

УДК 58.036:577/.112/.152.1/19:582.542.11

ВПЛИВ ГІПЕРТЕРМІЇ НА СКЛАД І ВМІСТ ЦИТОКІНІНІВ, ФОТОСИНТЕТИЧНИХ ПІГМЕНТІВ У РІЗНИХ ЗА ОЗНАКОЮ ТЕРМОСТІЙКОСТІ СОРТІВ *GLYCINE MAX* (L.) MERR.

І.В. КОСАКІВСЬКА, К.М. ЯРОЦЬКА, Л.В. ВОЙТЕНКО, Л.М. БАБЕНКО

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: iryna.kosakivska@gmail.com*

Досліджено вплив гіпертермії на склад і вміст цитокінінів (ЦК) та фотосинтетичних пігментів (ФП) у коренях і пагонах контрастних за термостійкістю сортів *Glycine max* (L.) Merr., інокульованих активним штамом азотфіксувальних бактерій *Bradyrhizobium japonicum* 6346. Виявлено, що короткотривалий тепловий стрес (+40 °С, 2 год) на ранній стадії «тривоги» викликав неспецифічні реакції, серед яких збільшення пулу ЦК у надземній частині, зростання вмісту *транс*-зеатину (*транс*-З) й ізопентеніладенозину (іПА) в пагонах 35-добових рослин сої. Разом із цим виявлено специфічні зміни складу і вмісту ЦК, які залежали від сорту, органа рослини і наявності бульбочок з азотфіксувальними мікроорганізмами. Встановлено, що відсутність бульбочок на коренях негативно впливала на вміст і склад ЦК у рослинах сої. Зростання вмісту ЦК ізопентеніладенонового типу (іП-типу) в пагонах разом зі збільшенням вмісту хлорофілу *b* і суми хлорофілів *a + b* після гіпертермії є характерною ознакою посухостійкого сорту КиВін.

Ключові слова: *Glycine max* (L.) Merr., цитокініни, пігменти, гіпертермія.

В останні десятиліття у світовому аграрному виробництві триває своєрідний «соевий бум». Продукція соєвих бобів та обсяги їх переробки зростають у геометричній прогресії, бурхливо розвиваються біотехнології вирощування й переробки культури. Це зумовлено насамперед унікальністю хімічного складу насіння сої, яке містить цінні харчові білки, а також відносною дешевизною переробки рослинної сировини. Однак недостатня адаптивна пластичність генетичного матеріалу, що використовується на практиці, негативно позначається на зернобобовій продуктивності культури за посушливих умов, які характерні для більшості регіонів України. В умовах сучасного екологічного землеробства особливого значення набуває здатність бобових рослин до біологічної фіксації молекулярного азоту. Соє вступає в симбіоз з азотфіксувальними бактеріями, в результаті чого утворюється високоспеціалізований орган — азотфіксувальна коренева бульбочка, функціонування якої, серед інших чинників, регулюється фітогормонами [13, 26]. Однією з головних характеристик ризосферних, епіфітних і симбіотичних бактерій вважають синтез власних фітогормонів і взаємодію з гормональною системою рослини-хазяїна [17, 18, 22]. Ефективність функціонування бобово-ризобіального симбіозу визначається генотипами як бульбочкових бактерій, так і рослини-хазяїна [14]. Одним із го-

