ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru

УДК 581.1 UDC 581.1

Влияние ризобактерии *Bacillus* sp. Sn14 на растения *Sorghum bicolor* в условиях загрязнения грунта кадмием

Сунгурцева И.Ю.[1], Любунь Е.В.[2], Голубев С.Н.[1], Муратова А.Ю.[1*]

[1] Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов ФИЦ Саратовский научный центр РАН, Саратов, Россия
[2] Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.Н. Прянишникова, Москва, Россия
*E-mail: muratova_a@ibppm.ru

Аннотация

Изучено влияние устойчивой к кадмию ризобактерии *Bacillus* sp. Sn14 на физиологические и биохимические параметры *Sorghum bicolor* (L.) Moench. В условиях кадмиевого стресса. Проведена оценка влияния металла и бактеризации на продукцию сухой биомассы, содержание фотосинтетических пигментов, активность антиоксидантных ферментов сорго (каталазы, супероксиддисмутазы, аскорбатпероксидазы, глутионредуктазы и глутатион-S-трансферазы), а также аккумуляцию кадмия растением. Влияние кадмия проявлялось ингибированием роста растений, снижением содержания фотосинтетических пигментов, а также увеличением содержания белка и активности антиоксидантных ферментов в побегах, но не в корнях. Бактеризация растений штаммом *Bacillus* sp. Sn14 способствовала преодолению растением кадмиевого стресса: наблюдалось увеличение биомассы корней сорго, повышение содержания белка и фотосинтетических пигментов. Ризобактерия *Bacillus* sp. Sn14 усиливала аккумуляцию кадмия в сорго, увеличивая его транслокацию от корней к побегам на 63%, что приводило к увеличению очистки грунта бактеризованными растениями до 31% по сравнению с небактеризованными (9%). Таким образом, показана возможность использования штамма *Bacillus* sp. Sn14 для снижения фитотоксического эффекта кадмия и усиления его фитоаккумуляции сорго.

Ключевые слова

Ключевые слова: сорго ◆ *Bacillus* sp. ◆ бактеризация ◆ кадмий ◆ фитоаккумуляция ◆ ферменты антиоксидантной защиты

Effect of rhizobacterium *Bacillus* sp. Sn14 on *Sorghum bicolor* plants grown in cadmium polluted soil

Sungurtseva I.Yu.[1], Lyubun Ye.V.[2], Golubev S.N.[1], Muratova A.Yu.[1*]

[1] Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, Saratov Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences (IBPPM RAS), Saratov, Russia
[2] Pryanishnikov Institute of Agrochemistry, Moscow, Russia
*E-mail: muratova_a@ibppm.ru

Abstract

The effect of the cadmium-resistant rhizobacterium *Bacillus* sp. Sn14 on the physiological and biochemical parameters of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. under cadmium stress was studied. We assessed the effects of heavy metal and bacterization on dry biomass production, photosynthetic pigment content, plant antioxidant enzyme activity (catalase, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, glutathione reductase, and glutathione-S-transferase), and cadmium accumulation in sorghum plants. The effect of cadmium was manifested by the inhibition of plant growth, decrease in the content of photosynthetic pigments, and increase in the protein content and activity of antioxidant enzymes in shoots, but not in roots. Bacterization of plants with the *Bacillus* sp. Sn14 strain contributed to overcoming cadmium stress by the plant: an increase in sorghum root biomass, protein, and photosynthetic pigments content was observed. The rhizobacterium *Bacillus* sp. Sn14 enhanced the phytoaccumulation of cadmium, increasing its translocation from roots to shoots by 63%, which led to an increase in the purification of soil by bacterized plants up to 31% compared to non-bacterized plants (9%). Thus, the use of the Bacillus sp. Sn14 strain to reduce the phytotoxic effect of cadmium and enhance its phytoaccumulation by sorghum was demonstrated.

Keywords

Keywords: sorghum ◆ *Bacillus* sp. ◆ bacterization ◆ cadmium ◆ phytoaccumulation ◆ antioxidant enzymes

Поступила в редакцию: 06.09.2025 *Received: 06.09.2025*
Принято в печать: 19.09.2025 *Accepted: 19.09.2025*

Цитировать | Cite as

DOI: 10.31163/2618-964X/2025-25 EDN: EVZMHC

ВВЕДЕНИЕ

Продолжающееся загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами в результате антропогенной деятельности остается растущей проблемой современности [Masindi, Muedi 2018; Nnaji *et al*. 2023]. Одним из наиболее опасных тяжелых металлов является кадмий, присутствующий в атмосфере, горных породах, отложениях и почвах, но не имеющий известной роли в живых организмах. Кадмий относительно мобилен и может легко перемещаться в природе. Избыточное присутствие кадмия в окружающей среде может спровоцировать его попадание в продукты и распространение по пищевым цепям, что создает угрозу здоровью людей. Учитывая высокую токсичность этого металла, его содержание в окружающей среде контролируется, согласно установленным нормативам [ГН 2.1.7.2511–09]. Удаление кадмия из загрязнённых почв является важным шагом в сохранении здоровья населения. В последние несколько лет было предложено несколько подходов к ремедиации загрязненных кадмием почв, одним из которых является фиторемедиация. Эта технология предполагает использование растений и ассоциированных с ними микроорганизмов для очистки окружающей среды. Успешность ее зависит от таких факторов, как биодоступность загрязнителя, устойчивость к его высоким концентрациям, способность к аккумуляции металла, а также высокая продуктивность фиторемедианта в условиях загрязненной среды [Kafle *et al*. 2022]. Степень биодоступности металлов, которая определяет эффективность процессов фитостабилизации, фитоаккумуляции и транслокации, зависит от физико-химических параметров среды обитания и в значительной степени определяется жизнедеятельностью почвенных микроорганизмов. Ассоциированные с корневой зоной растений микроорганизмы оказывают существенное влияние на рост и развитие растения не только опосредованно, изменяя биодоступность питательных веществ и металлов, но и непосредственно – через микробную азотфиксацию, синтез сидерофоров, фитогормонов и других активных соединений [Ma *et al.* 2011]. Для улучшения роста и ремедиационных способностей растений использование фитобактериальных систем для восстановления загрязненных металлами почв в настоящее время считается более предпочтительными, чем, собственно, фиторемедиация [Bauddh, Ma 2022]. В связи с этим, роль стимулирующих рост растений бактерий (PGPB) в усилении очистки почвы от тяжелых металлов активно исследуется и обсуждается [Venkatachalam *et al.* 2025]. Накопленные современные данные подчеркивают важность оценки перспективности отдельных групп/штаммов PGPB в зависимости от вида растений, наличия металлических загрязнителей, типов почв и условий окружающей среды.

По мнению Wróbel *et al.* использование представителей рода *Bacillus* spp. является одним из лучших решений для снижения содержания тяжелых металлов в различных средах, особенно в почве. К настоящему времени известно, что бактерии этого рода имеют несколько стратегий взаимодействия с тяжелыми металлами, включающими биосорбцию, опосредованную внеклеточным полимерным веществом (ЭПС), биоаккумуляцию или биопреципитацию, а также способны проявлять выраженные свойства PGPB [Wróbel *et al.* 2023]. Рядом авторов, пристально изучающих вопрос использования бактерий рода *Bacillus*, отмечается недостаток исследований, направленных на понимание физиологических изменений, происходящих в растениях в ответ на бактеризацию *Bacillus* spp. с целью защиты от неблагоприятных условий окружающей среды, особенно от загрязнения тяжелыми металлами [Radhakishnan *et al.* 2017].

Целью представленной работы являлась характеристика влияния устойчивого к тяжелым металлам и проявляющего свойства PGPB коллекционного штамма *Bacillus* sp. Sn14 на

физиологические и биохимические параметры сорго веничного (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.), выращенного в условиях хронического кадмиевого стресса, а также оценка эффективности использования этого микроорганизма для усиления фиторемедиации загрязненного кадмием грунта. Растения сорго веничного, известные своей устойчивостью к стрессовым воздействиям (дефицит воды, засоление, загрязнение), использовались ранее в исследованиях по фиторемедиации загрязненных металлами сред [Zhuang 2009; Muratova *et al.* 2015].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения и культивирование

Семена сорго (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), полученные из Научно-исследовательского института сельского хозяйства Юго-Востока (г. Саратов, Россия), калибровали и высевали в 1-л вегетационные сосуды с кварцевым песком (размер частиц 1–2 мм), незагрязненным и загрязненным кадмием. Загрязненный кадмием песок получали путем добавления в него водного раствора $CdC1_2 \cdot 2.5H_2O$ до конечной концентрации по кадмию 20 мкмоль/кг (или 2.24 мг/кг), что соответствовало 4.5 ПДК по кадмию в песчаном грунте (ПДК = 0.5 мг/кг) [ГН 2.1.7.2511–09]. В контрольный грунт вносили равный объем дистиллированной воды. Все варианты опыта ставили в трехкратной повторности. Культивирование растений проводили в течение 6 нед. в контролируемых условиях: световой период – 14/10 ч (день/ночь); интенсивность освещения – 8000 люкс, температура – 24/20°C, относительная влажность – 70%. Влажность песка поддерживалась на уровне 80% внесением среды Кнопа следующего состава (г/л): $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$–1.44; KNO_3–0.25; KCl– 0.12; $FeCl_3$, 5%-ый раствор – 1 капля; K_2HPO_4 – 0,25; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$– 0.51. Необходимость полива определяли ежедневным взвешиванием сосудов с растениями.

Микроорганизмы и инокуляция

Штамм Sn14 был выделен из ризосферы паслена черного (*Solanum nigrum* L.), отобранного на техногенно загрязненной почве. По результатам исследования культурально-морфологических и физиолого-биохимических свойств, а также анализа нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК (номер доступа в GenBank – PX232768) было установлено, что штамм Sn14 является представителем рода *Bacillus*. *Bacillus* sp. Sn14 поддерживается в Коллекции ризосферных микроорганизмов ИБФРМ РАН (http://collection.ibppm.ru) под номером IBPPM 600.

Устойчивость штамма *Bacillus* sp. Sn14 к ионам кадмия была описана нами ранее [Никифорова *и др.* 2014, Сунгурцева *и др.* 2015]. В ходе исследования стимулирующего рост растений потенциала микроорганизма было установлено, что штамм способен к синтезу сидерофоров, фитогормона индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) и фермента 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат дезаминазы (АЦК-дезаминазы) и, таким образом, может стимулировать рост растений.

