

<https://doi.org/10.15407/frg2022.02.123>

УДК 581.1+582.23+582.73+577+57.05

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ЗМІНИ РОСЛИН СОЇ ЗА ВПЛИВУ ФІТОПАТОГЕННИХ МІКРООРГАНІЗМІВ ТА ПЕРЕДПОСІВНОЇ ОБРОБКИ НАСІННЯ НАНОХЕЛАТАМИ МОЛІБДЕНУ

Г.Б. ГУЛЯЄВА, І.П. ТОКОВЕНКО, Т.Т. ГНАТЮК, М.М. БОГДАН, В.П. ПАТИКА

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного Національної академії наук України

03143 Київ, вул. Академіка Заболотного, 154

e-mail: ab_k@ukr.net

В умовах вегетаційних дослідів вивчали вплив на фізіолого-біохімічні параметри рослин сої інокуляції різними фітопатогенами (вірус звичайної мозаїки квасолі (ВЗМК), *Acholeplasma laidlawii*, *Xantomonas axonopodis* pv. *glycines*) як окремо, так і за передпосівної обробки насіння нанохелатами молібдену. Виявлено пригнічення фотосинтетичної активності листків рослин у всіх досліджених варіантах. При цьому інтенсивність темного дихання зростала у варіантах інокуляції ВЗМК і бактеріальним збудником та за передпосівної обробки нанохелатами молібдену й інокуляції ВЗМК. Транспірація листків сої найістотніше зростала за інокуляції *X. axonopodis* pv. *glycines* і найбільше знижувалася за інокуляції ВЗМК, а також у варіантах передпосівної обробки Мо + ВЗМК і передпосівної обробки Мо + *X. axonopodis* pv. *glycines*. Вміст фітогормонів ІОК і АБК знижувався в листках рослин, інфікованих фітоплазмою і бактеріальним збудником, та істотно зростав за ураження ВЗМК. Проте за передпосівної обробки насіння сої нанохелатами молібдену в листках рослин знижувався вміст обох фітогормонів, що можна пояснити тривалою дією підвищеної температури повітря протягом вегетаційного періоду, що вдень сягала 30 °C і більше. Інокуляція фітоплазмою і ВЗМК за передпосівної обробки насіння сої нанохелатами молібдену спричинювала зниження вмісту ІОК і АБК, тоді як за бактеріальної інокуляції вміст ІОК у листках рослин сої знижувався, а вміст АБК зростав. Вміст у тканинах листків фенольних сполук підвищувався в усіх досліджених варіантах. Отже, за умов комбінованого стресу, спричиненого підвищеними температурами і фітопатогенним інфікуванням, передпосівна обробка насіння сої нанохелатами молібдену виконувала регуляторну функцію щодо рослинного метаболізму, сприяла зростанню стійкості до негативної дії інфікування фітопатогенами.

Ключові слова: *Acholeplasma laidlawii*, фітоплазма, ВЗМК, *Xantomonas axonopodis* pv. *glycines*, фотосинтез, фітогормони, фенольні сполуки.

За унікальний склад соєвих бобів і здатність рослин фіксувати атмосферний азот сою цінують у всьому світі [1]. Однак ураження фітопатогенними мікроорганізмами, такими як гриби, бактерії, фітоплазми і віруси, призводить до зниження врожаю та його якості, а також азотфіксувальної здатності цієї культури [1, 2]. У зв'язку з цим для запобігання шкодочинній дії фітопатогенів важливо дослідити фізіолого-біохімічні особливості впливу на патосистему рослина-хазяїн—фітопатоген біологічно активних речовин, зокрема створених за допомогою нанотехнологій.

Відомо, що одним із корисних мікроелементів, які впливають на симбіотичну азотфіксацію, азотний обмін та інші важливі метаболічні процеси, є молібден. Найсильнішим акцептором молібдену є бульбочки, що фіксують і експортують зв'язаний азот у рослину [3, 4]. Відомо також, що молібден входить до складу птеринів — кофакторів, яких потребують молібденозалежні ферменти, такі як нітратредуктази, нітрогенази, ксантиндегідрогенази/оксидази (КДО), альдегідоксидази, сульфітоксидази. Варто зазначити, що деякі з цих ферментів беруть участь не тільки у синтезі, а й у катаболізмі органічних речовин [4]. Опосередковано молібден також бере участь у відповіді на стресові реакції рослин, впливає на швидкість транспірації і водообміну, контролює роботу продохів [5]. І надлишок, і дефіцит цього елемента негативно впливають на рослину [5]. Встановлено, що як позакоренева, так і передпосівна обробка молібденом поліпшує ростові процеси і продуктивність рослин [3, 5].

Отже, молібден відіграє істотну роль у метаболізмі рослин. Проте його вплив на рослини за інокуляції фітопатогенами різної природи вивчений недостатньо.

