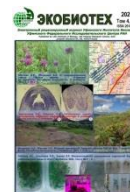




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



ВЛИЯНИЕ КОМПЛЕКСА ЭНДОФИТНЫХ БАКТЕРИЙ *BACILLUS* С САЛИЦИЛОВОЙ И ЖАСМОНОВОЙ КИСЛОТАМИ НА СОСТОЯНИЕ ПРО-/АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ И УСТОЙЧИВОСТЬ КАРТОФЕЛЯ ПРИ ИНФИЦИРОВАНИИ ВОЗБУДИТЕЛЕМ ФИТОФТОРОЗА В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

Яруллина Л.Г.*¹, Черепанова Е.А.¹, Цветков В.О.², Бурханова Г.Ф.¹, Сорокань А.В.¹, Заикина Е.А.¹, Калацкая Ж.Н.³, Балюк Н.В.³

¹ Институт биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа

² Башкирский государственный университет, Уфа

³ Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск (Беларусь)

*E-mail: yarullina@bk.ru

Исследовано влияние бактерий *Bacillus subtilis* в сочетании с салициловой (СК) и жасмоновой (ЖК) кислотами на состояние про-/антиоксидантной системы (содержание пероксида водорода, активность каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы), в связи с развитием устойчивости картофеля к возбудителю фитофтороза – оомицету *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary в условиях дефицита влаги. Растения, выращенные из микроклубней сорта Ранняя Роза, опрыскивали суспензией *B. subtilis* (10^8 клеток / мл) и смесью бактерий с СК (10^{-6} М), ЖК (10^{-7} М), СК + ЖК (1:1). Через 3 дня после обработки растения инфицировали *P. infestans* (10^5 спор /мл) и культивировали в условиях искусственно создаваемой почвенной засухи путем сокращения полива. При достижении влажности почвы $40 \pm 5\%$ (7 сут после инфицирования) в растениях оценивали биохимические параметры. Выявлено снижение степени поражения листьев *P. infestans* при обработке *B. subtilis* в сочетании с СК и ЖК. Механизм повышения устойчивости растений картофеля к фитофторе при обработке бактериями *Bacillus subtilis* в сочетании с сигнальными молекулами в условиях недостатка влаги был связан с накоплением H_2O_2 и модуляцией активности антиоксидантных ферментов.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* ♦ *Phytophthora infestans* ♦ *Bacillus subtilis* ♦ салициловая и жасмоновая кислоты ♦ про-/антиоксидантная система

EFFECT OF THE COMPLEX OF ENDOPHYTIC BACTERIA *BACILLUS* WITH SALICYLIC AND JASMONIC ACIDS ON THE STATE OF THE PRO- / ANTIOXIDANT SYSTEM OF PLANTS AND THE RESISTANCE OF POTATOES WHEN INFECTED WITH LATE BLIGHT UNDER STRESS

Yarullina L.G.*¹, Cherepanova E.A.¹, Tsvetkov V.O.², Burkhanova G.F.¹, Sorokan A.V.¹, Zaikina E.A.¹, Kalatskaya J.N.³, Balyuk N.V.³

¹ Institute of Biochemistry and Genetics of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa

² Bashkir State University, Ufa

³ Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich NAS of Belarus, Minsk (Belarus)

*E-mail: yarullina@bk.ru

There was researched the effect of *Bacillus subtilis* bacteria in combination with salicylic (SA) and jasmonic (JA) acids on the state of the pro / antioxidant system (hydrogen peroxide content, catalase, peroxidase, superoxide dismutase activity) in connection with the development of potato resistance to late blight pathogen - oomycete *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary under moisture deficit conditions. Plants grown from microtubers of the Rannyaya Rosa cultivar were sprayed with a suspension of *B. subtilis* (10^8 cells / ml) and a mixture of bacteria with SA (10^{-6} M), JA (10^{-7} M), SA + JA (1:1). 3 days after treatment, the plants were infected with *P. infestans* (10^5 spores / ml) and cultivated under artificial soil drought conditions by reducing irrigation. When soil moisture reached $40 \pm 5\%$ (7 days after infection), biochemical parameters were assessed in plants. A decrease in the degree of leaves damage by *P. infestans* was revealed when treated with *B. subtilis* in combination with SA and JA. The mechanism of increasing the resistance of potato plants to late blight when treated with *Bacillus subtilis* bacteria in combination with signaling molecules under conditions of drought was associated with the accumulation of H_2O_2 and modulation of antioxidant enzymes activity.

