РОЛЬ РОСТОСТИМУЛИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ В АККУМУЛИРОВАНИИ СЕЛЕНА РАСТЕНИЯМИ

THE ROLE OF GROWTH PROMOTING BACTERIA IN SELENIUM ACCUMULATION BY PLANTS

Голубкина Н.А. ¹ – доктор с.-х. наук, главный научный сотрудник лабораторно-аналитического центра

Соколова А.Я. ² – кандидат биол. наук, доцент кафедры безопасности жизнедеятельности.

Синдирева А.В. ³ – доктор с.-х. наук, профессор

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский НИИ селекции и семеноводства овощных культур» (ФГБНУ ВНИИССОК)

143080, Россия, Московская обл.,

Одинцовский р-н, п.ВНИИССОК, ул.Селекционная, д.14

E-mail: segolubkina45@gmail.com

² Московский государственный университет пищевых производств
125080, Россия, Москва, Врубеля, 12

³ ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина»

644008, Россия, г. Омск, Институтская площадь, д.1

Golubkina N.A. ¹,

Sokolova A.J. ²,

Sindireva A.V. ³

¹ Federal State Budgetary Research Institution

'All-Russian Research Institute

of Vegetable Breeding and Seed Production'

143080, Russia, Moscow region, Odintsovo district, p. VNISSOK,

Selectionnaya St, 14

E-mail: segolubkina45@gmail.com

² Moscow state University of Food Technology

125080, Russia, Moscow, Vrubelya St, 12

³ Federal State Budgetary Educational

Institution of the Higher Education

'Omsk State Agrarian University named

after P.A. Stolypin'

644008, Russia, Omsk, Institutskaia square, 1

*Широкое распространение селенодефицита среди населения разных стран мира и связанные с этим сердечно-сосудистые и онкологические заболевания определяют необходимость разработки технологий повышения уровней аккумуляции микроэлемента сельскохозяйственными растениями. Наряду с биологически активными добавками к пище корневое и внекорневое внесение селена при выращивании растений являются в настоящее время наиболее распространенными подходами к решению проблемы селенодефицита. В то же время определенным недостатком биофортификации растений селеном является низкое усвоение микроэлемента растениями и связанная с этим возможность загрязнения окружающей среды микроэлементом. Обзор посвящен новому направлению в повышении уровня селена в продукции растениеводства путем использования ризобактерий. В работе рассматриваются вопросы распространенности селенозависимых бактерий, их участия в кругообороте селена, механизма взаимосвязи бактерии-селен-растения, роли летучих соединений, выделяемых ризобактериями, в аккумуляции растениями селена. Отдельно рассматриваются вопросы устойчивости ризобактерий *Microbacterium oxydans*, выделенных из *Cardamine hupingshanensis* и проявляющих необычайно высокую устойчивость в воздействию микроэлемента и способность направленно синтезировать селеноцистин.*

Ключевые слова: селен, ростостимулирующие ризобактерии, биофортификация

*Selenium deficiency is widespread among the human populations of different countries of the world and associating with cardiovascular diseases and cancer that determines the necessity to develop new technology needs to increase selenium accumulation levels by agricultural crops. Besides that, the utilization of selenium containing food supplements, soil and foliar application of selenium salts are the most popular approach to resolve the selenium deficiency problem. At the same time there is a certain drawback of selenium plant biofortification, which is a low accumulation of the element, and as a result, the possibility of environmental pollution caused the element. The review is devoted to a new direction in improving plant selenium accumulation via utilization of rhizobacteria; their participation in selenium cycle; mechanism of bacteria-selenium-plant interaction; the role of volatile compounds, released by rhizobacteria, on selenium accumulation. The questions that were separately considered were regarding rhizobacteria *Microbacterium oxydans* extracted from *Cardamine hupingshanensis* that had an exceptionally high resistance to selenium impact and ability to synthesize selenocystin.*

