

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ *BACILLUS SUBTILIS* НА РОСТ И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ РАСТЕНИЙ *TRITICUM AESTIVUM* ПРИ Cd-СТРЕССЕ

© З. М. Курамшина^{1*}, Ю. В. Смирнова¹, Р. М. Хайруллин²¹Башкирского государственного университета, Стерлитамакский филиал
Россия, Республика Башкортостан, 453109 г. Стерлитамак, пр. Ленина, 49.²Институт биохимии и генетики УНЦ РАН
Россия, Республика Башкортостан, 450054 г. Уфа, пр. Октября, 71.*Email: kuramshina_zilya@mail.ru
Тел./факс: +7 (347) 343 38 69.

Изучено влияние инокуляции семян пшеницы эндофитными бактериями *B. subtilis* шт. 11ВМ на рост и активность антиоксидантных ферментов *Triticum aestivum* при Cd-стрессе в условиях водной культуры. Показано, что инокуляция растений клетками *B. subtilis* снижала токсический эффект кадмия, что проявлялось в более высоких показателях роста, активности каталазы и пероксидазы и уменьшении интенсивности перекисного окисления липидов.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, *Bacillus subtilis*, кадмий, окислительный стресс, антиоксидантные ферменты, перекисное окисление липидов.

Введение

Загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ) – один из основных абиотических стрессов, оказывающих влияние на растения. Общим следствием токсичности тяжелых металлов, в том числе и кадмия, в растительном организме является чрезмерное накопление активных форм кислорода, которые могут вызвать перекисное окисление липидов (ПОЛ), окисление белка, инактивацию ферментов, повреждение нуклеиновых кислот и др. [1]. Высшие растения развили сложные системы антиоксидантной защиты растительных клеток от окислительного стресса, важнейшим звеном которых являются антиоксидантные ферменты – каталаза и пероксидаза. Сохранение активности этих ферментов в условиях воздействия ионов металлов ряд исследователей связывают с устойчивостью растений к данному виду стресса [2].

В настоящее время, одним из перспективных направлений по повышению устойчивости растений к действию различных стрессовых факторов является использование экологически чистых технологий, основанных на применении эндофитных штаммов *Bacillus subtilis*, обладающих фунгицидной и ростстимулирующей активностями [3]. Бациллы, как известно, продуцируют большое количество биологически активных веществ, таких как ферменты, в том числе антиоксидантные, антибиотики, различные аминокислоты [4]. Известен антистрессовый эффект *B. subtilis* (например, штаммы 26Д и 11ВМ) при воздействии на растения различных абиотических факторов (засоление, водный дефицит, действие ТМ) [5–7]. В литературе, однако, отсутствуют сведения о механизмах антистрессового эффекта этих бактерий, в том числе и при воздействии на растения ТМ. В связи с этим, целью настоящей работы явилось изучение влияния инокуляции семян пшеницы эндофитными штаммами

бактерий *B. subtilis* шт. 11ВМ на рост и активность антиоксидантных ферментов растений пшеницы при Cd-стрессе.

Методика

Растительный материал. Объектом исследования служили растения пшеницы (*Triticum aestivum* L., Омская-35). Эксперименты проводили в лабораторных условиях, в водной культуре. Семена перед посадкой промывали в мыльной воде, стерилизовали 1 мин 96%-ым этанолом, трижды ополаскивали в дистиллированной воде, подсушивали. В экспериментах использовали бактерии *B. subtilis* шт. 11ВМ (выделены в лаборатории биотехнологии Башкирского ГАУ из поверхностно стерилизованных тканей растений мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L.). Обработку семян бактериями проводили в стерильных условиях, в ламинар-боксе. В опытах использовали 20-часовую культуру бактерий, растущую на мясо-пептонном агаре при +37 °С. Клетки бактерий отмывали раствором 0.001 М КСl. Суспензию клеток доводили до необходимой концентрации по оптической плотности. 1 г семян обрабатывался 20 мкл суспензии бактерий концентрации 10⁶ кл/мл. Обработанные семена выдерживали в течение часа, затем использовали в экспериментах. Контрольные семена обрабатывали дистиллированной водой.

Обработанные бактериями и контрольные семена проращивали в чашках Петри в дистиллированной воде. Наклонившиеся семена раскладывали в вегетационные сосуды по 30 семян. Для эксперимента использовали стеклянные сосуды емкостью 750 мл, $d = 120$ мм.

