

Вплив консорціуму бактерій на розвиток окисного стресу у рослин сої при забрудненні ґрунту кадмієм

І. Є. Засць^{1,2}, Н. О. Козировська²

¹Київський Національний університет імені Тараса Шевченка
Вул. Володимирська, 64, Київ, 01033, Україна

²Інститут молекулярної біології і генетики НАН України
Вул. Академіка Заболотного, 150, Київ, 03680, Україна

ladomir1981@list.ru

При різних концентраціях кадмію у ґрунті спрацьовують різні механізми стійкості сої до дії важких металів. Так, у коренях сої при перевищенні гранично допустимої концентрації кадмію (ГДК) у 10 разів окисне збурення є пролонгованішим і основний внесок у подолання стресу робить глутатіон-S-трансфераза, у той час як при 100-разовому перевищенні ГДК зменшення токсичності кадмію здійснюється за рахунок гваякопероксидази і фенолів та меншою мірою – глутатіон-S-трансферази. Завдяки інгібуванню активності пероксидази бактерії консорціуму сприяють підвищенню концентрації пероксиду водню під час окисного збурення, що в свою чергу посилює експресію генів глутатіон-S-трансферази і ферментів фенілпропановидного метаболізму та ефективніше допомагає рослинам долати стрес.

*Ключові слова: консорціум бактерій, *Glycine max. L.*, важкі метали, окисний стрес, глутатіон-S-трансфераза, гваякопероксидаза, розчинні феноли.*

Вступ. Важкі метали (ВМ), до яких належать метали з густиною, яка перевищує 5 г/см³, є одними з найтоксичніших забруднювачів довкілля. Вони потрапляють у ґрунт в складі викидів промислових підприємств, автотранспорту, обігрівальних систем і добрив. Зокрема, кадмій, що входить до групи речовин першого класу гігієнічної небезпеки (ГОСТ № 17.4.1.01-83), легко засвоюється рослинами і транспортується ксилемою до вегетативних та репродуктивних органів, спричиняючи зниження продуктивності багатьох сільськогосподарських рослин та інтоксикацію людей [1–3].

У результаті прямої дії ВМ і за участі мембранної НАДФН-оксидази, яка індукується при біотичних та абіотичних стресах, генеруються активні форми кисню (АФК), що призводять до так званого «окисного збурення». Вони є високореактивними

та токсичними і можуть викликати окисний стрес у рослин, що супроводжується процесами вільнорадикального окиснення (ВРО) клітинних ліпідів, білків, кислих полісахаридів та нуклеїнових кислот [2, 4, 5]. З іншого боку, АФК (переважно H₂O₂ та O₂⁻) беруть участь у ранніх сигнальних шляхах процесів захисту проти біотичних та абіотичних стресів, а також використовуються для знешкодження бактеріальних і грибних патогенів [6, 7].

Для регулювання рівня АФК у клітині є системи антиоксидантного захисту. Так, існують ферменти, що знешкоджують АФК (супероксиддисмутаза (СОД), каталаза, пероксидаза), продукти переокисного окиснення ліпідів, які причетні до розвитку ВРО (глутатіонпероксидаза), та токсичні продукти ВРО і пошкоджені компоненти клітини (глутатіон-S-трансфераза) [2]. Залежно від органу рослини, концентрації металу і тривалості експозиції у різних роботах відмічено підвищення або зниження

активності антиоксидантних ферментів [2, 4, 8–10]. Припускають, що в помірних стресових умовах рослина реагує зростанням активності антиоксидантних ферментів, однак за екстремальної токсичності загальне виснаження метаболізму спричиняє їхнє пригнічення [2, 4]. Внаслідок активування СОД та інгібування активності глутатіонредуктази, каталази та аскорбатпероксидази (через блокування їхніх SH-груп) накопичується H_2O_2 , що призводить до окисного збурення, однак у результаті він активує каталазу, аскорбатпероксидазу та глутатіон-S-трансферазу [2].

Багаторічні дослідження дозволили ідентифікувати гени рослин, які регулюються кадмієм, а також встановити механізм толерантності рослин до цього металу [11, 12]. Зокрема, показано, що фітохелатини зв'язують катіони металу і компартменталізують його у вакуолях. Завданням нашої роботи було визначити, чи сприяють бактерії раціонально підбраного консорціуму відновленню окисно-антиоксидантної рівноваги у рослин сої, які вирощують на ділянках, штучно забруднених кадмієм. Посиланням для цього є те, що, з одного боку, тривала експозиція рослин при високих концентраціях ВМ призводить до розвитку системної набутої стійкості [5] і, з іншого, – за допомогою бактерій також можна індукувати системну стійкість рослини до стресорів [6, 7].

