



Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы:

1) свет влияет на рост всех листьев побега, активность конуса нарастания и рост зародышевой корневой системы проростка пшеницы;

2) наиболее существенная реакция на наличие или отсутствие света наблюдается в отношении колеоптиля и эпикотили проростков, что, очевидно [5, 12], связано с наличием в них различных групп сенсорных пигментов;

3) при наличии светового фактора рост эпикотили начинается с момента прекращения роста колеоптиля. Рост эпикотили происходит синхронно с ростом влагалища 1-го листа;

4) при отсутствии света рост колеоптиля и эпикотили продолжается и после завершения роста пластинки и влагалища 1-го листа.

Список литературы

1. Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зелёных растений. М.: Мир, 1983. 552 с.
2. Дарвин Ч. Соч.: в 8 т. Т. 8. Лазящие растения. Движения растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 539 с.
3. Briggs W. R. Phototropism: Some history, some puzzles, and a look ahead // *Plant Physiol.* 2014. Vol. 164. P. 13–23.

4. Степанов С. А. Метамерный принцип системы регуляции продуктивности пшеницы // *Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та.* 2015. Вып. 13. С. 213–222.
5. Christie J. M., Murphy A. S. Shoot phototropism in higher plants: new light through old concepts // *Amer. J. Bot.* 2013. Vol. 100. P. 35–46.
6. Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Абрис, 2011. С. 550–584.
7. Boonman A., Prinsen E., Voeselek L. A., Pons T. L. Redundant roles of photoreceptors and cytokinins in regulating photosynthetic acclimation to canopy density // *J. Exp. Bot.* 2009. Vol. 60. P. 1179–1190.
8. Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.
9. Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л.: Колос, 1969. 275 с.
10. Virgin H. I. The light-induced unrolling of the grass leaf. A study of polarity, light-piping and stimulus transmission // *Physiol. Plant.* 1990. Vol. 80, № 1. P. 143–147.
11. Mandoli D. F., Briggs W. R. The photoperceptive sites and the function of tissue light-piping in photomorphogenesis of etiolated oat seedlings // *Plant. Cell and Environ.* 1982. Vol. 5, № 2. P. 137–145.
12. Касаткин М. Ю., Степанов С. А., Хакалова Д. А. Сравнительный анализ спектральных характеристик тканей колеоптиля и эпикотили // *Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология.* 2008. Т. 8, вып. 1. С. 46–50.

Образец для цитирования:

Странко А. М., Касаткин М. Ю., Степанов С. А. Влияние света на морфогенез пшеницы // *Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология.* 2016. Т. 16, вып. 4. С. 411–414. DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-411-414.

УДК 579.852+577.114+633.11

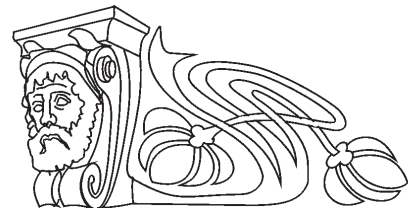
ВЛИЯНИЕ ЭКЗОПОЛИСАХАРИДОВ БАКТЕРИЙ *PAENIBACILLUS POLYMUHA* 1465 НА РОСТ И ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ ПШЕНИЦЫ

И. В. Егоренкова¹, К. В. Трегубова¹, С. А. Коннова^{2,1},
Л. В. Бугреева², В. В. Игнатов¹

¹Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН, Саратов
E-mail: egorenkova_i@ibppm.ru

²Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: Konnovasa@yandex.ru

Ризобактерии р. *Paenibacillus* способствуют росту растений и повышению их индуцированной системной устойчивости против различных экологических стрессов. В данной работе представлены результаты исследования влияния экзополисахаридов (ЭПС), полученных при культивировании бактерий *Paenibacillus polymuha* 1465 на средах с разными источниками углерода, на ранние этапы развития пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Са-



ратовская 29 и пероксидазную активность в тканях проростков пшеницы. В модельных экспериментах показано, что данные ЭПС (в концентрации 0.2 мг/мл) при обработке ими семян пшеницы в различной мере способствовали увеличению длины и массы корней и побегов проростков, причем наибольший эффект зафиксирован в отношении корневой системы. Обсуждается вопрос о связи уровня стимулирующего эффекта ЭПС с особенностями их строения. Предобработка семян экзогликанами *P. polymuha* приводила также к увеличению в корнях содержания о-фенилен- и гваяколизависимых пероксидаз в 2 и 1.5 раза соответственно, при этом концентрация белка в образцах возрастала в 4 раза по сравнению с контролем. Полученные результаты позволяют сделать заключение о том, что ЭПС *P. polymuha* стимулируют рост, развитие и защитные реакции пшеницы.



