

УДК 546.74:576.851.13:633.11“321”

ВЛИЯНИЕ СТИМУЛИРУЮЩИХ РОСТ РАСТЕНИЙ РИЗОСФЕРНЫХ БАКТЕРИЙ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ К ТОКСИЧЕСКОМУ ДЕЙСТВИЮ НИКЕЛЯ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ АГРОСЕРОЙ ПОЧВЫ¹

© 2021 г. В. П. Шабаев^{1,*}, В. Е. Остроумов¹

¹ Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
142290 Пушкино Московская обл., ул. Институтская, 2, Россия

*E-mail: VPSH@rambler.ru

Поступила в редакцию 25.02.2021 г.

После доработки 26.03.2021 г.

Принята к публикации 11.06.2021 г.

В вегетационном опыте исследовано влияние ростстимулирующих ризосферных бактерий рода *Pseudomonas* на рост растений яровой пшеницы при искусственном загрязнении никелем агросерой почвы. Установлено повышение устойчивости растений к токсическому действию тяжелого металла при внесении бактерий. Определены элементный химический состав растений и вынос никеля и биофильных элементов вегетативной массой и корневой системой растений. Предположено, что увеличение выноса биофильных элементов растениями, инокулированными бактериями, является их ответной протекторной реакцией на загрязнение почвы никелем.

Ключевые слова: бактерии рода *Pseudomonas*, *Triticum aestivum* L., $\text{NiCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, агросерая почва, химический состав растений.

DOI: 10.31857/S0002188121090106

ВВЕДЕНИЕ

Избыток никеля в растительной продукции представляет серьезную опасность для человека и животных. Основными антропогенными источниками загрязнения биосферы Ni являются сжигание различных видов топлива, поступление из разных отраслей промышленности, осадки сточных вод и свалки. В сельском хозяйстве источником загрязнения почвы Ni могут быть минеральные и органические удобрения и средства защиты растений. При повышенном содержании Ni в почве происходит угнетение роста и развития растений, снижается содержание хлорофилла в листьях [1]. В качестве одной из стратегий ремедиации загрязненных тяжелыми металлами (ТМ) почв многими исследователями рассматривается возможность использования стимулирующих рост растений ризосферных бактерий (PGPR) [2–6]. Среди PGPR особое внимание привлекают представители рода *Pseudomonas* благодаря широкой распространенности и присущей им сово-

купности полезных для растений свойств [7]. Применение PGPR [8], в том числе бактерий рода *Pseudomonas* [5, 9, 10] существенно уменьшало фитотоксичность Ni и повышало устойчивость растений к токсическому действию ТМ. Ранее была установлена высокая эффективность применения стимулирующих рост растений бактерий рода *Pseudomonas*, которые значительно уменьшали поступление свинца и кадмия из загрязненной агросерой почвы в вегетативную массу растений ячменя на ранних стадиях их развития, повышая устойчивость растений к токсическому действию ТМ [11, 12]. Установлено, что стимулирование роста растений при применении бактерий рода *Pseudomonas* происходит в том числе вследствие улучшения минерального питания растений [13]. Исследований по влиянию ростстимулирующих бактерий на минеральное питание растений при загрязнении почвы ТМ проведено недостаточно.

Цель работы – изучение влияния ростстимулирующих ризосферных бактерий рода *Pseudomonas* на рост растений яровой пшеницы и элементный химический состав растений, включая содержание в них Ni, при загрязнении почвы ТМ.

