

**Н.М. Булеца, Л.М. Буценко, Л.А. Пасічник, В.П. Патика**

*Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України,  
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ, 03143, Україна*

## **ФІЗІОЛОГІЯ РОСТУ *PSEUDOMONAS SYRINGAE* PV. *ATROFACIENS* ЗА ВПЛИВУ ПЕСТИЦИДІВ**

**Метою** роботи було дослідження росту збудника базального бактеріозу пшениці та визначення фізіологічних змін клітин *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* за внесення пестицидів у поживне середовище. **Методи.** Роботу виконано за використання класичних мікробіологічних методів, реакції мікроаглютинації, електронної мікроскопії, електрофорезу в ПААГ з додецилсульфатом натрію. **Результати.** Показано, що препарати Твікс та Альфа Супер в рекомендованій виробником дозі знижують показники виживання *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011. Піретроїдні інсектициди Альфа, Супер Твікс та гербіцид Гранстар Голд 75 зумовлюють морфологічну дисоціацію колоній *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011, що виражається у появі R-форм. Всі R-дисоціанти за фізіолого-біохімічними властивостями не відрізнялися між собою і мали незначні відмінності від вихідної S-форми *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011. **Висновок.** Отже, синтетичні пестициди Альфа Супер, Твікс, Гранстар Голд 75 спричиняють дисоціацію *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011, чим посилюють гетерогенність популяції, що розширює межі витривалості виду.

*Ключові слова:* *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens*, пестициди, R-форми, морфологічна дисоціація.

Одним з основних збудників бактеріальних хвороб зернових культур в Україні і у світі є *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* (McCulloch 1920) Young, Dye & Wilkie 1978) – збудник базального бактеріозу пшениці та бактеріальної плямистості жита [3]. Захворювання пшениці, яке зумовлене *P. syringae* pv. *atrofaciens*, а саме базальний бактеріоз, виявляється на всіх органах рослини і спричиняє несхожість, зморшкуватість і висихання насіння [3]. Крім того, *P. syringae* pv. *atrofaciens* може в епіфітному стані перебувати на поверхні зовні здорових рослин та насіння зернових культур.

Вивчення впливу пестицидів на фітопатогенні бактерії в основному здійснюється з міркувань пошуку препаратів для захисту рослин від них. Проте обсяги застосування пестицидів настільки великі, що спричиняють значні екологічні зсуви та забруднення навколишнього середовища хімічними токсикантами, у тому числі із мутагенною і генотоксичною дією [2, 11, 13]. Потрапивши у живу клітину, пестициди порушують умови її нормального функціонування. Необхідно розуміти, що більшість пестицидів не мають високої вибіркової дії і тому спричиняють негативний вплив не лише на шкідливі, а й на корисні організми [4, 13]. При цьому пестициди можуть впливати не лише на групи організмів, проти яких пестициди використовують, а й на організми, які біологічно віддалені [13].

Ксенобіотики є стрес-фактором, адаптація до якого може супроводжуватися зміною певних властивостей мікроорганізмів. Пристосувальні реакції до дії пестицидів виявляються в різноманітній корекції біохімічних

та фізіологічних процесів, що, відповідно, забезпечує їх подальше існування за умов такого антропогенного навантаження [4, 16].

Одним із варіантів адаптаційних змін бактерій є морфологічна дисоціація клітин і колоній, зумовлена перебудовою поверхневих структур клітин [5]. Явище дисоціації призводить до збільшення гетерогенності бактеріальної популяції, підвищує її стійкість, розширює межі виживання виду. Адже дисоціанти відрізняються не лише морфологічно, а й можуть мати відмінності патогенних, вірулентних і біохімічних властивостей [5].

Для фітопатогенних псевдомонасів також характерна природна мінливість популяції з розщепленням на різні морфотипи [8, 12].

Тому метою роботи було дослідження росту збудника базального бактеріозу пшениці та визначення фізіологічних змін клітин *P. syringae* pv. *atrofaciens* за внесення пестицидів у поживне середовище.

