

УДК 632.4:632.9

© 2018

ВПЛИВ БАКТЕРІАЛЬНИХ ІЗОЛЯТІВ BACILLUS SUBTILIS 537/Б1 НА ЛЕКТИНОВУ АКТИВНІСТЬ ПРОРОСТКІВ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ, УРАЖЕНИХ ЗБУДНИКОМ ОЧКОВОЇ ПЛЯМИСТОСТІ

*М.М. Мусієнко¹, Л.М. Бацманова², Ю.М. Письменна³,
Т.О. Кондратюк⁴, Н.Ю. Таран⁵, Т.В. Берегова⁶*

¹доктор біологічних наук, академік НААН

^{2,4}кандидати біологічних наук, ^{5,6}доктори біологічних наук

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, 01601, Україна

e-mail: ¹n_musienko@ukr.net, ²l.batsmanova@gmail.com, ³pismennaya64@gmail.com,

⁴takbiofak@ukr.net, ⁵tarantul@univ.kiev.ua, ⁶tbergova@univ.net.ua

Надійшла 23.07.2018

Мета. Дослідити вплив бактеріальних ізолятів *Bacillus subtilis* 537/Б1 на зміни лектинової активності та вмісту малонового діальдегіду (МДА) у проростках пшениці озимої різних за стійкістю сортів — Миронівська 808 та Renan, уражених збудником очкової плямистості *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton. **Методи.** Приготування лектиновмісного екстракту проводили за методом Луцика. Лектинову активність визначали методом ратусеритроаглютинації. Уміст загального білка у лектиновмісних екстрактах визначали за методом Бредфорда. Рівень утвореного МДА як продукту пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) оцінювали за даними Dhindsa та Matowe. Статистичну обробку результатів досліджень проводили за методом дисперсійного аналізу за програмою Microsoft Excel. Достовірність різниці між варіантами оцінювали за критерієм Стьюдента при $P \leq 0,05$. **Результати.** Показано, що обробка проростків пшениці озимої сортів Миронівська 808 та Renan бактеріальними ізолятами *B. subtilis* 537/Б1 за умов патогенезу сприяла максимальному зростанню лектинової активності. До того ж для сорту Миронівська 808 обробка бактеріальними ізолятами була ефективнішою. Установлено, що за умов обробки як проростків, так і насіння пшениці озимої суспензією конідій збудника очкової плямистості та суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 розвивався оксидативний стрес, що засвідчувалося підсиленням процесів ПОЛ. **Висновки.** Обробка проростків і насіння пшениці озимої сортів Миронівська 808 та Renan бактеріальними ізолятами *B. subtilis* 537/Б1 мала протекторний характер за умов інфікування збудником очкової плямистості. Отримані дані є підставою для подальших досліджень і розгляду можливостей для створення нових ефективних біофунгіцидів на основі *B. subtilis* 537/Б1 для захисту зернових культур від збудників різних хвороб.

Ключові слова: PR-білки, *Bacillus subtilis* 537/Б1, *Pseudocercospora herpotrichoides*, патогенез, вміст МДА, лектинова активність.

<https://doi.org/10.31073/agrovisnyk201810-04>

Світова тенденція скорочення доз унесення агрохімікатів визначає зростання необхідності використання в рослинництві нових, додаткових джерел мінерального живлення і біологічних засобів захисту рослин. Останнім часом все більша увага вчених прикута до створення біопрепаратів, основа яких — стимулюючі ріст рослин бактерії (СРРБ) (або GGPB, від *plant growth promoting bacteria*) [1]. Особливий інтерес серед них становлять ендоефітні бактерії, здатні мутуалістично жити всередині рослинних тканин, що дає змогу їм, порівняно з іншими мікроорганізмами, меншою мірою залежати від зовнішніх чинників середовища і водночас виявляти комплекс господарсько-корисних властивостей.

Незважаючи на широкий асортимент, донині не існує ефективних біофунгіцидів для захисту зернових культур від збудників ряду шкідливих хвороб (кореневої гнилі, борошністої роси, септоріозу). Однією з основних причин, що стримують розробку таких препаратів на основі ендоефітів, є, вважаємо, відсутність робіт із системного вивчення молекулярних механізмів взаємодій у системах рослина-СРРБ і рослина-СРРБ-фітопатоген (або шкідник).