Бактериальную суспензию для инокуляции сорго получали, используя биомассу суточной культуры *Bacillus* sp. Sn14, выращенную на питательном агаре (ГРМ-агар, ФБУН ГНЦ, Россия) и ресуспендированную в среде Кнопа для полива растений до конечной концентрации микробных клеток 1.2×10^{10} кл/мл. Инокуляцию растений сорго проводили на 4 сут. после посадки семян до концентрации клеток в грунте ~10^7 кл/г.

Анализ растений

Через 2, 4 и 6 недель культивирования проводили анализы растений и грунта. Анализ растений включал в себя определение веса сухой биомассы побегов и корней, содержания пигментов фотосинтеза, активности ферментов антиоксидантной защиты и концентрации

кадмия в надземных и подземных органах. Растения извлекали из вегетационных сосудов, с корней стряхивали грунт, отделяли их от побегов, готовили навески для анализов. Оставшуюся биомассу взвешивали и высушивали при 70°C до постоянного веса.

Содержание хлорофиллов *a* и *b* (Хл*a* и Хл*b*) и каротиноидов в листьях определяли как описано ранее [Lyubun *et al.* 2020] и рассчитывали на сырой вес побегов.

Измерение активности растительных ферментов

Навески побегов и корней (0.2 – 0.3 г) растирали в ступке с кварцевым песком и ресуспендировали в 2 мл 0.2M Na/K-фосфатного буфера (pH 6.0). Гомогенат центрифугировали при 5000 g в течение 10 мин. Полученные супернатанты использовали для спектрофотометрического определения активности ферментов и содержания белка с помощью спектрометра Evolution 60 (Thermo Scientific, США).

Содержание растворимого белка определяли методом Брэдфорд [Bradford 1976] и рассчитывали на сырой вес биомассы. Определение активности ферментов антиоксидантной защиты (ФАЗ) проводили согласно протоколу [Elavarthi, Martin 2010]. Коротко, активность супероксиддисмутазы (СОД; КФ 1.12.1.1) измеряли при λ=560 нм, определяя восстановление нитросинего тетразолия хлорида (55 мМ) супероксидным радикалом с образованием моноформазона в присутствии L-метионина (9.9 мМ), рибофлавина (1 мМ), тритона X-100 (0.025%) в 0.05 M K-фосфатном буфере (pH 7.8) с 2 мМ ЭДТА. Активность каталазы (КАТ; КФ 1.11.1.6) измеряли по разложению 10 мМ H_2O_2 в 0.05 M K-фосфатном буфере (pH 7.0), определяемому как снижение поглощения реакционной смеси при λ=240 нм. Активность аскорбатпероксидазы (АПО; КФ 1.11.1.11) измеряли по окислению 0.5 мМ аскорбиновой кислоты в 0.05 M K-фосфатном буфере (pH 7.0) в присутствии 0.5 мМ H_2O_2. при λ=290 нм. Активность глутатионредуктазы (ГР; КФ 1.6.4.2) измеряли по образованию 2-нитро-5-тиобензойной кислоты в результате восстановления 0.75 мМ 5,5'-дитиобис-2-нитробензойной кислоты в присутствии 1 мМ окисленного глутатиона, 0.1 мМ НАДФН в 0.05 MK-фосфатном буфере (pH 7.8) с 2 мМ ЭДТА при λ=412 нм. Активность глутатион-S-трансферазы (ГST; КФ 2.5.1.18) измеряли по образованию продукта в реакционной смеси, содержащей 0.1 M 2.4-динитрохлорбензол, 1 M восстановленный глутатион в 0.05 M K-фосфатном буфере (pH 7.8) при λ=340 нм [Gronwald, Plaisance 1998]. Активность всех ферментов выражали в удельных единицах, характеризующих превращение 1 мкмоль субстрата в минуту на 1 миллиграмм белка (Ед./мг белка).

Кадмий

Содержание кадмия в биомассе корней и побегов сорго, высушенных до воздушно-сухого состояния, и в грунте определяли с помощью атомно-абсорбционной спектрометрии как описано ранее [Lyubun *et al.* 2020] с использованием спектрометра iCE3500 (Thermo Scientific, США) На основании измеренных концентраций кадмия рассчитывали транслокационный фактор (ТФ), как отношение концентрации металла в побегах к концентрации металла в корнях для оценки способности растений сорго к перемещению кадмия от корней к побегам [Ruiz *et al.* 2009], и биоаккумуляционный фактор (БФ), как отношение концентрации металла в биомассе растений к концентрации металла в почве, характеризующий способность растения поглощать металлы из почвы [McGrath, Zhao 2003]. Очистку грунта от кадмия рассчитывали как разницу между исходной и конечной концентрациями металла, выраженную в процентах.

Статистика

Все эксперименты и анализы выполняли в трех повторностях. Для определения статистически значимых различий между группами образцов и оценки влияния факторов загряз-

нения кадмием и бактеризации проводили одно- и двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA. Для сравнения средних значений использовали критерий наибольшей существенной разницы (HSD) теста Тьюки, а также показатели стандартного отклонения и доверительных интервалов, рассчитанных при $P \leq 0.05$. Статистическая обработка проводилась с помощью программных пакетов Microsoft Excel 2003 и Statistica 7 (StatSoftRussia).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние кадмия и Bacillus sp. Sn14 на рост сорго

Загрязнение грунта кадмием ингибировало рост сорго, особенно его корневую систему (рис. 1). По сравнению с незагрязненным контролем в присутствии кадмия прирост биомассы корней сокращался на 89 и 85%, а побегов – на 62 и 76% соответственно к 4 и 6 нед. культивирования.

Бактеризация сорго штаммом *Bacillus* sp. Sn14, напротив, увеличивала рост и корней, и побегов сорго. В чистом грунте биомасса корней у бактеризованных растений уже через две недели культивирования была на 46% больше, а к концу эксперимента – на 197% больше, чем у небактеризованного сорго. Бактеризация увеличивала вес сухой биомассы побегов растений на 2 нед. культивирования на 86%, а к концу эксперимента – на 54% по сравнению с небактеризованными.

