

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И БЕЗОПАСНОСТЬ ДЛЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НАНОЧАСТИЦ СЕЛЕНА, ИНКАПСУЛИРОВАННЫХ В МАКРОМОЛЕКУЛЫ КРАХМАЛА

©2020 г. А. И. Перфильева^{1,*}, О. А. Ножкина¹, М. С. Третьякова¹,
И. А. Граскова¹, И. В. Клименков², Н. П. Судаков², Г. П. Александрова³, Б. Г. Сухов³

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

² Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия

³ Иркутский институт химии им. А.Е. Фаворского СО РАН, Иркутск, Россия

*E-mail: alla.light@mail.ru

Поступила в редакцию 10.03.2020 г.

После доработки 10.03.2020 г.

Принята к публикации 26.05.2020 г.

Изучена биологическая активность наночастиц селена, инкапсулированных в матрицу крахмала (НК Se/Кр), в отношении бактерии, вызывающей кольцевую гниль картофеля *Clavibacter sepedonicus* (*Cms*) и растений картофеля *in vitro*. Обнаружено, что НК Se/Кр состоит из сферических наночастиц селена широкого диапазона размерности, образующих кластеры. НК Se/Кр обладает бактерицидной и антибиопленочной активностью к бактерии *Cms*. Эксперименты, проведенные на растениях, показали стимулирующее влияние НК Se/Кр на биометрические показатели. Наноккомпозит снижал негативный эффект заражения картофеля *Cms* благодаря усилению защитных функций растений. Установлено отсутствие накопления селена в тканях картофеля после его обработки НК Se/Кр. Выявлено, что НК Se/Кр не подавляет жизнеспособность почвенных бактерий *Acinetobacter guillouiae* и *Rhodococcus erythropolis*. Полученные результаты позволяют рассматривать НК Se/Кр как эффективный и экологически безопасный агент для стимуляции развития сельскохозяйственных растений благодаря целевой низкодозной доставке антимикробных наноселеновых биокомпозитов к бактериальным фитопатогенам.

DOI: 10.1134/S199272232001015X

ВВЕДЕНИЕ

В связи с глобальным изменением климата в северных и восточных территориях расширяется ареал обитания фитопатогенных организмов [1–3]. Одним из таких патогенов является грамположительная бактерия *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus* (*Cms*), вызывающая заболевание картофеля – кольцевая гниль [4], которая, согласно новой классификации, обозначается как *Clavibacter sepedonicus* [5]. У инфицированных растений наблюдается вилт стеблей, пожелтение листьев и значительное снижение урожайности [4]. На сегодняшний день не найдено эффективных методов регуляции численности *Cms*. Обеззараживающие мероприятия, как правило, носят превентивный характер, включают в себя применение агрессивных агентов. Также осуществляется удаление больных растений с полей ручным методом [6, 7]. В связи с этим важно разработать экологически безопасный способ на основе химических соединений по оздоровлению культур-

ных растений от бактериозов, в частности картофеля от кольцевой гнили.

В качестве потенциальных агентов для этих целей интересно применение наноккомпозитов (НК) – комплекса наночастиц (НЧ) с полимерными матрицами. Такая конструкция соединений является выигрышной, так как в НК токсичные НЧ плотно упакованы в безопасную для растений матрицу природного происхождения и способны высвободиться под действием экзоферментов бактерий, убивая их. В качестве матриц НК перспективно применение полисахаридов. Это обусловливается не только их безвредностью для человека и животных, но и их антибактериальными свойствами. Имеются сведения об антимикробной активности полисахаридов в отношении патогенов человека и животных, как грамположительных, так и грамотрицательных микроорганизмов [8, 9]. Считается, что такая активность связана с кислотным разрушением поверхностных структур бактериальной

клетки и нарушением адгезии бактерий к субстрату [10, 11].

В качестве матрицы для НЧ в нанокompозитах перспективно использование крахмала, так как он относится к безопасным для человека и животных растворимым пищевым волокнам. Кроме того, он является наиболее предпочтительным питательным субстратом для *Cms*. Имеются исследования биологической активности веществ с использованием крахмала. Так, на основе очищенного кукурузного крахмала было синтезировано новое биологически активное вещество — сульфаминовое производное, обладающее антимикробным эффектом в концентрации 50 мг/мл к следующим микроорганизмам: *Staphylococcus aureus*, *Staphylococcus epidermidis*, *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*, *Streptococcus faecalis* и *Streptococcus pyogenes* [12]. Крахмал используется для создания препаратов, применяемых в медицине и ветеринарии. Например, с помощью плазменной технологии на основе НЧ меди и серебра в комплексе с крахмалом синтезирован порошкообразный препарат с антибактериальным эффектом для регенерации мягких тканей [13]. Разработаны добавки к пище для кур-несушек и цыплят-бройлеров в виде йодистого крахмала [14, 15]. Таким образом, крахмал является хорошо зарекомендовавшим себя веществом в качестве матрицы НК.

В [16–19] был исследован ряд НК селена с природными матрицами — арабиногалактаном и каррагинаном, содержание НЧ селена в которых варьировалось от 1.23 до 6.4%. Наличие явного антибактериального эффекта выявлено только у некоторых НК [16]. Возможно, это связано с неспецифичностью матриц НК из арабиногалактана или каррагинана как пищевого субстрата для *Cms*. В некоторых случаях отмечалась стимуляция прироста растений картофеля *in vitro* под влиянием НК [16, 19]. В [20] были проведены предварительные исследования НК селена и крахмала на жизнеспособность *Cms*, в которых показан его значительный антибактериальный эффект.