Матеріали і методи. До складу бактеріального консорціуму, який використано для передпосівної обробки насіння рослин, включено такі штами бактерій: *Pseudomonas* sp. ІМБГ163, *Pseudomonas aureofaciens* ІМБГ164, *Paenibacillus* sp. ІМБГ156, *Klebsiella oxytoca* ІМБГ26 (Rif), *Pantoea agglomerans* ІМБ56 і *Stenotrophomonas maltophilia* ІМБГ147. Бактерії вирощували у рідких середовищах: *Paenibacillus* sp. – на МЗ [13], псевдомонади – на КВ [14], решту штамів – на ЛВ [15] протягом 18–24 год. Насіння рослин інокулювали сумішшю рівних аліквот культур бактерій у концентрації 10^7 колонієутворюючих одиниць в 1 мл (КУО).

Дослідження проводили в 2006 році на Ерастівській державній дослідній станції (ЕДС) Інституту зернового господарства УААН у зерно-паропросапній сівозміні. Рослини сої сорту Подільська 416 (*Glycine max*. L.) вирощували на

грунті, забрудненому кадмієм з перевищенням гранично допустимої концентрації (ГДК) у 10 та 100 разів (10 і 100 ГДК) по валових формах (внесено у вигляді 0,1 н. водного розчину $CdSO_4$). Насіння сої інокулювали консорціумом бактерій безпосередньо перед посівом. Перед використанням препарат, що містить загальну кількість живих бактерій 10^9 КУО/мл, розводили в 100 разів.

Зразки рослин відбирали у період формування несправжніх листків, першого та другого справжнього листка, під час цвітіння та зав'язування плодів (етапи 1–5). Вміст карбонільних груп білків визначали за Семчишиним [16], вміст розчинних фенолів – як у роботі [17], активність гваяколпероксидаз (ГП, КФ 1.11.1.7) – за Холодовою [18], а глутатіон-S-трансфераз (ГТ, КФ 2.5.1.18) – за Власовою [19]. Концентрацію кадмію в ґрунті визначали методом полум'яної атомно-абсорбційної спектрофотометрії, використовуючи С115-М1 («Селмі», Україна) [20].

Результати і обговорення. Вплив бактеріального консорціуму на морфологічні показники рослин при забрудненні ґрунту кадмієм. Наприкінці вегетації сої вміст рухливих форм Cd у ґрунті становив у 7–17 і 18–27 разів менше штучно внесених доз (10 і 100 ГДК кадмію відповідають 30 і 300 мг/кг ґрунту) (таблиця). Це свідчить про поступовий перехід внесеного кадмію у недоступну для рослин форму. В обробленому бактеріями варіанті різниця з контролем на умовно чистому ґрунті суттєвіша лише при 10 ГДК кадмію – 17–27-кратне зменшення кількості рухливих форм внесеного Cd, тоді як при 100 ГДК – у 15–23 рази. Висока доступність Cd у ґрунті призводить до збільшення його накопичення в органах сої: у листках – у 4 і 37 разів, коренях – у 3,8 і 39 разів, у бобах – у 5,6 і 29 разів при 10 та 100 ГДК Cd відповідно. Інокуляція бактеріями зменшує вміст Cd лише при 10 ГДК у бобах (на 33 %) та коренях (на 11 %), у той час як у листках він підвищується на 42,5 %. При 100 ГДК кадмію бактерії сприяють зростанню акумуляції цього металу у листках на 39 %, у коренях – на 67 %, у бобах – на 20 %.

При 10 та 100 ГДК Cd у ґрунті морфологічні показники рослин не відрізняються від контролю. Підвищення рівня забруднення ґрунту призводить

Вплив бактеріального консорціуму на вміст кадмію у ґрунті та рослинах

Рівень забруднення ґрунту	Варіант	Вміст рухливих форм у ґрунті, мг/кг		Вміст в органах рослин, мг/кг		
		Кислотна частка	Обмінна частка	Листки	Корені	Боби
Умовно чистий ґрунт	Контроль	0,140	0,060	0,356	1,949	0,351
	Консорціум бактерій	0,090	0,030	0,433	0,745	0,203
10 ГДК кадмію	Контроль	4,300	1,750	1,469	7,351	1,969
	Консорціум бактерій	2,000	1,100	2,094	6,566	1,316
100 ГДК кадмію	Контроль	16,500	11,000	13,229	76,065	10,325
	Консорціум бактерій	20,500	13,000	18,398	126,823	12,401

до того, що рослини мають меншу біомасу, ніж в інокульованих та неінокульованих бактеріями варіантах на неконтамінованому ґрунті, відстають у розвитку на 5–7 діб, а на 3-му етапі у них спостерігається хлороз листків, що свідчить про значні деструктивні процеси. Попередня обробка насіння сої вказаними бактеріями підвищує ефективність його проростання до 80 % у всіх варіантах забруднення ВМ. Вона сприяє посиленому розвитку кореневої системи та збільшенню біомаси рослин як на чистому, так і контамінованому ґрунті.

