

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ СИДЕРОФОРА ПИОВЕРДИНА,  
СИНТЕЗИРУЕМОГО НЕПАТОГЕННЫМИ РИЗОСФЕРНЫМИ БАКТЕРИЯМИ  
*PSEUDOMONAS PUTIDA* КМБУ4308**

**Ю.М. Кулешова, М.Н. Федорович, Т.В. Романовская, Н.П. Максимова**  
*Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь*

**Введение**

Пиовердины являются внеклеточными флуоресцирующими пигментами бактерий рода *Pseudomonas* и выполняют функцию сидерофоров, участвуя в переносе ионов железа внутрь клеток [1]. Благодаря особенностям строения пиовердины способны хелатировать ионы железа и других металлов, в том числе, тяжелых и радиоактивных, участвовать в биоремедиации почвенных и водных экосистем [2, 3]. Пиовердины могут быть использованы для идентификации бактерий рода *Pseudomonas* посредством сидеротипирования, а также для создания новых форм лекарственных препаратов [4–6]. Показано также, что синтезирующие пиовердины бактерии обладают также антимикробной активностью и по этой причине играют существенную роль в биоконтроле фитопатогенной микрофлоры растений, способны индуцировать у последних системную устойчивость к фитопатогенам и улучшать их минеральное питание. Сказанное выше указывает на возможность применения пиовердинов и их продуцентов как в научных целях, так и для решения актуальных практических задач.

Однако, несмотря на широкий спектр биологической активности пиовердинов и их очевидную практическую значимость, данный класс метаболитов бактерий *Pseudomonas* изучен недостаточно, а подавляющее количество накопленных данных касается пиовердинов оппортунистических патогенов человека и животных – бактерий *P. aeruginosa*. Наиболее остро стоит вопрос о необходимости исследования пиовердинов у перспективных в биотехнологическом отношении ризосферных непатогенных представителей данного рода – *P. putida*, *P. fluorescens* и др., поскольку до настоящего времени для них детально не описано строение основных типов пиовердинов, а информация о биологической активности последних является отрывочной и носит противоречивый характер. Таким образом, всестороннее исследование свойств пиовердина ризосферных бактерий *P. putida* является в настоящее время актуальной задачей.

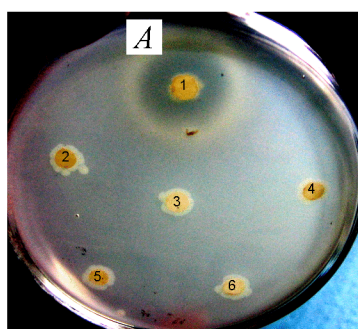
**Методы исследования**

В работе использовали бактерии *P. putida* КМБУ4308, синтезирующие пиовердин Pm, и полученные на их основе Pvd<sup>-</sup>-мутанты, неспособные к синтезу данного соединения; тест-культуры фитопатогенных бактерий (*Agrobacterium tumefaciens* 958) и грибов родов *Alternaria* Nees. и *Botrytis* Micheli для изучения антимикробной активности пиовердина; клетки линии K562 эритробластного криза хронического миелоидного лейкоза и мононуклеарные клетки периферической крови здоровых людей (МПК) (интактные и стимулированные к пролиферации с помощью фитогемагглютинина) – для изучения цитотоксичности пиовердина. Микроорганизмы выращивали с аэрацией при температуре 28°C. Для культивирования бактерий использовали LB бульон (Sigma-Aldrich, США), минимальную среду Канедо [7], содержащую сукцинат натрия 0,4% (среда А) или глюкозу 0,2%. Грибы культивировали на картофельно-морковной среде. Клетки человека выращивали в среде RPMI-1640 (Sigma-Aldrich, США). При необходимости использовали агаризованные (0,7% и 1,5%) среды того же состава. Антимикробную активность пиовердина и синтезирующих его бактерий исследовали методом «отсроченного антагонизма» [8]. Прорастание спор фитопатогенных грибов исследовали согласно [9]. Очистку пиовердина проводили способом, предложенным нами ранее [10]. Элиситорную активность бактериальных метаболитов исследовали в модельной системе искусственного заражения