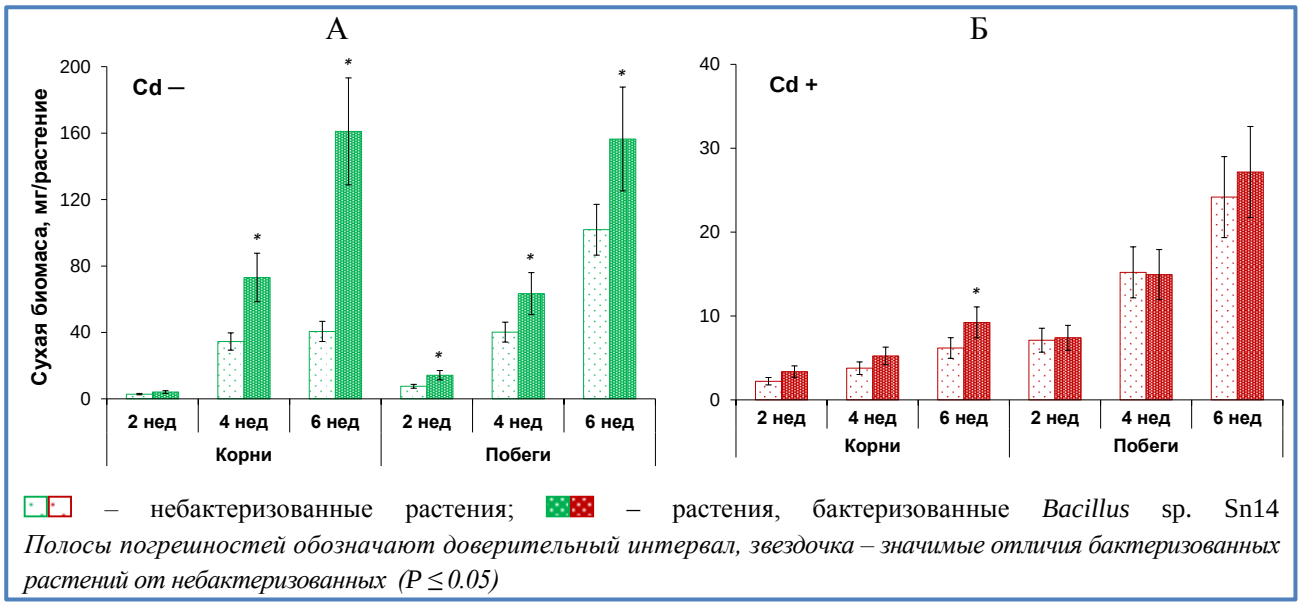


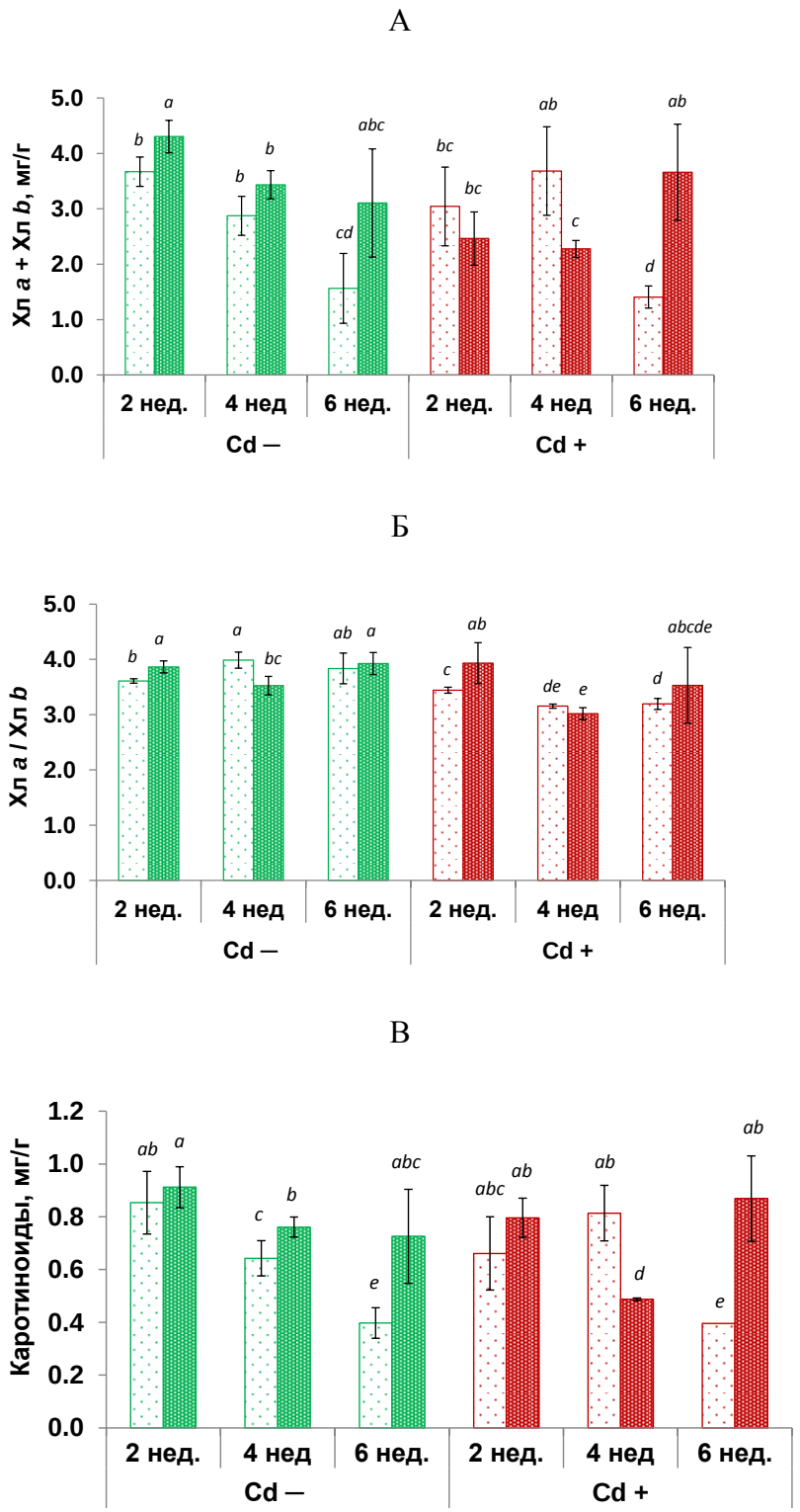
Рисунок 1. Накопление сухой биомассы сорго в чистом грунте (А) и в грунте, загрязненном кадмием (Б), под влиянием бактеризации *Bacillus* sp. Sn14.

В присутствии кадмия достоверного влияния бактеризации на рост побегов сорго не было выявлено, но наблюдалось увеличение прироста биомассы корней на 52, 39 и 49% через 2, 4 и 6 нед. культивирования соответственно по сравнению с небактеризованным сорго.

Влияние кадмия и Bacillus sp. Sn14 на фотосинтетические пигменты сорго

По мере роста растений в чистом грунте суммарная концентрация Хл*a* и Хл*b* снижалась: через 4 нед. на 22, а к концу эксперимента – на 57% (рис. 2А). Содержание хлорофиллов в листьях сорго, выращенного в присутствии кадмия, на 2 нед. эксперимента достоверно

не отличалось от контрольных растений из незагрязненного грунта, а к 6 нед. также снижалось на 54%.



– небактеризованные растения; – растения, бактеризованные *Bacillus* sp. Sn14
А – суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b*, Б - соотношение хлорофиллов *a* и *b*, В – каротиноиды
Одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий, полосы погрешностей обозначают доверительные интервалы, рассчитанные при P ≤ 0.05

Рисунок 2. Изменение содержания фотосинтетических пигментов в листьях сорго под влиянием кадмия и бактеризации *Bacillus* sp. Sn14.

Бактеризация растений штаммом *Bacillus* sp. Sn14 заметно увеличивала концентрацию пигментов – на 17, 20 и 98% соответственно на 2, 4 и 6 нед. культивирования. В присутствии кадмия эффект бактеризации был противоположный: на 2 и 4 нед. культивирования – содержание пигментов снижалось по сравнению с небактеризованным контролем, однако к концу эксперимента суммарное содержание хлорофиллов на 160% превышало контрольный вариант.

Присутствие кадмия в грунте снижало соотношение Хл*a/b* (рис. 2Б) на 5, 20 и 17% соответственно через 2, 4 и 6 нед. культивирования небактеризованных растений. Реакция растений на бактеризацию проявлялась сначала в увеличении показателя Хл*a/b* на 7 и 14% (на 2 нед.), позже – в снижении Хл *a/b* на 12 и 4% (к 4 нед.), и в отсутствии эффекта к 6 нед. культивирования растений в чистом и загрязненном кадмием грунте соответственно.

Динамика концентрации каротиноидов в листьях сорго в зависимости от возраста растений, присутствия микроорганизма и загрязнителя, в целом, была аналогична описанной для хлорофиллов (рис. 2В). С течением времени концентрация каротиноидов в чистом грунте снизилась на 25 и на 54% соответственно на 4 и 6 нед. культивирования, а в загрязненном кадмием грунте концентрация каротиноидов снизилась на 40% к концу эксперимента. В присутствии штамма PGPB содержание каротиноидов в листьях сорго при выращивании в чистом грунте увеличилось на 18 и 83%, а в присутствии кадмия – снизилось на 40% и увеличилось на 120% соответственно на 4 и 6 нед. культивирования.

В целом, на конец эксперимента (6 нед.) содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений, выращенных в присутствии кадмия и без него, не отличалось, отчетливо был выражен лишь эффект бактеризации.

Содержание белка

Бактеризация, так же, как и кадмий, оказывала значимое влияние ($P = 0.011$) на содержание белка в растениях. Выращивание сорго в присутствии кадмия уже через две недели культивирования сопровождалось увеличением концентрации белка в корнях в 2.5 раза (рис. 3). С течением времени под влиянием кадмия концентрация белка в корнях сорго постепенно снижалась, а в листьях возрастала и к концу эксперимента была в 8.6 и 2.4 раза соответственно выше по сравнению с не обработанным металлом контролем.

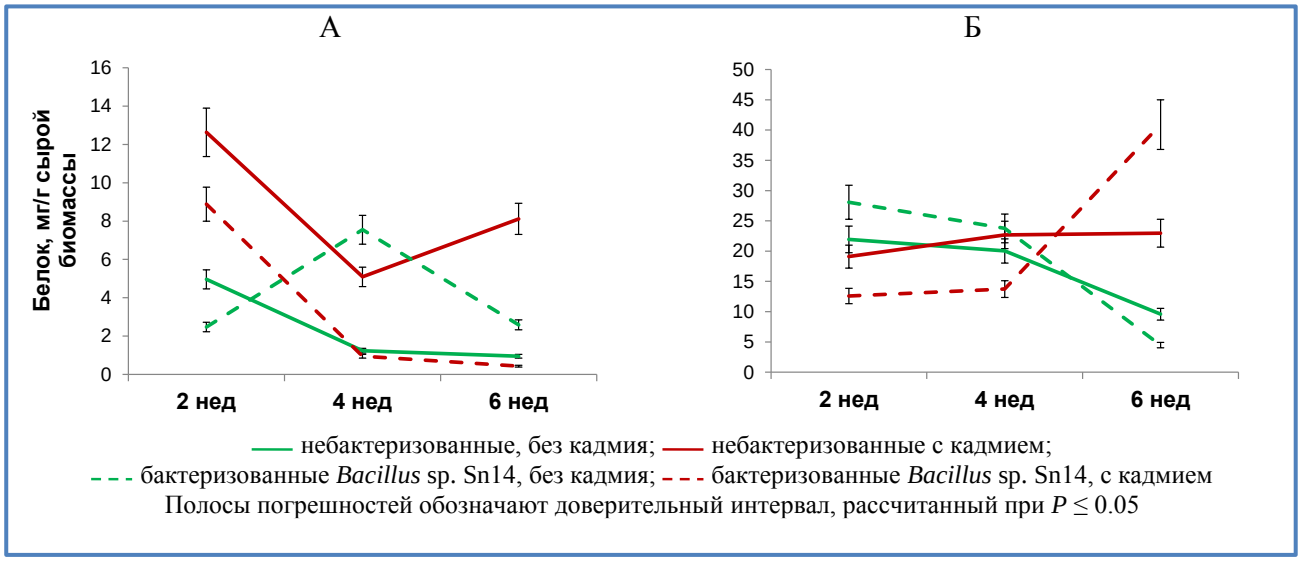


Рисунок 3. Изменение содержания белка в корнях (А) и побегах (Б) растений сорго под влиянием бактеризации *Bacillus* sp. Sn14.

В ответ на бактеризацию концентрация белка в корнях сорго сначала снижалась, но к 4 нед. многократно увеличивалась, превышая небактеризованные растения в 6 раз. К концу опыта разница сохранялась, хоть и сокращалась. В присутствии кадмия уже на 2 нед. эксперимента концентрация белка в корнях бактеризованных растений возросла в 5.6 раза по сравнению с небактеризованными, после чего, как и в случае небактеризованных растений, резко снизилась к 4 нед. опыта и до конца эксперимента не отличалась от необработанного контроля.

В листьях сорго в ответ на бактеризацию уже на 2 нед. опыта концентрация белка увеличилась в 1.5 раза, а далее постепенно снижалась и в конце эксперимента была в 3.5 раза ниже, чем у небактеризованных растений. В присутствии кадмия концентрация белка в листьях бактеризованных растений была в 2.3 и 5.4 раза ниже, чем у растений из чистого грунта на 2 и 4 нед. эксперимента, но позже увеличивалась в 3.5 раза до уровня не обработанных растений.

Влияние кадмия и Bacillus sp. Sn14 на активность ферментов антиоксидантной защиты

Активность всех исследованных ФАЗ в корнях сорго была выше, чем в побегах и с течением времени возрастала (за исключением ГST) (рис.4).

