

УДК 631.46:579.873

**ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ
В РИЗОСФЕРЕ ТРАНСГЕННЫХ ПО ГЕНУ *Fe*-СОД 1 ЛИНИЙ ТОМАТА
(*SOLANUM LYCOPERSICUM* L., SOLANACEAE, SOLANALES)**

И. Г. Широких^{1,2}, Я. И. Назарова¹, С. Ю. Огородникова², Е. Н. Баранова³

¹ *Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства*

Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого

Россия, 610007, Киров, Ленина, 166 а

² *Институт биологии Коми НЦ УрО*

Россия, 610002, Киров, Красноармейская, 26

³ *Всероссийский научно-исследовательский институт*

сельскохозяйственной биотехнологии

Россия, 127550, Москва, Тимирязевская, 42

E-mail: irgenal@mail.ru

Поступила в редакцию 14.09.15 г.

Изменение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере трансгенных по гену *Fe*-СОД 1 линий томата (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae, Solanales). – Широких И. Г., Назарова Я. И., Огородникова С. Ю., Баранова Е. Н. – В работе использовали трансформанты томата (*Solanum lycopersicum* L.) с геном *Fe*-супероксиддисмутазы (*Fe*-СОД 1) из *Arabidopsis thaliana* L., придающим устойчивость к повреждающему действию окислительного стресса. Томаты исходного сорта Белый налив и независимых трансгенных линий bn 6 и bn 4 выращивали в условиях искусственного климата. По результатам определения суммарной активности СОД и перекисного окисления липидов линия bn 6 отличалась от исходного генотипа и линии bn 4 большей сбалансированностью перекисного гомеостаза. Под влиянием встройки в геном гетерологичной последовательности в ризосфере растений-трансформантов линии bn 6 произошли перестройки в структуре комплексов актиномицетов, выразившиеся в изменении частоты встречаемости и долевого участия в комплексе представителей отдельных родов, секций и серий, а также видов-антагонистов, целлюлозолитиков и продуцентов ауксинов.

Ключевые слова: томат, растение-трансформант, *Fe*-содержащая супероксиддисмутазы (*Fe*-СОД 1), ризосфера, актиномицеты, структура комплекса, таксономический состав, функциональная активность.

Changes in the structure of the rhizosphere complexes of actinomycetes of transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae, Solanales) with the gene *Fe*-SOD 1. – Shirokikh I. G., Nazarova Ya. I., Ogorodnikova S. Yu., and Baranova E. N. – Tomato transformants (*Solanum lycopersicum* L.) with the gene of *Fe*-superoxide dismutase (*Fe*-SOD 1) from *Arabidopsis thaliana* L. making the plant resistant to the damaging effect of oxidative stress were used in our work. The original-genotype tomato and independent transgenic lines bn 6 and bn 4 were grown in artificial climate. According to the results of determination of the total SOD activity and lipid peroxidation, line 6 bn differs from both the original genotype and line 4 bn by more balanced lipid homeostasis. Under the influence of gene insertions, realignment occurred in the rhizosphere of the line 6 bn plants, in the structure of their actinomycetes complexes. They were expressed as changes in the occurrence frequency and relative abundance of representatives of individual genera, sections and series in the complex, as well as antagonist species, cellulolytic and auxin producers.

Key words: tomato, transformant plant, Fe-containing superoxide dismutase (Fe-SOD 1), rhizosphere, actinomycetes, structure of complex, taxonomic composition, functional activity.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-341-351

ВВЕДЕНИЕ

Методы генетической инженерии находят все большее распространение в мировой практике растениеводства в связи с возрастающей потребностью человечества в продовольствии. Усиление собственных защитных свойств растений за счёт изменённой экспрессии защитных генов или же перенесение генов из одного растения в другое рассматривают сегодня как один из наиболее перспективных подходов к получению продуктивных и устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам сортов сельскохозяйственных культур (Бабаков, Харченко, 2012). Однако генно-инженерное вмешательство, наряду с формированием новых хозяйственно ценных свойств растений, может привести к нежелательным экологическим последствиям. Для исключения возможности причинения экологического ущерба почве необходима оценка экологических рисков возможного воздействия генетически модифицированных растений на почвенные микроорганизмы, поскольку именно они являются чувкими биоиндикаторами, резко реагирующими на изменения в среде.