Keywords: selenium, growth-promoting rhizobacteria, biofortification

Широкое распространение селенодефицита среди населения разных стран мира и связанные с этим явлениями хронические заболевания, такие как различные формы рака и сердечно-сосудистые заболевания, обуславливают интенсивные поиски агрохимических методов решения проблемы путем повышения уровней аккумуляции микроэлемента сельскохозяйственными культурами, являющимися первым звеном переноса селена из почвы в организм человека (Голубкина, Папазян, 2006). Значительные успехи в вопросах биофортификации путем корневого или внекорневого внесения солей селена, тем не менее, имеют определенные недостатки, связанные с низким процентом усвоения вносимого микроэлемента растениями и возможностью загрязнения окружающей среды селеном, способным проявлять токсическое действие при повышенных концентрациях (Haug et al, 2007).

Располагаясь в 6 группе периодической системы Менделеева, селен может присутствовать в почве в виде селенатов (Se^{+6}), селенитов (Se^{+4}), селенидов (Se^{-2} , преимущественно органических производных) и элементарного наноразмерного селена (Se^0). Содержание подвижных биодоступных для растений форм селена в почве зависит от характера почвы (в частности, содержания глины), pH, окислительно-восстановительного потенциала и в значительной степени определяется присутствием в ризосфере ростостимулирующих бактерий (РСБ) и грибов.

Ризосфера представляет собой зону почвы, непосредственно связанную с секрецией веществ корнями растений. Огромное количество ризосферных микроорганизмов (или ростостимулирующих ризобактерий, РСБ), симбиотически связанных с растением-хозяином, активно участвует в росте и развитии растения и адаптации к различным условиям окружающей среды, к стрессовым условиям и особенно сильно выражается в условиях дефицита питания (Hawkesford et al, 2007).

Наиболее изученными для ризобактерий является способность улучшать биодоступность макроэлементов, таких как фосфор и азот (Ahemada, Kibret, 2014). Секреция корнями растений органических соединений не только обес-

печивает питанием почвенные бактерии, но также ингибирует развитие патогенов и определяет состав и разнообразие микробиоты в ризосфере. Некоторые штаммы РСБ могут синтезировать и выделять нелетучие фитогормоны, антибиотики, сидерофоры и т.п. (Ahemada, Kibret, 2014), а также летучие органические соединения, оказывающие мощное положительное действие на растения (Wang et al, 2017).

Высокие концентрации селена являются токсичными для большей части растений и микроорганизмов. В этих условиях (районы селенозов) природная селекция селеноустойчивых видов привела к возникновению растений - гипераккумуляторов селена и селенозависимых штаммов почвенных бактерий (Pilon-Smith, 2015; de Souza et al, 1999). В настоящее время накоплен обширный материал по участию микроорганизмов почвы в окислительно-восстановительных реакциях между Se^{+6} , Se^{+4} , Se^{-2} и Se^0 (Dwivedi et al, 2013), обеспечивающих, с одной стороны, защиту бактерий и растений от токсического действия селена, с другой – эффективное усвоение микроэлемента растениями.

В зависимости от характера взаимосвязи с поступающим из окружающей среды селеном почвенные бактерии подразделяют на селеноустойчивые формы и формы, использующие микроэлемент в качестве источника энергии. Первые обитают преимущественно в аэробных условиях, обеспечивая собственную защиту от токсического действия селена благодаря использованию различных ферментов, чаще всего глутатион редуктаз (Ridley et al, 2006; Watts et al, 2003). Вторые способны жить в анаэробных системах, используя селенаты и селениты как единственный акцептор электронов в процессе дыхания (Ormland et al, 2004). Эти формы составляют наибольшую часть селенозависимых бактерий (Ormland et al, 2004). Наиболее распространенной среди бактерий этой группы является *Thauera selenatis* (Schroder et al., 1997). Описаны селенозависимые штаммы *Pseudomonas aeruginosa*, *Bacillus sp*, *Enterobacter sp*, *Stenotrophomonas sp*, *Pantoea sp*, *Acinetobacter sp.*, *Klebsiella sp* (Prakash et al, 2009; Yadav et al, 2008; Dhanjal, Cameotra, 2010; Dwivedi et al,

