

**РАСТИТЕЛЬНЫЕ И ПОЧВЕННЫЕ МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ
РАСТЕНИЙ К ТОКСИЧЕСКОМУ ДЕЙСТВИЮ КАДМИЯ
ПРИ ПРИМЕНЕНИИ РОСТСТИМУЛИРУЮЩЕЙ РИЗОСФЕРНОЙ
БАКТЕРИИ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ
ТЯЖЕЛЫМ МЕТАЛЛОМ**

© 2019 г. В. П. Шабаев*[@], Е. А. Бочарникова**, В. Е. Остроумов*

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

**Институт фундаментальных проблем биологии РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

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

Поступила в редакцию 18.12.2017 г.

После доработки 13.04.2018 г.

Принята к публикации 10.05.2018 г.

Изучены растительные и почвенные механизмы устойчивости растений ячменя к токсичности Cd при внесении ростстимулирующей ризосферной бактерии *Pseudomonas fluorescens* 21 в серии вегетационных опытов, проведенных на искусственно загрязненной тяжелым металлом серой лесной почве. Установлено, что применение бактерии улучшало рост растений и устраняло токсическое действие тяжелого металла на растения вследствие усиления барьерных функций корневой системы растений и барьерных функций почвы.

DOI: 10.1134/S0002332919040118

По современным экотоксикологическим представлениям Cd находится на четвертом месте (после Se, Tl и Sb) в ряду наиболее опасных и токсичных для живых организмов элементов (Водяницкий, 2013). В почву Cd поступает как из природных, так из антропогенных источников загрязнения. Из последних наиболее распространенные – промышленные (металлургические предприятия) и бытовые источники (сточные воды, твердые отходы и другие), минеральные, главным образом фосфорные и известковые удобрения и выбросы автомобильного транспорта (Загрязнение..., 2008). В последние десятилетия наблюдается возрастающий интерес к отбору и изучению микроорганизмов, способных существенно влиять на поведение тяжелых металлов, в том числе Cd, в системе почва–растение при ремедиации загрязненных токсичными металлами почв (Назаров, Иларионов, 2005; Khan *et al.*, 2009; Мальцева, Шабаев, 2010; Шабаев, 2012; Соколова и др., 2014, 2016). В этом случае растительные и почвенные механизмы устойчивости растений к токсическому действию Cd в связи с поступлением в растения, поведением и трансформацией соединений Cd в почве в условиях загрязнения почвы

этим тяжелым металлом исследованы недостаточно.

Цель работы – изучение влияния ростстимулирующей ризосферной бактерии *Pseudomonas fluorescens* 21 на рост растений ячменя, поступление Cd в растения, состав соединений Cd в серой лесной почве при искусственном загрязнении почвы водорастворимым соединением тяжелого металла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования были 21-й штамм бактерии *P. fluorescens*, который стимулировал рост и повышал биомассы различных культурных растений при их выращивании на не загрязненной тяжелыми металлами почве (Шабаев, 2006), и растения ячменя *Hordeum vulgare* L. Кроме того, была отмечена высокая эффективность использования данной бактерии на загрязненной Pb почве. При этом повысилась устойчивость растений ячменя к токсическому действию металла и значительно снизилось его поступление в вегетативную массу растений на ранних стадиях их развития (Шабаев, 2012). Растения выращивали в вегетационных сосудах, которые были наполнены бывшей па-

хотной серой лесной почвой (слой 0–20 см), находившейся в условиях залежи в последние годы на опытно-полевой станции института. В почву вносили раствор $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ квалификации х. ч. (Реахим, Россия) из расчета 10 мг Cd/кг почвы на фоне внесения азотнокислого аммония, двузамещенного фосфорнокислого калия и сернокислого калия из расчета по 100 мг действующего вещества на 1 кг почвы. При посеве пророщенные семена раскладывали на почве, инокулировали водной суспензией чистой культуры бактерии в водопроводной воде из расчета 10^8 клеток на растение и засыпали трехсантиметровым слоем почвы. В варианте без инокуляции вносили аналогичным образом эквивалентное количество автоклавированной бактериальной суспензии. Влажность почвы в сосудах в течение вегетационного периода поддерживали на уровне 60% полной влагоемкости.

Опыт 1. В сосудах диаметром 10 см и высотой 11 см, наполненных 800 г почвы, выращивали по 5 растений ячменя сорта Московский 2 до фазы колошения в течение 45 сут. В контрольном варианте растения выращивали без внесения Cd и без инокуляции бактерией, в двух других — на фоне загрязнения почвы Cd без и с инокуляцией бактерией *P. fluorescens* 21.