**Матеріали і методи.** Як об'єкт досліджень використали неопатотиповий штам *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 (PDDCC 4394) із колекції живих культур відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології і вірусології НАН України. Цей штам був виділений із пшениці, віднесений до серогрупи IV за схемою серогруповання фітопатогенних бактерій групи *Pseudomonas syringae*, оцінений як високоагресивний (агресивність 4 бали).

Досліджували вплив інсектицидів – Твікс, Альфа Супер та гербіциду Гранстар Голд 75 (табл. 1), що рекомендовані до використання на посівах пшениці в Україні [10].

**Таблиця 1**

**Характеристика досліджуваних пестицидів**

| Назва, виробник  | Діюча речовина   | Рекомендована доза препарату |
|--|--|------------------------------|
| Альфа Супер<br>(Агрікоптер Азія Лімітед<br>Гонконг, КНР) | Альфа-циперметрин, 100 г/л                                     | 0,05 мл/100 мл               |
| Твікс<br>(Агрікоптер Азія Лімітед<br>Гонконг, КНР)       | Хлорпірифос 500 г/л + циперметрин,<br>50 г/л                   | 0,25 мл/100 мл               |
| Гранстар Голд 75<br>(Дюпонт Інтернешнл Оперейшнз Сарл)   | Трибенурон-метил 562,5 г/кг + Трифенсульфурон-метил 187,5 г/кг | 0,01 г/100 мл                |

Культивування *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 здійснювали на середовищі Омелянського з додаванням пестицидів у рекомендованих виробниками дозах (табл. 1). Кількісні показники росту визначали методами прямого висіву суспензії бактерій на картопляний агар (КА); оптичну щільність (при 540 нм) суспензії бактерій визначали з інтервалом у 2 години впродовж 24 годин.

Морфолого-культуральні, біохімічні, серологічні властивості *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 визначали загальноприйнятими методами [9]. Морфологічні ознаки бактеріальних клітин вивчали за допомогою трансмісійного електронного мікроскопа JEOL JSM 1400 методом флотації на сіточках з формваровою підложкою, контрастуючи рутенієм

червоним для виявлення рельєфу поверхні клітин [7]. Склад клітинних білків визначали методом електрофорезу в ПААГ з додецилсульфатом натрію (SDS) [15].

**Результати та їх обговорення.** Інсектицидні препарати Альфа Супер та Твікс, що належать до класу піретроїдів, при додаванні до агаризованих поживних середовищ не припиняють ріст фітопатогенних бактерій [1]. Проте у рідкому культуральному середовищі альфа-циперметрин (0,05 мл/л) дещо пригнічував ріст *Pseudomonas syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011. Через 48 год культивування чисельність клітин *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011 у середовищі з цим інсектицидом становила 90 % від контролю (середовище без інсектициду). Отже, піретроїди навіть у рекомендованих виробником концентраціях зменшують життєздатність досліджуваного штаму *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011. Комбінація ж циперметрину (0,125 г/л) та хлорпірифосу (1,25 г/л), як активної основи препарату Твікс, знижувала на 15 % кількість клітин *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011 у середовищі через 48 годин культивування. Тобто, препарат Твікс проявляв більшу антибактеріальну активність порівняно з препаратом Альфа Супер. Різниця у активності препаратів за дослідження на рідкому і ущільненому поживних середовищах може бути обумовлена неможливістю врахування низьких токсичних ефектів інсектицидів щодо фітопатогенних бактерій при візуальному врахуванні результатів за культивування на твердих поживних середовищах.

Гербіцид Гранстар Голд 75 не мав значущого впливу на ріст *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011. Чисельність бактеріальних клітин через 48 годин культивування на середовищі з гербіцидом становила 95 % від контролю.

Упродовж культивування ми спостерігали морфологічну дисоціацію колоній *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011 з появою R-форм у варіантах із додаванням інсектицидів Альфа Супер і Твікс та гербіциду Гранстар Голд 75 (рис. 1).



**Рис. 1.** Дисоціація *Pseudomonas syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011: R- та S-форми за впливу інсектицидів Твікс (А) та Альфа Супер (Б)

Появу R-форм пов'язують із перебудовами у складі елементів клітинної стінки чи полісахаридної капсули при зміні або повній відсутності ферментів біосинтезу цих клітинних структур у результаті мутації. Такі

мутації вважаються плейотропними, адже крім зміни морфології колоній відбувається зниження вірулентності та характеру серологічної реакції мутантних форм [8, 12].