Влияние кадмия на активность СОД проявлялось постепенным снижением в корнях небактеризованных растений (в 3,8 раза к 6 нед. эксперимента), тогда как в побегах существенных изменений не наблюдалось (рис.4А). Бактеризация сорго штаммом *Bacillus* sp. Sn14 вызывала отчетливый ответ СОД: на 2 нед. культивирования (т.е. через неделю после внесения микроорганизма) активность фермента увеличилась в корнях в 2.5 раза, но к 6 нед. постепенно снижалась, одновременно увеличиваясь в побегах, где к концу эксперимента в 5.2 раза превышала значения, полученные для небактеризованных растений. В условиях кадмиевого стресса бактеризация в 8 раз увеличивала активность СОД в корнях сорго к концу эксперимента, достигая максимальных значений, однако в побегах увеличения активности СОД в ответ на кадмиевый стресс у бактеризованных растений не наблюдалось.

Под влиянием кадмия активность КАТ у небактеризованных растений существенно не изменялась (рис.4Б). В ответ на бактеризацию (без кадмия) активность КАТ в корнях возрастала почти в 12 раз уже на 2 нед. эксперимента, после чего снижалась (рис. 4Б1), но к 6 нед. увеличивалась в 3 раза в побегах (рис. 4Б2). В присутствии кадмия эффект бактеризации проявлялся увеличением активности КАТ в корнях растений (в 12 и 26.5 раз на 2 и 6 нед. культивирования соответственно) и снижением в побегах (в 7 раз к 4 нед.). К концу эксперимента у растений, выращенных в загрязненном грунте, активность КАТ в корнях бактеризованных растений была в 18 раз выше, чем у не бактеризованных.

В ответ на бактеризацию активность АПО увеличивалась в корнях в 3 раза на 2 нед. эксперимента, после чего она постепенно снижалась (рис 4В1), но увеличивалась в побегах – в 13 раз к 6 нед. (рис. 4В2). В корнях небактеризованных растений кадмий ингибировал активность АПО – к концу эксперимента она была в 10 раз меньше, чем у растений, выращенных в чистом грунте, а в корнях бактеризованных растений активность АПО значимо увеличивалась, и к 6 нед. в 15 раз превышала аналогичный показатель для растений, выращенных в чистом грунте. В побегах бактеризованных растений активность АПО под влиянием кадмия существенно не изменялась.

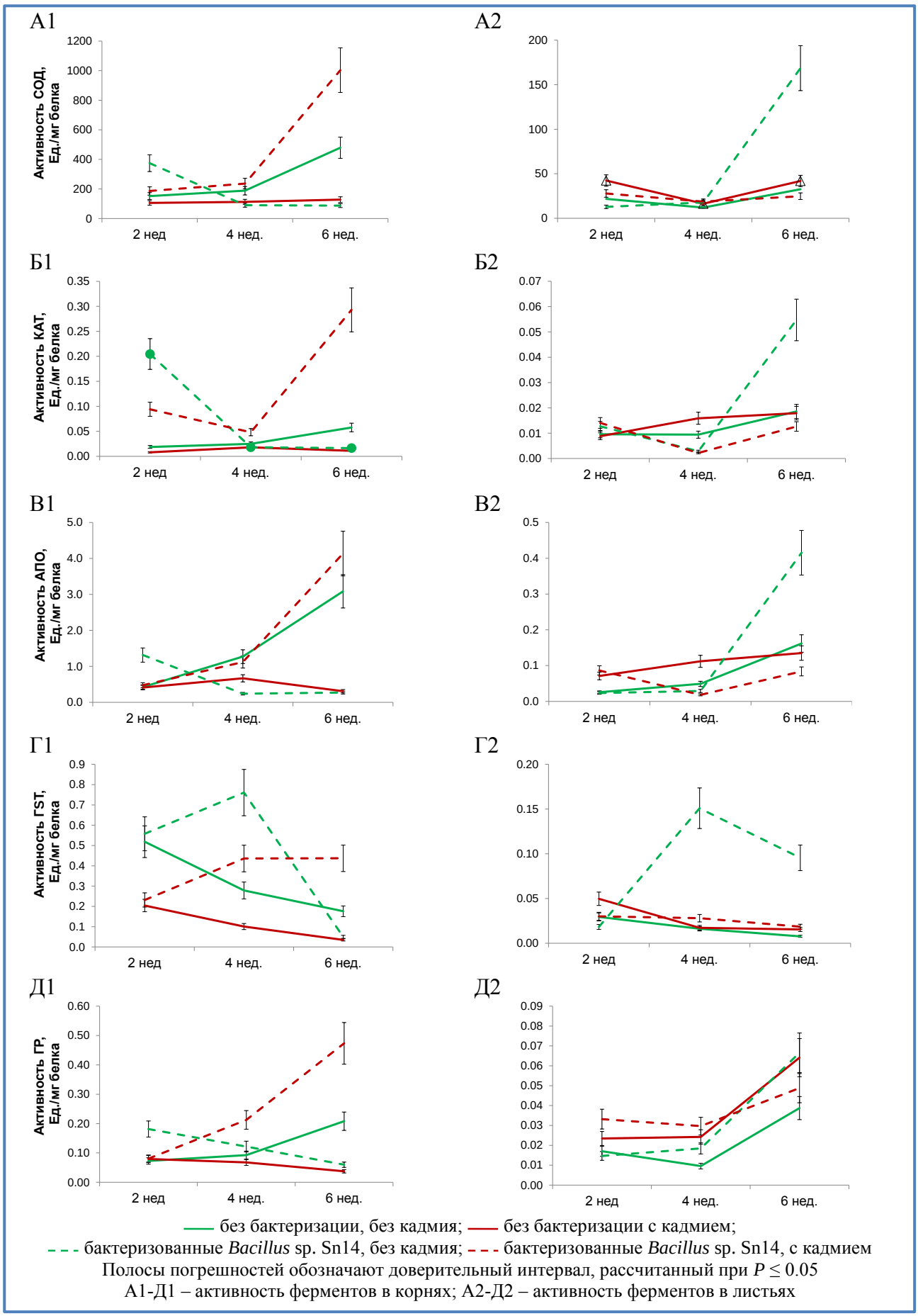


Рисунок 4. Изменение активности ФАЗ в корнях и листьях сорго под влиянием кадмия и *Bacillus* sp. Sn14.

На 2 нед. культивирования загрязнение грунта кадмием в 2.5 раза снижало активность фермента ГST в корнях как у небактеризованных, так и у бактеризованных растений (рис. 4Г1). В ответ на бактеризацию активность ГST увеличивалась к 4 нед. эксперимента: в корнях – в 2.7 и в 4.3 раза (рис. 4Г1), в побегах – в 9 и 1.6 раза (рис. 4Г2) у растений, выращенных как в чистом грунте, так и в присутствии кадмия, соответственно. К концу эксперимента активность ГST в корнях бактеризованных растений без металла резко снижалась до минимальных значений, а в побегах – в 1.6 раза, все еще превышая аналогичный показатель небактеризованных растений более, чем в 12 раз.

Присутствие кадмия ингибировало активность ГР в корнях, снижая ее в 5 раз к концу эксперимента (рис.4Д1), и стимулировало в побегах – в 2.5 и 1,7 раза к 4 и 6 нед. культивирования соответственно (рис.4Д2). В чистом грунте бактеризация вызывала увеличение активности ГР через 2 нед. в корнях растений (в 2.5 раза), а через 4 нед. – в побегах (в 2 раза) сорго. В присутствии кадмия активность ГР у бактеризованных растений к концу эксперимента снижалась в побегах, но достигала максимальных значений в корнях, превышая небактеризованные растения в 12.6 раз.

Влияние Bacillus sp. Sn14 на аккумуляцию кадмия сорго веничным

Установлено, что по мере роста растений, накопление кадмия в корнях сорго снижалось на 18% и увеличивалась его транслокация в надземную биомассу на 51% к 6 нед. эксперимента (рис.5). Бактеризация сорго дополнительно снижала накопление кадмия в корнях растения на 12%, после чего динамика снижения накопления кадмия в корнях соответствовала небактеризованным растениям. Одновременно наблюдалось увеличение транслокации металла к побегам. Уже через 2 нед. содержание кадмия у бактеризованных растений на 80% превышало небактеризованные (рис.5). К концу эксперимента транслокация кадмия в побеги бактеризованных растений была на 67% выше, чем у небактеризованных (табл. 1).

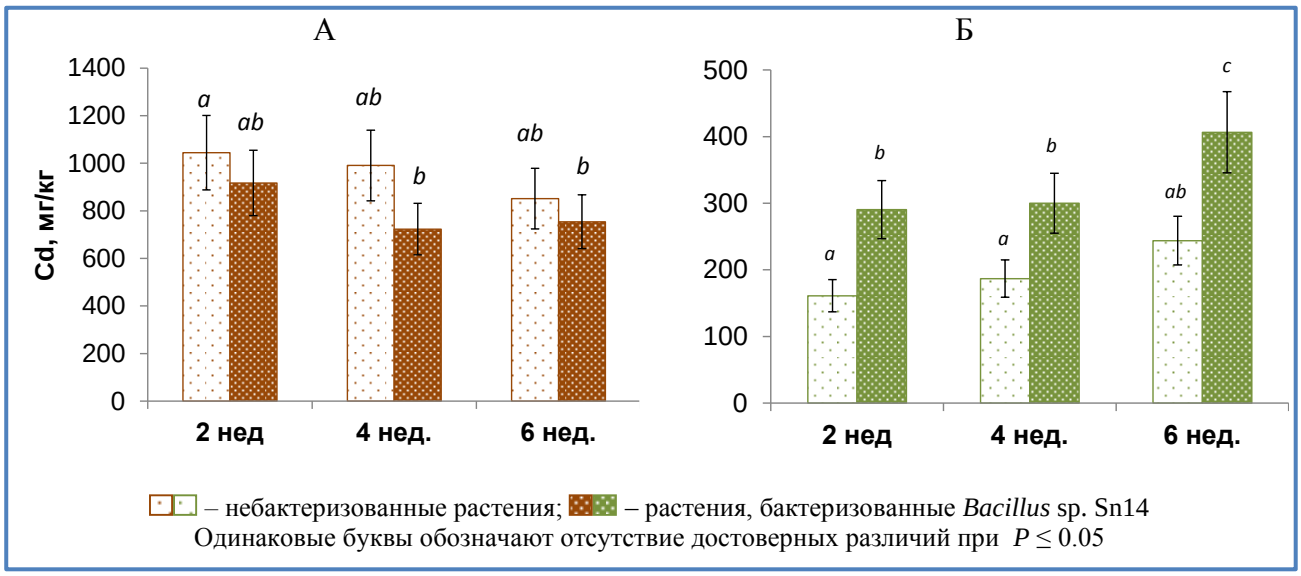


Рисунок 5. Аккумуляция кадмия в корнях (А) и побегах (Б) растений сорго.