Цель настоящей работы — изучить влияние НК селена на основе крахмала с высоким содержанием НЧ селена (12.0%) на возбудитель кольцевой гнили *Clavibacter sepedonicus*, растения картофеля *in vitro*, а также исследовать безопасность его применения для окружающей среды.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Синтез НК селена на основе крахмала (НК Se/Кр) осуществляли на основе водорастворимого крахмала (Sigma-Aldrich, USA) по описанной ранее методике [20]. К раствору крахмала (500 мг) в 30 мл воды со средней молекулярной массой 342 кДа добавляли при перемешивании раствор 12 мг H_2SeO_3 в 3 мл воды. Через 10 мин добавляли

5 мг $NaBH_4$ и выдерживали при комнатной температуре в течение 15 мин. Образовавшийся НК высаживали в четырехкратный объем 95% этилового спирта и промывали. Получали серый порошок с содержанием селена 12.0% (выход 89%). Для экспериментов использовали растворы НК Se/Кр, в которых содержание селена составляло 0.000625% в конечной концентрации.

Культивирование растений картофеля. Влияние НК Se/Кр изучали на растения картофеля *in vitro* сорта Лукьяновский, восприимчивого к *Cms* [21]. Микрклональное размножение пробирочных растений осуществляли с помощью черенкования на агаризованной питательной среде Мурасиге—Скуга (Sigma, USA). Растения культивировали в факторостатных условиях в течение 20 сут при 26°C и освещенности 5–6 кЛк.

Бактериум. Использовали штамм *Clavibacter sepedonicus* (*Cms*) Ас-1405, возбудителя кольцевой гнили картофеля (получен из Всероссийской коллекции микроорганизмов, г. Пущино, Московская обл.). Бактерии *Cms* выращивали на среде с глюкозой, пептоном и дрожжевым экстрактом (GPY) [22]. Влияние НК Se/Кр на биопленкообразование *Cms* исследовали с применением планшетного метода [23].

Бактерии *Acinetobacter guillouiae* и *Rhodococcus erythropolis* были выделены из ризосферы Пырея ползучего (*Elytrigia repens*), произрастающего на нефтезагрязненной территории Заларинского района Иркутской области (п. Тыреть), Россия. Бактерии культивировали в течение одних суток в темноте на твердой среде, состоящей из агара, ферментативного гидролизата говяжьего мяса, и жидкой питательной среде аналогичного состава. Для исследования бактериостатической активности НК Se/Кр в отношении почвенных бактерий их жидкую культуру инкубировали в аэрируемых условиях (80 об./мин) в темноте при 26°C, измеряя оптическую плотность бактериальной суспензии при 595 нм в динамике: в начале инкубации и через 2, 4, 6, 8, 24, 28, 48, 52 и 72 ч.

Схема эксперимента с растениями. Для проведения эксперимента в среду роста картофеля вносили водный раствор НК Se/Кр. В вариантах с заражением в среду роста вносили односуточную бактериальную суспензию *Cms*. Растения инкубировали 26 сут, отселявая каждые двое суток биометрические показатели (длину растений и количество листьев, длину междоузлий, массу корней и массу вегетативной части).

Активность гволякозависимой пероксидазы определяли по методу Бояркина [24]. Активность фермента измеряли спустя 60 мин коинкубации растений с НК Se/Кр.

Для выявления областей продукции активных форм кислорода (АФК) растения заражали *Cms*, выдерживали четверо суток, затем обрабатывали

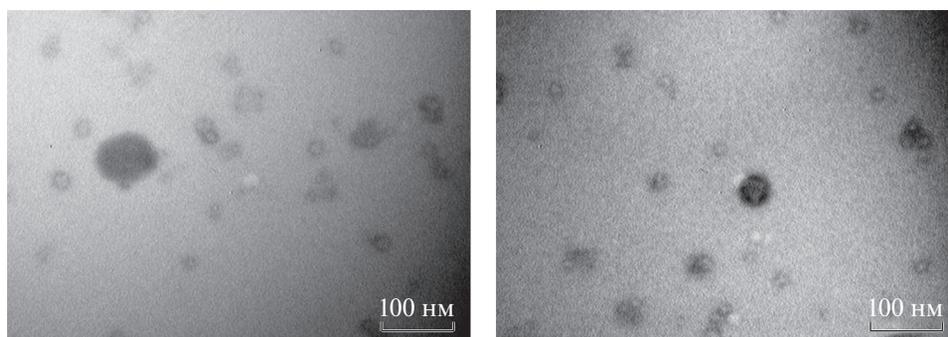


Рис. 1. НК Se/Кр, полученные с помощью просвечивающей электронной микроскопии (LEO 906E).

НК Se/Кр, спустя 1 ч кокультивирования осуществляли подготовку проб для анализа. Образцы ткани корня растений инкубировали 30 мин с 5 мкМ CellROX Deep Red Reagent (ex/em 644/665 nm) (Thermo Fisher Scientific Inc., USA), растворенном в фосфатном буфере. Далее ткань фиксировали 2%-ным параформальдегидом в течение 15 мин. Полученные препараты заключали в ProLong Gold antifade reagent (Thermo Fisher Scientific Inc., USA) и исследовали на конфокальном микроскопе LSM 710 (Zeiss, Germany). Для исследования применяли лазеры 405, 561 нм и фильтры Ch1 410–522.

Определение содержания первичных продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) — диеновых конъюгатов в тканях картофеля проводили по методике [25] с использованием гексана и изопропанола спустя 30 и 60 мин после внесения раствора НК Se/Кр в среду роста картофеля *in vitro*.