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Ці та інші дані змушують використовувати замість сильнодіючих хімічних засобів захисту рослин (ХЗЗР) сполуки біологічної природи, зокрема мікроорганізми та їх метаболіти, які не мають шкідливого впливу на людину й довкілля. Принцип їхньої дії відрізняється від класичних ХЗЗР, оскільки вони не знищують, а регулюють чисельність патогенів, формують конкуренцію з патогенами й індукують системну стійкість. Більшість із них розглядаються як тригери, що запускають каскад захисних реакцій завдяки продукції різних метаболітів [2]. У рослинах під впливом СРРБ запускаються свої власні механізми захисту, відомі як «системна індукована стійкість» (СІС) та «системна набута стійкість» (СНС) [3]. Патоген-індукована СНС супроводжується координованою активацією патоген-індукованих генів (PR, від *pathogenesis-related*), які кодують білки з антимікробною активністю [4], і контролюється редокс-регульованим білком NPR1 (від *nonexpressor of PR*

*genes*1), який активується саліциловою кислотою, є його рецептором [5] і функціонує як транскрипційний ко-активатор великого набору PR-генів [6].

Серед PR-білків великий інтерес становлять білки, що зв'язують хітин (група PR-4), які належать до великої групи білків — лектинів. Лектини — це білки, здатні вибірково зв'язуватися з полісахаридами, глікопротеїнами та гліколіпідами, не призводячи при цьому до їхнього хімічного перетворення [7]. Нині система вуглевод-білкового розпізнання вважається як додаткова до генетичного коду. Однак, незважаючи на інтенсивне вивчення функцій лектинів, даних про механізми регуляції їхньої активності немає.

Мета досліджень — дослідити вплив бактеріальних ізолятів *Bacillus subtilis* 537/Б1 на лектинову активність проростків пшениці озимої, уражених збудником очкової плямистості.

Матеріали та методи досліджень. Об'єктами досліджень були сорти пшениці озимої Миронівська 808 (нестійкий середньостиглий сорт) та Renap (відносно стійкий середньостиглий сорт).

Насіння вирощували в умовах піщаної культури, у пластикових контейнерах за температури +24°C, освітлення — 2–3 клк, фотоперіоду — 16 год, відносної вологості — 70–75%. Насіння поливали поживним середовищем Арнона-Хогланда. Для інфікування використовували суспензію конідій гриба *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton, збудника очкової плямистості. Використовували високовірulentний штам *P. herpotrichoides*, наданий Миронівським інститутом пшениці імені В.М. Ремесла НААН.

Бактерії *B. subtilis* 537/Б1 культивували за 30°C протягом 16 год (у темряві). Клітинне середовище культури центрифугували при 10 000 г протягом 5 хв і двічі промивали 0,85% NaCl. Супернатант відкидали і бактеріальні клітини ресуспендували у стерильному 0,85% NaCl, доводячи до кінцевої концентрації 3·10⁸ КОЕ/мл. Живу клітинну суспензію бактеріальних ізолятів використовували відразу після приготування.

Варіанти досліді: 7-добові проростки: 1 — контроль; 2 — інфіковані суспензією конідій збудника очкової плямистості; 3 — оброблені

суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1; 4 — інфіковані суспензією конідій збудника очкової плямистості та оброблені суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1; 5 — з насіння, обробленого суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1; 6 — з насіння, обробленого суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 та інфіковані суспензією конідій збудника очкової плямистості. Контроль обробляли дистильованою водою.

Відбір рослинного матеріалу для біохімічних досліджень проводили на 4-ту, 24-ту та 48-му год після інфікування.