Результаты работ по детекции изменений в микробных сообществах, выделенных из почв, на которых выращивали трансгенные растения, довольно противоречивы и свидетельствуют как об отсутствии видимого эффекта (Oliveira et al., 2008; Kapur et al., 2010; Chaudhry et al., 2012), так и о его наличии (Icoz et al., 2008; Aira et al., 2010; Lee et al., 2011). Авторы отмечают сильное варьирование наблюдаемых эффектов в зависимости от конкретного вида и экологических условий выращивания растений, а также от техники трансформации и встраиваемой генетической конструкции.

Поскольку первые промышленные сорта трансгенных культур содержали гены устойчивости к гербициду Раундапу (*RR*-растения) и насекомым-вредителям (*Bt*-защищенные растения), именно они являлись объектом оценки последствий выращивания трансгенных растений для почвенной микробиоты. В дальнейшем спектр целевых генов, применяемых в селекционных программах, значительно расширился, в том числе за счет развития генной инженерии антиоксидантов, ориентированной на создание устойчивых к стрессам форм путем введения гетерологичных генов, связанных с ответом на окислительный стресс. Генетически модифицированные культуры с суперэкспрессией гена супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) – одного из ключевых компонентов системы защиты клеток и тканей от окислительной деструкции – проявляли повышенную в сравнении с обычными растениями устойчивость к воздействию ряда абиотических стрессовых факторов (Серенко и др., 2009; Cartes et al., 2012; Vhoomika et al., 2013). Однако характер воздействия, которое могут оказывать растения с усиленной антиоксидантной защитой на почвенную микробную систему, и прежде всего на ее ризосферный комплекс, остается неизвестным.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

Цель настоящей работы – изучить влияние растений-трансформантов по гену *Fe*-СОД 1 на таксономическую и функциональную структуру комплекса актиномицетов в прикорневой зоне томата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали томат (*Solanum lycopersicum* L.) сорта Белый налив и полученные во ВНИИСХБ (г. Москва) путем агробактериальной трансформации независимые трансгенные линии bn 4 и bn 6 с геном, кодирующим цитоплазматическую *Fe*-содержащую супероксиддисмутазу (*Fe*-СОД1) из *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

Клональное микроразмножение пробирочных растений исходного сорта и полученных на его основе линий, трансгенность которых была доказана методом полимеразной цепной реакции (Серенко и др., 2009), проводили на среде Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962). После формирования у пробирочных растений развитой корневой системы их высаживали в вегетационные сосуды с почвой и выращивали в условиях искусственного климата при освещенности 4000 кЛк, фотопериоде 16 ч, температуре 25/18°C день/ночь. Каждая из сравниваемых линий, включая исходный генотип, была представлена двумя выращенными в почве клонами.

Для проверки функциональной активности встроенного гена в средних пробах листьев определяли суммарную активность СОД методом, основанном на способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление п-нитротетразолиевого синего (NBT) (Beauchamp, Fridovich, 1971), и интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) по содержанию малонового диальдегида (МДА) в реакции с тиобарбитуровой кислотой (Лукацкий, 2002). Отбор проб для анализа проводили в сроки, когда у растений были сформированы: 1) пять настоящих листьев, 2) первая цветочная кисть, 3) в период образования завязи. Временные промежутки между отбором проб составляли две недели.

В качестве модельной группы почвенных микроорганизмов в ризосфере томата были выбраны мицелиальные бактерии – актиномицеты, ввиду их важной роли в метаболических взаимодействиях с растением и более простой в сравнении с другими группами прокариот видовой идентификацией. Актиномицеты учитывали и выделяли из прикорневой зоны растений, используя метод посева из разведений гомогенатов корней на среду с пропионатом натрия (для описания родовой структуры) и казеин-глицериновый агар (для описания видовой структуры комплекса). Дифференцированно учитывали колонии актиномицетов по морфологическим типам. Доминирующие на чашках колонии выделяли в чистую культуру (не менее 15 изолятов с каждого растения) для исследования их таксономической принадлежности, которое проводили в соответствии с определителями (Гаузе и др., 1983; Определитель бактерий Берджи..., 1997). Дополнительно изучали антагонистические (Егоров, 1979) и целлюлозолитические (Teather, Wood, 1982) свойства изолятов. Как важное условие ассоциативного взаимодействия с растениями определяли с использованием реактива Сальковского способность выделенных штаммов продуцировать ауксины (Libbert, Risch, 1969). Культуры выращивали в течение 72 ч в

жидкой среде Чапека с добавлением 200 мкг/мл триптофана в качестве предшественника для синтеза индолил-3-уксусной кислоты (ИУК).

