



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ВЛИЯНИЕ АССОЦИАЦИИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ С БАКТЕРИЯМИ-ДЕСТРУКТОРАМИ НЕФТИ НА СОДЕРЖАНИЕ ГОРМОНОВ И РОСТ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ НА ФОНЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Высоцкая Л.Б., Ахтямова З.А., Архипова Т.Н., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Феоктистова А.В., Тимергалина Л.Н., Четверикова Д.В., Бакаева М.Д.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа
E-mail: Vysotskaya@anrb.ru

В работе представлены результаты влияния обработки растений ауксинпродуцирующими бактериями рода *Pseudomonas* (*P. plecoglossicida* 2.4-D, *P. turukhanskensis* IB 1.1, *P. humanensis* IB C7) и штамма *Enterobacter* sp. UOM 3 на рост и гормональный баланс растений ячменя при нефтяном загрязнении почвы. Наблюдавшееся подавление роста растений и повышение массовой доли корней в этих условиях, очевидно, было связано с обнаруженным накоплением АБК в побегах растений. Бактеризация растений, хотя и в разной степени в зависимости от штамма, предотвращала накопление гормона и положительно влияла на накопление массы растений. Присутствие нефти в почве вызывало драматическое накопление цитокининов в корнях и снижение содержания зеатинрибозида в побегах. Инокуляция бактериями нивелировала обнаруженное накопление и влияла на соотношение содержания цитокининов корень/побег. Максимальная прибавка массы растений при загрязнении почвы была обнаружена при обработке растений штаммом бактерии *P. humanensis* IB C7, влияние которой приводило к восстановлению соотношения содержания цитокининов корень/побег до уровня этого соотношения у растений с незагрязненной почвы. Таким образом, при нефтяном загрязнении влияние на рост растений бактериальной обработки связано не только с накоплением в них АБК, но и с нарушением перераспределения цитокининов между побегом и корнем.

Ключевые слова: ячмень, рост, нефтяное загрязнение, бактерии, АБК, цитокинины

THE INFLUENCE OF THE ASSOCIATION OF BARLEY PLANTS WITH BACTERIA-DESTRUCTORS OF OIL ON THE HORMONE CONTENT AND GROWTH OF BARLEY PLANTS AGAINST THE BACKGROUND OF OIL POLLUTION

Vysotskaya L.B., Akhtyamova Z.A., Arkhipova T.N., Kuzina E.V., Rafikova G.F., Feoktistova A.V., Timergalina L.N., Chetverikova D.V., Bakaeva M.D.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa
E-mail: Vysotskaya@anrb.ru

This article reports the results of the treatment of plants with auxin-producing bacteria of the genus *Pseudomonas* (*P. plecoglossicida* 2.4-D, *P. turukhanskensis* IB 1.1, *P. humanensis* IB C7) and *Enterobacter* sp. UOM 3 on the growth and hormonal balance of barley plants during oil pollution of the soil. The observed inhibition of plant growth and an increase in the root mass ratio under these conditions were obviously associated with the detected accumulation of ABA in plant shoots. Bacterial treatment of plants prevented accumulation of the hormone and positively influenced accumulation of plant mass, although those effects were expressed to varying degrees depending on the strain. The presence of oil in the soil caused a dramatic accumulation of cytokinins in the roots and a decrease in the content of zeatin riboside in the shoots. Inoculation with bacteria leveled out the detected accumulation and affected the ratio of root / shoot cytokinin content ratio. The maximum increase in plant mass during soil contamination resulted from the treatment of plants with the bacterial strain *P. humanensis* IB C7, which influence led to the restoration of the ratio of root / shoot cytokinins to the level of this ratio in plants from unpolluted soil. Thus, in case of oil contamination, the effect of bacterial treatments on the growth of plants is associated not only with the accumulation of ABA in them, but also with a disturbance of the distribution of cytokinins between shoot and root.

