

УДК 631.674.6:631.4

**Л. А. Воеводина, Г. Т. Балакай**

Российский научно-исследовательский институт проблем мелиорации, Новочеркасск,  
Российская Федерация

## **ОБЗОР НОВЫХ НАПРАВЛЕНИЙ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ИСПОЛЬЗОВАНИЮ МИКРООРГАНИЗМОВ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ БИОПРОДУКТИВНОСТИ ЗАСОЛЕННЫХ ЗЕМЕЛЬ**

Цель данной работы – проанализировать направления исследований по использованию микроорганизмов для смягчения стресса растений при засоленности. Увеличение площади засоленных орошаемых земель, составляющих в мире порядка 11 % от всей орошаемой площади, делает актуальным поиск новых способов поддержания высокой урожайности традиционных культур с одновременным сохранением почвенного плодородия на основе экологического подхода. В последние годы перспективным направлением исследований в этой области является использование полезных микроорганизмов. Применение таких полезных микроорганизмов, как арбускулярные микоризные (АМ) грибы и ризобактерии, способствующие росту растений (PGPR-бактерии), в условиях почвенной засоленности может положительно влиять на рост и развитие растений, а также улучшать показатели плодородия почвы за счет оптимизации процессов азотфиксации, продуцирования растительных гормонов, формирования клубеньков, потребления питательных элементов, продукции сидерофоров и защиты растений от патогенов. Кроме того, вещества, вырабатываемые микроорганизмами, стабилизируют макроагрегаты почвы и способны связывать катионы натрия, делая их недоступными для растений при засолении. В связи с этим перспективны такие направления исследований, как поиск новых полезных микроорганизмов, проверка их положительного влияния на формирование агрономически ценной структуры почвы и жизнедеятельность растений, изучение взаимодействия между различными микроорганизмами, создание препаратов, содержащих такие полезные микроорганизмы, а также разработка мероприятий, поддерживающих активное функционирование этих полезных микроорганизмов в почве.

Ключевые слова: арбускулярные микоризные (АМ) грибы, PGPR-бактерии, ризобактерии, фитогормоны, полисахаридные биопленки, засоление, солеустойчивость.

**L. A. Voyevodina, G. T. Balakay**

Russian Scientific Research Institute of Land Improvement Problems, Novocherkassk,  
Russian Federation

## **REVIEW OF NEW AREAS OF RESEARCH ON THE USE OF MICROORGANISMS FOR INCREASING THE SALINIZED LAND BIOPRODUCTIVITY**

The purpose of this work is to analyze the research directions on the use of microorganisms for mitigating plant stress at salinity. The expansion of the salinized irrigated lands acreages, which make up about 11 % of the entire irrigated area in the world, makes it urgent to find new ways to maintain high yields of traditional crops with simultaneous maintaining soil fertility on the basis of an ecological approach. In recent years, the promising direction of research in this area is the use of beneficial microorganisms. The use of such useful microorganisms as arbuscular mycorrhizal (AM) fungi and rhizobacteria that promote plant growth

(PGPR bacteria) under the conditions of soil salinity can positively influence the growth and development of plants, as well as improve soil fertility by optimizing the processes of nitrogen fixation, phytohormones production, nodules formation, nutritional elements consumption, siderophores production and plants protection from pathogens. Besides, substances produced by microorganisms, stabilize the soil macroaggregates and are able to bind sodium cations, making them inaccessible for plants at salinity. In this regard, such research areas as the search for new useful microorganisms, their positive influence on formation of agronomically valuable soil structure and plant vital activity, the study of the interaction between various microorganisms, the creation of agents containing such useful microorganisms, as well as the development of activities that support active functioning of these beneficial microorganisms in soil.

Key words: arbuscular mycorrhizal (AM) fungi, PGPR-bacteria, rhizobacteria, phytohormones, polysaccharide biofilms, salinity, salt tolerance.

Использование для орошения вод с повышенным содержанием солей в последнее время расширяется, а следовательно, обостряется проблема засоления и осолонцевания почв. По данным FAOSTAT, в мире 34 млн га (11 % от всей орошаемой площади) оцениваются как подверженные засолению в той или иной степени [1]. В России засоленные почвы составляют около 54 млн га, или 3,3 % общей площади. Из общей площади орошаемых земель, составляющих порядка 4,5 млн га, около 17 % являлись засоленными, более 8 % солонцеватыми [2, 3].

Для ослабления неблагоприятного воздействия засоления почв кроме традиционных методов, которые включают промывки почвы, подбор солеустойчивых культур и др., предлагается использовать различные микроорганизмы.

Цель данной работы – проанализировать направления исследований по использованию микроорганизмов для смягчения стресса растений на засоленных почвах.

Анализ показал, что использование микроорганизмов (чаще всего это грибы и бактерии), которые образуют симбиотическое сообщество на или в корнях растений, способствует улучшению ростовых и продуктивных функций растений, а также повышает их стрессоустойчивость.

Наибольшее количество исследований было проведено с арбускулярными микоризными (AM) грибами рода *Glomus* [4–10]. Положительный

эффект от их использования был получен как в нашей стране [8–10], так и за рубежом [4–7]. По данным К. Cho и др. [6], инокуляция АМ-грибами улучшала рост растений сорго при солевом стрессе. R. H. Sorreman и др. [7] констатировали положительное действие АМ-грибов при повышенной концентрации солей в почве на растения томата.

Использование бактерий также является перспективным. Так, ризосферные бактерии, имеющие набор определенных положительных качеств для растений, объединяют под термином PGPR (PGPB) (от Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (Bacteria) – ризобактерии (бактерии), способствующие росту растений) [11–13]. Ризобактерии колонизируют ризосферу (эндоризосферу) растений и посредством прямых и косвенных воздействий влияют на онтогенез растений [14, 15]. Среди положительных процессов, в которых участвуют PGPR-бактерии, можно отметить антагонизм по отношению к вредным для растений грибам и бактериям, продуцирование стимуляторов роста, азотфиксацию и др. [16–18].