Характеризуя структуру комплексов актиномицетов, ассоциированных с корнями различных линий томата, использовали индекс обилия (долевое участие таксона в комплексе, %), показатели частоты встречаемости стрептомицетов с антагонистической, целлюлозолитической активностью и способных к синтезу ауксинов.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами (Лакин, 1990) с использованием пакета программ EXCEL и STATGRAFICS.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проверка функциональной активности встроенного гена *Fe-SOD 1* у растений томата показала, что суммарная активность СОД у линии bn 6 в начальный период наблюдений (пять настоящих листьев) и у линии bn 4 при появлении первой цветочной кисти достоверно превышали аналогичный показатель исходного сорта Белый налив (рис. 1). При этом величина накопления в листьях МДА, отражающая интенсивность перекисного окисления липидов, в начальный период развития растений в листьях растений исходного сорта была существенно выше, чем у растений, получивших гетерологичный ген *Fe-SOD 1*. Более низкий в сравнении с исходным сортом уровень окислительной деструкции у линии bn 6 сохранялся в течение всего периода наблюдений, а у линии bn 4 – только в начальный период онтогенеза растений, что, очевидно, связано с неустойчивой экспрессией встроенного гена. Нестабильное функционирование встроенного гена может быть обусловлено разнообразными причинами. Например, неудачное место встраивания транслоцируемого участка ДНК, недостаточное число и целостность идентичных копий гена, запуск РНК-сайленсинга, эпигенетические эффекты могут послужить причиной неудачи генно-инженерного вмешательства (Лутова, 2010), а кроме того, вызвать плейотропные эффекты, благодаря которым могут произойти изменения в корневой экскреции трансгенных растений.

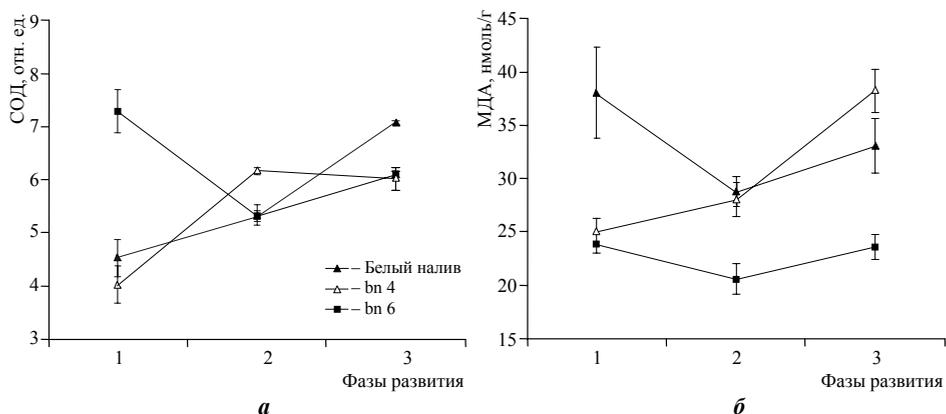


Рис. 1. Динамика общей активности СОД (а) и перекисного окисления липидов (б) в листьях различных генотипов томата по фазам развития: 1 – пятый настоящий лист, 2 – первая цветочная кисть, 3 – образование завязи

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

Известно, что состав корневых экссудатов растений генетически детерминирован, а соотношение индивидуальных компонентов (сахаров и органических кислот) является мощным фактором воздействия на почвенные микроорганизмы, колонизацию корней бактериями и проявление ими функциональных свойств (Кравченко и др., 1993; Gransee, Wittenmayer, 2000; Rengel, 2002). Трансгенное растение может обеспечивать селективное преимущество микроорганизмам, способным утилизировать продукты, синтез которых вызван трансформацией (Devos et al., 2005). В литературе имеются экспериментальные доказательства того, что структура микробных сообществ ризосферы может изменяться в зависимости от состава корневых экзометаболитов (Folman et al., 2001; Broeckling et al., 2008). Перестройки в таксономической и функциональной структуре ризосферных комплексов трансгенных растений могут оказаться безразличными для устойчивости почвенной микробной системы в целом.