Keywords: barley, growth, oil pollution, bacteria, ABA, cytokinins

Поступила в редакцию: 12.03.2020

DOI: [10.31163/2618-964X-2020-3-1-51-58](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-1-51-58)

ВВЕДЕНИЕ

Добыча нефти сопряжена с ее разливом и загрязнением почвы, а токсичность компонентов нефти диктует необходимость ее очистки. Химические средства мелиорации нефтяных загрязнений экологически небезопасны и приводят к нарушению структуры почвы [Hussain et al., 2019]. В отличие от этих подходов, ремедиация почв с помощью живых организмов имеет преимущество, являясь более безопасным с точки зрения экологии [Huang et al., 2005; Hong et al., 2011; Kudoyarova et al., 2019]. Наиболее перспективный способ биоремедиации - это создание ассоциации бактерий-деструкторов нефти с растениями, относительно устойчивыми к нефтяным загрязнениям. Колонизация бактериями поверхности корней обеспечивает гетеротрофные микроорганизмы питанием за счет корневых выделений, что способствует их активному размножению и повышает эффективность процесса деструкции [Khan et al., 2013]. Кроме того, присутствие растений улучшает структуру почвы и содержание в ней кислорода, необходимого для окисления углеводородов нефти [Ma et al., 2011; Khan et al., 2013]. Положительное влияние бактерий в ассоциации растений с микроорганизмами заключается в снижении ростингибирующего действия нефтяного загрязнения на растения, что очень важно, поскольку торможение роста растений снижает эффективность процесса фиторемедиации. Наряду со снижением токсичности почвы за счет бактерий-деструкторов, их положительное действие на рост растений объясняют способностью бактерий продуцировать гормоны растений стимулирующего типа действия и разрушать гормоны-ингибиторы роста [Glick 2003; Weyens et al., 2010; Kudoyarova et al., 2019]. Роль гормонов, продуцируемых бактериями, в стимуляции роста растений проявляется как в оптимальных, так и в стрессовых условиях и обусловлена не только способностью бактерий продуцировать фитогормоны, но и влиять на гормональный баланс самих растений, что было показано в ряде экспериментов на примере засухи и засоления [Arkhipova et al., 2007; Cheng et al., 2007; Habib et al., 2016]. Вместе с тем, влияние бактерий-деструкторов нефти, способных продуцировать гормоны, на гормональный баланс самих растений, насколько нам известно, до сих пор не изучалось.

В задачу данной работы входило изучение влияния инокуляции растений ячменя бактериями-деструкторами нефти, способными продуцировать ауксины, на содержание в растениях цитокининов и АБК. Выбор растений ячменя был сделан на основании предварительной оценки влияния инокуляции растений бактериями-деструкторами нефти нескольких видов, которая показала более высокую отзывчивость на обработку растений ячменя [Vysotskaya et al., 2019]. Результаты определения содержания гормонов у растений ячменя в данной работе были сопоставлены с рост-стимулирующим действием бактерий на рост растений в присутствии и отсутствие нефти.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для экспериментов был отобран ячмень *Hordeum vulgare* L. сорта Челябинский 99. Проростки ячменя (колеоптиль 0.5-0.8 см), присыпая сверху соответствующим субстратом, высаживали по 6 штук в сосуд с чистой или загрязненной нефтью почвой и помещали на светоплощадку, которая была оборудована красными (650 нм), синими (470 нм) и белыми светодиодами (в соотношении 5:1:1), обеспечивающими освещенность $240 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ ФАР. В течение всего эксперимента растения росли при температуре 22-26°C и 14-часовом фотопериоде. Нефтяное загрязнение почвы моделировали путем добавления нефти до 4% по массе к просеянной через сито (поры диаметром 0.3-0.5 см) воздушно-сухой содержащей 10

% песка почве, равномерно перемешивали в течение 20 мин. Влажность почвы поддерживали на уровне 60-90% от полной влагоемкости, ежедневно восполняя эвапотранспирационные потери. Для изучения влияния рост-стимулирующих бактерий на рост растений в условиях нефтяного загрязнения использовали отобранные ранее штаммы ауксинпродуцирующих микроорганизмов рода *Pseudomonas* (*P. plecoglossicida* 2.4-D, *P. turukhanskensis* IB 1.1, *P. hunanensis* IB C7) и штамм *Enterobacter* sp. UOM 3 из коллекции Уфимского института биологии. Перед посадкой в содержащую нефть почву проростки ячменя замачивали на 20 мин в жидкой культуре бактерий, разбавленной водой до 10^6 КОЕ/мл. На следующий день высаженные растения поливали жидкой культурой, исходя из того, чтобы титр интродуцированных бактерий в почве был около 10^6 КОЕ/г почвы, описание штамма *Pseudomonas turukhanskensis* IB 1.1 приведено в работе Korshunova et al. (2016), штамм *P. plecoglossicida* 2.4-D описан в статье Четвериков и др. (2017), *P. hunanensis* и *Enterobacter* sp. UOM 3 в статье Бакаевой с соавторами (2020).