Методика пробоподготовки для рентгеновского спектрального энергодисперсионного микроанализа (РСЭДМА). Растение заражали *Sms*. Через двое суток, когда оно было полностью колонизировано патогеном, его обрабатывали НК Se/Кр. Спустя двое суток кокультивирования в факторостатных условиях осуществляли подготовку проб для анализа. Пробы, полученные из растертой и слегка подсушенной растительной ткани, наклеивали на электропроводный клей и помещали в камеру для съемки при помощи электронного сканирующего микроскопа Hitachi TM 3000 с X-детектором SDD Xflash 4304, где они подвергались электронному удару. С помощью пучка электронов атомы исследуемого образца возбуждались, испуская характерное для каждого химического элемента рентгеновское излучение. Исследуя энергетический спектр такого излучения, делали выводы о качественном и количественном составе образца.

Электронная микроскопия. НК Se/Кр растворяли в воде, после чего наносили на сетки с формваровыми подложками и высушивали. Подготовленные пробы исследовали с помощью просвечивающего электронного микроскопа (ПЭМ)

LEO 906E (Carl Zeiss, Германия) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Микрофотографии получали камерой MegaView II и обрабатывали с помощью программного обеспечения Mega Vision.

Полученные данные подвергали статистической обработке с использованием пакета программ MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Синтезированный НК Se/Кр по данным рентгенофазового анализа представлял собой рентгеноаморфный порошок серого цвета. Наночастицы селена, визуализированные в ПЭМ, имели округлую форму. Размер частиц варьировал в интервале 20–90 нм со средним значением 40 нм. Наночастицы селена равномерно распределены в полисахаридных матрицах. Установлено, что НЧ селена способны образовывать кластеры (рис. 1).

Ранее было показано, что НК Se/Кр обладает бактериостатическим эффектом по отношению к *Sms*. При использовании красителя пропидий иодид, окрашивающего мертвые клетки, было выявлено, что доля мертвых клеток в суспензии с НК Se/Кр достигала от 33 до 59% в поле зрения ПЭМ. Отмечена деформация бактериальных клеток. Так, их длина по сравнению с контролем значительно уменьшалась, а ширина увеличивалась на 9–22% [20]. Это свидетельствует о токсичности исследуемого НК селена и его высокой биодоступности, вероятно, вследствие наличия полисахаридной крахмальной матрицы.

Важным аспектом патогенности кольцевой гнили является биопленкообразование. Благодаря этой способности бактерии скапливаются в сосудах ксилемы растений, вызывая их закупоривание, что приводит к вилту стеблей [4]. В связи с этим изучено влияние НК Se/Кр на способность *Sms* образовывать биопленки. Выявлено, что крахмал не влиял на биопленкообразование *Sms*, НК Se/Кр снижал этот процесс (рис. 2). Таким образом, продемонстрировано широкое антибактериальное действие НК Se/Кр по отношению к

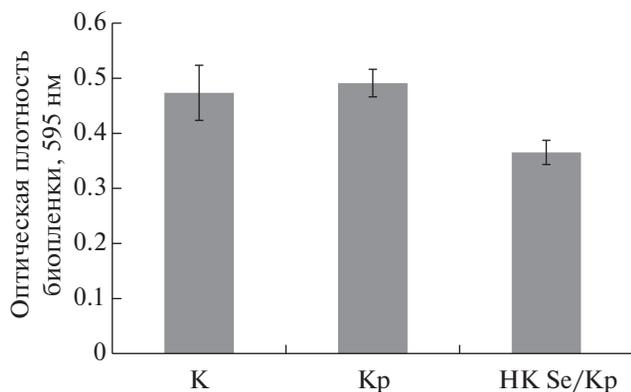


Рис. 2. Биопленкообразование бактерий *Cms* под влиянием НК Se/Кр. К – контроль, Кр – бактерии *Cms* после инкубации с крахмалом, НК Se/Кр – бактерии *Cms* после инкубации с НК Se/Кр.

фитопатогену *Cms* – бактериостатический эффект, эффект нарушения морфологии бактериальных клеток [20] и антибиопленочный эффект.

Следующий этап исследования – оценка влияния НК Se/Кр на растения, зараженные возбудителем кольцевой гнили картофеля. Были измерены биометрические характеристики растений. НК Se/Кр не оказывал влияния на прирост здоровых растений в течение всего эксперимента (рис. 3). Заражение растений *Cms* снижало прирост растений. Обработка НК Se/Кр зараженного *Cms* картофеля на начальном этапе наблюдения не оказывала воздействия на прирост, но спустя 20 сут инкубации снизила негативный эффект заражения (рис. 3а).

Вторым использованным биометрическим показателем было количество листьев у растений картофеля, подвергнутых обработке НК Se/Кр и его предшественниками. Достоверного воздействия как заражения *Cms*, так и обработки растений НК на количество листьев выявлено не было. При этом не наблюдалось эффекта “вытягивания” растений. Наоборот, при обработке здорового картофеля НК отмечалось увеличение количества узлов кушения по сравнению с контролем. Заражение растений *Cms* способствовало уменьшению длины междоузлий. Не выявлено какого-либо влияния на исследуемый показатель растений при совместном действии НК и *Cms* (рис. 3б). При завершении эксперимента была измерена масса надземной части растений и их корней (рис. 3в, 3г). Обнаружено, что заражение растений снижало биомассу корней и вегетативной части. НК Se/Кр не оказывал влияния на биомассу как вегетативной части растений, так и корней. Обработка НК Se/Кр растений, зараженных *Cms*, снижала негативный эффект заражения по отношению к контролю. Таким образом, показано отсутствие негативного воздействия НК Se/Кр на

биометрические характеристики картофеля *in vitro*. В случае добавления НК Se/Кр к зараженным растениям негативный эффект заражения снижался.