Кадмий в виде соли $Cd(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ добавляли в конечных концентрациях (в пересчете на ионы металла) 0.05, 0.1 и 0.5 мг/л. Сосуд с дистиллированной водой без металла использовали в качестве контроля.

Растения выращивали при равномерном освещении в течение 14 дней, каждый день доливали испарившуюся дистиллированную воду до метки. На 3, 9 и 14 сутки проводили измерение биомассы растений и отбор проб для определения активности ферментов и уровня малонового диальдегида (МДА).

Экстракция. Отбирали проростки растений, выращенные в растворах с различной концентрацией ионов кадмия, промывали в дистиллированной воде, удаляли избыток воды фильтровальной бумагой, взвешивали. Растительный материал гомогенизировали в 0.1М К-фосфатном буфере pH 6.0 (при определении пероксидазы) или в Трис-HCl буфере pH 7.8 (при определении каталазы и МДА) в соотношении навеска: экстрагент – 1:10, центрифугировали 10 минут при 6–8 тыс. об./мин. Надосадочную жидкость центрифугировали еще 10 минут при 16–18 тыс. об./мин. Для определения активности ферментов и уровня МДА использовали надосадочную жидкость.

Определение активности ферментов и концентрации малонового диальдегида. Активность пероксидазы оценивали согласно методике Хайруллина с соавторами, исходя из количества окисленного ортофенилендиамина [8]. Концентрацию белка определяли согласно методу Bradford [9]. Активность каталазы определяли согласно методике Королюк с соавторами. Принцип метода основан на способности перекиси водорода образовывать с солями молибдена стойкий окрашенный комплекс [10]. Содержание МДА измеряли, используя метод Costa с соавторами [11]. Метод основан на образовании окрашенного комплекса между МДА и тиобарбитуровой кислотой при нагревании.

Все эксперименты проводили в трех биологических повторностях. В таблицах приведены средние значения трех независимых опытов и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

Влияние ионов кадмия на сырую массу растений. При выращивании пшеницы в водной культуре было отмечено, что обработка семян бактериями *B. subtilis* положительно влияла на рост растений.

Растения, инокулированные клетками *B. subtilis*, имели более высокие показатели биомассы побегов и корней, чем необработанные (табл. 1). Так, на 9 сутки показатели сырой массы обработанных *B. subtilis* 11ВМ растений были выше, чем у необработанных на 18 и 14%, для корней и побегов соответственно.

Известно, что бактерии *B. subtilis* шт. 11ВМ являются эндофитными микроорганизмами, способными стимулировать рост растений, синтезируя многочисленные регуляторы роста, защищая растения от фитопатогенов, мобилизуя питательные вещества и улучшая структуру почвы [4, 7, 12, 13].

Содержание тяжелого металла в растворе в концентрации 0.05 мг/л оказывало слабое стимулирующее действие на рост корней на 3 и 14 сутки эксперимента (в пределах 6% по отношению к собственному контролю), заметную стимуляцию побегов наблюдали только на 14 сутки. Подобные эффекты кадмия описаны в литературе. Так, кадмий в очень низких концентрациях способен стимулировать рост растений, повышать содержание фотосинтетических пигментов, уменьшать интенсивность перекисного окисления липидов [2]. При действии высоких концентраций кадмия происходит торможение роста, уменьшение сырой и сухой массы растений, прогрессирующие с увеличением концентрации металла в среде выращивания [14, 15].

Ионы кадмия в высоких концентрациях (0.1 и 0.5 мг/л) заметно угнетали рост корней и побегов необработанных растений пшеницы во все дни эксперимента. Корневая система была более чувствительна к действию металла, чем побеги. Растения, инокулированные бактериями, в присутствии кадмия росли лучше необработанных. Так, при концентрации 0.5 мг/л масса побегов у обработанных бактериями *B. subtilis* 11ВМ растений была больше необработанных на 20%, масса корней – на 21%.