Ключевые слова: *Paenibacillus polymyxa*, *Triticum aestivum* L., экзополисахариды, морфометрические показатели, пероксидазная активность.

Effect of Exopolysaccharides of the Bacterium *Paenibacillus Polymyxa* 1465 on Growth and Defense Responses of Wheat

I. V. Yegorenkova, K. V. Tregubova, S. A. Konnova,
L. V. Bugreyeva, V. V. Ignatov

Rhizobacteria of the genus *Paenibacillus* promote plant growth and induced systemic resistance to diverse environmental stresses. Here we present the results for the effect of exopolysaccharides (EPS) obtained from growth of *Paenibacillus polymyxa* 1465 with different carbon sources on the early stages in the development of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Saratovskaya 29) and on the peroxidase activity in wheat seedling tissue. Model experiments indicated that these EPS (at 0.2 mg/ml), when used for treatment of wheat seeds, exhibited various degrees of enhancement of seedling root and shoot lengths and weights, with the greatest effect being on the root system. We discuss the linkage between the level of the stimulatory influence of the EPS and the peculiarities of their structure. Pretreatment of seeds with the exoglycans of *P. polymyxa* also increased the root content of *o*-phenylene- and guaiacol-dependent peroxidases 2- and 1.5-fold, respectively, with the protein concentration in the samples increasing 4-fold, as compared with the control. The obtained results allow the conclusion that the EPS of *P. polymyxa* promote the growth, development, and defense responses of wheat.

Key words: *Paenibacillus polymyxa*, *Triticum aestivum* L., exopolysaccharides, morphometric measures, peroxidase activity.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-414-420

Ростстимулирующие ризобактерии (в английской транскрипции Plant Growth-Promoting Rhizobacteria (PGPR)) непосредственно или косвенно участвуют в развитии растений и биологическом контроле фитопатогенов [1]. Положительное влияние бактерий на растение обеспечивается с помощью различных механизмов, среди которых – обеспечение доступными соединениями азота, улучшение минерального питания и водного баланса растений, индукция фитогормонами, защита продуцируемыми антибактериальными метаболитами [2]. К группе PGPR относят активно исследуемые в настоящее время бактерии рода *Paenibacillus*, по прежней классификации *Bacillus* [3], включающего более 90 видов факультативных анаэробов, с типовым видом *P. polymyxa*. Представители рода – грам-вариабельные, палочковидные, формирующие капсулу и эндоспоры, нейтрофильные, гетеротрофные, имеющие низкий G+C, в большинстве подвижные бактерии, что достигается посредством перитрихально расположенных жгутиков. *P. polymyxa* обнаружены в различных климатических зонах и экологических нишах, стимулируют рост и развитие широкого круга

растений, среди которых – сорго и кукуруза, сахарная свекла, томаты, белый клевер, сосна и ель, зеленые бобы, пшеница и ячмень [4]. В зоне корней пшеницы данные бактерии могут преобладать в количественном отношении над другими азотфиксирующими анаэробами, им принадлежит одна из ведущих ролей в накоплении азота в почвах [5].

P. polymyxa имеет сложные специфические взаимоотношения с растением-хозяином на молекулярно-генетическом уровне. Так, сообщалось о стимуляции ферментативной активности хитиназы и β -1,3-D-глюканазы [6], глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы, глутатион редуктазы и глутатион S-трансферазы [7, 8] в растениях, инокулированных *P. polymyxa*. Повышение хитиназной и β -1,3-D-глюканазной активности в растениях, как известно, коррелирует с резистентностью к фитопатогенам. К числу ферментов, играющих важную роль в повышении устойчивости растений к различным стрессам, относят и белки с антиоксидантными свойствами, индуцируемые ризобактериями *P. polymyxa* [8]. К примеру, были идентифицированы 10 белков с такими свойствами (среди них – тиоредоксин редуктаза 2, глутатион пероксидаза 6, пероксидаза 43) и показано повышение их активности в корнях и побегах *Arabidopsis thaliana*, инокулированных ризосферным штаммом *P. polymyxa* E681 [8].