Лектинову активність (ЛА) (за мінімальною концентрацією білка, що спричинювала аглютинацію еритроцитів щура) визначали за методом ратусеритроаглютинації [8]. Лектиновмісний екстракт готували за методом Луцика [9]. Інтенсивність реакції аглютинації еритроцитів (ІРГА) оцінювали за титром. Титр досліджуваних лектиноподібних речовин визначали максимальним розведенням рослинного екстракту: вищий титр відповідає вищій ІРГА. ЛА розраховували за формулою як величину, обернену до мінімальної концентрації білка, що стимулювала реакцію ІРГА.

$ЛА = \text{Титр} / \text{Концентрація білка, мкг/мл}^{-1}$.

Уміст загального білка у лектиновмісних екстрактах визначали за методом Бредфорда [10].

Рівень утвореного малонового діальдегіду (МДА), як продукту перексидного окиснення ліпідів (ПОЛ), оцінювали за даними Dhindsa та Matowe [11].

Статистичну обробку результатів досліджень проводили за методом дисперсійного аналізу за програмою Microsoft Excel. Достовірність різниці між варіантами оцінювали за критерієм Стьюдента за $P \leq 0,05$.

Результати та обговорення. Аналіз отриманих результатів свідчить, що за умов обробки як проростків, так і насіння пшениці озимої суспензією конідій збудника очкової плямистості та суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 розвивався оксидативний стрес, що виявлялося у підсиленні процесів ПОЛ, яке ми характеризували за вмістом МДА. На інтенсивність ПОЛ значною мірою впливають генетичні особливості сорту та тривалість експозиції. Так,

у рослин пшениці озимої сорту Миронівська 808 на 4-ту год після обробки проростків бактеріальними ізолятами вміст МДА у фотосинтетичних тканинах залишався на рівні контрольного варіанта, проте за обробки насіння суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 дещо збільшився (на 6%), за умов обробки збудником очкової плямистості та суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 істотно знизився (на 23%). На 24-ту год експозиції намітилася тенденція зниження вмісту МДА в усіх варіантах досліді (рис. 1, а, б, в).

Потрібно зазначити про істотне зниження вмісту МДА у варіантах обробки проростків і насіння суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 (на 14% і більше 20% відповідно). Продовження експозиції до 48 год призвело до коливання вмісту МДА (див. рис. 1, в).

Так, у варіантах 3 і 4 обробка проростків суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 сприяла подальшому зниженню інтенсивності окиснювальних процесів відносно контрольного варіанта і на 48-му год експозиції.

Для проростків пшениці озимої сорту Renan властивий нижчий базовий рівень МДА, що характеризує його як відносно стійкий сорт порівняно з сортом Миронівська 808. Реакція-відповідь розвивається вже на 4-ту год експозиції (рис. 2, а, б, в).

Так, уміст МДА у варіантах 3–6 зменшився порівняно з контрольним варіантом. Обробка суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 проростків і насіння, проростки з якого були уражені збудником очкової плямистості, також сприяла зменшенню вмісту МДА у фотосинтетичних тканинах. На 24 год експозиції окиснювальні процеси інтенсивніше розвивалися у варіантах, інфікованих збудником очкової плямистості (див. рис. 2, б).

У варіантах 4 та 6 на 48 год експозиції протекторний вплив суспензії бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 виявився чіткіше. Уміст МДА у цих варіантах був нижче або на рівні контролю (див. рис. 2, в).

Отже, активація процесів ПОЛ за умов обробки проростків і насіння бактеріальними препаратами пов'язана з тим, що для ранніх етапів взаємодії між рослиною

