

<https://doi.org/10.15407/frg2021.05.371>
УДК 58.036:577/.112/.152.1./19:582.542.11

БАКТЕРІАЛЬНІ СИГНАЛЬНІ МОЛЕКУЛИ КЛАСУ АЦИЛГОМОСЕРИНЛАКТОНІВ: ВПЛИВ НА РІСТ І СТРЕСОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН

Л.М. БАБЕНКО, І.В. КОСАКІВСЬКА, Л.В. ВОЙТЕНКО, К.О. РОМАНЕНКО

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: katerynaromanenko4@gmail.com*

В огляді проаналізовано й узагальнено новітні літературні дані щодо ролі ацилгомосеринлактонів (АГЛ) — сигнальних молекул бактеріального походження — у регуляції росту і розвитку рослин, формуванні стресостійкості до біотичних і абіотичних стресів. АГЛ синхронізують індивідуальні клітинні геноми, забезпечують дистанційний сигналінг між бактеріями-колонізаторами фітосфери, що дає популяції змогу реагувати на зовнішні сигнали і встановлювати симбіотичні або антагоністичні відносини з рослиною-хазяїном. Регулювання функцій ризосфери — найбільш динамічного сайту взаємодії рослини й асоційованої з нею мікрофлори — за участю АГЛ набуває особливого значення при розробці нових біотехнологічних підходів, спрямованих на підвищення врожайності та стресостійкості аграрних культур. Останні дослідження продемонстрували прямі (спрямовані на рослини) і непрямі (спрямовані на мікрофлору ризосфери) ефекти АГЛ. Доведено, що АГЛ-праймування індукує посилення росту рослин, підвищення вмісту фотосинтетичних пігментів, зміни балансу ендогенних фітогормонів, впливає на формування механізмів захисту, змінює архітекtonіку коренів, впливає на продихову провідність, відкладання калози тощо. Оскільки АГЛ відповідають вимогам інтенсивного органічного землеробства, їх розглядають як перспективні екологічні фітостимулятори і фітомоделюлятори, що здатні підвищити кількість і якість сільськогосподарської продукції.

Ключові слова: ацилгомосеринлактони, quorum sensing, АГЛ-сигналінг, праймування, стійкість, біотехнологія.

Для забезпечення продовольчої безпеки за програмою FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) виробництво сільськогосподарських культур до 2050 р. має бути збільшено вдвічі. Однак абіотичні навантаження й посилену антропогенну діяльність розглядають як основну загрозу зниженню врожайності [1]. Екстремальна температура — один з основних чинників навколишнього середовища, що впливає на ріст, розвиток і врожайність сільськогосподарських культур. Аналіз, проведений Інститутом космічних досліджень ім. Годдарда (США), засвідчив, що середня температура на Землі з

1880 р. заросла приблизно на 0,8 °С. Основне потепління відбувається з 1975 р. зі швидкістю близько 0,15–0,20 °С за десятиліття [2]. Згідно з повідомленням Міжурядової групи зі зміни клімату, середня температура на планеті до 2025 р. може підвищитися на 1 °С, а до 2100 — на 3 °С [3]. Іншим несприятливим кліматичним чинником, дія якого посилюється, є нестача вологи і перерозподіл суми річних опадів [4]. Екстремальні температури й зміни характеру опадів призводять до змін гідрологічного режиму й скорочення водних ресурсів. Так, на території України в останню чверть ХХ ст. спостерігалася стійка тенденція до зниження річної кількості опадів. При цьому зросла частота опадів зливового характеру, що також негативно позначається на продуктивності рослин [5]. У світовому масштабі глобальні кліматичні зміни призведуть до зміни географічного розподілу рослин і тривалості сільськогосподарського сезону.

Екологічна рівновага порушується також через нераціональне використання хімічних засобів захисту рослин. Близько 2 млн т пестицидів щорічно застосовують у світовому аграрному виробництві. На 2020 р. передбачалось збільшення глобального застосування пестицидів до 3,5 млн т [6]. Однак проблему ефективного підвищення врожайності аграрних культур це не вирішує.