Отже, консорціум бактерій зменшує негативний вплив кадмію на рослинний організм. Інокулювання бактеріями при різному рівні забруднення здійснює протилежний ефект на вміст кадмію в органах сої. Так, при 10 ГДК Cd вони сприяють зменшенню його накопичення (крім листків), у той час як при 100 ГДК – збільшенню. Це явище пов'язано з тим, що при менших концентраціях кадмію у ґрунті бактерії причетні до зниження його біодоступності, в той час як при великих – проявляють мобілізуючу дію. Позитивний вплив бактерій спостерігали і в попередніх наших дослідженнях у разі забруднення ґрунту кількома ВМ (Fe, Mn, Cu, Zn, Cd) при 1–5 ГДК [21]. Крім зниження біодоступності елементів, вони також сприяли зменшенню накопичення ВМ у листках сої за рахунок їхньої затримки у коренях (за винятком Zn). Це дозволяє сподіватися, що надземна вегетативна частина рослини буде безпечною для використання, хоча при такому високому рівні забруднення краще застосо-

увати бактеріальний консорціум винятково для фітостабілізації ВМ у поєднанні з фітоекстракцією.

Вплив бактерій консорціуму на окиснення білків у листках і коренях рослин сої при забрудненні ґрунту кадмієм. За нормального функціонування рослинної клітини існує баланс між активацією та дезактивацією кисню, тому кількість АФК залишається на безпечному рівні. При взаємодії бактерій консорціуму з рослинами сої, які ростуть у нормальних умовах, відбувається незначне збільшення продуктів перекисного окиснення білків, що тримається на рівні 10–18 % вище контролю в процесі розвитку і лише при дозріванні плодів піднімається до 43 %. Це свідчить про розвиток слабкого окисного збурення і, ймовірно, про індукцію системної стійкості до стресорів (рис. 1, а).

Як при 10, так і при 100 ГДК кадмію у коренях сої посилюється окиснення білків порівняно з контролем, що співвідноситься з внесеною дозою металу лише в перший тиждень після проростання рослин (34 та 58 % відповідно). Після появи справжніх листків ознаки окисного стресу стають вираженішими при меншій концентрації кадмію у ґрунті, в той час як при 100 ГДК різниця з контролем зменшується. Отже, при вищій концентрації кадмію стадія тривоги завершується на першому етапі, тоді як при нижчій рослина реагує повільніше – окисне збурення досягає максимуму лише на другому етапі – і продовжує розвиватись. Обробка бактеріями прискорює адаптацію сої до

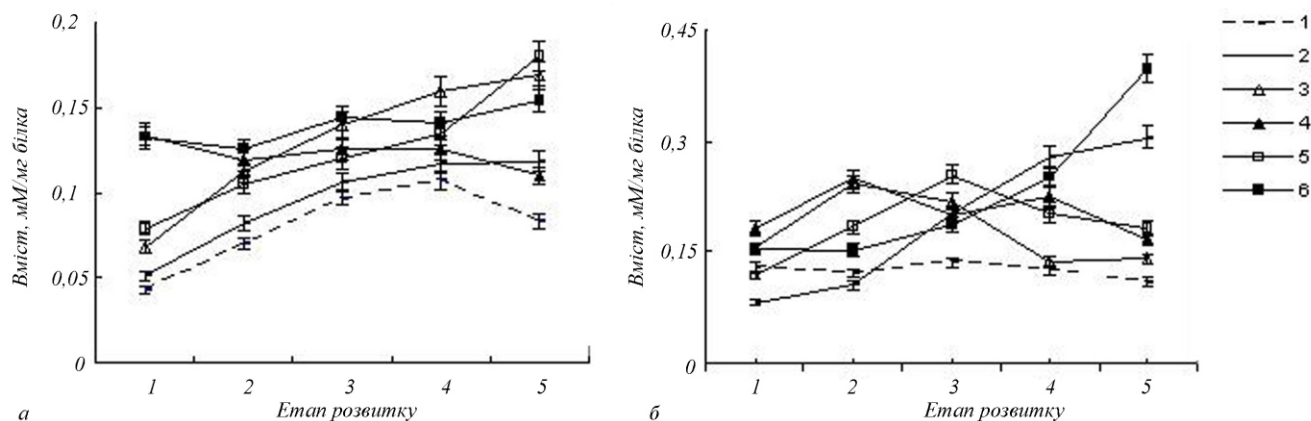


Рис. 1. Вплив бактерійного консорціуму на вміст карбонільних груп у білках коренів (а) і листків (б) сої при забрудненні кадмієм: 1, 3, 5 – контроль у чистому ґрунті, при 10 та 100 ГДК кадмію відповідно; 2, 4, 6 – консорціум бактерій у чистому ґрунті, при 10 та 100 ГДК кадмію відповідно. Етапи розвитку: 1 – несправжні листки; 2, 3 – 1-й та 2-й справжні листки; 4 – цвітіння; 5 – формування бобів

стресу. Вже на першому етапі розвитку запускаються механізми утворення H_2O_2 , на що непрямно вказує зростання окиснення клітинних білків в 1,6 разу (рис. 1, а). Цей показник у процесі розвитку коливається в дуже вузьких межах, що свідчить про стабільність окисно-антиоксидантних реакцій у коренях сої.