Опыт 2. В сосудах диаметром 10 см и высотой 11 см, наполненных 800 г почвы, выращивали по 12 растений ячменя сорта Суздалец в течение 28 сут, по прошествии которых растения находились в фазе трубкования. В контрольном варианте растения выращивали без внесения Cd и без инокуляции бактерией. Загрязнение почвы Cd осуществляли без и с инокуляцией бактерией *P. fluorescens* 21.

Опыт 3. В сосудах, содержащих 5 кг почвы, выращивали по 13 растений ячменя сорта Суздалец до полного созревания. Загрязнение почвы Cd проводили без и с инокуляцией бактерией *P. fluorescens* 21. Кроме того, в опыте в качестве контроля был вариант без внесения Cd и без инокуляции бактерией.

Повторность опытов 1 и 3 была четырехкратная, а опыта 2 — трехкратная. В опытах все варианты выравняли по количеству азота с учетом азота, внесенного в вариантах с загрязнением почвы солью Cd, и доводя дозу азота в этих вариантах дополнительным внесением NH_4NO_3 до уровня аналогичного таковому в контрольном варианте (без внесения $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ и без инокуляции бактерией).

Зеленую массу (листья и стебли), зерно, солому (листья, стебли и солома) и корни высушивали при 70°C и взвешивали. Корни отмывали от почвы водопроводной водой, а затем промывали дистиллированной водой. После сжигания в смеси концентрированных кислот HNO_3 и HClO_4 (2 : 1)

растительный материал (0.5–1 г) анализировали на содержание Cd. В опыте 1 после срезания растений в фазе колошения фракционировали соединения кадмия в почве методом последовательных селективных вытяжек (Теория..., 2006). Выделяли обменную фракцию Cd (экстрагент — $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$), специфически сорбированную, связанную с карбонатами (CH_3COOH), связанную с органическим веществом ($\text{K}_4\text{P}_2\text{O}_7$) и с железистыми минералами (реактив Тамма). Содержание Cd в остаточной фракции (негидролизуемой, связанной с глинистыми минералами) в почве определяли по разности между внесенным в почву количеством тяжелого металла и суммарным содержанием металла во фракциях, выделенных указанными выше экстрагентами. Содержание Cd в растворах определяли методом эмиссионно-оптической спектроскопии индуктивно-связанной плазмы на спектрометре ICP OES Optima 5900 DV (Perkin Elmer, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При применении бактерии *P. fluorescens* 21 в опыте 1 было установлено снижение более чем в 2 раза содержания Cd в вегетативной массе растений ячменя (в сумме листьев и стеблей) в фазе колошения, а также в корнях — в виде тенденции по отношению к контролю — варианту с загрязнением почвы тяжелым металлом без инокуляции бактерией (табл. 1). В корневой системе как не инокулированных, так и инокулированных бактериями растений содержалось примерно на порядок больше металла, чем в вегетативной массе. В загрязненных условиях внесение бактерии не оказывало положительного влияния на рост растений, за исключением увеличения массы корней на 15%.

В опыте 2 без внесения бактерии *P. fluorescens* 21 установлено токсическое действие Cd на растения ячменя в фазе трубкования, которое проявлялось в снижении вегетативной массы растений (в сумме листьев и стеблей) на 18% по сравнению с контролем (табл. 1). Применение бактерии в условиях загрязнения почвы Cd оказало положительное влияние на рост растений, увеличив суммарную массу листьев и стеблей ячменя на 20% относительно варианта без инокуляции, при этом вегетативная масса была примерно такой же, как и для не инокулированных растений, выращенных на не загрязненной металлом почве. При загрязнении почвы Cd не было установлено негативного влияния металла на рост корневой системы неинокулированных растений, а внесение бактерии способствовало значительному (на 27%) увеличению массы корней относительно варианта без инокуляции. Биомасса целых растений в загрязненных условиях под влиянием бактерии уменьшилась на 16%, тогда как этот пока-

Таблица 1. Масса растений ячменя и содержание Cd в растениях в фазах колошения (опыт 1) и трубкования (опыт 2)