Keywords: *Solanum tuberosum* ♦ *Phytophthora infestans* ♦ *Bacillus subtilis* ♦ salicylic and jasmonic acids ♦ pro-/antioxidant system

Поступила в редакцию: 24.07.2021

ВВЕДЕНИЕ

Повышение устойчивости растений к патогенам и неблагоприятным агроклиматическим условиям является актуальной задачей растениеводства, поскольку в естественных условиях возделываемые культуры одновременно или последовательно подвергаются воздействию стрессовых факторов различной природы. В этой связи наиболее перспективными представляются микробиологические подходы, основанные на использовании потенциала растений и почвенных микроорганизмов. Основой экологически чистых препаратов для защиты растений от биотических и абиотических стрессов являются стимулирующие рост растений бактерии (СРРБ) [Maksimov et al., 2015]. В этом отношении особенно привлекательны высокоэффективные бактерии рода *Bacillus*, способные длительное время сохранять жизнеспособность. Рост и развитие картофеля, а также урожайность сильно зависят от влажности почвы. У картофеля эта зависимость выражена гораздо сильнее, чем у других видов сельскохозяйственных культур [Burton, 1981]. Известно, что ризобактерии могут значительно повысить засухоустойчивость растений [Coleman-Derr, Tringe, 2014].

Особенностью СРРБ является их способность воздействовать на рост растений непосредственно за счет синтеза различных метаболитов гормональной и сигнальной природы, таких как ауксины, цитокинины [Chen et al., 2010], гиббереллины, абсцизовая, салициловая (СК) и жасмоновая (ЖК) кислоты [Berg, 2009].

Показано, что экзогенно применяемая салициловая кислота, помимо повышения устойчивости к патогенам, повышает устойчивость растений к ряду физиологических стрессов, аналогичные данные были получены при обработке жасмонатом [Chanda et al., 2011]. Таким образом, значительный интерес представляет выяснение механизмов комплексной устойчивости растений к стрессовым факторам под действием бактерий рода *Bacillus* в сочетании с сигнальными молекулами.

Цель данной работы – изучение влияния бактерий *Bacillus subtilis* в сочетании с СК и ЖК на содержание H_2O_2 и активность ферментов антиоксидантной системы, в связи с устойчивостью картофеля к *Phytophthora infestans* при недостатке почвенной влаги.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В опытах использовали растения картофеля *Solanum tuberosum*, выращенные из микроклубней восприимчивого сорта Ранняя роза. Клубни высаживали в емкости с грунтом TerraVita на глубину 3-4 см. Растения выращивали на светоплощадке с фотопериодом 16 ч (освещенность 8000–10000 люкс) при температуре 20–22 °С.

Бактерии *B. subtilis* 26D культивировали в среде LB (Lysogeny Broth) в течение 24 ч, затем суспензию разбавляли дистиллированной водой до необходимой концентрации.

Для заражения растений использовался *P. infestans* из коллекции лаборатории биохимии иммунитета растений Института биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра РАН. Патоген выращивали на картофельном агаре с декстрозой в течение 7 дней.

На 15-е сутки после прорастания растений часть из них опрыскивали суспензией (5 мл на 1 растение) бактерий *B. subtilis* 26Д (10^8 клеток / мл) и смесью бактерий с СК (10^{-6} М), ЖК (10^{-7} М) или СК (10^{-6} М) + ЖК (10^{-7} М). Контрольные опрыскивали 5 мл дистиллированной воды на 1 растение. На 3-и сутки после инокуляции *B. subtilis* 26Д растения опрыскивали 5 мл 1×10^5 спор / мл суспензии *P. infestans*. В качестве контрольных использовали растения, не инокулированные бактериями и не инфицированные фитопфторой.

