

С.П. Гудзь, Т.Б. Перетятко, О.М. Мороз, С.О. Гнатуш, І.Р. Клим

*Львівський національний університет імені Івана Франка,
вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна*

РЕГУЛЮВАННЯ РІВНЯ СУЛЬФАТІВ, СІРКОВОДНЮ ТА ВАЖКИХ МЕТАЛІВ У ТЕХНОГЕННИХ ВОДОЙМАХ СУЛЬФАТВІДНОВЛЮВАЛЬНИМИ БАКТЕРІЯМИ

*Сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 за наявності сульфатів і органічних сполук у середовищі здійснюють відновлення сульфатів до сірководню (дисиміляційна сульфатредукція). Важкі метали у концентрації понад 2 мМ інгібують цей процес. Показано, що іони Pb^{2+} , Zn^{2+} , Ni^{2+} , Co^{2+} , Fe^{2+} та Cd^{2+} в концентрації 1-1,5 мМ виявляють незначний інгібуючий ефект на процес сульфатредукції, метали при цьому у вигляді сульфідів випадають в осад. За концентрації важких металів 2-3 мМ спостерігається зниження інтенсивності відновлення сульфатів, а процент зв'язування металів не перевищує 72 %. Одержані результати дають підставу стверджувати, що сульфатвідновлювальні бактерії відіграють важливу роль у регуляції рівня сульфатів, сірководню та важких металів у водоймах і їх можна використовувати для очистки водного довкілля від цих сполук.*

К л ю ч о в і с л о в а: сульфатвідновлювальні бактерії, *Desulfovibrio desulfuricans*, сірководень, сульфати, дисиміляційна сульфатредукція, важкі метали, сульфіди металів.

Видобування природних корисних копалин та їх перероблення виявляє пряму забруднюючу дію на водні екосистеми. Це особливо стосується розробки покладів сірки на Прикарпатті, де з 60-х років минулого століття проводився промисловий видобуток сірки відкритим способом. Це призвело до утворення величезних кар'єрів (зокрема, Яворівський має площу 1080 га і є найбільшим у світі). Після припинення діяльності гірничо-хімічних підприємств як результат ремедіаційних заходів кар'єри перетворюються у водойми, в яких відбуваються складні процеси перетворення сполук сірки. Найбільш інтенсивно тут протікають процеси окиснення сірки, продуктом яких є сульфати, які в процесі дисиміляційної сульфатредукції перетворюються до сірководню, що нагромаджується в навколишньому середовищі і забруднює його [3].

Сполуки сірки, крім того, містяться в стічних водах нафтопереробних заводів, целюлозопереробної промисловості, дріжджових заводів, харчових виробництв. Вони містять великі кількості сульфатів і часто солі важких металів, що негативно впливають на гідробіонти [8, 9].

В наш час для знешкодження сульфат- і металовмісних стоків найчастіше застосовують хімічні методи. Вартість подібних процесів висока при не дуже високій ефективності видалення сульфатів і металів. Як альтернатива хімічному методу розглядається застосування мікробіологічних процесів. Перспективними мікроорганізмами для очистки стічних вод від сульфатів і важких металів, на думку багатьох дослідників, є сульфатвідновлювальні бактерії [2, 3, 4]. Це анаеробні організми, що метаболізують органічні сполуки, використовуючи як акцептор електронів сульфати і нітрати [11, 13, 19]. Ці бактерії є однією з основних складових мікробних угруповань стічних і дренажних вод, забруднених ґрунтів, побутових та промислових відходів [16, 15]. Їхнє культивування потребує значно менших енергетичних затрат порівняно з аеробами. Сульфатвідновлювальні бактерії в результаті дисиміляційної сульфатредукції утворюють сірководень, який осаджує багато важких металів: Cu (II), Cd (II), Ni (II), Pb (II), Zn (II), перетворюючи їх у малорозчинні сульфіди. Крім цього, сірководень служить сильним відновником, що сприяє редукції металів до відновлених форм [14]. Утворення сульфідів металів – це основний шлях, за допомогою якого сульфатвідновлювальні бактерії усувають важкі метали із середовища [18]. З іншого боку, ці бактерії можуть використовувати Cr (VI), U (VI), Tc (VI), Pd (II) та інші метали із змінною валентністю як акцептори електронів, переводячи їх у менш токсичні малорозчинні форми [12, 17]. Таким чином, сульфатвідновлювальні бактерії є перспективними мікроорганізмами для використання в технологічних схемах очистки довкілля від сульфатів і важких металів. На сьогодні актуальним завданням є розширення пошуку нових штамів цих бактерій та дослідження їхніх властивостей, що від-

