, предобработанных эндофитами *B. subtilis* 10-4 и подвергнутых обезвоживанию (ПЭГ 12 %) в течение 1, 3, 7 ч.

Fig. 2. The content of phytohormones: ABA (a), IAA (b) and CK (c) in wheat seedlings pretreated with endophytic bacteria *B. subtilis* 10-4 and subjected to dehydration (PEG 12%) during 1, 3, 7 hours.

В условиях дефицита влаги растения испытывают окислительный стресс, возникающий вследствие избыточной генерации активных форм кислорода (АФК), способных вызывать повреждения мембранных структур [Kirova et al., 2021]. Основываясь на сведениях о способности эндофитов оказывать влияние на состояние антиоксидантной системы [Lastochkina et al., 2019; Аллагулова, Ласточкина (Allagulova, Lastochkina), 2020] можно было ожидать, что предпосевная обработка семян бактериальной культурой *B. subtilis* 10-4 будет способствовать развитию антиоксидантной защиты и нейтрализации стресс-индуцируемой продукции АФК.

В результате такая регуляция редокс-статуса проростков пшеницы должна найти отражение в уменьшении повреждающего действия засухи на целостность мембранных структур. Было показано, что предобработанные и подвергнутые ПЭГ-индуцированному обезвоживанию образцы характеризовались уменьшением стресс-

индуцированного уровня выхода электролитов (рис. 3, а) и накопления МДА (рис. 3, б).

Таким образом, нами получены сведения, что предпосевная обработка семян эндофитами *B. subtilis* 10-4 может оказывать протекторное действие на мембранные клеточные структуры растений пшеницы в условиях водного стресса.

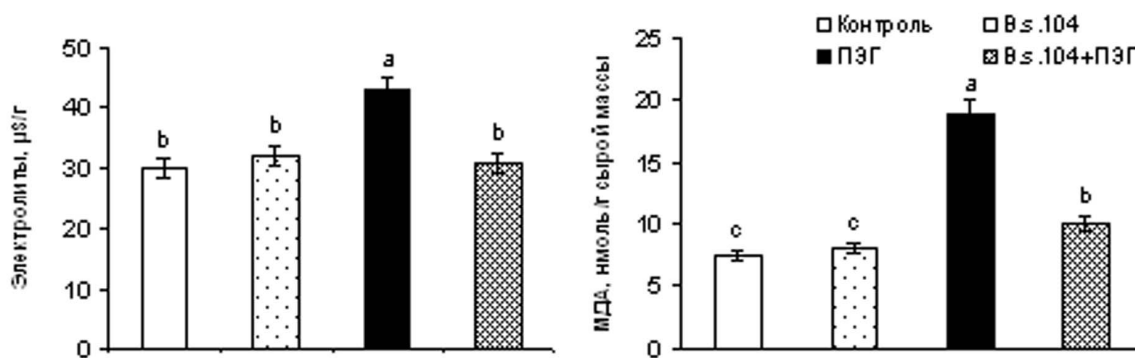


Рис. 3. Выход электролитов (а) и содержание МДА (б) в тканях проростков пшеницы предобработанных эндофитами *B. subtilis* 10-4 и подвергнутых воздействию обезвоживания (ПЭГ 12%).

Fig. 3. Electrolyte leakage (a) and MDA content (b) in tissues of wheat seedlings pretreated with endophytic bacteria *B. subtilis* 10-4 and subjected to dehydration (PEG 12%).