Дефицит влаги создавали за счет сокращения полива до появления видимых симптомов засухи при влажности почвы $40\% \pm 5$. О развитии болезни судили по проценту пораженной площади от общей площади листовой пластинки на 7-е сутки после заражения растений *P. infestans*. Листья фотографировали, полученные изображения анализировали в компьютерной программе ImageJ (НИН, США).

Определение содержания H_2O_2

Для определения содержания H_2O_2 листья гомогенизировали в 25 мМ фосфатном буфере (ФБ), pH 6.2, в соотношении 1:3, и центрифугировали в течение 10 мин при 10000 g и 4 °C с использованием микроцентрифуги 5415R (Eppendorf, Германия). Супернатант использовали для определения содержания H_2O_2 с использованием ксиленолового оранжевого. Реагент содержал 0.074% соли Мора ($Fe_2(NH_4)_2SO_4$; чистота 99.997%) в 5.81% серной кислоте и 0.009% ксиленолового оранжевого в 1.82% сорбите (в соотношении 1:100). Реакционную смесь инкубировали 40 мин при комнатной температуре, затем измеряли оптическую плотность при 560 нм с использованием люминесцентной спектрометрической ячейки Perkin Elmer LS 55 (США) против холостого опыта, содержащего воду вместо образца. Концентрацию пероксида водорода определяли по предварительно построенной калибровочной кривой.

Определение активности супероксиддисмутазы (СОД)

Для определения активности СОД (КФ 1.15.1.1.) листья гомогенизировали в 50 мМ TrisHCl-буфере (pH 7.4) в соотношении 1:10 и экстрагировали в течение 30 мин. Перед анализом растительные экстракты центрифугировали 10 мин при 10000 g и 4 °C на центрифуге 5415R (Eppendorf, Германия) и отбирали супернатант для измерения активности СОД. К 2 мл реагента 1 (0.1 мМ ЭДТА с 0.5 мМ феназинметосульфата и 0.6 мМ нитросинего тетразолия в 0.15 М, Na-фосфатном буфере, pH 7.8) добавляли 100 мкл реагента 2 (150 мМ Трис-буфер, pH 8.0 с 1.25 мМ ЭДТА и 0.1 мМ НАДН) и 100 мкл надосадочной жидкости образца, хорошо перемешивали и сразу же измеряли на люминесцентной спектрометрической ячейке Perkin Elmer LS 55 (США) при 540 нм. Затем через 10 минут было проведено повторное измерение. Разницу в оптической плотности использовали для расчета процента блокирования восстановления нитросинего тетразолия. За единицу активности принимали $U = (D_{10} - D_0) / D_0 * 100\%$, где D_0 – оптическая плотность в момент приготовления смеси, D_{10} – оптическая плотность через 10 минут. Активность СОД выражали в единицах на 1 мг белка.

Определение активности каталазы (КАТ)

Для определения активности каталазы (КФ 1.11.1.6) растительную ткань гомогенизировали в 50 мМ ФБ (pH 7.8) в соотношении 1:10. После центрифугирования при 10000 g и +4 °C на микроцентрифуге 5415R (Eppendorf, Германия) супернатант использовали для анализа активности фермента. Реакцию инициировали добавлением надосадочной жидкости к 65 мМ перекиси водорода в 50 мМ растворе ФБ (pH 7.8), смесь выдерживали при комнатной температуре в течение двух минут. Реакцию останавливали добавлением 32.4 мМ молибдата аммония. В контрольную пробу вместо супернатанта добавляли дистиллированную воду. Интенсивность проявленного цвета измеряли на Perkin Elmer LS 55 (США) при 410 нм. Активность каталазы рассчитывали по формуле: $U = (A_k - A_0) / (K * V * T)$, где A_k и A_0 - абсорбция контрольных (содержащих воду вместо образца) и опытных образцов, соответственно, V – объем пробы, 0.1 мл, T – время инкубации, 600 с, K – коэффициент миллимолярного поглощения H_2O_2 , равный $22.2 * 10^3$ ммоль⁻¹см⁻¹. Активность КАТ выражали в единицах на 1 мг белка.