Метою нашої роботи було дослідження впливу передпосівної обробки насіння сої нанохелатами молібдену на низку фізіолого-біохімічних параметрів рослин сої, у тому числі на фотосинтетичну активність, транспірацію, дихання, загальний вміст фенольних сполук, фітогормональний статус листків.

Методика

Дослідні рослини сої сорту Артеміда вирощували в умовах теплиці на території Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України. Перед посівом частину насіння сої обробляли замочуванням в 1 %-му розчині нанохелатів молібдену (8 мг/л). Наночастинки Мо отримано ерозійно-вибуховим способом (патент на корисну модель № 29448, Україна, 2008), виробник — ТОВ «Наноматеріали і нанотехнології» [6].

Рослини інокулювали такими штамами збудників: *Xantomonas axonopodis* pv. *glycines* 9192 (збудник пустульного бактеріозу), *Acholeplasma laidlawii* var. *granulum* 118 (збудник блідо-зеленої карликовості (БЗК) пшениці (ІМВ ВМ-34)), вірус звичайної мозаїки квасолі. Штучну інокуляцію рослин фітоплазмовим збудником проводили ін'єкцією суспензії мікроорганізмів у стебло. Бактеріальний збудник інокулювали нанесенням пензликом бактеріальної суспензії на листки, проколоті голкою в кількох місцях. Інокуляцію ВЗМК проводили

ли у фазу двох листків нанесенням пензликом на листки сої, попередньо опудрені карборундом, свіжоприготовленого вірусомісного матеріалу.

Схема досліду: 1 — контроль (без обробки Мо та інокуляції); 2 — фітоплазма; 3 — ВЗМК; 4 — *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192; 5 — передпосівна обробка (п.о.) Мо; 6 — п.о. Мо + фітоплазма; 7 — п.о. Мо + ВЗМК; 8 — п.о. Мо + *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192. Повторність дослідів триразова.

Інтенсивність фотосинтезу і дихання реєстрували за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора ГІАМ-5М (РФ), увімкненого за диференційною схемою. Середню частину невідокремленого від рослини листка розміщували у термостатованій (25 °С) камері й освітлювали (1800 мкмоль/(м² · с) ФАР) світлодіодним ліхтарем ТА-11 50W із колірною температурою 5200 К. Інтенсивність транспірації вимірювали портативним газоаналізатором EGM-5 (США), увімкненим у газову схему перед ГІАМ-5М, за різницею вологості повітря на вході та виході з камери. Газообмін листків вимірювали через 8 діб після інокуляції рослин фітоплазмами і ВЗМК та через 1 добу після зараження бактеріальним збудником. Розраховували газообмін за загальноприйнятною методикою [7].

Вміст фітогормонів (ІОК, АБК) визначали методом кількісної спектроденситометричної тонкошарової хроматографії [8]. Рослинний матеріал (листки) відбирали через 12 діб після інокуляції фітоплазмами і ВЗМК та через 6 діб після інокуляції *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192. Кількісне детектування фітогормонів здійснювали за допомогою сканувального спектроденситометра «Sorbfil» (РФ).

Вміст розчинних поліфенолів визначали за методом Фоліна і Чокальтеу [9] у модифікації Сінглетона і Россі [10], який ґрунтується на реакції фенолів із реактивом Фоліна—Чокальтеу. Загальний вміст фенольних сполук визначали через 27 діб після інокуляції фітопатогенами.

Отримані результати оброблено статистично за методикою Доспехова [11] з використанням комп'ютерної програми Microsoft Excel. На діаграмах наведено середньоарифметичні значення та їхні стандартні похибки.

Результати та обговорення

Відомо, що фотосинтез є ключовим процесом у рослинному світі і ґрунтується на перетворенні енергії квантів світла на енергію хімічних зв'язків, визначає формування продуктивності рослин. Проте різні негативні абіотичні й біотичні чинники можуть впливати на цей процес, пригнічувати реалізацію генетичного потенціалу продуктивності [12, 13].

Забезпечення рослин мікроелементами відіграє значну роль у підвищенні їхньої стійкості до несприятливих чинників довкілля. Зокрема Мо важливий для регуляції процесу фотосинтезу внаслідок його участі в синтезі хлоропластів, формуванні їхніх конфігурації й ультраструктури, участі в азотному живленні [14]. У різних дослідженнях

встановлено підвищення інтенсивності фотосинтезу за поліпшення живлення молібденом [12, 14–16]. Так, у праці [16], автори якої проводили експерименти з вивчення впливу на рослини ріпаку чотирьох рівнів молібдену (0, 0,15, 0,3, 1,0 мг/кг), встановлено, що чиста продуктивність фотосинтезу, продихова провідність і транспірація були найвищими на фоні Мо 0,15 мг/кг, але знижувались за 0,3 та 1,0 мг/кг, найбільший індекс продуктивності зафіксовано на фоні Мо 0,15 і 0,3 мг/кг, комплексна якість насіння — за 1,0 мг/кг. У комплексних дослідженнях у теплиці й на дослідному полі показано, що молібден у кількості 6 і 12 мг/кг насіння істотно підвищував вміст хлорофілу в листках, фотосинтез, внутрішньоклітинну концентрацію CO₂, швидкість транспірації рослин *Phaseolus vulgaris* L. [15]. У праці [17] при дослідженні впливу молібдену на рослини пшениці за умов експериментальної посухи виявлено підвищення активності як ферментних, так і неферментних антиоксидантів, збільшення вмісту хлорофілу, біомаси рослин, зменшення втрат води й поліпшення здатності пшениці до осмотичної адаптації.