Пероксидазная каталитическая система является важнейшей, участвующей в индуцируемом патогенами и их элиситорами защитном ответе растений и, в частности, регуляции уровня перекиси водорода в клетках [9]. При ее участии происходит как непосредственное разложение молекул перекиси, так и их утилизация в процессе синтеза лигнина и суберина. Усиленная активация пероксидазы в ответ на заражение наблюдается у разных видов растений и при разных по природе инфекционных процессах (грибных, бактериальных, вирусных болезнях и т.д.). Считается, что увеличение активности этого фермента в инфицированных тканях может служить одной из причин усиления синтеза фенольных соединений, которым принадлежит важная роль в иммунитете растений.

Метаболиты бактерий, в том числе и углеводной природы (полисахариды и липополисахариды (ЛПС) внешней мембраны бактерий), могут индуцировать активность таких ферментов, тем самым повышая защитные реакции растений [10, 11]. *Paenibacillus* продуцирует широкий спектр экзополисахаридов (ЭПС) с различными физиологическими и биотехнологическими функциями, что способствует их активному



использованию в различных промышленных процессах и сельском хозяйстве [4, 12]. Также данные биополимеры являются важными метаболитами, которые играют ключевую роль в растительно-бактериальных взаимодействиях [6, 13]. Ранее нами было показано вовлечение ЭПС *P. polytuxa* в процессы образования биопленок на абиотических поверхностях [14], колонизации корней проростков пшеницы и индукции морфологических изменений корневых волосков [15].

Цель данной работы заключалась в исследовании влияния ЭПС штамма *P. polytuxa* 1465 (ЭПС₁₄₆₅) на ранние этапы развития пшеницы и пероксидазную активность в тканях проростков пшеницы *T. aestivum* L. сорта Саратовская 29.

Материал и методы

Бактерии *P. polytuxa* 1465 (АТСС 8523), полученные из Чешской коллекции микроорганизмов (г. Брно), культивировали в жидкой питательной среде с 3% глюкозы или сахарозы [16] в течение 3 суток на круговой качалке (220 об/мин) при 30°C.

Для выделения суммарных препаратов ЭПС культуральную жидкость (КЖ) после выращивания бактерий разбавляли в 2–3 раза дистиллированной водой (для снижения вязкости). Клетки отделяли центрифугированием при 15000 об/мин в течение 30 мин, супернатант концентрировали в вакууме (40°C) до первоначального объема, используя роторный испаритель, после чего ЭПС осаждали тремя объемами ацетона. Выпавший осадок отделяли центрифугированием при 3000 об/мин в течение 20 мин, многократно промывали ацетоном и переводили в лиофильно высушенную форму с использованием устройства BENCHTOP 2K ES VirTis (США). ЛПС *Azospirillum brasilense* Sp107 был выделен из наружной мембраны бактерий экстракцией горячим 45%-ным фенолом по методу Вестфала [17] и взят в качестве препарата сравнения.

Семена мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 29, полученные из ВНИИСХ Юго-Востока г. Саратова, промывали водой и подвергали поверхностной стерилизации. Семена выдерживали 30 с в 70%-ном этиловом спирте, промывали стерильной дистиллированной водой, после этого помещали на 1 мин в водный раствор диацета: этанолртухлорид – 33 мг, цетилпиперидиния хлорида – 66 мг, воды дистиллированной – 100 мл, а затем многократно промывали стерильной дистиллированной водой.

Для оценки ростстимулирующего действия ЭПС стерильные семена обрабатывали водными растворами ЭПС (0.2 мг/мл), полученными при

выращивании *P. polytuxa* в среде с глюкозой (ЭПС_{Гл}) или сахарозой (ЭПС_{сах}) и инкубировали в чашках Петри в темноте при температуре 25°C в течение 1 суток. По окончании обработки проростки с соблюдением стерильности выращивали в водной культуре в оранжерее (24°, влажность воздуха – 60%, освещенность – 60 мкмоль/м²·с). В процессе прорастания семян и роста проростков на 1, 3, 5 и 7-й день определяли всхожесть, измеряли длину корней и побегов пшеницы, а также их суммарную массу. Для определения сухого веса образцы помещали в алюминиевые бюксы и высушивали при 105°C в сушильном шкафу до постоянной массы. Данные всех измерений приводили в пересчете на один проросток. Сравнение скорости прорастания семян и роста проростков опытных и контрольных растений использовали в качестве показателя биологического действия ЭПС на первых стадиях онтогенеза пшеницы.