2013; Acuna et al, 2013). Бактерии, принадлежащие *Firmicutes* (*Bacillus*, *Paenibacillus*), и протеобактерии (*Pseudomonas*, *Enterobacter*), стимулируют химические превращения селена посредством окисления, восстановления и метилирования в почвах, загрязненных селеном (Losi, Frankenberger 1997; Fordyce 2007; Fernandez-Martinez and Charlot, 2009). Селенозависимые бактерии, осуществляющие метаболизм микроэлемента (Acuna et al, 2013), широко распространены в океанах, водных седиментах, заболоченных почвах, почве и ризосфере растений (Dhanjal, Cameotra, 2010; Baesman et al, 2009; Hunter et al, 2009). Быстрое появление селенозависимых бактерий в условиях обогащения растений микроэлементом предполагает широко распространение первых как в почвах, характерных для районов селенозов, так и почвах с низким уровнем микроэлемента. Первое описание штамма *Thauera selenatis*, использующего селен для дыхания и восстанавливающего Se^{+6} до Se^0 , было сделано в 1993 году (Macy et al, 1993). Использование соединений селена в дыхании характерно для бактерий разных филогенетических групп:

грамположительных, β -, γ и ϵ -протеобактерий, указывающих на их широкое распространение (Macy et al, 1993; Newman et al, 1997; Blum et al, 1998). Установлено, что среди РСБ эндофитные бактерии *Bacillus sp*. E5 и *Acinetobacter sp*. E6.2 в 3-9 раз более устойчивы к воздействию селена, чем ризобактерии (Durán et al. 2014; Etesami et al. 2014; Acuña et al. 2013), что делает их применение более перспективным в обогащении растений селеном. Симбиоз с арбускулярными микоризными грибами может вносить дополнительный вклад в повышение уровня селена в растениях и усиление антиоксидантного статуса растений (Durán et al. 2014). Описана повышенная устойчивость *Pseudomonas sp*. к высоким (до 150 мМ) концентрациям селена, а также присутствие наночастиц селена и органических форм последнего в *Bacillus sp*. E5 и *Acinetobacter sp*. E6.2 (Mora et al, 2015),

С другой стороны, следует отметить, что отдельные штаммы ризобактерий способны не только увеличивать, но и снижать уровень аккумуляции микроэлемента. Так, отдельные бактерии рода *Klebsiella* относят к селеноустой-

1. Селенозависимые ростостимулирующие ризобактерии, использующиеся для обогащения сельскохозяйственных растений селеном

Растение	Бактерии	Литература
Triticum aestivum	Протеобактерии Ps33, эндоспорообразующие грамотрицательные бактерии B100	Oancea et al, 2014
	Bacillus cereus-YAP6 и Bacillus licheniformis-YAP7	Yasin et al, 2015a
	Enterobacter sp. B16, Stenotrophomonas sp. B19	Acuna et al, 2013
	Enterobacter sp. B16, Stenotrophomonas sp. B19, Pseudomonas sp. R12, Bacillus sp. R8	Duran et al, 2013.
Arabidopsis	Bacillus amyloliquefaciens BF06	Wang et al, 2017
B. juncea	Селеноустойчивые штаммы бактерий G1 и G2	Yasin et al, 2015
Cardamine hupingshanensis	Microbacterium oxydans, грамположительные бактерии семейства Brevibacterium frigoritolerans	Tong et al, 2014

чивым бактериям, однако описано двукратное снижение уровня селена в газонных травах (райграс, овсяница луговая) при использовании *Klebsiella planticola* и *Klebsiella pneumoniae* (Соколова, 2006).

Попытки применения РСБ для обогащения сельскохозяйственных бактерий селеном начаты только в последние годы. При этом объектом исследования, как правило, оказывается пшеница, что, несомненно, связано с тем, что именно пшеница является важнейшим источником микроэлемента для человека, и известна прямая корреляция между селеновым статусом населения и содержанием микроэлемента в зерне (Golubkina, Alfthan, 1999).