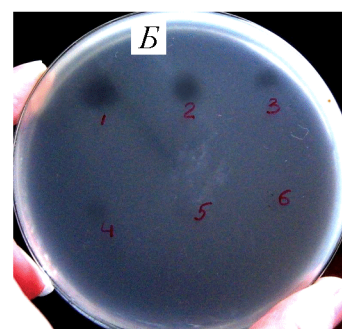
проростков рапса спорами фитопатогенных грибов. Для этого семена рапса стерилизовали и высаживали в стерильный почвогрунт, а на 5-е сут после посева почву обрабатывали раствором изучаемых метаболитов. После этого, для исключения возможности взаимодействия фитопатогена с исследуемыми соединениями, растения обильно опрыскивали стерильной водой. На 8-е сут проводили искусственное заражение проростков рапса спорами *Alternaria brassicicola* (Schw.) Wiltshire, вызывающих альтернариоз крестоцветных. Для этого растения опрыскивали суспензией, содержащей примерно  $5 \times 10^4$  спор/мл. Концентрацию спор определяли с использованием камеры Горяева. Эффективность действия элиситора оценивали на 15-е сут культивирования рапса, исходя из соотношения пораженных растений к их общему количеству в пробе.

### Результаты и обсуждение

**Антибактериальная активность.** Известно, что бактерии *P. putida* КМБУ4308 способны осуществлять биоконтроль заболеваемости растений и подавлять рост фитопатогенных бактерий *A. tumefaciens*, *Erwinia aroideae*, *E. carotovora*, *E. herbicola*, *P. pisi*, *P. aeruginosa*, *P. lachrymans*, *P. glicinea*, *P. vignae*, *Xanthomonas rubrillians* и многих других [11, 12]. Для исследования роли пиовердина Pm в проявлении антимикробной активности изучаемых бактерий *P. putida*, был проведен анализ таковой у мутантных штаммов *P. putida* (Pvd<sup>-</sup>-мутантов), полностью утративших способность к синтезу пиовердина. Исследование методом «отсроченного антагонизма» антибактериальной активности Pvd<sup>-</sup> мутантов показало также утрату ими способности подавлять рост тест-культуры *A. tumefaciens* 958, что демонстрируют результаты, приведенные для пяти из исследованных мутантов: Pvd3K, Pvd4K, Pvd25S, Pvd46S и Pvd83S (рисунок 1А).



1 – *P. putida* дикого типа;  
Pvd<sup>-</sup>-мутанты: 2 – Pvd3K, 3 – Pvd4K,  
4 – Pvd25S, 5 – Pvd46S, 6 – Pvd83S



Препарат пиовердина Pm (20 мкл) в концентрации:  
1 – 10 мг/мл, 2 – 5 мг/мл, 3 – 1 мг/мл, 4 – 0,5 мг/мл,  
5 – 0,1 мг/мл, 6 – 0,05 мг/мл

Рисунок 1 – Антибактериальная активность бактерий *P. putida* и их Pvd<sup>-</sup> мутантов в отношении *A. tumefaciens* 958 (А), а также очищенного пиовердина (Б)

Также было проведено исследование антибактериальной активности очищенного препарата пиовердина Pm. Для этого на минимальную агаризованную (0,7%) среду, содержащую 107 КОЕ/мл тест-культуры наносили пробы очищенного препарата пиовердина в разной концентрации. О его антимикробной активности судили по наличию зоны задержки роста тест-культуры через 24 ч культивирования при 28°C. Как видно из результатов, представленных на рисунке 1Б, пиовердин Pm обладает антибактериальными свойствами, причем его активность является дозозависимой. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что пиовердин Pm обладает антибактериальной активностью, и других, отличных от пиовердина, антибактериальных метаболитов бактерии *P. putida* КМБУ4308 не продуцируют.

**Антифунгальная активность.** Многими авторами ранее отмечалось, что представители *Pseudomonas* ризосферной группы обладают выраженной антагонистической активностью относительно фитопатогенных грибов, причем в качестве антифунгального агента могут выступать пиовердины [13, 14]. Вместе с тем имеются работы, где, наоборот,

продемонстрировано отсутствие указанной активности у пиовердинов [15]. Ввиду неоднозначности литературных данных по этому вопросу нами было проведено исследование антифунгальных свойств пиовердина Pm. В качестве модельной тест-культуры были использованы грибы рода *Alternaria*, многие из которых известны как патогены культурных и дикорастущих растений [16].