© С.П. Гудзь, Т.Б. Перетятко, О.М. Мороз, С.О. Гнатуш, І.Р. Клим, 2011

криває великі перспективи для створення новітніх технологій захисту навколишнього середовища від небезпечних забруднювачів, якими є сульфати, сірководень, важкі метали тощо.

Метою цієї роботи є вивчення можливостей застосування сульфатвідновлювальних бактерій для очистки водних ресурсів від сульфатів і важких металів.

Матеріали і методи. В роботі використовували бактерії *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 [10]. Їх вирощували у середовищі Кравцова-Сорокіна такого складу (г/л): $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10 \text{H}_2\text{O}$ – 0,5; NaH_2PO_4 – 0,3; K_2HPO_4 – 0,5; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 0,2; $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$ – 0,1; $\text{C}_3\text{H}_5\text{O}_3\text{Na}$ – 2,0. Перед висівом у середовище вносили 0,05 мл 1 % розчину $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9 \text{H}_2\text{O}$, для доведення рН середовища до 7,2 використовували стерильний 0,1 н розчин NaOH [6]. Бактерії культивували у 20-ти мл пробірках, які доверху заповнювали середовищем. Час культивування 10 діб при температурі 30 °С. Розчини солей важких металів та сульфід натрію стерилізували окремо і вносили в середовище у відповідних концентраціях.

Для засіву використовували суспензію тридобової культури *D. desulfuricans* Ya-11 з розрахунку 0,05 г/л. Біомасу бактерій визначали колориметрично, використовуючи фотоелектроколориметр КФК-3 ($\lambda = 340$ нм, $l = 3$ мм). Коефіцієнт перерахунку залежності екстинкції від маси сухих клітин становив 0,19. Концентрацію сульфатів визначали турбідиметрично [1], сірководню фотометрично [20]. Вміст металосульфідів визначали ваговим методом після їх осадження центрифугуванням впродовж 20 хв при 6 тис. об/хв. Відносну кількість (%) зв'язаного сірководнем металу розраховували, виходячи із співвідношення молярних концентрацій утвореного металосульфідів і металу, внесеного до середовища на початку культивування бактерій, приймаючи її за 100 %. Якісний аналіз на наявність у середовищі іонів важких металів проводили за [7].

Статистичну обробку результатів проводили за [5].

Результати та їх обговорення. Сульфатвідновлювальні бактерії здійснюють дисиміляційну сульфатредукцію. Сульфат-іон при цьому діє як акцептор електронів від окисненого субстрату, подібно до кисню, як це має місце при аеробному диханні. Відновлена при цьому сірка у вигляді H_2S виділяється у середовище [13]. Ці бактерії розглядаються як перспективні для біологічної боротьби із забрудненням довкілля сульфатами і солями важких металів [4, 17].

Токсичність іонів важких металів, особливо у високих концентраціях, є основною перешкодою на шляху використання сульфатвідновлювальних бактерій для очистки середовища від сульфатів. Ми уже повідомляли про виділення бактерій *D. desulfuricans* Ya-11 з водою Яворівського сіркового родовища [10]. Однак їх чутливість до важких металів нами не досліджувалась. На рис. 1 і 2 показані закономірності росту, використання сульфатів та утворення сірководню у середовищі, яке містило $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$. За відсутності металу протягом 10-ти діб культивування бактерії повністю використовували сульфати середовища і нагромаджували близько 2,5 мМ сірководню, в той час як у присутності 3 мМ Pb^{2+} клітини утворили лише 0,8 мМ H_2S ($p \leq 0,05$). Таким чином, наявність у середовищі свинцю негативно впливає на процес дисиміляційної сульфатредукції. Зниження вмісту H_2S в культурі мало своїм наслідком зменшення кількості сульфідів свинцю і вже при вмісті $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 3 мМ кількість зв'язаного сірководнем металу становила лише 25,0 % від його кількості, внесеної на початку культивування. Таким чином, *D. desulfuricans* Ya-11 вилучають сульфати із середовища, а утворений бактеріями сірководень активно реагує з металами, осаджуючи і тим самим вилучаючи їх із середовища.

