

УДК 579.873+577.175

## БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПРОДУЦЕНТЫ БРАССИНОСТЕРОИДОВ

© 2025 г. З. М. Алещенкова<sup>1</sup>, И. Н. Ананьева<sup>1</sup>, Н. И. Наумович<sup>1</sup>, Р. П. Литвиновская<sup>2,\*</sup>,  
А. Л. Савчук<sup>2</sup>, Д. В. Денисюк<sup>2</sup>, В. А. Хрипач<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, 220084 Республика Беларусь

<sup>2</sup>Институт биоорганической химии Национальной академии наук Беларуси, Минск, 220084 Республика Беларусь

\*e-mail: litvin@iboch.by

Поступила в редакцию 24.03.2025 г.

После доработки 09.06.2025 г.

Принята к публикации 05.07.2025 г.

Исследовано продуцирование наиболее изученных, активных и распространенных групп brassinosteroidов солеустойчивыми бактериями *Priestia megaterium* Cp-1, *Rhodococcus jostii* CA-6 и *Pseudomonas koreensis* ФП2/1, выделенными из образцов засоленной почвы. Показано, что эти штаммы бактерий способны продуцировать стероидные фитогормоны группы brassinolida, 24-эпибрасинолида и 28-гомобрасинолида, а также brassinosteroidные В-кетоны, В-лактоны и 6-дезоксопроизводные. Это обстоятельство может быть причиной ростостимулирующей активности указанных штаммов и их влияния на адаптацию растений к воздействию стресс-факторов.

**Ключевые слова:** бактерии *Priestia megaterium* Cp-1, *Rhodococcus jostii* CA-6 и *Pseudomonas koreensis* ФП2/1, brassinosteroidы, иммуноферментный анализ

DOI: 10.7868/S3034574X25060062

Фитогормоны контролируют все этапы онтогенеза растений, им принадлежит важная роль в ответных реакциях растений на разные внешние воздействия (высокие и низкие температуры, засоление, осмотический шок, засуха, загрязнение и др.). Brassinosteroidы (БС) известны как один из основных классов фитогормонов, необходимых для нормального роста и развития растений, а также адаптации к биотическим и абиотическим стрессам [1–4]. В последние десятилетия были проведены обширные исследования для выяснения пути биосинтеза БС во многих видах растений и были идентифицированы различные ферменты, метаболизирующие биоактивные БС [5–7].

В настоящее время хорошо известно [8, 9], что есть два источника фитогормонов, естественно доступных для растений — это эндогенная продукция растительными тканями и экзогенная — ассоциированными микроорганизмами, включая многочисленные почвенные бактерии и грибы. Микроорганизмы, вступающие во взаимодействия с растениями, обладают способностью синтезировать фитогормоны и повышать иммунный статус

растений. В литературе имеются многочисленные сведения о способности полезных и патогенных микроорганизмов продуцировать фитогормоны, обеспечивающих как стимуляцию роста и устойчивость растений к стрессам, так и участие фитогормонов в патогенезе [9]. Вместе с тем, полезные и патогенные микроорганизмы способны не только синтезировать фитогормоны, но и влиять на их содержание в среде и растениях за счет использования этих веществ в качестве источника углерода и энергии [10].

Способность к биосинтезу ауксинов широко изучена у присутствующих в почве и ассоциированных с растениями микроорганизмов, в том числе ризобийных и неризобийных эндофитных бактерий, микоризных и эндофитных грибов, а также разнообразных фитопатогенов [11, 12]. Синтез ауксинов обнаружен у многих штаммов бактерий из родов *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Bacillus* и др., что связывают с активацией этими микроорганизмами роста корней у растений [11–13]. Например, синтез бактериями *B. subtilis* FZB24 ауксинов способствует стимуляции развития корневой системы, позволя-

ет растениям более активно поглощать воду и питательные вещества и, соответственно, усиливает не только устойчивость растений к болезням, но и позволяет им ускоренно проходить чувствительные к патогенам стадии своего развития [14]. Установлена способность некоторых ассоциированных с растениями бактерий и грибов продуцировать гиббериллины, цитокинины, этилен, салициловую, абсцизовую и жасмоновую кислоты. Исследователями обнаружены многочисленные штаммы бактерий рода *Bacillus*, способные к синтезу гиббериллинов [11, 15]. Цитокинины могут продуцироваться представителями *Bacillus*, *Rhizobium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*. При инокуляции растений продуцирующими цитокинины бактериями *B. subtilis* было установлено, что в растениях повышалось содержание хлорофилла, а их накопление приводило к увеличению массы, как побегов, так и корней [11, 16].