Определение активности пероксидазы (ПО)

Для определения активности пероксидазы (КФ 1.11.1.7) и определения ее активности листья гомогенизировали в 10 мМ ФБ, pH 6.2. Соотношение массы образца листьев к объему ФБ составляло 1:3. Экстракт центрифугировали 20 мин при 10000 g при +4 °С на центрифуге 5415R (Eppendorf, Германия). Пероксидазную активность супернатанта определяли микрометодом окисления субстрата 20 мМ ортофенилендиамина 10 мМ H₂O₂, развитие окраски прекращали 4 н. H₂SO₄. Оптическую плотность раствора измеряли при 490 нм на приборе Perkin Elmer LS 55 (США). Единица активности фермента соответствовала изменению оптической плотности раствора за 1 мин. Активность ПО выражали в единицах на 1 мг белка.

Определение содержания белка

Содержание белка в образцах определяли по методу Брэдфорд, используя бычий сывороточный альбумин в качестве стандарта. Поглощение измеряли при 595 нм.

Статистическая обработка

Эксперименты включали 5 биологических повторностей. На гистограммах показаны выборочные средние и их 95%-ные доверительные интервалы. Различия исследуемых параметров анализировали с помощью теста Краскела – Уоллиса. Достоверно различающиеся значения обозначены на гистограммах разными буквами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние бактерий *B. subtilis* 26Д в сочетании с сигнальными молекулами на инфицирование растений картофеля *P. infestans* и содержание H₂O₂ в условиях дефицита влаги

Сравнительный анализ степени пораженности фитофторозом листьев восприимчивого сорта картофеля при недостатке влаги выявил различия в скорости роста оомицета *P. infestans* в вариантах с инокуляцией бактериями и сигнальными молекулами (рис. 1а). Так, в отсутствие обработки степень пораженности составила 64%, предварительная обработка *B. subtilis*, в том числе в сочетании с СК и ЖК, значительно снижала пораженность листьев. Предобработка *B. subtilis* в сочетании с ЖК оказала наиболее эффективное защитное действие (рис. 1а). Концентрация H₂O₂ в обработанных растениях в условиях засухи была ниже, чем в необработанных (рис. 1б). В то же время, у растений, обработанных бактериями и сигнальными молекулами, при заражении *P. infestans* в условиях засухи уровень перекиси водорода в листьях заметно увеличивался, особенно при обработке *B. subtilis* + ЖК (рис. 1б).

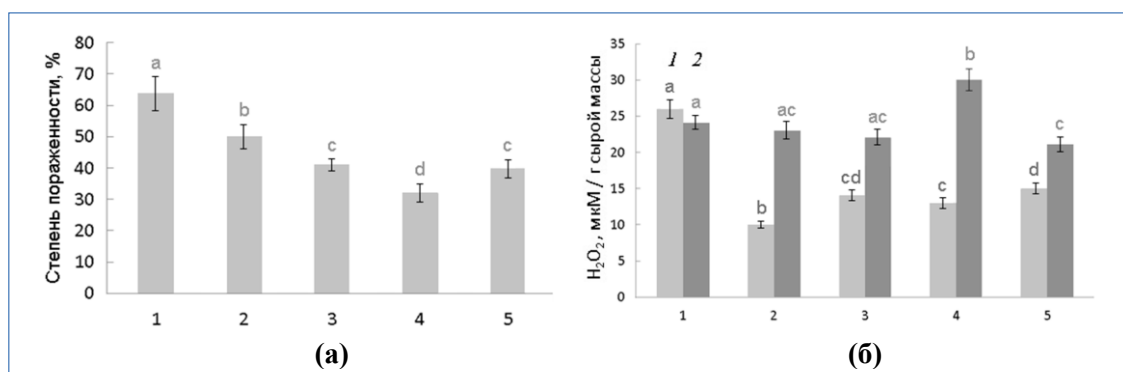


Рис. 1. Влияние бактерий *B. subtilis* 26Д и сигнальных молекул на степень развития фитофтороза на листьях картофеля (а) и на содержание H₂O₂ (б) в листьях картофеля при заражении *P. infestans* и недостатке влаги. 1 – контроль; 2 – *B. subtilis*; 3 – *B. subtilis* + СК; 4 – *B. subtilis* + ЖК; 5 – *B. subtilis* + СК + ЖК. 1 – незараженные, 2 – зараженные *P. infestans* растения.