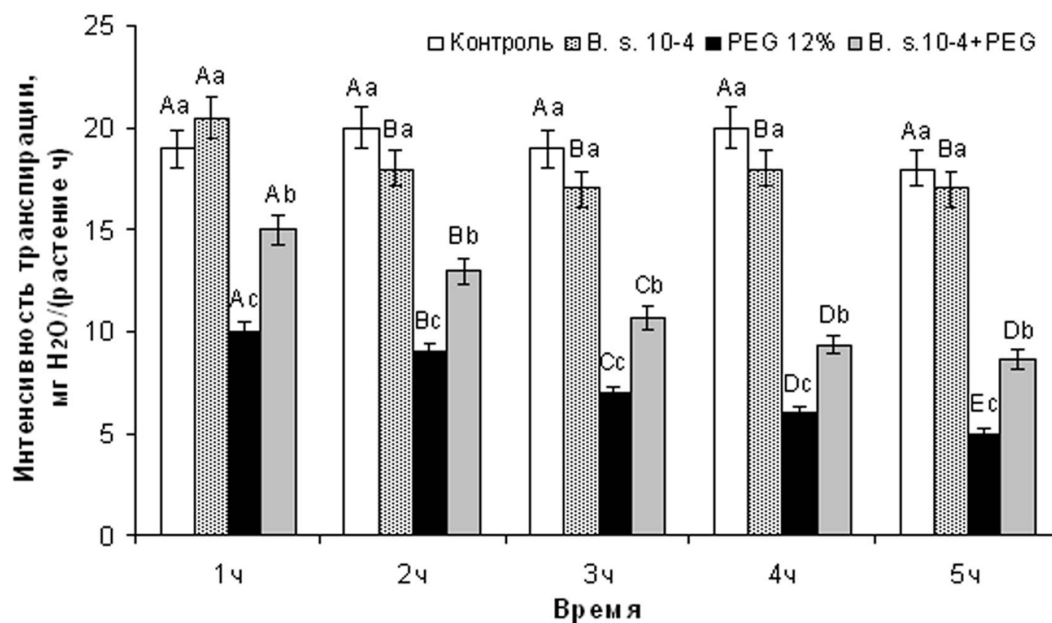


Рис. 4. Влияние предпосевной обработки семян эндофитными бактериями *B. subtilis* 10-4 на интенсивность транспирации в 3-сут проростках пшеницы в норме и при воздействии обезвоживания (ПЭГ 12%).

Fig. 4. The effect of seed pretreatment with endophytic bacteria *B. subtilis* 10-4 on the transpiration level in 3-day-old wheat seedlings under normal or dehydration (PEG 12%) conditions.

Обязательным условием для нормального роста и развития растений и формирования их стрессоустойчивости является поддержание в растительных тканях водного баланса, регуляция которого находится под контролем гормональной системы [Высоцкая и др. (Vysockaja et al.), 2014]. Результаты наших экспериментов убедительно демонстрируют, что эндофиты *B. subtilis* 10⁻⁴ оказывают влияние на содержание фитогормонов в растениях пшеницы (рис. 2), поэтому можно предположить, что эти бактерии могут оказывать положительное влияние на состояние водного обмена растений в условиях дефицита влаги. Была проведена оценка защитного действия эндофитных бактерий на показатели водного обмена растений пшеницы, подвергнутых обезвоживанию.

Предпосевная обработка семян эндофитными бактериями *B. subtilis* 10⁻⁴ не оказывала

существенного влияния на интенсивность транспирации в проростках пшеницы (рис. 4). В условиях ПЭГ-индуцированного обезвоживания в растениях пшеницы наблюдалось резкое падение уровня транспирации, вероятно вследствие уменьшения апертуры устьиц. Уже к первому часу стрессовой обработки интенсивность транспирации в проростках снизилась почти вдвое, а к 5 часам опыта этот показатель не превышал 30% от уровня контроля. Бактериальная предобработка хотя и не предотвратила, но значительно снизила негативное действие стресса на интенсивность транспирации (рис. 4).

Кроме того, предпосевная обработка семян бактериями способствовала некоторому усилению поступления воды в ткани проростков пшеницы, о чем судили по показателям оводненности корней и ОСВ листьев (рис. 5 а, б).