Способность синтезировать абсцизовую кислоту (АБК), в особенности в стрессовых условиях, например, при засолении, и влиять на ее уровень в растениях, была обнаружена у бактерий из родов *Azospirillum*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Brevibacterium* и *Lysinibacillus* [13, 17].

Бактерии могут не только синтезировать, но и разрушать гормоны и их предшественники [10]. Ранее из ризосферы риса были выделены штаммы, способные утилизировать АБК и при этом воздействовать на рост растений томата через АБК-зависимый механизм. АБК-утилизирующие бактерии ингибировали удлинение корней, но увеличивали биомассу листьев [17]. Некоторые бактерии способны синтезировать этилен при добавлении в культуральную среду метионина [13]. Бактерии, продуцирующие 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдезаминазу, благодаря этому ферменту, снижают образование фитогормона этилена, концентрация которого повышается в результате реакции растений на абиотические и биотические стрессы и приводит к ингибированию роста растений [18]. Растения, инокулированные такими штаммами бактерий, снижали продукцию этилена и характеризовались активным ростом корней и комплексной устойчивостью к стрессовым факторам.

Под влиянием микроорганизмов, продуцирующих фитогормоны, может происходить сдвиг эндогенного гормонального баланса растений. Кроме того, метаболиты гормональной природы, продуцируемые ростстимулирующими бактериями, могут наряду с другими соединениями запускать определенные механизмы, вовлеченные в защиту растений от патогенов [18].

В научной литературе известно мало работ, в которых изучался биосинтез brassinosteroidов микроорганизмами. Биосинтез стероидов описан у почвенных стрептомицетов *Streptomyces avermitilis* ИМВ Ас-5015, *Streptomyces netropsis* ИМВ Ас-5025

и *Streptomyces violaceus* ИМВ Ас-5027. В биомассе *S. avermitilis* ИМВ Ас-5015 наряду с обнаруженными в среде культивирования и биомассе стрептомицетов стеринами таких как холестерин, эргостерин, ситостерин и стигмастерин, впервые обнаружен 24-эпибразинолид [19]. Биосинтез еще одного представителя стероидных фитогормонов – brassinolida обнаружен недавно у штаммов морских бактерий, которые усиливают рост обычных диатомовых водорослей *Actinocyclus* [20]. Среди продуктов метаболизма ризосферных и эндофитных бактерий, стимулирующих рост растений, БС до начала наших исследований не определялись.

Целью работы – исследование способности солеустойчивых бактерий, стимулирующих рост растений, продуцировать brassinosteroidы.

## МЕТОДИКА

Объектами исследования являлись штаммы бактерий *Priestia megaterium* Ср-1, *Rhodococcus jostii* СА-6 и *Pseudomonas koreensis* ФП2/1, выделенные из образцов засоленной почвы в районе действия выбросов ОАО “Беларуськалий” (Р. Беларусь) и ризосферы растений. Штаммы были идентифицированы при помощи секвенирования фрагмента гена 16S рРНК. Ранее [21–23] были получены данные по скринингу, отбору и идентификации этих штаммов, которые характеризовались комплексом свойств, обеспечивающих стимуляцию роста растений (табл. 1).

Для исследования способности синтезировать brassinosteroidы штаммы бактерий культивировали в жидкой маннитно-дрожжевой среде следующего состава (г/л): маннит – 10.0; дрожжевой экстракт – 1.0;  $K_2HPO_4 \times 3H_2O$  – 0.8;  $KH_2PO_4$  – 0.2;  $MgSO_4 \times 7H_2O$  – 0.2;  $CaCl_2$  – 0.1;  $NaCl$  – 0.1. Культивирование проводили в колбах Эрленмейера на 250 мл в 100 мл среды на шейкере-инкубаторе при  $180 \pm 20$  об./мин и температуре  $28 \pm 2^\circ C$  в течение 168 ч. Биомассу бактериальных клеток отделяли центрифугированием при 13000 об./мин в течение 10 мин.

