

ПРИРОДНИЧІ НАУКИ

Біологія і біохімія

УДК 581.1:633.11:577.175.1:632.3

DOI <https://doi.org/10.32782/NSER/2024-6.10>

ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ СТАТУС ТА ФЕРМЕНТАТИВНА АКТИВНІСТЬ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ЗА ДІЇ ВІРУСНОГО УРАЖЕННЯ

Богдан Михайло Михайлович

кандидат сільськогосподарських наук,
науковий співробітник лабораторії інновацій і трансферу технологій
Інституту мікробіології і вірусології імені Д.К. Заболотного
Національної академії наук України
ORCID ID: 0000-0002-4786-8558
Scopus author ID: 57221805192
Researcher ID: V-1330-2017

Стаття присвячена дослідженню формування зернової продуктивності пшениці за дії штучного інфікування вірусом смугастої мозаїки пшениці (ВСМП) на функціональні ланки рослинного організму: вміст фітогормонів ІОК і АБК та їх співвідношення, активність антиоксидантних ферментів в листках рослин осіннього і весняного висіву пшениці дворучки (озимої і ярої), структурні показники урожаю. Методи досліджень: мікробіологічні, молекулярно-генетичні, електронно-мікроскопічні, біометричні, статистичні. Результати. Наявність вірусу смугастої мозаїки пшениці в листках пшениці з ВСМП-симптомами підтверджено методом полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР). Виявлено, що співвідношення фітогормонів ІОК/АБК в листках змінювалося залежно від осіннього чи весняного посіву пшениці та інфікування ВСМП. Встановлено, що як за осіннього, так і весняного посіву пшениці м'якої спостерігалася загальна динаміка змін – збільшення активності антиоксидантних ферментів з 14 до 21 доби і зменшення на 28 добу в здорових і заражених рослинах. Дослідженнями встановлено істотне пригнічення величини основних структурних показників продуктивності пшениці м'якої за впливу ураження ВСМП – зменшення кількості продуктивних пагонів, висоти стебел, кількості колосків у колосі, довжини і кількості зерен у головному колосі, маси зерен головного і бокового колосу, маси 1000 зерен. Висновки. Встановлено, що здорові і вірус-інфіковані рослини пшениці озимо-ярої дворучки за різного способу посіву – осіннього або весняного – мали подібну динаміку змін вмісту фітогормонів у листках і активності антиоксидантних ферментів, але відрізнялося їх співвідношення. Виявлено, що за впливом на елементи продуктивності пшениці м'якої рослини, вирощені за різних сезонів посіву – навесні або восени, мали різну чутливість до вірусного ураження. Більшу толерантність до ураження ВСМП виявили рослини пшениці осіннього посіву (озимої).

Ключові слова: *Triticum aestivum L.*, ВСМП, фітогормони, каталаза, пероксидаза, елементи продуктивності.

Bohdan M. M. Phytohormonal status and enzymatic activity of common wheat under the action of virus infection

The article is devoted to the study of the formation of wheat grain productivity under the influence of artificial infection with wheat streak mosaic virus (WSMV) on the functional links of the plant organism: the content of phytohormones IAA and ABA and their ratio, the activity of antioxidant enzymes in the leaves of autumn and spring sowing of emmer wheat (winter and spring), structural indicators of the yield. Research methods: Microbiological, molecular genetics, electron microscopic, biometric, statistical. Results. The presence of wheat streak mosaic virus in wheat leaves with WSMV symptoms was confirmed by the polymerase chain reaction (PCR). It was found that the ratio of phytohormones IAA/ABA in the leaves changed depending on autumn or spring sowing of wheat and WSMV infection. It was established that both in autumn (winter) and spring (spring) sowing of common wheat, a general dynamic of changes was observed – an increase in the activity of antioxidant enzymes from 14 to 21 days and a decrease on day 28 in healthy and infected plants. The studies established a significant suppression of the value of the main structural indicators of productivity of common wheat under the influence of WSMV infection: a decrease in the number of productive shoots, stem height, number of spikelets in the spike, length, and number of grains in the main

spike, mass of grains of the main and lateral spike, mass of 1000 grains. Conclusions. It was established that healthy and virus-infected plants of winter-spring wheat under different sowing methods – autumn or spring – had similar dynamics of changes in the content of phytohormones in leaves and the activity of anti-oxidant enzymes but differed in their ratio. It was found that, in terms of the effect on productivity elements of common wheat grown in different sowing seasons – in spring or autumn – had different sensitivity to viral infection. Greater tolerance to infection by WSMV was found in autumn-sown (winter) wheat plants.

Key words: *Triticum aestivum L., WSMV, phytohormones, catalase, peroxidase, productivity elements.*

Постановка проблеми та її актуальність.

Відомо, що процеси росту і розвитку рослин відбуваються завдяки тісній взаємодії різних регуляторних систем. Змінами фітогормонального статусу – співвідношення активуючих та інгібуючих фітогормонів – опосередковується також вплив певних чинників на фізіологічні процеси в рослинах, зокрема пшениці. До гормонів стимулюючої природи, що регулюють ріст і морфогенез тканин належать ауксини і цитокиніни [6]. Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) стимулює ріст розтяганням, утворення додаткових коренів, регулює апікальну домінанту та виконує інші важливі функції. Відома участь ауксинів у процесах росту, диференціації клітин, активації росту розтяганням ізольованих листків, регуляції азотного живлення, посиленні інтенсивності фосфорилування, синтезі АТФ, стимуляції синтезу Рубіско та активуванні фотосинтезу [4, 6].

Як правило, рання реакція на дію стресорів різної природи виявляється майже одночасним збільшенням вмісту в клітинах сигнальних посередників активних форм кисню (АФК) і стресових фітогормонів та гормоноподібних сполук (абсцизова кислота (АБК), саліцилова, жасмонова кислоти, етилен) [7]. АБК вважається одним із основних гормонів стресу, виконує роль інгібітора ростових процесів [11], але також бере участь у формуванні кореневої системи та насіннєвому дозріванні та проростанні. Встановлено, що у багатьох випадках посилення синтезу стресових фітогормонів є наслідком індукованої стресором активації сигнальних систем. Водночас передача гормонального сигналу у геном здійснюється за допомогою сигнальних посередників [7]. Варто також підкреслити важливу роль фітогормонів в індукції та інтеграції захисних реакцій рослин як на дію фітопатогенів, так і у реакції рослин на біотичні і абіотичні стреси [2].