Эффективность фиторемедиации с использованием сорго и бактеризации

Эффективность использования бактеризованных и не бактеризованных растений сорго для очистки грунта от кадмия отражена в показателях, представленных в табл. 1.

Из приведенных данных видно, что бактеризация растений стимулировала поглощение кадмия растениями сорго, тем самым увеличивая очистку грунта, что отражалось в рассчитанных показателях ТФ и БФ. Несмотря на то, что все значения ТФ были отчетливо

меньше 1, что свидетельствовало о преимущественном накоплении кадмия в корнях, этот показатель для бактеризованных растений был выше, чем для небактеризованных.

Таблица 1. Изменение содержания кадмия в грунте и эффективность ее фиторемедиации с использованием бактеризованных и не бактеризованных растений *S. bicolor*

Варианты опыта	Период, нед.	Кадмий, мг/кг	ТФ	БФ	Очистка грунта, %
Без бактеризации	2	2.73 ± 0.22	0.15	0.012	1.2
	4	2.58 ± 0.13	0.19	0.020	5.6
	6	2.49 ±0.14	0.29	0.018	8.9
Bacillus sp. Sn14	2	2.14 ± 0.12	0.32	0.024	21.5
	4	2.06 ± 0.21	0.17	0.024	24.7
	6	1.89 ± 0.19	0.54	0.067	30.8

Примечания: В таблице приведены средние значения показателей, рассчитанные для $n \geq 3$ стандартные отклонения при $P \leq 0.05$. Исходный уровень загрязнения грунта составил 2.77 ± 0.18 мг/кг.

Бактеризация сорго увеличивала биоаккумуляцию кадмия, что отражалось в увеличении показателя БФ почти в 4 раза к концу эксперимента при сравнении бактеризованных и не бактеризованных растений. В целом, обработка растений штаммом *Bacillus* sp. Sn14 приводило к значительному усилению очистки грунта уже на 21% через 2 нед. и почти на 31% – к концу эксперимента.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ингибирующее влияние кадмия на рост растений обусловлено нарушением процессов деления и развития растительных клеток, изменением их элементного состава. [Kumar, Aery 2016]. В нашей работе растения сорго подвергались воздействию кадмия в концентрации 20 мкмоль/кг грунта (в 4.5 раза превышающей ПДК, [ГН 2.1.7.2511–09]) в течение 6 недель в условиях песчаной культуры, где воздействие металла проявлялось более «жестко» по сравнению с почвой. Присутствие кадмия в грунте почти вдвое уменьшало рост корней и побегов сорго. В этих условиях бактеризация сорго штаммом *Bacillus* sp. Sn14 способствовала преодолению растением поллютантного стресса и стимулировала роста корней почти на 50% к концу эксперимента, а стимуляция инокулянтом накопления надземной биомассы сорго хоть и не была достоверной, но наблюдалась соответствующая тенденция.

Способность стимулировать рост растений для представителей рода *Bacillus* была описана и ранее, ее связывают с проявлением бактериями таких свойств как антагонизм к фитопатогенам, перевод нерастворимых фосфатов в доступный для растений источник минерального фосфора, продукция фитогормонов гиббереллиновой кислоты и ИУК, сидерофоров, фермента АЦК-дезаминазы, снижающего концентрацию этилена в растении [Radhakishnan *et al.* 2017; Shaikh *et al.*, 2018]. Свойства PGPB, проявляющиеся в среде, загрязненной тяжелыми металлами, обнаружены ранее для таких представителей рода *Bacillus*, как *B. mycoides, B. subtilis, B. megaterium, B. cereus,B. pumilus, B. firmus, B. Licheniformis* [Wani, Khan 2010; Malekzdeh *et al.* 2012; Gururani *et al.* 2013; Wang *et al.* 2013; Liang 2014; Jamil *et al.*, 2014; Ahmad *et al.* 2016; Mahapatra *et al.* 2022]. У штамма *Bacillus* sp. Sn14, используемого для бактеризации сорго в описанном эксперименте были выявлены такие свойства как синтез сидерофоров, фитогормона ИУК и фермента АЦК-дезаминазы.

Увеличение растительной биомассы напрямую обеспечивается эффективностью работы фотосинтетического аппарата растений, в котором ключевую роль играют пигменты фотосинтеза – хлорофиллы и каротиноиды. Токсическое воздействие кадмия на процесс фотосинтеза заключается в искажении ультраструктуры хлоропластов, ингибировании биосинтеза пигментов, нарушении работы пигментных систем PSI и PSII и, как следствие, самого процесса фитосинтеза [Parmar *et al.* 2013]. Происходящее при этом накопление интермедиатов сопровождается образованием активных форм кислорода (АФК), оказывающих разрушительное действие на клетки. В защите фотосинтетического аппарата растений от АФК важную роль играют каротиноиды, которые помимо участия в сборе света являются наиболее эффективными молекулами для устранения синглетного кислорода [Титов *и др.* 2014].

В нашем исследовании по мере роста растений содержание пигментов в листьях сорго снижалось, что согласуется с другими опубликованными данными [Li *et al.* 2012]. В исследуемой нами концентрации кадмий не оказывал достоверного эффекта на суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов, и в конце эксперимента их концентрации в растениях из загрязненного и не загрязненного грунта существенно не различались. Вместе с тем, бактеризация сорго значительно увеличивала содержание пигментов в листьях растений. На протяжении всего эксперимента в чистом грунте у бактеризованных растений концентрации хлорофиллов *a*+*b* и каротиноидов были значительно выше, чем у не бактеризованных. В присутствии кадмия влияние бактеризации на содержание пигментов в растениях изменялось от ингибирующего (в первой половине опыта) до стимулирующего (в конце эксперимента). Увеличение содержания фотосинтетических пигментов и улучшение работы фотосинтетических систем под влиянием *Bacillus* spp. рассматривается как проявление стимулирующей рост растений активности этими микроорганизмами [Egamberdieva 2016; Samaniego-Gámez *et al.* 2016]. В частности, способность бактерии-инокулянта синтезировать сидерофоры может обеспечивать увеличение эффективности поглощения Fe – незаменимого кофактора для клеточной активности при фотосинтезе и, таким образом, улучшать работу фотосинтетического аппарата растения, что и наблюдалось в нашем эксперименте.

В ответ на различные воздействия биотических и абиотических факторов окружающей среды, в клетках аэробных организмов индуцируется повышенное образование АФК, к которым относят супероксидный анион-радикал, пероксид водорода, гидроперекисный радикал, гидроксильный радикал, синглетный кислород и озон [Титов *и др.* 2014]. Небольшое количество АФК обычно регулирует ответные реакции растения на стресс, тогда как гиперпродукция АФК может привести к изменению внутриклеточного окислительно-восстановительного статуса, что в конечном итоге приведет к гибели клеток [Rejeb *et al.* 2014]. Действие молекул АФК нейтрализуется эффективной системой защиты растений, включающей неферментные низкомолекулярные соединения и важнейшие антиоксидантные ферменты, такие как СОД, КАТ, АПО, ГР и ГST [Титов *и др.* 2014].

В представленной работе исследовали динамику активности ФАЗ растения под влиянием кадмиевого стресса и бактеризации устойчивого к кадмию штамма PGPB *Bacillus* sp. Sn14. Проведенный анализ показал, что активность всех ферментов в корнях была выше, чем в побегах и, за исключением ГST, возрастала с течением времени у контрольных небактеризованных растений, выращенных в чистом грунте. Было установлено, что реакция ФАЗ на бактеризацию была более выражена, чем на присутствие кадмия в среде. В ответ на кадмиевый стресс с течением времени в корнях увеличивалась активность СОД, КАТ и снижалась активность АПО, ГST и ГР, а в листьях увеличивалась активность АПО и ГР, но снижалась

активность ГST. В свою очередь, в ответ на бактеризацию активность всех ФАЗ (кроме ГST) в корнях увеличивалась уже через две недели культивирования, затем снижалась, но увеличивалась в листьях к шестой неделе, что может свидетельствовать о биотическом стрессе у сорго, вызванного *Bacillus* sp. Sn14, и такая динамика коррелировала с повышением аккумуляции и транслокации кадмия под воздействием *Bacillus* sp. Sn14 к концу эксперимента. Одновременно, активность ГST увеличивалась и была максимальной к четвертой неделе культивирования, как в корнях, так и в листьях сорго, после чего снижалась. Установлено, что сочетание абиотического (кадмий) и биотического (бактеризация) стресс-факторов приводило к максимальному повышению активности всех ферментов к концу опыта (к шестой неделе культивирования).

Существует множество исследований, свидетельствующих о способности PGPB индуцировать антиоксидантную активность в растениях, но точный механизм индукции все еще остается вопросом. В частности, полагают, что растение с помощью своей иммунной системы, состоящей из рецепторов распознавания образов (Pattern Recognition Receptors, PRR) распознает консервативные сигнатуры на клеточной стенке или органах движения PGPB, т.е. ассоциированные с микроорганизмами молекулярные структуры (Microbe Associated Molecular Patterns, MAMPs), к которым относятся, например, липополисахариды и флагелин, что вызывает различные защитные ответы, включая активацию антиоксидантных ферментов [Rais *et al.* 2017; Choi, Klessing 2016]. Например, есть данные, подтверждающие выброс АФК, иммунный ответ и индукцию системной устойчивости к фитопатогену у растений, обработанных бактериями *Bacillus cereus* [Niu *et al.* 2016]. Для колонизации корней растения-хозяина микробы выделяют различные вторичные метаболиты, среди которых ЭПС, гидролитические ферменты, расщепляющие субстраты с образованием олигосахаридов/сахаров, которые также действуют как сигнал для индуцирования ФАЗ растением [Rais *et al.* 2017] Сидерофоры также запускают механизм сигнализации, изменяя статус железа в сосудистой системе растений, что приводит к более высокой индукции антиоксидантных ферментов [Rais *et al.* 2017]. Следует отметить, что способность к продукции сидерофоров и ЭПС была обнаружена у исследованного в этой работе штамма *Bacillus* sp. Sn14 (данные не представлены).