Вариант	Масса растений (сухое вещество), г/сосуд	Содержание Cd в растениях, мг/кг сухой массы
Опыт 1		
Вегетативная масса		
Без Cd и инокуляции бактериями	2.16 ± 0.05a	Следы
Cd без инокуляции бактериями	2.21 ± 0.03a	7a
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	2.14 ± 0.04a	3b
Корни		
Без Cd и инокуляции бактериями	0.52 ± 0.06b	Следы
Cd без инокуляции бактериями	0.54 ± 0.05b	81a
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	0.62 ± 0.07a	71b
Опыт 2		
Листья		
Без Cd и инокуляции бактериями	1.36 ± 0.15a	–
Cd без инокуляции бактериями	1.18 ± 0.11b	7a
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	1.42 ± 0.18a	7a
Стебли		
Без Cd и инокуляции бактериями	0.63 ± 0.09a	–
Cd без инокуляции бактериями	0.46 ± 0.07b	12a
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	0.65 ± 0.12a	14a
Корни		
Без Cd и инокуляции бактериями	0.26 ± 0.04c	Следы
Cd без инокуляции бактериями	0.46 ± 0.07b	56a
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	0.65 ± 0.12a	49b

Примечание. Средние из четырех (опыт 1) и трех (опыт 2) повторностей опыта ± отклонение от средней. Ошибки определения содержания Cd в растениях не превышали 15%. “–” – не обнаружено. Значения, отмеченные буквами a, b, c, различались при уровне значимости 5%.

затель при внесении бактерии был практически такой же, как и в контрольном варианте – без загрязнения и инокуляции. В фазе трубкования в контрольном варианте Cd не был обнаружен в надземных органах растений, в корнях была зафиксирована следовая концентрация металла (табл. 1, опыт 2). Загрязнение почвы тяжелым металлом сопровождалось значительным увеличением содержания Cd в растениях. При внесении бактерии не было обнаружено изменений в концентрации Cd в листьях и стеблях загрязненных металлом растений, в то же время значительно (на 22%) уменьшился этот показатель в корневой системе инокулированных растений.

При загрязнении почвы Cd в опыте 3 без инокуляции бактерией *P. fluorescens* 21 также было обнаружено значительное ингибирующее действие металла на рост растений ячменя в фазе полной спелости (табл. 2). Это выразилось в уменьшении биомассы целых растений на 16% (в том числе зерна на 23%) по сравнению с контролем. Масса соломы загрязненных растений без использования бактерий уменьшалась в виде тенденции, а

масса корней не изменялась. На фоне вызванного под влиянием загрязнения почвы Cd достоверного уменьшения надземной массы (зерна и соломы) неинокулированных растений при использовании бактерий не установлено негативного влияния тяжелого металла на растения. Внесение бактерии в загрязненных условиях обеспечило получение такой же массы зерна, как и у неинокулированных растений в незагрязненной почве. Кроме того, при этом было обнаружено увеличение в виде тенденции массы соломы и целых растений, инокулированных бактерией. В загрязненных условиях масса соломы и суммарная масса инокулированных бактерией растений были на 23–25% больше, чем у неинокулированных растений. При внесении бактерии *P. fluorescens* 21 в наибольшей степени (на 20%) возрастала масса корней загрязненных растений относительно варианта с загрязнением почвы Cd без инокуляции бактерией и на 18% по сравнению с контролем – вариантом без внесения Cd и бактерии (табл. 2).

Ранее было показано, что повышенное содержание Cd в корнеобитаемой зоне в первую оче-

Таблица 2. Масса растений ячменя и содержание Cd в растениях в фазе полной спелости (опыт 3)

Вариант	Масса растений (сухое вещество), г/сосуд				Содержание Cd в растениях, мг/кг сухой массы		
	зерно	солома	корни	сумма	зерно	солома	корни
Без Cd и инокуляции бактериями – контроль	33.6	33.4	3.74	70.74	–	–	Следы
Cd без инокуляции бактериями	25.91	29.89	3.67	59.47	2	18	143
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	32.36	37.28	4.4	74.04	2	17	88
НСР ₀₅	2.98	2.53	0.61	10.01	1	3	11.1

Примечание. Ошибки определения Cd в растениях не превышали 15%. “–” – не обнаружено. НСР₀₅ – наименьшая существенная разница при уровне значимости 5%.

редь тормозит рост и уменьшает массу корней растений (Казнина, Титов, 2013). Нами в результате проведенных экспериментов установлено, что загрязнение серой лесной почвы Cd из расчета 10 мг/кг почвы не оказало негативного влияния на рост корневой системы ячменя. Внесение бактерии в загрязненных условиях оказывало положительное влияние на рост корневой системы растений, увеличивая ее массу до даже более высокого уровня, чем в контрольном варианте – без загрязнения Cd и без инокуляции.

