

УРОЖАЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПРИМЕНЕНИИ РОСТСТимулирующей РИЗОСФЕРНОЙ БАКТЕРИИ НА ЗАГРЯЗНЕННОЙ НИКЕЛЕМ ПОЧВЕ*

В.П. Шабаяев, доктор биологических наук,
В.Е. Остроумов, старший научный сотрудник

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
142290, Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 2
E-mail: vpsh@rambler.ru*

*В вегетационном опыте изучали влияние внесения стимулирующей рост яровой пшеницы ризосферной бактерии *Pseudomonas fluorescens* 20 на урожай. Растения выращивали до полной спелости при загрязнении агросерой почвы никелем в виде $NiCl_2 \cdot 6H_2O$ в дозе 200 мг Ni/kg почвы на фоне внесения NPK удобрений. После уборки урожая определяли содержание Ni и питательных элементов N, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn и Cu в зерне, соломе и корнях. Содержание N определяли феноловым методом. Содержание Ni и других зольных элементов после сжигания растительного материала устанавливали методами эмиссионно-оптической спектроскопии индуктивно-связанной плазмы и пламенной фотометрии. При бактериальной инокуляции установлена устойчивость растений к токсическому действию Ni. Применение бактерии устраняло фитотоксичность тяжелого металла и обеспечивало формирование такой же биомассы, в том числе зерна, как и в контрольном варианте (не инокулированные растения, не подвергнутые Ni стрессу). Устойчивость растений, инокулированных бактерией, к токсическому действию Ni обусловлена усиленным ростом корневой системы и увеличением содержания и накопления Ni в корнях. Внесение бактерии также улучшало минеральное питание растений – увеличивало вынос питательных элементов из загрязненной почвы. Это происходило вследствие стимуляции роста и увеличения массы растений в целом без существенных изменений содержания большинства элементов в надземных органах и корнях. Бактерия усиливала фитоэкстракцию тяжелого металла (очистку почвы) – увеличивала вынос надземными органами Ni без значимых изменений его содержания в зерне и соломе. Это происходило без существенных изменений реакции почвенной среды и, вероятно, было обусловлено образованием бактериальных сидерофоров.*

SPRING WHEAT YIELD UNDER APPLICATION OF GROWTH PROMOTING RHIZOBACTERIUM IN SOIL CONTAMINATED WITH NICKEL

V.P. Shabayev, V.E. Ostroumov

*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences,
142290, Moskovskaya obl., Pushchino, ul. Institutskaya, 2
E-mail: VPSH@rambler.ru*

*Impact of growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas fluorescens* 20 on the yield of spring wheat was studied in pot experiment. Plants were grown up to maturity when agrogray soil was contaminated with Ni as $NiCl_2 \cdot 6H_2O$ at a rate of 200 mg Ni/kg of soil against background of applying NPK fertilizers. After harvesting, content of nutrients N, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn and Cu in grain, straw and roots was determined. N was determined by phenol technique. Resistance of plants to Ni toxicity was found under bacterial inoculation. Application of bacterium eliminated phytotoxicity of heavy metal and provided the same biomass production including grain as in control – in non-inoculated plants non-exposed Ni stress. Resistance of plants inoculated with bacterium to Ni toxicity was due to enhanced growth of root system and increase in content and accumulation of Ni in roots and, as a result this was not accompanied by increase in metal incorporation into aboveground organs. Resistance of plants inoculated with bacterium to Ni toxicity was due to enhanced growth of root system and increase in content and accumulation of Ni in roots. Application of bacterium also improved mineral nutrition of plants – increased nutrient uptake from contaminated soil. Increase in nutrient uptake by yield from contaminated soil as influenced by inoculation with bacterium was due to growth promotion and increase of plant weight in general without significant changes in content of most elements in aboveground organs and roots. Bacterium enhanced phytoextraction of heavy metal (soil cleaning) – increased Ni uptake by aboveground organs without significant changes in its content in grain and straw. Increase in Ni uptake by bacterially inoculated plants occurred without changes of soil medium reaction and was probably due to production of bacterial siderophores.*