Вміст альдегідо- та кетопохідних білків у молодих листках сої практично не змінюється з часом, тоді як обробка бактеріями призводить до його збільшення, починаючи з 3-го етапу, і наприкінці вегетації сягає триразової різниці (рис. 1, б).

Як відомо, кадмій має здатність накопичуватися у надземній частині рослин [11]. Очевидно, при незначній концентрації металу механізми, що обмежують його надходження до рослини, спрацьовують недостатньо ефективно, тому токсична дія проявляється одразу. Протягом перших трьох етапів вміст окиснених білків підвищується і досягає максимуму при 10 ГДК кадмію після появи першого, а при 100 ГДК – другого справжнього листка. Далі починається зниження, більш виражене при меншій концентрації металу в ґрунті. В оброблених бактеріями варіантах зменшення вмісту карбонільних груп у білках не спостерігається, навпаки, при 100 ГДК він експоненційно зростає і під час плодоношення перевищує контроль у 4 рази, що свідчить про більшу тривалість окисного збурення.

Вплив бактерій консорціуму на активність вільних гваяколпероксидаз та глутатіон-S-транс-

фераз у листках і коренях рослин сої. Рівень окиснення білків клітини визначається ефективністю роботи двох антиоксидантних систем. З одного боку, проходять процеси знешкодження АФК, запобігаючи ВРО клітинних макромолекул (одним із найактивніших компонентів цієї системи є специфічні пероксидази, які окиснюють субстрати фенольної природи), а з іншого – відбувається детоксикація продуктів ВРО (за участі ГТ).

У рослин існує базовий рівень активності ферментів-антиоксидантів, що з часом підвищується через прогресування окиснення білків у процесі старіння. Ріст коренів рослин супроводжується інтенсифікацією роботи ферментів у них, переважно ГТ. Інокуляція бактеріями призводить до зменшення активності ГП коренів у 2,3–3 рази на 1–3-му етапах, а ГТ – в 1,6–2,6 разу на 3–4-му етапах (рис. 2, а, б). Лише під час цвітіння відмічено сплеск активності ГП; у той же час активність ГТ практично не змінюється, однак протягом дозрівання бобів зростає до контрольного рівня.

Ріст сої у ґрунті із значним вмістом кадмію супроводжується різким підйомом активності ГП (у 2 рази) після появи 1-го справжнього листка, яка далі знижується і упродовж цвітіння досягає початкового рівня, починаючи зростати при дозріванні плодів. Це може бути зумовлено індукцією системної резистентності, на початкових етапах якої відмічають інгібування активності аскорбатпероксидази і каталази, щоб підсилити сигнал під час