Динамика содержания белка в растениях сорго в ходе эксперимента не всегда коррелировала с динамикой активности ФАЗ, демонстрируя максимальные значения в присутствии кадмия сначала (2 нед.) в корнях, а к концу эксперимента – в побегах (рис. 4). Полученные данные позволяют предположить синтез растениями специфических белков (фитохелатинов) в ответ на кадмиевый стресс, что подтверждается другими исследованиями [Канделинская *и др.* 2008; Кулаева, Цыганов, 2010].

Увеличение синтеза белка и активности ФАЗ – реакции сорго на поступление и транслокацию кадмия в растении, что подтверждало способность сорго поглощать загрязнитель из грунта, а бактеризация значительно увеличивала ее. Обработка растений *Bacillus* sp. Sn14 увеличивала накопление металла в побегах на 67–80% на протяжении эксперимента, что способствовало очистке грунта. Полученные данные сопоставимы с результатами, описанными He *et al.*, согласно которым устойчивый к тяжелым металлам штамм *Bacillus* sp. RJ16, стимулирующий рост томатов (через синтез ИУК, сидерофоров и АЦК-дезаминазу), способствовал увеличению содержания кадмия в надземных тканях с 92% (у небактеризованных растений) до 113% у бактеризованных растений, растущих на почве, загрязненной тяжелыми металлами [He *et al.* 2009]. В другой работе [Li *et al.* 2022] применение ризобактерий *B. subtilis* способствовало снижению биодоступности кадмия примерно на 39% в почве,

засеянной райграсом многоцветковым (*Lolium multiflorum* L.), и усилению накопления кадмия в райграсе почти на 28%. Кроме того, инокуляция этим штаммом увеличивала активность ФАЗ растений и увеличила биомассу почти на 21%. Wu *et al.* 2019 так же показали, что мутантный штамм другой бациллы, *B. megaterium* BM18-2, был способен увеличивать накопление кадмия в надземной части C4 растений (гибрида пеннисетума (*Pennisetum americanum* × *P. purpureum* Schumach L.) почти на 29% по сравнению с контролем [Wu *et al.* 2019]. В обзоре [Rais *et al.* 2017] приведены дополнительные примеры использования бактерий рода *Bacillus* для усиления фиторемедиации загрязненной металлами почвы. В целом, результаты исследования показали перспективность исследованной системы *Bacillus* sp. Sn14 – *Sorghum bicolor* для очистки грунта от кадмия.

ВЫВОДЫ

Загрязнение грунта кадмием в концентрации 20 мкмоль/л оказывало токсическое воздействие на растения сорго веничного в течение шести недель. Накапливаясь преимущественно в корнях растений, металл вызывал окислительный стресс, проявляющийся в изменении активности ферментов антиоксидантной защиты и увеличении содержания белка преимущественно в корнях. Бактеризация растений устойчивой к кадмию ризобактерией *Bacillus* sp. Sn14 стимулировала рост сорго, увеличивая фотосинтетическую активность и активность ФАЗ в растении как ответ на биотический стресс, который в корнях проявлялся, как правило, до четвертой недели культивирования, а в побегах позже – к шестой неделе. В присутствии кадмия бактеризация повышала аккумуляцию металла и активность ФАЗ, преимущественно в корнях сорго. Изменения исследованных показателей растений коррелировали с динамикой накопления кадмия. *Bacillus* sp. Sn14 увеличивал транспорт металла в надземную часть сорго, что, в целом, приводило к увеличению очистки грунта бактеризованными растениями до 31% по сравнению с небактеризованными (9%). Таким образом, показана возможность использования штамма *Bacillus* sp. Sn14 для снижения фитотоксического эффекта кадмия и усиления его аккумуляции растениями сорго веничного.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства образования и науки Российской Федерации (тема № 124020100146-9)

Конфликт интересов (Conflicts of Interest)

У авторов отсутствует конфликт интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

ГН 2.1.7.2511–09. (**2009**) Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве: Гигиенические нормативы. Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора. Издание официальное. Москва. (Дата обращения 21 февраля 2023 г.)

Канделинская О.Л., Грищенко Е.Р., Анохина В.С., Брыль Е.А. (**2008**) Индукция резистентности люпина к действию кадмия: активность лектинов корней и клубеньков. *Вестник Бгу. Серия 2: Химия. Биология. География.* **2**(1): 64-68. EDN: RGAELR

Кулаева О.А., Цыганов В.Е. (**2010**) Молекулярно-генетические основы устойчивости высших растений к кадмию и его аккумуляции. *Экологическая генетика*. **8**(3): 3-15. EDN: NCJVYF

Никифорова И.Ю., Любунь Е.В., Плешакова Е.В., Муратова А.Ю. (**2014**) Скрининг и изучение ризобактерий, устойчивых к кадмию. *Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН*. **3**: 1-11. EDN: SMSWRH

Сунгурцева И.Ю., Любунь Е.В., Муратова А.Ю., Плешакова Е.В. (**2015**) Исследование динамики биоаккумуляции кадмия (II) ризобактерией *Bacillus* sp. 14. *Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология*. **15**(4): 74-77. https://doi.org/10.18500/1816-9775-2015-15-4-74-77

Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. (**2014**) Тяжелые металлы и растения. Карельский научный центр РАН. Петрозаводск: 194.

Ahmad I., Akhtar M.J., Asghar H.N., Ghafoor U., Shahid M. (**2016**) Differential effects of plant growth-promoting rhizobacteria on maize growth and cadmium uptake. *Journal of plant growth regulation*. **35**(2): 303-315. https://doi.org/10.1007/s00344-015-9534-5

Bauddh K., Ma Y. (eds.) (**2022**) Advances in microbe-assisted phytoremediation of polluted sites. Elsevier. Amsterdam, Netherlands: 503.

Bradford M.M. (**1976**) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*. **72**(1-2): 248-254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Choi H.W., Klessig D.F. (**2016**) DAMPs, MAMPs, and NAMPs in plant innate immunity. *BMC plant biology*. **16**: 232. https://doi.org/10.1186/s12870-016-0921-2

Egamberdieva D. (**2016**). *Bacillus* spp.: a potential plant growth stimulator and biocontrol agent under hostile environmental conditions. *In: Islam M., Rahman M., Pandey P. et al. (eds) Bacilli and Agrobiotechnology*. Springer International Publishing, Cham: 91-111. https://doi.org/10.1007/978-3-319-44409-3_5

Elavarthi S., Martin B. (**2010**) Spectrophotometric assays for antioxidant enzymes in plants. *In: Sunkar R. (eds) Plants stress tolerance. Methods in molecular biology*. **639**: 273-280. https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0_16

Gronwald J.W., Plaisance K.L. (**1998**) Isolation and characterization of glutathione S-transferase isozymes from sorghum. *Plant physiology*. **117**(3): 877-892.

Gururani M.A., Upadhyaya C.P., Baskar V., Venkatesh J., Nookaraju A., Park S.W. (**2013**) plant growth-promoting rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance in solanumtuberosum through inducing changes in the expression of ROS-scavenging enzymes and improved photosynthetic performance. *Journal of plant growth regulation*. **32**(2): 245-258. https://doi.org/10.1007/s00344-012-9292-6

He L.Y., Chen Z.J., Ren G.D., Zhang Y.F., Qian M., Sheng X.F. (**2009**) Increased cadmium and lead uptake of a cadmium hyperaccumulator tomato by cadmium-resistant bacteria. *Ecotoxicology and environmental safety*. **72**(5): 1343-1348. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.03.006

Jamil M., Zeb S., Anees M., Roohi A., Ahmed I., ur Rehman S., Rha E.S. (**2014**) Role of *Bacillus licheniformis* in phytoremediation of nickel contaminated soil cultivated with rice. *International journal of phytoremediation*. **16**(6): 554-571.

Kafle A., Timilsina A., Gautam A., Adhikari K., Bhattarai A., Aryal N. (**2022**) Phytoremediation: Mechanisms, plant selection and enhancement by natural and synthetic agents. *Environmental advances*. **8**: 100203. https://doi.org/10.1016/j.envadv.2022.100203

Kumar A., Aery N.C. (**2016**) Impact, metabolism, and toxicity of heavy metals in plants. *In: Singh A., Prasad S., Singh R. (eds) Plant responses to xenobiotics.* Springer International Publishing, Singapore: 141-176. https://doi.org/10.1007/978-981-10-2860-1_7

Li X., Zhao M., Guo L., Huang L. (**2012**) Effect of cadmium on photosynthetic pigments, lipid peroxidation,antioxidants, and artemisinin in hydroponically grown *Artemisia Annua*. *Journal of environmental sciences*. **24**(8): 1511-1518. https://doi.org/10.1016/S1001-0742(11)60920-0

Li Q., Xing Y., Huang B., Chen X., Ji L., Fu X., Li T., Wang J., Chen G., Zhang Q. (**2022**) Rhizospheric mechanisms of *Bacillus subtilis* Bioaugmentation-assisted phytostabilization of cadmium-contaminated soil. *Science of the total environment*. **825**: 154136. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154136

Liang X., Chi-Quan H.E., Gang N.I., Tang G.E., Xue-Ping C.H.E.N., Yan-Ru L.E.I. (**2014**) Growth and Cd accumulation of *Orychophragmus violaceus* as affected by inoculation of cd-tolerant bacterial strains. *Pedosphere*. **24**(3): 322–329. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(14)60018-7

Lyubun Y., Muratova A., Dubrovskaya E., Sungurtseva I., Turkovskaya O. (**2020**) Combined effects of cadmium and oil sludge on sorghum: growth, physiology, and contaminant removal. *Environmental science and pollution research.* **27**(18): 22720-22734. https://doi.org/10.1007/s11356-020-08789-y

Ma Y., Prasad M.N.V., Rajkumar M., Freitas H.J.B.A. (**2011**) Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnology advances*. **29**(2): 248-258. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2010.12.001

Mahapatra S., Yadav R., Ramakrishna W. (**2022**) *Bacillus subtilis* impact on plant growth, soil health and environment: Dr. Jekyll and Mr. Hyde. *Journal of applied microbiology*. **132**(5): 3543-3562. https://doi.org/10.1111/jam.15480

Malekzadeh E., Alikhani H.A., Savaghebi-Firoozabadi G.R., Zarei M. (**2012**) Bioremediation of cadmium-contaminated soil through cultivation of maize inoculated with plant growth–promoting rhizobacteria. *Bioremediation journal*. **16**(4): 204–211. https://doi.org/10.1080/10889868.2012.703258