Влияние обработки *B. subtilis* 26Д в сочетании с СК и ЖК на активность антиоксидантных ферментов в листьях картофеля в условиях дефицита влаги

Одним из важных ферментов антиоксидантной системы растений, участвующих в утилизации АФК, является СОД. В наших исследованиях при заражении растений *P. infestans* наблюдалось повышение активности СОД (рис. 2а), обработка бактериями усиливала этот эффект. Однако обработка бактериями в сочетании с СК или ЖК, наоборот, приводила к снижению активности СОД у инфицированных растений. У незараженных растений на фоне засухи достоверное повышение активности СОД выявлено в варианте с обработкой растений бактериями в сочетании с СК, ЖК или одновременно СК и ЖК. Таким образом, использование бактерий *B. subtilis* 26Д стимулирует активность СОД у инфицированных растений картофеля в условиях засухи.

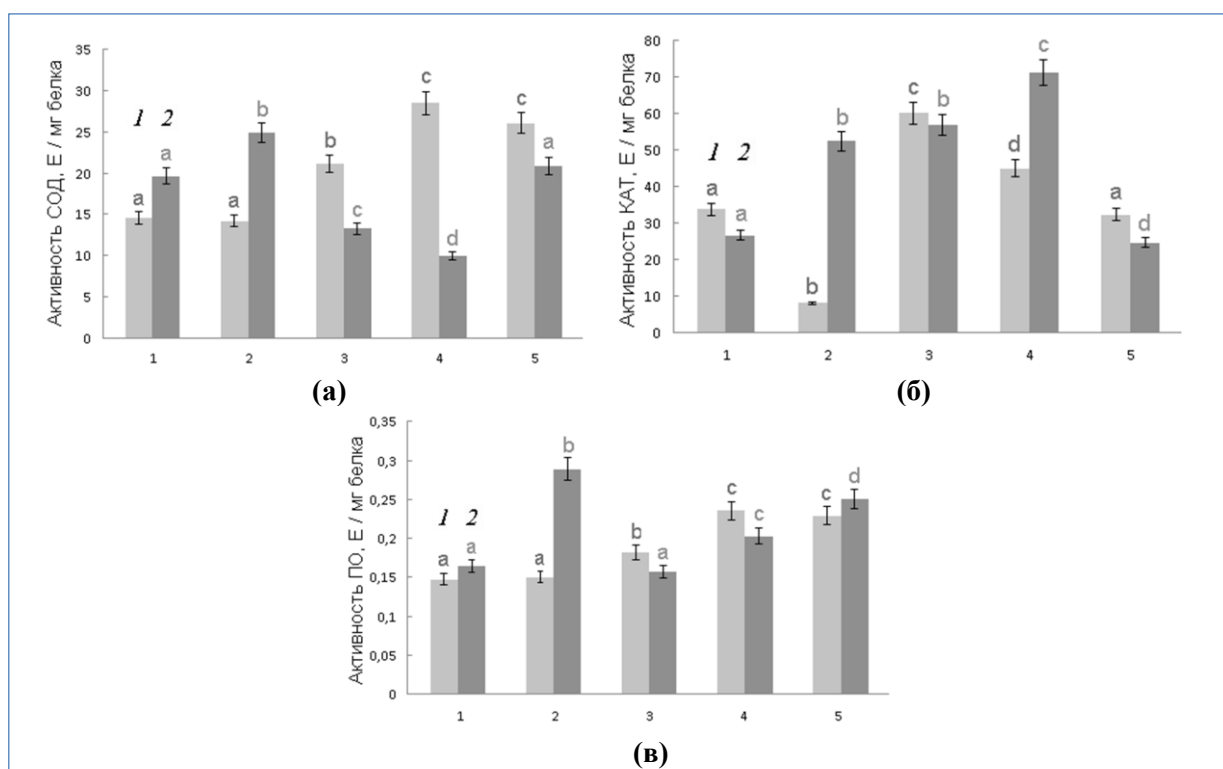


Рис. 2. Влияние бактерий *B. subtilis* 26Д и сигнальных молекул на активность СОД (а), каталазы (б) и пероксидазы (в) в листьях картофеля при заражении *P. infestans* при недостатке влаги. 1 – контроль; 2 – *B. subtilis*; 3 – *B. subtilis* + СК; 4 – *B. subtilis* + ЖК; 5 – *B. subtilis* + СК + ЖК. 1 – незараженные, 2 – зараженные *P. infestans* растения.