Ми дослідили фотосинтетичну активність листків сої за інокуляції фітопатогенами як інтактних рослин, так і за передпосівної обробки насіння сої нанохелатами молібдену, і встановили її пригнічення. Найістотніше зменшувалась інтенсивність фотосинтезу в листках сої за інокуляції ВЗМК — на 54,7 % (інтактні рослини) й на 50,0 % у варіанті п.о. Мо + ВЗМК (рис. 1, а). У варіанті з п.о. нанохелатами молібдену ми також спостерігали пригнічення інтенсивності фотосинтезу, але менш значне — на 26,7 %. Інокуляція фітоплазмою і бактеріальним збудником за п.о. Мо істотніше пригнічувала інтенсивність фотосинтезу, ніж тільки за інокуляції (див. рис. 1, а). Виявлений ефект пригнічення фотосинтезу за обробки молібденом інтактних рослин можна пояснити тривалою дією підвищеної температури повітря, що вдень сягала 30 °С і більше. Логічно припустити, що пригнічення фотосинтетичної активності в цьому разі швидше за все пов'язано із продиховим лімітуванням, оскільки відома роль молібдену в регуляції продихів, хоча це ще потребує додаткового дослідження. Зокрема, у праці [18] за вимірювання інтенсивності фотосинтезу в листках *Eucalyptus tereticornis* протягом трьох сезонів (весна, літо, осінь) показано, що вся короткострокова крива температурного відгуку фотосинтезу і дихання зміщувалася вниз за підвищення сезонних температур понад 25 °С і зростала за їх зниження та експериментального потепління, що свідчить про температурну аклімацію. Крім того виявлено, що сезонна аклімація цих процесів не залежала від вмісту азоту й корелювала з динамікою сезонної концентрації загальних неструктурних вуглеводів, що передбачає субстратну регуляцію температурної аклімації. Відомо також, що результатом дії високотемпературного стресу є зниження каталітичної активності Рубіско [12], що також робило свій внесок у пригнічення фотосинтетичної активності. Очевидно, пригнічення інтенсивності фотосинтезу за інокуляції дослідними фітопатогенами пов'язано як із впливом підвищених температур, так і з субстратною регуляцією фотосинтезу внаслідок конкуренції за асиміляти між патогенами і рослиною-хазяїном.