Дослідження здатності використовувати сульфати *D. desulfuricans* Ya-11 за наявності в середовищі різних концентрацій інших металів - Zn^{2+} , Ni^{2+} , Co^{2+} , Fe^{2+} та Cd^{2+} , показало, що їхня виражена інгібуюча дія проявляється за наявності в середовищі більше 2 мМ металу (табл. 1). За цих умов відносна кількість сульфідів металів знижується на 28,0–78,7 %, що, очевидно, пов'язано з дефіцитом сірководню, утворення якого пригнічується за високих концентрацій металів. Однак, якщо брати до уваги, що за відсутності металів або при низькій їхній концентрації, що не перевищувала 2 мМ, сульфати майже повністю перетворювалися до гідроген сульфідів, то можна стверджувати, що *D. desulfuricans* Ya-11 можна успішно використовувати для очистки водних середовищ, забруднених сульфатами. За наявності у середовищі 0,3–1,5 мМ металів ефективність їхнього зв'язування сірководнем сягає 100 %, про що свідчать результати якісних реакцій на відповідні метали.

Використання сульфатів, утворення сірководню та сульфідів металів при рості *D. desulfuricans* Ya-11 у середовищі з солями важких металів

Концентрація солі, мМ	Концентрація сірководню, мМ	Біомаса, г/л	Концентрація метало-сульфіду, мМ	Відносна кількість зв'язаного металу, %	Реакція на наявність катіонів**
ZnCl ₂					
0	2,43±0,04	1,92±0,02	-	-	-
0,3	2,41±0,04	1,90±0,03	0,30±0,02	100,0±0,3	-
0,5	2,39±0,07	1,74±0,02	0,50±0,01	100,0±0,1	-
0,7	2,30±0,02	1,59±0,01	0,70±0,03	100,0±0,5	-
1	2,28±0,05	1,43±0,06	1,00±0,02	100,0±0,2	-
1,5	2,25±0,01	1,26±0,09	1,50±0,01	100,0±0,2	-
2	1,39±0,02	0,89±0,05*	1,37±0,02	68,5±0,3	+
2,5	1,33±0,01	0,56±0,03*	1,30±0,04	52,0±0,2	+
3	0,80±0,03*	0,33±0,01*	0,79±0,01	26,3±0,3	+
NiCl ₂					
0	2,43±0,04	1,92±0,02	-	-	-
0,3	2,39±0,01	1,86±0,07	0,30±0,01	100,0±0,2	-
0,5	2,32±0,03	1,64±0,04	0,50±0,02	100,0±0,3	-
0,7	2,28±0,02	1,48±0,02	0,70±0,02	100,0±0,4	-
1	2,07±0,05	1,41±0,06	1,00±0,01	100,0±0,5	-
1,5	1,86±0,07	1,34±0,05	1,50±0,01	100,0±0,1	-