При полной спелости ячменя в опыте 3 в контрольном варианте в надземной части растений, как и в фазе трубкования в опыте 2, не был обнаружен Cd, в корнях содержались следовые концентрации металла (табл. 2). Применение бактерии в загрязненных условиях не приводило к изменениям концентрации Cd в зерне, в котором независимо от инокуляции содержалось 2 мг/кг металла, что было на порядок выше предельно допустимых концентраций для зерна (Казнина, Титов, 2013) и, несомненно, связано с высоким уровнем загрязнения почвы. Под влиянием бактерии наблюдалось значительное (на 38%) снижение концентрации металла в корнях, однако при этом не было установлено достоверных изменений этого показателя в соломе. Содержание металла в зерне было примерно на порядок меньше такового в соломе и почти на два порядка меньше, чем в корневой системе.

Во всех исследованных фазах развития растений в опытах независимо от использования бактерий в суммарной биомассе растений, включая корни, накапливалось ничтожно малое количество металла – максимум ~2% (табл. 1–2). Таким образом, основная часть внесенного Cd (~98%) была локализована в почве. Определение фракционного состава соединений Cd в почве методом последовательных селективных вытяжек в фазе колошения ячменя в опыте 1 показало, что в варианте с внесением бактерии *P. fluorescens* 21 обнаружено увеличение на 20% содержания тяжелого металла во фракции, связанной с органи-

ческим веществом почвы и извлеченной пиррофосфатом калия (табл. 3). В этом варианте также установлено некоторое увеличение закрепления металла в негидролизуемой фракции, прочно связанной глинистыми минералами, причем происходило одновременное уменьшение содержания Cd во фракции, связанной с железистыми минералами. После срезания растений в почве были обнаружены следовые и незначительные концентрации Cd соответственно в обменной и специфически сорбированной карбонатами фракциях. Основная часть внесенного в почву тяжелого металла была локализована во фракциях, связанных с органическим веществом и с железистыми минералами, и в негидролизуемой фракции.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты показывают, что внесение бактерии *P. fluorescens* 21 полностью устраняет токсическое действие Cd на растения ячменя и увеличивает биомассу растений в загрязненных условиях до уровня, который не меньше такового на не загрязненной почве без бактериальной инокуляции. Таким образом, использование бактерий стимулирует рост и повышает устойчивость растений при их выращивании на загрязненной тяжелым металлом почве. Устойчивость растений к токсическому действию Cd при внесении бактерий обусловлена повышенным ростом корней и уменьшением концентрации и аккумуляции металла в корневой системе загрязненных металлом растений. Преимущественная аккумуляция Cd в корнях по сравнению с его аккумуляцией в надземных органах растений определяется барьерными функциями корневой системы растений по отношению к токсичным тяжелым металлам (Титов и др., 2007). Таким образом, снижение поступления Cd в корневую систему инокулированных бактерией растений, несомненно, происходит вследствие усиления физиологических барьерных функций корневой системы. Уменьшение концентрации

Таблица 3. Фракционный состав соединений Cd в почве в фазе колошения ячменя (опыт 1)

Вариант	Фракции Cd				
	обменная	специфически сорбированная	связанная с органическим веществом	связанная с железистыми минералами	остаточная (связанная с глинистыми минералами)
Cd без инокуляции	Следы	$\frac{0.001}{1.1}$	$\frac{0.014}{15.7}$	$\frac{0.025}{28.1}$	$\frac{0.049}{55.1}$
Cd + <i>P. fluorescens</i> 21	Следы	$\frac{0.001}{1.1}$	$\frac{0.017}{19.1}$	$\frac{0.02}{22.5}$	$\frac{0.051}{57.1}$

Примечания. Над чертой – ммоль/кг почвы, под чертой – доля внесенного количества в %. Ошибки средних значений определений содержания Cd не превышали 15%.

Cd в корнях инокулированных бактериями растений, обнаруженное во всех фазах развития растений, в том числе при полной спелости, могло быть также обусловлено биологическим или ротовым разведением вследствие увеличения при этом биомассы корней загрязненных тяжелым металлом растений (Lebeau *et al.*, 2008).