Каталаза является важнейшим антиоксидантным ферментом. Исследования показали, что у растений, инфицированных *P. infestans*, в условиях засухи наблюдалось снижение активности каталазы (рис. 2б). У инфицированных растений, обработанных только бактериями или в сочетании с СК или ЖК, активность каталазы значительно увеличивалась. Более того, в вариантах с обработкой *B. subtilis* + СК и *B. subtilis* + ЖК повышение активности КАТ происходило и у незараженных растений на фоне засухи.

В наших исследованиях активность пероксидазы увеличивалась у незараженных растений на фоне засухи только в вариантах с обработкой *B. subtilis* в сочетании с сигнальными молекулами (рис. 2в). Однако при заражении растений *P. infestans* значительное увеличение активности пероксидазы происходило у растений, обработанных только *B. subtilis*, а также при сочетании бактерий с ЖК и СК+ЖК (рис. 2в). В то же время у инфицированных растений, обработанных *B. subtilis* 26Д и ЖК, активность фермента значительно не изменялась.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами было показано, что обработка ЖК и *B. subtilis* 26Д снижают развитие *P. infestans* на клубнях картофеля [Yarullina et al., 2016]. Повышение устойчивости картофеля к *P. infestans* под влиянием комплекса *Bacillus* spp. с сигнальными молекулами может быть связано с изменением концентрации H_2O_2 в тканях растений [Pfannschmidt et al., 2009].

Это может быть связано с защитным действием метаболитов *B. subtilis*. Известно, что под действием *Bacillus* повышается активность антиоксидантных ферментов и повышается уровень пролина в растениях [Lastochkina et al., 2019]. H_2O_2 можно рассматривать как наиболее важную молекулу, участвующую в передаче внутриклеточных сигналов, которые регулируют экспрессию генов и активность защитных систем, включая увеличение концентрации ионов кальция в цитозоле, что играет важную роль в передаче сигнальной информации в геном растения. Было показано, что H_2O_2 участвует в активации экспрессии генов стрессовых белков [Pfannschmidt et al., 2009]. Вероятно, сочетание *Bacillus* с сигнальными молекулами усиливает генерацию АФК и передачу сигналов, запускающих работу других защитных механизмов, предотвращающих развитие патогенов.

Изменение концентрации H_2O_2 в тканях растений в процессе патогенеза может происходить в результате многих метаболических процессов, но в большей степени это происходит в результате изменения активности антиоксидантных ферментов [Smirnoff, Arnaud, 2019].

Известно, что активность СОД может изменяться разнонаправленно в зависимости от интенсивности и продолжительности воздействия стрессового фактора [Rizhsky et al., 2003]. Снижение активности СОД при стрессе способствует дальнейшему увеличению продукции АФК и развитию окислительного повреждения клеток и тканей растений [Jiang, Huang, 2001]. Следовательно, эффективное функционирование СОД во многом определяется функционированием других компонентов защитных систем, в частности, утилизирующих перекись водорода (каталазы, пероксидазы, ферменты аскорбат-глутатионового цикла).

Активность каталазы может значительно изменяться при участии сигнальных молекул. H_2O_2 является не только сигнальной молекулой, но и субстратом каталазы. В то же время, ее влияние на активность каталазы у растений неоднозначно. Так, в проростках пшеницы H_2O_2 , в зависимости от концентрации, ингибировала [Bakalova et al., 2004] или стимулировала [Luna et al., 2005] активность каталазы. Салициловая кислота также обладает способностью ингибировать каталазу, что является одним из механизмов развития реакции сверхчувствительности [Shao et al., 2008]. Ингибирование фермента под действием СК может приводить к дальнейшей активации экспрессии гена каталазы и усилению синтеза фермента [Guan, Scandalios, 2000].