Вперше роль АБК за вірусного ураження була досліджена в контексті її впливу на накопичення ВТМ у *Nicotiana tabacum* і томатах. Показано, що АБК спричинює збільшення утворення калози, внаслідок чого рух вірусу обмежується [7]. З літературних джерел відомо, що АБК опосередковує захист рослин від вірусних інфекцій [8].

Одним із основних механізмів системної фітостійкості вважається утворення АФК, у тому числі пероксиду водню, який є субстратом для антиоксидантних ферментів, що забезпечують підтри-

мання фізіологічно нормального рівня окисних процесів у клітині [9, 24, 25].

Вірусне інфікування запускає низку змін, які суттєво порушують метаболізм рослини-хазяїна, що візуально виявляється у специфічних для даного вірусу симптомах хвороби [19, 26]. У цьому процесі фітогормони відіграють важливу роль. Виявлено, що вірусні симптоми часто нагадують фенотипи мутантів із порушенням біосинтезу, передачі сигналів або транспорту гормонів [7]. Alazem & Lin виявили, що саліцилова кислота, цитокиніни та брасіностероїди переважно діють позитивно на захист рослин від вірусів, тоді як ауксини, етилен та жасмонова кислота впливають негативно [7]. У роботі de Haro et al. було виявлено, що деякі фітогормони викликають вірусоподібні симптоми [15].

Продуктивність пшениці та поліпшення окремих її елементів залежить як від вмісту мінеральних поживних компонентів у ґрунті, погодно-кліматичних умов, так і від ураженості посівів фітопатогенними мікроорганізмами, у тому числі вірусами [3]. Важливо, що у разі вірусного ураження немає ефективних заходів захисту рослин, тому вірусні хвороби частіше всього попереджають шляхом контролю комах-шкідників, бур'янів – резерваторів вірусних хвороб, посіву чистого насіння і стійкості сорту, хоча це не дає стовідсоткового результату [1]. Так, у роботі Perry et al. було виявлено, що зростання величини захворюваності вірусом жовтої карликовості ячменю (ВЖКЯ) корелювало зі зниженням врожайності трьох сортів м'якої червоної озимої пшениці при зараженні вірусом. Передбачувані втрати врожайності в дослідженнях у всіх сортах варіювали від 27 до 45 кг/га або від 0,34 до 0,55% на кожний відсоток зростання вірусної інфекції [23].

У дослідженні Choudhury et al. було показано значний вплив на фізіологічні і морфологічні ознаки та врожайність рослин пшениці за ураження ВЖКЯ, інюляцію яким проводили у фазу 2 справжніх листків, що найбільше діяло на три сприятливі генотипи, ніж на стійкий сорт [10]. У зв'язку із цим важливим фактором оцінки уражених рослин є параметри продуктивності рослин пшениці.

Тому метою нашої роботи є дослідження впливу ураження ВСМП на вміст і співвідношення ІОК і АБК, активність антиоксидантних

ферментів та елементи продуктивності пшениці м'якої за різних строків посіву.

Методи дослідження. Рослини пшениці *Triticum aestivum* L. сорту Зимоярка вирощували на дослідних ділянках Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного як осінній і весняний посів пшениці, оскільки сорт поєднує два типи розвитку – озимий та ярий – і є дворучкою. Схема досліду була такою. Дослід 1 (посів як озимої форми): 1 – здорові рослини (контроль); 2 – інфіковані рослини ВСМП. Дослід 2 (посів як ярої форми): 1 – інтактні рослини (контроль); 2 – інфіковані рослини ВСМП. Повторність досліду була 3-кратна.

Діагностику на наявність ВСМП проводили методом полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР). Загальну РНК екстрагували з 0,5 г листової тканини рослин із використанням комерційного набору AUGC-Gain. Постановку зворотної транскрипції з полімеразною ланцюговою реакцією (ЗТ-ПЛР) проводили з використанням Thermo Scientific RevertAid Reverse Transcriptase згідно з рекомендаціями виробника. Використовували WSMV – специфічні олігонуклеотидні праймери для ампліфікації фрагмента генів білка оболонки ВСМП: WSMV 1 (5'TGCGGAACTTATCGACAACA3'), WSMV 2 (5'AATCACACGCTGCCACAATA3'). Праймери призначені для ампліфікації продукту ДНК довжиною 404 п.н. Для ПЛР 2 мкл матричної геномної ДНК ампліфікували в 25 мкл загального об'єму, що містить 1 × реакційний буфер, 5 пмоль кожного праймера, 0,3 мМ dNTP, 1,25 U TaqDNA полімерази та воду без нуклеази. Реакції проводили за таких умов: 3 хв денатурація при 95°C, термоциклування протягом 35 циклів (1 хв при 94 °C, 1 хв при 60 °C і 1 хв 30 с при 72 °C), закінчуючи остаточним розширенням при 72 °C протягом 10 хв. Продукти ПЛР візуалізували в 1,5% агарозному гелі з ДНК-маркерами з ТВЕ-буфером і броміду етидієм (0,5 мг мл⁻¹) і візуалізували в УФ-світлі [21].

Дослідження морфології і модальної величини вірусних часток в очищених вірусних рослинних екстрактах рослин пшениці проводили з використанням трансмісійного електронного мікроскопу (JEM 1400 JEOL Ltd., Японія). Вірусомісний матеріал наносили на мідні сіточки з формваровою плівкою і після 60 с адсорбції відмивали у краплі дистильованої води. Потім висушували протягом 1 хв за кімнатної температури та контрастували 1% водним розчином ураніл-ацетату.

Зараження проводили методом механічної інокуляції листків свіжоприготовленим вірусомісним матеріалом із попереднім опудрюванням карборундом. Виділення вірусного матеріалу проводили шляхом гомогенізації свіжозрізаних листків хворих рослин з чіткими симптомами ВСМП із додаванням 0,1 М фосфатного буферу рН 7,0.