По мнению ряда авторов [19–21], использование PGPR-бактерий уменьшает проявление негативных реакций растений на биотические и абиотические стрессы, среди которых и стресс от засоленности почвы.

Такие микробы могут способствовать росту растений путем регулирования питательного и гормонального баланса, продуцируя регуляторы роста растений, растворяя питательные элементы и индуцируя сопротивляемость растений патогенам [22]. С целью увеличения продуктивности сельхозкультур в мире используются определенные штаммы PGPR-бактерий, принадлежащие к таким родам, как *Bacillus*, *Enterobacter*, *Burkholderia*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Azotobacter*, *Beijerinckia*, *Erwinia*, *Flavobacterium*, *Rhizobium* и *Serratia* [23].

Устойчивое и экологическое сельское хозяйство обращает особое внимание на использование таких полезных микроорганизмов. Польза от применения PGPR-бактерий для растений, выращиваемых на засолен-

ных почвах, выражалась в увеличении роста корней и побегов, потреблении питательных элементов, гидратации, содержании хлорофилла и устойчивости к заболеваниям [24]. PGPR-бактерии стимулируют рост растений и увеличивают биомассу растений, их положительное влияние было продемонстрировано на многих сельскохозяйственных культурах, таких как пшеница, табак, горчица сарептская, томаты, болгарский перец, огурцы и ячмень [25].

PGPR-бактерии эффективны при колонизации корней растений и в дальнейшем, многократно увеличиваясь, превращаются в микроколонии и (или) продуцируют биопленки как результат успешного взаимодействия между растением и микроорганизмом. Биопленки, ассоциированные с растением, способны обеспечить защиту от внешних стрессов, снижая микробную конкуренцию и защищая растение-хозяина, поддерживая его рост, урожайность и качество продукции [26].

PGPR-бактерии способствуют росту растений косвенно через уменьшение количества патогенов или напрямую, улучшая потребление питательных веществ с помощью синтеза фитогормонов (например, таких как ауксин, цитокинин, гиббереллин), ферментативного снижения уровней растительного этилена и (или) синтеза сидерофоров [27].

Kohler и др. [27] продемонстрировали положительное влияние на стабилизацию почвенных агрегатов штаммов PGPR-бактерий *Pseudomonas mendocina*. Три изолята PGPR-бактерий *P. alcaligenes* PsA15, *Bacillus polymyxa* BcP26 и *Mycobacterium phlei* MbP18 были способны усилить устойчивость к высоким температурам и концентрациям солей, таким образом придав им потенциальное конкурентное преимущество для выживания в засушливых и засоленных почвах, таких как кальцесоли (пустынные почвы, такыры) [28].

Kohler и др. [29] изучали влияние инокуляции такими PGPR-бактериями, как *P. mendocina* в чистом виде и в комбинации с АМ-грибами (*Glomus intraradices* и *G. mosseae*), на рост и потребление питательных

элементов и другую физиологическую деятельность салата латука (*Lactuca sativa*), подверженного воздействию солевого стресса. Растения, инокулированные *P. mendocina*, имели значимо большую биомассу побегов, чем на контроле, поэтому было сделано предположение, что инокуляция выбранными РГРВ-бактериями может быть эффективным инструментом для снижения солевого стресса у солечувствительных растений. Бактерии, выделенные из разных стрессовых мест обитания, обладают способностью к стрессоустойчивости наряду со свойствами, способствующими росту растений, и поэтому являются потенциальными кандидатами на бактериологизацию семян. Когда растения инокулируют этими изолятами, улучшается рост корней и побегов в длину, происходит увеличение биомассы и содержания биохимических веществ, таких как хлорофилл, каротиноиды и протеин [30].

В последнее десятилетие сообщалось, что бактерии, принадлежащие к различным родам, включая *Rhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Paenibacillus*, *Burkholderia*, *Achromobacter*, *Azospirillum*, *Microbacterium*, *Methylobacterium*, *Variovorax*, *Enterobacter*, могут обеспечить устойчивость растения-хозяина в условиях различных абиотических стрессов [31]. Так, D. Egamberdieva и Z. Kucharova установили, что продуцирование индолилуксусной кислоты, гиббереллинов и некоторых других неизвестных соединений РГРВ-бактериями приводит к увеличению длины корней, их площади поверхности и количества апексов, в результате чего увеличивается потребление питательных элементов, тем самым здоровье растения в стрессовых ситуациях улучшается [32].

Улучшение роста в условиях засоления при воздействии РГРВ-бактерий было отмечено на томатах, перцах, каноле, бобах и салате [33, 34].

Некоторые штаммы РГРВ-бактерий продуцируют цитокинины и антиоксиданты, которые приводят к накоплению абсцизовой кислоты (АЦК) и деградации активных форм кислорода. Высокая активность антиоксидантных ферментов связана с устойчивостью к окислительному стрессу [35].