Влияние ионов кадмия на активность антиоксидантных ферментов. Для анализа развития окислительного стресса, вызванного ионами кадмия и изучения адаптационных свойств растений пшеницы, была исследована суточная динамика активности ферментов-антиоксидантов (каталазы и

Таблица 1

Влияние кадмия на сырую массу растений пшеницы, мг

Концентрация Cd, мг/л	Вариант	Время, сутки					
		3		9		14	
		корни	побеги	корни	побеги	корни	побеги
0	Не обр.	61.7±2.4	64.9±0.1	70.0±1.4	85.0±0.1	80.0±2.3	103.3±4.7
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	65.0±0.1	67.9±0.1	83.0±0.1	97.2±0.1	91.6±4.1	106.8±7.1
0.05	Не обр.	65.8±0.1	55.8±0.1	70.0±1.2	75.0±0.1	85.0±1.0	128.0±1.3
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	54.2±0.1	62.5±0.1	67.0±0.1	85.1±1.7	88.3±4.2	115.1±4.4
0.1	Не обр.	68.3±3.9	60.8±0.1	54.1±0.1	75.0±0.1	68.3±4.2	105.0±0.9
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	67.6±0.1	70.8±0.1	67.3±0.1	87.1±0.4	80.1±2.2	113.0±2.3
0.5	Не обр.	52.5±4.5	55.8±4.8	47.1±2.3	72.0±0.2	48.3±0.9	98.3±7.7
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	58.3±4.5	59.2±3.3	57.3±0.1	72.4±1.2	58.3±3.7	118.1±0.7

пероксидазы) и продуктов перекисного окисления липидов.

В ходе эксперимента было отмечено, что у контрольных растений активность каталазы повышалась по мере роста растений, достигая максимума на девятые сутки (табл. 2). У растений, обработанных *B. subtilis*, активность фермента увеличивалась и была максимальной на четырнадцатые сутки роста проростков.

При наличии ионов кадмия в растворе активность каталазы у необработанных растений увеличивалась как в побегах, так и в корнях пшеницы. У инокулированных бактериями растений показатели активности каталазы в присутствии металла были выше, чем у необработанных. Исключение составили проростки, выросшие при воздействии ионов кадмия в концентрации 0.5 мг/л (на 9 и 14 сутки).

Активность пероксидазы в тканях необработанных растений была максимальной на третьи сутки роста в среде без металла (табл. 2). У обработанных клетками *B. subtilis* растений активность фермента была выше, чем у необработанных на 9 и 14 сутки. При добавлении ионов кадмия в раствор активность пероксидазы у обработанных и инокулированных бактериями растений на 9 и 14 сутки роста повышалась. У обработанных бактериями растений резко активнее пероксидазы в присутствии металла на 9 и 14 сутки была выше, чем у

необработанных.

Окислительный стресс, вызванный кадмием, может стимулировать образование АФК, которые способны инициировать их перекисное окисление липидов, в результате чего происходит повреждение клеточных структур, связанное с нарушением функций мембранных белков. Продуктом перекисного окисления мембран является малоновый диальдегид (МДА), по содержанию которого можно судить о степени развития окислительного стресса в растительных тканях [11, 15].

В ходе эксперимента было установлено, что у проростков пшеницы с увеличением возраста растений происходило накопление МДА в побегах. У растений, обработанных бактериями, накопления МДА в побегах не происходило (табл. 3). Так, показатели содержания продукта перекисного окисления липидов в побегах обработанных бактериями растений, выросших в дистиллированной воде, на 14 сутки были ниже необработанных на 27%.

Наличие кадмия в растворе приводило к повышению уровня МДА в тканях необработанных растений, в корнях процессы перекисного окисления липидов шли более интенсивно, чем в побегах. В тканях растений, обработанных бактериями, показатели МДА были ниже, чем у необработанных растений. Вероятно, в растениях, инокулированных бактериями, при воздействии кадмия процессы пе-

Таблица 2

Активность антиокислительных ферментов в тканях пшеницы, выращенных в водной культуре при воздействии ионов кадмия