Рослинний гомогенат фільтрували через капронове сито та використовували для механічного зараження рослин. Інфікування рослин здійснювали пальцями в одноразових рукавичках, змочених в інокулюмі. Надлишок інокулюму змивали водою.

Для визначення вмісту фітогормонів – ІОК і АБК – використовували метод кількісної спектроденситометричної тонкошарової хроматографії. Відцентрифуговані екстракти випарювали під вакуумом при 40–45 °C, сухий залишок розчиняли в 1–2 мл етанолу, переносили в мікропробірки і знову центрифугували. Попереднє очищення і концентрування фітогормонів проводили на пластинках із силікагелем марки «Сорбфіл» ПТСХ-АФ-А-УФ у суміші розчинників, застосованих послідовно: хлороформ, 12,5% водний аміак, етилацетат: оцтова кислота (20 : 1). Очищені таким чином екстракти індольних сполук розділяли на пластинках з силікагелем на фользі Supelco, № 56524, F254 (Sigma-Aldrich, Німеччина). Використовували суміш хлороформ : етилацетат : оцтова кислота (100 : 100 : 1). Кількісне детектування фітогормонів здійснювали за допомогою скануючого спектросенситометра «Сорбфіл» [5].

Дослідження фітогормонального статусу рослин пшениці озимої ми проводили у фази колошіння, цвітіння, молочної стиглості, а пшениці ярої – кушіння, вихід у трубку, колосіння через 14, 21 і 28 діб після інфікування рослин ВСМП.

Активність антиоксидантних ферментів у листках пшениці визначали: каталази (КФ 1.11.1.6) – титрометричним методом і виражали у кількості O₂, що утворюється в результаті дії ферменту за 1 хв на 1 г сирової речовини (мл O₂ · г⁻¹ · хв⁻¹), а пероксидази (КФ 1.11.1.7) – за методом Бояркіна, виражали в умовних одиницях на 1 г⁻¹ · с⁻¹ сирової речовини тканини [17].

Елементи продуктивності урожаю досліджували у фазу повної стиглості зерна пшениці.

Статистичну обробку одержаних результатів виконували з використанням комп'ютерної програми Microsoft Excel. На діаграмах представлені похибки середньої арифметичної.

Результати дослідження. Методом ПЛР проведено аналіз наявності вірусу смугастої мозаїки пшениці в листках пшениці з ВСМП-симптомами (рис. 1), які використовували для інокуляції рослин. Очікувані розміри ампліфікованих фрагментів ДНК для ВСМП були 404 п.н.

Методом трансмісійної електронної мікроскопії в листках пшениці виявлено ниткоподібні вірусні частки розміром 700 × 14 нм (рис. 2).

Нашими дослідженнями встановлено, що на 14 добу після зараження рослин пшениці осіннього посіву (дворучки) вміст ІОК у листках інфікованих рослин ВСМП зростав у 1,3 раза порів-

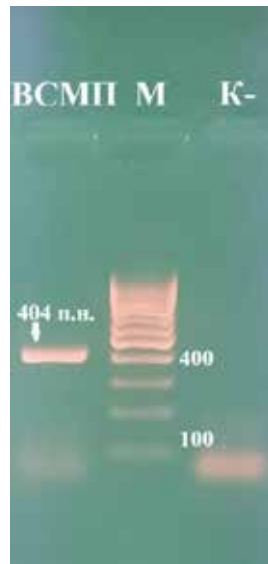


Рис. 1. Виявлення вірусу ВСМП методом ПЛР (в режимі ЗТ-ПЛР) у рослинах пшениці: ВСМП (з листків пшениці, польовий дослід, ВСМП); М – молекулярний маркер (CSL-MDNA-50BP DNA Ladder RTU); К- – негативний контроль

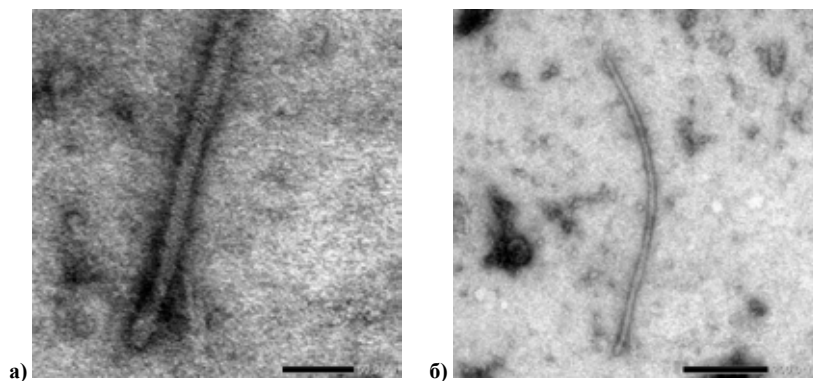


Рис. 2. Електронограма віріонів, виявлених у листках пшениці: 50 nm (а) і 200 nm (б) (JEM 1400 JEOL Ltd., Японія)

няно зі здоровими рослинами (рис. 3 а). Проте через 21 і 28 діб після інфікування ВСМП ми спостерігали поступове зниження вмісту ІОК у 2,1 та 4,4 раза відповідно (рис. 3 б). Вміст АБК на варіантах із зараженням ВСМП був більшим порівняно зі здоровими рослинами у 4,39 раза через 14 діб і на 7,1% через 21 добу, проте на 28 добу знижувався в 2 рази.

У листках пшениці весняного посіву ВСМП-інфікованих рослин порівняно з контролем збільшення вмісту ІОК спостерігалось протягом всього часу досліджень – 14, 21 і 28 діб після інфікування, а саме у 2,8, 3,62 і 1,94 раза відповідно (рис. 4 а).

Вміст АБК був більшим у листках інфікованих рослин на 14 і 21 добу після інфікування ВСМП у 3,0 і 2,4 раза та знижувався у 1,24 раза на 28 добу (рис. 4 б). Варто також відмітити, що у заражених

рослин з часом проявилися симптоми карликовості.