Штамм PGPR-бактерий *Achromobacter piechaudii* ARV8, который продуцирует 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат (АЦК) дезаминазу, обеспечивает индуцированную системную толерантность (устойчивость) к засухе и засолению у томатов и перцев [36]. Множество аспектов в жизни растений регулируется уровнем этилена, а его биосинтез подвергается жесткому регулированию, которое включает транскрипционные и посттранскрипционные факторы, регулируемые сигналами окружающей среды, в т. ч. биотические и абиотические стрессы [37]. В стрессовых условиях растительный гормон этилен эндогенно регулирует гомеостаз растения и приводит к уменьшению роста корней и побегов. В присутствии АЦК дезаминазы, продуцируемой бактериями, АЦК растения изолируется и разрушается бактериальными клетками для снабжения азотом и энергией. Более того, при удалении АЦК бактерии уменьшают вредное воздействие этилена, снижая стресс и улучшая рост растения [38, 39]. Сложные и динамические взаимодействия между микроорганизмами, корнями, почвой и водой в ризосфере индуцируют изменения в физико-химических и структурных свойствах почвы [40]. Микробиологические полисахариды могут соединять почвенные частицы и формировать микро- и макроагрегаты. Корни растений и грибные гифы проникают в поры между микроагрегатами и таким образом стабилизируют макроагрегаты. Растения, обработанные экзополисахаридами (exopolysaccharides – EPS), которые продуцируются бактериями, показывают увеличенную сопротивляемость к водному и солевому стрессу вследствие улучшения почвенной структуры [41]. EPS также могут связывать катионы, в т. ч. и натрия, таким образом делая его недоступным для растения в условиях засоления. Chen и др. [42] установили корреляцию между накоплением пролина и засухо- и солеустойчивостью растений. Внедрение proBA генов, полученных из *Bacillus subtilis*, в *Arabidopsis thaliana* (резуховидку Таля) приводило к повышению уровней продуцирования свободного пролина, что увеличивало устойчивость

к осмотическому стрессу в трансгенных растениях. Увеличенное производство пролина вместе со сниженным поступлением электролита, поддержанием относительной влажности листьев и селективным потреблением калийных ионов приводило к солеустойчивости кукурузы, инокулированной *Rhizobium* и *Pseudomonas* [43]. Ризобактерии, ингибируя участки, подверженные часто повторяющимся стрессовым условиям, делают их более адаптированными и устойчивыми и могут служить хорошими помощниками в улучшении роста растений в стрессовых условиях. Более того, L. Yao и др. [21] сообщали, что инокуляция *Pseudomonas putida* Rs198 способствует прорастанию и росту хлопка в условиях солевого стресса. N. Tank и M. Saraf [44] показали, что PGPR-бактерии, которые способны растворять фосфаты, продуцируют фитогормоны и сидерофоры в засоленных условиях, способствуя росту растений томата в условиях стресса при 2 % NaCl.

В исследовании, проведенном I. Naz и др. [45], было обнаружено, что штаммы, изолированные из почвы Соляного хребта Кхьюра в Пакистане, демонстрировали свою устойчивость при тестировании на соленых средах, моделируемых с помощью фильтрата из почвы ризосферы. Так, продуцирование пролина, длина стеблей (корней) и сухая масса также были выше в растениях сои, инокулированной этими изолятами в условиях индуцированного солевого стресса. S. K. Upadhyay и др. [46] также изучали влияние инокуляции PGPR-бактериями на рост и антиоксидантное состояние пшеницы в условиях засоления и обнаружили, что совместная инокуляция с помощью *B. subtilis* и *Arthrobacter sp.* может смягчить вредные воздействия почвенного засоления на рост пшеницы с повышением сухой биомассы, суммы растворимых сахаров и содержания пролина. Y. Jha и др. [47] сообщали, что эндофитная бактерия *P. pseudoalcaligenes* в комбинации с ризосферной *B. pumilus* на рисе была способна защитить растение на ранних стадиях развития от абиотического стресса с помощью индукции осмопротекторов и антиоксидантных протеинов лучше, чем каждая

из этих бактерий в одиночку. Растения, инокулированные эндофитной бактерией *P. pseudoalcaligenes*, показывали существенно более высокие концентрации четвертичных соединений, подобных глицин-бетаину (триметилглицину), и более высокую биомассу побегов при более низких уровнях засоленности, тогда как при высоких уровнях засоленности смесь бактерий *P. pseudoalcaligenes* и *B. pumilus* показала лучший отклик на вредное действие засоленности. S. H. Nia и др. [14] изучали влияние инокуляции штаммами *Azospirillum*, изолированными из засоленных и незасоленных почв, на урожайность и ее составные части у пшеницы в условиях засоления и наблюдали, что инокуляция двумя изолятами увеличивала солеустойчивость растений пшеницы; изолят, адаптированный к засоленности, существенно увеличивал сухую массу побегов и урожайность зерна при сильной солености воды. Наиболее сильно инокуляция повлияла на показатель количества зерен на растении. Растения, инокулированные адаптированным к засоленности штаммом *Azospirillum*, имели более высокие концентрации азота при всех уровнях солености воды.

A. Sadeghi и др. [48] изучали действие ауксина и сидерофора, продуцированного изолятом *Streptomyces* в условиях засоления, и обнаружили улучшение роста и развития растений пшеницы. Они наблюдали существенное увеличение скорости прорастания, количества и равномерности, длины побегов и сухой массы по сравнению с контролем. Применение бактериального инокулята увеличивало концентрацию азота, фосфора, железа и марганца в побегах пшеницы, выращенной на нормальной и засоленной почве, поэтому они пришли к заключению, что изолят *Streptomyces* имеет потенциал для использования в качестве биоудобрения в засоленных почвах. В последнее время D. Ramadoss и др. [15] изучали влияние пяти солеустойчивых PGP-бактерий на рост пшеницы и обнаружили, что инокуляция этими солеустойчивыми штаммами бактерий уменьшала солевой стресс (80, 160 и 320 мМ) в проростках пшеницы, продуцируя увеличение

длины корней на 71,7 % по сравнению с неинокулированными позитивными контрольными вариантами. В частности, *Hallobacillus sp.* и *B. halodenitrificans* показали увеличение длины корней более чем на 90 % и увеличение сухой массы на 17,4 % по сравнению с неинокулированными проростками пшеницы при солевом стрессе 320 мМ NaCl, что указывает на существенное уменьшение вредоносного действия NaCl. Эти результаты означают, что солеустойчивые бактерии, изолированные из засоленных условий, имеют потенциал для улучшения роста растений при солевом стрессе через прямые и непрямые механизмы и могут использоваться в качестве биоинокулянтов в таких условиях. Изоляция местных микроорганизмов из почв, подверженных стрессу, и отбор на основе их стрессоустойчивости и свойств, способствующих росту растений, могут быть полезными при быстром отборе эффективных штаммов для биоинокуляции культур, подверженных стрессу.