Для определения потерь воды (эвапотранспирации) перед поливом взвешивали сосуды с растениями. После полива содержание воды составляло во всех вариантах в первые дни эксперимента 90% ПВ и 80% в последующие сроки. В конце эксперимента через 25 суток оценивали показатели роста растений ячменя всех вариантов обработок и содержание углеводов в загрязненной нефтью почве.

Через 7 суток после появления побегов над поверхностью почвы отбирали пробы побегов и корней в жидкий азот для определения в них содержания цитокининов и АБК методом иммуноферментного анализа. Цитокинины после экстракции этиловым спиртом, упаривания экстракта до водного остатка, концентрировали на картридже С-18 и разделяли при помощи ТСХ для оценки содержания зеатина (Z) и его рибозида (ZR) [Kudoyarova et al., 2007]. АБК из аликвоты водного остатка экстрагировали диэтиловым эфиром, после упаривания последнего, осадок растворяли в этиловом спирте для выполнения иммуноферментного анализа [Vysotskaya et al., 2018]. В конце эксперимента сравнивали все варианты обработанных и необработанных бактериями растений на чистых и загрязненных нефтью субстратах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Присутствие нефти замедляло развитие растений. В то время как в нормальных условиях к 25 суткам у всех растений появился четвертый лист, в стрессовых условиях он был только у половины растений. Данное стрессовое воздействие крайне отрицательно сказывалось на накоплении массы побега (рис. 1). В конце эксперимента масса побегов уменьшалась в среднем в 3.5 раза по сравнению с контролем (растениями, которые росли на чистой почве). При этом под влиянием нефти масса корней не только не снижалась, но и увеличивалась в варианте без бактериальной обработки, и в случае обработки *Enterobacter* sp. UOM 3 и *P. hunanensis* IB C7 (на 10 и 33 %, соответственно по сравнению с необработанными бактериями растениями). В результате соотношение массы корней к побегам возросло от 4 до 6 раз (в зависимости от штамма, которым обрабатывали растения). Достоверное влияние бактериальной обработки на длину корней в присутствии нефти было зарегистрировано под влиянием штамма *P. turukhanskensis* IB 1.1: на его фоне корни были короче, чем у необработанных бактериями растений. Тенденция к повышению массы побега в конце эксперимента была зарегистрирована под влиянием всех изученных

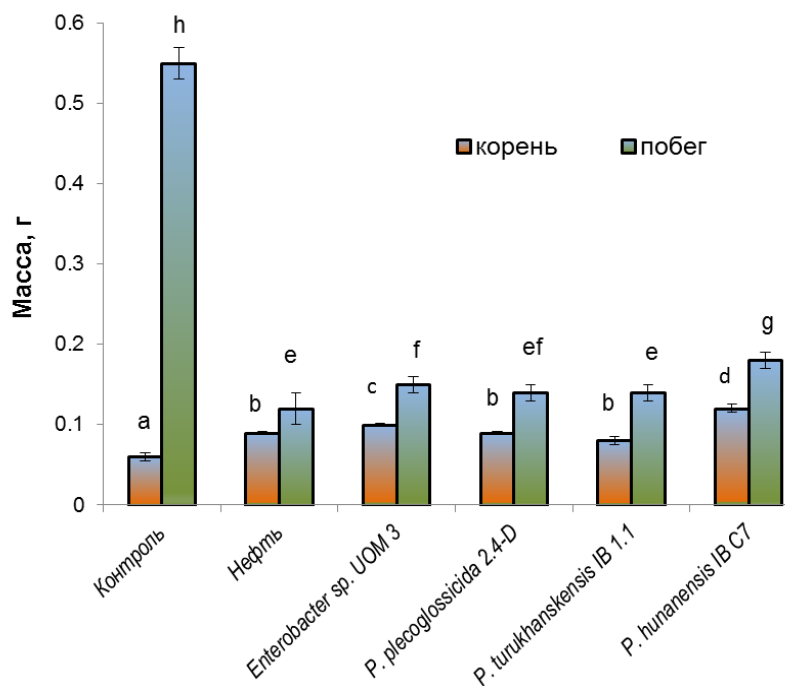


Рис. 1. Масса корней и побегов через 25 суток выращивания растений ячменя на чистой (контроль) и загрязненной нефтью (нефть) почве и растений после обработки бактериями в присутствии нефти в почве. Разными буквами обозначены достоверно различающиеся между собой значения масс корней и значения масс побегов ($p < 0.05$, $n = 25$, t-test).