¹ Работа выполнена в рамках госзадания “Физико-химические и биогеохимические процессы в антропогенно измененных почвах АААА-А18-118013190180-9 и ААА-А18-118013190181-6”.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили при выращивании растений яровой пшеницы *T. aestivum* L., сорта Злата (Московский НИИСХ “Немчиновка”) на агросерой почве юга Московской обл. в вегетационном опыте при искусственном загрязнении почвы водорастворимым соединением Ni. В сосудах диаметром 10 см и высотой 11 см, наполненных 800 г почвы, выращивали по 10 растений до фазы трубкования в течение 26 сут. Испытывали влияние 20-го штамма бактерии *P. fluorescens*, 21-го штамма бактерии *P. fluorescens* и 23-го штамма бактерии *P. putida* на рост растений, содержание в них Ni и элементный химический состав растений. Известно, что эти бактерии стимулируют рост и повышают урожай зерновых, бобовых, корнеплодных культур, ярового рапса [14] и сахарной свеклы [15]. В контрольном варианте растения выращивали без внесения Ni и бактерий, в другом варианте — с внесением Ni без бактерий, в остальных вариантах на фоне загрязнения почвы Ni — с внесением каждой из вышеупомянутых бактерий. В опытах была использована пахотная среднесуглинистая агросерая почва (Luvisol) (слой 0–20 см), на которой в предшествующий год выращивали ячмень. Почва имела следующие агрохимические показатели: pH_{KCl} 6.34, $C_{орг}$ — 0.17%, $N_{вал}$ — 136 мг, Ca и Mg (1 н. KCl) — 13.4 и 1.7 мг-экв/100 г, N-NH_{4обм} и N-NO₃ (0.1 н. Na₂SO₄) — 0.66 и 0.36 мг, подвижные P₂O₅ и K₂O (0.2 н. HCl) — 14.7 и 23.5 мг/100 г почвы соответственно. В почву вносили NiCl₂ · 6H₂O (квалификации “хч”, Реахим, Россия) из расчета 300 мг Ni/кг почвы за 10 сут до посева семян на фоне внесения NPK-удобрений по 100 мг действующего вещества на 1 кг почвы соответственно в виде азотно-кислого аммония, двухзамещенного фосфорнокислого калия и сернокислого калия. При посеве стерилизованные, пророщенные семена раскладывали на почву и инокулировали водными суспензиями чистых культур бактерий в водопроводной воде из расчета 10⁸ кл./растение и засыпали 3-см слоем почвы. В варианте без инокуляции бактериями вносили аналогичным образом адекватное количество автоклавированных бактериальных суспензий. Влажность почвы в сосудах в течение вегетационного периода поддерживали поливами на уровне ≥60% ПВ. Повторность опыта пятикратная.

Вегетативную массу (листья и стебли) после срезания растений и корни высушивали при 70°C и взвешивали. Корни отмывали от почвы водопроводной, а затем дистиллированной водой. Растительный материал (0.5 г) после сжигания в

смеси концентрированных кислот HNO₃ : HClO₄ = 2 : 1 анализировали на содержание Ni и других зольных элементов. После сжигания растительного материала (0.05–0.1 г) в разбавленной серной кислоте (1 : 2) с катализатором (K₂SO₄ : Zn : Se : CuSO₄ · 4H₂O = 100 : 24 : 2 : 0.2) определяли содержание в растениях валового азота феноловым методом. В конце опыта определяли pH_{KCl} почвенной суспензии (почва : раствор = 1 : 2.5) [16]. Содержание Ni и других зольных элементов (кроме калия) в растворах определяли методом эмиссионно-оптической спектроскопии индуктивно-связанной плазмы на спектрометре ICP OES Optima 5300 DV (Perkin Elmer, США). Калий определяли методом пламенной фотометрии на пламенном фотометре BWB XP (BWB, Великобритания), pH — на приборе pH 325-B (WTW, Германия). Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета MS Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При загрязнении почвы Ni происходило ингибирование роста яровой пшеницы в фазе выхода в трубку (табл. 1, рис. 1). Это выразилось в уменьшении в 2 раза массы вегетативных органов и целых растений относительно контроля — варианта без загрязнения ТМ и бактериальных инокуляций. Масса корней в условиях Ni-стресса уменьшилась более, чем в 2 раза. Внесение всех бактерий уменьшало токсическое действие ТМ на растения. При внесении бактерии *P. fluorescens* 20 вегетативная масса растений, подвергнутых Ni-стрессу, была более, чем в 1.5 раза больше в сравнении с вариантом с загрязнением почвы металлом без инокуляции бактериями. При этом растения, инокулированные *P. fluorescens* 21 и *P. putida* 23, имели на 44–47% большую вегетативную массу. Внесение бактерий при загрязнении Ni также способствовало лучшему росту корневой системы. Масса корней, загрязненных ТМ растений, при инокуляции *P. fluorescens* 21 увеличилась на 86%, а при инокуляции *P. fluorescens* 20 и *P. putida* 23 — на 70% и 16% соответственно. При применении наиболее эффективной бактерии *P. fluorescens* 20 вегетативная масса растений достигала 82%, остальных 2-х бактерий — 71–72% в сравнении с незагрязненными неинокулированными растениями — контролем. Корневая масса растений, инокулированных *P. fluorescens* 20 и *P. fluorescens* 21, составляла 68% и 74% соответственно, при инокуляции *P. putida* 23 — 46% относительно контрольного варианта.