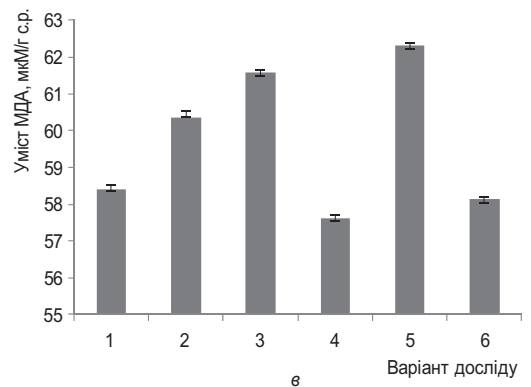
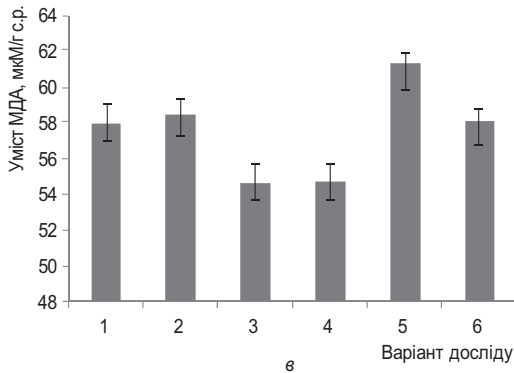
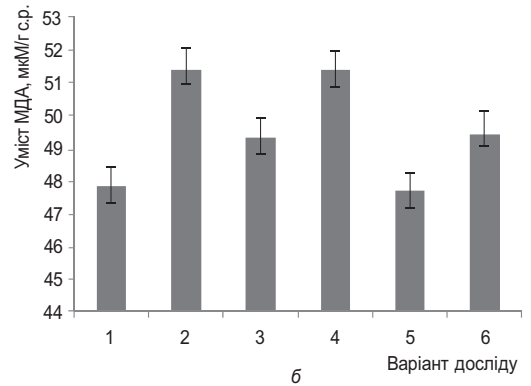
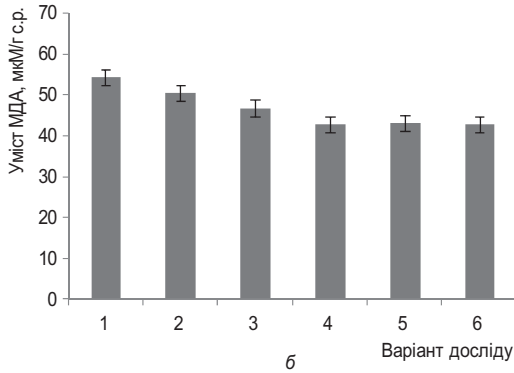
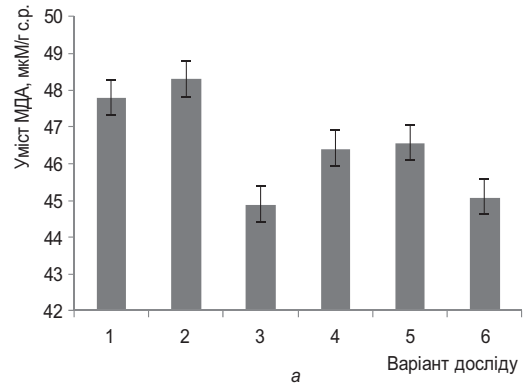
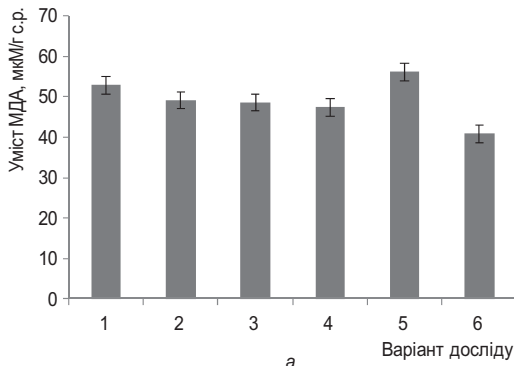


Рис. 1. Уміст МДА у проростках пшениці озимої сорту Миронівська 808 за експозиції: а — 4 год; б — 24 год; в — 48 год. Варіанти досліджу: 7-добові проростки: 1 — контроль; 2 — інфіковані суспензією конідій збудника очкової плямистості; 3 — оброблені суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1; 4 — інфіковані суспензією конідій збудника очкової плямистості та оброблені суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1; 5 — з насіння, обробленого суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1; 6 — з насіння, обробленого суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 та інфіковані суспензією конідій збудника очкової плямистості (для рис. 1–3)

Рис. 2. Уміст МДА у проростках пшениці озимої сорту Репап за експозиції: а — 4 год; б — 24 год; в — 48 год