ловних класів фітогормонів є ЦК, які задіяні в індукції поділу клітин, регуляції транспорту метаболітів, диференціюванні хлоропластів, індукції морфогенезу стебла, затриманні процесу старіння тощо [30]. Головними сайтами синтезу ЦК є апікальні меристеми кореня [23]. Встановлено, що ЦК активують клітинний цикл, експресують низку генів ранньої нодуляції і тим самим регулюють утворення й ріст корневих бульбочок [24]. В окремих дослідженнях простежено чітку залежність між рівнем ЦК у рослини-хазяїна та інтенсивністю процесу нодуляції [19, 20]. Інокуляція за умов гіпотермії бульбочковими бактеріями *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae* позитивно впливала на вміст ЦК в коренях *Pisum sativum* L. [1]. Підтверджено участь ЦК не лише в регуляції органогенезу бульбочок, а й у контролі ризобіального інфікування через локальні і системні механізми [25]. Встановлено, що інокуляція насіння сої приводила до збільшення пулу цитокінінів у коренях і корневих бульбочках на початкових етапах формування та функціонування бобово-ризобіального симбіозу [6]. Визначено вміст зеатину в рослинах сої, насіння якої було інокульоване різними штамми й мутантами *Bradyrhizobium japonicum* [4]. Отже, є підстави вважати ЦК активними компонентами симбіотичних відносин. Проте вплив зовнішніх абіотичних стресорних чинників, зокрема високої температури, на ЦК бобових рослин досліджений слабо. Вміст фотосинтетичних пігментів — хлорофілів і каротиноїдів, особливості їх накопичення в рослинах за нормальних і стресових умов розглядають як важливу характеристику продуктивності аграрних культур [2, 16]. Співвідношення хлорофілів *a/b* вважають однією з ознак фотосинтетичної активності, а за стресових умов — використовують як маркер стійкості [11]. З'ясовано, що за високотемпературного стресу у видів роду *Solidago* L. збільшувався вміст хлорофілу *b* і зменшувалось співвідношення хлорофілів *a/b* [21]. У попередніх дослідженнях, проведених із контрастними за термостійкістю сортами *Triticum aestivum* L., ми виявили кореляцію між зростанням співвідношення хлорофілів *a/b*, спричиненим тепловим стресом, та ознакою жаростійкості сорту Ятрань 60, збільшенням цього співвідношення після короткотривалого холодого стресу та ознакою морозостійкості сорту Володарка [10, 11].

Метою нашої роботи було вивчення впливу гіпертермії на склад і вміст ЦК, ФП у контрастних за термостійкістю сортів *Glycine max* (L.) Merr., інокульованих активним штамом азотфіксувальних бактерій *Bradyrhizobium japonicum* 6346, для пошуку біотехнологічних шляхів використання фітогормонів для поліпшення стресостійкості рослин та застосування кількісних співвідношень ФП як маркерів при створенні нових високотехнологічних сортів аграрних культур.

Методика

Дослідження проводили з рослинами *Glycine max* (L.) Merr. посухостійкого сорту КиВін (оригінатор Інститут кормів та сільського господарства Поділля НААН) і холодостійкого сорту Подільська 416 (оригінатор Інститут агроєкології та біотехнології НААН). Інокулювали насіння сої бульбочковими бактеріями *Bradyrhizobium japonicum* 6346 (активний виробничий штам-стандарт) із музейної колекції штамів азотфіксувальних та асоціативних мікроорганізмів Інституту фізіології рослин і генетики НАН України.

Перед посівом насіння стерилізували упродовж 15 хв 70 %-м розчином етанолу, промивали проточною водою і протягом 1 год інкубува-

ли в суспензії бактерій *B. japonicum* 6346. Бактеріальний титр суспензії становив 10^7 клітин/мл. Рослини вирощували по 6–7 шт. (у трьох повтореннях) у посудинах з 1 кг піску, попередньо простерилізованих 20 %-м розчином H_2O_2 , за вологості субстрату 60 % повної вологоємності і природного освітлення. Джерелом компонентів мінерального живлення була суміш Гельригеля, яка містила 0,25 норми азоту, до неї добавляли мікроелементи молібден, бор, манган і мідь. Рослини для аналізу відбирали в період активного функціонування симбіотичного апарату (35-та доба). Для вивчення впливу гіпертермії 35-добові рослини піддавали короткотривалій (упродовж 2 год) дії температури $+40\text{ }^\circ\text{C}$.

Для визначення вмісту ЦК надземну частину й корені рослин без бульбочок і з азотфіксувальними бульбочками (контрольні й після теплового стресу) зважували на електронних вагах OHAUS Adventurer (Китай) по 30 мг у трьох повтореннях і заморожували в дипфрізері Jouan VX100 (Чехія) за температури $-82\text{ }^\circ\text{C}$.