Актиномицеты – неотъемлемый компонент почвенного и ризосферного микробного сообщества, выполняют ряд важных экологических функций, благодаря чему выдвинуты сегодня на роль ключевого звена в поддержании микроорганизмами почвенного гомеостаза (Tarkka, Hampp, 2008). Сравнительное изучение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере томата выявило у трансформированных по гену *Fe-СОД* 1 линий ряд отличий от исходного сорта. Так, ризосферный комплекс линии bn 6 отличался более низкими значениями абсолютной (266 тыс. КОЕ/г) и относительной (2.8%) численности, но более высоким родовым и видовым разнообразием мицелиальных прокариот (табл. 1). Индекс Шеннона, рассчитанный для линии bn 6 ($H = 0.822$) более чем в 2 раза превысил аналогичный показатель в ризосфере исходного сорта ($H = 0.367$). В составе ризосферного комплекса сорта Белый налив были обнаружены в определенном соотношении представители родов *Streptomyces* (94%), *Micromonospora* (1.2%) и олигоспоровые формы (4.8%) актиномицетов. Долевое соотношение представителей этих родов в ризосфере томатов линии bn 6 существенно изменилось в сторону большей представленности олигоспоровых (7.1%) и микромоноспоровых (5.8%) видов, характеризующихся высокой избирательностью в отношении трофических субстратов, при сокращении долевого участия в комплексе стрептомицетов (84%), традиционно считающихся видами-убиквидами. Актиномицетный комплекс линии bn 6 включал в качестве минорного компонента представителей рода *Streptosporangium* (2.9%), не выявленных в ризосфере исходного сорта.

Таблица 1

Численность и структура комплексов актиномицетов в ризосфере томата в зависимости от генотипа растения

| Показатель | Генотип растения | | |
|---|------------------|-------|-------|
| | Белый налив | bn 6 | bn 4 |
| I | 2 | 3 | 4 |
| Общая численность прокариот, вырастающих на КГА, тыс. КОЕ/г | 434 | 266 | 372 |
| Доля актиномицетов в прокариотном комплексе, % | 3.7 | 2.8 | 3.7 |
| Количество секций и серий рода <i>Streptomyces</i> | 8 | 9 | 9 |
| Количество родов, выделяемых на среде с пропионатом натрия | 3 | 4 | 3 |
| Индекс Шеннона (H) | 0.367 | 0.822 | 0.434 |

Окончание табл. 1

| 1 | 2 | 3 | 4 |
|--|-----|-----|-----|
| Относительное обилие в комплексе представителей родов, % | | | |
| <i>Streptomyces</i> | 94 | 84 | 91 |
| <i>Micromonospora</i> | 1.2 | 5.8 | 4.9 |
| олигоспоровые формы | 4.8 | 7.1 | 4.3 |
| <i>Streptosporangium</i> | 0 | 2.9 | 0 |

Исходный сорт и линия томата bn 6 существенно различались между собой по видовой структуре стрептомицетного комплекса. В ризосфере сорта Белый налив по частоте встречаемости ($\geq 80\%$) доминировали виды 6 секций и серий, тогда как на корнях трансгенной линии число доминирующих секций и серий сократилось до 4 (рис. 2). В стрептомицетном комплексе линии bn 6 были ниже по сравнению с исходным сортом показатели частоты встречаемости и долевого участия тривиальных для почвы видов

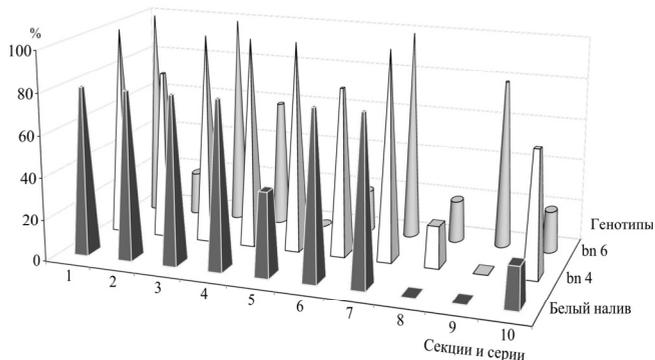


Рис. 2. Частота встречаемости в ризосфере различных генотипов томата видов из секций и серий: 1 – Albus Albus, 2 – Albus Albocoloratus, 3 – Cinereus Achromogenes, 4 – Cinereus Chromogenes, 5 – Cinereus Aureus, 6 – Cinereus Violaceus, 7 – Helvolo-Flavus, 8 – Azureus, 9 – Roseus, 10 – Imperfectus