Пероксидаза – фермент, участвующий как в генерации, так и в утилизации H_2O_2 . Известно, что обширное мультигенное семейство классических пероксидаз растений класса III, входящих в семейство защитных белков семейства PR-9, участвует в укреплении клеточных стенок за счет окислительных реакций, катализирующих процессы полимеризации фенольных соединений в лигнин клеточных стенок, повышая их устойчивость к разрушению фитопатогенами. В наших исследованиях активность пероксидазы увеличивалась у незараженных растений на фоне засухи только в вариантах с обработкой *B. subtilis* в сочетании с сигнальными молекулами. Однако при заражении растений *P. infestans* значительное увеличение активности пероксидазы происходило

у растений, обработанных только *B. subtilis*, а также при сочетании бактерий с ЖК и СК+ЖК. Ранее было показано, что сочетание *B. subtilis* 26Д и СК способствовало активации пероксидазы у инфицированных *P. infestans* растений картофеля в условиях оптимальной влажности [Maksimov et al., 2014]. В то же время у инфицированных растений, обработанных *B. subtilis* 26Д и ЖК, активность фермента значительно не изменялась. Вероятно, регуляция содержания H_2O_2 в растениях картофеля под действием бактерий *Bacillus subtilis* в сочетании с сигнальными молекулами на фоне засухи может происходить разными путями: через активацию СОД, снижение активности каталазы и в результате модулирующего воздействия на активность пероксидазы. Баланс между синтезом и инактивацией АФК имеет решающее значение для поддержания метаболизма растений и повышения их устойчивости к стрессовым факторам различной природы [Sathyamurthy et al., 2015].

Таким образом, полученные результаты исследований указывают, что механизм активации защитных систем растений картофеля эндофитными бактериями рода *Bacillus* и сигнальными молекулами – салициловой и жасмоновой кислотами – в условиях засухи опосредуется накоплением H_2O_2 и модуляцией активности антиоксидантных ферментов

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнялась частично по теме госзадания № гос. регистрации АААА-А21-121011990120-7, при финансовой поддержке РФФИ и БРФФИ в рамках научного проекта № 20-516-00005, на оборудовании ЦКП “Биомика” и УНУ “Кодинк”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bakalova S., Nikolova A., Wedera D. Isoenzyme profiles of peroxidase catalase and superoxide dismutase as affected by dehydration stress and ABA during germination of wheat seeds // Journal of Plant Physiology. 2004. V. 30. P. 64–77. DOI: [10.1.1.320.7628](https://doi.org/10.1.1.320.7628)
2. Berg G. Plant-microbe interactions promoting plant growth and health: perspectives for controlled use of microorganisms in agriculture // Applied Microbiology and Biotechnology. 2009. V. 84. P. 11–18. DOI: [10.1007/s00253-009-2092-7](https://doi.org/10.1007/s00253-009-2092-7)
3. Burton W.G. Challenges for stress physiology in potato // American Potato Journal. 1981. V. 58. P. 3–14. DOI: [10.1007/BF02855376](https://doi.org/10.1007/BF02855376)
4. Chanda B., Xia Y., Mandal M.K., et al. Glycerol-3-phosphate is a critical mobile inducer of systemic immunity in plants // Nat Genet. 2011. V. 43. P. 421–427. DOI: [10.1038/ng.798](https://doi.org/10.1038/ng.798)
5. Chen L.Q., Hou B.H., Lalonde S., et al. Sugar transporters for intercellular exchange and nutrition of pathogens // Nature. 2010. V. 468. P. 527-532. DOI: [10.1038/nature09606](https://doi.org/10.1038/nature09606)
6. Coleman-Derr D., Tringe S.G. Building the crops of tomorrow: advantages of symbiont-based approaches to improving abiotic stress tolerance // Front Microbiol. 2014. V. 5. P. 283. DOI: [10.3389/fmicb.2014.00283](https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00283)
7. Guan L.M., Scandalios J.G. Hydrogen-peroxide-mediated catalase gene expression in response to wounding // Free Radic Biol Med. 2000. V. 28. No. 8. P. 1182-1190. DOI: [10.1016/s0891-5849\(00\)00212-4](https://doi.org/10.1016/s0891-5849(00)00212-4)
8. Jiang Y., Huang B. Drought and Heat Stress Injury to Two Cool-Season Turfgrasses in Relation to Antioxidant Metabolism and Lipid Peroxidation // Crop Sci. 2001. V. 41. P. 436-442. DOI: [10.2135/cropsci2001.412436x](https://doi.org/10.2135/cropsci2001.412436x)
9. Lastochkina O.V., Aliniaefard S., Seifikalhor M., Yuldashev R., Pusenkova L., Garipova S. Plant growth-promoting bacteria: biotic strategy to cope with abiotic stresses in wheat Plant