Masindi V., Muedi K.L. (**2018**) Environmental contamination by heavy metals. *Heavy metals*. **10**(4): 115-133. http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.76082

McGrath S.P., Zhao F.J. (**2003**) Phytoextraction of metals and metalloidsfrom contaminated soils. *Current opinion in biotechnology*. **14**(3): 277-282. https://doi.org/10.1016/S0958-1669(03)00060-0

Muratova A., Lyubun Y., German K., Turkovskaya O. (**2015**) Effect of cadmium stress and inoculation with a heavy-metal-resistant bacterium on the growth and enzyme activity of *Sorghum Bicolor*. *Environmental science and pollution research*. **22**(20): 16098-16109. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4798-7

Niu D., Wang X., Wang Y., Song X., Wang J., Guo J., Zhao H. (**2016**) *Bacillus cereus* AR156 Activates PAMP-triggered immunity and induces a systemic acquired resistance through a NPR1-And SA-Dependent Signaling Pathway. *Biochemical and biophysical research communications*. **469**(1): 120-125. https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2015.11.081

Nnaji N.D., Onyeaka H., Miri T., Ugwa C. (**2023**) Bioaccumulation for heavy metal removal: a review. *SN applied sciences*. **5**(5): 125. https://doi.org/10.1007/s42452-023-05351-6

Parmar P., Kumari N., Sharma V. (**2013**) Structural and functional alterations in photosynthetic apparatus of plants under cadmium stress. *Botanical studies*. **54**(1): 45. https://doi.org/10.1186/1999-3110-54-45

Radhakrishnan R., Hashem A., Abd_Allah E.F. (**2017**) Bacillus: a biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments. *Frontiers in physiology*. **8**: 667. https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00667

Rais A., Jabeen Z., Shair F., Hafeez F.Y., Hassan M.N. (**2017**) *Bacillus* spp., a bio-control agent enhances the activity of antioxidant defense enzymes in rice against pyriculariaoryzae. *PLoSone*. **12**(11): e0187412. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187412

Rejeb I.B., Pastor V., Mauch-Mani B. (**2014**) Plant responses to simultaneous biotic and abiotic stress: molecular mechanisms. *Plants*. **3**(4): 458-475. https://doi.org/10.3390/plants3040458

Ruiz E., Rodríguez L., Alonso-Azcárate J., Rincón J. (**2009**) Phytoextraction of metal polluted soils around a Pb-Zn mine by crop plants. *International journal of phytoremediation*. **11**(4): 360-384. https://doi.org/10.1080/15226510802565568

Samaniego-Gámez B.Y., Garruña R., Tun-Suárez J.M., Kantun-Can J., Reyes-Ramírez A., Cervantes-Díaz L. (**2016**) *Bacillus* spp. inoculation improves photosystem II efficiency and enhances photosynthesis in pepper plants. *Chilean journal of agricultural research*. **76**(4): 409-416. https://doi.org/10.4067/S0718-58392016000400003

Shaikh S.S., Wani S.J., Sayyed R.Z. (**2018**) Impact of interactions between rhizosphere and rhizobacteria: a review. *Journal of bacteriology and mycology*. **5**(1): 1058.

Venkatachalam J., Mohan H., Seralathan K.K. (**2025**) Role of plant growth promoting bacteria in alleviating heavy metals induced oxidative stress in plant systems: a review. *Environmental science and pollution research*. **32**: 19619–19638. https://doi.org/10.1007/s11356-025-36828-z

Wang H., Xu R., You L., Zhong G. (**2013**) Characterization of Cu-tolerant bacteria and definition of their role in promotion of growth, Cu accumulation and reduction of Cu toxicity in *Triticum aestivum* L. *Ecotoxicology and environmental safety*. **94**: 1-7. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.04.005

Wani P.A., Khan M.S. (**2010**) *Bacillus species enhance* growth parameters of chickpea (*Cicer arietinum* L.) in chromium stressed soils. *Food and chemical toxicology*. **48**(11): 3262-3267. https://doi.org/10.1016/j.fct.2010.08.035

Wróbel M., Śliwakowski W., Kowalczyk P., Kramkowski K., Dobrzynski J. (**2023**) Bioremediation of heavy metals by the genus *Bacillus*. *International journal of environmental research and public health*. **20**(6): 4964. https://doi.org/10.3390/ijerph20064964

Wu J., Kamal N., Hao H., Qian C., Liu Z., Shao Y., Zhong X., Xu B. (**2019**) Endophytic *Bacillus megaterium* BM18-2 mutated for cadmium accumulation and improving plant growth in hybrid pennisetum. *Biotechnology reports*. **24**: e00374. https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00374

Zhuang P., Wensheng S.H.U., Zhian L.I., Bin L.I.A.O., Jintian L.I., Jingsong S.H.A.O. (**2009**) Removal of Metals by Sorghum Plants from Contaminated Land. *Journal of environmental sciences*. **21**(10): 1432-1437. https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62436-5

REFERENCES

GN 2.1.7.2511–09. (**2009**) Approximate permissible concentrations (ODCs) of chemicals in the soil: Hygienic standards. Federal Center of Hygiene and Epidemiology of Rospotrebnadzor. The publication is official. Moscow. (accessed on 21 February 2023). (In Rus.)

Kandelinskaya O.L., Grishchenko E.R., Anokhina V.S., Bryl E.A. (**2008**) Induction of lupin resistance to cadmium: root and nodule lectin activity. *Bulletin of the Bsu. Series 2: Chemistry. Biology. Geography*. **2**(1): 64-68. EDN: RGAELR (In Rus.)

Kulaeva O.A., Tsyganov V.E. (**2010**) Molecular and genetic foundations of resistance of higher plants to cadmium and its accumulation. Ecological genetics. **8**(3): 3-15. EDN: NCJVYF

Nikiforova I.Yu., Lyubun E.V., Pleshakova E.V., Muratova A.Yu. (**2014**) Screening and study of cadmium-resistant rhizobacteria. *Bulletin of the Orenburg Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. **3**: 1-11. EDN: SMSWRH (In Rus.)

Sungurtseva I.Yu., Lyubun E.V., Muratova A.Yu., Pleshakova E.V. (**2015**) Investigation of the dynamics of cadmium (II) bioaccumulation by Rhizobacterium Bacillus sp. 14. *Proceedings of the Saratov University. A new series. Chemistry series. Biology. Ecology*. **15**(4): 74-77. https://doi.org/10.18500/1816-9775-2015-15-4-74-77 (In Rus.)

Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. (**2014**) Heavy metals and plants. Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Petrozavodsk: 194. (In Rus.)

Ahmad I., Akhtar M.J., Asghar H.N., Ghafoor U., Shahid M. (**2016**) Differential effects of plant growth-promoting rhizobacteria on maize growth and cadmium uptake. *Journal of plant growth regulation*. **35**(2): 303-315. https://doi.org/10.1007/s00344-015-9534-5

Bauddh K., Ma Y. (eds.) (**2022**) Advances in microbe-assisted phytoremediation of polluted sites. Elsevier. Amsterdam, Netherlands: 503.

Bradford M.M. (**1976**) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*. **72**(1-2): 248-254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

Choi H.W., Klessig D.F. (**2016**) DAMPs, MAMPs, and NAMPs in plant innate immunity. *BMC plant biology*. **16**: 232. https://doi.org/10.1186/s12870-016-0921-2

Egamberdieva D. (**2016**). *Bacillus* spp.: a potential plant growth stimulator and biocontrol agent under hostile environmental conditions. *In: Islam M., Rahman M., Pandey P. et al. (eds) Bacilli and Agrobiotechnology*. Springer International Publishing, Cham: 91-111. https://doi.org/10.1007/978-3-319-44409-3_5

Elavarthi S., Martin B. (**2010**) Spectrophotometric assays for antioxidant enzymes in plants. *In: Sunkar R. (eds) Plants stress tolerance. Methods in molecular biology*. **639**: 273-280. https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0_16

Gronwald J.W., Plaisance K.L. (**1998**) Isolation and characterization of glutathione S-transferase isozymes from sorghum. *Plant physiology*. **117**(3): 877-892.

Gururani M.A., Upadhyaya C.P., Baskar V., Venkatesh J., Nookaraju A., Park S.W. (**2013**) plant growth-promoting rhizobacteria enhance abiotic stress tolerance in solanumtuberosum through inducing changes in the expression of ROS-scavenging enzymes and improved photosynthetic performance. *Journal of plant growth regulation*. **32**(2): 245-258. https://doi.org/10.1007/s00344-012-9292-6

He L.Y., Chen Z.J., Ren G.D., Zhang Y.F., Qian M., Sheng X.F. (**2009**) Increased cadmium and lead uptake of a cadmium hyperaccumulator tomato by cadmium-resistant bacteria. *Ecotoxicology and environmental safety*. **72**(5): 1343-1348. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2009.03.006

Jamil M., Zeb S., Anees M., Roohi A., Ahmed I., ur Rehman S., Rha E.S. (**2014**) Role of *Bacillus licheniformis* in phytoremediation of nickel contaminated soil cultivated with rice. *International journal of phytoremediation*. **16**(6): 554-571.