альных для почвы видов из серий Cinereus Chromogenes, Cinereus Violaceus и Albus Albocoloratus, исчезли виды Cinereus Aureus, но появились не отмеченные в ризосфере исходного сорта виды из секций Azureus и Roseus (рис. 3). Комплекс актиномицетов в ризосфере трансгенной линии bn 4 отличался от комплекса исходного сорта в меньшей степени, чем комплекс линии bn 6. Менее выраженными были изменения в численности и разнообразии актиномицетов, относительном обилии выделяемых родов (см. табл. 1). Однако общие тенденции, заключающиеся в более низкой заселенности актиномицетами ризосферы трансформанта при увеличении их разнообразия, прослеживались и в этом случае. Спектр доминирующих секций и серий в ризосфере линии bn 4 расширился с 6 до 7 за счет видов из серии Cinereus Aureus (см. рис. 2), при этом доленое участие в комплексе видов серии Cinereus Chromogenes сократилось вдвое (см. рис. 3). Других значительных изменений по сравнению с комплексом стрептомицетов исходного сорта в ризосфере линии bn 4 не выявлено.

Наряду с таксономическими различиями в структуре актиномицетных комплексов, колонизирующих корни трансгенных линий томата и исходного сорта, были выявлены различия функциональные.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

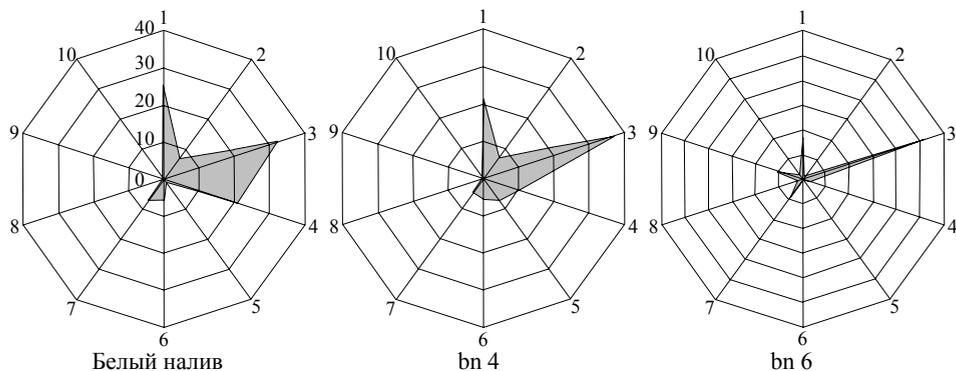


Рис. 3. Долевое участие (%) в ризосферных комплексах различных генотипов томата видов из секций и серий: 1 – Albus Albus, 2 – Albus Albocoloratus, 3 – Cinereus Achromogenes, 4 – Cinereus Chromogenes, 5 – Cinereus Aureus, 6 – Cinereus Violaceus, 7 – Helvolo-Flavus, 8 – Azureus, 9 – Roseus, 10 – Imperfectus

Экологические функции актиномицетов в почве связаны с разложением растительных полимеров, значительная доля которых представлена целлюлозой. Целлюлозолитическую активность природных изолятов определяли на среде с добавлением карбоксиметилцеллюлозы в качестве единственного источника углерода. Все исследуемые штаммы были разделены в зависимости от величины зоны разрушения полимера на группы со слабой (тест-зона не более 20 мм), умеренной (тест-зона изменяется от 21 до 30 мм) и сильной (тест-зона не менее 31 мм) целлюлозолитической активностью. По долевого участию представителей каждой группы в ризосфере линии трансформантов отличались от исходного сорта (рис. 4). Если в ризосфере томата Белый налив преобладали стрептомицеты с целлюлозолитической активностью от умеренной (50%) до сильной (44%), то в ризосферном комплексе линии bn 6 наряду с активными целлюлозолитиками (47%) значительную долю составили стрептомицеты со слабой активностью разложения целлюлозы (32%). Ризосферный комплекс линии bn 4 отличался от исходного сорта, напротив, более высокой представленностью стрептомицетов с высокой (61%) целлюлозолитической активностью.