- growth-promoting bacteria: biotic strategy to cope with abiotic stresses in wheat // *Wheat Production in Changing Environments. Responses, Adaptation and Tolerance* / Eds. Hasanuzzaman M., Nahar K., Hossain A. Singapore: Springer, 2019. P. 579-614. DOI: [10.1007/978-981-13-6883-7_23](https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_23)
10. Luna C.M., Pastori G.M., Driscoll S., et al. Drought controls on H₂O₂ accumulation, catalase (CAT) activity and CAT gene expression in wheat // *Journal of Experimental Botany*. 2005. V. 56. No. 411. P. 417–423. DOI: [10.1093/jxb/eri039](https://doi.org/10.1093/jxb/eri039)
 11. Maksimov I.V., Abizgildina P.P., Sorokan A.V., Burkhanova G.F. Regulation of peroxidase activity under the influence of signaling molecules and *Bacillus subtilis* 26D in potato plants infected with *Phytophthora infestans* // *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2014. V. 50. No. 2. P. 173-178. DOI: [10.1134/S0003683814020136](https://doi.org/10.1134/S0003683814020136)
 12. Maksimov I.V., Veselova S.V., Nuzhnaya T.V., et al. Plant growth-promoting bacteria in regulation of plant resistance to stress factors. // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. V. 62. P. 715-726. DOI: [10.1134/S1021443715060114](https://doi.org/10.1134/S1021443715060114)
 13. Pfannschmidt T., Bräutigam K., Wagner R., et al. Potential regulation of gene expression in photosynthetic cells by redox and energy state: Approaches towards better understanding // *Ann. Bot.* 2009. V. 103. P. 599–607.
 14. Rizhsky L., Liang H., Mittler R. The water-water cycle is essential for chloroplast protection in the absence of stress // *The Journal of Biological Chemistry*. 2003. V. 278. P. 38921–38925. DOI: [10.1074/jbc.M304987200](https://doi.org/10.1074/jbc.M304987200)
 15. Sathyamurthy B., Dama G., Balasubramanian A., Vvs S. Evaluation on antioxidant activity of curry leaf extracts in cisplatin induced wistar rats // *World Journal of Pharmaceutical Research*. 2015. V. 4. No. 2. P. 927-939.
 16. Shao N., Beck C.F., Lemaire S.D. Photosynthetic electron flow affects H₂O₂ signaling by inactivation of catalase in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Planta*. 2008. V. 228. P. 1055-1066. DOI: [10.1007/s00425-008-0807-0](https://doi.org/10.1007/s00425-008-0807-0)
 17. Smirnoff N., Arnaud D. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants // *New Phytologist*. 2019. V. 221. No. 3. P. 1197-1214. DOI: [10.1111/nph.15488](https://doi.org/10.1111/nph.15488)
 18. Yarullina L.G., Kasimova R.I., Ibragimov R.I., et al. Qualitative and Quantitative Changes of Potato Tuber Proteome under the Influence of Signal Molecules and Infection with *Phytophthora infestans* // *Appl Biochem Microbiol*. 2016. V. 52. No. 1. P. 71-78. DOI: [10.1134/S0003683816010154](https://doi.org/10.1134/S0003683816010154)