Отже, різний спосіб посіву озимо-ярої пшениці істотно впливав на динаміку вмісту ІОК у листках вірус-інфікованих рослин (був більшим за весняного посіву) та мав подібну тенденцію стосовно вмісту АБК, проте на 21 добу його вміст був суттєво більшим у рослин пшениці за весняного посіву. Імовірно, процес яровизації при осінньому посіві робить рослини більш толерантними до вірусної інфекції.

У роботі [15] виявлено, що в рослинах пшениці, ураженої MRCV з симптомами карликовості, зафіксовано зменшення транскриптів, що кодують ARFs, переносники ауксину PIN5, WATs та ін., дисбаланс фітогормонів, зокрема високий рівень ауксину, а також високі рівні сахарози у листках. Стосовно рівня АБК в роботі Davis et

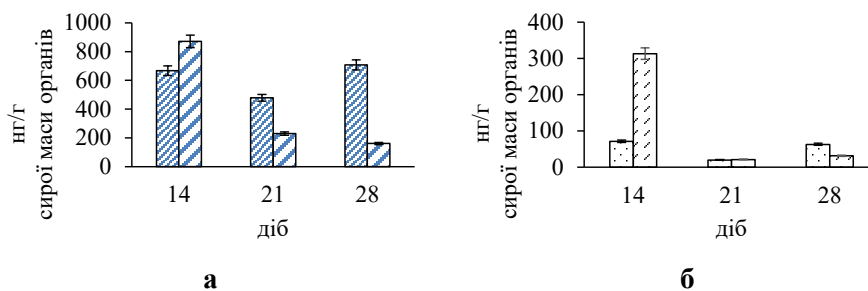


Рис. 3. Вплив інфікування рослин ВСМП пшениці (озимої) осіннього посіву на вміст (а) ІОК, (б) АБК: 1 – здорові рослини (контроль); 2 – інфіковані рослини ВСМП; (польовий дослід, 2017–2018 рр.)

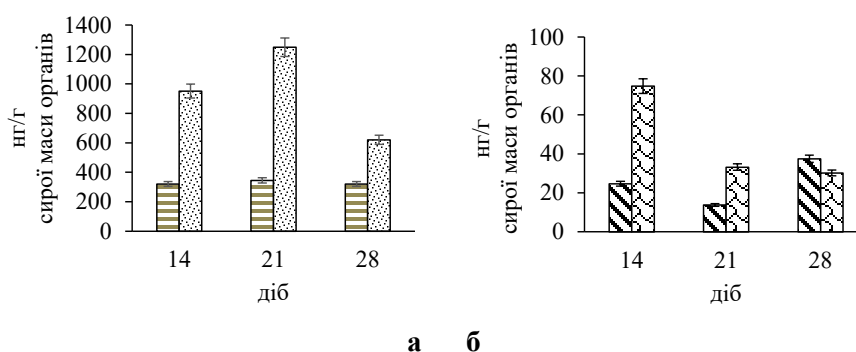


Рис.. 4. Вплив інфікування ВСМП рослин пшениці (ярої) весняного посіву на вміст (а) ІОК, (б) АБК: 1 – здорові рослини (контроль); 2 – інфіковані рослини ВСМП (польовий дослід, 2018 р.)

al було виявлено зростання рівня АБК за ураження рослин *T. aestivum* вірусами BYDV [13]. В іншому дослідженні [22] в чутливих рослинах ячменю, інокульованих BYDV, через 6 тижнів після зараження виявлено істотне збільшення АБК в листках, проте цього не виявлено в листках толерантного сорту ячменю. Було передбачено, що зниження росту рослин сприйнятливої сорту ячменю є наслідком накопичення АБК [22]. Крім того, АБК може діяти як фактор сприйнятливості до захворювань, спричинених збудниками пшениці та ячменю. Однак треба враховувати його сигнальну роль у захисних реакціях проти фітопатогенів або шкідників пшениці та ячменю [16]. Варто зазначити, що АБК призводить до надмірного продукування АФК, пригнічення росту рослин, старіння листків та змін у флоемі та ксилемі через зміни поглинання та провідності води, що може посилювати стійкість рослин до інфекції шляхом посилення негативних наслідків стресу або шляхом ініціації системної відповіді [12, 14, 16]. Однак виявлено, що АБК бере участь у стійкості до замерзання і висушування внаслідок низьких температур [20].

Встановлено, що співвідношення фітогормонів ІОК/АБК в листках змінювалося залежно від

осіннього чи весняного посіву пшениці та інфікування ВСМП. Співвідношення фітогормонів у листках пшениці осіннього посіву становило 9,4 : 1 проти 8,5 : 1 весняного посіву, тоді як за інфікування ВСМП співвідношення ІОК/АБК істотно знижувалося у листках озимої пшениці – до 2,8 : 1 і значно зростало в листках ярої пшениці – 20,5 : 1 (рис. 5).

Імовірно, відмінності у співвідношенні фітогормонів у листках за осіннього або весняного посіву пов'язані з тим, що за осіннього посіву пшениця проходила холодову акліматизацію протягом зимових місяців, що позначилося на її метаболізмі. Відомо, що при холодовій акліматизації в клітинах відбуваються значні фізіолого-біохімічні зміни, для зменшення осмотичного потенціалу клітин накопичуються значна кількість асимілятів (цукри, цукрові спирти, четвертинні амонійні сполуки, поліаміни, пролін), у мембрані зростає відсоток ненасичених жирних кислот, а в цитоплазмі і ядрі накопичуються специфічні структурні протеїни [18].

Наступним етапом нашого дослідження було визначення активності антиоксидантних ферментів у тканинах листків – каталази і пероксидази.