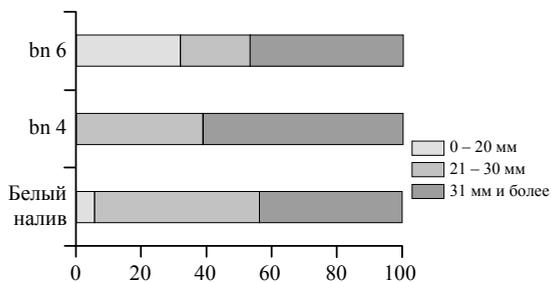


Рис. 4. Долевое участие (%) в ризосферных комплексах томата стрептомицетов с разной целлюлозолитической активностью (пояснения в тексте)

Особенностью вторичного метаболизма многих видов стрептомицетов является продукция антибиотиков, благодаря чему они выступают в роли регуляторов микробных сообществ, ограничивая на корнях растений численность фитопатоген-

нов. Как было показано ранее, ризосфера сельскохозяйственных растений представляет собой локус, откуда антагонистически активные виды мицелиальных прокариот выделяются в большом числе и разнообразии (Широких и др., 2007). В ризосферном комплексе томата Белый налив были обнаружены штаммы стрептомицетов, подавляющие в той или иной степени рост четырех тест-культур грибов и трех тест-культур бактерий (рис. 5). В ризосфере линии томата bn 6 спектр антагонистов расширился за счет появления стрептомицетов, активных против гриба *Alternaria* sp., увеличения частоты встречаемости антагонистов грибов *Fusarium culmorum* и *F. avenaceum* и представителей грам-

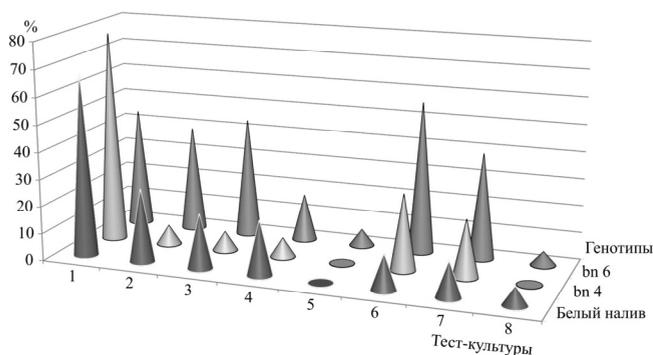


Рис. 5. Частота встречаемости (%) в ризосфере различных генотипов томата стрептомицетов, ингибирующих рост тест-культур грибов: 1 – *Trichoderma* sp., 2 – *Fusarium culmorum*, 3 – *F. avenaceum*, 4 – *F. oxysporum*, 5 – *Alternaria* sp. и бактерий: 6 – *Arthrobacter simplex*, 7 – *Erwinia herbicola*, 8 – *E. rhapontici*

бирующих рост фитопатогенных грибов рода *Fusarium* и отсутствие антагонистов бактерии *E. rhapontici*.

Важным условием ассоциативного взаимодействия стрептомицетов с растениями является синтез соединений с фиторегуляторной активностью, в частности ауксинов, которые влияют на фотосинтез, образование пигментов, биосинтез различных метаболитов и устойчивость растений к стрессовым факторам среды. Определение способности изолятов из ризосферы томата различных генотипов продуцировать ауксины позволило выявить следующее. Накопление ИУК в культуральной жидкости за 72 ч роста стрептомицетов на среде с 200 мкг/мл триптофана изменялось от 11.7 до 22.5 мкг/мл в зависимости от штамма. В среднем для выборки одинакового объема показана достоверно более высокая продуктивность штаммов из ризосферы линии bn 6, чем из ризосферы исходного сорта и линии bn 4 (табл. 2). Штаммы, способные продуцировать ИУК в концентрации 20 мкг/мл и выше, встречались только среди стрептомицетов, ассоциированных с корнями линии bn 6.

