

АНТИОКСИДАНТНА ДІЯ *BACILLUS SUBTILIS* І *AZOTOBACTER VINELANDII* НА НАСІННЯ ЗЛАКОВИХ КУЛЬТУР

Визначено залежність інгібуючого впливу перексиду водню на схожість насіння злакових культур від його концентрації та терміну дії. Встановлено, що культуральні середовища *Azotobacter vinelandii* ІМВ В-7076 і *Bacillus subtilis* ІМВ В-7023 спричиняють антиоксидантну дію на схожість насіння цих культур, яке зазнало оксидативного стресу. Це свідчить про здатність досліджуваних бактерій синтезувати біорегулятори із захисною дією. Одними з таких можуть бути амінокислоти: лізін, аргінін, цистин, метіонін, які містились в культуральному середовищі *B. subtilis* ІМВ В-7023. Обробка насіння злакових культур гранульованим бактеріальним препаратом комплексної дії на основі *A. vinelandii* ІМВ В-7076 та *B. subtilis* ІМВ В-7023 суттєво стимулювала формування проростків.

Ключові слова: оксидативний стрес, антиоксидантна дія, *Azotobacter vinelandii* ІМВ В – 7076, *Bacillus subtilis* ІМВ В – 7023, злакові культури.

В природних умовах рослини дуже часто піддаються дії несприятливих факторів оточуючого середовища, що в свою чергу призводить до виникнення стресу. Термін «стрес» у сучасному розумінні означає сукупність неспецифічних реакцій, що протікають на клітинному, тканинному та організменному рівнях у відповідь на вплив екстремальних факторів середовища [7]. Стрес у насіння рослин викликають зовнішні і внутрішні чинники. Останні можуть діяти від стадії фізіологічної стиглості до збору урожаю і зберігання насіння [1]. Провідну роль в цьому процесі відіграє фізіологічне та фізичне ушкодження клітинних мембран, яке призводить до зниження життєздатності клітин, обумовлює некроз тканин в цілому, а також може бути фактором аномального розвитку [11].

Одними з агентів, які зумовлюють стрес рослин є вільні радикали [14; 15]. В їх знешкодженні активну участь беруть власні системи захисту [18], а також антиоксидантні системи їх мікрофлори. Такі системи властиві багатьом родам бактерій: *Clostridium*, *Bifidobacterium*, *Bacteroides*, *Methanobacterium* [2], *Lactococcus*, *Lactobacillus*, *Bacillus*, *Azotobacter*, *Desulfovibrio* [13; 20] та іншим, грибам і водоростям. Характерні їм антиоксидантні системи представлені ферментами та неферментними низькомолекулярними сполуками. У відділі мікробіологічних процесів на твердих поверхнях на основі взаємодії з глинистим мінералом азотфіксувальних бактерій *Azotobacter vinelandii* ІМВ В-7076 та фосфатмобілізувального штаму *Bacillus subtilis* ІМВ В – 7023 створено мікробний препарат комплексної дії. Антиоксидантні властивості його компонентів не досліджені.

Метою роботи було дослідити здатність бактерій *A. vinelandii* ІМВ В-7076 і *B. subtilis* ІМВ В-7023 спричиняти антиоксидантну дію на схожість насіння злакових культур, яке зазнало оксидативного стресу.

Матеріали і методи. В роботі використовували штами *A. vinelandii* ІМВ В-7076 і *B. subtilis* ІМВ В – 7023, які були виділені у відділі мікробіологічних процесів на твердих поверхнях Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України [5; 6].