штаммов бактерий (кроме *P. turukhanskensis* IB 1.1). Однако достоверным возрастание массы было в случае штаммов *Enterobacter* sp. UOM 3 (на 20 %) и *P. humanensis* IB C7 (в полтора раза).

Таблица 1. Содержание АБК (нг/г сырой массы) в побегах и корнях растений ячменя у необработанных (нефть) и обработанных соответствующими бактериями в условиях нефтяного загрязнения и у растений с чистой почвы (контроль) через 7 дней после появления всходов. Разными буквами обозначены достоверно отличающиеся значения ($p < 0.05$, $n = 9$, t-test)

Обработка	корень, нг/г	побег, нг/г
Контроль	67.5 ^b	44.0 ^a
Нефть	76.6 ^b	129.8 ^c
<i>Enterobacter</i> sp. UOM 3	52.1 ^b	65.6 ^b
<i>P. plecoglossicida</i> 2.4-D	59.9 ^b	91.2 ^{bc}
<i>P. turukhanskensis</i> IB 1.1	87.5 ^b	87.9 ^b
<i>P. humanensis</i> IB C7	78.2 ^b	79.9 ^b

Измерение АБК в растениях ячменя (табл. 1) показало, что наиболее заметным было трехкратное возрастание уровня этого гормона в побегах у необработанных бактериями растений под влиянием загрязнения почвы нефтью. Обработка бактериями предотвращала резкое накопление АБК под влиянием нефти: ее уровень, в большинстве случаев, был не более, чем в 1.5 раза выше, чем у растений, которые росли в нормальных условиях.

Содержание рибозида зеатина (рис. 2) как в побегах, так и корнях растений ячменя было почти на порядок выше, чем свободной формы зеатина (рис. 3). Наиболее заметным было резкое изменение соотношения содержания рибозида зеатина в побегах и корнях необработанных бактериями растений при воздействии нефтяного загрязнения: в контроле (у растений, которые росли на незагрязненной почве) содержание рибозида зеатина было почти в 4 раза выше в побегах, чем в корнях, а на фоне присутствия нефти в почве, наоборот,

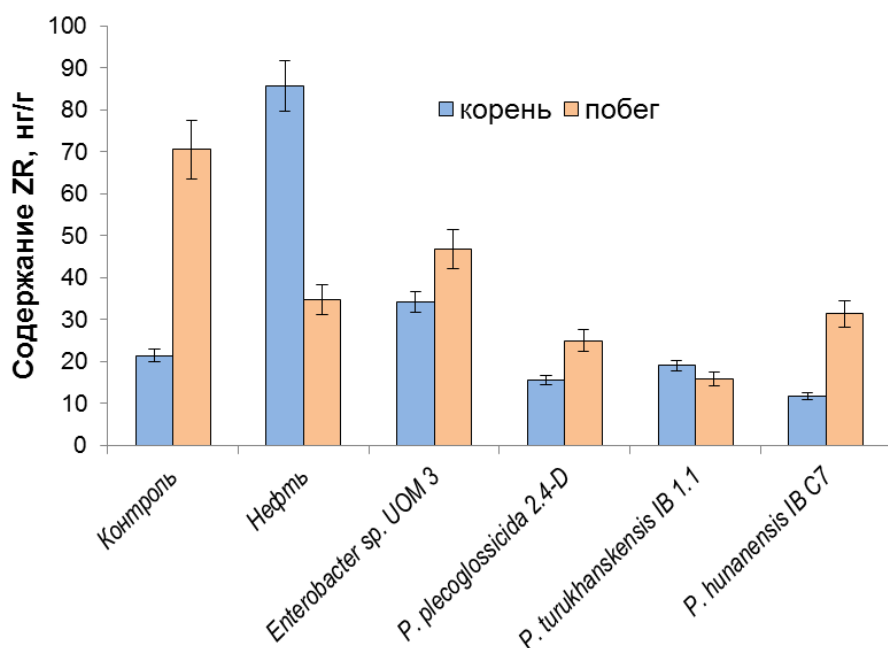


Рис. 2. Содержание зеатинрибозида в корнях и побегах растений ячменя у необработанных (нефть) и обработанных соответствующими бактериями в условиях нефтяного загрязнения и у растений с чистой почвы (контроль) через 7 дней после появления всходов, n=9