Відомо, що основним ферментом, що каталізує

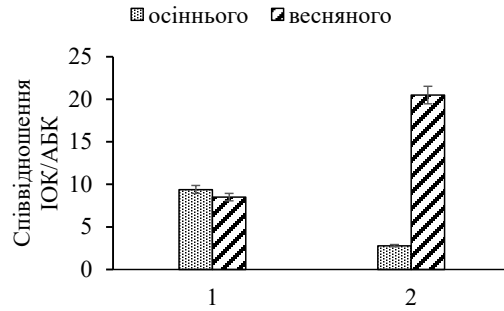


Рис. 5. Співвідношення ІОК/АБК у листках залежно від осіннього чи весняного посіву пшениці (озимої і ярої) та інфікування ВСМП: 1 – здорові рослини; 2 – інфіковані ВСМП (фаза колосіння, польовий дослід)

видалення АФК шляхом їх дисмутації на O_2 і H_2O_2 , є СОД. Далі каталаза (КФ 1.11.1.6) перетворює H_2O_2 на воду та O_2 , а пероксидаза (КФ 1.11.1.7) поглинає H_2O_2 в позаклітинному просторі, регулюючи окисно-відновний баланс клітин і підтримуючи їх життєздатність [24].

У наших дослідженнях виявлено збільшення активності обох антиоксидантних ферментів з 14 до 21 доби і зменшення на 28 добу. Це було загальною тенденцією щодо здорових і заражених рослин пшениці озимого посіву. Проте відмічено, що загальна ферментативна активність антиоксидантних ферментів вірус-інфікованих рослин була нижчою, ніж здорових рослин (рис. 6).

При цьому з 14 до 21 доби каталазна активність здорових рослин збільшувалася у 1,29 раза, а у вірус-інфікованих рослин – у 4,1 раза, що втричі більше. Через 28 діб каталазна активність вірус-інфікованих рослин була більшою у 1,73 раза, ніж через 14 діб, а здорових рослин – знижувалася (рис. 6 а), тоді як величина пероксидазної активності здорових рослин на 21 добу порівняно із 14 була більшою у 1,7 раза, ніж вірус-інфікованих, проте знижувалася на 28 добу (рис. 6 б).

Як і у випадку осіннього посіву пшениці, на

рослинах весняного посіву спостерігалася подібна загальна тенденція – динаміка збільшення активності антиоксидантних ферментів з 14 до 21 доби і зменшення на 28 добу (рис. 7).

У 1,15 раза і 3,9 раза відповідно збільшувалася каталазна активність листків здорових і вірус-інфікованих рослин з 14 до 21 доби, тоді як через 28 діб каталазна активність інтактних рослин знижувалася майже однаково: у 1,19, а вірус-інфікованих – у 1,21 раза (рис. 7 а). Пероксидазна активність на контролі зростала з 14 до 21 доби у 2 рази, а за вірусного інфікування – у 1,2 раза. На 28 добу пероксидазна активність на контролі була на рівні 14 доби, а за вірусного інфікування ВСМП знижувалася у 1,73 разів (рис. 7 б).

Надалі ми досліджували вплив осіннього чи весняного посіву та інфікування ВСМП на параметри продуктивності рослин пшениці м'якої (озимої і ярої).

Варто зазначити, що за вірусного зараження рослин пшениці (озимої) осіннього посіву істотно знизилася кількість продуктивних стебел (на 14,3%), кількість колосків головного колосу (на 21,4%), кількість зерен головного колосу (на 12,5%), маса зерен головного колосу (на 34,1%),

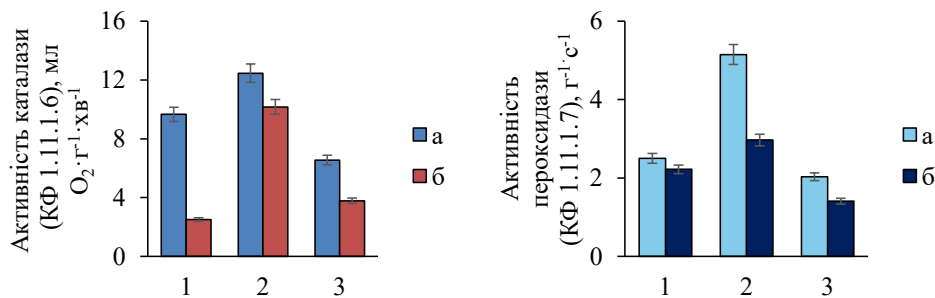


Рис. 6. Каталазна і пероксидазна активність клітин листків рослин пшениці (озимої) осіннього посіву за інфікування ВСМП: а – здорові рослини (контроль), б – інфіковані ВСМП; (фази: 1 – вихід у трубку; 2 – поч. колосіння; 3 – колосіння (польовий дослід, 2018 р.))

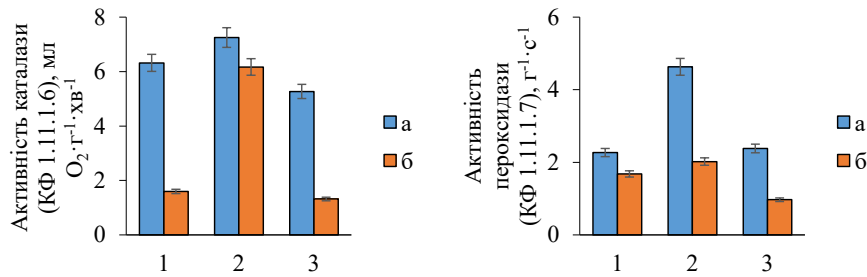


Рис. 7. Каталазна і пероксидазна активність клітин листків рослин весняного посіву (ярої) пшениці за інфікування ВСМІ: а – здорові рослини (контроль), б – ВСМІ; (фази: 1 – вихід у трубку; 2 – поч. колосіння; 3 – колосіння, мікропольовий дослід, 2018 р.).

Таблиця 1

Елементи продуктивності пшениці (озимої) осіннього посіву за вірусного ураження (польовий дослід, фаза повної стиглості зерна, 2017–2018 рр.)

Варіант дослід	Здорові рослини (контроль)	ВСМІ
Висота пагонів, см	73,0 ± 2,2	68,7 ± 2,1*
Кількість продуктивних стебел, шт.	2,8 ± 0,1	2,4 ± 0,07
Кількість колосків гол. колосу, шт.	14,0 ± 0,56	11,0 ± 0,44
Довжина гол. колосу, см	7,0 ± 0,28	6,7 ± 0,27*
Кількість зерен гол. колосу, шт.	28,0 ± 1,12	24,5 ± 0,98
Маса зерен гол. колосу, г	0,82 ± 0,03	0,54 ± 0,02
Маса 1000 зерен	31,6 ± 1,26	23,9 ± 0,94

Примітка: * – різниця з контролем достовірна при $P \leq 0,05$.

