



王秋平,常萌,卢磊.根际促生菌重金属胁迫下缓解植物应激的研究进展[J].黑龙江农业科学,2020(5):118-122.

根际促生菌重金属胁迫下缓解植物应激的研究进展

王秋平,常 萌,卢 磊

(东北林业大学 生命科学学院/东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室,黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:土壤重金属污染不仅会导致土壤恶化,抑制植物生长,还会通过食物链转移危害人类健康。研究发现,根际促生菌(PGPR)不仅可以降低重金属对植物的危害,还可以促进植物的生长,这些细菌可用于对植物重金属污染的土壤的修复。本文介绍了根际促生细菌在重金属胁迫下缓解植物应激的机理,主要包括植物激素调节、螯合作用、提高必需矿物元素的吸收、氧化还原和合成抗氧化酶,并对根际促生菌缓解植物重金属胁迫的应用进行了展望。

关键词:重金属;植物;根际促生菌;胁迫

目前,土壤重金属污染已成为最严重的环境危害之一^[1]。污染土壤常见的重金属有汞(Hg)、铬(Cr)、铅(Pb)、锌(Zn)、铜(Cu)、镍(Ni)、镉(Cd)、砷(As)等,因其在土壤中停留的时间很长,难以有效清除,进而严重影响植物的生长发育。重金属离子通过降低植物的蒸腾速率、气孔导度、木质部导管的大小和数量,引起植物水分胁迫,最终影响光合作用。许多重金属还会影响叶绿素生物合成、电子传递链、脂质过氧化等生理过程,导致植物生物量降低^[2]。此外,重金属还可以通过吸收渗透聚集到植物中,并随着食物链传递给人类并危害人类健康^[3]。

近几年研究结果表明,植物根系的根际促生菌可以改变土壤中重金属的流动性和生物利用度,有助于缓解重金属胁迫下植物的应激反应,并促进植物生长。根际促生菌(PGPR)是一种定殖于植物根系,对植物生长有促进作用的微生物^[4]。这类微生物可以通过植物激素调节、产有机酸、螯合作用、提高必需矿物元素的吸收、氧化还原作用及合成抗氧化酶等机制,促进植物的生长并促进植物在应激条件下的适应性,减轻重金属胁迫下植物产生的一系列应激反应,从而减少重金属污染物对植物的有害影响。本文对根际促生细菌在重金属胁迫下缓解植物应激的机理进行了介绍,主要包括植物激素调节、螯合作用、提高必需矿物

元素的吸收、氧化还原和合成抗氧化酶等,并对今后根际促生菌的研究及应用提出了展望。

1 PGPR在缓解植物重金属胁迫中的作用机制

重金属通过干扰植物对必需养分的吸收和分配,导致植物必需养分的缺乏和失衡,产生氧化应激,最终使植物的生长受到影响^[5]。在重金属胁迫下,根际促生菌与植物之间的相互作用对双方的适应和生存起着重要的作用。有些生长在重金属污染土壤上的根际细菌可以促进植物生长,提高植物对金属胁迫的抵抗力,增加植物生物量。其作用机制包括5个方面。

1.1 植物激素调节

植物激素是由植物自身代谢产生的一类有机物质,在较低浓度下就有明显生理效应的微量物质^[6]。植物经常受到包括重金属在内的多种环境压力,进而产生应激反应。许多PGPR能够通过产生植物激素、调节激素水平等方式缓解重金属胁迫下植物的应激反应^[7]。

1.1.1 吲哚乙酸(IAA) IAA是常见的植物激素之一,其可以通过提高细胞防御系统的协调能力来促进植物对外部不利条件的适应,以及植物细胞的生长和植物组织的伸长,同时增加根表面积^[8],有利于植物从土壤中获得更多的营养和水分。当 Cu^{2+} 存在时,*Bacillus aryabhattai* SMT48的IAA的产量是不含 Cu^{2+} 对照的两倍。将其接种于水稻种子,在 Cu^{2+} 胁迫下,与对照相比植株15 d后根系长度增加约244%,并促进了根毛的形成^[9]。*Caulobacter flavus* RHGG3^T在体外能产 $11.58 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ IAA,对 Pb^{2+} 的耐受性为 $0.4 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$,与未接种的西瓜相比,接种该菌株