Ключевые слова: *Pseudomonas*, яровая пшеница (*Triticum aestivum* L.), хлористый никель, химический состав растений

Key words: *Pseudomonas*, spring wheat (*Triticum aestivum* L.), nickel chloride, chemical composition of plants

Перспективным способом повышения урожая сельскохозяйственных культур считают использование стимулирующих рост растений ризосферных бактерий (*plant growth-promoting rhizobacteria* – PGPR), в том числе для фиторемедиации и повышения продуктивности загрязненных тяжелыми металлами (ТМ) почв [1, 2, 3]. PGPR наиболее эффективно улучшают ростовые показатели и увеличивают биомассу различных сельскохозяйственных культур [4, 5, 6]. В последние годы рассматривается возможность их использования в сельском хозяйстве 21-го столетия и дорожная карта коммерциализации технологии, основанной на PGPR [7].

Применение PGPR *Pseudomonas* существенно уменьшало фитотоксичность Ni [8, 9] и повышало устойчивость различных растений к токсическому действию этого ТМ [10, 11]. Внесение бактерии *P. fluorescens* 20 в ранее проведенном вегетационном опыте уменьшало фитотоксичность Ni, стимулировало рост и увеличивало массу вегетативных органов и корневой системы, усиливало фитоэкстракцию ТМ и улучшало минеральное питание растений яровой пшеницы в фазе выхода в трубку [9]. Кроме того, установлено, что использование PGPR *Pseudomonas* значительно увеличивало урожай зерна ячменя при загрязнении агросерой почвы соединениями

*работа выполнена в рамках госзадания «Физико-химические и биогеохимические процессы в антропогенно измененных почвах» (AAAA-A18-118013190180-9 и AAA-A18-118013190181-6).

Табл. 1. Масса растений и содержание Ni в растениях в зависимости от загрязнения почвы никелем и внесения бактерии

Вариант	Масса растений (сухое вещество), г/сосуд				Содержание Ni в растениях, мг/кг		
	зерно	солома	корни	сумма	зерно	солома	корни
Без Ni и внесения бактерии – контроль	23,4	30,4	3,6	57,4	2	2	5
Ni без внесения бактерии	20,0	24,4	2,1	46,5	12	6	142
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	24,4	32,2	3,1	59,7	14	7	166
HCP ₀₅	3,3	4,9	1,1	9,8	2	1	

Pb и Cd и повышало устойчивость растений к токсическому действию ТМ [12, 13]. Стимуляция их роста при инокуляции PGPR рода *Pseudomonas* была обусловлена улучшением минерального питания растений [12, 13]. Исследований по влиянию PGPR рода *Pseudomonas* на урожай, в особенности массу зерна, и минеральное питание зерновых культур при их выращивании до полной спелости в условиях загрязнения почвы Ni проведено недостаточно.

Цель исследований – изучение влияния внесения PGPR *P. fluorescens* 20 на урожай яровой пшеницы и элементный состав растений, включая содержание и накопление в них Ni, при выращивании до созревания на агроерой почве, загрязненной ТМ.