маса 1000 зерен (на 24,4%) (табл. 1).

Дослідженнями впливу вірусного ураження на елементи продуктивності пшениці м'якої за весняного посіву (ярої) виявлено істотне зниження висоти пагонів (на 11,13%), кількості продуктивних пагонів (на 13,6%), кількості колосків головного колосу (на 13,6%), довжина головного колосу (на 31,4%), кількість зерен головного колосу (у 2,4 раза), маса зерен головного колосу (у 3,1 раза), маса 1000 зерен (на 25,2%) (табл. 2).

Таким чином, вірусне ураження більш значно пригнічувало елементи продуктивності рослин

пшениці весняного посіву (ярої). Тобто рослини осіннього посіву (озимої) пшениці виявилися більш стійкі до вірусного інфікування.

Висновки. Встановлено, що здорові і вірус-інфіковані рослини пшениці озимо-ярої дворучки за різного способу посіву – осіннього або весняного – мали подібну динаміку змін вмісту фітогормонів у листках і активності антиоксидантних ферментів, але відрізнялося їх співвідношення.

Виявлено, що за впливом на елементи продуктивності пшениці м'якої рослини, вирощені за різних сезонів посіву – навесні або восени – мали

Таблиця 2

Елементи продуктивності пшениці (ярої) весняного посіву за дії вірусного ураження (польовий дослід, фаза повної стиглості зерна, 2018 р.)

Варіант дослід	Здорові рослини (контроль)	ВСМІ
Висота пагонів, см	77,3 ± 3,1	68,7 ± 2,75
Кількість продуктивних стебел, шт.	2,2 ± 0,08	1,9 ± 0,07*
Кількість колосків гол. колосу, шт.	15,9 ± 0,64	10,2 ± 0,41
Довжина гол. колосу, см	8,6 ± 0,34	5,9 ± 0,24
Кількість зерен гол. колосу, шт.	32,3 ± 1,29	13,2 ± 0,52
Маса зерен гол. колосу, г	1,31 ± 0,05	0,42 ± 0,02
Маса 1000 зерен	32,1 ± 1,28	24,8 ± 0,99

Примітка: * – різниця з контролем достовірна при $P \leq 0,05$.

різну чутливість до вірусного ураження. Більшу стійкість до ураження ВСМП виявили рослини пшениці осіннього посіву.

Подяка. Автор висловлює глибоку подяку д.б.н., пров.н.с. відділу антибіотиків І.В. Драгозову і д.б.н., ст.н.с. відділу загальної і ґрунтової мікробіології ІМВ ім. Д.К. Заболотного мікроскопу.

Л.О. Білявській за консультативну допомогу у визначенні фітогормонального статусу рослин. К.б.н., н.с. лабораторії біологічних полімерних сполук ІМВ ім. Д.К. Заболотного М.С. Харчуку в допомозі з визначенням наявності віріонів в очищеній тканині листка уражених вірусом рослин за допомогою трансмісійного електронного

Література:

1. Біотехнологічні методи захисту козлятника східного від фітопатогенних мікроорганізмів : наук.-метод. рек. НАН України, Ін-т мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного, Нац. ун-т біоресурсів і природокористування України. Київ : Компринт, 2021. 34 с.
2. Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Біологія»*. 2016. № 1(37). С. 27–41.
3. Комплексні хелатовані добрива у посівах пшениці: науково-методичні рекомендації. Київ : ТОВ «ЦП «КОМПРИНТ», 2016. 32 с.
4. Гормональна система рослин за дії важких металів / І.В. Косаківська, В.А. Васюк, Л.В. Войтенко, М.М. Щербатюк. Київ : Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 2022. 176 с.
5. Білявська Л.О., Надкернична О.В., Копилова О.Б. Біосинтез фітогормонів ґрунтовими грибами *Cladosporium cladosporioides*. *Мікробіологія*. 2017. № 79 (3). С.3–13.
6. Ярошенко М., Бреммер К., Шонбергер Х. Фітогормони та фітогормональна регуляція рослин. *Агроном : науково-виробничий журнал*. 2012. № 2. С. 40–43.
7. Alazem M., Lin N.S. Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions. *Mol Plant Pathol*. 2015. № 16 (5). P. 529–540. doi: 10.1111/mpp.12204.
8. Alazem M., Lin N.S. Antiviral roles of abscisic acid in plants. *Front Plant Sci*. 2017. № 8. P. 1–10.
9. Bolwell G.P. Wojtaszek P. Mechanisms for the generation of reactive oxygen species in plant defense – a broad perspective. *Physiol. Mol. Plant Pathol*. 1997. Vol. 51. P. 347–366.
10. Choudhury Sh., Larkin Ph., Meinke H., Hasanuzzaman M.D., Johnson P., Zhou M. Barley yellow dwarf virus infection affects physiology, morphology, grain yield and flour pasting properties of wheat. *Crop and Pasture Science*. 2019. 70. P. 16–25. <https://doi.org/10.1071/CP18364>.
11. Chen K., Li G.-J., Bressan R.A., Song C.-P., Zhu J.-K., Zhao Y. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *J. Integr. Plant Biol*. 2020. № 62. P. 25–54. <https://doi.org/10.1111/jipb.12899>.
12. Choudhury S., Hu H., Meinke H., Shabala S., Westmore G., Larkin P., Zhou M. Barley yellow dwarf viruses: Infection mechanisms and breeding strategies. *Euphytica*. 2017. № 213. P. 168. doi: 10.1007/s10681-017-1955-8.
13. Davis T.S., Bosque-Pérez N.A., Popova I., Eigenbrode S.D. Evidence for additive effects of virus infection and water availability on phytohormone induction in a staple crop. *Front. Ecol. Evol*. 2015. № 3. doi: 10.3389/fevo.2015.00114.
14. Dey S., Wenig M., Langen G., Sharma S., Kugler K.G., Knappe C., Hause B., Bichlmeier M., Babaeizad V., Imani J., et al. Bacteria-triggered systemic immunity in barley is associated with WRKY and ethylene responsive factors but not with salicylic acid. *Plant Physiol*. 2014. № 166. P. 2133–2151. doi: 10.1104/pp.114.249276.
15. de Haro LA, Arellano SM, Novák O, Feil R, Dumón AD, Mattio MF, Tarkowská D, Llauger G, Strnad M, Lunn JE, Pearce S, Figueroa CM, Del Vas M. Mal de Río Cuarto virus infection causes hormone imbalance and sugar accumulation in wheat leaves. *BMC Plant Biol*. 2019. № 19 (1). P. 112. doi: 10.1186/s12870-019-1709-y.
16. Gietler M, Fidler J, Labudda M, Nykiel M. Abscisic Acid-Enemy or Savior in the Response of Cereals to Abiotic and Biotic Stresses? *Int J Mol Sci*. 2020. № 21 (13). P. 4607. doi: 10.3390/ijms21134607.
17. Huliaieva H., Tokovenko I., Maksin V., Kaplunen V. and Kalinichenko A. Effect of nanoaquacitrates on physiological parameters of fodder galega infected with phytoplasma. *Ecol Chem Eng S*. 2018. № 25 (1). P. 153–168. doi: 10.1515/eces-2018-0011.
18. Kosovák., Prášil I.T., Vítámvás P. The relationship between vernalization- and photoperiodically-regulated genes and the development of frost tolerance in wheat and barley. *Biologia Plantarum*, 2008. № 52 (4). P. 601–615. doi: 10.1007/s10535-008-0120-6
19. Mandadi K.K., Scholthof K.-BG. Plant immune responses against viruses: how does a virus cause disease? *Plant Cell*. 2013. № 25 (5). P. 1489–1505. doi: 10.1105/tpc.113.111658.
20. Mantyla E., Lang V., Palva E.T. Role of Abscisic Acid in Drought-Induced Freezing Tolerance, Cold Acclimation, and Accumulation of LT178 and RAB18 Proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*. 1995. № 107 (1). P. 141–148. doi: 10.1104/pp.107.1.141.
21. Mishchenko L.T., Dunich A.A., Mishchenko I.A., Petrenkova V.P., Mukha T.I. Monitoring of Economically Important Wheat Viruses under Weather Conditions Change in Ukraine and Investigation of Seed Transmission of Wheat Streak Mosaic Virus. *Bulg. J. Agri. Sci*. 2018. № 24. P. 660–669.
22. Paulmann M.K., Kunert G., Zimmermann M.R., Theis N., Ludwig A., Meichsner D., Oelmüller R., Gershenzon J., Habekuss A., Ordon F., et al. Barley yellow dwarf virus infection leads to higher chemical defense signals and lower electrophysiological reactions in susceptible compared to tolerant barley genotypes. *Front. Plant Sci*. 2018. № 9. P.