Мікроорганізми вирощували в періодичних умовах при $t=28^{\circ}\text{C}$ на качалці ($n=240$ об/хв.) в колбах Ерленмейера, що містили 100 мл відповідного середовища. *A. vinelandii* ІМВ В-7076 культивували в рідкому поживному середовищі Ешбі наступного складу (г/л): сахароза – 20,0; $\text{K}_2\text{HPO}_4 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ – 0,2; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,2; NaCl – 0,2; K_2SO_4 – 0,1; CaCO_3 – 5,0 (рН 7,2-7,3). Для культивування *B. subtilis* ІМВ В – 7023 використовували середовище Менкінної (г/л): $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 0,5; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,3; NaCl – 0,3; CaCO_3 – 5,0; $\text{MnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,001; FeSO_4 – 0,001; глюкоза – 10,0; гліцерофосфат кальцію – 2,0. Вихідне рН 7,0 – 7,2. Чисельність життєздатних клітин в суспензії визначали методом серійних розведень з наступним висівом на поверхню відповідних агаризованих середовищ в чашка Петрі та підрахунком на них вирощених колоній бактерій. Кількість *B. subtilis* ІМВ В – 7023 в культуральній рідині складала $(1,3 \pm 0,01) \times 10^8$ кл/мл, а *A. vinelandii* ІМВ В-7076 $(1,2 \pm 0,02) \times 10^8$ кл/мл.

Отриману культуральну рідину (КР) звільняли від клітин *A. vinelandii* ІМВ В – 7076 шляхом центрифугування на центрифугі УПЦ-50 на протязі 30 хв при 15 тис обертів, та 15 хв при 8 тис обертів на центрифугі ОПн-8 – для *B. subtilis* ІМВ В – 7023.

Для дослідження антиоксидантного впливу бактерій на насіння, його обробляли перексидом водню (50 %) протягом 7–30 хв, відмивали стерильним фізіологічним розчином та заможували в культуральному середовищі відповідної культури протягом 1 години. Після цього знову відмивали фізіологічним розчином та розкладали на змочений стерильною дистильованою водою фільтрувальний папір для проростання при $t=20^{\circ}\text{C}$.

Схожість насіння та довжину проростків визначали згідно з ДСТУ 4138-2002 [4].

Вміст амінокислот у культуральному середовищі *B. subtilis* ІМВ В – 7023 визначали на амінокислотному аналізаторі Biotronic (Німеччина).

Результати обробляли статистично [3].

Результати та їх обговорення. Проведення вегетаційних експериментів часто пов'язане зі стерилізацією насіння рослин. Для цієї мети часто застосовують перексид водню, обробка яким може призводити до зниження схожості насіння рослин. Відомо, що він виступає природним метаболітом. Накопичуючись у біологічних системах у перевищуючих допустиму норму концентраціях, він виступає одним із найбільш агресивних промоторів окиснення ліпідів і може викликати кисневий стрес [12; 19].

Показано, що 6 % перексид водню не виступав агресивним оксидантом і, відповідно, не знижував схожість насіння при його обробці цим агентом протягом 25 хв. Однак за дії 20 %, 33 % та 50 % H_2O_2 значення цього показника суттєво знижувались (табл. 1). Особливо помітним був оксидативний стрес за дії 50 % перексиду водню. Його інтенсивність залежала від терміну дії H_2O_2 . Так, при інкубуванні насіння жита сорту Інтенсивне-9 в 50 % H_2O_2 протягом 7–30 хв, його схожість знижувалась на 10,7–70,7 % (табл. 2). При подібній обробці насіння пшениці сорту Подолянка цей показник знижувався на 14,7–66,9 % (табл. 3). Здатність протидіяти екстремальним факторам середовища, пристосовуватись до них та зберігати при цьому свій життєвий потенціал є однією з визначальних умов існування рослин і залежить від можливості реалізувати захисно-пристосувальні механізми [11]. Однак їх реалізація потребує від рослин значних енергетичних витрат, а це, в свою чергу, призводить до зниження процесів продуктивності [11].

Таблиця 1

Вплив різних концентрацій перексиду водню на схожість насіння деяких злакових культур

Насіння рослин	Контроль, шт.	Схожість насіння (шт.) за дії різних концентрацій H_2O_2 ,			
		6 %	20 %	33 %	50 %
Пшениця Подолянка	46,0 ± 1,4	46,5 ± 0,3	38,7 ± 0,5	30,7 ± 6,2	11,7 ± 0,5
Пшениця Херсонська	41,4 ± 1,3	40,9 ± 0,2	33,3 ± 3,9	27,3 ± 1,1	12,9 ± 7,3
Жито Інтенсивне-9	47,6 ± 1,3	44,2 ± 1,6	36,7 ± 1,4	25,9 ± 4,5	9,9 ± 1,2

Примітки: 1. – в контролі насіння злакових культур обробляли стерильною дистильованою водою;
2. – час обробки перексидом водню складав 25 хв.
3. – в табл. 1 – 3 в досліді брали по 50 насінин у 3 повторностях.