Для определения пероксидазной активности стерильные семена помещали в растворы препаратов ЭПС или ЛПС (в концентрации 0.125 мг/мл) на 2 ч, после чего выкладывали между двумя слоями фильтровальной бумаги, пропитанными теми же растворами, и выращивали в течение 2 суток при 25°C. Контролем служили выращенные на стерильной дистиллированной воде проростки пшеницы. Для оценки содержания о-фенилензависимой пероксидазы растительный материал растирали в охлажденном цитрат-фосфатном буфере (ЦФБ), рН 4.5. На 100 мг сырого материала добавляли 10 мл буфера. После экстракции при 4°C в течение 1 ч взвесь центрифугировали 15 мин при 10000 g. К 0.5 мл супернатанта добавляли 5 мл 0.05%-ного раствора о-фенилендиамина в ЦФБ и 5 мкл 33%-ной перекиси водорода (H₂O₂). Через 20 с реакцию останавливали добавлением 0.5 мл концентрированной серной кислоты. Оптическую плотность продуктов реакции измеряли с помощью спектрофотометра СФ-46 при λ=492 нм. Контрольный раствор готовили по той же схеме, но без добавления H₂O₂ [11].

Для определения активности гваяколзависимой пероксидазы белковый экстракт получали путем гомогенизации корней проростков в 0.01М Na-фосфатном буфере, рН 6.0 (ФБ). Отношение массы навески к объему ФБ – 1:3. Экстракт центрифугировали в течение 25 мин при 14000 об/мин. Содержание пероксидазы измеряли по увеличению оптической плотности при λ=470 нм в реакционной смеси из 0.5 мл 0.05%-ного раствора гваякола (2,6-дибромфенола), 200 мкл 0.25%-ной H₂O₂ и 2 мл супернатанта.



Контроль готовили аналогичным образом, но без добавления H_2O_2 [18]. Содержание феноловых пероксидаз в обоих случаях определяли по калибровочной кривой, построенной по пероксидазе хрена, и выражали в мкг фермента на 1 мл экстракта [11].

Содержание белка определяли по модифицированному методу Бредфорда [19].

Статистическую обработку результатов проводили с использованием программы Excel 2007 (Microsoft Corp., USA). Анализировали не менее 30 растений в 3-кратной повторности (морфометрические показатели) и не менее 15 растений (пероксидазная активность). Сравнение выборок средних проводили с использованием *t*-критерия Стьюдента. Разница между средними величинами вариантов и контроля достоверна для уровня значимости $p < 0.05$.

Результаты и их обсуждение

Одним из перспективных направлений фундаментальных и прикладных исследований является изучение регуляции роста и развития

растений с помощью природных и синтетических физиологически активных веществ, в особенности на первых этапах онтогенеза растений. Повышение всхожести семян растений и скорости их прорастания достигается обработкой перед посевом водными растворами биостимуляторов, что приводит к активации биохимических процессов, увеличивает энергию прорастания, улучшает всхожесть семян [20].

Для оценки ростстимулирующего действия экзополисахаридов *P. polymyxa* 1465 на пшеницу определяли морфометрические показатели проростков пшеницы сорта Саратовская 29. Выбор концентрации ЭПС основан на данных ранее проведенных нами исследований [15]. В результате экспериментов было установлено позитивное влияние обработки данными ЭПС на ранние этапы развития растений, что выражалось в увеличении длины главного и боковых корней, побегов, а также их суммарной массы, причем с увеличением продолжительности проращивания семян стимулирующее влияние ЭПС возрастало (таблица).

Морфологические показатели 7-суточных проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L. Саратовская 29) после обработки семян препаратами ЭПС *P. polymyxa* 1465, полученными при выращивании на среде с глюкозой (ЭПСгл) или сахарозой (ЭПСсах)

Варианты	Длина, мм			Масса сухого вещества, мг	
	главного корня	корней (суммарная)	побега	корней	побега
Контроль	62±2	180±5	88±3	3.6±0.2	7.8±0.4
Обработка ЭПСгл	77±3*	226±8*	95±2*	4.5±0.4*	9.1±0.5*
Обработка ЭПСсах	70±2*	203±6*	99±3*	4.1±0.3*	9.4±0.6*

Примечание. Данные приведены в расчете на один проросток; концентрация ЭПС – 0.20 мг/мл; доверительные интервалы даны для надежности 95 %; * разница между вариантами и контролем достоверна при $p < 0.05$.