Для выявления механизмов воздействия НК Se/Кр на защиту растений от стрессовых факторов были исследованы изменение активности пероксидазы, содержание АФК и содержание продуктов ПОЛ в тканях картофеля, инфицированного *Cms* и подвергнутого обработке НК. На рис. 4 представлены результаты воздействия НК Se/Кр на активность пероксидазы в тканях листьев картофеля. Известно, что пероксидаза является очень чувствительным ферментом к различным стрессовым факторам, поэтому некоторые исследователи предлагают использовать его для оценки устойчивости организма к стрессу [26–28]. Выявлено, что заражение *Cms* несколько повышает активность фермента. Обработка растений НК Se/Кр влияет на активность фермента в тканях картофеля, внесение НК к здоровым растениям приводило к повышению активности фермента приблизительно в 2 раза. Добавление НК Se/Кр к зараженным *Cms* растениям демонстрирует еще большее повышение активности фермента по сравнению с вариантом опыта – зараженные растения без обработки НК. Такой результат свидетельствует об усилении защитной реакции растения при биотическом стрессе под влиянием НК Se/Кр (рис. 4).

Известно, что АФК являются одними из первых молекул, свидетельствующих о наличии стрессового состояния у растений [29–31]. Для оценки уровня стресса с помощью АФК были использованы растения, больные кольцевой гнилью. Они были полностью колонизированы патогеном, так как с момента их заражения прошло четверо суток, и в этот период времени повышения АФК в тканях корня у них уже не было зафиксировано (рис. 5б). Наблюдаемая картина вполне объяснима, поскольку известно, что уровень АФК значительно поднимается на начальном этапе ответа растения на воздействие стрессового фактора [29–31]. Если здоровые растения подвергали обработке НК Se/Кр, наблюдали значительное увеличение количества АФК в тканях корня картофеля более чем в 4 раза по сравнению с контрольными значениями (рис. 5в). Очевидно, это говорит о повышении защитной реакции клеток растений на стресс благодаря влиянию НК Se/Кр. В случае обработки НК растений, больных кольцевой гнилью, также было отмечено повышение содержания АФК. Полученный результат указывает на активизацию защитных функций растительного организма при стрессе.

Высокое количество АФК способно спровоцировать биохимическое повреждение клеток – перекисное окисление липидов [32]. Содержание

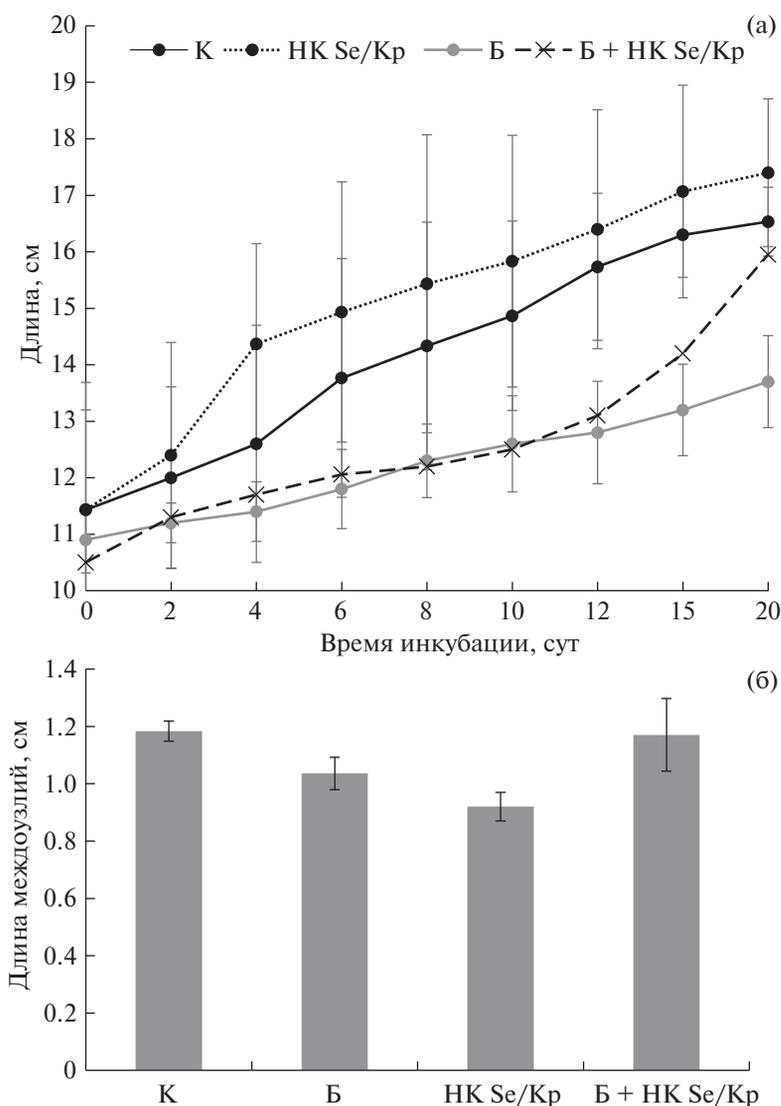


Рис. 3. Влияние заражения *Cms* и обработки НК Se/Кр на прирост растений картофеля (а), длину междоузлий (б), массу корней (в), массу вегетативной части (ВЧ) (г). К – контроль, Б – растения картофеля, зараженные *Cms*, НК Se/Кр – растения картофеля, обработанные НК Se/Кр, Б + НК Se/Кр – зараженные *Cms* растения картофеля, обработанные НК Se/Кр.