Таблиця 2

Вплив перексиду водню на схожість насіння жита сорту Інтенсивне-9

Тривалість обробки насіння 50 % H_2O_2 , хв	Схожість насіння		Інгібування схожості насіння, %
	шт.	% до контролю	
0 (контроль)	44,7±0,5	100	0
7	39,9±1,0	89,3	10,7
15	27,0±1,4	60,4	39,6
20	22,0±1,8	49,2	50,1
25	17,7±2,0	39,6	60,4
30	13,1±2,3	29,3	70,7

Примітка. контроль – насіння, оброблене стерильною дистильованою водою.

Вплив перексиду водню на схожість насіння пшениці сорту Подольянка

Тривалість обробки насіння 50 % H ₂ O ₂ , хв	Схожість насіння		Інгібування схожості насіння, %
	шт.	% до контролю	
0 (контроль)	46,2±0,5	100	0
7	38,6±0,9	83,5	14,7
15	32,0±0,5	69,3	30,7
20	26,8±0,7	58,0	42,0
25	22,3±0,5	48,3	51,7
30	15,3±0,9	33,1	66,9

Примітка. контроль – насіння, оброблене стерильною дистильованою водою.

Нами показано, що обробка культуральним середовищем *A. vinelandii* IMB В – 7076 насіння жита сорту Інтенсивне-9, що попередньо зазнало дії перексиду водню на протязі 7 хв, незначно відновлювала його схожість, а у варіантах, де час обробки H₂O₂ становив 15–30 хв – на 8,5–11,6 %. Обробка насіння жита цього ж сорту, що зазнало впливу перексиду водню, культуральним середовищем *B. subtilis* IMB В – 7023 відновлювала його схожість на 12,3–16,2 % (рис. 1). Дослідження антиоксидантної дії культуральних середовищ *A. vinelandii* IMB В – 7076 і *B. subtilis* IMB В – 7023 на схожість насіння пшениці сорту Подольянка, яке зазнало оксидативного стресу, показало, що в цьому випадку культуральне середовище *A. vinelandii* IMB В – 7076 проявляло більш помітний стимулюючий вплив, ніж *B. subtilis* IMB В – 7023 (рис. 2).

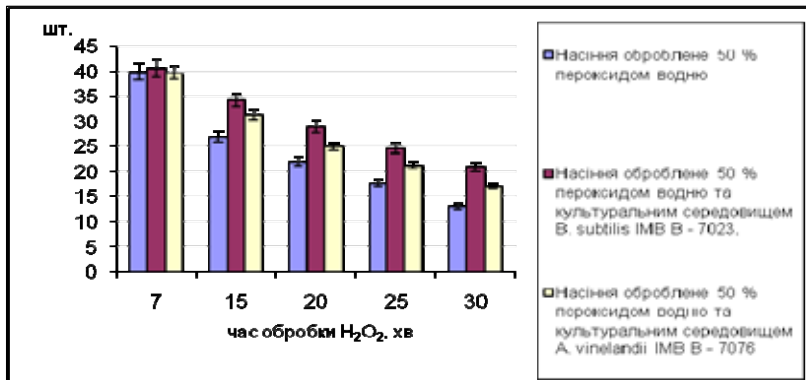


Рис. 1. – Вплив культурального середовища *Azotobacter vinelandii* IMB В-7076 та *Bacillus subtilis* IMB В – 7023 на схожість насіння жита сорту Інтенсивне-9, після його обробки перексидом водню