Существенного влияния ЭПС на всхожесть семян не обнаружено. Максимальный эффект зафиксирован в отношении корневой системы, большей активностью характеризовались ЭПСгл: увеличение длины корневой системы в 1.3 раза по сравнению с контрольными растениями (см. таблицу). Ранее нами была обнаружена способность ЭПС₁₄₆₅ к индукции деформаций (Д) корневых волосков проростков пшеницы, являющихся одним из наиболее ранних откликов растения на присутствие в окружающей среде бактерий: 26 Д/см корня против 4 Д/см в контроле [15]. ЭПСсах в большей мере, чем ЭПСгл способствовали росту надземной части растения: длина побега на 13% выше по сравнению с контролем (см. таблицу).

Различия в характере воздействия ЭПС, синтезируемых на средах с глюкозой и сахарозой, отмечались нами и ранее, а именно при исследо-

вании активности препаратов ЭПС в отношении клеток иммунной системы. Было показано, что данные экзогликаны *in vitro* в различной мере стимулируют фагоцитоз бактериальных клеток и метаболические процессы в лейкоцитах мышей и человека [21]. Мы полагаем, что степень такого влияния связана с особенностями строения данных ЭПС, а именно с отличиями по молекулярной массе (Мм), составу и структуре данных полисахаридов.

Ранее показано, что условия культивирования бактерий *P. polymyxa* 1465 влияли на соотношение полисахаридных фракций, отличающихся по Мм и заряду, реологические и антигенные свойства синтезируемых ЭПС [16]. Так, для ЭПСгл характерно существенное доминирование высокомолекулярных кислых фракций. В его состав преимущественно входили манноза, глюкоза, галактоза в соотношении 2:2.5:1,

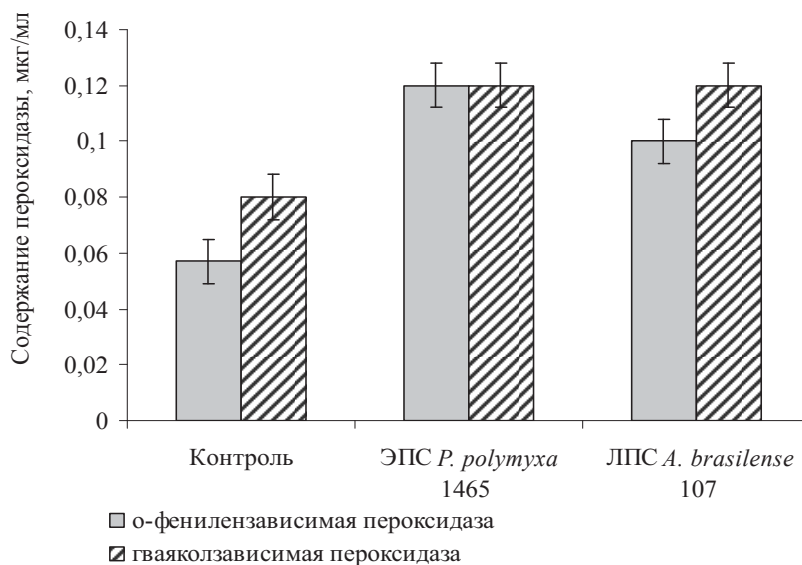


уроновые кислоты и аминокислоты; для ЭПСсах отмечалось преобладание нейтральных фракций, трехкратное снижение кинематической вязкости водных растворов ЭПС, а также существенное сокращение доли галактозы и урановых кислот (в сравнении с ЭПСгл) [16]. По нашим данным, ЭПСгл – нерегулярный по структуре, разветвленный гетерогликан, основная цепь которого образована (1→4)- и (1→6)-связанными остатками гексоз, с преобладанием β-гликозидных связей. Об обусловленности биологического действия 1,3;1,6-β-D-глюканов особенностями их структуры сообщалось, например, при исследовании влияние ламинарана и ряда 1,3;1,6-β-D-глюкоолигосахаридов разной Мм и разветвленности на прорастание семян и формирование проростков гречихи [22]. Авторы связывают эффект с наличием большого количества β-1,6-связанных остатков глюкозы в виде разветвлений, а также присутствием 1,6-β-О-гликозидной связи в основной цепи молекул 1,3;1,6-β-D-глюкоолигосахаридов. По данным ряда исследователей, 1,3;1,6-β-D-глюканы способны регулировать процессы метаболизма и проявлять иммуномодулирующие свойства, как у растений, так и у животных [23].

