

## ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН

УДК 57.017.2:577.175.1:582.736.3:58.036

### ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ НА ХАРАКТЕР АКУМУЛЯЦІЇ ТА ЛОКАЛІЗАЦІЇ ІНДОЛІЛ-3-ОЦТОВОЇ КИСЛОТИ У СОРТІВ *GLYCINE MAX* (L.) MERR. З РІЗНОЮ СТІЙКІСТЮ ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ

© 2017 р. І. В. Косаківська, Л. В. Войтенко,  
К. М. Яроцька, Р. В. Ліхнівський

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного  
Національної академії наук України  
(Київ, Україна)

Методом високоефективної рідинної хроматографії–мас-спектрометрії досліджено вплив короткотривалого теплового стресу (40°C, 2 год) на вміст вільної та кон'югованої форм індоліл-3-оцтової (ІОК) кислоти у надземній частині та коренях двох сортів *Glycine max* (L.) Merr – Подільська 416 та КиВін. Показано, що у 35-денних рослин сої, вирощених з інокульованого активним штамом азотфіксуєчих бактерій *Bradyrhizobium japonicum* 6346 і неінокульованого насіння, у контрольних умовах переважала вільна форма ІОК, найбільший вміст якої було знайдено у коренях з азотфіксуючими бульбочками у холодостійкого сорту Подільська 416. Неспецифічною реакцією–відповіддю на гіпертермію виявилось зменшення вмісту ендогенної ІОК в коренях та надземній частині обох досліджуваних сортів. Специфічною реакцією на тепловий стрес стало домінування вільної форми ІОК у коренях без азотфіксуючих бульбочок у холодостійкого сорту Подільська 416, та кон'югованої – у посухостійкого сорту КиВін. Показано, що у підтриманні ауксинового гомеостазу в коренях з азотфіксуючими бульбочками у холодостійкого сорту Подільська 416 при гіпертермії задіяні реакції кон'югації. Найбільш виражені зміни у вмісті ІОК в умовах гіпертермії спостерігалися у рослин посухостійкого сорту КиВін.

**Ключові слова:** *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum*, індоліл-3-оцтова кислота, гіпертермія

Глобальне потепління, зумовлене техногенним впливом і природними циклічними космічними та геологічними процесами, супроводжується порушенням кліматичної рівноваги. Унаслідок цього зони раніше гарантованого рослиництва поступово перетворюються на регіони ризикованого землеробства. Зміни клімату проявляються у сезонному перерозподілі опадів, варіюванні суми ефективних температур, що має істотне значення для реалізації життєвих стратегій багатьох видів рослин. Важливим фактором росту, розвитку й урожайності сільськогосподарських культур є темпера-

турний режим. Відхилення від звичайної для рослини температури спричиняють порушення метаболізму. Отже, розробка біотехнологій, які пом'якшують негативні наслідки глобального потепління, дуже актуальна.

Серед бобових культур – соя (*Glycine max* (L.) Merr.) завдяки різноманітному використанню посідає особливе місце. Її зерно містить 30–45% білка і 16,5–24% жиру (Бабич, Бабич-Побережна, 2011). Надзвичайно важливим для екологічного землеробства є здатність сої до біологічної фіксації молекулярного азоту. Формуючи симбіотичні відносини із азотфіксуючими бактеріями, соя утворює високоспеціалізований орган – азотфіксуючу кореневу бульбочку, функціонування якої, серед інших чинників, регулюється фітогормонами (Gage, 2004;

## ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІІ НА ХАРАКТЕР АКУМУЛЯЦІЇ

Коць и др., 2010). Ризосферні, епіфітні та симбіотичні бактерії синтезують, у свою чергу, власні фітогормони і вступають у взаємодію із гормональною системою рослини-хазяїна (Цавкелова и др., 2006; Мошинець, Косаківська, 2010а; 2010б; Дімова, 2013). Ефективність функціонування бобово-ризобіального симбіозу визначається генотипами як бульбочкових бактерій, так і рослини-хазяїна (Коць и др., 2014). Корисні бактерії, що колонізують ризосферу, стимулюють ріст рослини-хазяїна, впливають на урожайність, знижують чутливість до патогенів, підвищують стійкість до біотичних й абіотичних стресорів (Comrants et al., 2009; Lugtenberg, Kamilova, 2009). Їх використовують як біопрепарати, що покращують процеси живлення; як фітопротектори у боротьбі з фітопатогенами, а також з метою фігоремедіації забруднених ґрунтів (Sturz et al., 2000; Comrants et al., 2009). Позитивний вплив окремих мікроорганізмів визначається ефективністю колонізації ними рослин в умовах конкуренції з іншими мікроорганізмами (Мошинець та ін., 2010; Мошинець, Косаківська, 2010б). Відомо, що симбіотичні бактерії родів *Bradyrhizobium* та *Azotobacter* шляхом синтезу та екскреції біологічно активних сполук впливають на ріст і розвиток рослини-хазяїна (Цавкелова и др., 2006; Spaeren et al., 2007).