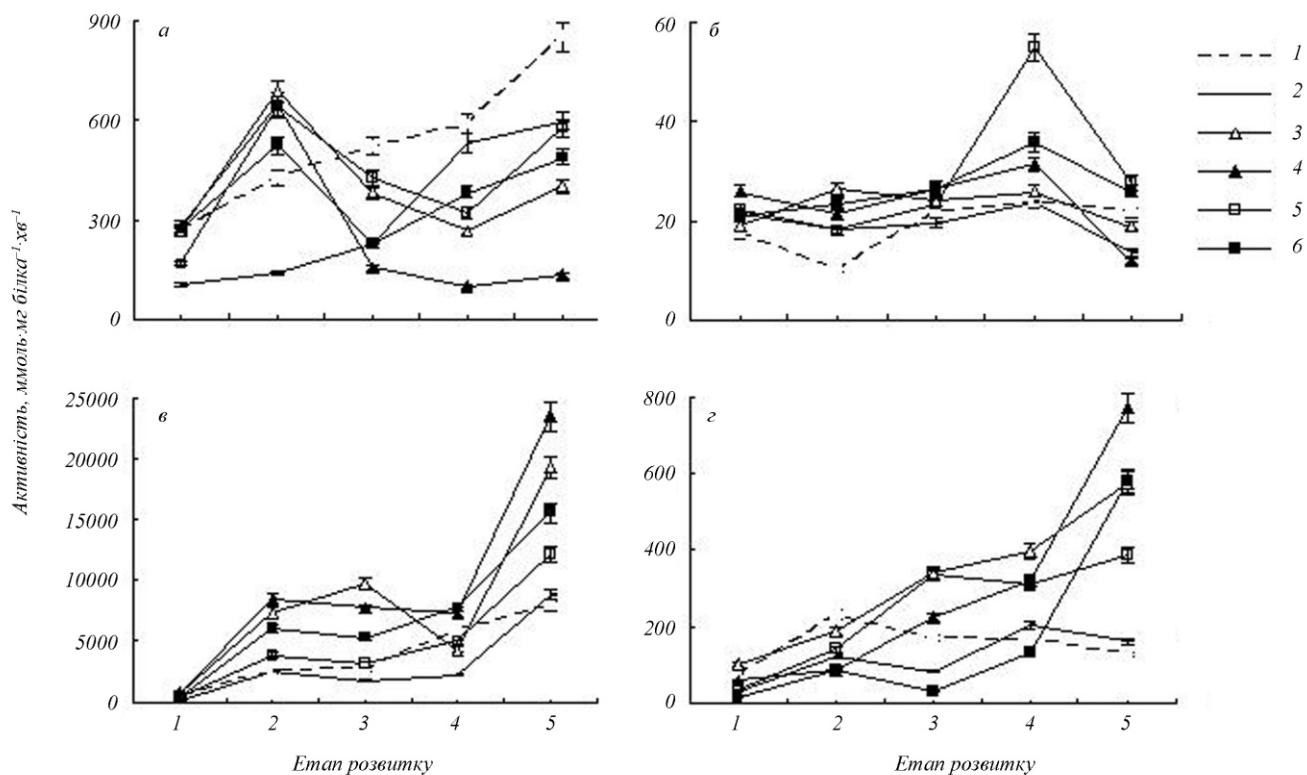


Рис. 2. Вплив бактерійного консорціуму на активність вільних гваяколпероксидаз (а, б) та глутатіон-S-трансфераз (в, з) коренів (а, в) та листків (б, з) сої при забрудненні кадмієм: 1, 3, 5 – контроль у чистому ґрунті, при 10 та 100 ГДК кадмію відповідно; 2, 4, 6 – консорціум бактерій у чистому ґрунті, при 10 та 100 ГДК кадмію відповідно

окисного збурення [6]. Обробка бактеріями прискорює набуття рослинами стійкості до кадмію, свідченням чого є те, що активність ГП інгібується вже до 3-го етапу розвитку і при 10 ГДК кадмію вона у 6,5 разу нижча від контролю, а при 100 ГДК знову піднімається і встановлюється на рівні 75 % нижче контролю. Тобто при дуже високих концентраціях кадмію стадія тривоги закінчується раніше і рослина швидше перебудовує свій метаболізм.

ГТ є одним із ключових ферментів при індукованій системній резистентності рослин до стресу (атака патогену, осмотичний шок та ін.) [22]. Вона активується, як і ГП, після утворення 1-го справжнього листка. При 10 ГДК кадмію зростання активності продовжується до наступного етапу, після чого відбувається різкий спад до рівня контролю, тоді як при 100 ГДК спад завершується на 3-му етапі. Далі в обох варіантах спостерігається повторна активація ферменту, аналогічна до підвищення активності ГТ в інокульованих рослинах на чистому ґрунті.

Бактерії сприяють посиленню роботи ГТ, не змінюючи при цьому характеру кривої. З наведених даних можна зробити висновок про те, що стійкість до кадмію при концентрації 10 ГДК формується після цвітіння, а при 100 ГДК – на один етап раніше.

У листках відмічено таку ж залежність між ферментативними активностями (рис. 2, б, з). Активність ГП невисока на перших двох етапах розвитку, далі вона підвищується в 1,1–2,5 разу. В інокульованих рослин активність ГП підвищується в 1,3–2 рази на ранніх етапах і залишається на тому ж рівні до цвітіння, зменшуючися в 1,7 разу в кінці вегетації. Подібне підвищення активності відбувається і при стресі, спричиненому ВМ, однак при 100 ГДК кадмію на етапі цвітіння спостерігається пік, що перевищує контроль в 1,5 разу. Обробка бактеріями сприяє збільшенню активності ферменту, але пік при цвітінні утворюється при обох концентраціях кадмію, хоча і менш виражений.