Методика. Работу проводили при выращивании яровой пшеницы *T. aestivum* L. сорта Злата (Московский НИИСХ «Немчиновка») на агроерой почве юга Московской области в вегетационном опыте при искусственном загрязнении водорастворимым соединением Ni. В сосудах, содержащих 5 кг почвы, выращивали по 13 растений до полного созревания в течение 118 дней. В работе изучали бактерию *P. fluorescens* штамм 20, повышающую устойчивость яровой пшеницы к токсическому действию Ni в фазе выхода в трубку [9]. Схема опыта включала следующие варианты: без внесения никеля и бактерии (контроль), внесение никеля без бактерии, внесение никеля и бактерии. В опыте использовали почву пахотного горизонта (слой 0...20 см) среднесуглинистой агроерой почвы (Luvisol), на которой в предшествующем году выращивали ячмень. Она характеризовалась следующими агрохимическими показателями: рН_{KCl} – 5,62, С_{орг} – 1,3 %, N валовый – 142 мг, Ca и Mg (1 н. KCl) – 12,7 и 1,7 ммоль-экв, N-NH₄, N-NO₃ (0,1 н. Na₂SO₄) – 0,5 и 0,6 мг, подвижные P₂O₅ и K₂O (0,2 н. HCl) – 20,2 и 12,9 мг/100 г почвы соответственно. В почву вносили NiCl₂·6H₂O (квалификации «хч» (Рехим, Россия) из расчета 200 мг Ni/кг почвы за 10 дней до посева семян на фоне внесения NPK-удобрений из расчета по 100 мг действующего вещества на 1 кг почвы в виде азотно-кислого аммония, двухзамещенного фосфорнокислого калия и сернокислого калия. После срезания растения высушивали при 70 °С до постоянной массы, взвешивали и определяли содержание Ni и биофильных элементов (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn и Cu) в зерне, соломе и корнях. Условия выращивания растений, методики инокуляции семян бактерией, подготовки растений к химическому анализу, методы анализа растительного материала на содержание элементов и обработки полученных результатов описаны ранее [9]. Результаты исследований представлены в виде средних значений из четырех повторностей опыта ± ошибка средней.

Результаты и обсуждение. При загрязнении почвы Ni без внесения бактерии *P. fluorescens* 20 установлено его токсическое действие на яровую пшеницу, которое выразилось в уменьшении массы зерна на 14 %, соломы – на 20 %, по сравнению с контролем (табл. 1). Масса корней в условиях Ni-стресса уменьшалась в 1,7 раза. Внесение бактерии в загрязненных условиях

увеличивало массу зерна на 22 %, соломы – на 32 %. Одновременно масса корней увеличивалась в 1,6 раза. На фоне достоверного уменьшения урожая неинокулированных растений под влиянием Ni, по сравнению с контролем, использование бактерии в загрязненных условиях обеспечивало формирование такого же урожая, в том числе зерна, как и не инокулированных растений без загрязнения. Масса корней и соломы растений при внесении бактерии были практически такими же, как и в контрольном варианте. То есть, применение бактерии *P. fluorescens* 20 полностью устраняло токсическое действие Ni, внесенного из расчета 200 мг/кг почвы, на яровую пшеницу при выращивании до полного созревания. Результаты ранее проведенных исследований свидетельствуют, что использование этой бактерии значительно уменьшало токсическое действие Ni на растения яровой пшеницы и стимулировало их рост в фазе трубкования при загрязнении металлом в дозе 300 мг/кг почвы [9].

Табл. 2. Вынос Ni растениями в зависимости от загрязнения почвы никелем и внесения бактерии, мкг/сосуд

Вариант	Зерно	Солома	Корни	Сумма
Без Ni и внесения бактерии – контроль	47	61	18	126
Ni без внесения бактерии	240	146	298	684
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	342	225	515	1082
HCP ₀₅	63	45	100	185

В загрязненных условиях содержание Ni в растениях значительно увеличивалось во всех органах, в особенности в корнях. Использование бактерии не оказало существенного влияния на концентрацию этого минерального элемента в зерне и соломе. Содержание Ni в корневой системе инокулированных растений, напротив, увеличилось в 1,2 раза. При этом в корнях Ni было в десятки раз больше, чем в надземных органах. Применение бактерии увеличило вынос Ni зерном из загрязненной ТМ почвы в 1,4 раза, соломой – в 1,5 раза (табл. 2). Накопление Ni в корнях было значительно больше, чем в зерне и соломе, и увеличивалось при внесении бактерии в 1,7 раза.