Фракцію ЦК отримували за допомогою охолодженого 80 %-го етанолу з додаванням 1–2 крапель антиоксиданту (0,02 % діетилдитіокарбамату натрію). Спиртові екстракти випарювали до водного залишку й проморожували. Кислотність аліквоти розмороженого водного залишку доводили розчином 2 н HCl до pH 3,0 і центрифугували впродовж 30 хв за 15 000 g на центрифугі K-24 фірми «Janetski» (ФРН). ЦК екстрагували з надосадової рідини водонасиченим бутанолом у співвідношенні 1 : 1 за pH 8,0. Об'єднані бутанольні екстракти випарювали досуха на вакуумному ротаційному випарнику типу 350 p (ПНР) за температури $+60\text{ }^\circ\text{C}$, після чого проморожували. Фракції фітогормону додатково очищали методом іонообмінної хроматографії на колонках DOWEX 50Wx8 у H^+ -формі (елюція 0,1 н розчином аміаку) з наступним доочищенням методом тонкошарової хроматографії на пластинах Silica gel 60 F₂₅₄ фірми «Merck» (ФРН) у системі розчинників *n*-бутанол : аміак : вода (86 : 5 : 9). Зони хроматограм, які відповідали R_f стандартів *транс*- і *цис*-зеатину, зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну й ізопентеніладенозину, елюювали етанолом, після чого випарювали досуха [15].

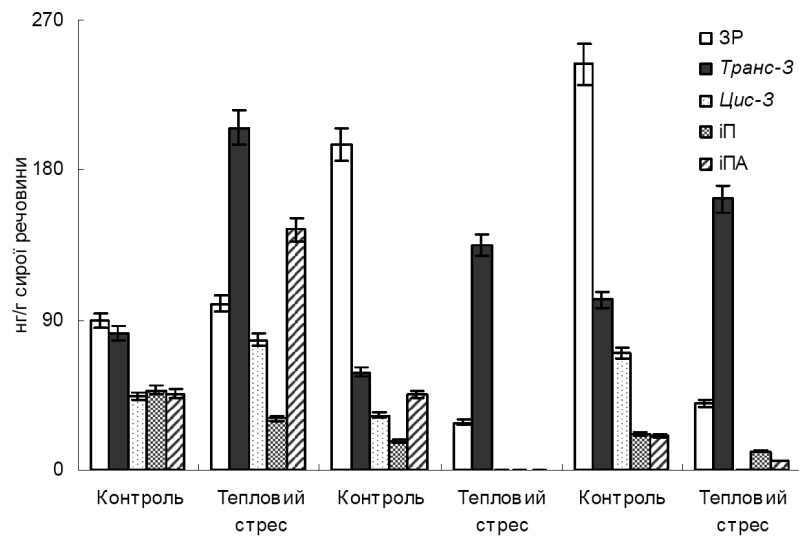
Ізоформи ЦК визначали аналітично методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США) на колонці Eclipse XDB-18 із параметрами $4,6 \times 250$ мм, розмір часточок становив 5 мкм. Ізоформи ЦК елюювали за аналітичної довжини хвилі детекції 269 нм зі швидкістю рухливої фази 0,5 мл/хв у системі розчинників метанол : вода : оцтова кислота (37 : 62,5 : 0,5). Для ідентифікації ЦК використовували немічені *цис*-3, *транс*-3, 3Р, іП й іПА фірми «Sigma» (США) і стандартний додатковий метод кількісного визначення. Хроматограми обчислювали за допомогою програмного забезпечення Chem Station (версія В. 03.01). Фотосинтетичні пігменти екстрагували ацетоном і визначали за методом, описаним у праці [29]. Досліди проводили в трьох біологічних і п'яти аналітичних повтореннях. Цифровий матеріал оброблений статистично за допомогою програм MS Excel 2002 і Origin 6.0. Вірогідність різниці оцінювали за критерієм Стьюдента за 5 %-го рівня значущості ($P \leq 0,05$).