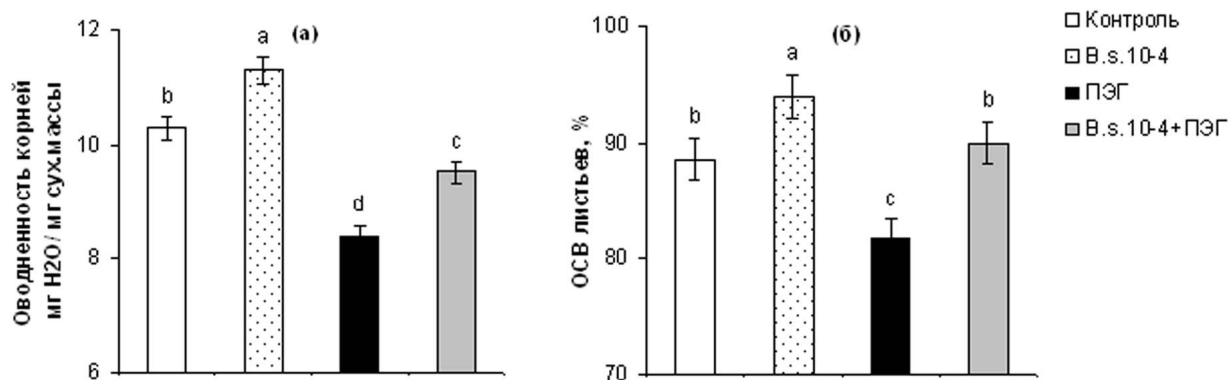


Рис. 5. Влияние предпосевной обработки семян эндофитными бактериями *B. subtilis* 10⁻⁴ на оводненность корней (а) и ОСВ листьев (б) проростков пшеницы в норме и при воздействии обезвоживания (ПЭГ 12%).
 Fig. 5. The effect of seed pretreatment with endophytic bacteria *B. subtilis* 10⁻⁴ on root water content (a) and relative water content (RWC) in leaves (b) of wheat seedlings under normal or dehydration (PEG 12%) conditions.

Такое накопление воды в тканях растений, вероятно, индуцирует рост клеток растяжением (рис. 1) при активном участии ИУК (рис. 2). Как и следовало ожидать, стрессовая обработка существенно снизила оводненность тканей корней и содержание воды в листьях, тогда как предобработанные эндофитами и подвергнутые обезвоживанию растения характеризовались существенно меньшим уровнем негативного влияния стресса на содержание воды в тканях. Эти данные указывают на эффективность применения предпосевной обработки семян эндофитными бактериями *B. subtilis* 10⁻⁴ для поддержания водного статуса растений пшеницы, подвергнутых действию обезвоживания.

Совокупность полученных результатов позволяет заключить, что эндофитные бактерии *B.*

subtilis штамма 10⁻⁴ в концентрации 10⁵ КОЕ/мл характеризуются рост-стимулирующим и защитным действием на растения пшеницы при воздействии обезвоживания. Реализация положительных эффектов исследованных эндофитов на растения пшеницы может быть обусловлена их влиянием на гормональную систему, редокс-статус и состояние водного режима проростков в норме и при воздействии обезвоживания.

Работа выполнена в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А21-121011990120-7) с привлечением приборного парка ЦКП «Биомика» (Отделение биохимических методов исследований и нанобиотехнологии РЦКП «Агидель») и УНУ «КОДИНК».

Литература

1. Аллагулова Ч.Р., Ласточкина О.В. Снижение уровня окислительного стресса в растениях пшеницы под влиянием эндофитных бактерий в условиях засухи // Экобиотех. 2020. Т.3(2). С. 129-134. DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-2-129-134
2. Безрукова М.В., Кудоярова Г.Р., Лубянова А.Р., Масленникова Д.Р., Шакирова Ф.М. Влияние 24-эпибрассинолида на водный обмен отличающихся по засухоустойчивости сортов пшеницы при осмотическом стрессе // Физиол. Раст. 2021. Т.68(2). С. 161-169. DOI: 10.31857/S0015330321010048
3. Высоцкая Л.Б., Веселов Д.С., Веселов С.Ю., Фархутдинов Р.Г. Гормональная регуляция водного обмена и роста растений на разных фонах минерального питания и при дефиците воды. Уфа: РИЦ БашГУ, 2014. 244 с.
4. Кулуев Б.Р., Сафиуллина М.Г. Регуляция роста клеток растяжением в растениях // Успехи Современ. Биол. 2015. Т.135(2). С. 148-163.
5. Шарипова Г.В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Тимергалин М.Д. Влияние ингибитора рецепции этилена на рост, водный обмен и содержание абсцизовой кислоты у растений пшеницы при дефиците воды // Физиол. Раст. 2012. Т.59. С. 619-625.
6. Kirova E., Pecheva D., Simova-Stoilova L. Drought response in winter wheat: protection from oxidative stress and mutagenesis effect // Acta Physiol. Plant. 2021. V. 43(8). DOI: 10.1007/s11738-020-03182-1
7. Lastochkina O., Aliniaiefard S., Seifikalhor M., Yuldashev R., Pusenkova L., Garipova S. Plant growth-promoting bacteria: biotic strategy to cope with abiotic stresses in wheat. In: Wheat Production in Changing Environments. Singapore: Springer. 2019. P. 579–614. DOI: 10.1007/978-981-13-6883-7_23
8. Lastochkina O., Garshina D., Ivanov S., Yuldashev R., Khafizova R., Allagulova Ch., Fedorova K., Avalbaev A., Maslennikova D., Bosacchi M. Seed priming with endophytic *Bacillus subtilis* modulates physiological responses of two different *Triticum aestivum* L. cultivars under drought stress // Plants. 2020. V.9 (1810). DOI: 10.3390/plants9121810
9. Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.-S.P. Response of plants to water stress // Front. Plant Sci. 2014. V.5(86). DOI: 10.3389/fpls.2014.00086
10. Rock C., Sakata Y., Quatrano R. Stress signaling I: the role of abscisic acid (ABA). In: Abiotic stress adaptation in plants. Dordrecht: Springer. 2009. P. 33-73.
11. Shakirova F., Avalbaev A., Bezrukova M., Fatkhutdinova R., Maslennikova D., Yuldashev R., Allagulova Ch., Lastochkina O. Hormonal intermediates in the protective action of exogenous phytohormones in wheat plants under salinity. In: Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Berlin: Springer, Heidelberg. 2012. P. 185-228. DOI: 10.1007/978-3-642-25829-9_9
12. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R., Pandey M., Sharma S. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects // Front. Plant Sci. 2017. V.8(161). DOI: 10.3389/fpls.2017.00161