та грибами характерний окисдаивний «вибух», у результаті якого утворюються активні форми кисню (АФК) у збільшених кількостях. Зниження інтенсивності окиснювальних процесів у варіантах за обробки бактеріальними ізолятами *B. subtilis* 537/Б1 може бути пов'язане з їхньою здатністю пригнічувати розвиток різних хвороб

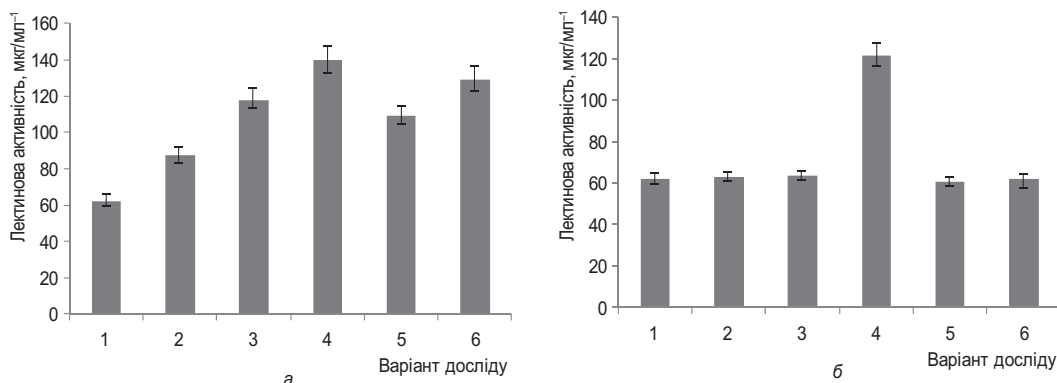


Рис. 3. Лектинова активність проростків пшениці озимої за експозиції 48 год: а — сорту Миронівська 808; б — сорту Renap

у рослинах не тільки за допомогою синтезу різних метаболітів, що мають фунгіцидну активність, а й опосередковано, через механізм запуску системної індукованої стійкості [5], яка регулюється виробленими ними гормонами, такими як саліцилова, абсцизова, жасминова кислоти, етиленом [6], а також циклічними ліпопептидами [12].

Нині накопичено достатньо даних, що свідчать про зміну лектинової активності за дії різних стресових чинників і можливої ролі цих білків у формуванні неспецифічних захисних реакцій рослин. Згідно з даними наших досліджень, для проростків і насіння пшениці озимої сорту Миронівська 808 характерне зростання ЛА відносно контролю в усіх варіантах дослідження (рис. 3, а, б).

Лектинова активність проростків, оброблених суспензією, та проростків з насіння, обробленого суспензією бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1, пшениці озимої сорту Renap була на рівні контрольних варіантів на 48 год експозиції, а у варіанті інфікованих проростків істотно зросла (удвічі) (див. рис. 3, б).

Захист рослин за допомогою бактеріальних ізолятів *B. subtilis* 537/Б1 зазвичай пов'язують, по-перше, з їх конкуренцією з патогенною мікрофлорою за поживні речовини і відповідну нішу для колонізації [13]; по-друге, з синтезом ними різних метаболітів з антибіотичною активністю — антибіотиків, біосурфактантів, сідерофорів, ціаніду водню та ін.; по-третє, з синтезом гідролітичних ферментів (хітинази, глюканази,

протеази і ліпази), які можуть руйнувати клітини патогенних грибів і ряд сполук-ефекторів патогену [14]; по-четверте, з елісаторною активністю і запуском системної індукованої стійкості (СІС) та системної набутої стійкості [3], які відбуваються завдяки бактеріальним детермінантам (MAMPs, від *microbe-associated molecular patterns*) — флажелін, ліпополісахариди, сідерофори, антибіотики, біосурфактанти, а також леткі органічні сполуки [15].