收稿日期:2020-02-27

基金项目:中央高校基本科研业务费专项基金项目(2752 017CA22)。

第一作者:王秋平(1995-),女,在读学士,专业方向为根际促生菌研究。E-mail:wang331995@163.com。

通信作者:卢磊(1982-),男,博士,副教授,从事根际促生菌研究。E-mail:lulei82@126.com。

后西瓜枝条和根长分别提高了22.1%和43.7%,侧根总数增加了55.9%^[10]。当浓度范围为0~200 mg时,Pb²⁺对*Bacillus* sp. YM-1产生IAA的有积极的影响,当200 mg·L⁻¹ Pb²⁺存在时,该菌可产生66.29 mg·L⁻¹ IAA,是未处理浓度的2.5倍以上。此外,接种该菌能有效地降低小白菜根和茎中Pb²⁺的含量。在Pb²⁺胁迫下,非接种组根中Pb²⁺含量为0.004~33.781 mg·kg⁻¹,接种组为0.001~4.537 mg·kg⁻¹^[11]。总的来说,细菌产生的IAA可以通过诱导生理变化促进金属胁迫植物对金属的适应和耐受,减轻植物体内金属诱导胁迫的应激反应,还可以通过植物根系的增殖促进营养物质的吸收进而促进植物在重金属污染土壤中的生长。

1.1.2 乙烯 乙烯也是一种常见的植物激素,在诱导植物的各种生理变化中起着关键作用,但乙烯的含量过高也会对植物的生长产生影响。重金属胁迫下的植物中乙烯含量会增加,这种激素的浓度升高,会阻碍侧根的生长、根系伸长和根毛的形成,抑制了植物的生长^[12]。

重金属胁迫下有些PGPR能够产生ACC脱氨酶,该酶能代谢乙烯合成前体氨基环丙烷羧酸(ACC),将其水解成氨和 α -酮丁酸酯来调节植物内的乙烯含量^[13]。如在Pb²⁺胁迫下的甘蓝型油菜接种产ACC脱氨酶的*Bacillus* spp. Q2BJ1后,与未接种对照相比,根干重和芽干重分别增加了88%和32%^[14],在含有250 mg·L⁻¹ Zn²⁺的土壤中接种能够产生ACC脱氨酶的根际促生菌*Rhodococcus erythropolis* EC34和*Arthrobacter* sp. EC10,与未接种对照相比,分别使白三叶草幼苗茎长增加了64%和96%^[15]。说明PGPR产生的ACC脱氨酶可以缓解重金属对植物的不良影响,并水解ACC促进根的生长。总的来说,产生ACC脱氨酶的PGPR可以通过降低胁迫乙烯增加根系生长和根系长度,从而增加植物生长和根系分泌物,促进了重金属污染土壤中植物的生长。

此外,有些PGPR能够产生其他植物激素如水杨酸、赤霉素和细胞分裂素,也可以通过调节多种适应性反应(如调节生长、发育、营养分配),帮助植物适应重金属胁迫^[16]。

1.2 螯合作用

在重金属污染的土壤中,植物和微生物释放的有机螯合化合物能够清除吸附位点的重金属离子,对植物起到保护作用。PGPR通过诱导金属结合肽进行金属螯合,可以消除游离重金属离子对植物的毒害作用^[17]。促进植物对重金属的螯合、分隔、木质部装载和运输,PGPR产生的常见