На противагу цьому, активність ГТ лінійно зростає в 26–28 разів у неінокульованих і експо-

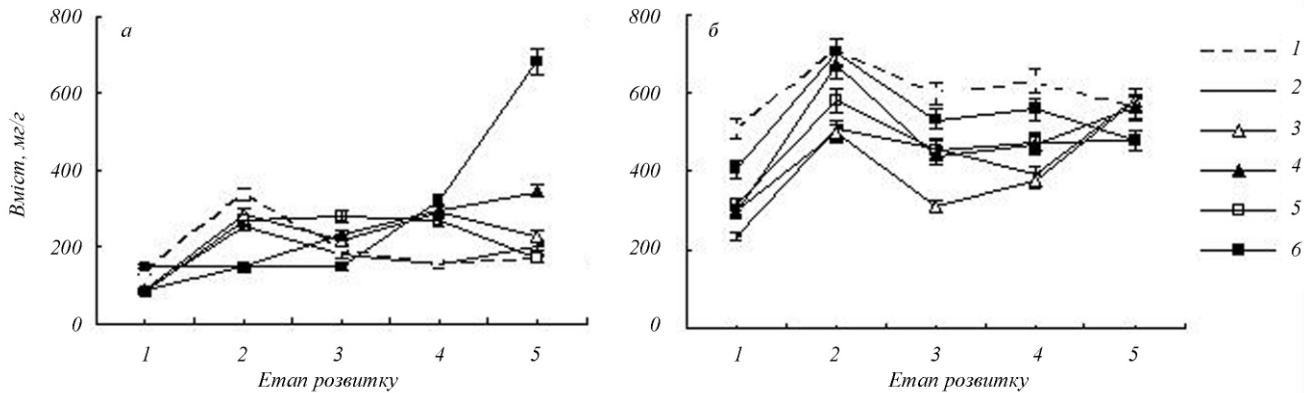


Рис. 3. Вплив бактерійного консорціуму на вміст розчинних фенольних сполук у коренях (а) та листках (б) сої при забрудненні кадмієм: 1, 3, 5 – контроль у чистому ґрунті, при 10 та 100 ГДК кадмію відповідно; 2, 4, 6 – консорціум бактерій у чистому ґрунті, при 10 та 100 ГДК кадмію відповідно

ненційно в 30–40 разів – в інокульованих консорціумом варіантах, які вирощували на забруднених кадмієм ділянках. Причому при більшій дозі активність ферменту на 51–58 % нижча. Обробка бактеріями призводить до зниження активності ГТ, що у разі 100 ГДК кадмію навіть нижче рівня інокульованих рослин у чистому ґрунті. Однак зниження активності ГП в кінці вегетації рослин є причиною компенсаторного різкого підвищення активності ГТ.

З наведених на рис. 2 даних можна зробити висновки про те, що на початкових етапах розвитку рослин при високих концентраціях кадмію у субстраті рівень перекисного окиснення білків залежить від узгодженої роботи антиоксидантних ферментів – вільних гваяколпероксидаз та глутатіон-S-трансфераз. Причому, чим активніше ГП знешкоджує H_2O_2 , тим менше «роботи» з детоксикації модифікованих білків (а також інших біомолекул) залишається на частку ГТ. І навпаки, зниження активності ГП компенсується підвищенням активності ГТ. Завдяки пригніченню активності пероксидази бактерії підсилюють сигнал під час окисного збурення, що запускає захисні механізми рослин. Це в свою чергу посилює експресію генів ГТ, яка «підчищає» залишки окиснених білків до базового рівня.

Вплив бактерій консорціуму на вміст розчинних фенольних сполук у листках і коренях рослин сої. Біосинтез та окиснення фенольних сполук є однією

з перших реакцій рослини на стрес. У коренях інокульованих і неінокульованих бактеріями рослин сої їхній вміст підвищується при появі справжніх листків, що збігається з інтенсифікацією росту та розгалуження коренів (рис. 3, а). Ці речовини слугують для регуляції щільності популяції рослин, доступності хімічних елементів та відіграють важливу роль у взаємовідносинах рослин з ризосферними мікроорганізмами [4]. Отже, посилений біосинтез фенолів при розвитку кореня може відбуватися для їхньої подальшої екскреції.

При вирощуванні рослин у забрудненому кадмієм ґрунті спостерігається дещо інша картина. Хоча вміст фенолів у коренях неінокульованих бактеріями рослин на другому етапі і нижчий від контрольного рівня (без кадмію), однак подальше падіння рівня їхнього біосинтезу відбувається лише на 5-му етапі, що може свідчити про участь фенолів у детоксикації/зв'язуванні іонів кадмію в коренях. Обробка сої бактеріями на фоні високих концентрацій кадмію у ґрунті має негативний вплив на накопичення фенолів на перших етапах розвитку, який прямо пропорційний концентрації кадмію. Але починаючи з 3-го етапу при 10 ГДК і 4-го – при 100 ГДК їхній біосинтез посилюється, що, ймовірно, свідчить про закінчення етапу тривоги та перехід рослин на етап резистентності до дії стресора. Можливо, саме завдяки цьому відбувається активація пероксидази (регуляція субстратом за типом позитивного оберненого зв'язку). Підвищення

вмісту фенолів у коренях рослин більш виражено при високій концентрації кадмію в ґрунті. Напевне, при цьому внутрішньоклітинний рівень кадмію досягає необхідного порогу для включення механізмів детоксикації на більш ранніх етапах.