Полученные результаты показывают, что генно-инженерное усиление антиоксидантной защиты томата может приводить к изменению сообществ микроорганизмов, ассоциированных с корнями растений-трансформантов. На уровне мицелиальных прокариот в ризосферных комплексах томатов независимых линий bn 4

грамположительных (*Arthrobacter simplex*) и грамотрицательных (*Erwinia herbicola*) бактерий. В ризосфере трансформанта bn 4 отмечены по сравнению с исходным сортом, наоборот, более низкая частота встречаемости культур, инги-

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

и bn 6, полученных в результате агробактериальной трансформации, произошли по сравнению с исходным сортом Белый налив изменения структуры, касающиеся как таксономического состава, так и функциональной активности их отдельных представителей. Существенные отличия от исходного генотипа в численности, разнообразии, родовой и видовой структуре актиномицетного комплекса выявлены в ризосфере линии bn 6, характеризующейся более стабильной экспрессией гетерологичного гена *Fe*-СОД 1, чем линия bn 4. Таксономическая структура ризосферного комплекса актиномицетов линии bn 4, напротив, имела по этим показателям значительное сходство с комплексом исходного сорта.

Таблица 2

Образование ауксинов культурами стрептомицетов
из ризосферы томата различных генотипов

| Показатель | Генотип растения | | |
|---|------------------|-----------|-----------|
| | Белый налив | bn-4 | bn-6 |
| Средняя продукция ИУК, мкг/мл | 13.7±1.3 | 14.5±1.3 | 18.9±2.0 |
| Пределы колебаний (<i>min</i> – <i>max</i> ИУК), мкг/мл | 11.7–15.9 | 13.4–18.1 | 16.6–22.5 |
| Доля активных продуцентов ИУК (≥ 20 мкг/мл·72 ч), % | Нет | Нет | 38 |

Определение в ризосферных комплексах частоты встречаемости антагонистически активных стрептомицетов и долевого участия представителей с целлюлозолитической активностью и способностью продуцировать ауксины продемонстрировало различия в функциональной структуре комплексов актиномицетов, ассоциированных с корнями генотипически различных растений томата. Перестройки в функциональной структуре актиномицетных комплексов растений-трансформантов независимо от уровня функциональной активности и стабильности экспрессии встроенного гена вызывают особую озабоченность, поскольку их следствием могут стать нарушения таких процессов, как биодеструкция в почве растительных полимеров, биоконтроль фитопатогенов в ризосфере растений и фитогормональная регуляция их роста и продуктивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабаков А. В., Харченко П. Н.* Стрессоустойчивость растений // Проблемы агробиотехнологии / под ред. П. Н. Харченко. М. : ВНИИСХБ, 2012. С. 23 – 48.
- Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Свешиникова М. А., Терехова Л. П., Максимова Т. С.* Определитель актиномицетов. Роды *Sreptomycetes*, *Streptovercillum*, *Chainia*. М. : Наука, 1983. 248 с.
- Егоров Н. С.* Основы учения об антибиотиках. М. : Высш. шк., 1979. 485 с.
- Кравченко Л. В., Азарова Т. С., Достанко О. Ю.* Влияние корневых экзометаболитов пшеницы с различной плоидностью генома на рост *Azospirillum brasilence* // Микробиология. 1993. Т. 62, № 3. С. 524 – 529.
- Лакин Г. Ф.* Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лукашкин А. С.* Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск : Изд-во Морд. гос. ун-та, 2002. 208 с.