В варианте с инокуляцией бактерией после срезания загрязненных Ni растений в фазе полного созревания не установлено существенных изменений реакции почвенной среды, по сравнению с контролем (табл. 3). Вне зависимости от загрязнения почвы Ni и внесения

Табл. 3. Реакция почвенной среды после выращивания растений в зависимости от загрязнения почвы никелем и внесения бактерии

Вариант	рН _{KCl} почвенной суспензии
Без Ni и внесения бактерии – контроль	6,20 ± 0,01
Ni без внесения бактерии	6,26 ± 0,04
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	6,25 ± 0,04
исходная почва	5,86 ± 0,00

Табл. 4. Содержание питательных элементов в растениях в зависимости от загрязнения почвы никелем и внесения бактерии

Вариант	N	P	K	Ca	Mg	Fe*	Mn	Zn	Cu	
	%					мкг/кг				
Зерно										
Без Ni и внесения бактерии – контроль	1,88	0,18	0,23	0,08	0,24	124	13	60	4	
Ni без внесения бактерии	2,06	0,20	0,30	0,07	0,24	159	18	74	5	
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	2,02	0,24	0,30	0,07	0,25	164	21	74	5	
Солома										
Без Ni и внесения бактерии – контроль	0,36	0,07	2,12	0,94	0,28	161	21	34	6	
Ni без внесения бактерии	0,40	0,07	2,20	0,83	0,32	206	27	37	7	
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	0,32	0,07	2,24	0,77	0,34	247	32	42	7	
Корни										
Без Ni и внесения бактерии – контроль	1,14	0,02	0,33	1,25	0,32	1,20	140	98	9	
Ni без внесения бактерии	1,33	0,04	0,43	0,58	0,40	1,33	170	107	9	
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	1,20	0,05	0,38	0,45	0,48	1,35	177	98	10	

*содержание Fe в корнях дано в %.

бактерии отмечено увеличение рН_{ксл} (на 0,40 ед.) только относительно исходной почвы.

При загрязнении почвы Ni без внесения бактерии установлено увеличение содержания в зерне практически всех исследованных биофильных элементов, по сравнению с контролем (табл. 4). Исключения касались только Ca и Mg, для которых величина этого показателя не изменялась. Повышение содержания большинства элементов в зерне загрязненных растений, вероятно, было связано с уменьшением урожая. Использование бактерии не оказывало влияния на величину этого показателя. Содержание большинства элементов в соломе и корнях под влиянием загрязнения Ni вне зависимости от инокуляции бактерией не изменилось, за исключением некоторого роста величины этого показателя для Mg, Fe и Mn и некоторого уменьшения – для Ca.

При загрязнении почвы Ni вынос большинства элементов зерном изменялся в виде тенденции, кроме его увеличения для K и Mn и уменьшения – для Mg (табл. 5). Под влиянием бактерии количество практически всех элементов в зерне возрастало, кроме снижения величины этого показателя для Ca. В суммарной биомассе загрязненных Ni растений накопление большинства элементов без инокуляции бактерией также изменялось в виде тенденции. Внесение бактерии на фоне загрязнения Ni увеличивало вынос исследованных элементов из почвы биомассой растений на 18...52 %. Наибольший в опыте рост (в 1,5 раза) был установлен для Fe и Mn. Это происходило в основном вследствие стимуляции их роста (см. табл. 1) в целом без существенных изменений содержания большинства элементов во всех органах.

Применение стимулирующей рост растений бактерии *P. fluorescens* 20 при загрязнении агросерой почвы водорастворимым соединением Ni в дозе 200 мг/кг почвы оказало положительное влияние на рост и урожай зерна яровой пшеницы. Этот прием полностью устранял негативное действие Ni, обеспечивая получение такого же урожая, включая зерно, как и у не инокулированных растений, не подвергнутых Ni стрессу. Таким образом, внесение бактерии повышало устойчивость растений яровой пшеницы к негативному действию ТМ. Аналогичную ситуацию отмечали ранее в результате проведения вегетационных опытов при загрязнении агросерой почвы соединениями Pb и Cd [12, 13].