продуктов ПОЛ некоторыми исследователями предлагается применять в качестве показателя степени повреждения клеток растений при стрессе [33]. Было исследовано влияние НК Se/Кр на содержание диеновых конъюгатов в тканях корня и листьев картофеля. Обработка растений НК Se/Кр не приводила к выраженному изменению содержания диеновых конъюгатов в корнях и листьях картофеля через 30 и 60 мин после внесения НК в среду роста растений (табл. 1). Полученные данные указывают на отсутствие отрицательного влияния НК Se/Кр на липидные компоненты клеток растений.

Таким образом, изучение влияния исследуемого нанокompозита на картофель свидетель-

ствует об отсутствии негативного эффекта НК Se/Кр на картофель как зараженный *Cms*, так и свободный от инфекции. Обработка здоровых растений НК Se/Кр способствовала повышению защитных функций организма благодаря усилению продукции АФК в тканях корня, причем такое количество АФК не приводило к повреждению липидов мембран растительных клеток. Обработка НК Se/Кр зараженных растений снижала концентрацию АФК, что доказывает ингибирующий эффект НК Se/Кр по отношению к возбудителю кольцевой гнили.

Следующий этап работы посвящен исследованию безопасности НК Se/Кр для окружающей среды. Большинство применяемых в сельском

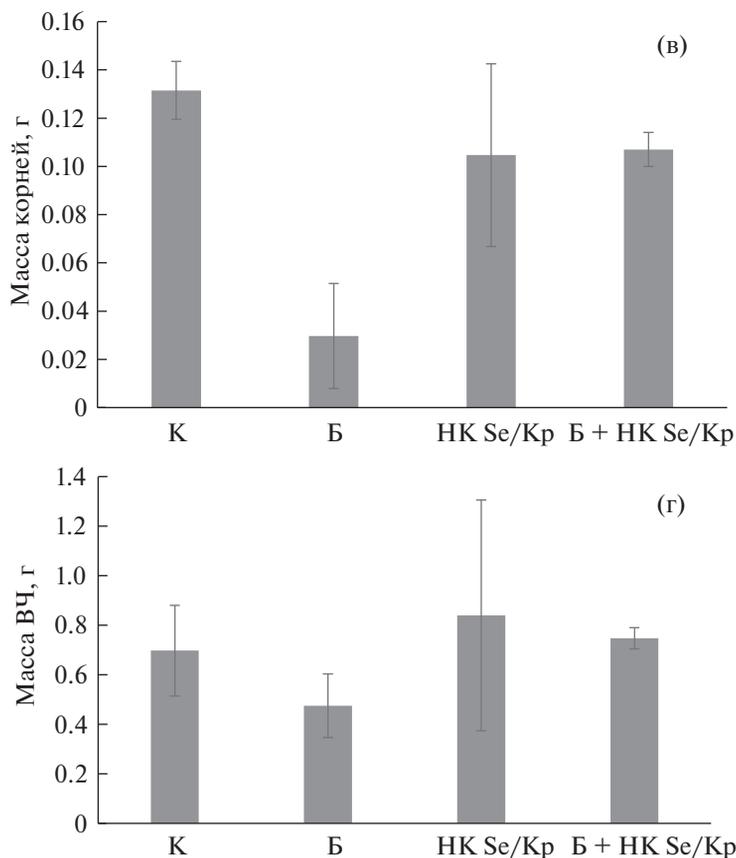


Рис. 3. Окончание.

хозяйстве пестицидов накапливается в семенах и плодах культурных растений [34, 35], проникает в водоемы [36] и почву [37, 38], негативно влияя на ее обитателей [39, 40]. Накопление действующих

веществ пестицидов в плодах культурных растений является серьезной проблемой используемых сейчас препаратов [41]. В связи с этим необходимо проверить, накапливается ли селен в тканях картофеля после обработки НК Se/Кр. Были проведены эксперименты по выявлению селена в тканях картофеля методом РСЭДМА спустя одни сутки после обработки. Для чего провели расчет количества обнаруженных биогенных элементов (углерод, кислород, азот, фосфор, магний, селен) в тканях картофеля. Был проведен анализ следующих вариантов – контрольные растения; растения, зараженные *Cms*; растения, обработанные НК Se/Кр; растения, зараженные *Cms* и обработанные НК Se/Кр. Во всех исследуемых пробах селена выявлено не было. Полученный результат свидетельствует о безопасности обработки растений НК Se/Кр в используемой концентрации.

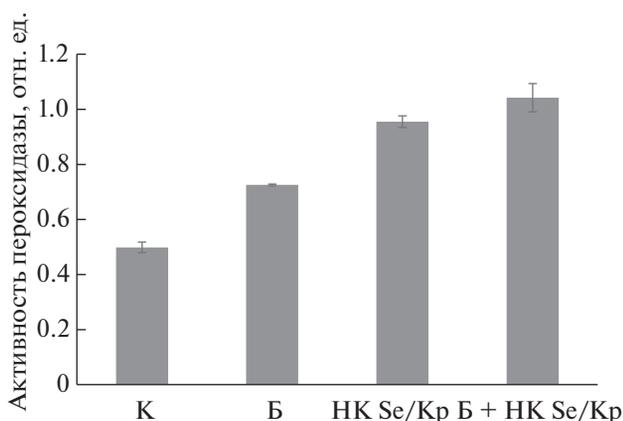


Рис. 4. Влияние НК Se/Кр на активность пероксидазы в тканях листьев картофеля. К – контроль, Б – растения картофеля, зараженные *Cms*, НК Se/Кр – растения картофеля, обработанные НК Se/Кр, Б + НК Se/Кр – зараженные *Cms* растения картофеля, обработанные НК Se/Кр.