У формуванні симбіотичних взаємовідносин задіяні гормони, серед яких індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), біосинтез і утилізація якої, як було встановлено низкою досліджень, здійснюється не лише самою рослиною, а й ризосферними мікроорганізмами (Андреюк та ін., 2001; Leveau, Lindow, 2005; Spaeren et al., 2007; Глянько, 2015). Багатофункціональні ауксини контролюють ембріо-, орган- та морфогенез, апікальне домінування, судинну диференціацію, полярність органів, розвиток кореневої системи, утворення і формування насіння і плодів (Davies, 2010; Enders, Strader, 2015). Найбільш поширеним серед ауксинів є індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), знайдена у бактерій, грибів, спорових і насінневих рослин, комах і людей (Ross, Reid, 2013). У симбіотичній системі ІОК задіяна у регуляції процесів поділу, диференціюванні клітин і утворенні судинних пучків, необхідних для успішного формування бульбочок, адгезії ризобій на поверхні кореня, викривленні кореневих волосків, утворенні примордіїв бульбочок, а також експресії генів, котрі регулюють клітинний цикл, що збігається з початком поділу кортикальних клітин кореня (Leveau, Lindow, 2005; Spaeren et al., 2007; Коць, 2011). До 97% штамів бактерій незалеж-

но від їхнього таксономічного положення продукують індоліл-3-оцтову і β-індоліл-3-оцтову кислоти (Холмецкая, Лобанок, 2001). Близько 80 видів ґрунтових бактерій синтезують ІОК, що накопичується у ґрунті (Davies, 2010). Показано, що обробка суспензією живих культур епіфітних бактерій, ізольованих з поверхні рослин і насіння ячменю, люцерни і вівса, стимулює розвиток рослин і підвищує в них рівень ауксинів (Андреюк та ін., 2001). Інокуляція сої різними за активністю штамми й Tn5-мутантами *Bradyrhizobium japonicum* призводила до змін вмісту ІОК в органах рослин впродовж усього періоду спостережень (Волкогон та ін., 2009). Речовини з ауксиною й цитокініноювою активністю, які продукують симбіотичні мікроорганізми, стимулюють світлову й темнову фази фотосинтезу, активують обмін речовин, що значною мірою впливає на продуктивність рослин (Андреюк та ін., 2001). ІОК бактеріального походження розглядають як алелохікат, корисний для продуцентів – бактерій і реципієнтів – рослини-хазяїна. Вважається, що ризосферні мікроорганізми, змінюючи концентрацію ІОК у прикореневій зоні і самому корені, впливають на розвиток кореневої системи і рослини в цілому (Spaeren et al., 2007).

У наших попередніх дослідженнях було проаналізовано вплив високої температури на характер акумуляції і локалізації цитокінінів і продукцію етилену у контрастних за ознакою теплостійкості сортів сої, інокульованих штамом мікроорганізмів *Bradyrhizobium japonicum* 6436. Було встановлено специфічність зафіксованих змін, що залежали від теплостійкості сорту та наявності на кореневій системі бульбочок із азотфіксуючими мікроорганізмами (Дрок та ін., 2014; Косаківська та ін., 2016).

Створення високоефективних біопрепаратів із використанням живих культур азотфіксуючих мікроорганізмів є одним з пріоритетних напрямів у реалізації концепції екологічного аграрного виробництва. Можна припустити, що бактерії, які продукують фітогормони, беруть участь у формуванні стійкості рослин до мінливих умов зовнішнього середовища за рахунок модифікації їхнього гормонального статусу і фізіологічного стану у цілому. Зважаючи на це, метою нашої роботи було дослідити вплив гіпертермії на характер акумуляції та локалізації вільної і кон'югованої форм ІОК у коренях і надземній частині сортів *Glycine max* (L.) Merr., що відрізняються за стійкістю до абіотичних стресорів, за умови інокуляції насіння активним штамом бульбочкових бактерій *Bradyrhizobium japonicum* 6346.

Таблиця 1. Біометричні показники органів 35-добових рослин *Glycine max*

Варіант	Маса надземної частини, г	Маса кореня, г	Кількість бульбочок, шт.
Подільська 416, контроль	2,93±0,18	1,96±0,24	відсутні
Подільська 416, інокульоване насіння	4,31±0,20	2,34±0,13	8,00±2,00
КиВін, контроль	2,36±0,17	1,60±0,20	відсутні
КиВін, інокульоване насіння	2,90±0,22	1,99±0,18	5,33±0,44

## МЕТОДИКА

Досліджували рослини холодостійкого сорту сої Подільська 416 (оригіатор – Інститут агроєкології та біотехнології НААН України) і посухостійкого сорту КиВін (оригіатор – Інститут кормів та сільського господарства Поділля НААН України). Для інокуляції насіння сої використовували бульбочкові бактерії *Bradyrhizobium japonicum* 6346 (активний виробничий штам-стандарт) із музейної Колекції штамів азотфіксуючих та асоціативних мікроорганізмів Інституту фізіології рослин і генетики НАН України. Перед посівом насіння сої стерилізували 15 хв 70% розчином етанолу, промивали дистильованою водою та впродовж 1 год інкубували в суспензії бактерій *B. japonicum* 6346. Бактеріальний титр суспензії становив  $10^7$  клітин/мл. Рослини вирощували в умовах природного освітлення за вологості субстрату 60% у посудинах з піском. Джерелом компонентів мінерального живлення (молібдену, бору, мангану і міді) була суміш Гельрігеля, до якої додавали 0,25 норми азоту (Дрок та ін., 2014). Відбір рослин для аналізу проводили під час активного функціонування симбіотичного апарату (35-та доба). Для вивчення впливу гіпертермії 35-добові рослини піддавали короткотривалій (2 год) дії температури 40°C.