Колонії *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 типової S-форми були гладкі, блискучі, прозорі, з підвищеним центром, а R-форми – шорсткі, матові, плоскіші та більші за розмірами, з нерівними краями (рис. 1). Колонії R-форми *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 сильніше зв'язувалися з сафраніном та генціанвіолетом і мали насиченіший колір, що є додатковою диференціальною ознакою і полегшує підрахунок дисоціантів.

Частота спонтанної морфологічної дисоціації *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 становила  $5 \times 10^{-3}$ , що співпадає з даними літератури щодо відповідного явища [5]. У випадку культивування з пестицидами цей показник значно зростає: за дії інсектицидів Твікс, Альфа Супер – до  $10^{-2}$  та під впливом гербіциду Гранстар Голд 75 – до  $10^{-1}$  (табл. 2). Час появи R-форм за додавання пестицидів також відрізнявся від контрольного. Спонтанні R-форми з'являлися після 24-ї години культивування (табл. 2). Появу R-форм на середовищі з гербіцидом Гранстар Голд 75 реєстрували з 12-ї години культивування, а з інсектицидами Твікс і Альфа Супер – з 6-ї та 8-ї години культивування відповідно (табл. 2).

**Таблиця 2**

**Морфолого-культуральна дисоціація *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 за дії пестицидів**

| Показник  | За внесення в середовище пестицидів: |                    |                    | Контроль           |
|---|--------------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
|   | Альфа Супер                          | Твікс              | Гранстар Голд 75   |                    |
| Частота появи R-форм                              | $5 \times 10^{-2}$                   | $4 \times 10^{-2}$ | $5 \times 10^{-1}$ | $5 \times 10^{-3}$ |
| Час появи R-форм (тривалість культивування, год.) | 8                                    | 6                  | 12                 | 24                 |
| Реверсії від R до S-форм (№ пасажу)               | не відбувалися                       | не відбувалися     | не відбувалися     | 3–4                |

Важливо відзначити, що у випадку утворення спонтанних R-форм *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 спостерігали їх реверсії до вихідної S-форми після 3–4 пасажів на картопляному агарі. Однак реверсій до S-форми не спостерігали у індукованих пестицидами R-форм *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 (табл. 2).

Всі R-дисоціанти за фізіолого-біохімічними властивостями не відрізнялися між собою і мали незначні відмінності від вихідної S-форми *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 (табл. 3). Вони були оксидазонегативними, використовували в якості єдиного джерела живлення глюкозу, фруктозу, арабінозу, інозит, дульцин і не споживали глюкозу анаеробно, лактозу і саліцин (табл. 3). Різниця біохімічних властивостей між дисоціантами виявлялася лише у швидкості ферментації субстрату. Так фруктозу швидше споживав вихідний штам (S-форма колоній), тоді як інозит – R-дисоціанти. У м'ясопептонному бульйоні S-форми *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 давали гомогенний ріст, а R-дисоціанти утворювали плівку і осад. Такі відмінності у характері росту в бульйоні можуть бути зумовлені вищим вмістом ліпідів, а отже, більшою гідрофобністю R-морфотипу [5].

Всі R-дисоціанти *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 взаємодіяли із штамоспецифічною антисироваткою в реакції мікроаглютинації на склі (табл. 3). Однак у випадку R-форм індукованих пестицидами, аглютинація відбувалася лише із антисироваткою в розведенні 1:10, що може бути пов'язано зі змінами в структурі O-антигена.