Примітка: схожість необробленого H₂O₂ насіння складала 43 шт. з 50

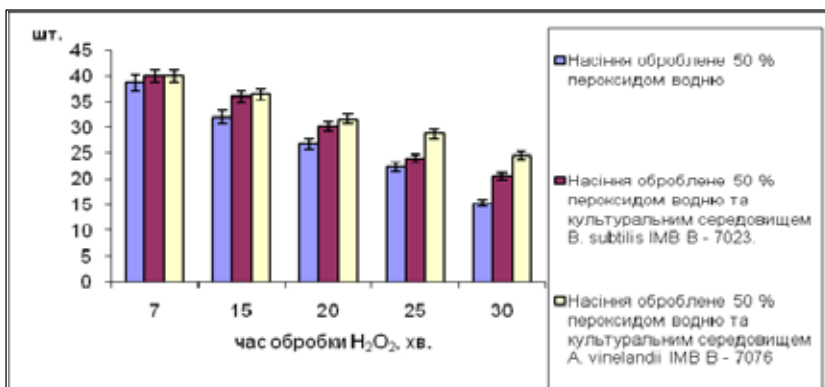


Рис. 2. – Вплив культурального середовища *Azotobacter vinelandii* IMB В-7076 та *Bacillus subtilis* IMB В – 7023 на схожість насіння пшениці сорту Подольянка, після його обробки перексидом водню

Примітка: схожість необробленого H₂O₂ насіння складала 46 шт. з 50

Проведені дослідження свідчать, що за нетривалої дії H_2O_2 насіння рослин може самостійно справлятися з впливом агресивного стрес-фактора. Це особливо спостерігається за його невисокої концентрації або короткотривалої дії. Такий ефект можна пояснити наявністю в насінні власних систем антиоксидантного захисту, до складу яких входять відповідні ферменти – каталаза, пероксидаза, супероксиддисмутаза (СОД) та низькомолекулярні сполуки – олігосахариди, вітаміни, бурштинова й інші карбонові кислоти, деякі пептиди (наприклад, системін) та ще багато певних сполук [11]. Однак при збільшенні концентрації стресора, а також його тривалості дії, власні антиоксидантні системи не справляються з наростанням оксидативного стресу. Відповідно, в клітинах виникають незворотні зміни, що ведуть до їх загибелі та часто – організму в цілому. Нами показано, що відновленню гомеостатичного стану насіння або сформованої рослини здатні сприяти мікроорганізми, зокрема представники родів *Azotobacter* та *Bacillus*. Необхідно відмітити, що відомі для цих бактерій системи антиокислювального захисту як ензимної, так і неензимної природи є доволі складними, а відповіді на оксидативний стрес можуть суттєво різнитися [16]. Такі системи поділяють на першу і другу лінію захисту. До першої належать аналогічні до рослинних ензими – каталаза, пероксидаза, СОД, оксидази, а також негемові залізовмісні білки. Другу лінію складають низькомолекулярні антиоксиданти – глутатіон, токоферол, аскорбат, більшість фенольних сполук, пігменти, поліаміни, окремі неорганічні речовини, амінокислоти [17]. В літературі є відомості про антиоксидантну дію окремих амінокислот за рахунок наявності в їх структурі атому сірки або двох аміногруп, що здатні інактивувати активні форми кисню [17].

Досліджено амінокислотний склад культурального середовища бактерій *B. subtilis* IMB B-7023 [9] і їх стрептоміцинстійкого штаму, оскільки відомо, що мутації можуть супроводжуватись зміною фізіолого-біохімічних властивостей. Показано, що останній накопичує у середовищі в 2 рази менше амінокислот у порівнянні з батьківським штамом, хоч вони не відрізнялись за якісним вмістом цих сполук. Так, кількість лізину, аргініну і цистину в батьківського штаму переважала кількість цих амінокислот у *B. subtilis* IMB B-7023 *str*⁺ на 0,234; 0,131; 0,203 мг/л (табл.4). Однак вміст метіоніну для обох штамів був однаковий, а орнітин взагалі був відсутній в культуральних середовищах *B. subtilis* IMB B-7023 і *B. subtilis* IMB B-7023 *str*⁺. Потрібно зазначити, що амінокислоти не є єдиними речовинами, які можуть проявляти антиоксидантну дію в культуральному середовищі досліджуваних штамів, а виступають однією із складових комплексу антиоксидантної системи їх захисту. Порівняння антиоксидантної дії культуральних середовищ *B. subtilis* IMB B-7023 та *B. subtilis* IMB B-7023 *str*⁺ показало значно нижчу здатність останнього до елімінації впливу стресора (табл. 5).