Исследования 2013 года на пшенице позволили выявить селенозависимые штаммы бактерий *Enterobacter* sp. B16, *Stenotrophomonas* sp. B19 (Acuna et al, 2013; Duran et al, 2013), а также *Pseudomonas* sp. R12, *Bacillus* sp. R8 (Duran et al, 2013), способные достоверно повышать содержание микроэлемента в наземной части растений.

Скрининг 262 бактериальных препаратов, выделенных из ризосферы корней пшеницы (Oancea et al, 2014), позволил выявить 2 селенозависимых штамма: протеобактерий *Proteobacteria phylum Ps33* и эндоспорообразующих грамотрицательных бактерий B100. Их использование при выращивании пшеницы обеспечивало значимое повышение уровня микроэлемента в наземной части без использования экзогенных источников микроэлемента.

В 2015 году исследования (Yasin et al, 2015a) двух штаммов селеноустойчивых бактерий *Bacillus cereus*-YAP6 и *Bacillus*

licheniformis-YAP7 при выращивании пшеницы показали, что бактериально инокулированные растения отличались большей массой и имели более высокие уровни селена, серы, кальция и железа в стеблях (375%, 40%, 55%, и 104%, соответственно) по сравнению с неинокулированными контрольными растениями, обработанными селеном. Уровень селена, серы, кальция и железа в зерне также оказался повышенным (на 154%, 85%, 60%, и 240%, соответственно). Оба штамма проявили устойчивость к другим токсичным элементам, таким как мышьяк, кадмий, кобальт, хром, медь, марганец и цинк. Оптимальные температура и pH для роста штаммов составили 37°C и pH 7, соответственно, хотя оба штамма могут расти хорошо в достаточно широком диапазоне температур (28...45°C) и щелочном pH. Оба штамма обладали высоким селеновосстанавливающим потенциалом, превращая 92% селенита в элементарный селен за 48 час.

Особый интерес представляют исследования по использованию селенозависимых бактерий при выращивании арабидопсиса (Wang et al, 2017). Установлено, что *Bacillus amyloliquefaciens* (штамм BF06) способны выделять летучие органические соединения, участвующие в ускорении роста, интенсификации фотосинтеза, проявлении индуцированной системной устойчивости и улучшении усвоения растениями некоторых нутриентов из почвы. Генетический анализ выявил существенные изменения под действием летучих соединений, выделяемых BF06 штаммом, в генах, ответственных за транспорт аминокислот, усвоение железа и перенос сульфатов, приводящих к усилению аккумуляции железа

и селена.

Показано, что РСБ могут участвовать во многих физиологических процессах растения-хозяина, не находясь в физическом контакте с корнями путем выделения летучих соединений [Ryu et al, 2003, 2004]. Исследования позволяют утверждать, что летучие соединения микроорганизмов являются новым типом регуляторов роста и развития растений [Wenke et al, 2010]. Интересно в связи с этим отметить, что, несмотря на то, что такие летучие соединения не содержат ни фитогормоны (например, ауксин или цитокинин), ни железо хелатирующие агенты (сидерофоры), они усиливают биосинтез эндогенных фитогормонов и усвоение железа растениями [Farg et al, 2013]. Предполагают, что летучие соединения микроорганизмов могут выступать в роли сигнальных молекул в симбиозе корни – микроорганизмы, участвуя в росте растений и повышении устойчивости к патогенам [Effmert et al, 2012; Farg et al, 2013]. В настоящее время установлено, что многие бактерии (например, *Paenibacillus* [Zhou et al, 2016, 2016a], *Bacillus* [Zhang et al, 2009], *Pseudomonas* [Park et al, 2015]) выделяют летучие соединения, активно участвующие во взаимодействии растения – микроорганизмы. Для *Bacillus subtilis* GB03 [Ryu et al, 2003] и *Pseudomonas chlororaphis* O6 [Cho et al, 2008], одним из таких летучих соединений является 2,3-бутандиол, способный регулировать рост растений и повышать стрессоустойчивость путем модуляции различных метаболических путей. Доказано, что растения, инокулированные штаммами *Bacillus*, и растения, обработанные экзогенным бутандиолом, проявляют повышенную

системную устойчивость. Кроме того, летучие соединения серы, в частности, диметил дисульфид *Bacillus* sp. B5 восстанавливают рост растений и усиливают аккумуляцию серы в условиях дефицита последней [Meldau et al, 2013]. Штамм BF06 селенозависимых бактерий *Bacillus amyloliquefaciens*, выделенный из почвы при обогащении растений селеном, синтезирует летучие соединения, способствующие росту растений и усилению усвоения растениями селена, путем регулирования некоторых генов, ответственных за биосинтез транспортеров сульфата.