В табл. 2 представлено содержание Ni в вегетативной массе и корневой системе растений. При-

менение бактерии *P. fluorescens* 20 не оказало существенного влияния на этот показатель в вегетативной массе, однако он увеличился на 28% в варианте с *P. fluorescens* 21 и, в особенности, с *P. putida* 23 – до 55% в сравнении с неинкулированными растениями. Содержание Ni в корневой системе растений под влиянием инокуляции бактерией *P. fluorescens* 20, существенно не изменилось, а при внесении *P. fluorescens* 21 и *P. putida* 23 – увеличилось на 12–13%. При этом в корнях содержалось в десятки раз больше Ni, чем в надземной части растений. Применение бактерий увеличило вынос Ni (в мкг/сосуд) вегетативной массой растений в 1.3–2.1 раза из загрязненной тяжелым металлом почвы, причем в наибольшей степени – при инокуляции *P. fluorescens* 21 (табл. 3). Вынос Ni корнями в вариантах опыта был значительно больше по сравнению с вегетативной массой. Доля Ni в суммарной массе растений, составляла 1.9–3.8% от внесенного количества, увеличиваясь при инокуляции бактериями.

В табл. 4 представлены данные по содержанию биофильных элементов в растениях в фазе трубкования после завершения опыта. Внесение бактерий на фоне загрязнения почвы Ni не оказало

Таблица 1. Масса растений яровой пшеницы в фазе трубкования

Вариант	Вегетативная масса	Корни	Целое растение
	сухое вещество, г/сосуд		
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	2.44	1.08	3.52
Ni без инокуляции	1.20	0.43	1.63
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	2.00	0.73	2.73
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	1.73	0.80	2.53
Ni + <i>P. putida</i> 23	1.76	0.50	2.26
<i>HCP</i> ₀₅	0.37	0.12	0.60

существенного влияния на содержание всех изученных макро- и микроэлементов в вегетативных органах и корневой системе растений по сравнению с вариантом без бактериальных инокуляций в загрязненных условиях. Относительно контрольного варианта (без внесения Ni и бактерий) при загрязнении почвы Ni как без внесения, так и при внесении бактерий, установлено увеличение в вегетативной массе содержания Mg – в 3.2–3.3,



Рис. 1. Вид растений пшеницы при инокуляции ризосферными бактериями и загрязнении почвы Ni: 1 – Без Ni и инокуляции бактериями (контроль), 2 – Ni без инокуляции, 3 – Ni + *P. fluorescens* 20, 4 – Ni + *P. fluorescens* 21, 5 – Ni + *P. putida* 23.

Таблица 2. Содержание Ni в растениях в фазе трубкования

Вариант	Вегетативная масса	Корни
	содержание Ni	
	мкг/кг	%
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	8	0.02
Ni без инокуляции	254	1.21
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	265	1.27
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	325	1.37
Ni + <i>P. putida</i> 23	395	1.35

Примечание. Ошибки определения содержания Ni не превышали 15%.