Таблиця 4

Вміст амінокислот в культуральних середовищах *Bacillus subtilis* IMB B-7023 та *Bacillus subtilis* IMB B-7023 *str*⁺

Амінокислоти	Вміст амінокислот в культуральному середовищі			
	<i>Bacillus subtilis</i> IMB B-7023		<i>Bacillus subtilis</i> IMB B-7023 <i>str</i> ⁺	
	мк-моль	мг/л	мк-моль	мг/л
Лізін	2,006	0,293	0,401	0,059
Аргінін	0,940	0,164	0,188	0,033
Орнітин	0,000	0,000	0,000	0,000
Цистин	5,639	0,677	3,947	0,474
Метіонін	0,075	0,011	0,075	0,011

Примітка: амінокислоти, що характеризуються антиоксидантними властивостями [17].

Антиоксидантна дія культуральних середовищ *Bacillus subtilis* IMB B-7023 та *Bacillus subtilis* IMB B-7023 str⁺ на схожість насіння жита сорту Інтенсивне-9, що зазнало оксидативного впливу

Тривалість обробки насіння 50% H ₂ O ₂ , хв	Схожість насіння після дії 50 % H ₂ O ₂ та наступної обробки культуральними середовищами бактерій					
	50 % H ₂ O ₂		50 % H ₂ O ₂ + 1 год КС <i>B. subtilis</i> IMB B-7023		50 % H ₂ O ₂ + 1 год КС <i>B. subtilis</i> IMB B-7023 str ⁺	
	шт.	% до контролю	шт.	% до контролю	шт.	% до контролю
7	38,3 ± 1,1	86,1	40,6 ± 0,7	91,2	36,8 ± 1,1	82,7
15	27,6 ± 1,2	62,0	34,2 ± 0,8	76,9	26,3 ± 0,9	59,1
20	22,7 ± 1,3	51,0	29,0 ± 1,8	65,2	21,6 ± 1,4	48,5
25	19,9 ± 1,0	44,7	24,7 ± 0,7	55,5	21,2 ± 0,9	47,6
30	14,4 ± 1,2	32,4	21,0 ± 1,2	47,2	15,3 ± 1,4	34,4

Примітка: 1. Контроль - насіння обробляли стерильною дистильованою водою. Його схожість складала (44,5 ± 0,56), прийнята за 100 %;
2. Перед обробкою культуральними середовищами бактерій, насіння відмивали від 50 % H₂O₂ фізіологічним розчином.

В рослинництві одним із важливих завдань є отримання насіння високої якості, так як воно забезпечує стартовий потенціал для найбільш оптимального формування стійкості рослин і їх продуктивності. Тому, питання про підвищення якості насіння є дуже актуальним. Внаслідок старіння насіння відбувається швидке зниження в ньому вмісту ауксинів, гіберелінів і цитокінінів [11]. Недостатній вміст цих фітогормонів може призводити до гальмування активності метаболізму та інших негативних процесів. Зважаючи на це, попередня обробка насіння багатьма регуляторами росту рослин може суттєво підвищувати стійкість до пошкоджуючих факторів середовища [16].

Бактерії *A. vinelandii* IMB B-7076 та *B. subtilis* IMB B-7023 характеризуються здатністю синтезувати регулятори росту рослин [8 – 10]. Показано вплив гранульованого препарату комплексної дії (*A. vinelandii* IMB B-7076, *B. subtilis* IMB B-7023 та глинистий мінерал бентоніт) на розвиток злакових культур за довжиною проростків. Препарат суттєво підвищував цей показник (табл. 6). Так, після обробки цим препаратом розвиток рослин покращувався до 40,5 %. Особливо помітний ефект був отриманий для сортів ячменю Оберіг та Вінницький-28, у яких довжина першого листка порівняно з контролем зростала на 13,0 та 40,5 %, відповідно. Дещо нижчі результати отримані для пшениці, жита і вівса (табл. 6).