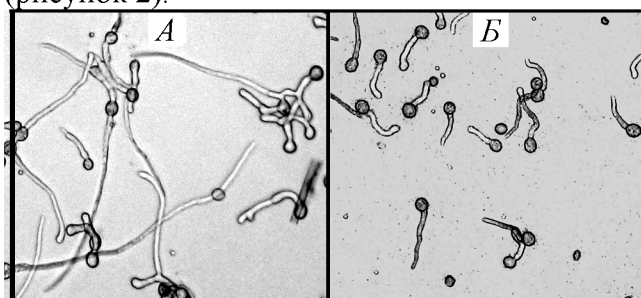
В серии предварительных экспериментов методом «отсроченного антагонизма» было показано, что бактерии *P. putida* КМБУ4308 способны подавлять рост и развитие мицелия грибов *Alternaria*. Однако неожиданным оказался факт, что антифунгальным эффектом обладали не только синтезирующие пиовердин бактерии *P. putida* дикого типа, но и мутанты, не способные к его синтезу. Полученные данные позволили предположить, что антагонистическая активность бактерий *P. putida* в отношении грибов рода *Alternaria* зависит не только от синтеза пиовердина Pm и/или связана с действием иных антифунгальных метаболитов [17]. Целью следующего этапа работы было охарактеризовать антифунгальную активность самого пиовердина Pm. Для выяснения этого вопроса были проведены эксперименты, в которых изучали влияние очищенного препарата пигмента на прорастание спор грибов рода *Alternaria* (использовали концентрацию пигмента, превышающую продукционную способность бактерий дикого типа более чем в 100 раз). Дополнительно были изучены антифунгальные свойства освобожденной от клеток культуральной жидкости (ОКЖ) бактерий *P. putida* (таблица 1).

Таблица 1 – Влияние пиовердина, клеточного экстракта и ОКЖ бактерий *P. putida* КМБУ4308 на прорастание спор грибов рода *Alternaria*

Вид гриба	Количество проросших спор, %		
	H <sub>2</sub> O (контроль)	препарат пиовердина Pm	ОКЖ бактерий <i>P. putida</i> КМБУ4308
<i>A. radicina</i> Meyer	80±3	>97	55±5
<i>A. alternata</i> (Fr.) Kleissler	>97	>97	>97
<i>A. brassicae</i> (Berk.) Sacc.	>97	80±2	19±8
<i>A. brassicicola</i> (Schw.) Wiltshire	80±5	80±3	29±6
<i>A. dauci</i> (Kuhn) Gr. And Skolco	>97	>97	>97
<i>A. infectoria</i> Simmons	>97	>97	>97
<i>A. panax</i> Whetzel	>97	>97	88±3
<i>A. tenuissima</i> (Pers.) Wiltshire	>97	>97	87±3
<i>A. capsici</i> Savul. And Sandu	>97	>97	90±2

Примечание. Концентрация пиовердина 3 ммоль/л. приведены усредненные результаты 5 экспериментов.

Приведенные в таблице 1 результаты показывают, что, несмотря на выраженную антифунгальную активность ОКЖ бактерий, очищенный препарат пиовердина Pm, даже при его высокой концентрации, практически не был способен подавлять прорастание спор грибов рода *Alternaria*. Однако их дальнейшее развитие ингибировалось: при микроскопировании наблюдались укороченные гифы и пузыревидные деформации ростовых трубок. Подобный же эффект зарегистрирован и при прорастании спор *B. cinerea* Pers. (рисунок 2).