References

1. Allagulova Ch.R., Lastochkina O.V. Snizhenie urovnja oksiditel'nogo stressa v rastenijah pshenicy pod vlijaniem jendofitnyh bakterij v uslovijah zasuhi. *Ekobiotech.* 2020. V.3(2). S. 129-134. [Reducing the level of oxidative stress in wheat plants under the influence of both endophytic bacteria and drought] (in Russian)
2. Bezrukova M.V., Lubyanova A.R., Maslennikova D.R., Shakirova F.M., Kudoyarova G.R. Influence of 24-epibrassinolide on water exchange of wheat varieties various in dry resistance under osmotic stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 2021. V.68(2). P. 307-314. DOI: 10.1134/S1021443721010040
3. Vysockaja L.B., Veselov D.S., Veselov S.Ju., Farhutdinov R.G. Gormonal'naja reguljacija vodnogo obmena i rosta rastenij na raznyh fonah mineral'nogo pitaniya i pri deficite vody. Ufa: RIC BashGU. 2014. 244 s. [Hormonal regulation of water exchange and plant growth on the different backgrounds of mineral nutrition and water deficit] (In Russian)
4. Kuluev B.R., Safiullina M.G. Reguljacija rosta kletok rastjazheniem v rastenijah. *Uspеhi Sovrem. Biol.* 2015. V.135(2). S. 148-163. [Cell growth regulation by stretching in plants] (In Russian)
5. Sharipova G.V., Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Tимергалин М.Д., Wilkinson S. Effect of ethylene perception inhibitor on growth, water relations, and abscisic acid content in wheat plants under water deficit // *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. V.59(4). S. 573-580. DOI: 10.1134/S1021443712040127
6. Kirova E., Pecheva D., Simova-Stoilova L. Drought response in winter wheat: protection from oxidative stress and mutagenesis effect. *Acta Physiol. Plant.* 2021. V.43(8). doi: 10.1007/s11738-020-03182-1
7. Lastochkina O., Aliniaiefard S., Seifikalhor M., Yuldashev R., Pusenkova L., Garipova S. Plant growth-promoting bacteria: biotic strategy to cope with abiotic stresses in wheat. In: Wheat Production in Changing Environments. Singapore: Springer. 2019. P. 579–614. doi: 10.1007/978-981-13-6883-7_23
8. Lastochkina O., Garshina D., Ivanov S., Yuldashev R., Khafizova R., Allagulova Ch., Fedorova K., Avalbaev A., Maslennikova D., Bosacchi M. Seed priming with endophytic *Bacillus subtilis* modulates physiological responses of two different *Triticum aestivum* L. cultivars

- under drought stress. *Plants*. 2020. 9(1810). doi: 10.3390/plants9121810
9. Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.-S.P. Response of plants to water stress. *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5:86. doi:10.3389/fpls.2014.00086
10. Rock C., Sakata Y., Quatrano R. Stress signaling I: the role of abscisic acid (ABA). *Abiotic stress adaptation in plants*. Dordrecht: Springer. 2009. P. 33-73.
11. Shakirova F., Avalbaev A., Bezrukova M., Fatkhutdinova R., Maslennikova D., Yuldashev R., Allagulova Ch., Lastochkina O. Hormonal intermediates in the protective action of exogenous phytohormones in wheat plants under salinity. *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Berlin: Springer, Heidelberg. 2012. P. 185-228. DOI: 10.1007/978-3-642-25829-9_9
12. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R., Pandey M., Sharma S. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant Sci.* 2017. 8(161). doi: 10.3389/fpls.2017.00161