Zn – в 1.7–2.1, Cu – в 1.8–2.3, фосфора – в 1.5–1.6 раза. Содержание Mn при этом увеличилось в меньшей степени. Напротив, в отличие от вышеупомянутых элементов, содержание Ca в вегетативной массе в загрязненных условиях уменьшилось до 2.1–2.5 раза. В корневой системе, как и в вегетативных органах загрязненных Ni растений, при этом установлено также значительное, в 2.1–2.4 раза, увеличение содержания Mg по сравнению с контролем. При загрязнении почвы Ni для Ca в корнях, напротив, в отличие от надземной части растений, во всех вариантах опыта, в том числе без бактерий, обнаружено увеличение содержания этого элемента в среднем больше, чем в 3 раза. Кроме того, при этом в корнях загрязненных Ni растений более значительно, в 1.7–2.0 раза, увеличилось содержание Fe, содержание P, Zn и Cu изменялось менее существенно, Mn – увеличилось примерно в такой же степени, как и в вегетативных органах. Под влиянием загрязнения Ni концентрация K в корнях, как и в вегетативной массе, во всех вариантах опыта изменялась незначительно. При загрязнении почвы Ni

как при бактериальных инокуляциях, так и без них, установлены лишь некоторые изменения содержания азота в надземной части растений, при некотором уменьшении этого показателя в корнях при инокуляции бактериями относительно контрольного варианта.

Применение бактерий в условиях Ni-стресса увеличило поступление всех элементов в вегетативные органы в среднем в 1.5–2.0 раза относительно варианта с загрязнением ТМ без инокуляции. Под влиянием внесения всех бактерий на фоне загрязнения почвы Ni также увеличился вынос корнями большинства элементов. Кроме этого, данный показатель изменился незначительно для N, K и Ca в варианте с *P. putida* 23 и для K в варианте с *P. fluorescens* 21 (табл. 5). Загрязнение почвы Ni без применения бактерий значительно уменьшило вынос (в мг/сосуд и мкг/сосуд) вегетативной массой растений большинства элементов, за исключением Mg, Zn и Cu по сравнению с контролем. При внесении Ni количество Mg в вегетативных органах не инокулированных бактериями растений, напротив, увеличилось в 1.5 раза, а Zn и Cu – не изменилось. Для корней неинокулированных растений при загрязнении почвы Ni для большинства элементов обнаружены аналогичные закономерности, кроме того, что в отличие от вегетативной массы происходило уменьшение выноса корнями Mg, Zn и Cu и некоторое увеличение этого показателя для Ca.

Внесение бактерий при загрязнении почвы Ni не оказывало существенного влияния на реакцию почвенной среды после срезания растений в фазе трубкования, а также по сравнению с исходной почвой (табл. 6). Некоторое уменьшение величины рН_{KCl} (на 0.18–0.20 ед.) было отмечено при внесении всех бактерий в загрязненных условиях относительно контрольного варианта.

Таблица 3. Вынос Ni растениями в фазе трубкования

Вариант	Вегетативная масса	Корни	Целое растение	
	вынос Ni			
	мкг/сосуд			% от внесенной дозы
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	Следы	216	216	–
Ni без инокуляции	305	5200	5510	1.9
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	530	9270	9800	3.3
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	562	11 000	11 500	3.8
Ni + <i>P. putida</i> 23	695	6800	7450	2.5
HCP ₀₅	210	1300	1800	

Таблица 4. Содержание биофильных элементов в растениях яровой пшеницы

Вариант	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu
	%				мкг/кг				
	Вегетативная масса								
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	3.90	0.40	0.41	0.47	215	159	42	22	12
Ni без инокуляции	4.05	0.60	0.36	0.19	685	180	54	45	22
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	4.10	0.59	0.38	0.20	710	179	57	45	23
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	4.30	0.60	0.34	0.22	694	183	45	38	25
Ni + <i>P. putida</i> 23	4.30	0.63	0.31	0.22	684	175	50	38	28
	Корни								
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	3.11	0.58	2.12	0.54	663	0.23	277	89	144
Ni без инокуляции	3.09	0.69	2.10	1.72	1380	0.39	333	103	144
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	2.61	0.60	2.02	1.68	1380	0.42	420	99	162
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	2.91	0.70	1.78	1.90	1460	0.47	367	121	163
Ni + <i>P. putida</i> 23	2.78	0.73	2.10	1.96	1590	0.47	378	110	166

Примечания. 1. Содержание Fe в корнях дано в %. 2. Средние из 5-ти повторностей. 3. Ошибки определения макро- и микроэлементов в вариантах не превышали соответственно 5 и 15%.