2	1,46±0,07	0,98±0,03	1,44±0,03	72,0±0,2	+
2,5	1,07±0,03*	0,78±0,02*	1,06±0,02	42,4±0,1	+
3	0,79±0,05*	0,53±0,02*	0,77±0,05	25,7±0,3	+
CoCl ₂					
0	2,43±0,04	1,92±0,02	-	-	-
0,3	2,31±0,05	1,85±0,03	0,30±0,01	100,0±0,3	-
0,5	2,25±0,02	1,73±0,05	0,50±0,04	100,0±0,1	-
0,7	2,20±0,01	1,62±0,04	0,70±0,01	100,0±0,4	-
1	2,15±0,02	1,41±0,01	1,00±0,01	100,0±0,1	-
1,5	1,98±0,03	1,18±0,03	1,50±0,02	100,0±0,2	-
2	1,31±0,06	1,02±0,02	1,30±0,01	65,0±0,3	+
2,5	1,11±0,03*	0,65±0,07*	1,11±0,03	44,4±0,3	+
3	0,85±0,01*	0,44±0,03*	0,83±0,05	27,7±0,2	+
FeCl ₂ · 4 H ₂ O					
0	2,43±0,04	1,92±0,02	-	-	-
0,3	2,44±0,02	1,89±0,03	0,30±0,01	100,0±0,4	-
0,5	2,41±0,01	1,75±0,02	0,50±0,03	100,0±0,1	-
0,7	2,35±0,05	1,64±0,01	0,70±0,04	100,0±0,3	-
1	2,26±0,03	1,55±0,02	1,00±0,01	100,0±0,2	-
1,5	2,15±0,02	1,37±0,01	1,50±0,07	100,0±0,1	-
2	1,39±0,01	1,21±0,04	1,37±0,05	68,5±0,5	+
2,5	1,25±0,04	1,00±0,01	1,21±0,02	48,4±0,2	+
3	0,78±0,05*	0,65±0,02*	0,64±0,01	21,3±0,1	+
CdCl ₂ · H ₂ O					
0	2,43±0,04	1,92±0,02	-	-	-
0,3	2,41±0,03	1,85±0,01	0,30±0,03	100,0±0,4	-
0,5	2,36±0,01	1,79±0,01	0,50±0,04	100,0±0,2	-
0,7	2,36±0,01	1,70±0,02	0,70±0,02	100,0±0,5	-
1	2,35±0,02	1,69±0,01	1,00±0,01	100,0±0,3	-
1,5	2,31±0,03	1,57±0,03	1,50±0,02	100,0±0,1	-
2	1,44±0,01	1,39±0,01	1,43±0,08	71,50±0,2	+
2,5	1,19±0,02	1,06±0,02	1,18±0,02	47,20±0,2	+
3	0,84±0,01*	0,68±0,04*	0,83±0,06	27,67±0,1	+

Примітки: * - $p \leq 0,05$;

** - “+” - наявність іону металу; “-” - відсутність іону металу.

Таким чином, результати проведених досліджень дають підставу говорити про те, що сульфатвідновлювальні бактерії відіграють важливу роль у регуляції рівня сульфатів, сірководню та важких металів у водоймах, і їх можна використовувати для очистки водних середовищ від цих сполук.

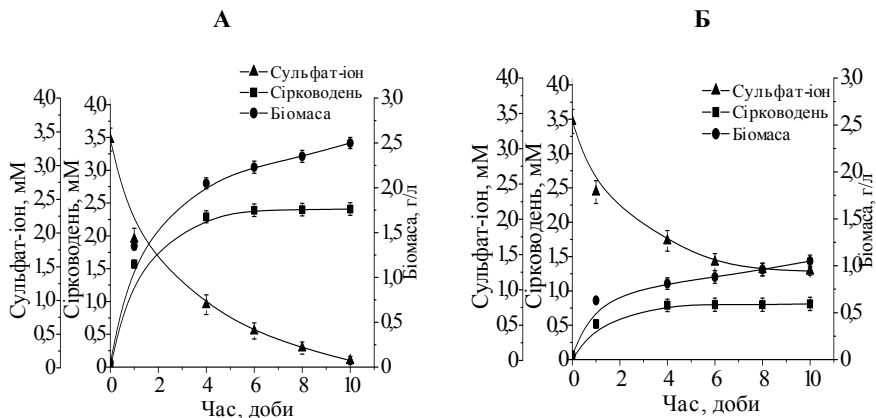


Рис. 1. Використання сульфатів і утворення сірководню *D. desulfuricans* Ya-11 в процесі росту у середовищі без важких металів (А) та за наявності 3 мМ Pb^{2+} (Б).