Kafle A., Timilsina A., Gautam A., Adhikari K., Bhattarai A., Aryal N. (**2022**) Phytoremediation: Mechanisms, plant selection and enhancement by natural and synthetic agents. *Environmental advances*. **8**: 100203. https://doi.org/10.1016/j.envadv.2022.100203

Kumar A., Aery N.C. (**2016**) Impact, metabolism, and toxicity of heavy metals in plants. *In: Singh A., Prasad S., Singh R. (eds) Plant responses to xenobiotics.* Springer International Publishing, Singapore: 141-176. https://doi.org/10.1007/978-981-10-2860-1_7

Li X., Zhao M., Guo L., Huang L. (**2012**) Effect of cadmium on photosynthetic pigments, lipid peroxidation,antioxidants, and artemisinin in hydroponically grown *Artemisia Annua*. *Journal of environmental sciences*. **24**(8): 1511-1518. https://doi.org/10.1016/S1001-0742(11)60920-0

Li Q., Xing Y., Huang B., Chen X., Ji L., Fu X., Li T., Wang J., Chen G., Zhang Q. (**2022**) Rhizospheric mechanisms of *Bacillus subtilis* Bioaugmentation-assisted phytostabilization of cadmium-contaminated soil. *Science of the total environment*. **825**: 154136. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154136

Liang X., Chi-Quan H.E., Gang N.I., Tang G.E., Xue-Ping C.H.E.N., Yan-Ru L.E.I. (**2014**) Growth and Cd accumulation of *Orychophragmus violaceus* as affected by inoculation of cd-tolerant bacterial strains. *Pedosphere*. **24**(3): 322–329. https://doi.org/10.1016/S1002-0160(14)60018-7

Lyubun Y., Muratova A., Dubrovskaya E., Sungurtseva I., Turkovskaya O. (**2020**) Combined effects of cadmium and oil sludge on sorghum: growth, physiology, and contaminant removal. *Environmental science and pollution research.* **27**(18): 22720-22734. https://doi.org/10.1007/s11356-020-08789-y

Ma Y., Prasad M.N.V., Rajkumar M., Freitas H.J.B.A. (**2011**) Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils. *Biotechnology advances*. **29**(2): 248-258. https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2010.12.001

Mahapatra S., Yadav R., Ramakrishna W. (**2022**) *Bacillus subtilis* impact on plant growth, soil health and environment: Dr. Jekyll and Mr. Hyde. *Journal of applied microbiology*. **132**(5): 3543-3562. https://doi.org/10.1111/jam.15480

Malekzadeh E., Alikhani H.A., Savaghebi-Firoozabadi G.R., Zarei M. (**2012**) Bioremediation of cadmium-contaminated soil through cultivation of maize inoculated with plant growth–promoting rhizobacteria. *Bioremediation journal*. **16**(4): 204–211. https://doi.org/10.1080/10889868.2012.703258

Masindi V., Muedi K.L. (**2018**) Environmental contamination by heavy metals. *Heavy metals*. **10**(4): 115-133. http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.76082

McGrath S.P., Zhao F.J. (**2003**) Phytoextraction of metals and metalloidsfrom contaminated soils. *Current opinion in biotechnology*. **14**(3): 277-282. https://doi.org/10.1016/S0958-1669(03)00060-0

Muratova A., Lyubun Y., German K., Turkovskaya O. (**2015**) Effect of cadmium stress and inoculation with a heavy-metal-resistant bacterium on the growth and enzyme activity of *Sorghum Bicolor*. *Environmental science and pollution research*. **22**(20): 16098-16109. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4798-7

Niu D., Wang X., Wang Y., Song X., Wang J., Guo J., Zhao H. (**2016**) *Bacillus cereus* AR156 Activates PAMP-triggered immunity and induces a systemic acquired resistance through a NPR1-And SA-Dependent Signaling Pathway. *Biochemical and biophysical research communications*. **469**(1): 120-125. https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2015.11.081

Nnaji N.D., Onyeaka H., Miri T., Ugwa C. (**2023**) Bioaccumulation for heavy metal removal: a review. *SN applied sciences*. **5**(5): 125. https://doi.org/10.1007/s42452-023-05351-6

Parmar P., Kumari N., Sharma V. (**2013**) Structural and functional alterations in photosynthetic apparatus of plants under cadmium stress. *Botanical studies*. **54**(1): 45. https://doi.org/10.1186/1999-3110-54-45

Radhakrishnan R., Hashem A., Abd_Allah E.F. (**2017**) Bacillus: a biological tool for crop improvement through bio-molecular changes in adverse environments. *Frontiers in physiology*. **8**: 667. https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00667

Rais A., Jabeen Z., Shair F., Hafeez F.Y., Hassan M.N. (**2017**) *Bacillus* spp., a bio-control agent enhances the activity of antioxidant defense enzymes in rice against pyriculariaoryzae. *PLoSone*. **12**(11): e0187412. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187412

Rejeb I.B., Pastor V., Mauch-Mani B. (**2014**) Plant responses to simultaneous biotic and abiotic stress: molecular mechanisms. *Plants*. **3**(4): 458-475. https://doi.org/10.3390/plants3040458

Ruiz E., Rodríguez L., Alonso-Azcárate J., Rincón J. (**2009**) Phytoextraction of metal polluted soils around a Pb-Zn mine by crop plants. *International journal of phytoremediation*. **11**(4): 360-384. https://doi.org/10.1080/15226510802565568

Samaniego-Gámez B.Y., Garruña R., Tun-Suárez J.M., Kantun-Can J., Reyes-Ramírez A., Cervantes-Díaz L. (**2016**) *Bacillus* spp. inoculation improves photosystem II efficiency and enhances photosynthesis in pepper plants. *Chilean journal of agricultural research*. **76**(4): 409-416. https://doi.org/10.4067/S0718-58392016000400003

Shaikh S.S., Wani S.J., Sayyed R.Z. (**2018**) Impact of interactions between rhizosphere and rhizobacteria: a review. *Journal of bacteriology and mycology*. **5**(1): 1058.

Venkatachalam J., Mohan H., Seralathan K.K. (**2025**) Role of plant growth promoting bacteria in alleviating heavy metals induced oxidative stress in plant systems: a review. *Environmental science and pollution research*. **32**: 19619–19638. https://doi.org/10.1007/s11356-025-36828-z

Wang H., Xu R., You L., Zhong G. (**2013**) Characterization of Cu-tolerant bacteria and definition of their role in promotion of growth, Cu accumulation and reduction of Cu toxicity in *Triticum aestivum* L. *Ecotoxicology and environmental safety*. **94**: 1-7. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.04.005

Wani P.A., Khan M.S. (**2010**) *Bacillus species enhance* growth parameters of chickpea (*Cicer arietinum* L.) in chromium stressed soils. *Food and chemical toxicology*. **48**(11): 3262-3267. https://doi.org/10.1016/j.fct.2010.08.035

Wróbel M., Śliwakowski W., Kowalczyk P., Kramkowski K., Dobrzynski J. (**2023**) Bioremediation of heavy metals by the genus *Bacillus*. *International journal of environmental research and public health*. **20**(6): 4964. https://doi.org/10.3390/ijerph20064964

Wu J., Kamal N., Hao H., Qian C., Liu Z., Shao Y., Zhong X., Xu B. (**2019**) Endophytic *Bacillus megaterium* BM18-2 mutated for cadmium accumulation and improving plant growth in hybrid pennisetum. *Biotechnology reports*. **24**: e00374. https://doi.org/10.1016/j.btre.2019.e00374

Zhuang P., Wensheng S.H.U., Zhian L.I., Bin L.I.A.O., Jintian L.I., Jingsong S.H.A.O. (**2009**) Removal of Metals by Sorghum Plants from Contaminated Land. *Journal of environmental sciences*. **21**(10): 1432-1437. https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62436-5

Цитировать как

Сунгурцева И.Ю., Любунь Е.В., Голубев С.Н., Муратова А.Ю. (**2025**) Влияние ризобактерии *Bacillus* sp. Sn14 на растения *Sorghum bicolor* в условиях загрязнения грунта кадмием. *Экобиотех.* **8** (3): 356-375. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-25 EDN: EVZMHC

Cited as

Sungurtseva I.Yu., Lyubun Ye.V., Golubev S.N., Muratova A.Yu. (**2025**) Effect of rhizobacterium *Bacillus* sp. Sn14 on *Sorghum bicolor* plants grown in cadmium polluted soil. *Ecobiotech*. **8** (3): 356-375. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-25 EDN: EVZMHC (In Rus.)

Сведения об авторе/ах

Ирина Юрьевна Сунгурцева, Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов ФИЦ Саратовский научный центр РАН, Саратов, Россия. E-mail: airinmind@yandex.ru, AuthorID: 1290745, SPIN-код: 4753-5565, ORCID: 0000-0001-5079-2657, Scopus Author ID: 57216613448, WoS Research ID: HMO-9118-2023.

Елена Валентиновна Любунь, к.б.н., Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии им. Д.Н. Прянишникова, Москва, Россия. E-mail: lyubun@yandex.ru, AuthorID: 113312, SPIN-код: 5987-4660, ORCID: 0000-0002-8814-6949, Scopus Author ID: 8516211900, WoS Research ID: K-1759-2018.

Сергей Николаевич Голубев, к.б.н., Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов ФИЦ Саратовский научный центр РАН, Саратов, Россия. E-mail: sngolubev@rambler.ru, AuthorID: 93421, SPIN-код: 7618-4484, ORCID: 0000-0002-0021-4936, Scopus Author ID: 24597231000, WoS Research ID: K-1009-2018.

Анна Юрьевна Муратова, д.б.н., Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов ФИЦ Саратовский научный центр РАН, Саратов, Россия. E-mail: muratova_a@ibppm.ru, AuthorID: 94128, SPIN-код: 6418-9153, ORCID: 0000-0003-1927-918X, Scopus Author ID: 6601923461, WoS Research ID: O-8854-2015.

Information About the Author(s)

Irina Yu. Sungurtseva, Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, FRC Saratov Scientific Centre of RAS, Saratov, Russia. E-mail: airinmind@yandex.ru, AuthorID: 1290745, SPIN-код: 4753-5565, ORCID: 0000-0001-5079-2657, Scopus Author ID: 57216613448, WoS Research ID: HMO-9118-2023.

Yelena V. Lyubun, PhD in Biological Sciences, Pryanishnikov Institute of Agrochemistry, Moscow, Russia. E-mail: lyubun@yandex.ru, AuthorID: 113312, SPIN-код: 5987-4660, ORCID: 0000-0002-8814-6949, Scopus Author ID: 8516211900, WoS Research ID: K-1759-2018.

Sergey N. Golubev, PhD in Biological Sciences, Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, FRC Saratov Scientific Centre of RAS, Saratov, Russia. E-mail: sngolubev@rambler.ru, AuthorID: 93421, SPIN-код: 7618-4484, ORCID: 0000-0002-0021-4936, Scopus Author ID: 24597231000, WoS Research ID: K-1009-2018.

Anna Yu. Muratova, DSc in Biological Sciences, Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms, FRC Saratov Scientific Centre of RAS, Saratov, Russia. E-mail: muratova_a@ibppm.ru, AuthorID: 94128, SPIN-код: 6418-9153, ORCID: 0000-0003-1927-918X, Scopus Author ID: 6601923461, WoS Research ID: O-8854-2015.