**Таблиця 3**

**Фізіолого-біохімічні властивості S- та R-форм *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011**

| Властивості  | S-форма               | R-форма      |              |              |                  |
|--|-----------------------|--------------|--------------|--------------|------------------|
|  |                       | спонтанна    | індукована:  |              |                  |
|  |                       |              | Альфа Супер  | Твікс        | Гранстар Голд 75 |
| Фарбування за Грамом                                     | –                     | –            | –            | –            | –                |
| Оксидаза   | –                     | –            | –            | –            | –                |
| Характеристика росту на МПБ                              | Рівномірне помутніння | Плівка, осад | Плівка, осад | Плівка, осад | Плівка, осад     |
| Ферментація:   |                       |              |              |              |                  |
| глюкози, фруктози, арабінози, дульци-ту, інозиту         | +                     | +            | +            | +            | +                |
| глюкози (анаеробно), лактози, саліцину                   | –                     | –            | –            | –            | –                |
| Реакція мікроаглютинації із антисироваткою у розведенні: |                       |              |              |              |                  |
| 1:10   | +                     | +            | +            | +            | +                |
| 1:20   | +                     | +            | –            | –            | –                |

Примітки: «+» – позитивна ознака, «–» – негативна ознака

При вивченні морфології клітин S- та R-форм *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 відмічено суттєві відмінності у розмірах клітин. Детальніші відмінності у морфології клітин R-дисоціантів *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011 вдалося виявити методом електронної мікроскопії, використовуючи негативне контрастування рутенієм. Розміри клітин із типових S-колоній становили приблизно 2/0,5 мкм (рис. 2А). Спостерігали однорідний зовнішній шар та чіткі межі поділу клітин, що свідчить про повноцінність поверхневих структур. Також по клітині рівномірно розміщені 5–7 чітко оформлених електоннощільних включень.

Клітини з шорстких R-колоній реєстрували як поодинокі, так і в нероз'єднаних ланцюжках по 2–3 клітини (рис. 2Б). На поверхні клітин спостерігали менші нерівномірно розміщені включення.

У індукованих інсектицидами Альфа Супер і Твікс R-форм спостерігали суцільні тяжі 10–14 нм завдовжки, які відповідали розміру 5–7 поодиноких клітин (рис. 3А, Б).

Тобто, після дії інсектицидів спостерігали порушення поділу і розходження бактеріальних клітин, що, у свою чергу, призводить до утворення нетипових колоній. Електоннощільні ситоподібні включення у більшій кількості спостерігали в поодиноких розділених клітинах (рис. 3В), тоді

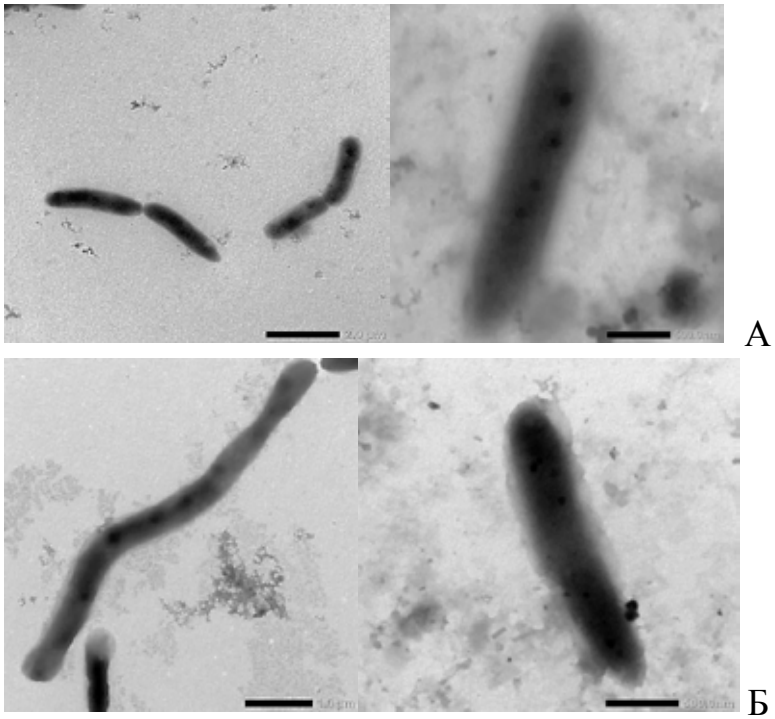


Рис. 2. Електрофонограма клітин *Pseudomonas syringae* рв. *atrofaciens* УКМ В-1011: S- (А) та R-форма (Б)