Сельскохозяйственные растения постоянно находятся в условиях экологического стресса из-за болезней и вредителей, бесконтрольного применения пестицидов, переизбытка или недостатка удобрений. В связи с этим важна разработка различных средств фитоиммунорекции на основе природных индукторов

для эффективного контроля иммунного статуса растения для преодоления его дефицитности. Преимущество иммунизации заключается в экологической безопасности, поскольку защита растений основана не на подавлении фитопатогенов как при использовании фунгицидов, а на стимуляции естественных механизмов защиты [24]. Благодаря способности к формированию эндоспор и синтезу различных видов антибиотиков *P. polymyxa* является потенциально коммерчески полезным агентом для биоконтроля. Описываются различные механизмы биоконтроля, например: продукция сидерофоров, гидролитических ферментов, антибиотиков, индуцирование системной резистентности и др. Защитный механизм индукторов устойчивости связан с их участием в генерации H_2O_2 , что приводит к активации генома, перестройке метаболизма растения, направленного на синтез защитных соединений. Способность различных соединений стимулировать образование H_2O_2 в культуре *in vitro* может быть использована для быстрого и эффективного скрининга новых средств защиты растений [25].

Нами был проведен анализ содержания изоферментов пероксидазы в корнях проростков пшеницы при совместном культивировании их в течение 2 сут. с ЭПС₁₄₆₅. В качестве субстратов использовали о-фенилендиамин и гваякол. Эксперименты показали, что ЭПС *P. polymyxa* вызывали увеличение в корнях содержания о-фенилен- и гваяколзависимых пероксидаз в 2 и 1.5 раза соответственно (рисунок).



Соотношение содержания феноловых пероксидаз в корнях проростков пшеницы, обработанных полисахаридсодержащими препаратами: ЭПС *P. polymyxa* 1465 и ЛПС *A. brasilense* 107. Концентрация препаратов – 0.125 мг/мл. Разница между средними величинами вариантов и контроля достоверна для уровня значимости $p < 0.05$



Препараты ЛПС ассоциативных бактерий *A. brasilense* Sp107 (взятые для сравнения) вызывали проявление защитных механизмов растений путем повышения активности анализируемых пероксидаз в 1.8 и 1.5 раза соответственно. Было отмечено также увеличение содержания белка под влиянием ЭПС *P. polymyxa* 1465 и ЛПС *A. brasilense* Sp107 в 4 и 3 раза соответственно. Предполагается, что эти препараты вызывали проявление защитных реакций в растительных клетках, следствием которых оказался синтез различных небелковых и белковых соединений, в том числе и пероксидаз. Возможно, высокая активность препарата ЭПС₁₄₆₅ по отношению к анионным пероксидазам объясняется поверхностной локализацией внеклеточных полисахаридов, придающей им свойства посредников во взаимодействии этих бактерий с другими микро- и макропартнерами. Анализ полученных данных позволил предположить, что ЭПС₁₄₆₅ является индуктором защитных реакций растений, включение которых, вероятно, связано с взаимодействием ЭПС с белковыми рецепторами в плазмалемме растительной клетки. О вовлечении анионной пероксидазы в спектр их защитного действия сообщается в ряде публикаций. К примеру, Яруллиной [25] указывалось, что важным механизмом повышения устойчивости пшеницы к грибным патогенам под влиянием хитоолигосахаридов является индукция экспрессии гена анионной пероксидазы и усиление активности фермента.

Суммируя полученные результаты, можно сделать обоснованное заключение о том, что ЭПС *P. polymyxa* 1465 благодаря позитивному влиянию на развитие проростков пшеницы и активности по отношению к пероксидазам в корнях проростков могут рассматриваться в качестве бактериальных препаратов для индуцирования роста и защитных реакций растений.