Результати та обговорення

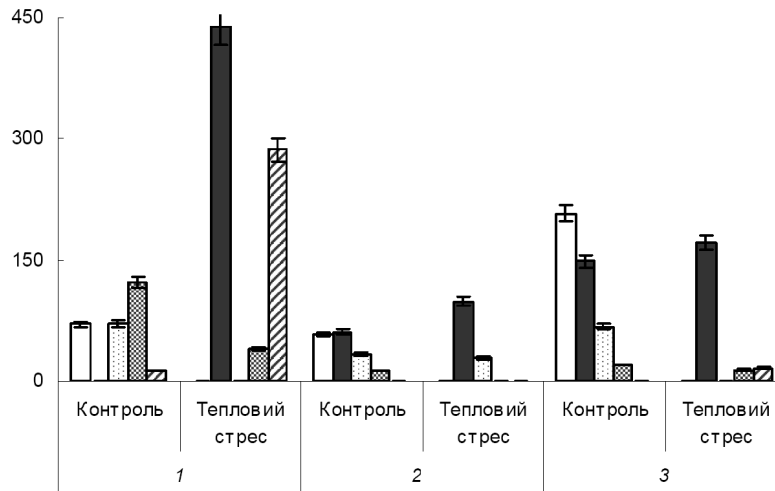
Температура як один із вирішальних екологічних чинників впливає на продуктивність аграрних культур. Гіпертермія провокує дестабілізацію

головних метаболічних процесів. Встановлено, що первинна реакція на стресор забезпечує короточасний захист рослини і в подальшому може впливати на формування спеціалізованої адаптації [7]. Реакції на абіотичні й біотичні стресорні впливи формуються за участю фітогормонів, які здатні діяти локально (у місці синтезу) або дистанційно.

Ми виявили, що в період активної азотфіксації (35-та доба) в контрольних умовах надземна частина й корені посухостійкого сорту КиВін містили п'ять ізоформ ЦК (рис. 1). Пул ізоформ ЦК у коренях із бульбочками в 1,5 раза перевищував пул у надземній частині рослин. При



a



b

Рис. 1. Вплив гіпертермії на вміст цитокінінів у 35-добових рослин *Glycine max* (L.) Merr. сортів КиВін (а) і Подільська 416 (б), інокульованих *Bradyrhizobium japonicum* 6346 (нг/г сирієї речовини):

ZP — зеатинрибозид; транс-3, цис-3 — транс-, цис-зеатин; iP — ізопентеніладенін; iPA — ізопентеніл-аденозин; 1 — надземна частина; 2 — корені без бульбочок; 3 — корені з азотфіксувальними бульбочками

цьому вміст ЗР у коренях був утричі більший порівняно з надземною частиною. Водночас кількість ЦК іП-типу переважала в надземній частині рослин сої. У коренях без бульбочок пул ЦК був у 1,3 раза нижчий, ніж за наявності останніх, проте перевищував пул ЦК у надземній частині рослин. Після короткотривалого теплового стресу пул ЦК у надземній частині істотно зростає переважно за рахунок *транс-3* та іПА. Натомість у коренях пул ЦК зменшувався, *цис-3* був відсутній, кількість ЗР зменшувалась у 6 разів на тлі збільшення кількості *транс-3*. У коренях без бульбочок вміст ЗР також зменшувався, кількість *транс-3* зростала, *цис-3*, іП та іПА були відсутні. Отже, після короткотривалого теплового стресу зменшувався загальний вміст ЦК у коренях, а пул фітогормону в надземній частині збільшувався, вміст *транс-3* й іПА зріс. У результаті порівняння вмісту і спектра ЦК у коренях з бульбочками і без них виявлено участь азотфіксувальних мікроорганізмів у продукуванні іП та іПА за умов гіпертермії в рослини-хазяїна (див. рис. 1, а).