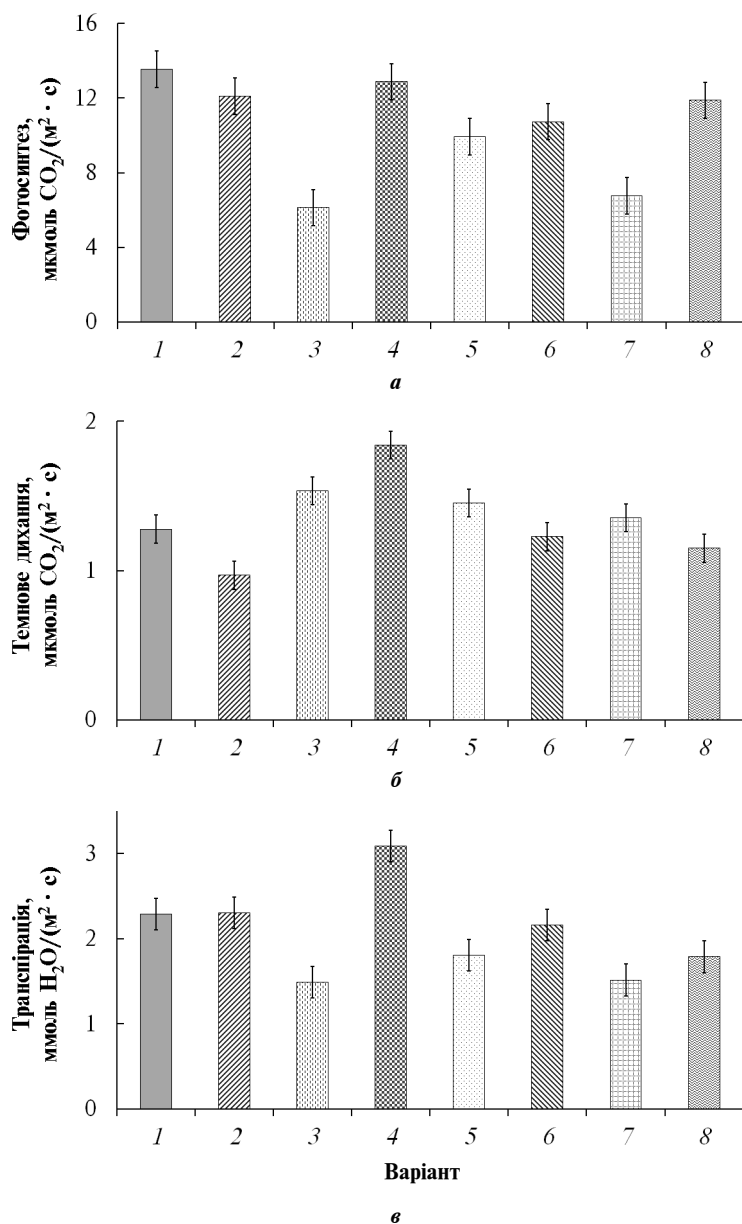


Рис. 1. Фотосинтез (а), дихання (б) і транспірація (в) листків сої за інокуляції фітопатогенами і передпосівної обробки насіння нанохелатами молібдену. Тут і на рис. 2:

1 — контроль; 2 — фітоплазма; 3 — ВЗМК; 4 — бактеріальний збудник; 5 — п.о. Мо; 6 — п.о. Мо + фітоплазма; 7 — п.о. Мо + ВЗМК; 8 — п.о. Мо + бактеріальний збудник

Ще одним важливим процесом, задіяним у метаболізмі вуглецю, є темнове дихання, яке відбувається у мітохондріях. Баланс вуглеводів між фотосинтезом і диханням важливий для балансу вуглецю та його обміну, а швидкість темнового дихання пов'язана зі здатністю мітохондрій листка вивільнювати CO_2 у циклі Кребса, який запускає синтез таких важливих сполук, як амінокислоти, вуглеводи, жирні кислоти та ін. [18]. У праці [19] показано, що посуха чинить на темнове дихання менший інгібувальний вплив, ніж на фотосинтез.

Ми встановили, що темнове дихання істотно пригнічувалося за інокуляції фітоплазмою — на 24,2 % й у варіанті п.о. Мо + *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192, а у варіанті Мо + фітоплазма спостерігали лише тенденцію до його пригнічення (див. рис. 1, б). Такий істотний вплив фітоплазми на процес дихання можна пояснити тим, що цей патоген має обмежений метаболізм і для свого живлення потребує не тільки вуглеводів, як у разі з бактеріальним збудником, а й амінокислот.

Темнове дихання посилювалось порівняно з контролем у такій послідовності (за варіантами): *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192 (на 44,0 %) > ВЗМК (на 20,0 %) > п.о. Мо (на 13,7 %) > п.о. Мо + ВЗМК (на 5,9 %) (див. рис. 1, б).

Відомо, що високотемпературний стрес пришвидшує транспірацію сільськогосподарських культур [20]. Проте в нашому дослідженні за комбінованого стресу істотне посилення транспірації відносно контролю ми спостерігали лише за інокуляції бактеріальним збудником і зниження цього показника у варіантах: ВЗМК (на 35,0 %), п.о. Мо + ВЗМК (на 33,8 %), п.о. Мо + *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192 (на 21,9 %), п.о. Мо (на 21,2 %) (див. рис. 1, в).

У праці [21] виявлено вплив вірусної інфекції на розвиток продихів: зменшення продихових індексів, щільності продихів, а також істотне зниження швидкості транспірації за інфікування вірусом тютюнової мозаїки. Разом з тим відомо, що патогени здатні активно впливати на стан продихів, інтенсифікувати розвиток захворювання, наприклад, виділяти ефектори для пригнічення закриття або стимулювання відкриття продихів [22, 23], тобто посилення транспірації за умов бактеріального інфікування може бути зумовлене впливом збудника, тоді як інфікування за обробки молібденом пригнічувало цей процес, що свідчить про його захисний ефект.

Відомо, що фітогормони, такі як ІОК, АБК, регулюють процеси росту, розвитку і реакції на стрес [24]. Відомий зв'язок між дією цих двох фітогормонів, зокрема ІОК посилює інгібувальну дію АБК в тестах на проростання, тоді як вплив і накопичення ІОК необхідні для підтримання інгібувальної дії високих рівнів АБК на видовження кореня. Ці фітогормони також активують фосфорилування плазматичної H^+ -АТФази [24–26], регулюють ріст сім'ядолей [24]. Разом з тим різні фітопатогени виділяють специфічні ефектори і здатні втручатися в гормональну систему рослин, дезактивувати захисні реакції [27]. При цьому слід враховувати, що відповіді на комбіновані стреси контролюються різними сигнальними шляхами, які можуть взаємодіяти й посилювати або пригнічувати один одного для модулювання специфічних відповідей [28, 29].