Испытанные бактерии, оказывали неоднозначное влияние на биомассу яровой пшеницы, содержание и аккумуляцию Ni в растениях. Инокуляция бактериями рода *Pseudomonas* как защищала растения от токсического действия Ni [14, 15, 16], так и не оказывала влияния на поступление ТМ в растения [15, 16]. В наших исследованиях увеличение массы растений в загрязненных условиях при применении бактерии происходило также без существенных изменений содержания Ni в зерне и соломе. Внесение испытанных бактерий увеличивало вынос Ni зерном и соломой при полной спелости растений, как и вегетативной биомассой в фазе трубкования яровой пшеницы в ранее проведенном опыте [9] и, таким образом, усиливало фитоэкстракцию ТМ вследствие стимуляции роста растений. Ранее было установлено, что применение PGPR способствовало росту и увеличению биомассы растений, а также повышало эффективность фиторемедиации, увеличивая биодоступность и растворимость ТМ [17]. В корневой системе при полной

Табл. 5. Накопление питательных элементов в растениях в зависимости от загрязнения почвы никелем и внесения бактерии

Вариант	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu	
	мг/сосуд					мкг/сосуд				
Зерно										
Без Ni и внесения бактерии – контроль	400	42	54	19	56	2902	304	1404	94	
Ni без внесения бактерии	412	40	64	19	48	3180	360	1480	100	
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	492	59	73	12	61	4002	512	1806	122	
HCP ₀₅	70	25	11	2	10	827	108	175	19	
Целое растение										
Без Ni и внесения бактерии – контроль	590	64	711	350	153	7849	1446	2791	308	
Ni без внесения бактерии	538	58	606	229	134	8234	1376	2608	290	
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	632	83	806	274	186	12007	2091	3462	378	
HCP ₀₅	81	12	109	22	28	2470	482	523	35	

спелости растений было значительно больше Ni, чем в надземных органах, как и в фазе трубкования в вегетативной массе в нашем предыдущем опыте [9]. Под влиянием бактерий увеличивались как содержание, так и накопление Ni в корневой системе. Корни выступают первым барьером при транспорте в растения TM из почвы, в корнях происходит их аккумуляция и детоксикация [18]. Увеличение содержания в корнях при инокуляции бактерией, наряду с увеличением накопления в них Ni, свидетельствует об усилении барьера на границе надземные органы – корни. Вероятно, это повысило устойчивость растений к токсическому действию Ni и способствовало устранению его негативного действия.

Увеличение аккумуляции Ni в растениях под влиянием бактерии происходило без изменения реакции почвенной среды, которая, как известно, оказывает существенное воздействие на подвижность в почве и биодоступность TM. Увеличение выноса Ni надземной биомассой и его накопления в корневой системе инокулированных бактерией рода *Pseudomonas* растений, вероятно, было обусловлено увеличением подвижности в почве TM под влиянием продуцируемых бактериями экзометаболических – сидерофоров [3]. Они способны воздействовать на подвижность в почве и биодоступность металлов в результате процессов подкисления, комплексообразования, осаждения и восстановления. В зависимости от состава и концентрации сидерофоров, продуцируемых ризосферными микроорганизмами, а также свойств металла, возможно, как увеличение, так и уменьшение его подвижности [19]. Так, установлено, что тиокарбонная кислота – сидерофор, продуцируемый некоторыми видами *Pseudomonas*, образует растворимые комплексы с Ni, Fe, Mn, Zn и Cu, но осаждает из раствора такие токсичные металлы, как Cd и Pb и металлоиды As и др. [20].