В період активної азотфіксації (35-та доба) за контрольних умов у надземній частині рослин холодостійкого сорту Подільська 416 був відсутній *транс-3*, тоді як у коренях не виявлено іПА. Пул ізоформ ЦК у коренях з азотфіксувальними бульбочками був в 1,6 раза вищим, ніж у надземній частині. Вміст ЗР у коренях з бульбочками в 2,9 раза перевищував кількість ЗР у надземній частині. Водночас кількість ЦК іП-типу значно переважала в надземній частині, особливо іП. Після короткотривалого теплового стресу пул ЦК у надземній частині збільшився в 2,7 раза переважно за рахунок *транс-3* та іПА, тоді як у коренях із бульбочками пул ЦК удвічі зменшився. У коренях без бульбочок також не виявлено ЗР, кількість *транс-3* зростала, *цис-3*, навпаки, дещо зменшувалась, іП й іПА були відсутні. Отже, після короткотривалого теплового стресу в холодостійкого сорту Подільська 416, як і в посухостійкого сорту КиВін, зменшився вміст ЦК у коренях і збільшився в надземній частині, в якій з'явився *транс-3* і значно зріс вміст іПА. Загалом зміни кількісного вмісту ЦК в надземній частині рослин сорту Подільська 416 були виразнішими, ніж у сорту КиВін. Відсутність азотфіксувальних бульбочок на коренях негативно позначилась як на вмісті, так і спектрі ЦК. Як і в досліді із сортом КиВін, це продемонструвало позитивний вплив азотфіксувальних бульбочок на кореневій системі сої на вміст фітогормонів цитокінінової природи у рослини-хазяїна (див. рис. 1, б).

У працях інших дослідників зазначалось, що ефективність функціонування симбіотичної системи і синтез зеатину й ЗР у коренях сої тісно пов'язані між собою, при цьому вплив бактеризації на вміст гормону в коренях є визначальним незалежно від ефективності штамів-інокулянтів [5]. У попередніх наших дослідженнях встановлено, що інокульований активним штамом азотфіксувальних бактерій *V. japonicum* 6346 холодостійкий сорт Подільська 416 порівняно з посухостійким сортом КиВін виявився стійкішим до впливу агрокліматичних умов, що відбито в морфометричних і фізіолого-біохімічних показниках. Водночас найвищу симбіотичну активність виявляв посухостійкий сорт КиВін [9].

Відомо, що *транс-3* синтезується в коренях, а *транс-3*Р задіяний в акропетальному сигналінгу від кореня до пагона, тоді як флоемні цитокініни (іП-типу й *цис-3*) функціонують як базипетальні сигнали [27].

Зафіксовані нами зміни складу і вмісту ЦК підтвердили участь фітогормонів цього класу в індукованих гіпертермією реакціях. Так, зростання вмісту *транс*-З в надземній частині сої опосередковано свідчить про участь гормону в передачі сигналу від коренів до надземної частини у відповідь на гіпертермію. Відсутність азотфіксувальних бульбочок на коренях негативно вплинула на вміст і спектр ЦК в обох досліджених сортах. Спектр і вміст ізоформ ЦК у посухостійкого сорту КиВін виявились стійкішими до короткотривалої дії високої температури.

В наших попередніх дослідженнях [12] встановлено, що характерною ознакою жаростійкого сорту *Triticum aestivum* L. Ятрань 60 є збільшення в надземній частині проростків після теплового стресу вмісту ЦК іП-типу, що зазначалось у праці [28], які задіяні в забезпеченні функціонування білків фотосинтетичного апарату.

Вміст фотосинтетичних пігментів вважають показником стійкості рослин до дії температурних стресів [3, 8]. За контрольних умов вміст хлорофілів *a* і *b* був вищим у холодостійкого сорту Подільська 416. Після короткотривалого теплового стресу кількість хлорофілів, особливо *a*, у сорту Подільська 416 істотно зменшувалась, тоді як у сорту КиВін — залишалася без змін, а вміст хлорофілу *b* збільшувався на 30 % (рис. 2). Зростання вмісту хлорофілу *b* і суми хлорофілів *a+b* після гіпертермії у посухостійкого сорту КиВін корелювало зі стійкістю сорту до дії високої температури. Чіткі зміни зафіксовано після дії теплового стресу для співвідношення хлорофіли *a+b*/каротиноїди в обох досліджених сортів (таблиця). Загалом пігментний комплекс активно реагував на гіпертермію, що опосередковано вказує на участь фотосинтетичного апарату у формуванні первинної короткочасної адаптації.