Проведенное исследование показало, что применение стимулирующих рост растений бактерий *P. fluorescens* 20, *P. fluorescens* 21 и *P. putida* 23 при внесении водорастворимого соединения Ni в агросерую почву в дозе 300 мг/кг почвы значительно уменьшило токсическое действие ТМ на растения яровой пшеницы в фазе трубкования. При этом установлена стимуляция роста растений и увеличение как массы вегетативных органов, так и корней, в загрязненных условиях. Бактериальные инокуляты, состоящие из бактерий рода *Pseudomonas*, обеспечивали увеличение массы растений нута в вегетационном опыте при концентрации 2 mM Ni [17]. Применение *Pseudomonas* sp. значительно увеличило массу горчицы сарептской (*Brassica juncea*) при выращивании на загрязненной Ni почве [18]. Установлено, что инокуляция ростстимулирующими псевдомонадами, в том числе обладающими способностью мобилизовать Ni в почве, значительно увеличила массу надземной части и корней 2-х видов растений рода *Brassica* [19]. Ранее, в результате проведения вегетационных опытов было установлено, что при загрязнении агросерой почвы соединениями Pb и Cd соответственно из расчета 200 мг Pb и 10 мг Cd/кг почвы внесение ростстимулирующих бактерий рода *Pseudomonas* полностью устраняло токсическое действие ТМ на растения ячменя. При этом применение бактерий обеспечивало получение такой же массы растений, как и выращенных без загрязнения почвы тяжелыми метал-

лами [11, 12]. Инокуляция исследованными бактериями при загрязнении Ni из расчета 300 мг/кг агросерой почвы, несмотря на значительное уменьшение негативного эффекта металла на растения яровой пшеницы, не устраняло его полностью. Вероятно, это было связано с использованием высокой дозы Ni, а также с большей чувствительностью к ТМ яровой пшеницы, чем ячменя.

Оказывая положительное влияние на рост растений яровой пшеницы, испытанные бактерии неоднозначно влияли на массу и содержание Ni в растениях. Внесение стимулирующей рост растений бактерии *Pseudomonas* sp. в загрязненную Ni почву увеличило биомассу горчицы сарептской и не оказывало влияния на содержание ТМ в растениях [18]. Инокуляция индийской горчицы (Indian mustard) бактерией *Pseudomonas* Ps29C, устойчивой к Ni и стимулирующей рост растений, защищала растения от металла, внесенного в различных концентрациях в почву, не влияя при этом на аккумуляцию Ni в побегах и корнях [20]. В наших исследованиях максимальные прибавки массы растений в загрязненных условиях были получены при применении бактерии *P. fluorescens* 20, без существенных изменений концентрации Ni в вегетативных органах и корневой системе. Применение этой бактерии увеличило вынос Ni вегетативными органами и корневой системой растений вследствие увеличения их массы, практически не оказывая влияния на содержание в растениях ТМ. В отличие от *P. fluorescens* 20 при

Таблица 5. Вынос биофильных элементов растениями яровой пшеницы

Вариант	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Cu
	мг/сосуд				мкг/сосуд				
	Вегетативная масса								
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	95	10	10	12	549	388	103	54	29
Ni без инокуляции	49	7	4	2	822	216	65	54	26
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	82	12	8	4	1420	358	114	90	46
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	75	10	6	4	1200	317	78	62	43
Ni + <i>P. putida</i> 23	77	11	6	4	1200	308	88	64	49
	Корни								
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	34	6	23	6	716	2500	299	96	155
Ni без инокуляции	13	3	12	7	593	1690	143	44	62
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	19	4	15	12	1010	3640	268	72	118
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	23	6	12	10	729	2320	184	61	82
Ni + <i>P. putida</i> 23	14	4	12	7	906	2700	216	63	95
	Целое растение								
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	129	16	33	18	1270	2890	402	150	184
Ni без инокуляции	62	10	16	9	1420	1920	208	98	88
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	101	16	23	16	2430	3990	382	162	164
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	98	16	18	14	1930	2640	262	123	125
Ni + <i>P. putida</i> 23	91	15	18	11	2110	3010	304	127	144