В исследовании вторичного аккумуля-

лятора селена – индийской горчицы *Brassica juncea* (Yasin et al, 2015) при выращивании на почвах, загрязненных селеном (концентрация селена составила в почве около 8 мг Se/кг), были выделены селеноустойчивые бактерии G1 и G2. Накопление микроэлемента листьями горчицы достигало 711 мг Se/кг сухой массы, стручками – 276 мг/кг с.м., семенами 9 358 мг/кг с.м. Инокуляция растений с G1 бактериями приводила к ускоренному росту и повышению семенной продуктивности по сравнению с контрольными растениями и G2-инокулированными растениями. В варианте с использованием бактерий

G1 авторы отмечали повышение интенсивности фотосинтеза, устойчивой проводимости и уровня аккумуляции селена листьями и семенами на фоне отсутствия изменений в содержании серы. Эксперименты с применением антибиотика ампициллина показали, что такие бактерии ускоряют эмиссию селена на 35% и увеличивают аккумуляцию селена на 70%. По сравнению с растениями, выращиваемыми на стерильной среде, в присутствии РСБ индийская горчица накапливала в 5 раз больше селена в корнях, обеспечивая четырехкратное ускорение процесса эмиссии летучих соединений селена.

Литература

1. Голубкина Н.А., Папазян Т.Т. Селен в питании. Растения, животные, человек. - М. - Печатный город. - 2006.
2. Соколова А.Я. Изучение протекторного действия бактерий рода *Klebsiella* на газонные травы в условиях засоления почвы//канд. дисс. 2006.-М.-МСХА.
3. Acuca J.J., Jorquera M.A., Barra P.J., Crowley D.E., Mora M.L. Selenobacteria selected from the rhizosphere as a potential tool for Se biofortification of wheat crops//Biol. Fertil. Soils.- 2013-Vol.49-P. 175-185.
4. Ahemada M., Kibret M. Mechanisms and applications of plant growth promoting rhizobacteria: Current perspective// Journal of King Saud University Science-2014-Vol.26-P.1-20.
5. Baesman S., Stolz J., Kulp T., Oremland R. Enrichment and isolation of *Bacillus* *beveridgei* sp. nov., a facultative anaerobic haloalkaliphile from Mono Lake, California, that respire oxyanions of tellurium, selenium, and arsenic//Extremophiles. -2009.-Vol.13-P. 695-705.
6. Bao Z., Tian H., You Y., Wei C. High selenium content reduces cadmium uptake in *Cardamine hupingshanensis* (Brassicaceae). Conf. Global advances in selenium research from theory to application//Proc 4th Int conf on selenium in the environment and human health.-2015.-Vol.139.-P.43-48.
7. Blum, J.S., Burns Bindi, A., Buzzelli, J., Stolz, J.F., Oremland, R.S. *Bacillus* *arsenicosenensis*, sp. nov., and *Bacillus* *selenitireducens*, sp. nov.: two haloalkaliphiles from Mono Lake, California that respire oxyanions of selenium and arsenic//Arch Microbiol. -1998.-Vol.171.-P. 19-30.
8. Cho S.M., Kang B.R., Han S.H., Anderson A.J., Park J.Y., Lee Y.H., Cho B.H., Yang K.Y., Ryu C.M., Kim Y.C. 2R,3R-butanediol, a bacterial volatile produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6, is involved in induction of systemic tolerance to drought in *Arabidopsis thaliana*//Mol. Plant Microbe Interact.- 2008.-Vol. 21.-P.1067-1075.