145. doi: 10.3389/fpls.2018.00145.
23. Perry K.L., Kolb F.L., Sammons B., Lawson C., Cisar G., Ohm H. Yield Effects of Barley yellow dwarf virus in Soft Red Winter Wheat. *Phytopathology*. 2000. № 90(9). P. 1043–8. doi: 10.1094/PHTO.2000.90.9.1043.
24. Rajput V.D., Singh R.K., Verma K.K., Sharma L., Quiroz-Figueroa F.R., Meena M., Gour V.S., Minkina T., Sushkova S., Mandzhieva S. Recent Developments in Enzymatic Antioxidant Defence Mechanism in Plants with Special Reference to Abiotic Stress. *Biology* (Basel). 2021. № 10 (4). P. 267. doi: 10.3390/biology10040267.
25. Sachdev S., Ansari S.A., Ansari M.I., Fujita M., Hasanuzzaman M. Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. *Antioxidants*. 2021. № 10 (2). P. 277. <https://doi.org/10.3390/antiox10020277>.
26. Wang A. Dissecting the molecular network of virus-plant interactions: the complex roles of host factors. *Annu Rev Phytopathol*. 2015. № 53. P. 45. doi: 10.1146/annurev-phyto-080614-120001.

References:

1. Biotekhnolohichni metody zakhystu kozliatnyka skhidnoho vid fitopatohennykh mikroorhanizmiv (2021) [Biotechnological methods for protecting oriental goat's-foot trefoil from phytopathogenic microorganisms]: nauk.-metod. rek. NAN Ukrainy, In-t mikrobiolohii i virusolohii im. D. K. Zabolotnoho, Nats. un-t bioresursiv i pryrodokorystuvannia Ukrainy. Kyiv : Komprynt, 34 s. [in Ukrainian]
2. Voitenko, L.V., & Kosakivska, I.V. (2016). Polifunktsionalnyi fitohormon abtsyzova kyslota. [Polyfunctional phytohormone abscisic acid]. *Visnyk Kharkiv. nats. ahrar. un-tu. Ser. Bioloheia*, 1(37), S. 27–41 [in Ukrainian].
3. Kompleksni khelatovani dobrovya u posivakh pshenytsi (2016) [Complex chelated fertilizers in wheat crops] naukovometodychni rekomendatsii. K.: TOV "TsP "KOMPRYNT", 32 s. [in Ukrainian].
4. Kosakivska, I.V., Vasiuk, V.A., Voitenko, L.V., & Shcherbatiuk, M.M. (2022). Hormonalna systema roslyn za dii vazhkykh metaliv [Hormonal system of plants under the influence of heavy metals]. Kyiv: Instytut botaniky im. M. H. Kholodnoho, 176 s. [in Ukrainian].
5. Biliavska, L.O., Nadkernychna, O.V., & Kopylova, O.B. (2017). Biosyntezy fitohormoniv gruntovymy hrybamy *Cladosporium cladosporioides* [Biosynthesis of phytohormones by soil fungi *Cladosporium cladosporioides*] *Mikrobiol. Z.* 79(3), 3–13. [in Ukrainian].
6. Yaroshenko, M., Bremmer, K., & Shonberher, Kh. (2012). Fitohormony ta fitohormonalna rehuliatyia roslyn [Phytohormones and phytohormonal regulation of plants]. *Ahronom : naukovy-vyrobnychy zhurnal*, 2, 40–43 [in Ukrainian].
7. Alazem, M., & Lin, N.S. (2015). Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions. *Mol Plant Pathol*, 16(5), 529–540. doi: 10.1111/mpp.12204.
8. Alazem, M., & Lin, N.S. (2017). Antiviral roles of abscisic acid in plants. *Front Plant Sci.* 8(October), 1–10.
9. Bolwell, G. P., & Wojtaszek, P. (1997). Mechanisms for the generation of reactive oxygen species in plant defense – a broad perspective. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* Vol. 51. P. 347–366.
10. Choudhury, Sh., Larkin, Ph., Meinke, H., Hasanuzzaman, M. D., Johnson, P., & Zhou, M. (2019). Barley yellow dwarf virus infection affects physiology, morphology, grain yield and flour pasting properties of wheat. *Crop and Pasture Science*, 70, 16–25. <https://doi.org/10.1071/CP18364>.
11. Chen, K., Li, G.-J., Bressan, R.A., Song, C.-P., Zhu, J.-K. and Zhao, Y. (2020). Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *J. Integr. Plant Biol.* 62, 25–54. <https://doi.org/10.1111/jipb.12899>.
12. Choudhury, S., Hu, H., Meinke, H., Shabala, S., Westmore, G., Larkin, P., & Zhou, M. (2017). Barley yellow dwarf viruses: Infection mechanisms and breeding strategies. *Euphytica*, 213, 168. doi: 10.1007/s10681-017-1955-8.