Аналіз отриманих результатів дає змогу припустити, що відмітною рисою СІС, опосередкованої бактеріальними ізолятами *B. subtilis* 537/Б1, є розвиток стійкості за механізмом сенсibiliзації, який називають праймінгом [16]. Феномен праймування бактеріальними агентами полягає у набуванні рослинними клітинами підвищеної чутливості до впливу чужорідних речовин і характеризується швидшою і потужнішою активацією клітинних механізмів захисту рослини за атаки патогенами та може тривати досить довго, що підвищує стійкість рослин. СІС, яка розвивається за механізмом праймінгу, виявляється на різних етапах взаємодії рослин із патогенами. Вона починається від ранніх реакцій-відповідей, які контролює гормональна система, активована різними сигнальними і захисними білками, і закінчується довготривалими реакціями-відповідями, які залучають регульовані зміни хроматину і метилювання ДНК. Захисні реакції за розвитку СІС за дії бактеріальних ізолятів характеризуються

швидким і раннім накопиченням АФК (зокрема H_2O_2), які активують редокс-чутливі транскрипційні чинники і гени PR-білків [17] і регулюють взаємодію саліцилової кислоти, жасминової кислоти та етилену сигнальних шляхів. Механізм СІС також може бути пов'язаний з формуванням бар'єра для проникнення патогену за допомогою відкладення калози і зміцнення клітинних стінок рослин, а також із продукцією метаболітів з антимікробною активністю (фітоалексинів) [18]. За розвитку СІС за дії бактеріальних ізолятів генерація АФК у рослинах може відігравати критичну роль за формування ефекту праймінгу. У рослинах, оброблених бактеріальними ізолятами, виявляється раннє накопичення АФК за інокуляції патогеном, найімовірніше, через їхню здатність виробляти детермінанти

[5]. Генерація АФК, що стимулює експресію захисних генів, може бути пов'язана з захисною дією ліпополісахаридів [5]. Установлено пряму кореляцію між генерацією H_2O_2 і концентрацією сурфактину різних штамів *B. subtilis* 537/Б1, яким обробляли культуру клітин тютюну [19]. Роль еліситорів за системної стійкості можуть також виконувати фітогормони [5]. Крім того, АФК можуть безпосередньо активувати транскрипційні чинники і через них регулювати АФК-чутливі гени [20]. Дослідження транскриптому рослин свідчать, що після інокуляції *B. subtilis* 537/Б1 у рослинах накопичуються транскрипційні чинники і залишаються неактивними до інфікування патогенами, але, як припускають, дають рослині змогу швидше реагувати на атаку патогенів, тобто забезпечують ефект праймінгу [5].

Висновки

Обробка проростків і насіння пшениці озимої сортів Миронівська 808 та Renap бактеріальними ізолятами *B. subtilis* 537/Б1 мала протекторний характер за умов інфікування збудником очкової плямистості (*Pseudocercospora*

herpotrichoides (Fron) Deighton). Установлено, що обробка проростків сорту Миронівська 808 та Renap бактеріальними ізолятами *B. subtilis* 537/Б1 за умов патогенезу сприяла максимальному зростанню лектинової активності.

Мусяненко Н.Н.¹, Бацманова Л.М.², Письменная Ю.Н.³, Кондратюк Т.А.⁴, Таран Н.Ю.⁵, Береговая Т.В.⁶

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64/13, г. Киев, 01601, Украина; e-mail: ¹n_musienko@ukr.net, ²l.batsmanova@gmail.com, ³pismennaya64@gmail.com, ⁴takbiofak@ukr.net, ⁵tarantul@univ.kiev.ua, ⁶tberegovaa@univ.net.ua

Влияние бактериальных изолятов *Bacillus subtilis* 537/Б1 на лектиновую активность проростков пшеницы озимой, пораженных возбудителем очковой пятнистости

Цель. Исследовать влияние бактериальных изолятов *Bacillus subtilis* 537/Б1 на изменение лектиновой активности и содержания малонового диальдегида (МДА) в проростках пшеницы озимой разных по устойчивости сортов — Мироновская 808 и Renap, пораженных возбудителем очковой пятнистости *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton. **Методы.** Приготовление лектинсодержащего экстракта проводили по методу Луцка. Лектиновую активность определяли