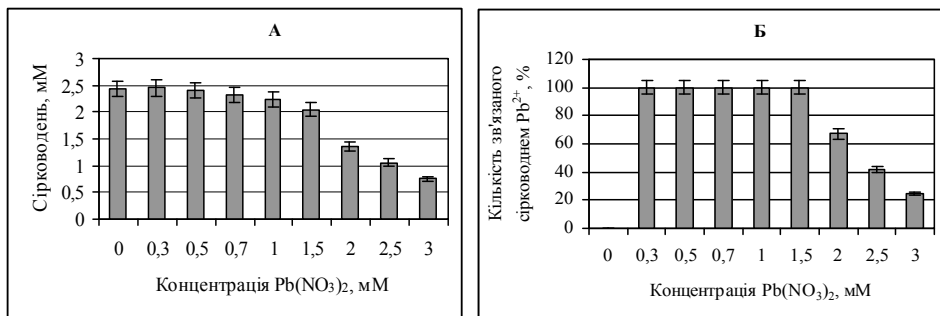


Рис. 2. Вміст сірководню (А) та сульфиду свинцю (Б) при культивуванні *D. desulfuricans* Ya-11 у середовищі з $Pb(NO_3)_2$.

С.П. Гудзь, Т.Б. Перетятко, О.М. Мороз, С.А. Гнатуш, И.Р. Клым

Львовский национальный университет имени Ивана Франко,
ул. Грушевского 4, Львов, 79005, Украина

РЕГУЛИРОВАНИЕ УРОВНЯ СУЛЬФАТОВ, СЕРОВОДОРОДА И ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ В ТЕХНОГЕННЫХ ВОДОЁМАХ СУЛЬФАТВОССТАНАВЛИВАЮЩИМИ БАКТЕРИЯМИ

Резюме

Сульфатвосстанавливающие бактерии *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 при наличии сульфатов и органических соединений в среде восстанавливают сульфаты к сероводороду (дисимбиотическая сульфатредукция). Тяжёлые металлы в концентрации более 2 мМ ингибируют этот процесс. Показано, что ионы Pb^{2+} , Zn^{2+} , Ni^{2+} , Co^{2+} , Fe^{2+} и Cd^{2+} в концентрации 1-1,5 мМ оказывают незначительное ингибирующее влияние на процесс сульфатредукции, металлы при этом в виде сульфидов выпадают в осадок. При концентрации тяжёлых металлов 2-3 мМ наблюдается снижение интенсивности восстановления сульфатов, а процент связывания металлов не превышает 72 %. На основании полученных результатов можно утверждать, что сульфатвосстанавливающие бактерии играют важную роль в регулировании уровня сульфатов, сероводорода и тяжёлых металлов в водоёмах и их можно использовать для очистки водной среды от этих соединений.

Ключевые слова: сульфатвосстанавливающие бактерии, *Desulfovibrio desulfuricans*, сероводород, сульфаты, дисимбиотическая сульфатредукция, тяжёлые металлы, сульфиды металлов.

**REGULATION OF SULFATES, HYDROGEN SULFIDE
AND HEAVY METALS LEVEL IN TECHNOGENIC RESERVOIRS
BY SULFATE-REDUCING BACTERIA**

S u m m a r y

Sulfate-reducing bacteria *Desulfovibrio desulfuricans* Ya-11 in the presence of sulfates and organic compounds in the medium reduce sulfates to hydrogen sulfide (dissimilatory sulfate reduction). Heavy metals in concentration over 2 mM inhibit this process. Pb²⁺, Zn²⁺, Ni²⁺, Co²⁺, Fe²⁺ and Cd²⁺ ions in concentration 1–1.5 mM display insignificant inhibiting effect on sulfate reduction process, and metals precipitate in the form of sulfides. At concentrations of heavy metals 2–3 mM one can observe a decrease of sulfates reduction intensity, and a percent of metals binding does not exceed 72 %. Obtained results give reason to confirm, that sulfate-reducing bacteria play an important role in regulation of the level of sulfates, hydrogen sulfide and heavy metals in reservoirs and they may be used for purification of water environment from these compounds.