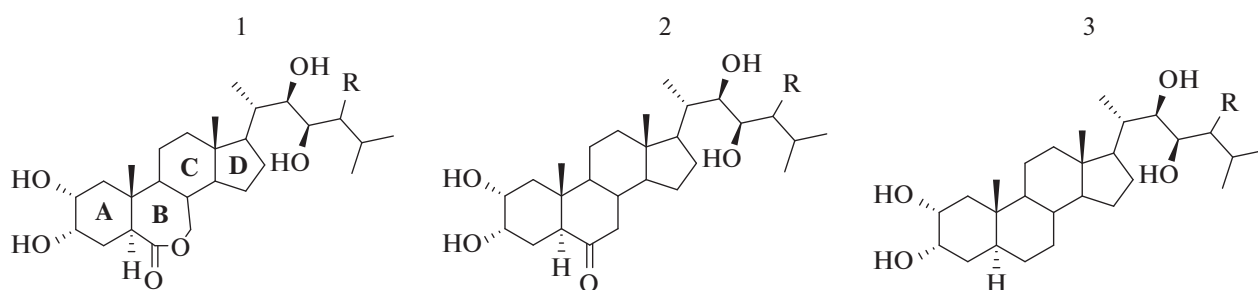
**Определение содержания brassinosteroidов.** Определение проводили в супернатанте. Количественную оценку БС проводили методом двухстадийного иммуноферментного анализа [24] с использованием разработанных ранее и производимых в Институте биоорганической химии НАН Беларуси (ТУ ВУ 100185129.178-2020) иммуноферментных тест-систем [25].

Все используемые в работе brassinosteroidы (рис. 1) синтезированы в лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси [26].

Группу brassinolida (**24S-метилБС**) составляют: brassinolid, кастастерон и 6-дезоксокастасте-

**Таблица 1.** Физиолого-биохимические свойства штаммов *P. megaterium* Cp-1, *R. jostii* CA-6 и *P. koreensis* ФП2/1

Свойства	Штамм		
	<i>P. megaterium</i> Cp-1	<i>R. jostii</i> CA-6	<i>P. koreensis</i> ФП2/1
Синтез ИУК, мкг/мл	89.7 ± 0.58	37.8 ± 0.09	64.7 ± 0.03
Активность нитрогеназы, нмоль этилена/72 ч.	—	44.0 ± 0.43	65.6 ± 0.14
Фосфатсольбилизирующая активность, мкг фосфора/мл среды	65.0 ± 0.71	—	56.6 ± 0.81
Синтез пролина, ммоль/л	82.5 ± 0.02	—	62.9 ± 1.81
АЦК-дезаминазная активность, нМ/мг белка/ч	—	—	90.0 ± 0.21
Устойчивость к NaCl, %	15	12	10

**Рис. 1.** Химическая структура brassinостероидов

- 1: R = 24S-метил – brassинолид      кастастерон      6-дезоксокастастерон;  
 2: 24R-метил – 24-эпibrassinолид    24-эпикастастерон    6-дезоксо-24-эпикастастерон;  
 3: 24S-этил – 28-гомоbrassinолид    28-гомокастастерон    6-дезоксо-28-гомокастастерон.

рон; группу 24-эпibrassinолида (**24R-метилБС**) – 24-эпibrassinолид, 24-эпикастастерон, 6-дезоксо-24-эпикастастерон; группу 28-гомоbrassinолида (**24S-этилБС**) – 28-гомоbrassinолид, 28-гомокастастерон, 6-дезоксо-28-гомокастастерон.

В состав brassиностероидных В-лактонов могут входить: brassинолид, 24-эпibrassinолид, 28-гомоbrassinолид, 28-норbrassinолид, долихолид, 28-гомодолихолид, 2-деоксиbrassinолид и другие 6-оксо-7-оксаbrassinостероиды; в состав brassиностероидных В-кетонов – кастастерон, 24-эпикастастерон, 28-гомокастастерон, 28-норкастастерон, долихостерон, 28-гомодолихостерон, 2-деоксикастастерон и другие 6-оксаbrassinостероиды; в состав 6-дезоксоbrassinостероидов – 6-дезоксокастастерон, 6-дезоксо-24-эпикастастерон, 6-дезоксо-28-гомокастастерон, 6-дезоксо-28-норкастастерон, 6-дезоксодолихостерон, 6-дезоксогомодолихостерон и другие 6-дезоксоbrassinостероиды.