9. de Souza M P., Chu D, Zhao M., Zayed A M., Ruzin S E, Schichnes D, Terry N Rhizosphere Bacteria Enhance Selenium Accumulation and Volatilization by Indian Mustard//Plant Physiol.- 1999.- Vol. 119.-P. 565-573.
10. Dhanjal S., Cameotra S.S. Aerobic biogenesis of selenium nanospheres by *Bacillus cereus* isolated from coalmine soil//Microb Cell Fact.- 2010.-Vol.9.-P.52 -63.
11. Durón P., Acuca J.J., Jorquera M.A., Azcyn R., Borie F., Comejo P., Mora M.L. Enhanced selenium content in wheat grain by coinoculation of selenobacteria and arbuscular mycorrhizal fungi: A preliminary study as a potential Se biofortification strategy//J. Cereal Sci. 2013.-P.275-280.
12. Durón P., Acuca J.J., Jorquera M.A., Azcyn R., Paredes C., Rengel Z., Mora M.L. Endophytic bacteria from selenium-supplemented wheat plants could be useful for plant-growth promotion, biofortification and *Gaeumannomyces graminis* biocontrol in wheat production//Biol. Fertil. Soils. -2014. -Vol.50. -P. 983-990.
13. Dwivedi S, Alkhedhairi AA, Ahamed M, Musarrat J. Biomimetic Synthesis of Selenium Nanospheres by Bacterial Strain JS-11 and Its Role as a Biosensor for Nanotoxicity Assessment: A Novel Se-Bioassay// PLoS One-2013-Vol.8(3):e57404. doi:10.1371/journal.pone.0057404
14. Effmert U., Kalderős, J., Warnke, R., Piechulla, B. Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil//J. Chem. Ecol.- 2012.-Vol. 38.-P. 665-703.
15. Etesami H., Mirseyed Hosseini H., Alikhani H.A. In planta selection of plant growth promoting endophytic bacteria for rice (*Oryza sativa* L.)//J. Soil. Sci. Plant Nutr. - 2014-Vol.14 (2)-P. 491-503.
16. Farag M.A., Zhang H., Ryu C.M. Dynamic chemical communication between plants and bacteria through airborne signals: Induced resistance by bacterial volatiles//J. Chem. Ecol.- 2013.-Vol.39.-P. 1007-1018.
17. Fernandez-Martinez, Charlot L. Selenium environmental cycling and bioavailability: a structural chemist point of view//Rev Environ Sci. Biotechnol. - 2009.-Vol.8. - 81-110.
18. Fordyce P. Selenium geochemistry and health//Ambio. - 2007. - Vol.36. - 94-97.
19. Golubkina NA, Alfthan G, The human selenium status in 27 regions of Russia// J Trace Elem Med Biol.-1999. - Vol.13(1-2). - P.15-
20. Haug A., Graham RD., Christophersen O., Lyons G.H. How to use the world's scarce selenium resources efficiently to increase the selenium concentration in food//Microb. Ecol. Health. - 2007. - Vol.19. - P. 209-228.
21. Hawkesford M.J., Zhao F.J. Strategies for increasing the selenium content of wheat//J. Cereal Sci. - 2007. -Vol.46. -P. 282-292.
22. Hunter WJ An *Azospira oryzae* (syn *Dechlorosoma suillum*) strain that reduces selenate and selenite to elemental red selenium//Curr Microbiol. - 2007. -. Vol.54. - P.376 -381.
23. Losi ME, Frankenberger WT Reduction of selenium oxyanions by *Enterobacter cloacae* SLD1a-1: isolation and growth of the bacterium and its expulsion of selenium particles//Appl Environ. Microbiol. -1997.- Vol.63. - P.3079-3084.
24. Macy JM, Lawson S, Demoldecker H Bioremediation of selenium

Такие растения содержали в экссудате корней неустойчивое к нагреванию соединение, которое при добавлении в ризосферу стерильных растений увеличивало накопление микроэлемента (de Souza et al, 1999).