Таблиця 6

Вплив бактеріального препарату комплексної дії, створеного на основі *Azorebacter vinelandii* IMB B-7076 та *Bacillus subtilis* IMB B-7023, на формування проростків злакових культур

Проростки рослин	Довжина першого листка	
	мм	% до контролю
Ячмінь Вінницький-28	139,1 ± 1,8	140,5
Ячмінь Оберіг	152,4 ± 2,5	113,0
Жито Інтенсивне-9	123,3 ± 3,1	102,0
Пшениця Херсонська	129,0 ± 1,3	107,7
Пшениця Подільська-90	99,8 ± 1,7	104,4
Овес Скакун	133,4 ± 3,1	108,4

Примітка: 1. контроль – насіння злакових рослин оброблене стерильною водопровідною водою, схожість якого приймали за 100 %;
2. – на одну гектаропорцію насіння злакових культур застосовують 250 г гранульованого препарату.

Таким чином, одержані результати дозволяють зробити висновок, що інгібуюча дія пероксиду водню на схожість злакових культур зростає при підвищенні його концентрації та терміну впливу. Культуральні середовища *A. vinelandii* IMB B-7076 та *B. subtilis* IMB B-7023 спричиняють антиоксидантну дію і підвищують схожість насіння злакових культур, яке зазнало оксидативного стресу. Це свідчить про здатність синтезу цими бактеріями біорегуляторів із захисною дією. В культуральному середовищі *B. subtilis* IMB B-7023 було визначено амінокислоти, які згідно з літературними даними [17] спричиняють антиоксидантну дію: лізин, аргінін, цистин, метіонін. Культуральне середовище *B. subtilis* IMB B-7023 характеризувалось більш вираженою антиоксидантною дією на насіння, яке зазнало оксидативного стресу, ніж антибіотикостійкий штам, що може бути обумовлено зниженням у останнього синтезу амінокислот та інших сполук здатних до антиоксидантної дії.

И.А. Скороход, Л.С. Церковняк, И.К. Курдиш

Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины, Киев

АНТИОКСИДАНТНОЕ ДЕЙСТВИЕ *BACILLUS SUBTILIS* И *AZOTOBACTER VINELANDII* НА СЕМЕНА ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР

Резюме

Была установлена зависимость ингибиторного влияния перекиси водорода на всхожесть семян злаковых культур в зависимости от ее концентрации и продолжительности действия. Установлено, что культуральные среды *Azotobacter vinelandii* IMB B-7076 и *Bacillus subtilis* IMB B-7023 проявляют антиоксидантное действие на всхожесть семян этих культур, что подверглись оксидативному стрессу. Это свидетельствует о способности исследуемых бактерий синтезировать биорегуляторы с защитным действием. Одними из таких могут быть аминокислоты: лизин, аргинин, цистин, метионин, которые присутствуют в культуральной среде *Bacillus subtilis* IMB B-7023. Обработка семян злаковых культур гранулированным бактериальным препаратом комплексного действия на основе *A. vinelandii* IMB B-7076 и *B. subtilis* IMB B-7023 существенно стимулировала формирование проростков.

Ключовые слова: оксидативный стресс, антиоксидантное действие, *Azotobacter vinelandii* IMB B – 7076, *Bacillus subtilis* IMB B – 7023, злаковые культуры.

I.O. Skorochod, L.S. Tserkovniak, I.K. Kurdish

*Zabolotny Institute of Microbiology and Virology,
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv*

THE ANTIOXIDANT EFFECT OF *BACILLUS SUBTILIS* AND *AZOTOBACTER VINELANDII* ON THE SEEDS OF CEREALS

S u m m a r y

Strong inhibitory effect of hydrogen peroxide on the germination of cereals seeds depending on concentration and effect time has been established. It has been established that culture mediums of *Azotobacter vinelandii* IMV B-7076 and *Bacillus subtilis* IMV B-7023 are capable to antioxidant influence on the germination index of these seeds. This evidences for the capacity of these bacteria to produce bioregulators with the protection effect. Aminoacids: lysine, arginine, cystine, metionine, that have been identified in the cultural medium of *Bacillus subtilis* IMV B-7023, can be such regulators. The treatment of cereals seeds by the preparation of complex action on the basis of *Azotobacter vinelandii* IMV B-7076 and *Bacillus subtilis* IMV B-7023 stimulated significantly the formation of germs.

The paper is presented in Ukrainian.

К e y w o r d s: oxidative stress, antioxidant effect, *Azotobacter vinelandii* IMV B-7076, *Bacillus subtilis* IMV B-7023, cereals.