методом ратусеритроагглютинации. Содержание общего белка в лектинсодержащих экстрактах определяли по методу Брэдфорда. Уровень образованного МДА как продукта пероксидного окисления липидов (ПОЛ) оценивали по данным Dhindsa и Matowe. Статистическую обработку результатов исследований проводили по методу дисперсионного анализа в программе Microsoft Excel. Достоверность разницы между вариантами оценивали по критерию Стьюдента при $P \leq 0,05$. **Результаты.** Показано, что обработка проростков пшеницы озимой сортов Мироновская 808 и Renap бактериальными изолятами *B. subtilis* 537/Б1 в условиях патогенеза способствовала максимальному росту лектиновой активности. Причем для сорта Мироновская 808 обработка бактериальными изолятами была более эффективной. Установлено, что в условиях обработки как проростков, так и семян пшеницы озимой суспензией конидий возбудителя очковой пятнистости и суспензией бактериальных изолятов *B. subtilis* 537/Б1 развивался окислительный стресс, что подтверждалось усилением процессов ПОЛ. **Выводы.** Обработка проростков

и семян пшеницы озимой сортов Мироновская 808 и Renan бактериальными изолятами *B. subtilis* 537/Б1 имела протекторный характер в условиях инфицирования возбудителем очковой пятнистости. Полученные данные являются основанием для дальнейших исследований и рассмотрения возможностей для создания новых эффективных биофунгицидов на основе *B. subtilis* 537/Б1 для защиты зерновых культур от возбудителей различных болезней.

Ключевые слова: PR-белки, *Bacillus subtilis* 537/Б1, *Pseudocercospora herpotrichoides*, патогенез, содержание МДА, лектиновая активность.

<https://doi.org/10.31073/agrovisnyk201810-04>

Musiienko M.¹, Batsmanova L.², Pysmenna Yu.³, Kondratiuk T.⁴, Taran N.⁵, Beregova T.⁶

Taras Shevchenko Kyiv national university, Volodymyrska Str., 64/13, Kyiv, 01601, Ukraine; e-mail: ¹n_musienko@ukr.net, ²l.batsmanova@gmail.com, ³pismennaya64@gmail.com, ⁴takbiofak@ukr.net, ⁵tarantul@univ.kiev.ua, ⁶tberegova@univ.net.ua

Lectin activity of winter wheat seedlings affected by eyespot causal agent under the action of *Bacillus subtilis* 537/Б1 bacterial isolates

The purpose. To study effect of bacterial isolates *Bacillus subtilis* 537/Б1 upon change in lectin activity and content of malonic dialdehyde (MDC) in plantlets of winter wheat of different on resistance varieties — Myronivska 808 and Renan — affected by causal organism of eyespot *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton. **Methods.** Preparation

of lectin-containing extract was carried out by Lutsyk method. Lectin activity was determined by erythro-agglutination method. Protein content in lectin-containing extracts was determined by Bradford method. Level of generated MDC as a product of lipid peroxidation was estimated according to Dhindsa and Matowe. Statistical analysis of gained results was made by method of dispersion analysis in the program Microsoft Excel. Reliability of variance between alternatives was evaluated by Student t-test number at $P \leq 0,05$. **Results.** It is shown that treatment of plantlets of winter wheat of varieties Myronivska 808 and Renan with bacterial isolates of *B. subtilis* 537/Б1 in pathogeny conditions promoted the maximum growth of lectin activity. And for variety Myronivska 808 such treatment was more efficient. It was established that oxidative stress developed both in sprouts and seeds infected with conidia suspension of pathogenic fungi and suspension of *B. subtilis* 537/Б1 bacterial isolates. That was confirmed by intensification of lipid peroxidation (LPO) processes. **Conclusions.** Treatment of plantlets and seeds of winter wheat of varieties Myronivska 808 and Renan with bacterial isolates *B. subtilis* 537/Б1 had protecting character under the action of eyespot causal agent. The obtained data may become a basis for the further researches and consideration of opportunities for creation of new efficient biofungicides on the basis of *B. subtilis* 537/Б1 for protection cereal crops against causal organisms of different diseases.

Key words: PR-proteins, *Bacillus subtilis* 537/Б1, *Pseudocercospora herpotrichoides*, pathogenesis, MDC content, lectin activity.