Дослідженням фітогормонального статусу листків сої за вмістом ІОК і АБК встановлено, що за інокуляції фітоплазмою інтактних рослин істотно знижувався вміст як ІОК, так і АБК — відповідно у 6,7 і 3,5 рази, тоді як за інфікування ВЗМК вміст ІОК і АБК, навпаки, зростав у 1,01 і 1,75 рази (таблиця). Проте співвідношення цих фітогормонів в обох випадках зменшувалося. Слід зауважити, що, врахувавши вплив підвищених температур, ми зіткнулися з комбіно-

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ЗМІНИ РОСЛИН СОЇ

Вміст фітогормонів ІОК і АБК у листках сої за впливу інокуляції різними збудниками і передпосівної обробки насіння нанохелатами молібдену

Варіант	Вміст фітогормонів у тканинах листків сої, нг/г сирової речовини		
	ІОК	АБК	ІОК/АБК
Контроль (інтактні рослини)	1549	288,8	5,36
Фітоплазма	232	82,9	2,80
<i>X. axonopodis</i> pv. <i>glycines</i> 9192	831	44,5	18,67
ВЗМК	1639	506,5	3,24
Мо	410	48,5	8,45
Мо, фітоплазма	87	23,7	3,67
Мо, ВЗМК	434	22,2	19,55
Мо, <i>X. axonopodis</i> pv. <i>glycines</i> 9192	182	330	0,55

ваним стресом. Відомо, що реакція рослин на поєднання різних стресорів має високий ступінь специфічності [30]. Попри те що за п.о. нанохелатами молібдену знижувався вміст обох фітогормонів — відповідно у 3,8 і 5,9 раза, їхнє співвідношення істотно зростало — на 58 % за меншого зниження вмісту ІОК. Очевидно, що такі зміни фітогормонального рівня листків за п.о. Мо спричинені додатковим впливом теплового стресу.

У варіантах п.о. Мо + фітоплазма та п.о. Мо + ВЗМК вміст ІОК і АБК у листках знижувався (відповідно у 17,7 і 12,2 та 3,6 і 13,0 раза), проте їхнє співвідношення у першому варіанті зменшувалося, у другому — істотно зростало. За інокуляції бактеріальним збудником вміст ІОК і АБК знижувався відповідно на 94,6 і 84,6 %, тоді як у варіанті п.о. Мо + *X. axonopodis* pv. *glycines* 9192 вміст ІОК знижувався на 88,2 %, а вміст АБК, навпаки, зростав на 57,0 % (див. таблицю). Встановлене нами спадання рівня фітогормонів за комбінованого стресу може свідчити про загальне пригнічення ростових процесів, що також корелювало зі зниженням інтенсивності фотосинтезу. За інокуляції рослин збудниками за п.о. насіння Мо вміст ІОК зменшувався більше, ніж за інокуляції інтактних рослин.

Відомо, що фенольні сполуки виявляють антимікробні й антиоксидантні властивості, захищають тканини рослин від фітопатогенних інфекцій (включно з бактеріями, грибами і вірусами) та основних абіотичних стресорів (посухи, засолення, ультрафіолетового випромінювання) внаслідок захисту тканин від активних форм кисню [31–33].

Вміст фенольних сполук у тканинах рослин сої зростав у всіх дослідних варіантах: п.о. Мо + фітоплазма, п.о. Мо + бактеріальний збудник — на 47,8 %; бактеріальний збудник — на 43,5 %; ВЗМК — на 36,9 %; фітоплазма — на 25,7 %; п.о. Мо + ВЗМК — на 25,2 %; п.о. Мо — на 22,2 % (рис. 2).

Важливо зазначити, що рослини сої, інфіковані фітоплазмою і бактеріальним збудником за п.о. Мо, мали вищий вміст фенольних сполук у листках, ніж інфіковані рослини без обробки. Проте за

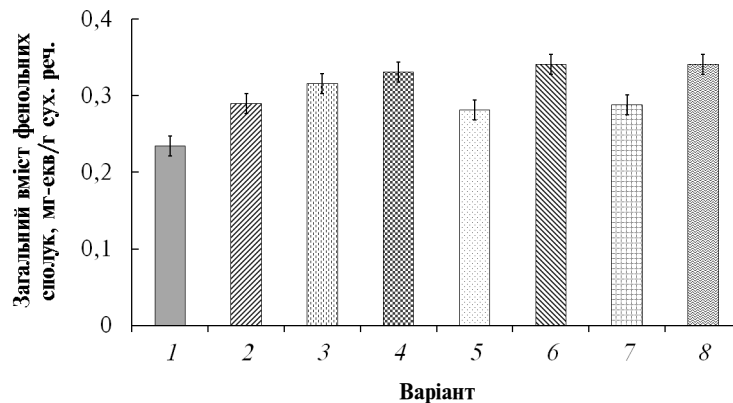


Рис. 2. Загальний вміст фенольних сполук у тканинах листків сої за інокуляції фітопатогенами й передпосівної обробки насіння нанохелатами молібдену

інфікування рослин ВЗМК вміст фенольних сполук становив 0,32 мг-екв/г сухої речовини проти 0,29 за п.о. Мо + ВЗМК, тобто подібної тенденції не спостерігали, хоча у варіанті з п.о. Мо інтактних рослин вміст фенольних сполук був також більшим, ніж у листках рослин контрольного варіанта.