Калибровочные пробы готовили методом серийных разведений исходного спиртового раствора с известной концентрацией ( $10^{-4}$  моль/л). Для приготовления калибровочных растворов использовали питательную среду (маннитно-дрожжевую)

без бактерий. Концентрация стероида в калибровочных пробах составляла 0; 0.01; 0.03; 0.1; 0.3; 1; 3 и 10 нмоль/л. Промывочный буферный водный раствор содержал 1% NaCl и 0.02% Твин ТМ20. Раствор ферментативного конъюгата brassиностероид-пероксидаза хрена готовили на буферном растворе 0.05М Трис, pH 7.4. В работе использовали планшеты разборные 96-луночные, состоящие из укрепленных на рамке 12 восьмилуночных стрипов (“ХЕМА”, РФ).

В полистирольные лунки планшета с иммобилизованными антителами к соответствующему brassиностероиду вносили по 150 мкл калибровочных проб или анализируемых образцов в дубликатах. Планшет инкубировали при 37°C в течение 2 ч, после чего содержимое лунок удаляли и промывали их промывочным раствором (4 × 150 мкл). Во все промытые лунки добавляли по 150 мкл раствора конъюгата соответствующего brassиностероида с пероксидазой хрена и инкубировали 5 мин при 37°C. Затем удаляли содержимое, промывали, как описано выше, добавляли по 150 мкл хромоген-субстратной смеси и инкубировали при 37°C в течение 20 мин. Реакцию останавливали добавлением во все лунки по 50 мкл раствора стоп-реагента (5%-ного раствора  $H_2SO_4$ ).

Оптическую плотность раствора во всех лунках измеряли на фотометре универсальном Ф300ТП (РУПП “Витязь”, Беларусь) при длине волны 450 нм.

Для каждой калибровочной пробы рассчитывали средние арифметические значения оптической плотности, строили график зависимости показателя  $V/V_0 \cdot 100\%$  от концентрации брассиностероида в калибровочных пробах (нмоль/л), где  $V$  и  $V_0$  – значения оптической плотности продукта ферментативной реакции в присутствии свободного брассиностероида и без него соответственно. Методом интерполяции по калибровочному графику рассчитывали концентрацию БС (нмоль/л) в анализируемой пробе. Сигмоидальные калибровочные кривые линеаризовали с помощью преобразования *log-logit*:  $\text{logit} V/V_0 = \ln((V/V_0)/(100 - V/V_0))$ . Статистическую обработку полученных данных осуществляли с помощью программы Microsoft Office Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для количественного определения БС в культуральной жидкости потребовалась модификация метода ИФА, которая представлена на примере тест-системы для В-кетобрассиностероидов (В-кето-БС) [24]. Отличительной особенностью

метода является использование для приготовления калибровочных растворов маннитно-дрожжевой питательной среды. Традиционное применение буферного раствора в данном случае не приводило к желаемым результатам. Калибровочные пробы брассиностероида приготовлены методом последовательного разведения из концентрированного раствора  $10^{-7}$  моль/л. Калибровочная кривая построена в диапазоне концентраций 0.01–10 нмоль/л (рис. 2), аналитический рабочий диапазон составил 0.01–1 нмоль/л. Чувствительность метода составила 0.01 нмоль/л.

Достоверность измерения концентрации БС в исследуемых образцах подтверждена общепринятыми тестами (на “открытие” и “линейность”). Так, тест на “открытие” стандартной добавки определяемого БС показал, что процент определения в образцах составляет 96.5–108.5% (табл. 2). Результаты теста на “линейность” находятся в пределах от 90.4 % до 107.3 % (табл. 3). Оценку воспроизводимости результатов проводили с помощью коэффициента вариации, величина которого составляла 9–12% (табл. 4). Полученные аналитические характеристики демонстрируют применимость метода ИФА для измерения содержания БС в исследуемых образцах культуральной жидкости без многостадийной пробоподго-