Список литературы

1. Kloepper J. W. Plant growth-promoting rhizobacteria as biological control agents // Soil microbial ecology-applications in agricultural and environmental management / ed. F. B. Jr. Metting. N.Y. : Marcel Dekker, 1992. P. 255–274.
2. Mart'inez-Viveros O., Jorquera M. A., Crowley D. E., Gajardo G., Mora M. L. Mechanisms and practical considerations involved in plant growth promotion by rhizobacteria // J. Soil Sci. Plant Nutr. 2010. Vol. 10. P. 293–319.
3. Ash C., Priest F. G., Collins M. C. Molecular identification of rRNA group 3 bacilli using a PCR probe test // Antonie van Leeuwenhoek. 1993. Vol. 64. P. 253–260.
4. Lal S., Tabacchioni S. Ecology and biotechnological potential of *Paenibacillus polymyxa*: a minireview // Indian J. Microbiol. 2009. Vol. 49. P. 2–10.
5. Heulin T., Berge O., Mavingui P., Gouzou L. *Bacillus polymyxa* and *Rahnella aquatilis*, the dominant N₂-fixing bacteria associated with wheat rhizosphere in French soils // Europ. J. Soil Biol. 1994. Vol. 30. P. 35–42.
6. Haggag Wafaa M. Colonization of exopolysaccharide-producing *Paenibacillus polymyxa* on peanut roots for enhancing resistance against crown rot disease // Afr. J. Biotechnol. 2007. Vol. 6. P. 1568–1577.
7. Cakmakci R., Erat M., Erdogan U., Donmez M. F. The influence of plant growth-promoting rhizobacteria on growth and enzyme activities in wheat and spinach plants // J. Plant Nut. Soil. Sci. 2007. Vol. 170. P. 288–295.
8. Kwon Y. S., Lee D. Y., Rakwa R., Baek S.-B., Lee J. H., Kwak Y.-S., Seo J.-S., Chung W. S., Bae D.-W., Kim S. G. Proteomic analyses of the interaction between the plant-growth promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* E681 and *Arabidopsis thaliana* // Proteomics. 2016. Vol. 16. P. 122–135.
9. Тарчевский И. А. Сигнальные системы растений. М. : Наука, 2002. 294 с.
10. Туманова С. Ю. Роль гликопротеинов, гликолипидов в межклеточных взаимодействиях // Биохимия. 1978. Т. 43, № 3. С. 387–398.
11. Стадник Г. И., Калашиникова Е. Е., Коннова С. А., Игнатов В. В. Роль поверхностных и внеклеточных соединений бактерии *Xanthomonas campestris* в патогенных взаимоотношениях с растениями капусты // Микробиология. 2001. Т. 70, № 2. С. 270–274.
12. Liang T.-W., Wang S.-L. Recent advances in exopolysaccharides from *Paenibacillus* spp.: production, isolation, structure, and bioactivities // Mar. Drugs. 2015. Vol. 13. P. 1847–1863.
13. Yegorenkova I. V. Exopolysaccharides of *Paenibacillus polymyxa* rhizobacteria in plant–bacterial interactions // Bacteria in agrobiology: crop productivity. Vol. 7 / eds. D. K. Maheshwari, M. Saraf, A. Aeron. Berlin : Springer-Verlag, 2013. P. 401–437.
14. Yegorenkova I. V., Tregubova K. V., Matora L. Yu., Burygin G. L., Ignatov V. V. Biofilm formation by *Paenibacillus polymyxa* strains differing in the production and rheological properties of their exopolysaccharides // Curr. Microbiol. 2011. Vol. 62. P. 1554–1559.
15. Yegorenkova I. V., Tregubova K. V., Ignatov V. V. *Paenibacillus polymyxa* rhizobacteria and their synthesized exoglycans in interaction with wheat roots : colonization and root hair deformation // Curr. Microbiol. 2013. Vol. 66. P. 481–486.
16. Егоренкова И. В., Трезубова К. В., Матора Л. Ю., Бурьгин Г. Л., Игнатов В. В. Состав и иммунохимическая характеристика экзополисахаридов ризобактерий *Paenibacillus polymyxa* 1465 // Микробиология. 2008. Т. 77, № 5. С. 623–629.
17. Вестфаль О., Янн К. Бактериальные липополисахариды // Методы химии углеводов / под ред. Н. К. Кочеткова. М. : Мир, 1967. С. 325–332.