Фракцію ІОК екстрагували охолодженням 80% етанолом із додаванням 1-2 крапель розчину антиоксиданту (0,02% діетилдитіокарбамату натрію). Спиртові екстракти випарювали до водного залишку і проморожували. Аліквоту розмороженого водного залишку доводили до рН 3,0 розчином 2 н HCl і центрифугували при 10000 г упродовж 20 хв. на центрифугу K-24 фірми «Janetski» (Німеччина). Використана методика виділення і очищення вільної і кон'югованої форм ІОК описана раніше (Kosakivska et al., 2014). Остаточний аналіз якісного складу і кількісного вмісту гормону проводили на рідинному хроматографі Agilent 1200

LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18, 4,6×250 мм, розмір частинок 5 мкм та з використанням мас-селективного детектора з комбінованим джерелом іонізації (ММ-ES-APCI) моделі 6120. Хроматографічне розділення ІОК на діодно-матричному детекторі проводили в УФ-області поглинання за аналітичної довжини хвилі детектування 280 нм зі швидкістю рухомої фази 0,5 мл/хв. у системі розчинників метанол : ультрачиста вода : оцтова кислота (40 : 59,9 : 0,1). Детекцію фітогормонів на мас-селективному детекторі проводили в режимах SIM і Scan в Negative Polarity з напругою на фрагменторі 70 В у діапазоні мас 100-300. Для ідентифікації фітогормонів використовували немічені ІОК (Sigma, США). Аналіз і обробку хроматограм проводили за допомогою програмного забезпечення Chem Station версія В.03.01 у режимі *of line*.

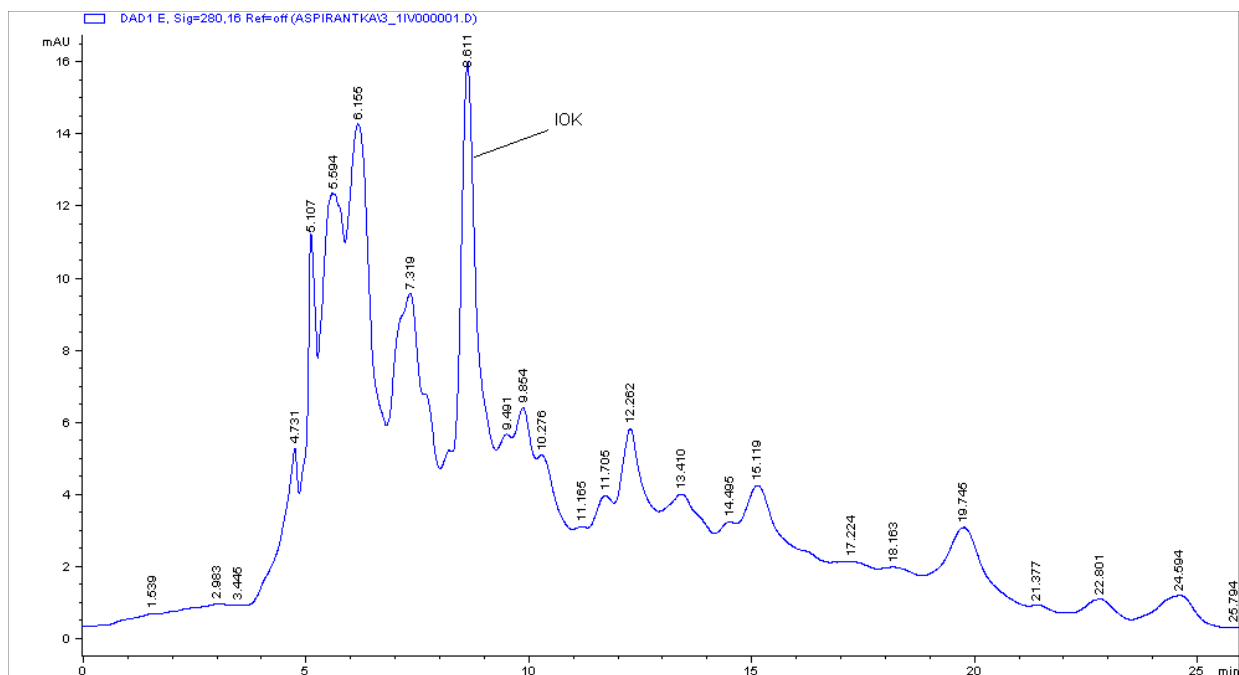
Досліди проводили у триразовому біологічному та аналітичному повторах. Результати обробляли статистично з використанням програм Microsoft Excel 2007 та Origin 6.0.