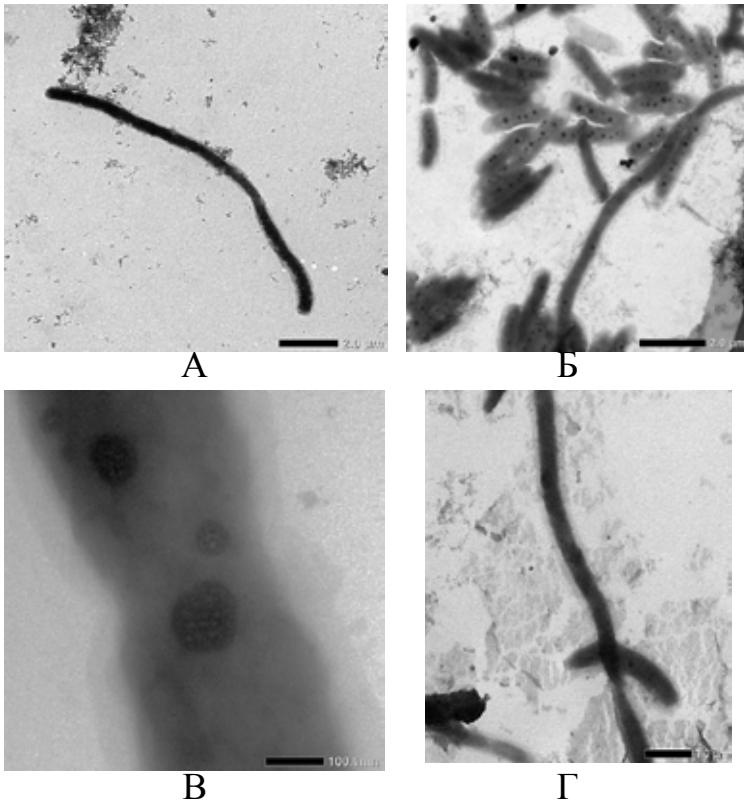


Рис. 3. Електрофонограма клітин R-форм *Pseudomonas syringae* рв. *atrofaciens* УКМ В-1011 після культивування з пестицидами: Твікс (А), Альфа Супер (Б, В) та Гранстар (Г). ЕВ – електронно-щільні вclusions

як «ланцюжки» містили меншу їх кількість. Рутеній, як контрастер, використовується для детекції полісахаридних молекул [7]. Проте він має спорідненість з іншими клітинними структурами. Так, сидерофори мають здатність зв'язуватися не лише із залізом, але і з іншими металами [14]. Гербіцид Гранстар Голд 75 найбільше впливав на частоту дисоціації *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011, проте характер поверхні R-клітин, індукованих ним, схожий з іншими варіантами.

Як відмічають дослідники, явище дисоціації – це фенотипові прояви генетичних змін, що можуть зачіпати як ліпополісахаридні, так і білкові структури поверхневого апарату клітини [6]. Однак за даними електрофоретичного розділення клітинних білків, змін у білкових профілях R-форм *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011, порівняно з S-формою вихідного штаму, не виявлено (рис. 4).

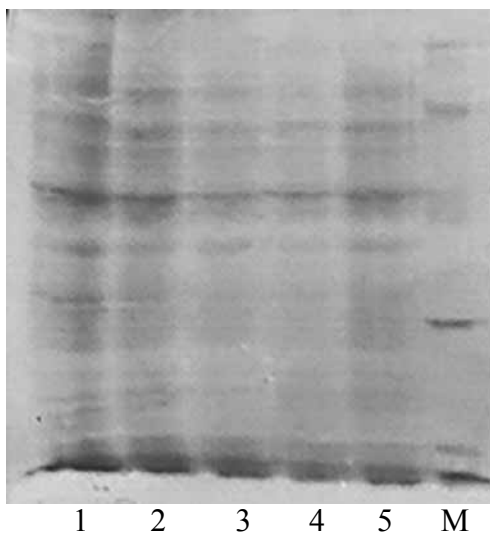


Рис. 4. Електрофореграма SDS-ПААГ клітинних лізатів *Pseudomonas syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011: вихідного штаму (1), спонтанного R-дисоціанта (2), індукованих пестицидами Альфа Супер (3), Твікс (4), Гранстар (5). М-маркерні білки

Важливим моментом є нетиповість R-форми, що часто приводить до утруднень при діагностиці, адже шорсткі колонії з нерівномірним краєм не враховуються як *P. syringae* pv. *atofaciens*. Така форма колоній, можливо, пов'язана із тязами нерозділених клітин, які не дозволяють формувати рівні симетричні колонії.