Разом з тим головним місцем біосинтезу фенолів є листки. Вміст фенолів підвищується вже в перших справжніх листках, а потім їхній біосинтез незначно зменшується (рис. 3, б). Обробка бактеріями зменшує в 1,5–2 рази вміст цих сполук. Лише при завершенні вегетації вони починають накопичуватися, напевне, для відтоку в плоди як інгібітори проростання. Внесення кадмію спричиняє майже такий самий ефект, як і обробка бактеріями, на вміст фенолів у листках сої. В той же час інокуляція бактеріями на фоні високих концентрацій кадмію в ґрунті сприяє підвищенню накопичення фенолів, що сильніше виражено при 100 ГДК кадмію і пов'язано зі збільшенням акумуляції кадмію у листках [21].

Таким чином, консорціум бактерій зменшує негативний вплив кадмію на рослинний організм. Він прискорює набуття рослинами сої стійкості до ВМ завдяки посиленню окисного збурення, що стимулює біосинтез та роботу компонентів антиоксидантної системи рослин. Подібні закономірності спостерігалися при використанні даного консорціуму для вирощування чорнобривців розлогих на анортозиті, що містить надлишок ВМ, тоді як необхідні рослинам макро- та мікроелементи перебувають у малодоступній формі [23].

I. E. Zaets, N. O. Kozzyrovska

Effect of bacterial consortium on oxidative stress in soybean plants in cadmium-contaminated soil

Summary

Different mechanisms of heavy metal resistance operate in soy-bean at different concentrations of cadmium in soil. For instance, at 10 times excess of maximum permissible concentration (MPC) of cadmium the oxidative burst in soybean roots is more prolonged, and mainly glutathion-S-transferase contributes to overcoming the stress. At the same time guaiacolperoxidase and phenols play major role in reducing toxicity of cadmium at 100 excess of MPC, while the contribution of glutathion-S-transferase is diminished. The bacteria of consortium inhibit the activity of peroxidase and in this way elevate H₂O₂ concentration during oxidative burst which results in strengthening expression of the

genes of glutathion-S-transferase and enzymes of phenilpropanoid metabolism and more effective overcoming of the stress by plants.

Key words: bacterial consortium, Glycine max. L., heavy metals, oxidative stress, glutathion-S-transferase, guaiacolperoxidase, soluble phenols.

Zaets I. E., Kozzyrovska N. A.

Влияние консорциума бактерий на развитие окислительного стресса у растений сои при загрязнении почвы кадмием

Резюме

При разных концентрациях кадмия в почве срабатывают разные механизмы устойчивости растений к действию тяжелых металлов. Так, в корнях сои при 10-кратном превышении максимально допустимой концентрации (МДК) кадмия окислительный взрыв более пролонгирован и основной вклад в преодоление стресса вносит глутатион-S-трансфераза, в то время как при 100-кратном превышении МДК токсичность кадмия уменьшается посредством гваяколотероксидазы и фенолов и в меньшей степени – глутатион-S-трансферазы. Благодаря ингибированию активности пероксидазы бактерии консорциума усиливают процесс образования перекиси водорода во время окислительного взрыва, что в свою очередь, приводит к усилению экспрессии генов глутатион-S-трансферазы и ферментов фенилпропаноидного метаболизма и помогает растениям эффективнее преодолевать стресс.

Ключевые слова: консорциум бактерий, Glycine max. L., тяжелые металлы, окислительный стресс, глутатион-S-трансфераза, гваяколотероксидаза, растворимые фенолы.

PERELIK LITERATURI

1. Шевченко О. В., Будзанівська І. Г., Патица В. П., Бойко А. Л., Поліщук В. П. Вплив важких металів на перебіг вірусних інфекцій рослин.–К.: Фітоцентр, 2003.–224 с.
2. SchutzenDubel A., Schwanz P., Teichmann T., Gross K., Langenfeld-Heyser R., Godbold D. L., Polle A. Cadmium-induced changes in antioxidative systems, hydrogen peroxide content, and differentiation in Scots pine roots // Plant Physiol.–2001.–**127**, N 3.–P. 887–898.
3. Alloway B. J., Steinnes E. Anthropogenic additions of cadmium to soils // Cadmium in soils and plants.–Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1999.– P. 97–123.
4. SchutzenDubel A., Polle A. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization // J. Exp. Bot.–2002.–**53**, N 372.–P. 1351–1365.
5. Stohs S. J., Bagchi D., Hassoun E., Bagchi M. Oxidative mechanisms in toxicity of metal ions // Free Radic. Biol. Med.–2001.–**18**.–P. 321–326.
6. Van Peer R., Niemann G. J., Schippers B. Induced resistance and phytoalexin accumulation in biological control in Fusarium wilt of carnation by Pseudomonas sp. strain WCS417r // Phytopathology.–1991.–**81**.–P. 728–734.
7. Wei G., Klopffer J. W., Tuzun S. Induction of systemic resistance of cucumber to Colletotrichum orbiculare by select strains of plant growth-promoting rhizobacteria // Phytopathology.–1991.–**81**.–P. 1508–1512.