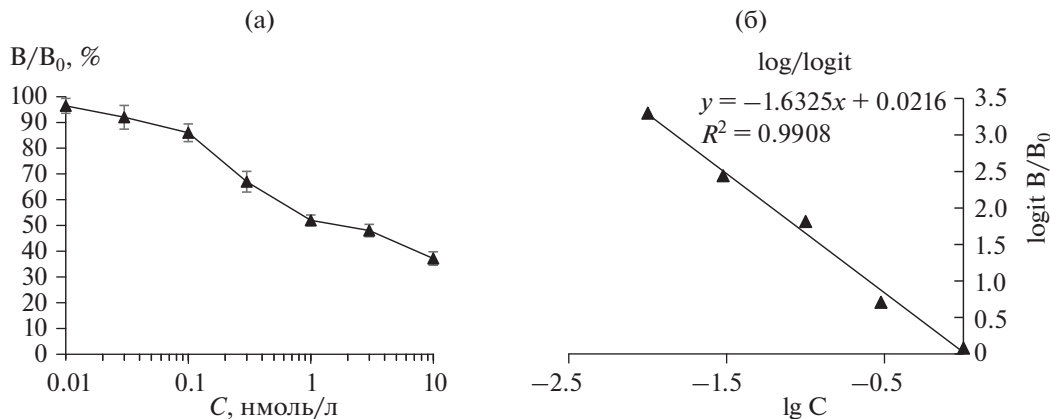


Рис. 2. Калибровочная кривая для ИФА В-кетоБС:  $V$  и  $V_0$  – сигналы в присутствии и в отсутствии определяемого антигена в системе.

Таблица 2. Результаты теста на “открытие” при определении В-кетоБС в образцах

Образец, №	Содержание эндогенных В-кетоБС, нмоль/л	Добавленное количество БС, нмоль/л	Измеренная концентрация после добавления, нмоль/л	“Открытие” иммунореактанта, %
1	0.041	0.1	0.072	101.4
2	0.125	0.1	0.109	96.5
3	0.157	0.1	0.140	108.5
Среднее значение $\pm$ SD				102.1 $\pm$ 6.03
CV, %				5.91

**Таблица 3.** Результаты теста на “линейность” при определении В-кетоБС в образцах (1, 2 и 3)

Показатель		Концентрация нмоль/л		
		1	2	3
Исходный образец		0.125	0.136	0.177
Фактор разведения исходного образца	×2	0.119	0.132	0.173
	×4	0.113	0.125	0.161
	×8	0.126	0.140	0.190
Среднее значение		0.119	0.134	0.175
±SD		± 0.007	± 0.008	± 0.012
CV, %		5.88	5.97	6.86
“Линейность”, %		90.4–100.8	91.9–105.9	91.0–107.3

**Таблица 4.** Коэффициент вариации количественного определения В-кетоБС в образцах

Образец, №	Средняя концентрация, нмоль/л (n = 3)	±SD	CV, %
1	0.041	0.004	9.76
2	0.136	0.010	7.35
3	0.177	0.021	11.9

товки и сопоставимы с таковыми для ранее разработанного метода определения 6-кето-БС в растительных образцах [24].

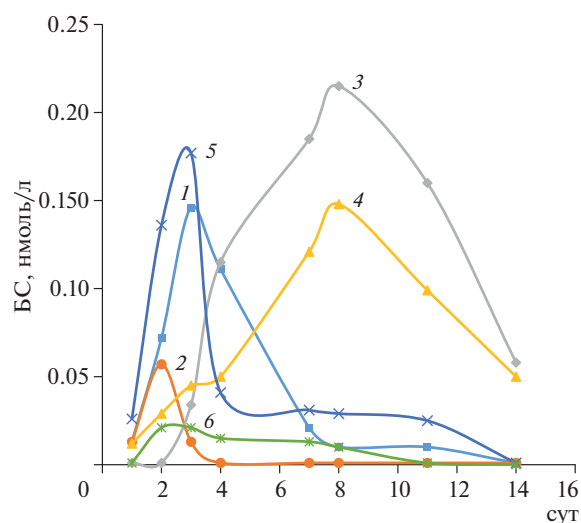
Метод ИФА для определения БС в культуральных жидкостях был адаптирован для тест-систем по определению 24R-метил-, 24S-метил-, 28S-этил-, В-лактон- и 6-дезоксобраassinостероидов. Аналитический рабочий диапазон и параметры тест-систем (чувствительность, точность, “линейность” и коэффициент вариации) также близки к соответствующим значениям, определенным для тест-системы по определению В-кето-БС.

С помощью разработанного метода было проведено определение БС шести групп (24R-метил-, 24S-метил-, 28S-этил-, В-лактон-, В-кето- и 6-дезоксобраassinостероидов) в образцах культуральной жидкости.

Полученные данные свидетельствуют о способности различных групп всех изученных бактерий синтезировать браassinостероиды, при этом их содержание в супернатанте обнаруживалось в разное время культивирования и присутствовало в культуральных жидкостях изученных бактерий, однако содержание и состав БС различался у разных штаммов.