螯合剂有有机酸、铁载体、细胞外多聚物、金属硫蛋白和多胺等。

1.2.1 有机酸 部分PGPR能够产有机酸,其包括草酸、葡萄糖酸、乙酸和柠檬酸等^[18],产生有机酸的PGPR能够减轻植物中的金属胁迫,并通过形成络合物来帮助生长在重金属污染土壤中的植物生存和生长。反过来可以降低游离重金属离子对植物的影响^[19]。*Enterobacter asburiae* PSI3是一种能产生葡萄糖酸的PGPR,将其接种于生长在Cd²⁺污染土壤的绿豆根部,由于微生物有机酸对重金属的亲合力高于必需营养素,使得Cd²⁺被葡萄糖酸螯合,最终植株根系密度是对照的3.3倍,说明该PGPR可以保护绿豆幼苗免受高浓度Cd²⁺的毒害^[20]。

1.2.2 铁载体 重金属条件下PGPR以铁蛋白的形式合成螯合剂,这些螯合剂与重金属结合,并通过络合反应降低生物利用度^[21]。*Pseudomonas putida* KNP9在SSM培养基中可产生96.6 mg·L⁻¹铁载体,在110 μ mol·L⁻¹ Cd²⁺的存在下,接种*P. putida* KNP9的绿豆与对照组相比根系和地上部分别增加了16.48%和28.80%,并减少了对Cd²⁺的吸收^[22]。在As⁵⁺的存在下,接种产铁载体的根际促生菌*Bacillus flexus* ASO-6,由于As⁵⁺对铁载体具有很高的亲合力,可与铁载体结合使其不溶于土壤,降低了土壤的毒性,因此能够显著提高水稻根系生物量,叶绿素和类胡萝卜素含量,此外,接种细菌后籽粒中As⁵⁺的积累量显著降低^[23]。

综上所述,PGPR分泌的铁载体能够溶解出矿物中的重金属,降低宿主植物对某些重金属的利用率。

1.2.3 细胞外多聚物 细胞外多聚物(EPS)是微生物分泌到环境中的高分子量天然聚合物^[24]。细菌EPS是由许多细胞外物质,如多糖、蛋白质等化合物组成的,生物膜的结构主要是由这些化合物构成的,它们以黏液的形式附着在细菌的细胞表面,可以与重金属结合,从而阻止细菌细胞过量摄入这些金属^[25]。在Cd²⁺胁迫下,根际促生菌*P. putida* X4产生的胞外聚合物的羧基和磷酸基团通过螯合作用吸附Cd²⁺,降低了其对小白菜的毒性,与未接种对照相比小白菜地上、地下部分对Cd²⁺的吸收分别下降10.0%~62.0%和8.1%~60.1%,且生物量与未接种相比增加了2.4~6.1倍^[26]。因此,PGPR产生的EPS可通过与有毒重金属的络合降低其在土壤中的迁移率和对植物的毒害作用。

1.2.4 金属硫蛋白和多胺 金属硫蛋白(MTs)

和多胺(PAs)参与植物对重金属胁迫的反应,其具有很强的重金属结合能力以及植物在重金属胁迫下更普遍的应激反应机制^[27]。在重金属胁迫下,MTs和PAs影响与重金属耐受有关的蛋白质的基因表达,该基因的表达在转录水平和翻译水平都发生了广泛的变化^[28]。在 Cu^{2+} 胁迫下,接种*Glomus mosseae*的白杨植株对重金属的耐受性增加,是因为MTs和PAs(膜稳定剂和自由基清除剂)生物合成基因的PaADC、PaSPDS1和PaSPDS2表达增加。该研究表明,MTs和PAs可以保护植物免受重金属胁迫^[29]。接种*G. intraradices*可诱导PAMT 1, PaMT 2, PAmt 3、PaSPDS 1、PaSPDS 2和PaADC基因的表达,促进了 Zn^{2+} 胁迫下番茄的生长,增加了在污染土壤上植物的生物量,而这些基因在对照中没有表达^[30]。