Для забезпечення зростаючих потреб у продуктах харчування необхідні агробіотехнології, які б безпечно підвищили кількість і якість сільськогосподарської продукції [7–10]. Використання бактеріальних інокулятив і бактеріальних регуляторів росту для передпосівного праймування насіння і фоліарної обробки рослин розглядають як перспективний біотехнологічний підхід [7, 10]. Так звана «зелена» технологія набуває дедалі більшої популярності. В окремих випадках природні фітостимулятори здатні підвищити стресостійкість посівів і врожайність сільськогосподарських культур без небажаних впливів на навколишнє середовище [11].

Ацилгосеринлактони — клас молекул-медіаторів бактеріального походження, задіяних у дистанційній трансдукції сигналів між бактеріями-колонізаторами фітосфери та між бактеріями і рослиною. Ці сполуки належать до сигнальних систем ауторецепції кількісних параметрів бактеріальної популяції, яка отримала назву «quorum sensing» (QS). Така система міжклітинної комунікації бактерій залежить від щільності клітинної популяції і координує формування відповіді на зміну умов середовища. Синтезовані QS-системою сигнальні молекули аутоіндуктори здатні легко проникати з клітин у навколишнє середовище й повертатись у клітини. QS-регуляцію встановлено більш як для 500 видів бактерій. Системам QS належить ключова роль у керуванні метаболічними і фізіологічними процесами бактеріальної клітини [10, 12]. Новітні дослідження продемонстрували, що QS на основі АГЛ поширений у ризосфері та ендofітних угрупованнях багатьох рослин [13].

Регулювати бактеріальний QS-сигналінг рослині дає змогу система «quorum quenching» (QQ), механізм дії якої полягає в пригніченні рослинними метаболітами синтезу АГЛ, конкуренції з АГЛ за зв'язування з рецепторними протеїнами та репресії QS-контрольованих генів [14].

У цьому огляді ми проаналізували й узагальнили найновіші літературні дані щодо ролі АГЛ у регуляції росту і розвитку рослин, формуванні стресостійкості, розглянули уявлення про молекулярні механізми сприйняття рослинами АГЛ-сигналіну, обговорили фізіологічні й метаболічні ефекти АГЛ, сучасні екологічні біотехнології підвищення врожайності і стресостійкості аграрних культур, зокрема АГЛ-праймування.

Сприйняття АГЛ-сигналіну рослинами, регуляція росту і набуття стресостійкості. Бактеріальний сигналінг сприймають еукаріоти, які утворюють симбіоз із мікробними спільнотами [15–18]. Ріст і розвиток рослини, асиміляція поживних речовин та стресостійкість багато в чому визначаються характером такої взаємодії [19–23]. У QS-регуляції задіяні сигнальні молекули класу АГЛ. Молекула АГЛ складається з двох фрагментів — гідрофільного гомосеринлактонового кільця і бічного ацильного ланцюга, довжина якого може варіювати від 4 до 8 атомів вуглецю. В ацильному ланцюзі можливе заміщення третього атома вуглецю на гідроксильну групу або кетон. Одна бактерія може продукувати кілька різних молекул АГЛ. Відмінності в будові молекул забезпечують розпізнавання бактеріями власних і чужорідних АГЛ [10, 12]. Повідомлялося, що *L*-ізомери АГЛ виявляють домінуючу біологічну активність порівняно з *D*-ізомерами, які не викликають реакції у рослин [13]. Відомості про синтез *D*-ізомерів АГЛ бактеріальними клітинами відсутні [24].

Рослини реагують на бактеріальні АГЛ специфічними змінами в метаболічній та протеомній мережі. У праці [25] уперше було показано, що після обробки коренів *Medicago truncatula* розчинами *N*-3-оксо-додеканоїл-*L*-гомосеринлактоном (оксо- C_{12} -ГСЛ) і *N*-3-оксо-(тетрагідро-2-оксо-3-фураніл)-*L*-гомосеринлактоном (оксо- $C_{16:1}$ -ГСЛ) змінилась експресія 150 протеїнів. Серед них близько 23 % протеїнів причетні до формування захисних реакцій рослин і 37 % — до енергетичних і метаболічних процесів. Після обробки *N*-3-оксо-октаноїл-*L*-гомосеринлактоном (оксо- C_8 -ГСЛ) у протеомі *Arabidopsis thaliana* були виявлені зміни в експресії 53 протеїнів, 34 з яких задіяні в енергетичному і вуглеводному обміні, біосинтезі протеїнів, захисті рослин і ремоделюванні цитоскелета. Найчутливішими до впливу оксо- C_8 -ГСЛ виявились хлоропласти [26]. У рослин *A. thaliana* *N*-бутирил-*L*-гомосеринлактон (C_4 -ГСЛ) індукував зростання рівня цитозольного Ca^{2+} [27].