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Важливим фактором росту й розвитку бобових культур є здатність до формування симбіотичного апарату. Розвиток азотфіксуючих бульбочок на коренях сприяє інтенсифікації ростових процесів, що в подальшому забезпечує отримання високого врожаю. Обробка насіння сої бульбочковими бактеріями *Bradyrhizobium japonicum* 6346 позитивно вплинула на ріст коренів і надземної частини обох досліджуваних сортів. За показниками маси надземної частини та кореня, а також за кількістю бульбочок на 35 добу після появи сходів перевершували інокульовані рослини холодостійкого сорту Подільська 416 (табл. 1).

Методом високоефективної рідинної хроматографії-мас-спектрометрії у надземній частині і коренях 35-добових рослин сої холо-

## ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ НА ХАРАКТЕР АКУМУЛЯЦІЇ



**Рис. 1.** Хроматограма розділення складної суміші з вмістом ендогенної індоліл-3-оцтової кислоти надземної частини 35-добових рослин *Glycine max* сорту Подільська 416.

**Таблиця 2.** Вміст ендогенної індоліл-3-оцтової кислоти в органах 35-добових рослин *Glycine max* сортів Подільська 416 і КиВін в контролі та за умов гіпертермії (нг/г сирової речовини)

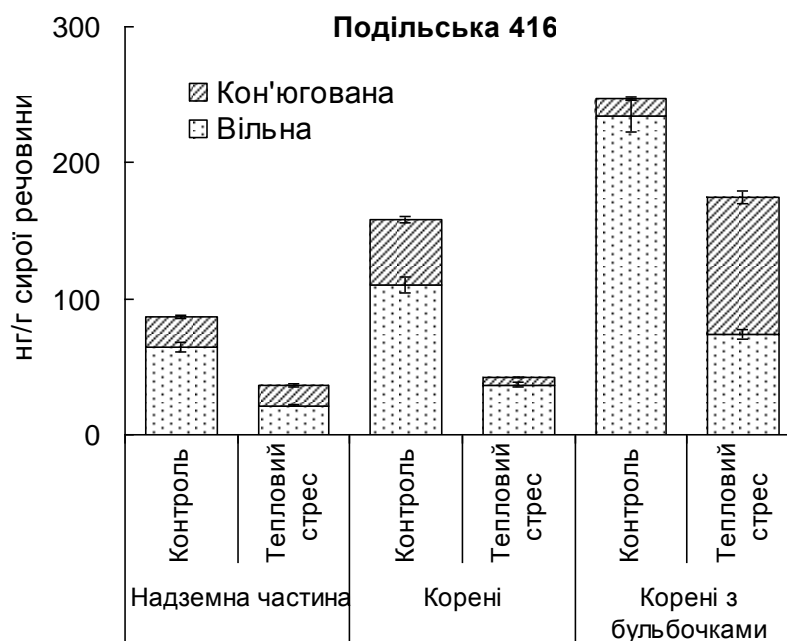
Сорт	Частина рослин	Контроль	Тепловий стрес (40 °С, 2 год)
Подільська 416	Надземна	86,5±4,3	36,3±1,8
	Корені	158,2±7,9	42,4±2,1
	Корені з бульбочками	247,2±12,4	174,4±8,7
КиВін	Надземна	20,3±1,0	22,4±1,1
	Корені	121,2±6,1	42,5±2,1
	Корені з бульбочками	268,7±13,4	20,7±1,0

достійкого сорту Подільська 416 і посухостійкого сорту КиВін, насіння яких було інокульоване штамом бульбочкових бактерій *B. japonicum* 6346, ідентифіковані вільна і кон'югована форми ІОК (рис. 1).

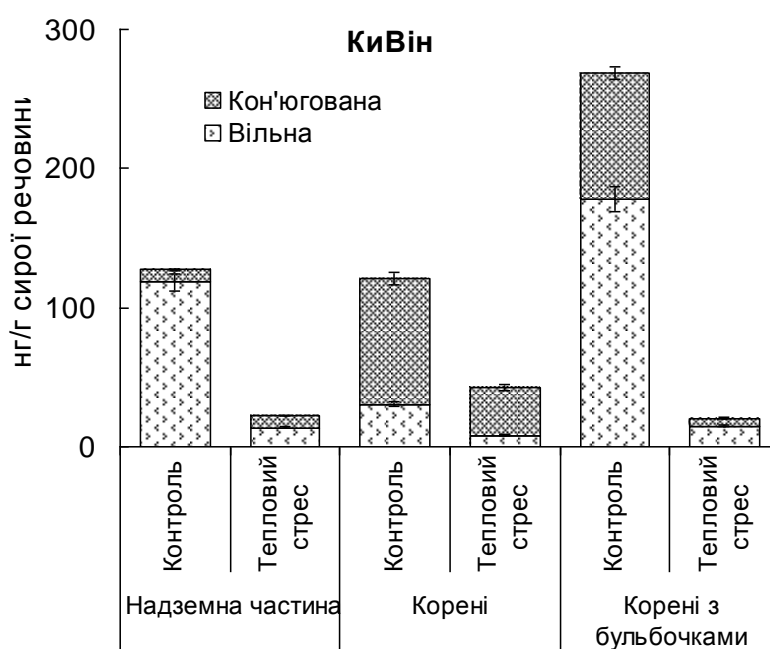
Визначено, що центром локалізації ІОК, як у контрольних рослинах, так і рослинах, насіння яких було інокульоване штамом бульбочкових бактерій *B. japonicum* 643б, є корені. У холодостійкого сорту Подільська 416 вміст ендогенної ІОК у надземній частині був удвічі, а у посухостійкого сорту КиВін – у шість разів нижчим, ніж у коренях без бульбочок. У коренях з азотфіксуючими бульбочками порівняно з коренями без бульбочок у сорту Подільська 416 вміст ІОК зростав у 1,5 раза, а у сорту КиВін – у 2,2 раза. Кількісні показники вмісту ІОК в органах рослин сої обох сортів перебували в межах одного порядку (табл. 2).