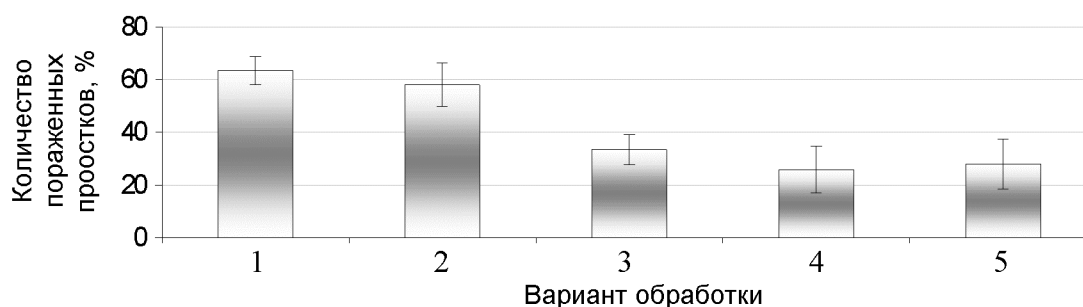
А – прорастание спор *B. cinerea* без пиовердина (контрольные пробы); Б – прорастание спор *B. cinerea* в присутствии пиовердина

Рисунок 2 – Влияние пиовердина Pm на прорастание спор грибов  
Увеличение ×100; концентрация пиовердина – 3 ммоль/л

Наблюдаемая картина может указывать на фунгистатический эффект препарата пиовердина. Таким образом, антифунгальный эффект пиовердина проявляется в

ингибировании развития вегетирующего мицелия. В основе этого эффекта лежит, по всей видимости, конкуренция грибных сидерофоров и пиовердина за жизненно необходимые ионы железа. Тогда как способность спор к прорастанию в присутствии очищенного пиовердина можно объяснить тем, что их метаболизм приостановлен и для своего прорастания споры не нуждаются в ионах железа, а используют ранее запасенные вещества.

*Индукция системной устойчивости.* Известно, что бактерии *Pseudomonas* ризосферной группы могут стимулировать у многих видов растений индукцию системной устойчивости к фитопатогенам [18–21]. Некоторыми авторами высказывалось предположение, что именно пиовердины способны вызывать данный эффект [4, 19, 22, 23], хотя имеется и другая точка зрения [18]. До сих пор механизмы участия пиовердинов в индукции системной устойчивости изучены недостаточно. По всей видимости, взаимодействие растений с микрофлорой ризосферы имеет многоуровневый и видоспецифичный характер, поэтому одни и те же метаболиты бактерий при различной концентрации способны вызывать индукцию системной устойчивости у одних видов растений, и оставаться индифферентными для других [22, 24]. Для выяснения роли пиовердина в индукции системной устойчивости бактериями *P. putida*, нами были проведены эксперименты по изучению элиситорной активности очищенного пиовердина, ОКЖ, а также разрушенных клеток *P. putida* (рисунок 3).



1 – H<sub>2</sub>O; 2 – среда Канедо; 3 – пиовердин; 4 – КЖ *P. putida*; 5 – разрушенные клетки *P. putida*

Рисунок 3 – Степень заражения альтернариозом растений рапса, обработанных бактериальными метаболитами

Таким образом, продемонстрирована выраженная элиситорная активность пиовердина. Вместе с тем, нельзя не отметить, что в литературе последних 10 лет активно обсуждается вопрос о «биологической цене» активации системной устойчивости у растений, которая выражается в фитотоксичности ряда элиситоров, в частности, в угнетении роста и продуктивности [25]. Поэтому нами были проведены исследования влияния пиовердина на ростовые процессы растений в модельной системе проростков рапса (таблица 2).

Таблица 2 – Морфологические показатели проростков рапса

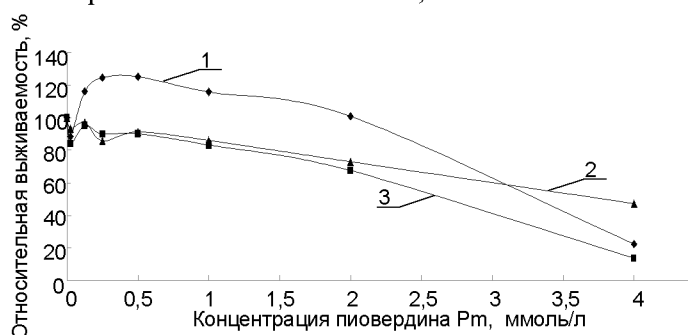
Вариант обработки		Длина проростка, см	Масса проростка, мг
Контрольные пробы	H <sub>2</sub> O	8,4±0,2	130±7
	среда А	8,6±0,3	119±4
пиовердин <i>P. putida</i> <sup>1</sup>		8,6±0,2	125±5
разрушенные клетки <i>P. putida</i> <sup>1</sup>		9,4±0,3	140±10
ОКЖ <i>P. putida</i> <sup>2</sup>		8,8±0,3	122±6

*Примечание.* 1 – контролем служат пробы, обработанные водой; 2 – контролем служат пробы, обработанные средой А.