Концентрация Cd, мг/л	Вариант	Время, сутки					
		3		9		14	
		Корни	побеги	корни	побеги	корни	побеги
0	Активность каталазы, мкат/л						
	Не обр.	1.6±0.1	7.3±0.2	3.8±0.1	9.9±0.5	3.6±0.2	7.7±0.3
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	1.5±0.2	7.3±0.2	5.4±0.6	10.8±1.2	4.5±0.2	11.1±1.1
0.05	Не обр.	1.7±0.1	8.0±0.4	5.0±0.1	11.9±1.2	4.3±0.1	14.6±1.4
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	2.3±0.1	10.6±0.8	5.9±0.4	11.9±1.3	4.8±0.1	12.0±1.1
0.1	Не обр.	2.2±0.1	8.9±0.6	5.2±0.1	12.0±1.4	4.4±0.1	14.1±1.3
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	4.5±0.1	9.3±0.1	6.4±0.1	12.1±0.4	4.8±0.1	13.0±1.0
0.5	Не обр.	4.4±0.1	9.1±0.1	5.6±0.2	11.9±0.3	6.3±0.3	14.0±0.8
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	4.6±0.1	9.4±0.2	7.6±0.4	10.7±0.6	6.4±0.1	9.5±0.4
Активность пероксидазы, ед. мг ⁻¹ ·с ⁻¹							
0	Не обр.	6.2±0.1	3.8±0.1	3.9±0.1	3.3±0.1	3.3±0.3	2.4±0.1
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	5.4±0.1	3.7±0.1	4.7±0.4	5.1±0.1	6.6±0.4	3.3±0.3
0.05	Не обр.	4.6±0.2	3.8±0.1	5.5±0.1	4.2±0.1	3.4±0.1	5.5±0.4
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	5.4±0.1	2.8±0.1	6.2±0.9	6.3±0.1	5.6±0.1	5.9±0.1
0.1	Не обр.	4.5±0.1	3.2±0.1	4.5±0.2	6.1±0.2	3.7±0.1	5.6±0.5
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	4.8±0.1	3.3±0.1	8.4±0.7	7.2±0.1	4.7±0.4	5.0±0.1
0.5	Не обр.	5.2±0.1	3.5±0.1	6.5±0.1	6.3±0.6	8.4±0.1	3.6±0.3
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	4.4±0.1	2.6±0.1	7.3±0.1	7.5±0.2	7.7±0.1	4.9±0.2

Таблица 3

Влияние ионов кадмия в растворе на содержание малонового диальдегида в растениях пшеницы, 10^{-5} нмоль/г сырого веса

Концентрация Cd, мг/л	Варианты	Время, сутки					
		3		9		14	
		корни	побеги	корни	побеги	корни	побеги
0	Не обр.	9.3±0.2	10.9±0.1	8.8±0.2	13.3±1.1	9.9±0.1	14.6±0.6
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	11.2±0.2	13.7±0.7	9.3±0.2	11.5±1.3	10.0±0.1	10.7±0.7
0.05	Не обр.	10.3±0.2	14.0±0.1	11.7±0.1	13.4±0.6	12.5±0.1	13.7±0.1
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	13.0±0.8	16.0±0.8	7.5±0.2	12.3±0.4	8.9±0.1	11.1±0.1
0.1	Не обр.	13.6±0.2	15.7±0.3	14.1±0.8	13.8±0.4	12.5±0.2	16.4±0.2
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	12.9±0.9	13.9±0.1	8.9±0.7	8.9±0.1	11.8±0.8	14.9±0.8
0.5	Не обр.	15.9±0.3	16.5±0.5	14.3±1.4	13.9±0.2	14.1±1.2	14.8±1.1
	Об. <i>B.s.</i> 11ВМ	12.8±0.1	13.8±0.4	13.6±1.2	10.9±1.1	13.3±1.2	9.8±0.3

рекисного окисления шли менее интенсивно по сравнению с необработанными эндофитом растениями.

Известно, что в токсичных концентрациях ионы ТМ индуцируют образование АФК и могут вызывать значительные отклонения метаболизма [1, 2]. У растениях пшеницы окислительный стресс, вызванный кадмием, выражался в повышении активности антиокислительных ферментов. Активация каталазы и пероксидазы направлена на разрушение H_2O_2 и АФК и защиту клетки от вызываемых ими повреждений [2]. Об эффективной работе ферментов при низких концентрациях кадмия свидетельствует низкий уровень продуктов ПОЛ в тканях пшеницы. Более высокий уровень МДА при высоких концентрациях металла в растворе у необработанных бактериями растений по сравнению с контрольными позволяет предположить нарушение растительной ферментной системы антиоксидантной защиты. Повреждающий эффект ионов кадмия был хорошо заметен на 9 и 14 сутки эксперимента. Вероятно, это связано с тем, что в течение определенного времени растение активно борется с действием фактора, и только затем наступают повреждения.

Инокуляция клетками *B. subtilis* снижала токсический эффект кадмия, что проявлялось не только в показателях лучшего роста при воздействии ионов кадмия, но и в более высоких показателях активности каталазы и пероксидазы, уменьшении интенсивности ПОЛ. Таким образом, повышение устойчивости растений, обработанных бактериями *B. subtilis* шт. 11ВМ, при воздействии ионов кадмия можно объяснить повышением активности антиокислительных ферментов и менее интенсивным развитием окислительного стресса.