The paper is presented in Ukrainian.

K e y w o r d s: sulfate-reducing bacteria, *Desulfovibrio desulfuricans*, hydrogen sulfide, sulfates, dissimilatory sulfate reduction, heavy metals, metal sulfides.

T h e a u t h o r ' s a d d r e s s: *Gudz S.P.*, Ivan Franko Lviv, National University, 4 Hrushevsky St., Lviv, 79005, Ukraine.

1. *Бабко А. К., П'ятницький І. В.* Кількісний аналіз. – К.: Вища школа, 1974. – 243 с.
2. *Баран І.М., Подопрігора О.І., Гришук Г.В., Бондар Л.С., Кіт Л.Я., Клим І.Р., Гнатуш С.О., Гудзь С.П.* Екологічний моніторинг водойм Яворівського сіркового родовища; мікробіологічний контроль // Довкілля та здоров'я. – 2003. – 27, № 4. – С. 56–62.
3. *Галушка А., Перетятко Т., Гудзь С.* Бактерії циклу сірки та їхня роль у природі // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2007. – 43. – С. 61–77.
4. *Грабович М.Ю.* Участие прокариот в круговороте серы // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – № 12. – С. 16–20.
5. *Деркач М.П., Гумецький Р.Я., Чабан М.С.* Курс варіаційної статистики. – Київ: Вища школа, 1977. – 208 с.
6. *Каравайко Г.И., Кузнецов С.И., Голомзик А.И.* Роль микроорганизмов в выщелачивании металлов из руд. – Москва: Наука, 1972. – С. 190–221.
7. *Крешков А. П.* Основы аналитической химии. – М.: Госхимиздат, 1961. – Кн. 1. – 636 с.
8. *Кушкевич І. Гнатуш С., Гудзь С.* Вплив важких металів на клітини мікроорганізмів // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2007. – 45. – С. 3–28.
9. *Мороз О. М., Гудзь С. П., Подопрігора О. І., Клим І. Р., Борсукевич Б. М., Деркач М. Б., Парасюк О. В., Гнатуш С. О.* Вплив важких металів на ріст та відновлення сульфатів *Desulfovibrio desulfuricans* // Науковий вісник Ужгородського ун-ту. Серія біологія. – 26. – 2009. – С. 193–202.
10. *Перетятко Т. Б., Гнатуш С. О., Гудзь С. П.* Сульфатвідновлювальні бактерії водойм Яворівського сіркового родовища // Мікробіол. журн. – 2006. – 68, № 5. – С. 87–93.
11. *Современная микробиология.* Прокариоты / ред. Й. Ленгелер, Г. Древе, Г. Шлегель; пер. с англ. – Москва: Мир, 2005. – Т. 1. – 654 с.
12. *Lovely D.R.* Bioremediation of organic and metal contaminants with dissimilatory metal reduction // J. Ind. Microbiol. – 1995. – 14. – P. 85–93.
13. *Postgate J.R.* The sulfate-reducing bacteria. – 2nd ed. – Cambridge: Cambridge University Press, 1984. – 199 p.
14. *Poulson S.R., Colberg P.J.S., Drever J.I.* Toxicity of heavy metals (Ni, Zn) to *Desulfovibrio desulfuricans* // Geomicrobiology. J. – 1997. – 14. – P. 41–49.
15. *Purdy K.J., Nedwell D.B., Embley T.M., Takii S.* Use of 16S rRNA-targeted oligonucleotide probes to investigate the distribution of sulfate reducing bacteria in estuarine sediments // FEMS Microbiol. Ecol. – 2001. – 36. – P. 165–168.