1.3 提高植物对必需矿物元素的吸收

在重金属条件下,有毒重金属干扰植物对必需营养物质的吸收和分配,导致营养缺乏和失衡。例如, Cd^{2+} 与一些化学性质几乎相似的矿物质营养素(Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Zn^{2+} 和 Fe^{2+})竞争,从而导致植物中这些矿物质的短缺^[31]。所以,PGPR可提高对必需营养元素的吸收,从而增加这些植物对重金属的抗性^[32]。在 Pb^{2+} 胁迫下,接种根际促生菌*Phyllobacterium myrsinacearum* RC6b使紫色苜蓿地上部分的 Zn^{2+} 浓度增加了24.8%~35.6%,并且植株地上部生物量比对照增加了17.2%~19.9%^[33]。*Arthrobacter nitroguajacolicus*产生的草酸能够促进 Ni^{2+} 增溶,将这些PGPR菌株接种于 Ni^{2+} 污染土壤中的植物根际进行试验,与未接种对照相比,毛茛梅幼苗 Ni^{2+} 浓度和生物量显著增加。通过向金属胁迫植物提供营养物质,降低植物根系周围自由基的形成,保护微生物激素免受金属诱导的氧化损伤,间接促进植物生长^[34]。

1.4 氧化还原反应

在重金属环境下,PGPR能够通过氧化还原反应来改变重金属的价态和存在形态,使其转化为低毒或无毒性形式,从而减轻对植物的毒害^[35]。从 As^{3+} 污染土壤中分离到的*Bacillus* sp.和*Geobacillus stearothermophilus*能有效地将 As^{3+} 移动至毒性较小的 As^{5+} 形式^[36]。在 Cr^{6+} 污染土壤中,*P. aeruginosa* OSG41的接种分别使鹰嘴豆的根、芽和籽粒对 Cr^{6+} 的吸收量降低了36%、38%和40%,同时提高了植株的生长性能。这些研究表明,*P. aeruginosa* OSG41能使土壤中流动和有毒的 Cr^{6+} 降低为无毒和不流动的

Cr^{3+} ^[37]。菌株*Cellulosimicrobium cellulans* KUCr3在 $2\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{Cr}^{6+}$ 存在下能正常生长,并能将有毒的 Cr^{6+} 还原为 Cr^{3+} ,120 h内还原几乎培养基中95%的 Cr^{6+} ,接种到辣椒根际后,与对照相比,植株芽和根中的 Cr^{6+} 分别减少了37.23%和56.70%^[38]。

1.5 合成抗氧化酶

重金属可诱导菌株产生氧自由基,它通过干扰光合作用过程和取代特定酶结合位点上的阳离子来引起植物的氧化应激^[39],会引起氧化还原稳态失衡,逐渐损害植物细胞,加速衰老,甚至导致植物细胞死亡^[40]。有些PGPR可以促进植物细胞合成多种抗氧化酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)等,这些抗氧化酶的合成有利于植物的生长,可以清除活性氧(ROS),减少由氧化应激诱导的损伤^[41]。*E. aerogenes* MCC 3092接种于 Cd^{2+} 胁迫下的水稻幼苗后,与对照相比,SOD活性显著提高,脂质过氧化终产物MDA含量显著降低,总糖含量显著增加,菌株通过清除由应激产生的自由基来减轻 Cd^{2+} 的毒性作用^[42]。*P. myrsinacearum* RC6b通过抑制活性氧积累和脂质过氧化,显著提高了紫色苜蓿的抗氧化能力,减轻 Cu^{2+} 对苜蓿的损伤^[43]。在 Zn^{2+} 污染的土壤中接种*P. aeruginosa*,小麦叶片可溶性总蛋白增加80%,不加菌的污染土壤可溶性总蛋白下降56.5%,而MDA含量也从145%降低为65%^[44]。因此,PGPR可通过合成抗氧化酶降低植物在重金属胁迫下的应激反应并促进植物生长。