13. Davis, T.S., Bosque-Pérez, N.A., Popova, I., & Eigenbrode, S.D. (2015). Evidence for additive effects of virus infection and water availability on phytohormone induction in a staple crop. *Front. Ecol. Evol.* 3 doi: 10.3389/fevo.2015.00114.
14. Dey, S., Wenig, M., Langen, G., Sharma, S., Kugler, K.G., Knappe, C., Hause, B., Bichlmeier, M., Babaeizad, V., Imani, J., et al. (2014). Bacteria-triggered systemic immunity in barley is associated with WRKY and ethylene responsive factors but not with salicylic acid. *Plant Physiol.* 166, 2133–2151. doi: 10.1104/pp.114.249276.
15. de Haro, L.A., Arellano, S.M., Novák, O., Feil, R., Dumón, A.D., Mattio, M.F., Tarkowská, D., Llauger, G., Strnad, M., Lunn, J.E., Pearce, S., Figueroa, C.M., Del Vas M., Mal de Río (2019). Cuarto virus infection causes hormone imbalance and sugar accumulation in wheat leaves. *BMC Plant Biol.* 22, 19(1), 112. doi: 10.1186/s12870-019-1709-y.
16. Gietler, M., Fidler, J., Labudda, M., & Nykiel, M. (2020). Abscisic Acid-Enemy or Savior in the Response of Cereals to Abiotic and Biotic Stresses? *Int J Mol Sci.* 29, 21(13), 4607. doi: 10.3390/ijms21134607.
17. Hulciaeva, H., Tokovenko, I., Maksin, V., Kaplunencko, V., & Kalinichenko, A. (2018). Effect of nanoaquacitrates on physiological parameters of fodder galega infected with phytoplasma ECOL CHEM ENG S. 25(1), 153–168. doi: 10.1515/eces-2018-0011.
18. Kosovák., Prášil I.T., & Vítámvás, P. (2008). The relationship between vernalization- and photoperiodically-regulated genes and the development of frost tolerance in wheat and barley. *Biologia Plantarum*, 52 (4), 601–615. DOI: 10.1007/s10535-008-0120-6.
19. Mandadi, K.K., & Scholthof, K.-BG. (2013). Plant immune responses against viruses: how does a virus cause disease? *Plant Cell*, 25(5), 1489–1505. doi: 10.1105/tpc.113.111658.
20. Mantyla, E., Lang, V., & Palva, E.T. (1995). Role of Abscisic Acid in Drought-Induced Freezing Tolerance, Cold Acclimation, and Accumulation of LT178 and RAB18 Proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 107(1),

- 141–148. doi: 10.1104/pp.107.1.141.
21. Mishchenko, L.T., Dunich, A.A., Mishchenko, I.A., Petrenkova, V.P., & Mukha, T.I. (2018). Monitoring of Economically Important Wheat Viruses under Weather Conditions Change in Ukraine and Investigation of Seed Transmission of Wheat Streak Mosaic Virus. *Bulg. J. Agri. Sci.*, 24, 660–669.
 22. Paulmann, M.K., Kunert, G., Zimmermann, M.R., Theis, N., Ludwig, A., Meichsner, D., Oelmüller, R., Gershenzon, J., Habekuss, A., Ordon F., et al. (2018). Barley yellow dwarf virus infection leads to higher chemical defense signals and lower electrophysiological reactions in susceptible compared to tolerant barley genotypes. *Front. Plant Sci.* 9, 145. doi: 10.3389/fpls.2018.00145
 23. Perry, K. L., Kolb, F. L., Sammons, B., Lawson, C., Cisar, G., Ohm, H. (2000). Yield Effects of Barley yellow dwarf virus in Soft Red Winter Wheat. *Phytopathology*, 90(9), 1043–8. doi: 10.1094/PHYTO.2000.90.9.1043.
 24. Rajput, V.D., Harish, Singh R.K., Verma, K.K., Sharma, L., Quiroz-Figueroa, F.R., Meena, M., Gour, V.S., Minkina, T., Sushkova, S., & Mandzheva, S. (2021). Recent Developments in Enzymatic Antioxidant Defence Mechanism in Plants with Special Reference to Abiotic Stress. *Biology (Basel)*. 26, 10(4), 267. doi: 10.3390/biology10040267.
 25. Sachdev, S., Ansari, S. A., Ansari, M. I., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2021). Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. *Antioxidants*, 10(2), 277. <https://doi.org/10.3390/antiox10020277>.
 26. Wang, A. (2015). Dissecting the molecular network of virus-plant interactions: the complex roles of host factors. *Annu Rev Phytopathol.* 53, 45. doi: 10.1146/annurev-phyto-080614-120001.
-