The a u t h o r's a d d r e s s: Skorochod L.O., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.

1. *Алексейчук Г.Н., Ламан Н.А.* Физиологическое качество семян сельскохозяйственных культур и методы его оценки – Мн.: Право и экономика, 2005. – 48 с.
2. *Брюханов А.Л., Нетрусов А.И.* Аэротолерантность строго анаэробных микроорганизмов: факторы защиты от окислительного стресса (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. – 2007. – **43**, № 6. – С. 635–652.
3. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1968. – 24 с.
4. Національний стандарт України. Насіння сільськогосподарських культур. Методи визначення якості. ДСТУ 4138-2002.
5. Патент України № 72856. Штам бактерій *Azotobacter vinelandii* для одержання бактеріального добрива для рослинництва / Курдиш І.К., Бега З.Т. / Опубл. 15.08.2006 р. Бюл. № 8.
6. Патент України № 54923 А. Штам *Bacillus subtilis* для одержання бактеріального препарату для рослинництва / Курдиш І.К., Рой А.О. / Опубл. 17.03.2003. Бюл. № 3.
7. *Пахомова В.М.* Основные положения современной теории стресса и неспецифический адаптационный синдром у растений // Цитология. – 1995. – **37**, № 1-2. – С. 66–91.
8. *Церковняк Л.С., Курдиш И.К.* Фосфатмобилизирующие бактерии *Bacillus subtilis* – продуценты соединений фенольной природы // Прикл. биохим. и микробиол. – 2009. – **45**, № 3. – С. 311–317.
9. *Церковняк Л.С., Рой А.О., Курдиш И.К.* Синтез амінокислот *Bacillus subtilis* IMB В-7023 в середовищі з гліцерофосфатом // Мікробіол. журн. – 2009. – **71**, № 5. – С. 18–23.
10. *Церковняк Л.С., Бега З.Т., Остапчук А.Н.* и др. Образование биологически активных соединений индольной природы бактериями рода *Azotobacter* // Укр. біохім. журн. – 2009. – **81**, № 3. – С.122–128.
11. *Шакирова Ф.М.* Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – УФА: Гилем, 2001. – 160 с.
12. *Aguirre J., Rios-Momberg., Hewitt D. et al.* Reactive oxygen species and development in microbial eukaryotes// Trends in Microbiol. –13, N3. – P. 111–118.
13. *Cabiscol E., Tamarit J., Ros J.* Oxidative stress in bacteria and protein damage by reactive oxygen species // Int. Microbiol. – 2003. – **3**. – P. 3–8.
14. *Coatrieux C.* MAO-A-induced mitogenic signaling is mediated by reactive oxygen species, MMP-2, and the Sphingolipid Pathway // Free Radical Biology & Medicine. – 2007. – **43**. – P. 80–89.
15. *Emmanuel C. Opara.* Oxidative Stress // Dis Mon. – 2006. – **52**. – P. 183–198.
16. *Jackson M.* Hormones from roots as signal for the shoots of stressed plants // Elsevier Trends. – 1997. – **2**. – P. 22–28.
17. *Kudoyarova G., Veselov D., Symonyan M. et al.* Fast shoot responses to root treatment. Are hormones involved? Recent advances of plant root structure and function/ Eds. O. Gasparicova et al. Dortrecht etc.: Kluwer Acad Publ. – 2001. – P. 85–92.
18. *De Gara L., de Pinto M. S., Tommasi F.* The antioxidant systems vis-à-vis reactive oxygen species during plant – pathogen interaction // Plant Physiology and Biochemistry. – 2003. – **41**. – P. 863–70.
19. *Noel A.* Tejera García, Carmen Iribarne, Francisco Palma, Carmen Lluch. Inhibition of the catalase activity from *Phaseolus vulgaris* and *Medicago sativa* by sodium chloride // Plant Physiology and Biochemistry. – 2007. – **45**. – P. 535–41.
20. *Paar A., Costa S., Tzanov T., Gudelj M.* et al. Thermo-alkali-stable catalases from newly isolated *Bacillus sp.* for the treatment and recycling of textile bleaching effluents // Journal of Biochemistry. – 2001. – **89**. – P. 147–153.

Отримано 22.02.2010