**Вывод.** Таким образом, проведенный анализ опубликованных материалов показал, что использование арбускулярно-микоризных грибов и PGPR-бактерий оказывает положительное влияние на жизнедеятельность растений, улучшает показатели плодородия почвы, стимулирует процессы азотфиксации, продуцирования растительных гормонов, формирования клубеньков, потребления питательных элементов, выработки сидерофоров и защиты растений от патогенов. Кроме того, вещества, вырабатываемые микроорганизмами, стабилизируют макроагрегаты почвы и способны связывать катионы натрия, делая их недоступными для растений при засолении. Поэтому для дальнейших исследований могут быть актуальны направления, связанные с поиском новых полезных микроорганизмов, тестированием их влияния на продуктивность растений и почвенную структуру, изучением взаимодействий различных микроорганизмов, разработкой препаратов для сельского хозяйства, содержащих такие микроорганизмы, и технологий их эффективного использования.

### Список использованных источников

- 1 Mateo-Sagasta, J. Agriculture and water quality interactions: a global overview: SOLAW Background Thematic Report – TR08 [Electronic resource] / J. Mateo-Sagasta, J. Burke. – Mode of access: [http://fao.org/fileadmin/templates/solaw/files/thematic\\_reports/TR\\_08.pdf](http://fao.org/fileadmin/templates/solaw/files/thematic_reports/TR_08.pdf), 2017.
- 2 Засоленные почвы России / Л. Л. Шишов [и др.]. – М.: Академкнига, 2006. – 854 с.
- 3 Казакова, Л. А. Комплексная мелиорация орошаемых солонцовых и засоленных почв Нижнего Поволжья: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.01.02 / Казакова Любовь Александровна. – Волгоград, 2007. – 47 с.
- 4 Amaranthus, M. Corn Grower's Fungus That Pays Big Dividends [Electronic resource] / M. Amaranthus. – Mode of access: <http://mycorrhizae.com/wp-content/uploads/Corn-Growers-Fungus.pdf>, 2016.
- 5 Plant genes involved in arbuscular mycorrhizal formation and functioning / A. Golotte, L. Bechenmacher, S. Wiedmann, P. Franken, V. Gianinazzi-Pearson // Mycorrhizal Technology in Agriculture. From Genes to Bioproducts. – Birkhauser Basel, 2002. – P. 87–102.
- 6 Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses / K. Cho, H. Toler, J. Lee, B. Owenley, J. C. Stutz, J. L. Moore, R. M. Auge // J. Plant Physiol. – 2006. – Vol. 163. – P. 517–528.
- 7 Copeman, R. H. Tomato growth in response to salinity and mycorrhizal fungi from saline or nonsaline soils / R. H. Copeman, C. A. Martina, J. C. Stutz // HortScience. – 1996. – Vol. 31. – P. 341–344.
- 8 Юрков, А. П. Создание растительно-микробных систем для повышения экологической эффективности арбускулярной микоризы / А. П. Юрков, А. А. Куренков, Л. М. Якоби // Таврический вестник аграрной науки. – 2015. – № 1(3). – С. 12–17.
- 9 Ефимова, И. Л. Новые приемы агроэкологии для повышения качества посадочного материала яблони / И. Л. Ефимова, А. П. Юрков // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2015. – № 55. – С. 73–77.
- 10 Растительно-микробные ассоциации виноградных растений / Е. Г. Юрченко, Н. П. Грачева, З. С. Политова, А. П. Юрков, Л. М. Якоби // Проблемы агрогенной трансформации почв в условиях монокультуры: материалы симпозиума «Развитие фундаментальных исследований по проблемам агрогенной трансформации почв в условиях монокультуры». – Краснодар: СКФНЦСВВ, 2013. – С. 103–108.
- 11 Dimkpa, C. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions / C. Dimkpa, T. Weinand, F. Asch // Plant Cell Environ. – 2009. – Vol. 32. – P. 1682–1694.
- 12 Klopffer, J. W. Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity / J. W. Klopffer, R. Lifshitz, R. M. Zablotowicz // Trends Biotechnol. – 1989. – Vol. 7, № 2. – P. 39–43. DOI: 10.1016/0167-7799(89)90057-7.
- 13 Improvement of growth, fruit weight and early blight disease protection of tomato plants by rhizosphere bacteria is correlated with their beneficial traits and induced biosynthesis of antioxidant peroxidase and polyphenol oxidase / N. Babu, S. Jogaiah, S. Ito, K. Nagaraj, L. Tran // Plant Sci. – 2015. – Vol. 231. – P. 62–73. DOI: 10.1016/j.plantsci.2014.11.006.
- 14 Yield and yield components of wheat as affected by salinity and inoculation with *Azospirillum* strains from saline or non-saline soil / S. H. Nia, M. J. Zarea, F. Rejali, A. Varma // J. Saudi Soc. Agric. Sci. – 2012. – Vol. 11. – P. 113–121.
- 15 Mitigation of salt stress in wheat seedlings by halotolerant bacteria isolated from saline habitats / D. Ramadoss, V. K. Lakkineni, P. Bose, S. Ali, K. Annapurna // Springer Plus. – 2013. – Vol. 2(6). – P. 1–7.
- 16 Добровольская, Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв / Т. Г. Добровольская. – М.: Академкнига, 2002. – 282 с.