инокуляции бактерией *P. fluorescens* 21 или *P. putida* 23 при несколько меньших прибавках вегетативной массы растений вынос Ni надземной массой увеличился в основном вследствие увеличения концентрации ТМ в вегетативных органах. Внесение всех бактерий, увеличивая вынос Ni вегетационной массой растений из загрязненной почвы, усиливало процесс фитоэкстракции, способствуя очистке почвы от ТМ. Этот процесс был

Таблица 6. Реакция почвенной среды после выращивания растений

Вариант	pH _{KCl}
Без Ni и инокуляции бактериями (контроль)	6.50 ± 0.07
Ni без инокуляции	6.42 ± 0.11
Ni + <i>P. fluorescens</i> 20	6.32 ± 0.08
Ni + <i>P. fluorescens</i> 21	6.30 ± 0.10
Ni + <i>P. putida</i> 23	6.31 ± 0.09
Исходная почва	6.34 ± 0.08

Примечание. Представлены средние из 5-ти повторностей ± отклонение от средней.

выражен в наибольшей степени при применении бактерии *P. putida* 23.

Увеличение поступления Ni в растения под влиянием бактерий происходило без существенных изменений реакции почвенной среды и, вероятно, было обусловлено экзометаболитами-сидерофорами, продуцируемыми бактериями. Бактериальные сидерофоры способны влиять на подвижность и биодоступность металлов в результате процессов подкисления, комплексообразования, осаждения и восстановления. В зависимости от состава и концентрации продуцируемых сидерофоров ризосферными микроорганизмами, а также свойств металла, возможно как увеличение, так и уменьшение его подвижности [21].

Положительное влияние испытанных бактерий на рост растений в условиях загрязнения почвы Ni и повышение устойчивости растений к токсическому действию ТМ при внесении бактерий можно объяснить увеличением накопления (в мг/сосуд и мкг/сосуд) биофильных элементов в вегетативной массе и корневой системе инокулированных растений и, следовательно, улучшением их минерального питания. Микроорганизмы, ассоциированные с растениями, могут стимули-

ровать их рост, оказывая положительное влияние на минеральное питание растений в условиях загрязнения ТМ [6]. Вынос биофильных элементов вегетативными органами и корневой системой загрязненных Ni растений в фазе трубкования при инокуляции бактериями увеличился вследствие увеличения массы растений, следовательно, в результате стимуляции ростовых процессов растений в целом без существенных изменений содержания элементов в вегетативных органах и корневой системе. Наши исследования показали, что под влиянием бактериальных инокуляций в условиях Ni-стресса происходило увеличение выноса растениями биофильных элементов из загрязненной почвы, в том числе Mg, который входит в состав хлорофилла и непосредственно участвует в процессе фотосинтеза, что вероятно, является ответной протекторной реакцией инокулированных бактериями растений на внесение Ni. Загрязнение почвы Ni без бактериальных инокуляций ингибировало рост растений, уменьшило массу растений и увеличило содержание Mg и ряда других элементов в вегетативной массе и корнях не инокулированных бактериями растений.

ВЫВОДЫ

1. Внесение ростстимулирующих ризосферных бактерий *P. fluorescens* 20, *P. fluorescens* 21 и *P. putida* 23 в искусственно загрязненную Ni агропесчаную почву уменьшило фитотоксичность металла, стимулировало рост и увеличило массу вегетативных органов и корневой системы растений яровой пшеницы в фазе трубкования. Инокуляция бактериями не устраняла полностью токсическое действие на растения тяжелого металла, внесенного в дозе 300 мг/кг почвы. Максимальный эффект был обнаружен для *P. fluorescens* 20.