Отже, за умов комбінованого стресу, спричиненого підвищеними температурами і фітопатогенним інфікуванням, обробка насіння нанохелатами молібдену виконувала регуляторну функцію щодо рослинного метаболізму, підвищувала стійкість до деструктивної дії фітопатогенного ураження.

Автори щиро вдячні доктору біологічних наук, професору, провідному науковому співробітнику відділу фізіології та екології фотосинтезу Інституту фізіології рослин і генетики НАН України Д.А. Кірізію за допомогу у визначенні інтенсивності фотосинтезу, дихання і транспірації та доктору біологічних наук, старшому науковому співробітнику відділу загальної і ґрунтової мікробіології Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України Л.О. Білявській за консультативну допомогу у визначенні фітогормонального статусу рослин.

REFERENCES

- Ohyama, T., Tewari, K., Ishikawa, S., Tanaka, K., Kamiyama, S., Ono, Y., Hatano, S., Ohtake, N., Sueyoshi, K., Hasegawa, H., Sato, T., Tanabata, S., Nagumo, Y., Fujita, Y. & Takahashi, Y. (2017). Role of nitrogen on growth and seed yield of soybean and a new fertilization technique to promote nitrogen fixation and seed yield soybean — the basis of yield, biomass and productivity. Minobu Kasai, Intech Open, pp. 153-185. <https://doi.org/10.5772/66743>. Available from: <https://www.intechopen.com/chapters/53538>
- Petrichenko, V.F., Patika, V.P., Pasichnik, L.A., Zhitkevich, N.V., Gulyaeva, G.B., Tokovenko, I.P., Korobkova, K.S., Lazarenko, L.M., Gnatyuk, T.T., Litvinchuk, O.O., Zaharova, O.M., Kirilenko, L.V., Demchenko, O. A., Babenko, L.P., Kirichenko, A.M., Kornilychuk, O.V., Ivanyuk, S.V., Kolisnik, S.I., Kobak, S.Ya., Zadorozhnyi, V.S. Kots, S.Ya., Mamenko, P.M., Pisarenko, P.V., Bilyavska, L.G., Bilyavskiy, Yu.V., Sherepitko, D.V., Bzhozovska, A., Kalinichenko, A.V., Boyko, O.A. & Pida, S.V. (2016). Hvorobi