17 Умаров, М. М. Ассоциативная азотфиксация / М. М. Умаров. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – 133 с.

18 Ризосферные бактерии / Н. В. Феоктистова, А. М. Марданова, Г. Ф. Хадиева, М. Р. Шарипова // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. – 2016. – Т. 158, кн. 2. – С. 207–224.

19 Dodd, I. C. Microbial amelioration of crop salinity stress / I. C. Dodd, F. Perez-Alfocea // J. Exp. Bot. – 2012. – Vol. 63(9). – P. 3415–3428.

20 Yang, J. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress / J. Yang, J. W. Kloepper, C. M. Ryu // Trends Plant Sci. – 2009. – Vol. 14. – P. 1–4.

21 Growth promotion and protection against salt stress by *Pseudomonas putida* Rs-198 on cotton / L. Yao, Z. Wu, Y. Zheng, I. Kaleem, C. Li // Eur. J. Soil Biol. – 2010. – Vol. 46. – P. 49–54.

22 Mechanisms of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and mycorrhizae fungi to enhancement of plant growth under salinity stress / H. M. Boostani, M. Chorom, A. Moezi, N. Enayatizamir // Sci. J. Biol. Sci. – 2014. – Vol. 3(11). – P. 98–107.

23 *Exiguobacterium oxidotolerans*, a halotolerant plant growth promoting rhizobacteria, improves yield and content of secondary metabolites in *Bacopa monnieri* (L.) Pennell under primary and secondary salt stress / N. Bharti, D. Yadav, D. Barnawal, D. Maji, A. Kalra // World J. Microbiol. Biotechnol. – 2013. – Vol. 29. – P. 379–387.

24 Qurashi, A. W. Bacterial exopolysaccharide and biofilm formation stimulate chickpea growth and soil aggregation under salt stress / A. W. Qurashi, A. N. Sabri // Braz. J. Microbiol. – 2012. – Vol. 11. – P. 83–91.

25 Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus* / S. M. Kang, A. L. Khana, M. Waqas, Y. H. You, J. H. Kimd, J. G. Kimc, M. Hamayune, I. J. Lee // J. Plant Interact. – 2014. – Vol. 9(1). – P. 673–682.

26 Asari, S. Y. Studies on plant-microbe interaction to improve stress tolerance in plants for sustainable agriculture: PhD Thesis / Asari Shashidar Yadav. – Uppsala, 2015. – 55 p.

27 Contribution of *Pseudomonas mendocina* and *Glomus intraradices* to aggregates stabilization and promotion of biological fertility in rhizosphere soil of lettuce plants under field conditions / J. Kohler, F. Caravaca, L. Carrasco, A. Roldan // Soil Use Manage. – 2006. – Vol. 22. – P. 298–304.

28 Egamberdiyeva, D. The effect of plant growth promoting bacteria on growth and nutrient uptake of maize in two different soils / D. Egamberdiyeva // Appl. Soil Ecol. – 2007. – Vol. 36. – P. 184–189.

29 Induction of antioxidant enzymes is involved in the greater effectiveness of a PGPR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt stress / J. Kohler, J. A. Hernandez, F. Caravaca, A. Roldan // Environ. Exp. Bot. – 2009. – Vol. 65. – P. 245–252.

30 Salt-tolerant rhizobacteria-mediated induced tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) and chemical diversity in rhizosphere enhance plant growth / S. Tiwari, P. Singh, R. Tiwari, K. K. Meena, M. Yandigeri, D. P. Singh, D. K. Arora // Biol. Fertility Soils. – 2011. – Vol. 47. – P. 907–916.

31 Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses / M. Grover, Sk. Z. Ali, V. Sandhya, A. Rasul, B. Venkateswarlu // World J. Microbiol. Biotechnol. – 2011. – Vol. 27. – P. 1231–1240.

32 Egamberdieva, D. Selection for root colonizing bacteria stimulating wheat growth in saline soils / D. Egamberdieva, Z. Kucharova // Biol. Fertility Soil. – 2009. – Vol. 45. – P. 563–571.

33 Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce / C. A. Barassi, G. Ayrault, C. M. Creus, R. J. Sueldo, M. T. Sobrero // Sci. Horticulturae (Amsterdam). – 2006. – Vol. 109. – P. 8–14.

34 Yildirim, E. Effect of biological treatments on growth of bean plants under salt stress / E. Yildirim, A. G. Taylor // Ann. Rep. Bean Improvement Cooperative. – 2005. – Vol. 48. – P. 176–177.

35 Nitrogen and *Azotobacter chroococcum* enhance oxidative stress tolerance in sugar beet / D. Stajner, S. Kevresan, O. Gasic, N. Mimica-Dukic, H. Zongli // Biol. Plantarum. – 1997. – Vol. 39(3). – P. 441–445.

36 Mayak, S. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress / S. Mayak, T. Tirosh, B. R. Glick // Plant Physiol. Biochem. – 2004. – Vol. 42. – P. 565–572.

37 Hardoim, P. R. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth / P. R. Hardoim, S. V. van Overbeek, J. D. van Elsas // Trends Microbiol. – 2008. – Vol. 16. – P. 463–471.

38 Glick, B. R. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase / B. R. Glick // Crit. Rev. Plant Sci. – 2007. – Vol. 26. – P. 227–242.

39 Роль бактериальной АЦК-деаминазы в повышении устойчивости растений к стрессовым факторам среды / М. Садрия, С. С. Жардецкий, Е. А. Храмова, Н. П. Максимова // Вестник БГУ. Сер. 2. – 2011. – № 2. – С. 62–66.

40 Haynes, R. J. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content / R. J. Haynes, R. S. Swift // J. Soil Sci. – 1990. – Vol. 41. – P. 73–83.