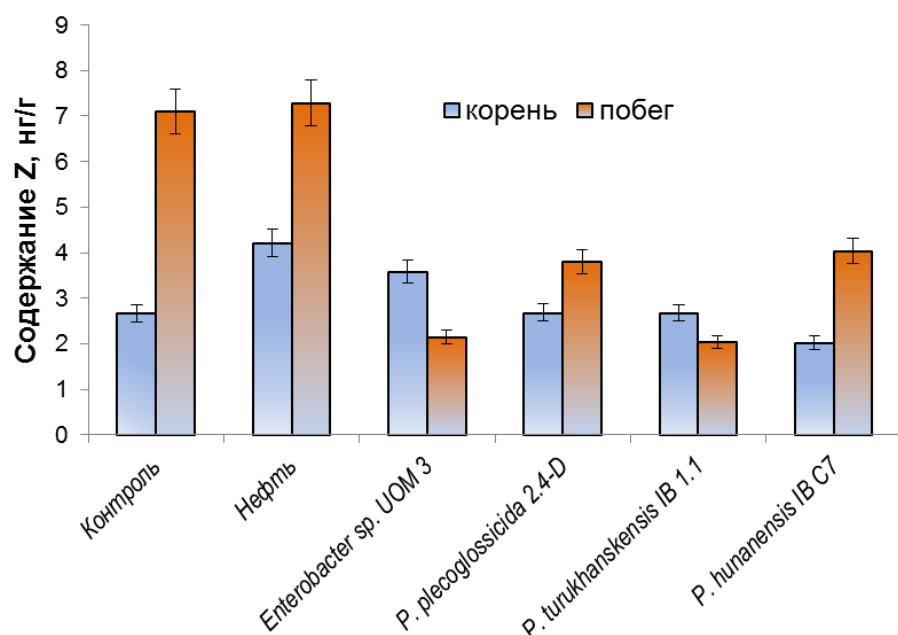


Рис. 3. Содержание зеатина в побегах и корнях растений ячменя у необработанных (нефть) и обработанных соответствующими бактериями в условиях нефтяного загрязнения и у растений с чистой почвы (контроль) через 7 дней после появления всходов, n=9

в побеге было примерно в три раза меньше рибозида зеатина, чем в корнях. В результате соотношение уровня цитокининов в побегах и корнях изменялось в 10 раз (от 3.9 до 0.4 в контроле и в присутствии нефти, соответственно). Присутствие нефти не влияло на содержание свободного зеатина в побегах необработанных бактериями растений, а в корнях уровень накопления зеатина под влиянием загрязнения нефтью был меньше, чем в случае рибозилированной формы этого гормона (только в 1.5 раза по сравнению с контролем). Обработка растений бактериями снижала уровень накопления цитокининов в корнях и соотношение содержания цитокининов корень/побег было ближе к значениям, характерным для контроля (в случае штамма *P. hunanensis* IB C7 оно было таким же, как в контроле) (рис. 2 и 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В наших экспериментах загрязнение почвы нефтью сопровождалось резким снижением накопления массы побега растений ячменя (рис. 1) в 4.6 раза по сравнению с массой растений, росших в контрольных условиях. Ингибирование роста растений нельзя было объяснить только токсическим действием компонентов нефти, поскольку торможения роста корней не только не наблюдалось, но наоборот, их масса была больше, чем в нормальных условиях. Скорее можно предполагать, что ростовой ответ растений в какой-то мере отражал их адаптивную реакцию. Относительное увеличение массы корней является приспособительной реакцией растений на дефицит воды и макроэлементов, и в наших экспериментах необходимость такой реакции была обусловлена снижением доступности почвенных ресурсов для растений, что характерно для загрязненных нефтью почв [Zhou et al., 2009; Nie et al., 2011]. Торможение роста побега приводит к формированию листьев с меньшей площадью, с которой испаряется вода, что ограничивает ее потери и, тем самым, позволяет поддерживать оводненность при снижении притока воды из корней. В результате торможения роста побега также освобождаются ресурсы для поддержания роста корней и увеличения их поглотительной способности. Обработка растений бактериями снижала степень проявления отрицательного влияния присутствия нефти на рост и развитие растений.