2 展望

重金属严重影响植物的生长发育,某些PGPR能缓解甚至消除重金属对植物的影响。利用具有上述特性的根际促生细菌处理受重金属污染的土壤,是一种绿色又安全的方法,但目前关于根际促生菌的研究应用还存在着一些问题,今后的研究方向应该从以下几个方面进行:第一,大多数土壤同时受到多种重金属的污染,而对根际促生菌的研究大多局限在对单一重金属的抗性筛选,应筛选对多种重金属都具有良好抗性的PGPR;第二,对耐重金属毒性的PGPR针对不同环境的解毒机制了解还不够深入,今后应重点研究耐重金属毒性的PGPR对不同地理区域不同植物的影响;第三,在温室或实验室条件下获得的结果可能与实地应用效果有差异,还应进行进一步的实地研究,以评价这种技术在农业生产系统中的潜力,并评价其对作物生长和土壤的影响;第四,单一PGPR在野外等自然条件下使用时可能由于

环境不同导致根际和根内植物定殖不足,从而降低效果^[45],为了克服环境导致的差异性,可将具有多种促生特性的 PGPR 菌株共接种。另外,随着分子生物学的发展,将有可能实现对微生物的定向改造,可大量获得具有上述特征的理想 PG-PR。

参考文献:

- [1] Dimkpa C, Weinand T, Asch F. Plant-rhizobacteria interactions alleviate abiotic stress conditions[J]. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(12): 1682-1694.
- [2] Banik A, Pandya P, Patel B, et al. Characterization of halotolerant, pigmented, plant growth promoting bacteria of groundnut rhizosphere and its in-vitro evaluation of plant-microbe protocoeperation to withstand salinity and metal stress[J]. Science of The Total Environment, 2018, 630: 231-242.
- [3] 潘凤山. 东南景天促生菌提高植物萃取镉效率及其机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2016.
- [4] 曾加会, 潘元媛, 阮迪申, 等. 植物根际促生菌及丛枝菌根真菌协助植物修复重金属污染土壤的机制[J]. 微生物学通报, 2017, 44(5): 1214-1221.
- [5] Sharma R K, Archana G. Cadmium minimization in food crops by cadmium resistant plant growth promoting rhizobacteria[J]. Applied Soil Ecology, 2016, 107: 66-78.
- [6] 马莹, 骆永明, 滕应, 等. 根际促生菌及其在污染土壤植物修复中的应用[J]. 土壤学报, 2013(5): 171-181.
- [7] Verbon E H, Liberman L M. Beneficial microbes affect endogenous mechanisms controlling root development [J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(3): 218-229.
- [8] Marulanda A, Barea J M, Azcón R. Stimulation of plant growth and drought tolerance by native microorganisms (AM fungi and bacteria) from dry environments: mechanisms related to bacterial effectiveness[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2009, 28(2): 115-124.
- [9] Mesa J, Mateos-Naranjo E, Caviedes M A, et al. Scouting contaminated estuaries: heavy metal resistant and plant growth promoting rhizobacteria in the native metal rhizocumulator *Spartina maritima* [J]. Marine Pollution Bulletin, 2015, 90(1-2): 150-159.
- [10] Yang E, Sun L, Ding X, et al. Complete genome sequence of *Caulobacter flavus* RHGG3^T, a type species of the genus *Caulobacter* with plant growth-promoting traits and heavy metal resistance[J]. Biotech, 2019, 9(2): 42.
- [11] Yu S, Liang J, Bai X, et al. Inoculation of plant growth-promoting bacteria *Bacillus* sp. YM-1 alleviates the toxicity of Pb to pakchoi[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(28): 28216-28225.
- [12] Ma Y, Rajkumar M, Zhang C, et al. Beneficial role of bacterial endophytes in heavy metal phytoremediation[J]. Journal of Environmental Management, 2016, 174: 14-25.
- [13] Hassan W, Bashir S, Ali F, et al. Role of ACC-deaminase and/or nitrogen fixing rhizobacteria in growth promotion of wheat (*Triticum aestivum* L.) under cadmium pollution[J]. Environmental Earth Sciences, 2016, 75(3): 267.