Ранее было показано, что повышенное содержание Cd в корнеобитаемой зоне в первую очередь тормозит рост и уменьшает массу корней растений (Казнина, Титов, 2013). Нами в результате проведенных экспериментов установлено, что загрязнение серой лесной почвы Cd из расчета 10 мг/кг почвы не оказало негативного влияния на рост корневой системы ячменя. Это, вероятно, могло быть обусловлено тем, что ячмень – один из устойчивых к токсическому действию Cd видов в отличие от других злаковых культур (Казнина, Титов, 2013). В проведенных экспериментах данная бактерия, оказывая положительное влияние на растения при загрязнении почвы Cd, по-разному влияла на накопление вегетативной биомассы растений и поступление в них металла, что, вероятно, могло быть связано с различными условиями экспериментов. При негативном влиянии Cd на рост вегетативной массы растений не было обнаружено изменений концентрации этого элемента в растениях при внесении бактерии (опыт 2) и, напротив, этот показатель уменьшался в отсутствие негативного влияния Cd на рост вегетативной массы растений (опыт 1).

Известно, что Cd обладает высокой биодоступностью и способностью конкурировать с различными ионами за обменные позиции в молекулах различных соединений, в составе которых этот элемент поступает в растения через транспортные мембраны (Clemens, 2001; Казнина, Титов, 2013). Бактерия *P. fluorescens* 21 не оказывала влияния на содержание Cd в вегетативных органах растений и зерне в опытах 2 и 3. Это свидетельствует о том, что Cd преодолевает физиологические барьеры инокулированных бактерией

растений на границах корни–стебли, стебли–листья и вегетативная масса–зерно. Таким образом, нивелировалось положительное действие бактерии на снижение поступления Cd в надземную часть растений, которое было обнаружено ранее для ячменя при загрязнении почвы Pb (Шабаев, 2012).

Полученные результаты показывают, что большая часть внесенного Cd локализуется в почве в составе стабильных соединений вследствие проявления барьерных функций почвы по отношению к тяжелым металлам. Уменьшение содержания Cd в корнях инокулированных бактерией *P. fluorescens* 21 растений также могло быть связано с усилением под влиянием бактерии барьерных функций почвы и снижением при этом подвижности металла в почве.

Аналогичное преимущественное закрепление Pb в почве в органической форме при внесении бактерии *P. fluorescens* 21 и усиление устойчивости растений ячменя к токсическому действию Pb были выявлены ранее при загрязнении серой лесной почвы водорастворимым соединением тяжелого металла (Шабаев, 2012). Увеличение содержания Cd в почвенной органической фракции при применении бактерии *P. fluorescens* 21, вероятно, обусловлено секвестированием металла продуцируемыми бактерией органическими экзометаболитами – сидерофорами. Флуоресцирующие виды *Pseudomonas* продуцируют высокое содержание сидерофоров – хелатирующих агентов низкомолекулярной массы, обладающих экстремально высоким сродством к Fe(III) (Смирнов, Киприанова, 1990; Loper, Buyer, 1991). Бактериальные сидерофоры также способны хелатировать тяжелые металлы, в том числе Cd, с образованием нерастворимых комплексов и вследствие этого уменьшать подвижность и токсичность этих металлов (Zawadzka *et al.*, 2009). Образование подобных стабильных комплексов, вероятно, приводило к уменьшению концентрации свободных катионов Cd в зоне всасывания корневой систе-

мы растений. Обнаруженное при использовании бактерии *P. fluorescens* 21 связывание Cd в почве в составе органических соединений свидетельствует об усилении барьерных функций почвы по отношению к этому тяжелому металлу.

Кроме того, нельзя исключить, что корневые выделения инокулированных растений способствовали увеличению связывания Cd в почве, ограничивая его проникновение в корневую систему растений (Казнина, Титов, 2013). Эти же авторы предполагают, что выделение фитосидерофоров корнями злаковых культур – важный механизм детоксикации Cd (Казнина, Титов, 2013).

Вероятно, вследствие этих процессов, происходящих в растениях и в почве при внесении бактерии, уменьшилась биодоступность Cd и повысилась устойчивость инокулированных бактерией растений к тяжелому металлу в начальные, наиболее критические периоды роста растений. Таким образом, устойчивость растений ячменя к токсическому действию Cd при использовании ростстимулирующей ризосферной бактерии *P. fluorescens* 21, которая выражалась в отсутствии негативного влияния металла на рост вегетативных органов растений, обусловлена повышенным ростом корневой системы инокулированных растений и уменьшением поступления Cd в корни вследствие усиления барьерных функций корней и почвы по отношению к тяжелому металлу.

Применение данной бактерии может быть рекомендовано при разработке стратегий биоремедиации почв, загрязненных Cd, на основе экологически безопасных технологий. Бактерия может быть использована для создания инокулята (бактериального препарата) в целях повышения продуктивности ячменя при загрязнении почвы тяжелым металлом.