Также было изучено влияние НК Se/Кр на жизнеспособность ризосферных микроорганизмов *Acinetobacter guillouiae* и *Rhodococcus erythropolis*, обитающих не только в ризосфере растений, но и встречающихся в почве. В почве они способны осуществлять биодеструкцию углеводов, биоремедиацию почв [41–44]. Кроме того, родококк обладает фитостимулирующей активностью [45].

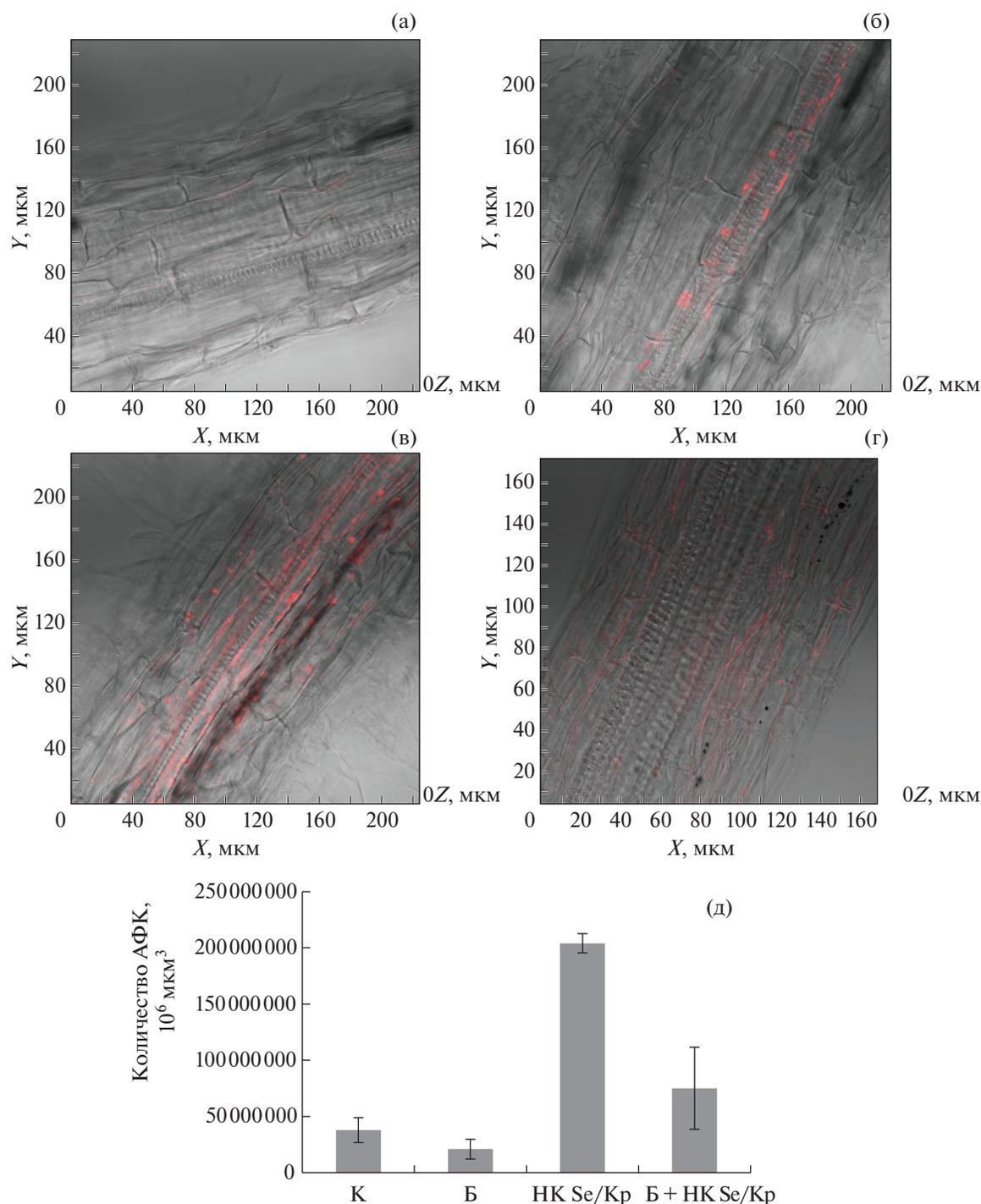


Рис. 5. ПЭМ-изображение влияния НК Se/Кр на образование АФК в тканях растений картофеля, неинфицированного (а), инфицированного *Cms* (б), обработанного НК Se/Кр (в), обработанного НК Se/Кр и инфицированного *Cms* (г). Количество АФК, образовавшегося в тканях картофеля при воздействии *Cms* (Б, Б + НК Se/Кр) и нанокompозита селена (НК Se/Кр, Б + НК Se/Кр) (д). К – контроль, Б – растения картофеля, зараженные *Cms*, НК Se/Кр – растения картофеля, обработанные НК Se/Кр, Б + НК Se/Кр – зараженные *Cms* растения картофеля, обработанные НК Se/Кр.