- [14] Zhang Y, He L, Chen Z, et al. Characterization of lead-resistant and ACC deaminase-producing endophytic bacteria and their potential in promoting lead accumulation of rape[J]. Journal of Hazardous Materials, 2011, 186(2-3): 1720-1725.
- [15] Pereira S I A, Barbosa L, Castro P M L. Rhizobacteria isolated from a metal-polluted area enhance plant growth in zinc and cadmium-contaminated soil[J]. International Journal of Environmental Science and Technology, 2015, 12(7): 2127-2142.
- [16] Hayat Q, Hayat S, Irfan M, et al. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review[J]. Environmental and Experimental Botany, 2010, 68(1): 14-25.
- [17] Cai Y, Ma L Q. Metal tolerance, accumulation, and detoxification in plants with emphasis on arsenic in terrestrial plants [M]. Washington, DC: American Chemical Society, 2003.
- [18] Li W C, Ye Z H, Wong M H. Metal mobilization and production of short-chain organic acids by rhizosphere bacteria associated with a Cd/Zn hyperaccumulating plant, *Sedum alfredii*[J]. Plant and Soil, 2010, 326(1-2): 453-467.
- [19] Etesami H. Bacterial mediated alleviation of heavy metal stress and decreased accumulation of metals in plant tissues: mechanisms and future prospects[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2018, 147: 175-191.
- [20] Kavita B, Shukla S, Kumar G N, et al. Amelioration of phytotoxic effects of Cd on mung bean seedlings by gluconic acid secreting rhizobacterium *Enterobacter asburiae* PSI3 and implication of role of organic acid[J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2008, 24(12): 2965-2972.
- [21] Gadd G M. Metals, minerals and microbes: geomicrobiology and bioremediation [J]. Microbiology, 2010, 156(3): 609-643.
- [22] Tripathi M, Munot H P, Shouche Y, et al. Isolation and functional characterization of siderophore-producing lead- and cadmium-resistant *Pseudomonas putida* KNP9 [J]. Current Microbiology, 2005, 50(5): 233-237.
- [23] Das S, Jean J S, Chou M L, et al. Arsenite-oxidizing bacteria exhibiting plant growth promoting traits isolated from the rhizosphere of *Oryza sativa* L.: implications for mitigation of arsenic contamination in paddies[J]. Journal of Hazardous Materials, 2016, 302: 10-18.
- [24] Staudt C, Horn H, Hempel D C, et al. Volumetric measurements of bacterial cells and extracellular polymeric substance glycoconjugates in biofilms[J]. Biotechnology and Bioengineering, 2004, 88(5): 585-592.
- [25] Davey M E, O'toole G A. Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics[J]. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 2000, 64(4): 847-867.
- [26] Xu X, Huang Q, Huang Q, et al. Soil microbial augmentation by an EGFP-tagged *Pseudomonas putida* X4 to reduce phytoavailable cadmium[J]. International Biodeterioration & Biodegradation, 2012, 71: 55-60.
- [27] Sziderics A H, Rasche F, Trognitz F, et al. Bacterial endophytes contribute to abiotic stress adaptation in pepper plants (*Capsicum annuum* L.) [J]. Canadian Journal of