<https://doi.org/10.31073/agrovisnyk201810-04>

Бібліографія

1. Compant S., Duffy B., Nowak J. et al. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and environmental microbiology*. 2005. 71(9). P. 4951–4959.
2. Kilian M., Steiner U., Krebs B. et al. FZB24@*Bacillus subtilis*-mode of action of a microbial agent enhancing plant vitality. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer*. 2000. 1(00). P. 1.
3. Porcel R., Zamarréño Á.M., García-Mina J.M., Aroca R. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants. *BMC plant biology*. 2014. V. 14. P. 36. doi 10.1186/1471-2229-14-36.
4. Van Loon L.C. Plant responses to plant growth-promoting rhizobacteria. In *New Perspectives and Approaches in Plant Growth-Promoting Rhizobacteria Research*. Springer, Dordrecht. 2007. V. 119. P. 243–254.
5. Pieterse C.M., Zamioudis C., Berendsen R.L. et al. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annual review of phytopathology*. 2014. V. 52. P. 347–375.
6. Pieterse C.M., Van der Does D., Zamioudis C. et al. Hormonal modulation of plant immunity. *Annual review of cell and developmental biology*. 2012. V. 28. P. 1–28.
7. Butaye K.M., Goderis I.J., Wouters P.F. et al. Stable high-level transgene expression in *Arabidopsis thaliana* using gene silencing mutants and matrix attachment regions. *The plant journal*. 2004. 39(3). P. 440–449.
8. Погоріла Н. Ф., Суржик Л. М., Погоріла З. О. Новітнє тестування лектинів рослин. *Український ботанічний журнал*. 2002. 59 (2). С. 217–220.
9. Луцки М. Д., Панасюк Е. Н., Луцки А. Д. Лектини (монографія). Львів: Вища школа, 1981. 156 с.
10. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical*

biochemistry. 1976. 72(1–2). P. 248–254.

11. Dhindsa R.S., Matowe W. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defence against lipid peroxidation. *Journal of Experimental Botany*. 1981. 32(1). P. 79–91.

12. De Vleeschauwer D., Höfte M. Rhizobacteria-induced systemic resistance. *Advances in botanical research*. 2009. 51. P. 223–281.

13. Мелентьев А.И. Аэробные спорообразующие бактерии *Bacillus Coh.* в агроэкосистемах. Москва: Наука, 2007. 147 с.

14. Актуганов Г.Э., Галимзянова Н.Ф., Мелентьев А.И., Кузьмина Л.Ю. Внеклеточные гидролазы штамма *Bacillus sp.* 739 и их участие в лизисе клеточных стенок микромицетов. *Микробиология*. 2007. 76(4). С. 471–479.

15. Verhagen B.W., Trotel-Aziz P., Couderchet M. et al. *Pseudomonas spp.*-induced systemic resistance to *Botrytis cinerea* is associated with induction and priming of defence responses in grapevine. *Journal*

of Experimental Botany. 2009. 61(1). P. 249–260.

16. Pastor V., Luna E., Mauch-Mani B. et al. Primed plants do not forget. *Environmental and Experimental Botany*. 2013. 94. P. 46–56.

17. Torres M.A. ROS in biotic interactions. *Physiologia Plantarum*. 2010. 138(4). P. 414–429.

18. Pozo M.J., Van Der Ent S., Van Loon L.C., Pieterse C.M. Transcription factor MYC2 is involved in priming for enhanced defense during rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*. 2008. 180(2). P. 511–523.

19. Falardeau J., Wise C., Novitsky L., Avis T.J. Ecological and mechanistic insights into the direct and indirect antimicrobial properties of *Bacillus subtilis* lipopeptides on plant pathogens. *Journal of chemical ecology*. 2013. 39(7). P. 869–878.

20. Wang X., Wang J., Jin P., Zheng Y. Investigating the efficacy of *Bacillus subtilis* SM21 on controlling *Rhizopus* rot in peach fruit. *International journal of food microbiology*. 2013. 164(2–3). P. 141–147.