Большая масса подвергнутых никелевому стрессу растений при уборке и их устойчивость к токсическому действию TM при внесении ризобактерии, могли быть обусловлены также увеличением выноса суммарной биомассой из загрязненной почвы биофильных элементов и, следовательно, улучшением минерального питания растений. Микробы, ассоциированные с растениями, могут стимулировать их рост, оказывая положительное влияние на минеральное питание растений [4], в том числе в условиях стресса, вызванного TM [2]. Увеличение выноса элементов минерального питания инокулированными бактерией растениями яровой пшеницы происходило в целом без существенных изменений содержания большинства элементов в надземных органах и корнях. Следовательно, внесение бактерии, увеличивало накопление питательных элементов в растениях при загрязнении почвы Ni вследствие стимуляции их роста и увеличения урожая.

Выводы. Внесение ризосферной бактерии *P. fluorescens* 20 способствовало росту яровой пшеницы и повышало устойчивость растений к токсическому действию Ni при искусственном загрязнении TM агросерой почвы в дозе 200 мг/кг почвы. Этот прием увеличивал массу зерна, соломы и корней в условиях Ni стресса и полностью устранял фитотоксичность TM. Инокуляция бактерией усиливала фитоксигенность Ni, повышая его вынос из загрязненной почвы надземными органами растений, без значимых изменений содержания TM в зерне и соломе. Одновременно содержание и накопление Ni в корневой системе возрастало.

Положительное влияние и устойчивость растений к токсическому действию Ni при инокуляции бактерией обусловлено, во-первых, усилением роста корневой системы, во-вторых, улучшением минерального питания

инокулированных растений. О чем свидетельствует увеличение выноса из загрязненной почвы большинства биофильных элементов, которое происходило вследствие стимуляции роста и увеличения массы растений в целом, без существенных изменений содержания практически всех исследованных элементов в надземных органах и корнях, а также реакции почвенной среды.

Благодарности. Авторы благодарят ЦКП ИФХиБПП РАН за выполнение химических анализов почвы и растений, полученных после озонирования тканей растений.

Литература

1. *Phytoremediation of heavy metals contaminated soil using plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A current perspective* / A. Handsa, V. Kumar, A. Anshumali, et al. // *Recent Research in Science Technology*. 2014. Vol. 6. No. 1. P. 131–134.
2. *Beneficial microbes for sustainable agriculture* / A. K. Chandel, H. Chen, H. Ch. Sharma, et al. /eds. Chandra R., Sobti R.C. // *Microbes for sustainable development and bioremediation*. Chapter 15. P. 257–266. Boca Raton: CRC Press, 2020. 386 p. doi: 10.1201/9780429275876-15.
3. Dorjey S., Dolkar D., Sharma R. *Plant growth promoting rhizobacteria Pseudomonas: A review* // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2017. Vol. 6. No. 7. P. 1335–1344. doi:10.20546/ijcmas.2017.602.160.
4. Pattnaik S., Mohapatra B., Gupta A. *Plant growth-promoting microbe mediated uptake of essential nutrients (Fe, P, K) for crop stress management: microbe–soil–plant continuum*. Review article // *Frontiers in Agronomy*. 09 August 2021. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fagro.2021.689972/full> (дата обращения 12.10.2022). doi: 10.3389/fagro.2021.689972.
5. *Developing novel bacterial based bioformulation having PGPR properties for enhanced production of agricultural crops* / M. Kalita, M. Bharadwaz, T. Dey, et al. // *Indian Journal of Experimental Biology*. 2015. Vol. 53. No. 1. P. 56–60.
6. *Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): Current and future prospects for development of sustainable agriculture* / G. Gupta, S. S. Parihar, N. K. Ahirwar, et al. // *Journal of Microbial and Biochemical Technology*. 2015. Vol. 7, No. 2. P. 96–102. doi: 10.4172/1948-5948.1000188.
7. *Plant growth-promoting rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture*. Review article / R. Backer, J. S. Rokern, G. Ilangumaran, et al. // *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 23. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01473/full> (дата обращения 15.09.2022). doi: 10.3389/fpls.2018.01473
8. *Ризосферные бактерии рода Pseudomonas в современных агробιοтехнологиях* / Т. О. Анохина, Т. В. Сиунова, О. И. Сизова и др. // *Агрохимия*. 2018. № 10. С. 54–66. doi: 10.1134/S0002188118100034.
9. Шабает В. П., Остроумов В. Е. *Рост и минеральное питание яровой пшеницы при внесении ростстимулирующей ризосферной бактерии в условиях загрязнения почвы никелем* // *Российская сельскохозяйственная наука*. 2021. № 5. С. 46–50. doi: 10.31857/S2500262721050094.
10. *Tolerance of transgenic canola plants (Brassica napus) amended with plant growth-promoting bacteria to flooding stress at a metal-contaminated field site* /