ЛИТЕРАТУРА

- Cho U. H., Seo N. H. Oxidative Stress in *Arabidopsis thaliana* Exposed to Cadmium Is due to Hydrogen Peroxide Accumulation // *Plant Sci.* 2005. V. 168. P. 113–120.
- Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 172 с.
- Мубинов И. Г. Реакции пшеницы на действие клеток эндофитного штамма 26D *Bacillus subtilis* основы био-
фунгицида фитоспорин: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 2007. 22 с.
- Недорезков В. Д. Биологическое обоснование применения эндофитных бактерий в защите пшеницы от болезней на Южном Урале: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. С-Пб, 2003. 41 с.
- Хайруллин Р. М., Недорезков В. Д., Мубинов И. Г., Захарова Р. Ш. Повышение устойчивости пшеницы к абиотическим стрессам эндофитным штаммом *Bacillus subtilis* // *Вестник ОГУ.* 2007. №2. С. 129–134.
- Курамшина З. М., Смирнова Ю. В., Хайруллин Р. М. Повышение толерантности проростков подсолнечника *Helianthus annuus*, инокулированных эндофитным штаммом *Bacillus subtilis*, к действию тяжелых металлов. Сообщение 2. Антистрессовая активность эндофита *Bacillus subtilis* 26D при действии тяжелых металлов на растения подсолнечника *Helianthus annuus* // IV Всероссийская научно-практическая конференция «Проблемы экологии Южного Урала»: приложение к 10 номеру (2009 г.) журнала «Вестник ОГУ», 20–21 октября 2009 г. Оренбург: Оренбургский государственный университет, 2009. С. 461–463.
- Егоршина А. А., Р. М. Хайруллин, Лукьянцев М. А., Курамшина З. М., Смирнова Ю. В. Фосфат-мобилизующая активность эндофитных штаммов *Bacillus subtilis* и их влияние на степень микоризации корней пшеницы // *Научный журнал Сибирского федерального университета.* 2011. №1. С. 172–182.
- Хайруллин Р. М., Яруллина Л. Г., Трошина Н. Б., Ахметова И. Э. Активация хитоолигосахаридами окисления ортофенилендиамина проростками пшеницы в присутствии шавелевой кислоты // *Биохимия.* 2001. Т. 66. №3. С. 354–358.
- Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 72. No. 2. P. 248–254.
- Королюк М. А., Иванова Л. И., Майорова И. Г., Токарев В. Е. Метод определения активности каталазы // *Лаб. дело.* 1988. № 1. С. 16–18.
- Costa H., Gallego S. M., Tomaro M. L. Effect of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons // *Plant Sci.* 2002. V. 162. P. 939–945.
- Архипова Т. Н., Веселов С. Ю., Мелентьев А. И., Мартыненко Е. В., Кудоярова Г. Р. Сравнение действия штаммов бактерий, различающихся по способности синтезировать цитокинины, на рост и содержание цитокининов в растениях пшеницы // *Физиология растений.* 2006. Т. 53. №4. С. 567–574.
- Мелентьев А. И. Аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus Cohn* в агроэкосистемах. М.: Наука. 2007. 147 с.
- Ghorbanli M., Kavaeh S.H., Serehr M.F. Effects of Cadmium and Gibberellin on Growth and Photosynthesis of *Glycine max* // *Photosynthetica.* 1999. V. 37. P. 627–631.
- Zhang F., Shi W., Jin Z., Shen Z. Response of Antioxidative Enzymes in Cucumber Chloroplasts to Cadmium Toxicity // *J. Plant Nutr.* 2003. V. 26. P. 1779–1788.

Поступила в редакцию 27.06.2014 г.

EFFECT OF BACILLUS SUBTILIS ON THE GROWTH AND ANTIOXIDANT ENZYMES ACTIVITY IN TRITICUM AESTIVUM PLANT UNDER Cd-STRESS

© Z. M. Kuramshina^{1*}, J. V. Smirnova¹, R. M. Khairullin²

¹*Sterlitamak branch of Bashkir State University
49 Lenin Ave., 453109 Sterlitamak, Republic of Bashkortostan, Russia.*

²*Institute of Biochemistry and Genetics, Ufa Scientific Centre of RAS
71 Oktyabrya Ave., 450054 Ufa, Republic of Bashkortostan, Russia.*

Phone: +7 (347) 343 38 69.