41 Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain P45 / V. Sandhya, Sk. Z. Ali, M. Grover, G. Reddy, B. Venkateswarlu // Biol. Fertility Soil. – 2009. – Vol. 46. – P. 17–26.

42 Expression of *Bacillus subtilis* proAB genes and reduction of feedback inhibition of proline synthesis increases proline production and confers osmotolerance in transgenic *Arabidopsis* / M. Chen, H. Wei, J. Cao, R. Liu, Y. Wang, C. Zheng // J. Biochem. Mol. Biol. – 2007. – Vol. 40(3). – P. 396–403.

43 Bano, A. Salt tolerance in *Zea mays* (L.) following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas* / A. Bano, M. Fatima // Biol. Fertility Soils. – 2009. – Vol. 45. – P. 405–413.

44 Tank, N. Salinity-resistant plant growth promoting rhizobacteria ameliorates sodium chloride stress on tomato plants / N. Tank, M. Saraf // J. Plant Interact. – 2010. – Vol. 5. – P. 51–58.

45 Naz, I. Isolation of phytohormones producing plant growth promoting rhizobacteria from weeds growing in Khewra salt range, Pakistan and their implication in providing salt tolerance to *Glycine max* L. / I. Naz, A. Bano, Tamoor-ul-Hassan // Afr. J. Biotechnol. – 2009. – Vol. 8(21). – P. 5762–5766.

46 Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions / S. K. Upadhyay, J. S. Singh, A. K. Saxena, D. P. Singh // Plant Biol. – 2011. – Vol. 14. – P. 605–611.

47 Jha, Y. Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress / Y. Jha, R. B. Subramanian, S. Patel // Acta Physiol. Plant. – 2011. – Vol. 33. – P. 797–802.

48 Plant growth promoting activity of an auxin and siderophore producing isolate of *Streptomyces* under saline soil conditions / A. Sadeghi, E. Karimi, P. A. Dahaji, M. G. Javid, Y. Dalvand, H. Askari // World J. Microbiol. Biotechnol. – 2012. – Vol. 28. – P. 1503–1509.

## References

1 Mateo-Sagasta J. Agriculture and water quality interactions: a global overview: SOLAW Background Thematic Report – TR08 [Electronic resource]. Available: [http://fao.org/fileadmin/templates/solaw/files/thematic\\_reports/TR\\_08.pdf](http://fao.org/fileadmin/templates/solaw/files/thematic_reports/TR_08.pdf), 2017. (In English).

2 Shishov L.L. [and others], 2006. *Zasolennyye pochvy Rossii* [Saline soils in Russia]. Moscow, Akademkniga Publ., 854 p. (In Russian).

3 Kazakova L.A., 2007. *Kompleksnaya melioratsiya oroshayemykh solontsovykh i zasolennykh pochv Nizhnego Povolzhya. Avtoreferat diss. d-ra biol. nauk* [Complex reclamation of irrigated solonetz and salinized soils in the Lower Volga Region. Abstract of dr. biol. sci. diss.]. Volgograd. 47 p. (In Russian).

4 Amaranthus M., 2016. Corn Grower's Fungus That Pays Big Dividends [Electronic resource]. Available: <http://mycorrhizae.com/wp-content/uploads/Corn-Growers-Fungus.pdf>. (In English).

5 Gollotte A., Bechenmacher L., Wiedmann S., Franken P., Gianinazzi-Pearson V., 2002. Plant genes involved in arbuscular mycorrhizal formation and functioning. *Mycorrhizal Technology in Agriculture. From Genes to Bioproducts*. Birkhauser Basel, pp. 87-102. (In English).

6 Cho K., Toler H., Lee J., Owenley B., Stutz J. C., Moore J. L., Auge R. M., 2006. Mycorrhizal symbiosis and response of sorghum plants to combined drought and salinity stresses. *J. Plant Physiol.*, vol. 163, pp. 517-528. (In English).

7 Copeman R.H., Martina C. A., Stutz J. C., 1996. Tomato growth in response to salinity and mycorrhizal fungi from saline or nonsaline soils. *HortScience*, vol. 31, pp. 341-344. (In English).

8 Yurkov A.P., Kurenkov A.A., Jacobi L.M., 2015. *Sozdaniye rastitelno-mikrobnnykh sistem dlya povysheniya ekolo-gicheskoy effektivnosti arbuskulyarnoy mikorizy* [Creation of plant-microbial systems for increasing the ecological efficiency of arbuscular mycorrhiza. *Tavricheskiy vestnik agrarnoy nauki* [Tavrishesky Bull. of Agrarian Science], no. 1(3), pp. 12-17. (In Russian).

9 Efimova I.L., Yurkov A.P., 2015. *Novyye priyemy agroekologii dlya povysheniya kachestva posadochnogo materiala yabloni* [New methods of agroecology for improving the planting material of apple trees]. *Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Proc. of the Kuban State Agrarian University], no. 55, pp. 73-77. (In Russian).

10 Yurchenko Ye.G., Gracheva N.P., Politova Z.S., Yurkov A.P., Jacobi L.M., 2013. *Rastitelno-mikrobnnyye assotsiatsii vinogradnykh rasteniy* [Plant-microbial associations of grape plants]. *Problemy agrogennoy transformatsii pochv v usloviyakh monokultury: materialy simpoziuma «Razvitiye fundamentalnykh issledovaniy po problemam agrogennoy transformatsii pochv v usloviyakh monokultury»* [Problems of agrogenic transformation of soils under conditions of monoculture. Proc. of the symposium "Development of fundamental research on the problems of agrogenic transformation of soils under conditions of monoculture"]. Krasnodar, SKFNCSSV Publ., pp. 103-108. (In Russian).