Отримані дані підтверджують думку про те, що зростання вмісту ІОК в коренях з азотфіксуючими бульбочками є результатом продукування гормону асоційованими з рослиною бактеріями (Леонова та ін., 2014; Коць, Гришук, 2015). У наших дослідженнях присутність азотфіксуючих бульбочок на коренях обох сортів збігалася із зростанням вмісту ендогенної ІОК та збільшенням маси коренів і надземної частини рослин (табл. 1). Отже, зростання вмісту ІОК у коренях із азотфіксуючими бульбочками мало позитивний вплив на ростові процеси рослини-хазяїна.

Після короткотривалого теплового стресу вміст ендогенної ІОК у надземній частині та коренях без азотфіксуючих бульбочок холодостійкого сорту Подільська 416 зменшився у 2 та 3,8 раза, відповідно (табл. 2). Водночас у посухостійкого сорту КиВін зниження рівня ІОК спостерігали лише у коренях, тоді як у надзем-



**Рис. 2.** Вплив гіпертермії на вміст вільної та кон'югованої форм індоліл-3-оцтової кислоти в органах 35-добових рослин *Glycine max* сорту Подільська 416.



**Рис. 3.** Вплив гіпертермії на вміст вільної та кон'югованої форм індоліл-3-оцтової кислоти в органах 35-добових рослин *Glycine max* сорту КиВін.

ній частині цей показник залишався незмінним. Вміст ІОК у коренях обох сортів становив близько 42 нг/г сирої маси (табл. 2). Зменшення вмісту ендогенної ІОК у коренях обох сортів за умов короткотривалої дії високої температури засвідчило негативний вплив гіпертермії на ауксиновий гомеостаз. Відомо, що ауксини, синтезовані в апікальній меристемі стебла і молодих листках, за допомогою активного та пасив-

ного транспорту базипетальним шляхом транспортуються до клітин кореня за участі білків-транспортерів AUX1 та PIN1, PIN2/AGR/EIR1 (Muday, DeLong, 2001; Simm et al., 2016). У регуляцію ауксинового гомеостазу залучені також інгібітори транспорту гормону, які зв'язують білки, що взаємодіють з експортером ауксину (Muday, DeLong, 2001). Ймовірно, зафіксоване нами зменшення вмісту ІОК у коре-

## ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ НА ХАРАКТЕР АКУМУЛЯЦІЇ

нях за дії високої температури зумовлено зниженням синтезу гормону в надземній частині 35-добових рослин й наступними зменшенням його транспорту. Слід відзначити, що зміни вмісту ІОК у надземній частині у холодостійкого сорту Подільська 416 були більш виразними, ніж у посухостійкого КиВін.

Короткотривалий тепловий стрес спричиняв також зниження вмісту ендогенної ІОК у коренях з азотфіксуючими бульбочками. Так, у холодостійкого сорту Подільська 416 зафіксовано зменшення кількості гормону з 247,2 до 174,4 нг/г сирової речовини. У коренях сорту КиВін вміст ІОК зменшився майже у 13 разів (табл. 2). На нашу думку, зниження вмісту ІОК у коренях інокульованих рослин може бути зумовлене подіями, що одночасно відбуваються у бульбочках та кореневій системі сої. Зокрема, включення захисних механізмів бактерій у відповідь на підвищення температури передбачає зменшення вмісту ІОК (Волкогон та ін., 2009). У той же час відомо, що за стресових умов ІОК виступає в ролі тригера для перемикавання метаболічних перетворень на синтез інших фітогормонів, зокрема «гормону стресу» абсцизової кислоти, зростання вмісту якої виявлено в органах різних рослин за дії високих і низьких температур (Gusta et al., 2005; Kosakivska et al., 2015).