В надосадочной жидкости штамма *P. megaterium* Cp-1 самым значительным оказалось содержание БС группы 28-гомобраassinоида (~ 0.215 нмоль/л) и В-кетобраassinостероидов (~ 0.177 нмоль/л) (рис. 3). Максимальная концентрация в первом случае отмечена через 8 сут культивирования, во втором – через 3 сут. Концентрация всех продуцируемых бактериями групп БС проходит через максимальное значение, а через 14 сут В-кето-, 6-дезоксобраassinостероиды и БС группы 24-эпибраassinоида не обнаруживались.

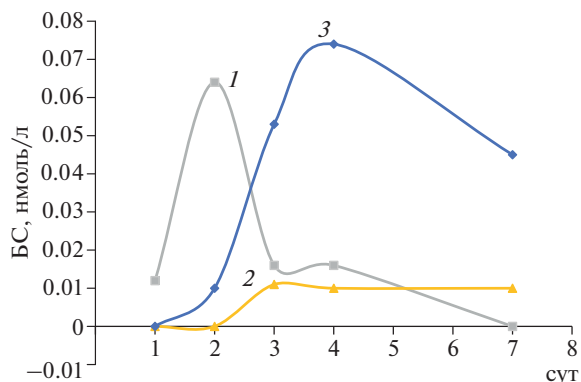
Следует отметить, что только в культуральной жидкости штамма *P. megaterium* Cp-1 было зафиксировано образование БС ряда браassinоида с максимальным содержанием ~ 0.057 нмоль/л че-

**Рис. 3.** Динамика содержания браassinостероидов (1–6) в супернатанте бактериального штамма *P. megaterium* Cp-1: 1 – 24R-метилБС; 2 – 24S-метилБС; 3 – 24S-этилБС; 4 – В-лактонБС; 5 – В-кетоБС; 6 – 6-дезоксоБС.

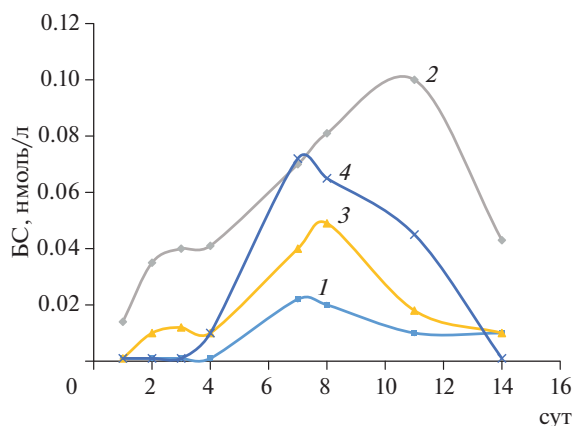
рез 48 ч культивирования, а через 4 сут они уже не детектировались.

Иначе ведет себя штамм *P. koreensis* ФП2/1 (рис. 4). Он способен продуцировать В-лактонбрасиностероиды в концентрации до 0.064 нмоль/л, В-кетобрасиностероиды – до 0.011 нмоль/л. Штамм характеризовался максимальным образованием 6-дезоксобрассиностероидов через 96 ч культивирования на уровне 0.074 нмоль/л. Обращает на себя внимание тот факт, что максимальное накопление БС определяемых групп происходило в разный временной период (48, 72 и 96 ч соответственно). Через 168 ч еще детектируется присутствие В-кетостероидов и значительное количество 6-дезоксобрассиностероидов, при этом накопление первых выходит на плато.

Интересным является тот факт, что для штамма *P. koreensis* ФП2/1 на протяжении 168 ч культивирования при наличии В-кето-, В-лактон- и 6-дезоксобрассиностероидов, не зафиксирована продукция



**Рис. 4.** Динамика содержания брассиностероидов (1–3) в супернатанте бактериального штамма *Pseudomonas koreensis* ФП2/1: 1 – В-лактонБС; 2 – В-кетоБС; 3 – 6-дезоксоБС.



**Рис. 5.** Динамика содержания брассиностероидов (1–4) в супернатанте бактериального штамма *R. jostii* СА-6: 1 – 24R-метилБС; 2 – 24S-этилБС; 3 – В-лактонБС; 4 – В-кетоБС.

БС групп брассинолида – 24-эпибрассинолида и 28-гомобрассинолида. Этот факт свидетельствует о продуцировании данным штаммом В-кето-, В-лактон- и 6-дезоксобрассиностероидов других групп (например, 28-нобрассинолида, долихолида или др.).