В 2014 году установлен новый гипер-аккумулятор селена – *Cardamine hupingshanensis* (Tong et al, 2014). Основная форма аккумуляирования селена в этом растений – это селеноцистин, что авторы объясняют присутствием в растении селеноцистеин метилтрансферазы. Из *C. hupingshanensis* авторами был выделен устойчивый к селену штамм ризобактерий *Microbacterium oxydans*, представляющих

собой разновидность грамположительных бактерий и относящихся к семейству *Brevibacterium frigoritolerans*. Установлено, что штамм может расти в присутствии огромных концентраций селена (до 15,0 мгSe/л), образуя селеноцистин. Показано также, что при обогащении этих растений селеном выделенный штамм также снижает аккумуляирование растениями мышьяка, кадмия, цинка и марганца (Bao et al, 2015).

Суммируя выше сказанное, использование селенозависимых ростостимулирующих бактерий без или в совокупности с арбускулярными микоризными грибами открывает большие возмож-

ности в получении сельскохозяйственных растений, обогащенных селеном, что в свою очередь может стать экологически безопасным и основополагающим фактором в стратегии оптимизации селенового статуса животных и человека. Сравнительно небольшое количество исследований применения такой технологии в получении функциональных продуктов питания с повышенным содержанием микроэлемента свидетельствует о необходимости проведения более широкомасштабного изучения эффективности РСБ и механизма биологического действия на растения.

oxyanions in San Joaquin drainage water using *Thauera selenatis* in a biological reactor system//Appl Microbiol Biotechnol -1993.-Vol.40. - P.588–594.

25. Meldau, D.G.; Meldau, S.; Hoang, L.H.; Underberg, S.; Wunsche, H.; Baldwin, I.T. Dimethyl disulfide produced by the naturally associated bacterium *Bacillus* spB55 promotes *Nicotiana attenuata* growth by enhancing sulfur nutrition// Plant Cell -2013.-Vol. 25.-P. 2731–2747.

26. Mora M. L., Durón P., Acuña A. J., Cartes P., Demanet R., Gianfreda L. Improving selenium status in plant nutrition and quality//J. Soil Sci. Plant Nutr.- 2015.-Vol. 15 (2).-P. 486-503.

27. Newman DK, Kennedy EK, Coates J, Ahmann D, Ellis DJ, Lovley DR, Morel J Dissimilatory arsenate and sulfate reduction in *Desulfotomaculum auripigmentum*, sp. nov.//Arch. Microbiol.- 1997.- Vol.165.-P.380 -388.

28. Oancea F, Szabolcs L, Oancea A-O, Lăcătușu R, Abraham B, Stanciu-Burleanu M M, Meszaros A, Lungu M. Selenium biofortification biotechnologies of wheat grain in SouthEastern part of Romania for a better human health//Studia Universitatis "Vasile Goldiș", Seria Științele Vieții. -2014.-Vol. 24 (Suppl 1).-P. 47-56.

29. Oremland RS, Herbel MJ, Blum JS, Langley S, Beveridge TJ, Ajayan PM, Sutto T, Ellis AV, Curran S Structural and spectral features of selenium nanospheres produced by Se-respiring bacteria//Appl Environ Microbiol.-2004.-Vol.70.-P.52–60.

30. Park Y.S., Dutta S., Ann M., Raaijmakers J.M., Park K. Promotion of plant growth by *Pseudomonas fluorescens* strain SS101 via novel volatile organic compounds//Biochem. Biophys. Res. Commun. -2015.-Vol. 461.-P.361–365.

31. Pilon-Smits E.A.H. Selenium in plants//in Progress in Botany -2015-Vol.6, (U. Lüttge, W. Beyschlag, eds.)DOI 10.1007/978-3-319-08807-5_4

32. Prakash NT, Sharma N, Prakash R, Raina K, Fellowes J, Pearce C, Lloyd J, Patrick R. Aerobic microbial manufacture of nanoscale selenium: exploiting nature's bio- nanomineralization potential// Biotechnol Lett.- 2009.-Vol.31.-P.1857–1862.

33. Ridley H., Watts C. A., Richardson D. J., Butler C. S Resolution of distinct membrane-bound enzymes from *Enterobacter cloacae* SLD1a-1 that are responsible for selective reduction of nitrate and selenate oxyanions.//Appl Environ Microbiol. -2006.-Vol.72.-P. 5173- 5180.