Аналіз розподілу вільної та кон'югованої форм ІОК у 35-добових рослин виявив, що у холодостійкого сорту Подільська 416 у надземній частині та коренях у контрольних умовах домінувала вільна форма гормону. Найвищий її вміст знайдено у коренях із бульбочками, найнижчий – у надземній частині рослин. Кон'югована ІОК була локалізована переважно у коренях. Її вміст у коренях без бульбочок становив 48,0 нг/г сирової речовини, тоді як у коренях із азотфіксуючими бульбочками лише 13,2 нг/г сирової речовини (рис. 2). За умов гіпертермії були зафіксовані зміни в характері акумуляції, локалізації та співвідношенні між вільною та зв'язаною формами гормону в органах 35-добових рослин. Так, у надземній частині та коренях без бульбочок кількісно переважала вільна форма ІОК, а у коренях з бульбочками – кон'югована. Гіпертермія викликала зменшення вмісту вільної та кон'югованої ІОК у надземній частині. У коренях без бульбочок за стресових умов суттєво зменшувався рівень кон'югованої ІОК, тоді як у коренях з азотфіксуючими бульбочками – навпаки, спостерігалось накопичення кон'югованої форми на фоні зниження вільної ІОК (рис. 2).

Результати розподілу та локалізації ІОК у надземній частині та коренях 35-добових рослин посухостійкого сорту КиВін, вирощених з неінокульованого та інокульованого штамом бульбочкових бактерій *B. japonicum* 6346 насіння, представлені на рис. 3. Встановлено, що у контролі в надземній частині та коренях з бульбочками вміст вільної форми переважав над кон'югованою. Натомість у коренях без азотфіксуючих бульбочок домінувала зв'язана форма ІОК. Гіпертермія викликала зміни у якісному складі ІОК в органах посухостійкого сорту КиВін. Так, у надземній частині та в коренях спостерігалось суттєве зменшення вмісту вільної та кон'югованої форм ІОК. При цьому у коренях із бульбочками та у надземній частині переважала вільна форма гормону, тоді як у коренях без бульбочок спостерігалось домінування кон'югованої форми ІОК (рис. 3).

Відомо, що ріст і розвиток рослин реалізується через зміни концентрації фітогормонів. Вміст гормону у тій чи іншій частині рослини визначається його продукуванням (причому як самою рослиною, так і ґрунтовими та ендоситними мікроорганізмами), транспортом, взаємоперетворенням активних і неактивних форм (Кулаєва, Кузнецов, 2004). Нами було встановлено, що у 35-денних контрастних за ознакою теплостійкості рослин сої, вирощених з інокульованого активним штамом *B. japonicum* 6346 і неінокульованого насіння, у контрольних умовах переважала вільна форма ІОК, найбільший вміст якої було знайдено у коренях з азотфіксуючими бульбочками у холодостійкого сорту Подільська 416. Неспецифічною реакцією-відповіддю на короткотривалий тепловий стрес виявилось зменшення вмісту ендогенної ІОК в коренях та надземній частині обох досліджуваних сортів. Специфічною реакцією на гіпертермію стало домінування вільної форми ІОК у коренях без азотфіксуючих бульбочок у холодостійкого сорту Подільська 416, та кон'югованої – у посухостійкого сорту КиВін. Ймовірно, у першому випадку гіпертермія стала поштовхом для вивільнення зв'язаної форми ІОК, у другому, навпаки, кон'югації вільної ІОК. Показано, що в у підтриманні ауксинового гомеостазу в коренях з азотфіксуючими бульбочками у холодостійкого сорту Подільська 416 при гіпертермії задіяні реакції кон'югації. На нашу думку, зниження вмісту ІОК у коренях з азотфіксуючими бульбочками зумовлено перебудовою систем синтез/деградація і кон'югація/гідроліз ауксинів у мікроорганізмів та в надземних органах, як найбільш чутливих до дії стресу частин рослини-хазяїна. Найбільш

виразні зміни у вмісті ендогенної ІОК після короткотривалої гіпертермії зафіксовані у сорту КиВін, що, на нашу думку, може бути опосередковано пов'язано з його посухостійкістю.

*Автори висловлюють щире подяку чл.-кор. НАН України С.Я. Коцю за надання активного виробничого штаму бульбочкової бактерії *Bradyrhizobium japonicum* 6346 із музейної Колекції штамів азотфіксуючих та асоціативних мікроорганізмів Інституту фізіології рослин і генетики НАН України.*