**Email: kuramshina_zilya@mail.ru*

Environmental contamination by heavy metals is one of the major abiotic stresses that affect plant. A common consequence of heavy metal toxicity in the plant, including cadmium, is the excessive accumulation of reactive oxygen species. Higher plants have developed a complex antioxidant defense system of plant cells from oxidative stress, antioxidant enzymes – catalase and peroxidase are the most important links of this system. Several researchers associated conservation of activity of these enzymes in conditions of TM with resistance to this type of plant stress. Currently, one of perspective directions to enhance plant resistance to the action of heavy metals is the use of ecologically clean technologies based on the use of endophytic strains of *B. subtilis*, that have antifungal and growth-stimulating activity. We have studied the effect of inoculation of wheat seed (*Triticum aestivum* L.) with cells of endophytic *Bacillus subtilis* strain 11VM on the growth and activity of antioxidant enzymes in plant under the cadmium ions action (Cd-stress). Peroxidase activity was evaluated according to the method (Khairyllin et al, 2001) based on the amount of oxidized ortho-phenylenediamine. Catalase activity was determined according to the method Koroljuk et al (1984) on the basis of the ability of hydrogen peroxide and molybdenum salts to form a stable colored complex. Malondialdehyde content was measured using the method of Costa et al (2002) based on the formation of a colored complex between MDA and thiobarbituric acid. It is shown that inoculation of plants by *B. subtilis* cells reduced the toxic effects of cadmium, which was manifested in higher rates of growth, the activity of catalase and peroxidase and reduced lipid peroxidation. The results of the work are of significant interest in developing methods for growing crops on soils contaminated with heavy metal salts.

Keywords: *Triticum aestivum, Bacillus subtilis, cadmium, oxidative stress, antioxidant enzymes, lipid peroxidation.*

Published in Russian. Do not hesitate to contact us at bulletin_bsu@mail.ru if you need translation of the article.

REFERENCES

1. Cho U. H., Seo N. H. *Plant Sci.* 2005. Vol. 168. Pp. 113–120.
2. Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. *Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam* [Resistance of Plants to Heavy Metals]. Petrozavodsk: Karelskii nauchnyi tsentr RAN, 2007.
3. Mubinov I. G. *Reaktsii pshenitsy na deistvie kletok endofitnogo shtamma 26D Bacillus subtilis osnovy biofungitsida fitosporin: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk.* Ufa. 2007.
4. Nedorezkov V. D. *Biologicheskoe obosnovanie primeneniya endofitnykh bakterii v zashchite pshenitsy ot boleznei na Yuzhnom Urale: avtoref. dis. ... d-ra s.-kh. nauk.* S-Pb, 2003.
5. Khairullin R. M., Nedorezkov V. D., Mubinov I. G., Zakharova R. Sh. *Vestnik OGU.* 2007. No. 2. Pp. 129–134.
6. Kuramshina Z. M., Smirnova Yu. V., Khairullin R. M. *IV Vserossiiskaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya «Problemy ekologii Yuzhnogo Urala»: prilozhenie k 10 nomeru (2009 g.) zhurnala «Vestnik OGU», 20-21 oktyabrya 2009 g.* Orenburg: Orenburgskii gosudarstvennyi universitet, 2009. Pp. 461–463.
7. Egorshina A. A., R. M. *Nauchnyi zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta.* 2011. No. 1. Pp. 172–182.
8. Khairullin R. M., Yarullina L. G., Troshina N. B., Akhmetova I. E. *Biokhimiya.* 2001. Vol. 66. No. 3. Pp. 354–358.
9. Bradford M. M. *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 72. No. 2. Pp. 248–254.
10. Korolyuk M. A., Ivanova L. I., Maiorova I. G., Tokarev V. E. *Lab. delo.* 1988. No. 1. Pp. 16–18.
11. Costa H., Gallego S. M., Tomaro M. L. *Plant Sci.* 2002. Vol. 162. Pp. 939–945.
12. Arkhipova T. N., Veselov S. Yu., Melent'ev A. I., Martynenko E. V., Kudoyarova G. R. *Fiziologiya rastenii.* 2006. Vol. 53. No. 4. Pp. 567–574.
13. Melent'ev A. I. *Aerobnye sporoobrazuyushchie bakterii Bacillus Coch v agroekosistemakh.* Moscow: Nauka. 2007.
14. Ghorbanli M., Kavaeh S.H., Serehr M.F. *Photosynthetica.* 1999. Vol. 37. Pp. 627–631.
15. Zhang F., Shi W., Jin Z., Shen Z. J. *Plant Nutr.* 2003. Vol. 26. Pp. 1779–1788.

Received 27.06.2014.