Отже, на ранній стадії «тривоги» гіпертермія викликала неспецифічні реакції у контрастних за термостійкістю сортів сої, серед яких збільшення пулу ЦК у пагонах, зростання вмісту *транс*-З й іПА в надземній частині рослин. Окрім цього, специфічно змінювались склад і вміст ЦК, які залежали від сорту, органа рослини, наявності бульбочок

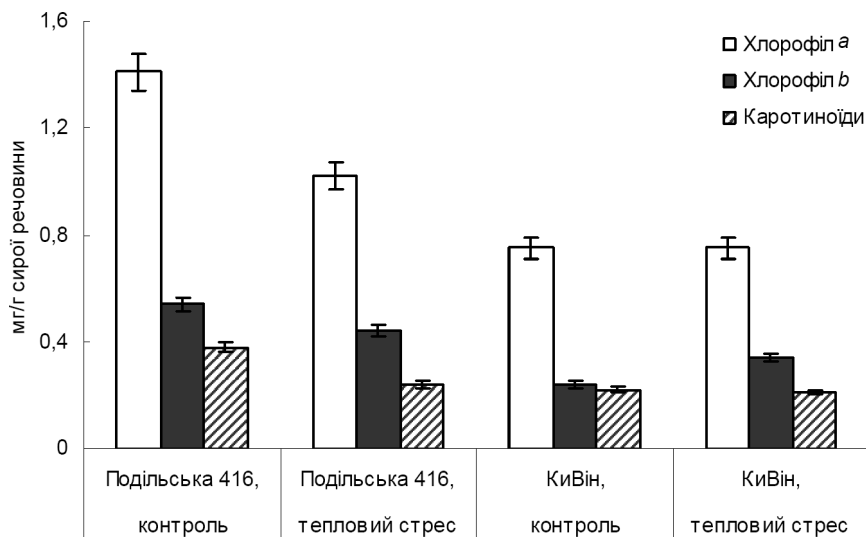


Рис. 2. Вплив гіпертермії на вміст фотосинтетичних пігментів у 35-добових рослин *Glycine max* (L.) Merr., інокульованих *Bradyrhizobium japonicum* 6346 (мг/г сирої речовини)

Вплив гіпертермії на співвідношення фотосинтетичних пігментів сортів Glycine max (L.) Merr., інокульованих активним штамом азотфіксувальних бактерій Bradyrhizobium japonicum 6346

Зразок	Хлорофіли <i>a+b</i>	Хлорофіли <i>a/b</i>	Хлорофіли <i>a+b</i> / каротиноїди
Подільська 416 (контроль)	1,95	2,62	5,13
Подільська 416 (+40 °С, 2 год)	1,46	2,31	6,08
КиВін (контроль)	0,99	3,1	4,5
КиВін (+40 °С, 2 год)	1,09	2,2	5,1

з азотфіксувальними мікроорганізмами. Відсутність бульбочок на коренях негативно впливала на вміст і склад ЦК рослини-хазяїна після гіпертермії, що підтверджує участь азотфіксувальних мікроорганізмів у стабілізації фітогормонів ЦК-природи за стресових умов. Збільшення вмісту ЦК іП-типу в пагонах, вмісту хлорофілу *b* і суми хлорофілів *a+b* після гіпертермії — характерні ознаки посухостійкого сорту КиВін.

Автори щиро вдячні чл.-кор. НАН України С.Я. Коцю за надання активного виробничого штаму *Bradyrhizobium japonicum* 6346 із музейної Колекції штамів азотфіксуючих та асоціативних мікроорганізмів Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та кандидату біологічних наук Н.П. Веденичовій за наукову дискусію при інтерпретації отриманих результатів.