## ЛІТЕРАТУРА

- Андреюк К.І., Іутинська Г.О., Антипчук А.Ф., Валагурова О.В., Козирицька В.Є., Пономаренко С.П. Функціонування мікробних ценозів ґрунту в умовах антропогенного навантаження. – К.: Обереги, 2001. – 240 с.
- Бабич А.О., Бабич-Побережна А.А. Селекція, виробництво, торгівля і використання сої у світі. – К.: Аграрна наука, 2011. – С. 30-31.
- Волкогон М.В., Маменко П.М., Коць С.Я. Баланс ІОК та зеатину в рослинах сої за інокуляції насіння різними штамами й мутантами *Bradyrhizobium japonicum* // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т. 41, № 5. – С. 409–418.
- Глянько А.К. Фитогормоны и клубенькообразование у бобовых растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 3 (36). – С. 6-19.
- Дімова С.Б. Фітогормони – продукти життєдіяльності мікроорганізмів. Методи визначення // С.-г. мікробіологія. – 2013. – Вип. 18. – С. 159-185.
- Дрок К.М., Маменко П.М., Омельчук С.В., Косаківська І.В. Особливості симбіотичної системи і продукції етилену у *Glycine max* (L.) Мег., що відрізняються за стійкістю до абіотичних стресорів // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2014. – Вип. 3 (33). – С. 21-28.
- Кулаєва О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы изучения механизма действия фитогормонов и их участия в сигнальных системах целого растения // Вестник РФФИ. – 2004. – № 2. – С. 12-26.
- Косаківська І.В., Яроцька К.М., Войтенко Л.В., Бабенко Л.М. Вплив гіпертермії на склад і вміст цитокінінів, фотосинтетичних пігментів різних за ознакою термостійкості сортів *Glycine max* (L.) Мег. // Физиология растений и генетика. – 2016. – Т. 48, № 1. – С. 56-64.
- Коць С.Я. Сучасний стан досліджень біологічної фіксації азоту // Физиология и биохимия культ. растений. – 2011. – Т. 43, № 3. – С. 212-225.
- Коць С.Я., Гришук О.О. Фітогормони у формуванні та функціонуванні симбіотичних взаємовідносин бобових рослин і бульбочкових бактерій // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, № 3. – С. 187-206.
- Коць С.Я., Моргул В.В., Патыка В.Ф., Даценко В.К., Кругова Е.Д. Биологическая фиксация азота. Т. 1. бобово-ризобияльный симбиоз. – Киев: Логос, 2010. – 508 с.
- Коць С.Я., Моргул В.В., Патыка В.Ф., Петриченко В.Ф., Надкриничная Е.В., Кириченко Е.В. Биологическая фиксация азота. Т. 4. Ассоциативная азотфиксация. – Киев: Логос, 2014. – 410 с.
- Леонова Н.О., Данкевич Л.А., Падалко С.Ф., Бобик Л.В., Драгозов И.В. Синтез ауксинів та цитокінінів різними фізіологічними групами мікроорганізмів ризосфери та філосфери сої // Наук. записки Тернопільськ. нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2014. – Вип. 3 (60). – С. 23-34.
- Мошинець О.В., Косаківська І.В. Екологія фітосфери: рослинно-мікробні взаємовідносини. Частина 1. Структурно-функціональна характеристика ризо-, ендо- та філосфери // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2010а. – Вип. 2 (20). – С. 19-35.
- Мошинець О.В., Косаківська І.В. Екологія фітосфери: рослинно-мікробні взаємовідносини. Частина 2. Фітосфера як екологічна ніша рослинно-мікробних взаємовідносин. Функціональна активність мікроорганізмів та їхній вплив на рослини // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2010б. – Вип. 3 (21). С. 6-22.
- Мошинець О.В., Шпильова С.П., Снайрс Е.Д., Косаківська І.В. Фітосфера *Brasica napus* L. як екологічна ніша для *Pseudomonas fluorescens* SBW25 // Доповіді НАН України. – 2010. – № 12. – С. 150-153.
- Холмезкая М.О., Лобанок Е.В. Продукция индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) бактериями, взаимодействующими с растениями // Тез. Всеросс. конф. «Сельскохозяйственная микробиология в 19-21 веках» (Санкт-Петербург, июнь 2001 г.). – СПб., 2001. – С. 78-79.
- Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцева Т.А., Непрусов А.И. Микроорганизмы-продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение // Прикл. биохимия и микробиология. – 2006. – Т. 42, № 2. – С. 133-143.
- Compant S., Clement C., Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role in colonization, mechanisms involved and prospects for utilization // Soil Biol. Biochem. – 2009. – doi:10.1016/j.soilbio.2009.11.024.
- Davies P.J. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action. Revised 3rd edn. – Dordrecht: Springer. – 2010. – 816 p.
- Enders T.A., Strader L.C. Auxin activity: past, present, and future // Amer. J. Bot. – 2015. – V. 102, № 2. – P. 180-196.

## ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ НА ХАРАКТЕР АКУМУЛЯЦІЇ

- Gage D.J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperature legumes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2004. – V. 68. – P. 280-300.
- Gusta L.V., Trischuk R., Weiser C.J. Plant cold acclimation: The role of abscisic acid. // *J. Plant Growth Regul.* – 2005. – V. 24. – P. 308-318.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V., Usatinova A.Y. Effect of temperature on accumulation of abscisic acid and indole-3-acetic acid in *Triticum aestivum* L. seedling // *Genet. Plant Physiol.* – 2014. – V. 4 (3-4). – P. 201-208.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Likhnyovskiy R.V. Effect of temperature on *Triticum aestivum* L. seedlings growth and phytohormone balance // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2015. – V. 11, № 4. – P. 91-99.
- Leveau J.H.J., Lindow S.E. Utilization of the plant hormone indole-3-acetic acid for growth by *Pseudomonas putida* strain 1290 // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – V. 71, № 5. – P. 2365-2371.
- Lugtenberg B., Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria // *Annu. Rev. Microbiol.* – 2009. – V. 63. – P. 541-556.
- Muday G.K., DeLong A. Polar auxin transport: controlling where and how much // *Trends Plant Sci.* – 2001. – V. 6. – P. 535-542.
- Ross J.J., Reid J.B. Evolution of growth-promoting plant hormones // *Funct. Plant Biol.* – 2013. – V. 7. – P. 795-805.
- Simm S., Scharf K.-D., Jegadeesan S., Chiusano Maria Luisa, Firon N., Schleiff E. Survey of genes involved in biosynthesis, transport, and signaling of phytohormones with focus on *Solanum lycopersicum* // *Bioinformatics and Biology Insights.* – 2016. – V. 10. – P. 185-207.
- Spaepen S., Vanderleyden J., Remans R. Indole-3-acetic acid in microbial and microorganism-plant signaling // *FEMS Microbiol. Rev.* – 2007. – V. 31, № 4. – P. 425-448.
- Sturz A.V., Christie B.R., Nowak J. Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 2000. – V. 19. – P. 1-30.

Надійшла до редакції  
31.03.2017 р.

## EFFECT OF HYPERTHERMIA ON ACCUMULATION AND LOCALIZATION OF INDOLE-3-ACETIC ACID IN VARIETIES OF *GLYCINE MAX* (L.) MERR. DIFFERING ON RESISTANCE TO ABIOTIC STRESSORS

I. V. Kosakivska, L. V. Voytenko, K. M. Yarotska, R. V. Likhnyovskiy

*M.G. Kholodny Institute of Botany  
of National Academy of Sciences of Ukraine  
(Kyiv, Ukraine)  
E-mail: phyttohormonology@ukr.net*

Effects of a short-term heat stress (40°C, 2 hours) on the content of free and conjugated indole-3-acetic acid (IAA) in the above-ground parts and roots of *Glycine max* (L.) Merr varieties, differing on resistance to abiotic stressors, were studied using the high performance liquid chromatography – mass-spectrometry method. In 35-day-old soybean plants, grown from inoculated with active strain of nitrogen-fixing bacterium *Bradyrhizobium japonicum* 634b and non inoculated seeds, free IAA acid was shown under control conditions to be dominant and its highest content was detected in roots with nitrogen-fixing nodules of the cold-tolerant variety Podilska 416. A non-specific response to hyperthermia was a decrease in endogenous IAA content in roots and above-ground parts of the two studied varieties. A specific response to the heat stress was free IAA dominance in roots that had no nodules, of the cold-tolerant variety Podilska 416, and conjugated IAA – in those of the drought-enduring variety KiVin. It was shown that auxin homeostasis in roots with nitrogen-fixing nodules of the hyperthermia-affected cold-resistant variety Podilska 416 was sustained by conjugation processes. The most pronounced changes in IAA content under hyperthermia conditions were observed in plants of the drought-enduring variety KiVin.

**Ключевые слова:** *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum*, indolyl-3-acetic acid, hyperthermia



**ВЛИЯНИЕ ГИПЕРТЕРМИИ НА ХАРАКТЕР АККУМУЛЯЦИИ  
И ЛОКАЛИЗАЦИИ ИНДОЛИЛ-3-УКСУСНОЙ КИСЛОТЫ У СОРТОВ  
*GLYCINE MAX* (L.) MERR., РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ  
К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССОРАМ**

И. В. Косаковская, Л. В. Войтенко, Е. Н. Яроцкая, Р. В. Лихневский

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного  
Национальной академии наук Украины  
(Киев, Украина)  
E-mail: phytohormonology@ukr.net*

Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии–масс-спектрометрии исследовано влияние кратковременного теплового стресса (40°C, 2 ч) на содержание свободной и конъюгированной форм индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) в надземной части и корнях двух сортов *Glycine max* (L.) Merr – Подольская 416 и КиВин. Показано, что у 35-дневных растений сои, выращенных из инокулированных активным штаммом азотфиксирующих бактерий *Bradyrhizobium japonicum* 634б и неинокулированных семян, в контрольных условиях преобладала свободная форма ИУК, наибольшее содержание которой было найдено в корнях с азотфиксирующими клубеньками у холодоустойчивого сорта Подольская 416. Неспецифической реакцией на гипертермию оказалось уменьшение содержания эндогенной ИУК в корнях и надземной части обоих исследованных сортов. Специфической реакцией на тепловой стресс стало доминирование свободной формы ИУК в корнях без азотфиксирующих клубеньков у холодоустойчивого сорта Подольская 416, и конъюгированной – у засухоустойчивого сорта КиВин. Показано, что в поддержании ауксинового гомеостаза в корнях с азотфиксирующими клубеньками у холодоустойчивого сорта Подольская 416 в условиях гипертермии задействованы реакции конъюгирования. Наиболее выраженные изменения в содержании ИУК в условиях гипертермии наблюдались у растений засухоустойчивого сорта КиВин.

**Key words:** *Glycine max*, *Bradyrhizobium japonicum*, индолил-3-уксусная кислота, гипертермия