В супернатанте штамма *R. jostii* СА-6 только через 168 ч было достигнуто максимальное накопление 28-гомобрассиностероидов в количестве 0.1 нмоль/л (рис. 5). При этом штамм характеризовался максимальным синтезом 24R-метил-, В-лактон- и В-кетобрассиностероидов через 78 ч (0.02, 0.05 и 0.07 нмоль/л соответственно).

Таким образом, впервые установлено, что выделенные нами солеустойчивые, стимулирующие рост растений штаммы бактерий *P. megaterium* Ср-1, *R. jostii* СА-6 и *P. koreensis* ФП2/1, обладающие комплексом полезных свойств (азотфиксация, фосфатсольюбилизация, синтез фитогормона индоллил-3-уксусной кислоты, осмопротектора пролина), способны продуцировать брассиностероиды различных групп. Это обстоятельство может объяснить ростостимулирующую активность указанных штаммов и их влияние на адаптацию растений при воздействии стрессовых факторов. Общим для всех изученных штаммов была способность продуцировать В-лактон- и В-кетобрассиностероиды. Количество синтезированных бактериями БС проходит через максимум. Снижение содержания брассиностероидов в среде культивирования связано с метаболическими превращениями в процессе использования этих соединений бактериями в качестве источника углерода и энергии. Для ряда фитогормонов данный факт получил экспериментальное подтверждение [10].

В заключение следует особо подчеркнуть, что открытие бактериальных продуцентов стероидных фитогормонов, играющих важную роль не только у растений, но и за пределами растительного царства [27], позволяет существенно расширить представления о внутренних межвидовых регуляторных механизмах биоценозов и их молекулярных носителях, и представляет собой шаг на пути формирования новой дисциплины – эндокринологии биоценозов или эко-эндокринологии.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № Х23РНФ-087).