Было показано, что обработка очищенным препаратом пигмента практически не влияет на длину и вес растений. Таким образом, пиовердин способен индуцировать системную устойчивость растений, не влияя на ростовые процессы клетки.

*Влияние на клетки человека.* Ввиду того, что пиовердин бактерий *P. putida* КМБУ4308 обладает выраженными антирадикальными [26] и антимикробными свойствами, а также способен индуцировать системную устойчивость растений, изучаемый пигмент может быть рассмотрен в качестве потенциального антиоксиданта для пищевой и медицинской промышленности и препарата защиты растений. Вместе с тем в литературе имеются свидетельства того, что пиовердины многих представителей *P. aeruginosa* являются факторами их патогенности и могут проявлять цитотоксические свойства, связанные с возможным образованием свободных радикалов [27], поэтому целесообразным являлось изучение влияния пиовердина Pm на клетки человека.

Проведенные нами исследования с использованием культуры клеток линии K562 эритробластного криза хронического миелоидного лейкоза, а также мононуклеарных клеток периферической крови (МКПК), интактных и стимулированных к пролиферации с помощью фитогемагглютинаина, здоровых людей, показали, что пиовердин Pm не обладает выраженными цитотоксическими свойствами (рисунок 4). В частности, при концентрации пиовердина 500 мкмоль/л гибель всех используемых типов клеток не превышала 15%. Ингибирование роста 50% клеток линии K562 наблюдалось лишь при увеличении концентрации пиовердина более 3 ммоль/л и приближалась к 60% при 4 ммоль/л пигмента в среде. Вместе с тем, для обеспечения 50% ингибирования свободно-радикальных процессов в системе перекисного восстановления NBT достаточно 20 мкмоль/л пигмента. Более того, в концентрации до 2 ммоль/л пиовердин способен повышать жизнеспособность неиндуцированных к пролиферации МКПК и даже способствовать их делению, а при концентрации до 3 ммоль/л угнетает деление раковых и стимулированных к пролиферации клеток крови в большей степени, чем интактных МКПК.



1 – нестимулированные МКПК, 2 – клетки линии K562, стимулированные к пролиферации геммагглютинином, 3 – МКПК, стимулированные к пролиферации геммагглютинином

Рисунок 4 – Влияние пиовердина Pm на жизнеспособность клеток человека

Наблюдаемый эффект можно объяснить антирадикальной активностью пигмента, позволяющей нивелировать последствия стресса, вызываемого механическими и химическими воздействиями на клетки в результате манипуляций при заборе крови и в процессе экспериментов.

Также было проведено сравнение цитотоксических свойств пиовердина Pm с уже известными антиоксидантными препаратами. В качестве цитостатиков применялись флавоноиды: кверцетин, морин и рутин. Как показывают проведенные нами исследования, концентрация пиовердина, вызывающая ингибирование развития 50% клеток (IC50) примерно в 58 раз выше, чем таковая у кверцетина, в 8 раз выше, чем у морина, и, по меньшей мере, в 3 раза выше, чем у рутина (таблица 3). Представленный результат свидетельствует, что пиовердин менее токсичен для клеток человека, чем указанные антиоксиданты.

Полученные данные открывают широкие перспективы для практического использования пиовердина Pm в качестве нового активного антирадикального препарата. Вместе с тем, наличие выраженной антимикробной и элиситорной активности у пиовердина может быть использовано для индукции системной устойчивости у сельскохозяйственных культур, снижения их поражаемости патогенами и увеличения продуктивности растений.