2. Внесение бактерий увеличило вынос Ni вегетативными органами растений из загрязненной почвы – усилило процесс фитоэкстракции в максимальной степени при применении *P. putida* 23. Бактерия *P. fluorescens* 20 увеличила вынос Ni вегетативными органами растений вследствие увеличения массы растений, не оказывая влияния на содержание в них тяжелого металла. Действие бактерий *P. fluorescens* 21 и *P. putida* 23 проявилось вследствие как увеличения содержания Ni в вегетативных органах, так и массы растений.

3. Внесение бактерий увеличило вынос Ni корневой системой растений из загрязненной почвы, не влияя существенно на содержание тяжелого металла в корнях.

4. Повышение устойчивости растений к токсическому действию Ni при бактериальных ино-

куляциях было обусловлено улучшением минерального питания растений – увеличением выноса вегетативной массой и корневой системой из загрязненной почвы макроэлементов N, P, K, Ca и Mg, Fe и микроэлементов Mn, Zn и Cu и выноса большинства элементов корневой системой растений.

5. Увеличение выноса биофильных элементов растениями, инокулированными бактериями, из загрязненной почвы происходило вследствие стимуляции ростовых процессов, в целом без существенных изменений содержания элементов в растениях и, вероятно, было обусловлено ответной протекторной реакцией растений на загрязнение почвы Ni.

6. Загрязнение почвы Ni уменьшило вынос вегетативными органами неинокулированных растений большинства элементов и увеличило их вынос корневой системой, ингибируя рост растений по сравнению с контролем, а также оказывая влияние на содержание отдельных элементов (Mg, Ca, P, Fe, Mn, Zn и Cu) в растениях.

7. Загрязнение почвы Ni без бактериальных инокуляций в одинаковой степени с применением бактерий в загрязненных условиях увеличило содержание Mg в вегетативной массе растений при одновременном уменьшении содержания этого элемента в корнях. Применение бактерий увеличило вынос Mg из загрязненной почвы вегетативной массой и корневой системой растений.

8. Внесение бактерий в загрязненных условиях не сопровождалось существенными изменениями реакции почвенной среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят ЦКП ИФХиБПП РАН за выполнение химических анализов почвы и определение зольных элементов в растениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Нейтрализация загрязненных почв // под ред. Мажайского Ю.А. Рязань: Мешерский ф-л ВНИИГиМ РАСХН, 2008. 528 с.
2. Назаров А.В., Иларионов С.А. Потенциал использования микробно-растительного взаимодействия для биоремедиации // Биотехнология. 2005. № 5. С. 54–62.
3. Khan M.S., Zaidi A., Wani P.A., Oves M. Role of plant growth promoting rhizobacteria in the remediation of metal contaminated soils // Environ. Chem. Lett. 2009. V. 7. P. 1–19. <https://doi.org/10.1007/s10311-008-0155-0>
4. Handsa A., Kumar V., Anshumali A., Usmani Z. Phytoremediation of heavy metals contaminated soil using plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): A cur-