34. Ryu C.M., Farag M.A., Hu C.H., Reddy M.S., Kloepper J.W., Parf P.W. Bacterial volatiles induce systemic resistance in *Arabidopsis*//Plant Physiol. - 2004.-Vol. 134.-P. 1017–1026.

35. Ryu C.M., Farag M.A., Hu C.H., Reddy M.S., Wei H.X., Parf P.W., Kloepper J.W. Bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis*//Proc. Natl.

Acad. Sci. USA -2003-Vol. 100-P. 4927–4932.

36. Schroder I., Rech S., Krafft T., Macy J. M. Purification and Characterization of the selenate reductase from *Thauera selenatis*//J Biol Chem. -1997.-Vol.272.-P. 23765-23768.

37. Tong X, Linxi Yuan, Lei Luo, Xuebin Yin, Characterization of a Selenium-Tolerant Rhizosphere Strain from a Novel Se-Hyperaccumulating Plant *Cardamine hupingshanensis*//Sci. World J.-2014-Vol.2014, Article ID 108562, 8 pages <http://dx.doi.org/10.1155/2014/108562>

38. Wang J, Zhou Ch, Xiao X, Xie Y, Zhu L, Ma Z Enhanced Iron and Selenium Uptake in Plants by Volatile Emissions of *Bacillus amyloliquefaciens* (BF06)//Appl. Sci.-2017.-Vol. 7.- P. 85; doi:10.3390/app7010085.

39. Watts C. A., Ridley H., Condie K. L., Leaver J. T., Richardson D. J., Butler C. S. Selenate reduction by *Enterobacter cloacae* SLD1a-1 is catalysed by a molybdenum- dependent membrane-bound enzyme that is distinct from the membrane-bound nitrate reductase//FEMS Microbiol Lett.- 2003.-Vol.228.-P. 273-279.

40. Wenke K., Kai M., Piechulla B. Belowground volatiles facilitate interactions between plant roots and soil organisms//Planta.-2010.-Vol. 231.-P. 499–506.

41. Yadav V, Sharma N, Prakash R, Raina K, Bharadwaj LM, Prakash N. Generation of selenium containing nano-structures by soil bacterium, *Pseudomonas aeruginosa*//Biotechnol. -2008.-Vol.7.-P.299–304.

42. Yasin M., Ali Farag El-Mehdawi, Jahn C E., Anwar A., Turner M F. S, Faisal M, Pilon-Smits E A. H. Seleniferous soils as a source for production of selenium-enriched foods and potential of bacteria to enhance plant selenium uptake // Plant and Soil.- 2015.-Vol.386 (Iss.1).-P. 385–394.

43. Yasin M, Ali Farag El-Mehdawi, Pilon-Smits E.A.H., Faisal M Selenium-Fortified Wheat: Potential of Microbes for Biofortification of Selenium and Other Essential Nutrients//Int. J. Phytoremediation.-2015a.- Vol 175 (Iss. 8).- P.777-786.

44. Zhang H., Sun, Y., Xie X., Kim M.S., Dowd S.E., Parf P.W. A soil bacterium regulates plant acquisition of iron via deficiency-inducible mechanisms//Plant J. - 2009.-Vol. 58.-P. 568–577.

45. Zhou C., Guo, J.S., Zhu, L., Xiao, X., Xie, Y., Zhu, J., Ma Z.Y., Wang, J.F. *Paenibacillus polymyxa* BFKC01 enhances plant iron absorption via improved root systems and activated iron acquisition mechanisms//Plant Physiol. Biochem.-2016a.-Vol. 105.-P. 162–173.

46. Zhou C., Ma Z.Y., Zhu L., Xiao X., Xie Y., Zhu J., Wang J.F. Rhizobacterial strain *Bacillus megaterium* BOFC15 induces cellular polyamine changes that improve plant growth and drought resistance//Int. J.Mol. Sci. -2016.-Vol. 17.-P. 976-987.