16. Risatti J.B., Capman W.C., and Stahl D.A. Community structure of a microbial mat: The phylogenetic dimension // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1994. – **91**. – P. 10173.
17. Tebo B.M., Obratsova A.Y. Sulfate-reducing bacterium growth with Cr (VI), U (VI), Mn (IV) and Fe (III) as electron acceptors // FEMS Microbiology Letters. – 1998. – **162**. – P.193–198.
18. White C., Sayer J.A., Gadd G.M. Microbial solubilization and immobilization of toxic metals: key biogeochemical processes for treatment of contamination // FEMS Microbiol. Ecol. – 2000. – **33**. – P.197–208.
19. Widdel F., Bak F. Gram-negative mesophilic sulfate-reducing bacteria / A.Balows, H.G.Truper, M.Dworkin, W.Harder and K.-H. Schleifer, eds. // The Prokaryotes, 2nd ed. – Berlin: Springer-Verlag, 1992. – **4**. – P. 3352–3378.
20. Pat. 6340596 B1 USA, Int. Cl. G 01 N 33/00. Reagent composition for measuring hydrogen sulfide and method for measuring hydrogen / Sugiyama M.; assignee Fujirebio Inc. – N 09/248,316; fil. 02.11.1999; date of pat. 22.01.2002.

Отримано 19.05.2010

УДК 579.887:576.5(045)

С.В. Січкач, К.С. Коробкова

*Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К.Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154, Київ МСП, Д03680, Україна*

АКТИВНІСТЬ ОКИСНЮВАЛЬНИХ ФЕРМЕНТІВ РОСЛИННИХ КЛІТИН ЗА УМОВ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО МІКОПЛАЗМОЗУ

*При інфікуванні калюсної культури клітин цукрового буряку фітопатогенним молекутом *Acholeplasma laidlawii* var. *granulum* 118 показана зміна активності її окиснювальних ферментів. Максимальні показники активності зафіксовані через 3 год після інфікування відносно контролю і становили: для пероксидази 49 %, для каталази 38 % і для поліфенолоксидази 45 %. На 5-ту год після інфікування відбувається спад активностей ферментів до 22 % від контролю для пероксидази, 12 % – для каталази і 19 % – для поліфенолоксидази, після чого всі показники стабілізувались. Зміна активності компонентів антиоксидантного захисту клітин калюсів ймовірно була пов'язана з індукуванням захисних механізмів рослин у відповідь на проникнення патогенних молекул.*

Ключові слова: молекути, антиоксидантний захист, окиснювальні ферменти, калюси, стрес.

Синтез рослинами великої кількості структурно-різноманітних метаболітів є одним із засобів їх захисту проти патогенних мікроорганізмів, грибів, комах, стресів абіотичного походження [5, 9, 12]. В інактивній активних форм кисню, що первинно виникають, беруть участь пероксидази, каталази, поліфенолоксидази та ін. [2, 18]

Пероксидаза – один із найбільш широко розповсюджених ферментів в живих організмах (рослинні і тваринні тканини, гриби і бактерії). Пероксидаза має широку субстратну специфічність і каталізує окиснення багатьох хімічних сполук за рахунок розкладання перекису водню [6, 14]. Роль каталази полягає в захисті клітин від перекису водню, що утворився під час метаболізму та в забезпеченні рослин киснем. Каталаза діє в клітинах разом із пероксидазою і руйнує ту частину перекису водню, котра не може бути інактивована зазначеним ферментом [12, 14, 18].

Іншим акцептором електронів, що утворилися в гексозомонофосфатному шунті від НАДФ-Н є поліфенолоксидаза, яка каталізує окиснення монофенолів, наприклад, тирозину, фенолу, *n*-крезолу, 3,4 – диметилфенолу, а також взаємодіє з багатьма *o*-дифенолами і, навіть, трифенолом пірогалолом.

Досить широко досліджено окиснювально-відновлювальні ферменти в умовах окиснювального стресу у рослин, інфікованих патогенами грибної і бактеріальної етіології [12], проте, відомості щодо їх активності при інфікуванні рослин молекутами недостатні.

Раніше було показано, що система сумісного культивування патогену і клітин рослини є зручною моделлю при вивченні особливостей дії окиснювальних ферментів рослинних клітин у відповідь на проникнення мікроорганізмів [5, 6, 7].

© С.В. Січкач, К.С. Коробкова, 2011