- rent perspective // Recent Research in Science Technology. 2014. V. 6. Issue 1. P. 131–134.
5. Анохина Т.О., Сиунова Т.В., Сизова О.И., Захарченко Н.С., Кочетков В.В. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas* в современных агробитехнологиях // Агрехимия. 2018. № 10. С. 54–66. <https://doi.org/10.1134/S0002188118100034>
 6. Chandel A.K., Chen H., Sharma H.Ch., Adhikari K., Gao B. Beneficial Microbes for Sustainable Agriculture // Microbes for Sustainable Development and Bioremediation. Chapter 15 / Eds. Chandra R., Sobti R.C. Boca Raton: CRC Press, 2020. 386 pp. <https://doi.org/10.1201/9780429275876>
 7. Dorjey S., Dolkar D., Sharma R. Plant growth promoting rhizobacteria *Pseudomonas*: A review // Inter. J. Curr. Microbiol. Appl. Scis. 2017. V. 6. № 7. P. 1335–1344. <https://doi.org/10.20546/ijemas.2017.602.160>
 8. Burd G.I., Dixon D.G., Glick B.R. A plant growth-promoting bacterium that decreases nickel toxicity in seedlings // Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64. № 10. P. 3663–3668.
 9. Farwell A.J., Vesely S., Nero V., Rodrigues H., McCormack K., Shah S., Dixon D.G., Glick B.R. The use of transgenic canola (*Brassica napus*) and plant growth-promoting bacteria to enhance plant biomass at a nickel-contaminated field site // Plant and Soil. 2006. V. 288. № 1–2. P. 309–318. doi: 1007/s11104-006-9119-y
 10. Farwell A.J., Vesely S., Nero V., Rodrigues H., McCormack K., Shah S., Dixon D.G., Glick B.R. Tolerance of transgenic canola plants (*Brassica napus*) amended with plant growth-promoting bacteria to flooding stress at a metal-contaminated field site // Environ. Pollut. 2007. V. 147. № 3. P. 540–545. doi: 10.1016/j.envpol. <https://doi.org/10.1016/j.envpol>
 11. Шабает В.П. Почвенно-агрехимические аспекты ремедиации загрязненной свинцом почвы при внесении стимулирующих рост растений ризосферных бактерий // Почвоведение. 2012. № 5. С. 601–611. <https://doi.org/10.1134/S1064229312050134>
 12. 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. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20060118>
 13. Шабает В.П. Минеральное питание растений при инокуляции ростстимулирующими ризосферными бактериями рода *Pseudomonas* // Усп. совр. биол. 2012. Т. 132. № 3. С. 268–281.
 14. Шабает В.П. Микробиологическая азотфиксация и рост растений при внесении ризосферных микроорганизмов и минеральных удобрений // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука, 2006. С. 195–211.
 15. Шабает В.П. Отзывчивость сахарной свеклы на инокуляцию не фиксирующими азот и азотфиксирующими бактериями рода *Pseudomonas* на черноземе выщелоченном // Сел. биол. 2005. № 3. С. 55–59.
 16. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Л.А. Воробьевой. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
 17. Tank N., Saraf M. Enhancement of plant growth and decontamination of nickel-spiked soil using PGPR // J. Basic Microbiology. 2009. V. 49. Iss. 2. P. 195–204. <https://doi.org/10.1002/jobm.200800090>
 18. Ma Y., Rajkumar M., Luo Y., Freitas H. Inoculation of endophytic bacteria on host and non-host plants-effects on plant growth and Ni uptake // J. Hazard Mater. 2011. V. 195. P. 230–237. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2011.08.034>
 19. Ma Y., Rajkumar M., Freitas H. Isolation and characterization of Ni mobilizing PGPB from serpentine soils and their potential in promoting plant growth and Ni accumulation by *Brassica* sp. Chemosphere. 2009. V. 75. Iss. 6. P. 719–725. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.01.056>
 20. Rajkumar M., Freitas H. Effects of inoculation of plant-growth promoting bacteria on Ni uptake by Indian mustard // Bioresource Technol. 2008. V. 99. Iss. 9. P. 3491–3498. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2007.07.046>
 21. Mishra J., Singh R., Arora N.K. Alleviation of heavy metal stress in plants and remediation of soil by rhizosphere microorganisms // Front. Microbiology. 2017. V. 8. Art. 1706. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01706>

Influence of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria on Resistance of Spring Wheat to Ni Toxicity of Heavy Metal Contaminated Soil

V. P. Shabayev^{a, #} and V. E. Ostroumov^a

^a Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences
ul. Institutskaya 2, Moscow region, Pushchino 142290, Russia

[#]E-mail: VPSH@rambler.ru

The effects of plant growth-promoting rhizobacteria of the genus *Pseudomonas* on the growth of spring wheat plants under artificial Ni contamination of agrogray soil were studied in pot experiment. An increase in the resistance of plants to the toxic effect of metal at application of bacteria was found. Elemental composition of plants and uptake of nickel and biofilic elements in the shoots and roots of plants were studied. It is assumed that an increase in the uptake of biofilic elements in bacterially inoculated plants is a protective response of plants to soil contamination with Ni.

Key words: *Pseudomonas* sp., spring wheat plants, NiCl₂ · 6H₂O, agrogray soil, chemical composition of plants.