Отже, синтетичні пестициди Альфа Супер, Твікс, Гранстар Голд 75 спричиняють морфологічну дисоціацію *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011, чим посилюють гетерогенність популяції, що розширює межі витривалості виду. Тобто R-форми *P. syringae* pv. *atofaciens* УКМ В-1011 утворюються у відповідь на присутність ксенобіотиків у середовищі і є універсальним адаптаційним механізмом, зумовленим перебудовою поверхневого апарату клітин.

Необхідним є подальше дослідження таких дисоціантів, а саме вірулентних, патогенних властивостей та їх стійкості до стресових факторів, що власне і сприяє пластичності бактеріальної популяції.

**Н.М. Булеца, Л.Н. Буценко, Л.А. Пасичник, В.Ф. Патыка**

*Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,  
ул. Академика Заболотного, 154, Киев, 03143, Украина*

## **ФИЗИОЛОГИЯ РОСТА *PSEUDOMONAS SYRINGAE* PV. *ATROFACIENS* ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПЕСТИЦИДОВ**

### **Резюме**

**Целью** работы было исследование роста возбудителя базального бактериоза пшеницы и определение физиологических изменений клеток *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* при внесении пестицидов в питательную среду. **Методы.** Работу выполнено с использованием классических микробиологических методов, реакции микроагглютинации, электронной микроскопии, электрофореза в ПААГ с додецилсульфатом натрия. **Результаты.** Показано, что препараты Твикс и Альфа Супер в рекомендованной производителем дозе снижают показатели выживаемости *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011. Пиретроидные инсектициды Альфа, Супер Твикс и гербицид Гранстар Голд 75 индуцируют морфологическую диссоциацию колоний *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011, что выражается в появлении R-форм. Все R-диссоцианты по физиолого-биохимическим свойствам не отличались между собой и имели незначительные отличия от исходной S-формы *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011. **Выводы.** Следовательно, синтетические пестициды Альфа Супер, Твикс, Гранстар Голд 75 способствуют диссоциации *P. syringae* pv. *atrofaciens* УКМ В-1011, чем усиливают гетерогенность популяции, расширяя границы выносливости вида.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens*, пестициды, R-формы, морфологическая диссоциация.

**N.M. Buletsa, L.M. Butsenko, L.A. Pasichnyk, V.P. Patyka**

*Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, NAS of Ukraine,  
154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, 03143, Ukraine*

## **PHYSIOLOGY OF GROWTH *PSEUDOMONAS SYRINGAE* PV. *ATROFACIENS* FOR THE EFFECTS OF PESTICIDES**

### **Summary**

**The aim** of this work was to study the growth of the basal bacteriosis pathogen of wheat and determination the physiological changes of *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* cells, during application of pesticides in the culture medium. **Methods.** The work carried out using classic microbiological methods, electron microscopy, electrophoresis, SDS PAGE. **Results.** It is shown that pesticides Twix and Alpha Super to reduce survival of *P. syringae* pv. *atrofaciens* UKM B-1011 in manufacturer's recommended doses. Pyrethroid insecticides Alpha Super, Twix and Granstar Gold 75 herbicide causes morphological dissociation of colonies of *P. syringae* pv. *atrofaciens* UKM B-1011, resulting in the appearance of R-forms. All R-dissociant in physiological and biochemical characteristics were not significantly different and had minor differences from the source S-form of *P. syringae* pv. *atrofaciens* UKM B-1011. **Conclusions.** Therefore, synthetic pesticides Alpha Super, Twix, Granstar Gold 75 promote dissociation of *P. syringae* pv. *atrofaciens* UKM B-1011, thereby increasing the heterogeneity of the bacterial populations and expanding the boundaries of endurance of specie.