Таблица 3 – Сравнительная характеристика цитотоксических свойств пиовердина Рm

Вещество	Цитотоксическое действие (IC50), мкмоль/л
Пиовердин Рm	3710±32,3
Кверцетин	64,1±5,1
Морин	454,2±14,2
Рутин	>1280

### Выводы

Полученные в процессе работы данные позволяют заключить, что пиовердин Рm не проявляют выраженной цитотоксичности по отношению к клеткам человека: концентрация пиовердина, вызывающая ингибирование роста клеток линии К562 на 50% (IC50) выше, чем у кверцетина, морина и рутина. Установлено, что препарат пиовердина Рm обладает антибактериальными свойствами. Антифунгальная

активность пиовердина проявляется в ингибировании развития вегетирующего мицелия грибов *Alternaria* и *Botrytis*, не оказывая заметного влияния на прорастание их спор. Выявлена способность очищенного препарата пиовердина индуцировать системную устойчивость растений, не влияя на ростовые процессы клетки.

### Список литературы

1. Poole, K. Iron acquisition and its control in *Pseudomonas aeruginosa* / K. Poole, G.A. McKay // *Frontiers in bioscience*. – 2003. – Vol. 8, № 1. – P. 661–686.
2. Biotransformations of plutonium and uranium by naturally occurring bacteria / H. Boukhalfa [et al.] // DOENABIR PI workshop: abstracts, Warrenton, Virginia, march 15–17, 2004 / Natural and Accelerated Bioremediation Research Program; was supported by the Office of Science, Biological and Environmental Research, U.S. Department of Energy under Contract No. DEAC03-76SF00098. – Virginia, 2004. – P. 19.
3. Complexation of uranium VI with siderophore pyoverdine / M. Bouby [et al.] // *Radiochim. Acta*. – 1998. – Vol. 80, № 2. – P. 95.
4. Varma, A. Microbial siderophores / A. Varma, S.B. Chincholkar – N.Y.: Springer, 2007. – 248 p.
5. Is drug release necessary for antimicrobial activity of siderophore-drug conjugates? Syntheses and biological studies of the naturally occurring salmycin «Trojan Horse» antibiotics and synthetic desferridanoxamine-antibiotic conjugates / T.A. Wenciewicz [et al.] // *BioMetals*, 16 p. [Electronic resource] – 2009. Feb 17. [Epub ahead of print] – Mode of access: <http://www.springerlink.com/content/16rg565204rv73v1/fulltext.pdf>. – Date of access: 16.06.2009.
6. Synthesis and activities of pyoverdine-quinolone adducts: a prospective approach to a specific therapy against *Pseudomonas aeruginosa* / C. Hennard [et al.] // *J. Med. Chem.* – 2001. – Vol. 44, № 10. – P. 2139–2151.
7. Kaneda, T. A methanol utilizing bacterium / T. Kaneda, J. Roxburg // *Canad. J. Microbiol.* – 1959. – Vol. 5, № 2. – P. 187–198.
8. Fredericq, P. Colicins / P. Fredericq // *Annu. Rev. Microbiol.* – 1957. – Vol. 2, № 1. – P. 7–22.
9. Болезни и вредители овощных культур / В.Ф. Самарсов [и др.] ; под общ. ред. В.Ф. Самарсова. – Минск, 1994. – 550 с.
10. Кулешова, Ю.М. Аминокислотный состав пиовердинов, синтезируемых мутантными бактериями *Pseudomonas putida* КМБУ 4308 с повышенным уровнем продукции пигмента / Ю.М. Кулешова, Н.П. Максимова // *Труды БГУ*. – 2008. – Т. 3. – С. 84–90.
11. Блажевич, О.В. Характеристика флуоресцирующего пигмента пиовердина Рm бактерий *Pseudomonas putida* М: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.07 / О.В. Блажевич; Белорусс. гос. ун-т. – Минск, 1994. – 18 с.
12. Максимова, Н.П. Метаболизм ароматических соединений у метилотрофных бактерий: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.07, 03.00.23 / Н.П. Максимова – Минск, 2006. – 352 с.
13. Duffy, B.K. Environmental factors modulating antibiotic and siderophore biosynthesis by *Pseudomonas fluorescens* biocontrol strains / B.K. Duffy, G. Defago // *Appl. and Environ. Microbiol.* – 1999. – Vol. 65, № 1/2. – P. 2429–2438.