В задачу данной работы входила оценка предполагаемой зависимости роста растений от способности бактерий влиять на содержание гормонов. Как выявленное нами накопление АБК в побеге, так и снижение содержания в них рибозида зеатина на фоне загрязнения почвы нефтью могло способствовать торможению роста побегов. Ведь, как известно, АБК может тормозить, а цитокинины – стимулировать рост побега [Vysotskaya et al., 2009]. Относительной активации роста побегов растений ячменя под влиянием бактериальной обработки могло способствовать понижение уровня стресс-индуцированного накопления АБК, что свидетельствует о способности бактерий защищать растения от негативного действия загрязнения (вероятно, за счет активации распада токсичных компонентов нефти).

Считается, что цитокинины тормозят рост корней [Werner et al., 2003]. Однако это их свойство проявляется не всегда. Так при дефиците фосфатов у растений ячменя было выявлено накопление цитокининов в корнях, а торможения роста корней не было зарегистрировано [Vysotskaya et al., 2016]. В настоящих экспериментах мы также не выявили торможения накопления биомассы корней на фоне накопления цитокининов под влиянием загрязнения почвы нефтью.

Поддержание на уровне контроля содержания зеатина в побегах на фоне загрязнения почвы нефтью свидетельствует о способности растений регулировать уровень этой активной формы цитокининов за счет ее освобождения из рибозида зеатина, содержание которого было почти на порядок выше, по сравнению со свободным зеатином. Поскольку рибозид зеатина является транспортной формой гормона [Hirose et al., 2008], резкое изменение распределения этой формы цитокининов между побегом и корнем под влиянием загрязнения нефтью свидетельствует о том, что это стрессовое воздействие нарушает процесс транспорта цитокининов. Распределение рибозида цитокинина между побегом и корнем было ближе к контрольным значениям у растений, обработанных бактериями и росших на фоне загрязнения нефтью. Наиболее близкой к контролю была величина этого соотношения у растений, обработанных бактериями штамма *P. humanensis* IB C7, у которых на фоне загрязнения нефтью также была выявлена наибольшая прибавка в массе побега по сравнению с необработанными бактериями растениями. При этом абсолютные значения

содержания цитокининов были ниже, чем в контроле. Эти результаты свидетельствуют о том, что именно соотношение содержания цитокининов в побегах и корнях, являющееся индикатором процесса транспорта гормонов, а не их абсолютный уровень играет более важную роль в регуляции роста растений на фоне загрязнения нефтью.