Так, при обработке семян микроорганизмом *Rhodococcus erythropolis* всхожесть семян редьки масличной в условиях нефтезагрязнения повышалась на 25% относительно контроля, длина

корня увеличивалась на 50%, высота надземной части и ее масса на 40%. Это свидетельствует о снижении ингибирующего действия нефти на растение. *Rhodococcus erythropolis* проявлял высо-

Таблица 1. Изменение содержания диеновых конъюгатов в тканях картофеля под влиянием НК Se/Кр, Нм/г сырого веса

	Контроль	30 мин после обработки НК Se/Кр	60 мин после обработки НК Se/Кр
Корни	0.292162 ± 0.048961	0.399900 ± 0.054030	0.473736 ± 0.094216
Листья	0.35629 ± 0.092847	0.4515 ± 0.047357	0.425678 ± 0.111608

кие фитозащитные свойства, снижая негативное влияние нефти на растения редьки масличной. Проведенные в настоящей работе эксперименты демонстрируют отсутствие бактериостатического эффекта НК Se/Кр по отношению к исследуемым микроорганизмам (рис. 6). Изучено наличие бактерицидного и антибиопленочного эффектов НК Se/Кр по отношению к исследуемым ризосферным бактериям. В результате проведенных экспериментов негативного воздействия НК Se/Кр на жизнеспособность бактерий и их биопленкообразование выявлено не было. Различный эффект НК Se/Кр на ризосферные бактерии и патоген *Cms*, вероятно, связан с природой исследуемых микроорганизмов. *A. guillouiae* и *R. erythropolis*, как микроорганизмы, обитающие в почве, обладают высокой биологической активностью: являются биоремедиантами, способны снижать негативное влияние углеводов на растения [45], оказывать фитостимулирующий эффект благодаря выработке фитогормонов, поверхностно активных веществ и биосурфактантов [46]. Возможно, изучаемые ризосферные бактерии из-за наличия в их клетке плазмид [47] обладают высокой устойчивостью к действию различных стрессовых

факторов, что предстоит доказать в будущих исследованиях.

Таким образом, представленные результаты демонстрируют наличие у НК Se/Кр антибиопленочного эффекта по отношению к фитопатогену *Cms*. Не наблюдалось негативного влияния НК на биометрические характеристики здоровых растений картофеля *in vitro*. Отмечено снижение негативного эффекта заражения растений *Cms* в результате обработки НК Se/Кр. Кроме того, показано, что селен не накапливается в тканях картофеля после их обработки композитом. Отсутствует негативное влияние НК Se/Кр на жизнеспособность ризосферных бактерий. Полученные данные позволяют сделать заключение о возможности рассматривать НК Se/Кр в качестве эффективного и экологически безопасного вещества для регуляции численности бактериозов культурных растений.

Работа выполнена с использованием коллекций ЦКП “Биоресурсный центр” Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН, ЦКП “Ультрамикрoанализ” ЛИИ СО РАН (<http://www.lin.irk.ru/corp/gus/>), материально-технической базы Байкальского аналитического

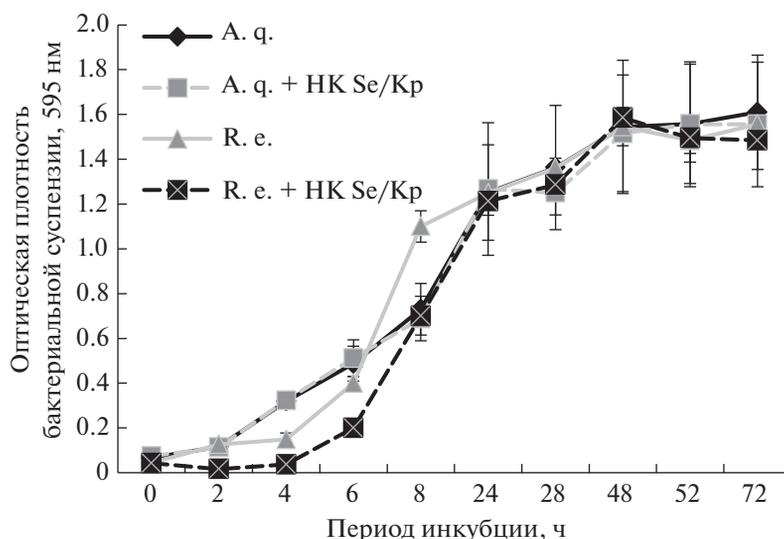


Рис. 6. Влияние заражения обработки НК Se/Кр на прирост ризосферных бактерий *Acinetobacter guillouiae* (*A. q.*) и *Rhodococcus erythropolis* (*R. e.*).