18. Бурханова Г. Ф., Яруллина Л. Г., Максимов И. В. Регуляция хитоолигосахаридами защитных реакций растений пшеницы при инфицировании *Viralis sorokiniana* // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 1. С. 119–126.
19. Скоупс Р. Методы очистки белков. М.: Мир, 1985. 315 с.
20. Кораблева Н. П., Платонова Т. А. Биохимические аспекты гормональной регуляции покоя и иммунитета растений: (Обзор) // Прикладная биохимическая микробиология. 1995. Т. 31, № 1. С. 103–114.
21. Yegorenkova I. V., Fomina A. A., Tregubova K. V., Konnova S. A., Ignatov V. V. Physical-chemical properties and biological activity of the exopolysaccharides of the rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* 1465 // Sci. conf. boil. active substances: fundamental and applied problems. AR Crimea, Ukraine, May 25–30, 2009. Киев, 2009. P. 267–268.
22. Федорова В. Я., Чайкина Е. Л., Бакунина И. Ю., Анастук С. Д., Исаков В. В., Анисимов М. М., Звягинцева Т. Н. Влияние 1,3;1,6-β-D-глюкана и продуктов его ферментативной трансформации на формирование проростков гречихи *Fagopyrum esculentum* Mönch // Химия растительного сырья. 2009. № 3. С. 139–146.
23. Елякова Л. А. Регуляция β-1,3;1,6-глюканами растительного и животного иммунитетов. Энзиматический синтез новых иммуностимуляторов // Вестн. ДВО РАН. 1995. № 2. С. 74–85.
24. Озерцовская О. Л., Васюкова Н. И. При использовании элиситоров для защиты сельскохозяйственных растений необходима осторожность // Прикладная биохимия и микробиология. 2002. № 3. С. 322–325.
25. Яруллина Л. Г. Механизмы индуцирования устойчивости пшеницы к грибным патогенам: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2006.

Образец для цитирования:

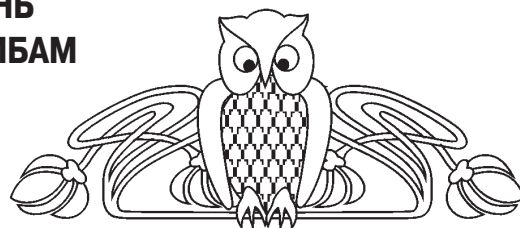
Егоренкова И. В., Трегубова К. В., Коннова С. А., Бугреева Л. В., Игнатов В. В. Влияние экзополисахаридов бактерий *Paenibacillus Polymyxa* 1465 на рост и защитные реакции пшеницы // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, вып. 4. С. 414–420. DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-414-420.

УДК 579.26

АНТАГОНИСТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ БАКТЕРИЙ-АССОЦИАНТОВ ПОБЕГОВ ЯБЛОНЬ ПО ОТНОШЕНИЮ К ФИТОПАТОГЕННЫМ ГРИБАМ

Х. Мохамед, А. М. Петерсон, Г. С. Ткаченко

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: alexandra.peterson@yandex.ru



Исследована микробная ассоциация поверхности и внутренней среды побегов яблонь сортов Голден Делишес, Уэлси и Беркутовское с признаками поражения микозами. Выделено 195 штаммов эпифитных и эндофитных бактерий, из которых 8 штаммов обладали выраженной антагонистической активностью по отношению к фитопатогенным грибам *Alternaria alternaria*, *Aspergillus tubiengensis*, *Fusarium incarnatum equiseti*, *Fusarium tricinctum* и *Phoma fungicola*, изолированным с этих же побегов. Штаммы-антагонисты идентифицированы как *Bacillus amyloliquefaciens* SA77, *B. badius* SA68, *B. gibsonii* SA104, *B. methyloprophicus* SA94, *B. pumilus* SA171, *B. simplex* SA101, *Brevibacterium halotolerans* SA87 и *Pantoea agglomerans* SA108. Изучены биологические свойства бактерий-антагонистов.

Ключевые слова: побеги яблони, фитопатогенные грибы, бактерии-антагонисты.

Antagonistic Activity of Bacterial Association of Apple Shoots Against Phytopathogenic Fungi

H. Mohamed, A. M. Peterson, G. S. Tkachenko

Microbial associations on surfaces and internal environment on shoots of apple sorts Golden Delicious, Wealthy and Berkutovka

with symptoms of fungal infections were studied. 195 strains of epiphytic and endophytic bacteria, of which 8 strains had marked antagonistic activity against phytopathogenic fungi *Alternaria alternaria*, *Aspergillus tubiengensis*, *Fusarium incarnatum equiseti*, *Fusarium tricinctum* and *Phoma fungicola* were isolated. Antagonistic bacterial strains are identified as *Bacillus amyloliquefaciens* SA77, *B. badius* SA68, *B. gibsonii* SA104, *B. methyloprophicus* SA94, *B. pumilus* SA171, *B. simplex* SA101, *Brevibacterium halotolerans* SA87 and *Pantoea agglomerans* (SA108). Biological properties of antagonistic bacteria were studied.

Key words: apple shoots, phytopathogenic fungi, antagonistic bacteria.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4-420-425

Введение

Яблони – наиболее возделываемая древесная культура, которая широко выращивается почти во всей области умеренного климата в Северном и Южном полушариях [1]. В последнее время субтропические и тропические зоны также стали