11 Dimkpa C., Weinand T., Asch F., 2009. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions. *Plant Cell Environ.*, vol. 32, pp. 1682-1694. (In English).

12 Klopper J.W., Lifshitz R., Zablutowicz R. M., 1989. Free-living bacterial inocula for enhancing crop productivity. *Trends Biotechnol.*, vol. 7, no. 2, pp. 39-43. DOI: 10.1016/0167-7799(89)90057-7. (In English).

13 Babu N., Jogaiah S., Ito S., Nagaraj K., Tran L., 2015. Improvement of growth, fruit weight and early blight disease protection of tomato plants by rhizosphere bacteria is correlated with their beneficial traits and induced biosynthesis of antioxidant peroxidase and polyphenol oxidase. *Plant Sci.*, vol. 231, pp. 62-73. DOI: 10.1016/j.plantsci.2014.11.006. (In English).

14 Nia S.H., Zarea M.J., Rejali F., Varma A., 2012. Yield and yield components of wheat as affected by salinity and inoculation with *Azospirillum* strains from saline or non-saline soil. *J. Saudi Soc. Agric. Sci.*, vol. 11, pp. 113-121. (In English).

15 Ramadoss D., Lakkineni V. K., Bose P., Ali S., Annapurna K., 2013. Mitigation of salt stress in wheat seedlings by halotolerant bacteria isolated from saline habitats. *Springer Plus*, vol. 2(6), pp. 1-7. (In English).

16 Dobrovolskaya T.G., 2002. *Struktura bakterialnykh soobshchestv pochv* [The struc-

ture of bacterial communities of soils]. Moscow, Academic Book Publ., 282 p. (In Russian).

17 Umarov M.M., 1986. *Assotsiativnaya azotfiksatsiya* [Associative nitrogen fixation]. Moscow, Moscow. University Publ., 133 p. (In Russian).

18 Feoktistova N.V., Mardanova A.M., Khadieva G.F., Sharipova M.R., 2016. *Rizosfernyye bakterii* [Rhizospheric bacteria]. *Uchenye zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya: Yestestvennyye nauki* [Proc. Kazan University. Series: Natural Sciences], vol. 158, book 2, pp. 207-224. (In Russian).

19 Dodd I.C., Perez-Alfocea F., 2012. Microbial amelioration of crop salinity stress. *J. Exp. Bot.*, vol. 63(9), pp. 3415-3428. (In English).

20 Yang J., Kloepper J.W., Ryu C.M., 2009. Rhizosphere bacteria help plants tolerate abiotic stress. *Trends Plant Sci.*, vol. 14, pp. 1-4. (In English).

21 Yao L., Wu Z., Zheng Y., Kaleem I., Li C., 2010. Growth promotion and protection against salt stress by *Pseudomonas putida* Rs-198 on cotton. *Eur. J. Soil Biol.*, vol. 46, pp. 49-54. (In English).

22 Boostani H.M., Chorom M., Moezi A., Enayatizamir N., 2014. Mechanisms of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and mycorrhizae fungi to enhancement of plant growth under salinity stress. *Sci. J. Biol. Sci.*, vol. 3(11), pp. 98-107. (In English).

23 Bharti N., Yadav D., Barnawal D., Maji D., Kalra A., 2013. Exiguobacterium oxidotolerans, a halotolerant plant growth promoting rhizobacteria, improves yield and content of secondary metabolites in *Bacopa monnieri* (L.) Pennell under primary and secondary salt stress. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, vol. 29, pp. 379-387. (In English).

24 Qurashi, A.W., Sabri A.N., 2012. Bacterial exopolysaccharide and biofilm formation stimulate chickpea growth and soil aggregation under salt stress. *Braz. J. Microbiol.*, vol. 11, pp. 83-91. (In English).

25 Kang S.M., Khana A.L., Waqas M., You Y.H., Kimd J.H., Kimc J.G., Hamayune M., Lee I.J., 2014. Plant growth-promoting rhizobacteria reduce adverse effects of salinity and osmotic stress by regulating phytohormones and antioxidants in *Cucumis sativus*. *J. Plant Interact.*, vol. 9(1), pp. 673-682. (In English).

26 Asari, S.Y., 2015. Studies on plant-microbe interaction to improve stress tolerance in plants for sustainable agriculture: PhD Thesis. Uppsala, 55 p. (In English).

27 Kohler J., Caravaca F., Carrasco L., Roldan A., 2006. Contribution of *Pseudomonas mendocina* and *Glomus intraradices* to aggregates stabilization and promotion of biological fertility in rhizosphere soil of lettuce plants under field conditions. *Soil Use Manage.*, vol. 22, pp. 298-304. (In English).

28 Egamberdiyeva, D., 2007. The effect of plant growth promoting bacteria on growth and nutrient uptake of maize in two different soils. *Appl. Soil Ecol.*, vol. 36, pp. 184–189. (In English).

29 Kohler J., Hernandez J.A., Caravaca F., Roldan A., 2009. Induction of antioxidant enzymes is involved in the greater effectiveness of a PGPR versus AM fungi with respect to increasing the tolerance of lettuce to severe salt. *Environ. Exp. Bot.*, vol. 65, pp. 245-252. (In English).

30 Tiwari S., Singh P., Tiwari R., Meena K.K., Yandigeri M., Singh D.P., Arora D.K., 2011. Salt-tolerant rhizobacteria-mediated induced tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) and chemical diversity in rhizosphere enhance plant growth. *Biol. Fertility Soils*, vol. 47, pp. 907-916. (In English).

31 Grover M., Ali Sk.Z., Sandhya V., Rasul, A., Venkateswarlu B., 2011. Role of microorganisms in adaptation of agriculture crops to abiotic stresses. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, vol. 27, pp. 1231-1240. (In English).