- Лутова Л. А. Биотехнология высших растений. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2010. 238 с.
- Определитель бактерий Берджи : в 2 т./ ред. Дж. Хоулт, Н. Криг, П. Снит, Дж. Стейли, С. С. Уилльямс. М. : Мир, 1997. Т. 2. 800 с.
- Серенко Е. К., Овчинникова В. Н., Куренина Л. В., Баранова Е. Н., Гулевич А. А., Майсурян А. Н., Харченко П. Н. Получение трансгенных растений томата с геном Fe-зависимой супероксиддисмутазы // Докл. РАСХН. 2009. № 4. С. 12 – 14.
- Широких И. Г., Широких А. А., Ашихмина Т. Я. Изучение микробного потенциала агроценозов для повышения продуктивности и стрессоустойчивости растений методами биотехнологии // Научные доклады / Коми науч. центр УрО РАН. Сыктывкар, 2007. Вып. 490. 28 с.
- Aira M., Brandón M. G., Lazcano C., Baath E., Dominguez J. Plant genotype strongly modifies the structure and growth of maize rhizosphere microbial communities // Soil Biology and Biochemistry. 2010. Vol. 42, iss. 12. P. 2276 – 2281.
- Beauchamp C., Fridovich J. Superoxide Dismutase : Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels // Analytical Biochemistry. 1971. Vol. 44, № 1. P. 276 – 287.
- Bhoomika K., Pyngrope S., Dubey R. S. Differential responses of antioxidant enzymes to aluminum toxicity in two rice (*Oryza sativa* L.) cultivars with marked presence and elevated activity of Fe SOD and enhanced activities of Mn SOD and catalase in aluminum tolerant cultivar // Plant Growth Regulation. 2013. Vol. 71. P. 235 – 252.
- Broeckling C. D., Broz A. K., Bergelson J., Manter D. K., Vivanco J. M. Root exudates regulate soil fungal community composition and diversity // Applied and Environmental Microbiology. 2008. Vol. 74, № 33. P. 738 – 744.
- Cartes P., McManus M., Wulff-Zottele C., Leung S., Gutiérrez-Moraga A., Mora M. L. Differential superoxide dismutase expression in ryegrass cultivars in response to short term aluminum stress // Plant Soil. 2012. Vol. 350, № 1 – 2. P. 353 – 363.
- Chaudhry V., Dang H. Q., Tran N. Q., Mishra A., Chauhan P. S., Gill S. S., Nautiyal C. S., Tuteja N. Impact of salinity-tolerant MCM6 transgenic tobacco on soil enzymatic activities and the functional diversity of rhizosphere microbial communities // Research in Microbiology. 2012. Vol. 163, № 8. P. 511 – 517.
- Devos Y., Reheul D., Schrijver A. D. The co-existence between transgenic and non-transgenic maize in the European Union : a focus on pollen flow and cross-fertilization // Environmental Biosafety Research. 2005. Vol. 4, № 2. P. 71 – 87.
- Folman L. B., Postma J., Van Veen J. A. Ecophysiological characterization of rhizosphere bacterial communities at different root locations and plant developmental stages of cucumber grown on rockwool // Microbial Ecology. 2001. Vol. 42, № 4. P. 586 – 597.
- Gransee A., Wittenmayer L. Qualitative and quantitative analysis of water-soluble root exudates in relation to plant species and development // Plant Nutrition and Soil Science. 2000. Vol. 163, № 4. P. 381 – 385.
- Icoz I., Saxena D., Andow D. A., Zwahlen C., Stotzky G. Microbial populations and enzyme activities in soil in situ under transgenic corn expressing Cry proteins from *Bacillus thuringiensis* // J. Environmental Quality. 2008. Vol. 37, № 2. P. 647 – 662.
- Kapur M., Bhatia R., Pandey G., Pandey J., Paul D., Jain R. K. A case study for assessment of microbial community dynamics in genetically modified Bt cotton crop fields // Current Microbiology. 2010. Vol. 61, № 2. P. 118 – 124.
- Lee Y. E., Yang S. H., Bae T. W., Kang H. G., Lim P. O., Lee H. Y. Effects of field-grown genetically modified *Zoysia grass* on bacterial community structure // J. Microbiology and Biotechnology. 2011. Vol. 21, № 4. P. 333 – 340.
- Libbert E., Risch H. Interactions between plants and epiphytic bacteria regarding their auxin metabolism // Physiologia Plantarum. 1969. Vol. 22. P. 51 – 58.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ КОМПЛЕКСОВ АКТИНОМИЦЕТОВ

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture // *Physiologia Plantarum*. 1962. Vol. 15. P. 473 – 497.

Oliveira A. P., Pampulha M. E., Bennett J. P. A two-year field study with transgenic *Bacillus thuringiensis* maize : effects on soil microorganisms // *Science of the Total Environment*. 2008. Vol. 405. P. 351 – 357.

Rengel Z. Genetic control of root exudation // *Plant and Soil*. 2002. Vol. 245, iss. 1. P. 59 – 70.

Tarkka M., Hampp R. Secondary Metabolites of Soil Streptomycetes in Biotic Interactions // *Secondary Metabolites in Soil Ecology. Soil Biology 14* / ed. P. Karlovsky. Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2008. P. 107 – 126.

Teather R. M., Wood P. J. Use of Congo red-polysaccharide interaction in enumeration and characterization of cellulolytic bacteria the bovine rumen // *Applied and Environmental Microbiology*. 1982. Vol. 43, № 4. P. 777 – 780.