8. *Gajewska E., Skiodowska M.* Effect of nickel on ROS content and antioxidative enzyme activities in wheat leaves // *BioMetals*.–2007.–**20**, N 1.– P. 27–36.
9. *Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Zabalza A., Corpas F. J., Gyzem M., Del Rio L. A., Sandalio L. M.* Cadmium effect on oxidative metabolism of pea (*Pisum sativum* L.) roots. Imaging of reactive oxygen species and nitric oxide accumulation *in vivo* // *Plant, Cell and Environ.*–2006.–**29**, N 8.– P. 1532–1544.
10. *Pal M., Horvath E., Janda T., Paldi E., Szalai G.* Physiological changes and defense mechanisms induced by cadmium stress in maize // *J. Plant Nutr. Soil Sci.*–2006.–**169**.–N 2.–P. 239–246.
11. *Cobbett C. S.* Phytochelatin and their roles in heavy metal detoxification // *Plant Physiol.*–2000.–**123**, N 3.–P. 825–832.
12. *Fusco N., Micheletto L., Dal Corso G., Borgato L., Furini A.* Identification of cadmium-regulated genes by cDNA-AFLP in the heavy metal accumulator *Brassica juncea* L. // *J. Exp. Bot.*–**56**, N 421.–P. 3017–3027.
13. *Negrutskaya V., Kozyrovska N.* Ecologically-friendly crop production with microbial inoculants. I. The Dual, technology for inoculant production // *Int. conf. Natural Ecosystems of the Carpathian Mountains Under Conditions of Intensive Anthropogenic Impact (Uzhhorod, Ukraine)*.–Uzhhorod, 2001.–P. 76–79.
14. *King E., Ward M. K., Raney D. E.* Two simple media for the demonstration of pyocyanin and fluorescein // *J. Lab. Clin. Med.*–1954.–**44**.–P. 301–307.
15. *Miller J. H.* Experiments in molecular genetics.–New York: Cold Spring Harbor Lab. publ., 1972.–432 p.
16. *Семчишин Г., Луцак В., Озори К.* Возможные причины различий в чувствительности к кислороду двух штаммов *Escherichia coli* // *Биохимия*.–2005.–**70**, № 5.–С. 514–522.
17. *Madhaiyan M., Poonguzhali S., Senthilkumar M., Seshadri M., Chung S., Yang H.* Growth promotion and induction of systemic resistance in rice cultivar Co-47 (*Oryza sativa* L.) by *Methylobacterium* spp. // *Bot. Bull. Acad. Sin.*–2004.–**45**.–P. 315–324.
18. *Холодова В. П., Волков К. С., Кузнецов В. В.* Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // *Физиология растений*.–2005.–**52**, № 6.–С. 848–858.
19. *Власова С. Н., Шабунина Е. И., Переслегина И. А.* Активность глутатионзависимых ферментов эритроцитов при хронических заболеваниях печени у детей // *Лаб. дело*.–1990.–№ 8.–С. 19–21.
20. *Panda S. K., Choudhury S.* Changes in nitrate reductase activity and oxidative stress response in the moss *Polytrichum commune* subjected to chromium, copper and zinc phytotoxicity // *Braz. J. Plant Physiol.*–2005.–**17**, N 2.–P. 191–197.
21. *Засць І. Є., Вознюк Т. М., Ковальчук М. В., Крамарьов С. М., Козировська Н. О.* Активність консорціуму бактерій в агроценозах сої на забруднених важкими металами чорноземях Придніпров'я // *Наука та інновації*.–2007–**3**, № 6.–С. 26–36.
22. *dos Santos Soares A. M., de Souza T. F., de Souza Domingues S. J., Jacinto T., Tavares Machado O. L.* Methyl jasmonate promotes the transient reduction of the levels of 2-Cys peroxiredoxin in *Ricinus communis* plants // *Plant Physiol. Biochem.*–2004.–**42**.–P. 543–547.
23. *Засць І. Є., Лукашов Д. В., Митрохін О. В., Машковська С. П., Козировська Н. О.* Застосування бактерій для мобілізації хімічних елементів з анортозиту та оптимізації живлення рослин // *Наук. вісн. Ужгород. ун-ту*.–2007.– Вип. 20.–С. 243–249.

УДК 581.2.02:581.19
Надійшла до редакції 05.07.07