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Wei Z.Y., Li J. // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. P. 583622.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.583622>
2. Ahaer M.A., Asraf M., Bajguz A., Ahmad P. // *J. Plant Growth Regul.* 2018. V. 37. P. 1007–1024.  
<https://doi.org/10.1007/s00344-018-9855-2>
3. Wei, Z.Y., Li, J. // *Mol. Plant.* 2016. V. 9. P. 86–100.  
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.12.003>
4. Yao T., Xie R., Zhou C., Wu X., Li D. // *J. Agric. Food Chem.* 2023. V. 71. P. 7947–7960.  
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.2c07493>
5. Zebosi B., Vollbrecht E., Best N.B. // *Plant Commun.* 2024. V. 5. № 9. P. 100982.  
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2024.100982>
6. Ullah A., Manghwar H., Shaban M., Khan A., Akbar A., Ali U. et al. // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2018. V. 25. № 33. P. 103–118.  
<https://doi.org/10.1007/s11356-018-3364-5>
7. Bajguz A., Chmur M., Gruszka D. // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. P. 1034.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01034> (minireview).
8. Bajguz A., Piotrowska-Niczyporuk A. // *Metabolites.* 2023. V. 13. P. 884.  
<https://doi.org/10.3390/metabo13080884>
9. Baca B.E., Elmerich C. *Microbial Production of Plant Hormones // Associative and Endophytic Nitrogen Fixing Bacteria and Cyanobacterial Associations.* / Eds. C. Elmerich, W.E. Newton. Berlin: SpringerVerlag, 2007. P. 113–143.  
<https://doi.org/10.1007/1-4020-3546-2>
10. Syrova D.S., Shaposhnikov A.I., Yuzikhin O.S., Belimov A.A. // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2022. V. 58. P. 1–18.  
<https://doi.org/10.1134/S0003683822010094>
11. Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., Sarvarova E.R., Khairullin R.M. // *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. V. 62. № 6. P. 715–726.  
<https://doi.org/10.1134/S1021443715060114>
12. Mohite B. // *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2013. V. 13. P. 638–649.  
<https://doi.org/10.4067/S0718-95162013005000051>
13. Dodd I.C., Zinovkina N.Y., Safronova V., Belimov A. // *Ann. Appl. Biol.* 2010. V. 157. P. 361–379.  
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00439.x>
14. Kilian M., Steiner U., Krebs B., Junge H., Schmiedeknecht G., Hain R. // *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer.* 2000. V. 1. P. 72–93.
15. Dobbelaere S., Vanderleyden J., Okon Y. // *Crit. Rev. Plant Sci.* 2003. V. 22. P. 107–149.  
<http://dx.doi.org/10.1080/713610853>
16. Kudoyarova G.R., Melentiev A.I., Martynenko E.V., Timergalina L.N., Arkhipova T.N., Shendel G.V. et al. // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. V. 83. P. 285–91.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.08.015>
17. Belimov A.A., Dodd I.C., Safronova V.I., Dumova V.A., Shaposhnikov A.I., Ladatko A.G. et al. // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. V. 74. P. 84–91.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.032>
18. Belimov A.A., Dodd I.C., Hontzeas N., Theobald J.C., Safronova V.I., Davies W.J. // *New Phytol.* 2009. V. 181. P. 413–423.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02657.x>
19. Biliavska L.O., Ostapchuk A.M., Voychuk S.I., Iutynska G.O. // *Ukr. Biochem. J.* 2017. V. 89. № 2. P. 78–84.  
<https://doi.org/jnas.nbu.gov.ua/article/UJRN-0000740464>
20. Khalil A., Bramucci A.R., Focardi A., Le Reun N., Williams N.L.R., Kuzhiumparambil U. et al. // *Microbiome.* 2024. V. 12. P. 205–214.  
<https://doi.org/10.1186/s40168-024-01899-6>
21. Naumovich N.I., Aleschenkova Z.M., Ananyeva I.N., Safronava H.V. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series.* 2022. V. 67. № 1. P. 54–65.  
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-54-65>
22. Naumovich N.I., Aleschenkova Z.M., Ananyeva I.N., Safronava H.V. // *Experimental Biology and Biotechnology.* 2022. № 2. P. 60–72.  
<https://doi.org/10.33581/2957-5060-2022-2-60-72>
23. Naumovich N.I., Akhremchuk A.E., Valentovich L.N., Aleschenkova Z.M., Ananyeva I.N., Safronova G.V. // *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus.* 2022. V. 66. № 1. P. 55–64.  
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-1-55-64>
24. Pradko A.G., Litvinovskaya R.P., Sauchuk A.L., Drach S.V., Baranovsky A.V., Zhabinskii V.N. et al. // *Steroids.* 2015. V. 97. P. 78–86.  
<https://doi.org/10.1016/j.steroids.2014.08.022>
25. Khripach V.A., Zhabinskii V.N., Litvinovskaya R.P. // *Book “Brassinosteroids: a Class of Plant Hormones”,* / Eds. S. Hayat, A. Ahmad, Dordrecht: Springer, 2011. P. 375–392.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-007-01-89-2>
26. Khripach V.A., Zhabinskii V.N., de Groot A. *Brassinosteroids. A New Class of Plant Hormones.* San Diego: Academic Press, 1999. 456 p.  
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-406360-0.X5000-X>
27. Zhabinskii V.N., Khripach N.B., Khripach V.A. // *Steroids.* 2015. V. 97. P. 87–97.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.steroids.2014.08.025>

## Bacterial Producers of Brassinosteroids

Z. M. Aleschenkova<sup>a</sup>, I. N. Ananyeva<sup>a</sup>, N. I. Naumovich<sup>a</sup>, R. P. Litvinovskaya<sup>b,\*</sup>, A. L. Sauchuk<sup>b</sup>,  
D. V. Denisiuk<sup>b</sup>, V. A. Khripach<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Microbiology, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220084 Belarus*

<sup>b</sup>*Institute of Bioorganic Chemistry, National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, 220084 Belarus*

\*e-mail: litvin@iboch.by

The production of the most studied, active and widespread groups of brassinosteroids by salt-tolerant bacteria *Priestia megaterium* Cp-1, *Rhodococcus jostii* CA-6 and *Pseudomonas koreensis* FP2/1 isolated from saline soil samples was studied. It was shown that the studied bacterial strains are capable of producing steroidal phytohormones of the brassinolide, 24-epibrassinolide and 28-homobrassinolide groups, as well as brassinosteroid B-ketones, B-lactones and 6-deoxo derivatives. This circumstance may be the reason for the growth-stimulating activity of these bacteria and their effect on plant adaptation to stress factors.

**Keywords:** bacteria *Priestia megaterium* Sr-1, *Rhodococcus jostii* CA-6 and *Pseudomonas koreensis* FP2/1, brassinosteroids, enzyme immunoassay