- Microbiology, 2007, 53(11): 1195-1202.
- [28] Ouziad F, Hildebrandt U, Schmelzer E, et al. Differential gene expressions in arbuscular mycorrhizal-colonized tomato grown under heavy metal stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2005, 162(6): 634-649.
- [29] Ullah A, Heng S, Munis M F H, et al. Phytoremediation of heavy metals assisted by plant growth promoting (PGP) bacteria: a review [J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 117: 28-40.
- [30] Cicatelli A, Lingua G, Todeschini V, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi restore normal growth in a white poplar clone grown on heavy metal-contaminated soil, and this is associated with upregulation of foliar metallothionein and polyamine biosynthetic gene expression[J]. Annals of Botany, 2010, 106(5): 791-802.
- [31] DalCorso G, Manara A, Furini A. An overview of heavy metal challenge in plants: from roots to shoots[J]. Metalomics, 2013, 5(9): 1117-1132.
- [32] Ma Y, Oliveira R S, Freitas H, et al. Biochemical and molecular mechanisms of plant-microbe-metal interactions: relevance for phytoremediation[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 918.
- [33] Liu Z, Ge H, Li C, et al. Enhanced phytoextraction of heavy metals from contaminated soil by plant co-cropping associated with PGPR[J]. Water Air & Soil Pollution, 2015, 226(3): 29.
- [34] Becerra-Castro C, Kidd P, Kuffner M, et al. Bacterially induced weathering of ultramafic rock and its implications for phytoextraction[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2013, 79(17): 5094-5103.
- [35] Payne A N, DiChristina T J. A rapid mutant screening technique for detection of technetium [Tc (VII)] reduction-deficient mutants of *Shewanella oneidensis* MR-1[J]. FEMS Microbiology Letters, 2006, 259(2): 282-287.
- [36] Majumder A, Bhattacharyya K, Bhattacharyya S, et al. Arsenic-tolerant, arsenite-oxidising bacterial strains in the contaminated soils of West Bengal, India[J]. Science of the Total Environment, 2013, 463: 1006-1014.
- [37] Oves M, Khan M S, Zaidi A. Chromium reducing and plant growth promoting novel strain *Pseudomonas aeruginosa* OSG41 enhance chickpea growth in chromium amended soils[J]. European Journal of Soil Biology, 2013, 56: 72-83.
- [38] Chatterjee S, Sau G B, Mukherjee S K. Plant growth promotion by a hexavalent chromium reducing bacterial strain, *Cellulosimicrobium cellulans* KUCr3 [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2009, 25(10): 1829-1836.
- [39] Gratão P L, Polle A, Lea P J, et al. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier[J]. Functional Plant Biology, 2005, 32(6): 481-494.
- [40] Møller I M, Jensen P E, Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58: 459-481.
- [41] Miller G A D, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses[J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(4): 453-467.
- [42] Pramanik K, Mitra S, Sarkar A, et al. Alleviation of phytotoxic effects of cadmium on rice seedlings by cadmium resistant PGPR strain *Enterobacter aerogenes* MCC 3092[J]. Journal of Hazardous Materials, 2018, 351: 317-329.
- [43] Liu Z, Ge H, Li C, et al. Enhanced phytoextraction of heavy metals from contaminated soil by plant co-cropping associated with PGPR[J]. Water Air & Soil Pollution, 2015, 226(3): 29.
- [44] Islam F, Yasmeen T, Ali Q, et al. Influence of *Pseudomonas aeruginosa* as PGPR on oxidative stress tolerance in wheat under Zn stress[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2014, 104: 285-293.
- [45] Pishchik V N, Vorobyev N I, Chernyaeva I I, et al. Experimental and mathematical simulation of plant growth promoting rhizobacteria and plant interaction under cadmium stress[J]. Plant and Soil, 2002, 243(2): 173-186.

Research Progress of Plant Stress Alleviation Under Heavy Metal Stress by Plant Growth Promoting Rhizobacteria

WANG Qiu-ping, CHANG Meng, LU Lei

(Key Laboratory of Saline Alkali Vegetation Restoration and Reconstruction, Ministry of Education, School of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: Soil heavy metal pollution will not only lead to soil deterioration, inhibit plant growth, but also harm human health through food chain transfer. It is found that PGPR can not only reduce the harm of heavy metals to plants, but also promote the growth of plants. These bacteria can be used to repair heavy metal contaminated soil. This paper introduced the mechanism of rhizosphere growth promoting bacteria in alleviating plant stress under heavy metal stress, mainly including plant hormone regulation, chelation, increasing the absorption of essential mineral elements, oxidation-reduction and synthesis of antioxidant enzymes, and prospects the application of rhizosphere growth promoting bacteria in alleviating plant heavy metal stress.

Keywords: heavy metal; plants; PGPR; stress