14. Loper, J.E. Siderophores in microbial interaction on plant surfaces / J.E. Loper, J.S. Buyer // *Molecular plant-microbe interaction*. – 1991. – Vol. 4, № 1. – P. 5–13.
15. Diaz, M.E. de Villegas Evaluation of the siderophores production by *Pseudomonas aeruginosa* PSS / M.E. de Villegas Díaz, P. Villa, A. Frías // *Rev. Latinoam. Microbiol.* – 2002. – Vol. 44, № 3/4. – P. 112–117.
16. Федорович, М.Н. Видовой состав грибов рода *Alternaria* Nees. на озимой пшенице / М.Н. Федорович // *Вестн. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук.* – 2005. – № 5. – С. 91–92.
17. Роль бактериального сидерофора пиовердина Pm в антагонистической активности *Pseudomonas putida* КМБУ 4308 по отношению к грибам рода *Alternaria* Nees. / Ю.М. Кулешова [и др.] // *Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2, Химия. Биология. География.* – 2008. – № 3. – С. 89–97.
18. Induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* in response to root inoculation with *Pseudomonas fluorescens* CHA0 / A. Lavicoli [et al.] // *MPMI*. – 2003. – Vol. 16, № 10. – P. 851–859.
19. Press, C.M. Role of iron in rhizobacteria mediated induced systemic resistance of cucumber / C.M. Press, J.E. Loper, J.W. Kloepper // *Phytopathol.* – 2001. – Vol. 91, № 3. – P. 593–598.
20. The arabidopsis ISR1 locus controlling rhizobacteria-mediated induced systemic resistance is involved in ethylene signaling / J. Ton [et al.] // *Plant Physiol.* – 2001. – Vol. 125, № 4. – P. 652–661.
21. The role of siderophores in potato tuber yield increase by *Pseudomonas putida* in a short rotation of potato / P.A.H.M. Bakker [et al.] // *Neth. J. Plant Pathol.* – 1986. – Vol. 92, № 1. – P. 249–256.
22. Determinants of *Pseudomonas putida* WCS358 involved in inducing systemic resistance in plants / H. Meziane [et al.] // *Mol. plant pathol.* – 2005 – Vol. 6, № 2. – P. 177–185.
23. Induction of systemic resistance of tobacco to tobacco necrosis virus by the rootcolonising *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0: influence of *gacA* and of pyoverdine production / M. Maurhofer [et al.] // *Phytopathol.* – 1994. – Vol. 84, № 1. – P. 139–146.
24. Whipps, J.M. Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere / J.M. Whipps // *J. of Experimental Botany*. – 2001. – Vol. 52, Roots Special Issue. – P. 487–511.
25. Efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance against tobacco blue mould caused by *Peronospora hyoscyami* f. sp. *tabacina* / L. Perez [et al.] // *Crop Protection*. – 2003. – Vol. 22, № 2. – P. 405–413.
26. Идентификация и характеристика пиовердина Pm – нового антирадикального соединения, синтезируемого бактериями *Pseudomonas putida* КМБУ4308 / Ю.М. Кулешова [и др.] // *Труды БГУ.* – 2006. – Т. 1. – С. 89–97.
27. Becerra, C. Leukotoxicity of pyoverdine, production of reactive oxygen species, and effect of UV radiation / C. Becerra, I. Albesa, A.J. Eraso // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2001. – Vol. 285, № 4. – P. 414–418.

**BIOLOGICAL ACTIVITY OF SIDEROPHORE PYOVERDINE  
FROM NONPATHOGENIC RHIZOSPHERAL BACTERIA  
*PSEUDOMONAS PUTIDA* KMBU4308**

**Yu.M. Kuleshova, M.N. Fedorovich, T.V. Romanovskaya, N.P. Maximova**  
*Belarusian State University, Minsk, Belarus*

It was established, that pure siderophore pyoverdine from bacteria *P. putida* KMBU4308 exhibits antibacterial, antifungal activity and induces systemic resistance in rape plants. The pyoverdine is less toxic to human cells than quercetin, morin and rutin and doesn't inhibit plant growth.