- soyi: monitoring, diagnostika, zahist. Za red. akad. NAAN V.F. Petrichenka, V.P. Patiki. Vinnitsya: Vindruk [in Ukrainian].
3. Cardoso, B.M., Lazarini, E., Moreira, A., Moraes, L.A.C., Santos, F.L.D. & Dameto, L.S. (2021). Effect of foliar molybdenum application on seed quality of soybean cultivars. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 52, No. 6, pp. 666-672. <https://doi.org/10.1080/00103624.2020.1862164>
 4. Kaiser, B.N., Gridley, K.L., Brady, J.N., Phillips, T. & Tyerman, S.D. (2005). The role of molybdenum in agricultural plant production. *Ann. Bot.*, 96, Is. 5, pp. 745-754. <https://doi.org/10.1093/aob/mci226>
 5. Rana, M.S., Bhandana, P., Imran, M., Saleem, M.H., Moussa, M.G., Khan, Z., Khan, I., Alam, M., Abbas, M., Binyamin, R., Afzal, J., Syaifudin, M., Din, I.U., Younas, M., Ahmad, I., Shah, Md. A. & Hu, Ch. (2020). Molybdenum potential vital role in plants metabolism for optimizing the growth and development. *Ann Environ. Sci. Toxicol.*, 4, No. 1, pp. 32-44. <https://doi.org/10.17352/aest.000024>
 6. Kaplunenko, V.G., Kosinov, N.V., Bovsunovskiy, A.N. & Cherniy, S.A. (2008). Nanotehnologii v selskom hozyaystve. *Zhurnal Zerno*, No. 4, pp. 47-55 [in Russian].
 7. Fotosintez i bioproduktivnost: metodyi opredeleniya (1989). Pod. red. A.T. Mokronosova. *Moskov: Agropromizdat* [in Russian].
 8. Savinskiy, S.V., Kofman, I.Sh., Kofanov, V.I. & Stasevskaya, I.L. (1987). Metodicheskie podhody k opredeleniyu fitogormonov s pomoschyu spektrodensitometricheskoy tonkosloynoy hromatografii. *Fiziol. i biohim. kult. rast.*, 19, No. 2, pp. 210-215 [in Russian].
 9. Folin, O. & Ciocalteu, V. (1927). On tyrosine and tryptophane determinations in proteins. *J. Biol. Chem.*, 73, No. 2, pp. 627-650.
 10. Singleton, V.L. & Rossi, J.A. (1965). Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdicphoungstic acid reagent. *Amer. J. Enol. Vitic.*, 16, pp. 144-158.
 11. Dospekhov, B.A. (1985). *Metodika polevogo opyta*. *Moskov: Kolos* [in Russian].
 12. Shadchina, T.M., Gulyaev, B.I., Kiriziy, D.A., Stasik, O.O., Pryadkina, G.O. & Storozhenko, V.O. (2006). Regulation of photosynthesis and productivity of plants. Physiological and ecological aspects. *Kyiv: Ukrainian Phytosociological Center* [in Ukrainian].
 13. Ohnishi, M., Furutani, R., Sohtome, T., Suzuki, T., Wada, S., Tanaka, S., Ifuku, K., Ueno, D. & Miyake, C. (2021). Photosynthetic parameters show specific responses to essential mineral deficiencies. *Antioxidants (Basel)*, 10, No. 7, p. 996. <https://doi.org/10.3390/antiox10070996>.
 14. Imran, M., Hu, C., Hussain, S., Rana, M.S., Javaria, M.R., Aziz, A.O., Elyamine, A.M., Farag, M.A. & Sun, I.X. (2019). Molybdenum-induced effects on photosynthetic efficacy of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under different nitrogen sources are associated with nitrogen assimilation. *Plant Physiol. Biochem.*, 141, pp. 154-163. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.05.024>
 15. Bambara, S. & Ndadkemi, P.A. (2009). Effects of Rhizobium inoculation, lime and molybdenum on photosynthesis and chlorophyll content of *Phaseolus vulgaris* L. *Afr. J. Microbiol. Res.*, 3, No. 11, pp. 791-798. Available online <http://www.academicjournals.org/ajmr>
 16. Qin, S., Hu, C., Tan, Q. & Sun, X. (2017). Effect of molybdenum levels on photosynthetic characteristics, yield and seed quality of two oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars. *Soil Science and Plant Nutrition*, 63, No. 2, pp. 137-144. <https://doi.org/10.1080/00380768.2017.1286232>
 17. Wu, S., Hu, C., Tan, Q., Nie, Z. & Sun, X. (2014). Effects of molybdenum on water utilization, antioxidative defense system and osmotic-adjustment ability in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 83, pp. 365-374. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.08.022>
 18. Aspinwall, M.J., Drake, J.E., Courtney, Company, Varhammar A., Ghannoum, O., Tissue, D.T., Reich, P.B. & Tjoelker, M.G. (2016). Convergent acclimation of leaf photosynthesis and respiration to prevailing ambient temperatures under current and warmer climates in *Eucalyptus tereticornis*. *New Phytologist*, 212, Is. 2, pp. 354-367. <https://doi.org/10.1111/nph.14035>