32 Egamberdieva, D., Kucharova Z., 2009. Selection for root colonizing bacteria stimulating wheat growth in saline soils. *Biol. Fertility Soil*, vol. 45, pp. 563-571. (In English).

33 Barassi C.A., Ayrault G., Creus C.M., Sueldo R.J., Sobrero M.T., 2006. Seed inoc-

ulation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce. *Sci. Horticulturae* (Amsterdam), vol. 109, pp. 8-14. (In English).

34 Yildirim E., Taylor A.G., 2005. Effect of biological treatments on growth of bean plants under salt stress. *Ann. Rep. Bean Improvement Cooperative*, vol. 48, pp. 176-177. (In English).

35 Stajner D., Kevresan S., Gasic O., Mimica-Dukic N., Zongli H., 1997. Nitrogen and *Azotobacter chroococcum* enhance oxidative stress tolerance in sugar beet. *Biol. Plantarum*, vol. 39(3), P. 441–445. (In English).

36 Mayak S., Tirosh T., Glick B.R., 2004. Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiol. Biochem.*, vol. 42, pp. 565–572. (In English).

37 Hardoim P.R., van Overbeek S.V., van Elsas J.D., 2008. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiol.*, vol. 16, pp. 463-471. (In English).

38 Glick B. R., 2007. Promotion of plant growth by bacterial ACC deaminase. *Crit. Rev. Plant Sci.*, vol. 26, pp. 227-242. (In English).

39 Sadrniya M., Zhardetsky S., Khramtsova Ye.A., Maksimova N.P., 2011. *Rol bakterialnoy ATSK-dezaminazy v povyshenii ustoychivosti rasteniy k stressovym faktoram sredy* [The role of bacterial ACC-deaminase in increasing plant resistance to stress factors in the environment]. *Vestnik BGU* [Bull. of the Belarusian State University. Ser. 2], no. 2, pp. 62-66. (In Russian).

40 Haynes R.J., Swift R.S., 1990. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content. *J. Soil Sci.*, vol. 41, pp. 73-83. (In English).

41 Sandhya V., Ali Sk.Z., Grover M., Reddy G., Venkateswarlu B., 2009. Alleviation of drought stress effects in sunflower seedlings by exopolysaccharides producing *Pseudomonas putida* strain P45. *Biol. Fertility Soil*, vol. 46, pp. 17-26. (In English).

42 Chen M., Wei H., Cao J., Liu R., Wang Y., Zheng C., 2007. Expression of *Bacillus subtilis* proAB genes and reduction of feedback inhibition of proline synthesis increases proline production and confers osmotolerance in transgenic *Arabidopsis*. *J. Biochem. Mol. Biol.*, vol. 40(3), pp. 396-403. (In English).

43 Bano A., Fatima M., 2009. Salt tolerance in *Zea mays* (L.) following inoculation with *Rhizobium* and *Pseudomonas*. *Biol. Fertility Soils*, vol. 45, pp. 405-413. (In English).

44 Tank N., Saraf M., 2010. Salinity-resistant plant growth promoting rhizobacteria ameliorates sodium chloride stress on tomato plants. *J. Plant Interact*, vol. 5, pp. 51-58. (In English).

45 Naz I., Bano A., Tamoor-ul-Hassan., 2009. Isolation of phytohormones producing plant growth promoting rhizobacteria from weeds growing in Khewra salt range, Pakistan and their implication in providing salt tolerance to *Glycine max* L. *Afr. J. Biotechnol.*, vol. 8(21), pp. 5762-5766. (In English).

46 Upadhyay S.K., Singh J.S., Saxena A.K., Singh D.P., 2011. Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions. *Plant Biol.*, vol. 14, pp. 605-611. (In English).

47 Jha Y., Subramanian R.B., Patel S., 2011. Combination of endophytic and rhizospheric plant growth promoting rhizobacteria in *Oryza sativa* shows higher accumulation of osmoprotectant against saline stress. *Acta Physiol. Plant*, vol. 33, pp. 797-802. (In English).

48 Sadeghi A., Karimi E., Dahaji P.A., Javid M.G., Dalvand Y., Askari H., 2012. Plant growth promoting activity of an auxin and siderophore producing isolate of *Streptomyces* under saline soil conditions. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, vol. 28, pp. 1503-1509. (In English).

---

**Воеводина Лидия Анатольевна**

Ученая степень: кандидат сельскохозяйственных наук

Должность: старший научный сотрудник

Место работы: федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Российский научно-исследовательский институт проблем мелиорации»

Адрес организации: Баклановский пр-т, 190, г. Новочеркасск, Ростовская область, Российская Федерация, 346421

E-mail: rosniipm@yandex.ru

**Voyevodina Lidiya Anatolyevna**

Degree: Candidate of Agricultural Sciences

Position: Senior Researcher

Affiliation: Russian Scientific Research Institute of Land Improvement Problems

Affiliation address: Baklanovsky ave., 190, Novocherkassk, Rostov region, Russian Federation, 346421

E-mail: rosniipm@yandex.ru

**Балакай Георгий Трифонович**

Ученая степень: доктор сельскохозяйственных наук

Ученое звание: профессор

Должность: главный научный сотрудник

Место работы: федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Российский научно-исследовательский институт проблем мелиорации»

Адрес организации: Баклановский пр-т, 190, г. Новочеркасск, Ростовская область, Российская Федерация, 346421

E-mail: rosniipm@yandex.ru

**Balakay Georgiy Trifonovich**

Degree: Doctor of Agricultural Sciences

Title: Professor

Position: Chief Researcher

Affiliation: Russian Scientific Research Institute of Land Improvement Problems

Affiliation address: Baklanovsky ave., 190, Novocherkassk, Rostov region, Russian Federation, 346421

E-mail: rosniipm@yandex.ru