центра коллективного пользования. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Президента Российской Федерации молодых ученых – кандидатов наук (грант № МК-1220.2019.11, проект АААА-А19-119022690046-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Jones R.A.C. // CAB Reviews Perspectives in Agriculture Veterinary Science Nutrition and Natural Resources 2012. V. 2. P. 461.
<https://doi.org/10.1079/PAVSNNR20127022>
2. Godefroid M., Cruaud A., Streito J.C. et al. // Sci. Rep. 2019. № 8844.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-45365-y>
3. Helen N., Sarah J. Gurr // BMC Biol. 2017. V. 15. P. 36.
<https://doi.org/10.1186/s12915-017-0376-4>
4. Eichenlaub R., Gartemann K.H. // Annu. Rev. Phytopathol. 2011. V. 49. P. 445.
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095258>
5. Li X., Tambong J., Yuan K. et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2018. V. 68. P. 234.
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002492>
6. Secor G.A., De Buhr L., Gudmestad N.C. // Plant Disease. 1988. V. 72. № 7. P. 585.
7. Van der Wolf J.M., Elphinstone J.G., Stead D.E. et al. // Plant Research International B.V. Wageningen Report 95. February 2005 (<http://edepot.wur.nl/39352>).
8. Потиевский Э.Г., Новиков А.К. Медицинские аспекты применения пектина. М.: Медицинская книга, 2002. 96 с.
9. Бабешина Л.Г., Горина Я.В., Колоколова А.П. и др. // J. Siberian Federal University. Chemistry. 2010. V. 4. P. 413.
10. Вальшев А.В. // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН (электронный журнал). 2013. № 3. С. 1.
11. Shibata H., Kimura Takagi I., Nagaoka M. et al. // J. Nutr. Sci. Vitaminol. 1999. V. 45. № 3. P. 325.
12. Ахедов О.Р., Шомуротов Ш.А., Раханова Г.Г. и др. // Химия растительного сырья 2016. № 3. С. 19.
<https://doi.org/10.14258/jcprpm.2016031092>
13. Бабушкина И.В., Гладкова Е.В., Пучиньян Д.М. // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 5. С. 33.
14. Гаврикова Л.М. // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2007. № 6 (32). С. 29.
15. Булгаков А.М., Гаврикова Л.М. // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2007. № 3 (29). С. 47.
16. Parkina A.V., Perfilieva A.I., Zhivet'yev M.A. et al. // Nanotechnologies in Russia. 2015. V. 10. № 5–6. P. 484.
17. Граскова И.А., Перфильева А.И., Ножкина О.А. и др. // Химия растительного сырья. 2019. № 3. С. 345.
<https://doi.org/10.14258/jcprpm.2019034794>
18. Ножкина О.А., Перфильева А.И., Граскова И.А. и др. // Российские нанотехнологии. 2019. Т. 14. № 3. С. 79.
<https://doi.org/10.21517/1992-7223-2019-5-6-79-86>
19. Перфильева А.И., Ножкина О.А., Граскова И.А. и др. // Докл. РАН. 2019. Т. 489. № 3. С. 325.
<https://doi.org/10.31857/S0869-56524893325-330>
20. Перфильева А.И., Ножкина О.А., Граскова И.А. и др. // Изв. РАН. Сер. хим. 2018. № 1. С. 157.
<https://doi.org/10.31255/978-5-94797-319-8-626-629>
21. Romanenko A.S., Riffel A.A., Graskova I.A. et al. // J. Phytopathology. 1999. V. 147. № 11–12. P. 679.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.1999.00450.x>
22. Roozen N.J.M., van Vuurde J.W.L. // Netherlands Journal of Plant Pathology. 1991. V. 97. №5. P. 321.
23. Шагинян И.А., Данилина Г.А., Чернуха М.Ю. и др. // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 2007. № 1. С. 3.
24. Бояркин А.Н. // Биохимия. 1951. Т. 16. С. 352.
25. Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972. 252 с.
26. Huang Y., Bie Z., Liu Z. et al. // Soil Science and Plant Nutrition. 2009. V. 55. P. 698.
27. Baysal Furtana G., Tipirdamaz R. // Turk. J. Biol. 2010. V. 34. P. 287.
28. Олещук Е.Н., Груц А.Н., Понов Е.Г. и др. // Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series. 2016. № 4. P. 33.
29. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода, антиоксиданты и устойчивость растений к действию стрессоров. Киев: Логос, 2019. 277 с.
30. Zandalinas S.I., Mittler R. // Free Radic. Biol. Med. 2018 V. 122. P. 21.
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2017.11.028>
31. Kohli S.K., Khanna K., Bhardwaj R. // Antioxidants (Basel). 2019. V. 12. (8) P. 12.
<https://doi.org/10.3390/antiox8120641E1>
32. Курганова Л.Н. // СОЖ. 2001. № 6. С. 76.
33. Петухов А.С., Хридохин Н.А., Петухова Г.А. // Вестн. РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2018. Т. 26. № 1. С. 82.
<https://doi.org/10.22363/2313-2310-2018-26-1-82-90>
34. Mehdawi A.F., Pilon-Smits E.A.H. // Plant Biol. 2012. V. 14. P. 1.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00535.x>
35. Ветпак С.К., Donkor A., Yeboah P.O et al. // Food Chem. 2011. V. 128. P. 1058.
36. Hijosa-Valsero M., Bécarea E., Fernández-Aláez C. et al. // Sci. Total Environment. 2016. V. 544. P. 797.
37. Ukalska-Jaruga A., Smreczak B., Siebielec G. // Molecules. 2020 V. 29 (3). P. 25.
<https://doi.org/10.3390/molecules25030587>
38. Zhang F., He J., Yao Y. et al. // Environ Monit Assess. 2013 V. 185 (8). P. 6893.
<https://doi.org/10.1007/s10661-013-3073-y>
39. Waćmaga M., Wyszowska J., Kucharski J. // Ecotoxicology. 2018 V. 27 (9). P. 1188.
<https://doi.org/10.1007/s10646-018-1968-7>

40. *Иванцова Е.А.* // Вестн. Волгогр. гос. ун-та. Сер. 11. Естеств. науки. 2013. № 1 (5) С. 35.
41. *Schiavon M., Pilon-Smits E.A.H.* // *New Phytologist*. 2017. V. 213. P. 1582.
<https://doi.org/10.1111/nph.14378>
42. *Chen X., He S., Liu X. et al.* // *Ecotoxicol Environ Saf.* 2018 V. 159. P. 190.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.04.047>
43. *Adegoke A.A., Mvuyo T., Okoh A.I.* // *J. Basic Microbiol.* 2012 V. 52 (6). P. 620.
<https://doi.org/10.1002/jobm.201100323>
44. *de Carvalho C.C., da Fonseca M.M.* // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2005. V. 67 (6). P. 715.
<https://doi.org/10.1007/s00253-005-1932-3>
45. *Третьякова М.С., Беловежец Л.А., Маркова Ю.А. и др.* // *Агрохимия*. 2017. № 12. С. 46.
46. *Tretyakova M.S., Ivanova M.V., Belovezhets L.A., Markova Yu. A.* // *IOP Conference Series Earth and Environmental Science*. 2019. V. 315. P. 1.
47. *Муродова С.С., Давранов К.Д.* // *Microbiol. Biotechnol.* 2015. № 4. С. 61.