Работа была выполнена с использованием оборудования ЦКП «Агидель» при частичной поддержке грантами РФФИ № 18-29-05025 и 20-04-00305.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бакаева М.Д., Кузина Е.В., Рафикова Г.Ф., Высоцкая Л.Б., Архипова Т.Н., Ахтямова З.А., Четвериков С.П., Логинов О.Н. Применение продуцирующих ауксины бактерий при фиторемедиации загрязнённой нефтью почвы // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 1. С. 74-80.
2. Четвериков С.П., Шарипов Д.А., Коршунова Т.Ю., Логинов О.Н. Разложение перфтороктансульфоната штаммом *Pseudomonas plecoglossicida* 2.4-D // Прикладная биохимия и микробиология. 2017. Т. 53. № 5. С. 477-483.
3. Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martinenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil // Plant Soil. 2007. V. 292. P. 305–315. DOI: [10.1007/s11104-007-9233-5](https://doi.org/10.1007/s11104-007-9233-5)
4. Cheng Z., Park E., Glick B.R. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase from *Pseudomonas putida* UW4 facilitates the growth of canola in the presence of salt // Can J Microbiol. 2007. V. 53. P. 912–918. DOI: [10.1139/W07-050](https://doi.org/10.1139/W07-050)
5. Habib S.H., Kausar H., Saud H.M. Plant growth-promoting rhizobacteria enhance salinity stress tolerance in okra through ROS-scavenging enzymes // Biomed Res Int. 2016:ID 6284547. doi:10.1155/2016/6284547.
6. Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // Journal of Experimental Botany. 2008. V. 59. P. 75–83. DOI: [10.1093/jxb/erm157](https://doi.org/10.1093/jxb/erm157)
7. Hong S.H., Ryu H., Kim J., Cho K.S. Rhizoremediation of dieselcontaminated soil using the plant growth-promoting rhizobacterium *Gordonia* sp. S2RP-17 // Biodegradation. 2011. V. 22. P. 593–601. DOI: [10.1007/s10532-010-9432-2](https://doi.org/10.1007/s10532-010-9432-2)
8. Huang X.D., El-Alawi Y., Gurska J., Glick B.R., Greenberg B.M. A multi-process phytoremediation system for decontamination of persistent total petroleum hydrocarbons (TPHs) from soils // Microchem J. 2005. V. 81. P. 139–147. DOI: [10.1016/j.microc.2005.01.009](https://doi.org/10.1016/j.microc.2005.01.009)
9. Hussain I., Puschenreiter M., Soja Gerhard S.G.A.S., Khan W., Reichenauer T.G. Differentiation between physical and chemical effects of oil presence in freshly spiked soil during rhizoremediation trial // Environ Sci Pollut Res. 2019. V. 26. P. 18451–18464. DOI: [10.1007/s11356-019-04819-6](https://doi.org/10.1007/s11356-019-04819-6)
10. Glick B.R. Phytoremediation: synergistic use of plants and bacteria to clean up the environment // Biotechnol Adv. 2003. V. 21. P. 383–393.
11. Khan S, Afzal M, Iqbal S, Khan QM. Plant–bacteria partnerships for the remediation of hydrocarbon contaminated soils // Chemosphere. 2013. V. 90. P. 1317–1332.
12. Korshunova T.Y., Chetverikov S.P., Loginov O., Ramírez-Bahena M.-H., Igual J.M., Peix Á. *Pseudomonas turukhanskensis* sp. Nov., isolated from oil-contaminatedsoils // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2016. T. 66. № 11. С. 4657-4664.

13. Kudoyarova, G.R., Vysotskaya L.B., Cherkozyanova A., Dodd I.C. Effect of partial rootzone drying on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves // Journal of Experimental Botany. 2007. V. 58. P. 161–168.
14. Kudoyarova G., Arkhipova T., Korshunova T., Bakaeva M., Loginov O., Dodd I.C. Phytohormone mediation of interactions between plants and non-symbiotic growth DOI: [10.3389/fpls.2019.01368](https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01368)
15. Ma Y., Prasad M., Rajkumar M., Freitas H. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils // Biotechnol Adv. 2011. V. 29. P. 248–258.
16. Nie M., Wang Y., Yu J., Xiao M., Jiang L., Yang J., Fang C., Chen J., Li B. 2011. Understanding plant–microbe interactions for phytoremediation of petroleum-polluted soil // PLoS ONE. 2011. 6:e17961.
17. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Y., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat // Functional Plant Biology. 2009. V. 36. P. 66–72.
18. Vysotskaya L.B., Trekozova A.W., Kudoyarova G.R. Effect of phosphorus starvation on hormone content and growth of barley plants // Acta Physiol Plant. 2016. V. 38: 108. DOI: [10.1007/s11738-016-2127-5](https://doi.org/10.1007/s11738-016-2127-5)
19. Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kudoyarova G.R., Veselov S.Yu. Dependence of growth inhibiting action of increased planting density on capacity of lettuce plants to synthesize ABA // J. Plant Physiol. 2018. V. 220. P. 69-73.
20. Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Kuzina E.V., Rafikova G.F., Akhtyamova Z.A., Ivanov R.S., Timergalina L.N., Kudoyarova G.R. Comparison of responses of different plant species to oil pollution // Biomics. 2019. V. 11(1). P. 86–100. DOI: [10.31301/2221-6197.bmcs.2019-06](https://doi.org/10.31301/2221-6197.bmcs.2019-06)
21. Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmulling T. Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 2532–2550.
22. Weyens N., Monchy S., Vangronsveld J., Taghavi S., van der Lelie D. Plant–microbe partnerships // In: Timmis, K.N. (Ed.), Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology. Springer, Berlin. 2010. pp. 2545–2574.
23. Zhou X.B., Cebren A., Beguiristain T., Leyval C. 2009. Water and phosphorus content affect PAH dissipation in spiked soil planted with mycorrhizal alfalfa and tall fescue // Chemosphere. 2009. V. 77. P. 709–713.