- A. J. Farwell, S. Vesely, V. Nero, et al. // *Environmental Pollution*. 2007. Vol. 147. No. 3. P. 540–545. doi: 10.1016/j.envpol.2006.10.014.
11. Nickel toxicity in plants: reasons, toxic effects, tolerance mechanisms, and remediation possibilities – a review / M.U.Hassan, M.U.Chattha, I.Khan, et al. // *Environmental Science and Pollution Research*. 2019. Vol. 26. No. 13. P. 12673–12688. doi: 10.1007/s11356-019-04892-x.
 12. Шабает В. П. Почвенно-агротимические аспекты ремедиации загрязненной свинцом почвы при внесении стимулирующих рост растений ризосферных бактерий // *Почвоведение*. 2012. № 5. С. 601–611.
 13. Шабает В. П., Бочарникова Е. А., Остроумов В. Е. Ремедиация загрязненной кадмием почвы при применении стимулирующих рост растений ризобактерий и природного цеолита // *Почвоведение*. 2020. № 6. С. 738–750. doi: 10.31857/S0032180X20060118.
 14. Tank N., Saraf M. Enhancement of plant growth and decontamination of nickel-spiked soil using PGPR // *Journal of Basic Microbiology*. 2009. Vol. 49. No. 2. P. 195–204. doi: 10.1002/jobm.200800090.
 15. Inoculation of endophytic bacteria on host and non-host plants-effects on plant growth and Ni uptake / Y. Ma, M. Rajkumar, Y. Luo, et al. // *Journal of Hazardous Materials*. 2011. Vol. 195. P. 230–237. doi: 10.1016/j.jhazmat.2011.08.034.
 16. Rajkumar M., Freitas H. Effects of inoculation of plant-growth promoting bacteria on Ni uptake by Indian mustard // *Bioresource Technology*. 2008. Vol. 99. No. 9. P. 3491–3498. doi: 10.1016/j.biortech.2007.07.046.
 17. Phytoremediation of heavy metals assisted by plant growth promoting (PGP) bacteria: A review / A. Ullah, S. Heng, M. F. H. Munis, et al. // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 117. P. 28–40. doi: 10.1016/j.envexpbot.2015.05.001.
 18. Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2014. 194 с.
 19. Mishra J., Singh R., Arora N. K. Alleviation of heavy metal stress in plants and remediation of soil by rhizosphere microorganisms. // *Frontiers in Microbiology*. 2017. September URL: <http://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2017.01706/full>. (дата обращения: 15.11.2022).
 20. Zawadzka A. M., Paszczyński A. J., Crawford R.L. Transformations of toxic metals and metalloids by *Pseudomonas stutzeri* strain KC and its siderophore pyridine-2,6-bis (thiocarboxylic acid) // *Advances in Applied Bioremediation (Soil Biology 17)* / eds. A. Singh, R.C. Kuhad, O.P. Ward. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. P. 221–238. doi: 10.1007/978-3-540-89621-0_12.

Поступила в редакцию 03.03.2022

После доработки 18.07.2022

Принята к публикации 05.12.2022