**Key words:** *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens*, pesticides, R-forms, morphological dissociation.



1. Булеца Н.М., Буценко Л.М., Пасічник Л.А., Патики В.П. Вплив фунгіцидів на ріст штамів *Pseudomonas syringae* pv. *atropaciens* // Імунологія та алергологія. Наука і практика, Міжнародна наукова конференція Мікробіологія та імунологія – перспективи розвитку в ХХІ столітті (Київ, 10–11 квітня 2014 р.): Тези доповідей. – Київ: ТОВ «Поліграф плюс», 2014. – додаток 1. – С. 37–38.
2. Буценко Л.М., Пасічник Л.А., Ходос С.Ф., Карева І.А. Антибактеріальна та мутагенна дія фунгіцидів на *Pseudomonas syringae* pv. *atropaciens* // Агроєкологічний журнал. — 2010. — № 4. — С. 71–79.
3. Гвоздяк Р.І., Пасічник Л.А., Яковлева Л.М., Мороз С.М., Литвинчук О.О., Житкевич Н.В., Ходос С.Ф., Буценко Л.М., Данкевич Л.А., Гриник І.В. Фітопатогенні бактерії. Бактеріальні хвороби рослин: монографія / за ред. В.П. Патики. – К.: ТОВ «НВП «Інтерсервіс», 2011. – 444 с.
4. Горбатова О.Н., Жердев А.В., Королева О.В. Триазиновые пестициды: структура, действие на живые организмы, процессы деградации // Успехи биологической химии. – 2006. – Т. 46. – С. 323–348.
5. Милько Е.С., Егоров Н.С. Гетерогенность популяции бактерий и процесс диссоциации. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – 144 с.
6. Милько Е.С., Котова И.Б., Нетрусов А.И. Процесс диссоциации у бактерий: Учебное пособие. – М.: МАКС Прес, – 2007. – 68 с.
7. Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – 146 с.
8. Мурас В.А., Гвоздяк Р.И., Житкевич Н.В., Азимцев А.Г. Естественная изменчивость морфолого-биохимических и патогенных свойств коллекционных культур фитопатогенных бактерий // Микробиол. журн. – 1983. – **45**, № 5. – С.36–42.
9. Патики В.П., Пасічник Л.А., Данкевич Л.А., Мороз С.М., Буценко Л.М., Житкевич Н.В., Гнатюк Т.Т., Захарова О.М., Савенко О.А., Шкатула Ю.М., Кириленко Л.В., Алексєєв О.О. Діагностика фітопатогенних бактерій. Методичні рекомендації. За ред. В.П. Патики. – Київ, 2014. – 76 с.
10. Перелік пестицидів і агрохімікатів, дозволених до використання в Україні. – К.: Юнівест Медіа, 2014. – 832 с.
11. Чабанюк Я.В., Бунас А.А., Бровко І.С., Мазур С.О. Екологічне оцінювання пестицидів та агрохімікатів за впливом на мезофауну // Агроєкологічний журнал. – 2015. – № 3. – С. 113–119.
12. Яковлева Л.М., Пастушенко Л.Т., Симонович И.В., Степанюк В.В. Диссоциация некоторых фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas* // Микробиол. журн. – 1978. – **40**, № 5. – С. 596–600.
13. Ямборко Н.А., Пиндрус А.А. Токсическое и мутагенное действие гексахлорциклогексана и продуктов его микробной деструкции на микробный ценоз почвы // Микробиол. журн. – 2011. – **73**, № 6. – С. 50–57.
14. Ahmed E., Holmstrom S.J.M. Siderophores in environmental research: roles and applications // Microbial Biotechnology. – 2014. – V 7. – P. 196–208.
15. Methods in phyto bacteriology / Eds Z. Klement, K. Rudolf, D. Sands. – Budapest : Academiai Kiado, 1990. – 568 p.
16. Stenersen J. Chemical pesticides: mode of action and toxicology // N.W. Corporate Blvd., Boca Raton, Florida CRC Press LLC. – 2004. – 274 с.

Отримано 28.01.2016