Применение бактерии *P. fluorescens* 21 при загрязнении почвы Cd полностью устраняло токсическое действие тяжелого металла на растения ячменя, обеспечивая при этом получение не меньшей растительной биомассы, как и на незагрязненной почве без бактериальной инокуляции. Устойчивость растений к Cd при внесении бактерии обусловлена усилением барьерных функций корневой системы (повышенным ростом корней и уменьшением поступления металла в корни) и барьерных функций почвы (увеличением закрепления металла в почвенной органической фракции).

В работе использованы материалы исследований по теме госзаданий № АААА-А18-118013190180-9, АААА-А17-117030110139-9 и № АААА-А18-118013190181-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водяницкий Ю.Н. Загрязнение почв тяжелыми металлами и металлоидами и их экологическая опасность (аналитический обзор) // Почвоведение. 2013. № 7. С. 872–871.
- Загрязнение почв тяжелыми металлами // Нейтрализация загрязненных почв/ Под общ. ред. Мажайского Ю.А. Рязань: Мещерский фил. ГНУ ВНИИГиМ Россельхозакадемии, 2008. 528 с.
- Казнина Н.М., Титов А.Ф. Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства Poaceae // Успехи соврем. биологии. 2013. Т. 133. № 6. С. 588–603.
- Мальцева А.Н., Шабает В.П. Эффективность ростстимулирующих ризосферных бактерий рода *Pseudomonas* при выращивании ячменя в условиях загрязнения свинцом серой лесной почвы // Агрехимия. 2010. № 8. С. 58–65.
- Назаров А.В., Иларионов С.А. Потенциал использования микробно-растительного взаимодействия для биоремедиации // Биотехнология. 2005. № 5. С. 54–62.
- Смирнов В.В., Киприанова Е.А. Бактерии рода *Pseudomonas*. Киев: Наук. думка, 1990. 254 с.
- Соколова М.Г., Белоголова Г.А., Акимова Г.П., Вайшла О.Б. Влияние инокуляции ризосферными бактериями на рост растений и транслокацию микроэлементов из загрязненных почв // Агрехимия. 2016. № 7. С. 72–80.
- Соколова М.Г., Белоголова Г.А., Гордеева О.Н., Акимова Г.П. Влияние ризосферных бактерий на рост растений и накопление тяжелых металлов на техногенно загрязненных почвах // Агрехимия. 2014. № 2. С. 73–80.
- Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС, 2006. С. 295–296.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.
- 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.
- Шабает В.П. Почвенно-агрехимические аспекты ремедиации загрязненной свинцом серой лесной почвы при внесении стимулирующих рост растений ризосферных бактерий // Почвоведение. 2012. № 5. С. 601–611.
- Clemens S. Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis // Planta. 2001. V. 212. Iss. 4. P. 475–486.
- 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.
- Lebeau T., Braud A., Jézéquel K. Performance of bioaugmentation-assisted phytoextraction applied to metal contaminated soils: A review // Environ. Pollut. 2008. V. 153. № 3. P. 497–522.
- Loper J.E., Buyer J.S. Siderophores in microbial interactions on plant surfaces // Mol. Plant – Microbe In. 1991. V. 4. № 1. P. 5–13.
- Zawadzka A.M., Paszczynski A.J., Crawford R.L. Transformations of toxic metals and metalloids by *Pseudomonas stutzeri* strain KC and its siderophore pyridine-2,6-bis

(thiocarboxylic acid) // *Advances in Applied Bioremediation (Soil Biology 17)* / Eds Singh A., Kuhad R.C.,

Ward O.P. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. P. 221–238.

Plant and Soil Mechanisms of Plant Resistance to Cd Toxicity under Application of Plant Growth Promoting Rhizobacterium in Heavy Metal-Contaminated Soil

V. P. Shabayev^{1, #}, E. A. Bocharnikova², and V. E. Ostroumov¹

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 2, Pushchino, Moscow obl., 142290 Russia*

²*Institute Basic Biological Problems Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 2, Pushchino, Moscow obl., 142290 Russia*

[#]*e-mail: VPSH@rambler.ru*

Plant and soil mechanisms of barley plant resistance to Cd toxicity as influenced by plant growth-promoting rhizobacterium *P. fluorescens* 21 were studied in a series of pot experiments on artificially Cd-contaminated gray forest soil. Application of bacterium improved growth of plants and eliminated toxicity of heavy metal due to enhancing barrier functions of plant root system and barrier functions of soil.