19. Ayub, G., Smith, R.A., Tissue, D.T. & Atkin, O.K. (2011). Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO₂ and growth temperature. *New Phytologist*, 190, Is. 4, pp. 1003-1018. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03673.x>
20. Sadok, W., Lopez, J.R. & Smith, K.P. (2021). Transpiration increases under high-temperature stress: Potential mechanisms, trade-offs and prospects for crop resilience in a warming world. *Plant, Cell & Environment*. Special Issue: Heat Waves, 44, No. 7, pp. 2102-2116. <https://doi.org/10.1111/pce.13970>
21. Murray, R.R., Embrow, M.S., Hetherington, A.M. & Foster, G.D. (2016). Plant virus infections control stomatal development. *Sci Rep.*, 6, p. 34507. <https://doi.org/10.1038/srep34507>
22. McLachlan, D.H., Kopischke, M. & Robatzek, S. (2014). Gate control: guard cell regulation by microbial stress. *New Phytol.*, 203, Is. 4, pp. 1049-1063. <https://doi.org/10.1111/nph.12916>
23. Zeng, W., Melotto, M. & He, S.Y. (2010). Plant stomata: a checkpoint of host immunity and pathogen virulence. *Curr Opin Biotechnol.*, 21, No. 5, pp. 599-603. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.05.006>
24. Emenecker, R.J. & Strader, L.C. (2020). Auxin-abscisic acid interactions in plant growth and development. *Biomolecules*, 10, No. 2, p. 281. <https://doi.org/10.3390/biom10020281>
25. Haruta, M., Gray, W.M. & Sussman, M.R. (2015). Regulation of the plasma membrane proton pump (H⁺-ATPase) by phosphorylation. *Curr Opin Plant Biol.*, 28, pp. 68-75. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.09.005>
26. Takahashi, K., Hayashi, K. & Kinoshita, T. (2012). Auxin activates the plasma membrane H⁺-ATPase by phosphorylation during hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 159, No. 2, pp. 632-641. <https://doi.org/10.1104/pp.112.196428>
27. Denance, N., Sanchez-Vallet, A., Goffner, D. & Molina, A. (2015). Disease resistance or growth: The role of plant hormones in balancing immune responses and fitness costs. *Frontiers in Plant Science*, 4, p. 155. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00155>
28. Balfagon, D., Zandalinas, S.I. & Gomez-Cadenas, A. (2019). High temperatures change the perspective: Integrating hormonal responses in citrus plants under co-occurring abiotic stress conditions. *Physiol. Plant*, 165, Is. 2, Special Issue: Stress Combination, pp.183-197. <https://doi.org/10.1111/ppl.12815>
29. Suzuki, N., Rivero, R.M., Shulaev, V., Blumwald, E. & Mittler, R. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol.*, 203, No. 1, pp. 32-43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>
30. Suzuki, N., Bassil, E., Hamilton, J.S., Inupakutika, M.A., Zandalinas, S.I., Tripathy, D., Luo, Y., Dion, E., Fukui, G., Kumazaki, A., Nakano, R., Rivero, R.M., Verbeck, G.F., Azad, R.K., Blumwald, E. & Mittler, R. (2016). ABA is required for plant acclimation to a combination of salt and heat stress. *PLoS One*, 11, No. 1, e0147625. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147625>
31. Babenko, L.M., Smirnov, O.E., Romanenko, K.O., Trunova, O.K. & Kosakivska, I.V. (2019). Phenolic compounds in plants: biogenesis and functions. *Ukr. Biochem. J.*, 91, Is. 3, pp. 5-18. <https://doi.org/10.15407/ubj91.03.005>
32. Kumar, S., Abedin, M.M., Singh, A.K. & Das, S. (2020). Role of phenolic compounds in plant-defensive mechanisms. In: Lone, R., Shuab, R., Kamili, A. (eds.). *Plant Phenolics in Sustainable Agriculture*. Springer, Singapore, pp. 517-532. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_22
33. Smirnov, O.E., Kosyan, A.M., Pryimak, Yu., Kosyk, O.I. & Taran, N.Yu. (2021). Organo-specific accumulation of phenolic compounds in a buckwheat seedlings under aluminium-acid stress. *Ukr. Biochem. J.*, 93, Is. 1, pp. 75-81. <https://doi.org/10.15407/ubj93.01.075>

Received 07.02.2022

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHANGES IN SOYBEEN PLANTS
UNDER INFLUENCE OF PHYTOPATHOGENIC MICROORGANISMS AND
PRESOWING TREATMENT OF SEEDS WITH MOLIBDENUM NANOCHELATES

H.B. Huliaieva, I.P. Tokovenko, T.T. Hnatiuk, M.M. Bogdan, V.P. Patyka

D.K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of
Ukraine
154 Akademika Zabolotnogo St., Kyiv, 03143, Ukraine
e-mail: ab_k@ukr.net

Under the conditions of pot experiment, the effect of soybean plants inoculation by various phytopathogens (WSMV, *Acholeplasma laidlawii* and *Xantomonas axonopodis* pv. *glycines*) and pre-sowing treatment with nanochelates of Mo was studied. Inhibition of leaves photosynthetic activity was established in all experimental variants. At the same time, the dark respiration rate increased in the variants with WSMV inoculation and bacterial pathogen, and presowing treatment with nanochelates of Mo and inoculation with WSMV. The leaf transpiration increased most significantly under inoculation of *X. axonopodis* pv. *glycines* and most significantly decreased under inoculation WSMV, as well as in variants presowing Mo treatment + WSMV, and presowing Mo treatment + *X. axonopodis* pv. *glycines*. In leaves of plants infected by phytoplasma and bacterial pathogen, content of phytohormones IAA and ABA decreased, and infected with WSMV — increased significantly. However, under presowing treatment of soybean by Mo nanochelates reduced content of both phytohormones in leaves was observed, which can be explained by the prolonged effect of elevated air temperature during the growing season, that during day reached 30 °C or more. Presowing treatment with Mo nanochelates under inoculation by phytoplasma and WSMV caused a decrease in the IAA and ABA content in leaves, while bacterial inoculation caused the decrease of IAA content with increase of ABA content in the leaves. Increase of phenolic compounds content in leaf tissues was observed in all experimental variants. Thus, under the conditions of combined stress, caused by elevated temperatures and phytopathogenic infection, treatment with Mo nanochelates performed a regulatory function in relation to plant metabolism, helping to increase resistance to the destructive effects of phytopathogenic infection.

Key words: *Acholeplasma laidlawii*, phytoplasma, WSMV, *Xantomonas axonopodis* pv. *glycines*, photosynthesis, phytohormones, phenolic compounds.