1. Акимова Г.П., Соколова М.Г. Содержание цитокининов на начальных этапах бобово-ризобияльного симбиоза и влияние гипотермии // Физиология растений. — 2012. — **59**, № 6. — С. 694—700.
2. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. — М.: Наука, 2000. — 135 с.
3. Бучко Г., Бучко Р., Хрущук Ю. та ін. Вміст пігментів фотосинтезу та цукрів у рослинах пшениці за дії лазерного опромінення та агростимуліну // Вісн. Львів. ун-ту. — Сер. біологічна. — 2002. — Вип. 29. — С. 211—217.
4. Волкогон М.В., Маменко П.М., Коць С.Я. Баланс ІОК та зеатину в рослинах сої за інокуляції насіння різними штамми й мутантами *Bradyrhizobium japonicum* // Физиология и биохимия культ. растений. — 2009. — **41**, № 5. — С. 409—418.
5. Грищук О.О., Грищук В.І., Коць С.Я. Вплив симбіотичних властивостей *Bradyrhizobium japonicum* на цитокініновий статус рослин сої // Наук. зап. Тернопіль. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2014. — **60**, № 3. — С. 65—68.
6. Грищук О.О., Коць С.Я., Волкогон М.В. Динаміка вмісту фітогормонів цитокінінової природи у коренях і бульбочках сої на ранніх етапах формування бобово-ризобіального симбіозу // Физиология и биохимия культ. растений. — 2013. — **45**, № 1. — С. 20—28.
7. Гродзинский Д.М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений (47-е Тимирязевские чтения 25 лет спустя). — Киев: Наук. думка, 2013. — 304 с.
8. Джавадиан Н., Каримзаде Г., Мафузи С., Ганати Ф. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы // Физиология растений. — 2010. — **57**, № 4. — С. 580—588.
9. Дрок К.М., Маменко П.М., Омельчук С.В., Косаківська І.В. Особливості симбіотичної системи і продукції етилену у *Glycine max* (L.) Merr., що відрізняються за стійкістю до абіотичних стресорів // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. — 2014. — **3** (33). — С. 21—28.
10. Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Скатерна Т.Д., Устинова А.Ю. Вплив гіпо- і гіпертермії на активність ліпоксигенази, вміст пігментів і розчинних білків у проростках пшениці сорту Ятрань 60 // Физиология растений и генетика. — 2014. — **46**, № 3. — С. 212—220.
11. Косаковская И.В., Бабенко Л.М., Скатерная Т.Д., Устинова А.Ю. Термочувствительность липоксигеназы и ферментов фотосинтеза озимой пшеницы // Biotech. Acta. — 2014. — **7**, N 5. — P. 101—107.

12. Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Ліхнівський Р.В., Устїнова А.Ю. Вплив температурних стресів на вміст цитокінінів у проростках *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60 // Физиология растений и генетика. — 2015. — 47, № 4. — С. 296—303.
13. Коць С.Я., Моргу́н В.В., Паты́ка В.Ф. и др. Биологическая фиксация азота: бобово-ризобиальный симбиоз. — Киев: Логос, 2010. — Т. 1. — 508 с.
14. Коць С.Я., Моргу́н В.В., Паты́ка В.Ф. и др. Ассоциативная азотфиксация. — Киев: Логос, 2014. — 410 с.
15. Методические рекомендации по определению фитогормонов. — Киев: Наук. думка, 1988. — 78 с.
16. Моргу́н В.В., Швартау В.В., Кірізі́й Д.А. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — 40, № 6. — С. 463—479.
17. Мошинець О.В., Косаківська І.В. Екологія фітосфери: рослинно-мікробні взаємовідносини. Частина 1. Структурно-функціональна характеристика ризо-, ендо- та фітосфери // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — Вип. 2 (20). — С. 19—35.
18. 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. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — Вип. 3 (21). — С. 6—22.
19. Павлова З.Б., Лутова Л.А. Клубенькообразование как модель для изучения дифференцировки у высших растений // Генетика. — 2000. — 36. — С. 1173—1188.
20. Соколова М.Г., Акимова Г.П., Нечаева Л.В. Участие цитокининов в развитии бобово-ризобиального симбиоза при пониженной температуре // Агробиохимия. — 2005. — № 5. — С. 66—70.
21. Станецька Д.М., Коваль І.В., Джуренко Н.І. та ін. Вплив високотемпературного стресу на пігментний комплекс видів роду *Solidago* L. в репродуктивний період // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2011. — Вип. 30. — С. 192—196.
22. Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцева Т.А., Нетрусов А.И. Микроорганизмы-продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение // Прикл. биохимия и микробиология. — 2006. — 42, № 2. — С. 133—143.
23. Aloni R., Langhans M., Aloni E. et al. Root-synthesized cytokinin in *Arabidopsis* is distributed in the shoot by the transpiration stream // J. Exp. Bot. — 2005. — 56. — P. 1535—1544.
24. Ferguson B.J., Mathesius U. Signaling interactions during nodule developmental // J. Plant Growth Regul. — 2003. — 22, N 1. — P. 47—72.
25. Frugier F., Kosuta S., Murray L.D. et al. Cytokinin: Secret agent symbiosis // Plant Sci. — 2008. — 13. — P. 115—120.
26. Gage D.J. Infection and invasion of roots by symbiotic, nitrogen-fixing rhizobia during nodulation of temperate legumes // Microbiol. Mol. Biol. Rev. — 2004. — 68. — P. 280—300.
27. Hirose N., Takei K., Kuroha T. et al. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // J. Exp. Bot. — 2008. — 59. — P. 75—83.
28. Rivero R.M., Gimeno J., Van Deynze A. et al. Enhanced cytokinin synthesis in tobacco plants expressing PSARK^{IPT} prevents the degradation of photosynthetic protein complexes during drought // Plant Cell Physiol. — 2010. — 51. — P. 1929—1941.
29. Wellburn A. The spectral determination of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // J. Plant Physiol. — 1994. — 144. — P. 307—313.
30. Werner T., Schmulling T. Cytokinin action in plant development // Curr. Opin. Plant Biol. — 2009. — 12. — P. 527—538.

Оримано 30.09.2015

ВЛИЯНИЕ ГИПЕРТЕРМИИ НА СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ЦИТОКИНИНОВ,
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У РАЗЛИЧНЫХ ПО ПРИЗНАКУ
ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ *GLYCINE MAX* (L.) MERR.

И.В. Косаковская, Е.Н. Яроцкая, Л.В. Войтенко, Л.М. Бабенко

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Киев

Исследовано влияние гипертермии на состав и содержание цитокининов (ЦК) и фотосинтетических пигментов (ФП) в корнях и побегах контрастных по термоустойчивости сортов *Glycine max* (L.) Merr., инокулированных активным штаммом азотфиксирующих бактерий *Bradyrhizobium japonicum* 6346. Выявлено, что кратковременный тепловой стресс (+40 °С, 2 ч)

на ранней стадии «тревоги» вызывал неспецифические реакции, среди которых увеличение пула ЦК в надземной части, возрастание содержания *транс*-зеатина (*транс*-З) и изопентениладенозина (иПА) в побегах 35-суточных растений сои. Вместе с тем выявлены специфические изменения в составе и содержании ЦК, которые зависели от сорта, органа растения и наличия клубеньков с азотфиксирующими микроорганизмами. Установлено, что отсутствие клубеньков на корнях отрицательно влияло на содержание и состав ЦК у растений сои. Возрастание содержания ЦК изопентениладенинового типа (иП-типа) в побегах вместе с увеличением содержания хлорофилла *b* и суммы хлорофиллов *a+b* после гипертермии является характерным признаком засухоустойчивого сорта КиВин.

EFFECT OF HYPERTHERMIA ON CYTOKININ AND PIGMENTS CONTENT OF
GLYCINE MAX (L.) MERR. VARIETIES DIFFERED IN THERMOTOLERANCE

I.B. Kosakivska, K.M. Yarotska, L.V. Voytenko, L.M. Babenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine

The effect of hyperthermia on the quantitative and qualitative composition of cytokinins (CK) in roots and leaves of two *Glycine max* (L.) Merr. cultivars differed in thermotolerance, which were inoculated with active nitrogen-fixing bacteria *Bradyrhizobium japonicum* 634b was investigated. It was shown that a short-term heat stress (2 h, +40 °C) at the «alarm» phase caused nonspecific responses, among which there were decrease of CK in roots, increase of *trans*-zeatin (*trans*-Z) and izopenteniладенозин (iPA) content in the shoots of 35-day-old soybean plants. At the same time there were found some specific changes in CK content and spectrum, which depended on cultivar, plant organ and presence of nodules with nitrogen-fixing microorganisms. It was shown that the absence of nodules had a negative effect on the content and spectrum of CK in soybean plant. The increase of iP-type CK content and chlorophyll *b* and chlorophyll *a+b* level in shoots after hyperthermia is a characteristic feature of the drought-resistant soybean cultivar KyVin.

Key words: *Glycine max* (L.) Merr., cytokinins, pigments, hyperthermia.