Повідомлялось, що АГЛ пом'якшували вплив сольового стресу на рослини *A. thaliana*, індукували зменшення вмісту малонового діальдегіду, посилювали активність антиоксидантних ензимів. При цьому посилювався біосинтез 97 протеїнів, пов'язаних із захистом, фотосинтезом, сигналіном і біогенезом клітинної стінки [19]. Такі дані переконливо свідчать про реакцію рослин на дію бактеріальних АГЛ.

Окрім метаболічних змін обробка АГЛ істотно впливала на морфологічні характеристики рослин. Одним із фенотипних маркерів була зміна довжини первинного кореня. За дії коротколанцюгових C_4 -ГСЛ, *N*-гексаноїл-*L*-гомосеринлактону (C_6 -ГСЛ) та оксо- C_8 -ГСЛ (у концентрації 1 нМ—10 мкМ і вище) в *A. thaliana* подовжувався пер-

винний корінь, тоді як довголанцюговий деканоїл-*L*-гомосеринлактон (C_{10} -ГСЛ) на ріст кореня не впливав [28, 29]. C_6 -ГСЛ-індуковані зміни в експресії генів призводили до збільшення кількості ауксинів і зменшення кількості цитокинінів. Оскільки ауксини стимулюють ріст коренів, зміна співвідношення ауксини : цитокиніни є одним із потенційних механізмів індукції росту первинного кореня при обробці коротколанцюговими АГЛ [28].

У різних дослідженнях продемонстровано, що інтактні коротколанцюгові молекули АГЛ транспортуються від коренів до пагонів рослин, тоді як довголанцюгові АГЛ — ні [28, 30]. Ліпофільний характер довголанцюгових АГЛ заважає їх поглинанню й транспортуванню на далекій відстані [28, 30]. Загальна коренева архітектоніка *A. thaliana* за впливу мікромолярних концентрацій довголанцюгових АГЛ, особливо C_{10} -ГСЛ, модифікувалась у результаті пригнічення росту первинного кореня, стимулювання росту бічних коренів і кореневих волосків. Автори пов'язали такі зміни в морфології кореневої системи зі змінами в процесах поділу і диференціації клітин меристеми первинного кореня [31]. Експресія генів *GCR1* і *GPA1* значно зростала після контакту рослин *A. thaliana* з оксо- C_6 -ГСЛ та оксо- C_8 -ГСЛ, що свідчило про участь рецепторів G-протеїну *GCR1* і *GPA1* у АГЛ-опосередкованому подовженні коренів як складову механізму реакції рослин на АГЛ-сигналінг [29]. Результати цих досліджень вказують на те, що вплив АГЛ на ріст рослин залежить від їх концентрації і довжини ацильного ланцюга (таблиця).

Водночас в інших дослідженнях було показано, що в *A. thaliana* саме *L*-гомосерин як побічний продукт деградації АГЛ ензимом амідгідролазою жирних кислот (АГЖК) виявився необхідним для індукції росту коренів. Встановлено, що АГЖК здатна гідролізувати довголанцюгові ацильні субстрати. Дослідження АГЖК у *A. thaliana* засвідчили, що цей ензим міститься в коренях на ранніх стадіях росту. Відомо, що АГЖК асоційована з мембраною і діє на ліганди, наявні в цитозолі. Автори стверджують, що саме *L*-гомосерин через посилення транспірації, індукцію біосинтезу етилену та ауксину збільшив надходження поживних речовин і води, що сприяло підвищенню фотосинтетичної активності листків й посиленню росту кореня [13]. Однак у цьому дослідженні головним показником оцінки реакції рослин на дію АГЛ була довжина кореня. Поки що це єдине на сьогодні повідомлення про фізіологічну реакцію рослини на вплив *L*-гомосерину.

В інших публікаціях повідомлялось, що саме нативні коротколанцюгові АГЛ чинять рістстимулювальну дію. Хоча впливу АГЛ зазнавав тільки корінь, біомаси як пагонів, так і кореня зростали. Нативні довголанцюгові АГЛ не впливали на ріст, проте посилювали захисну відповідь [18, 32, 33]. Виявлені протиріччя в питанні діючої субстанції потребують подальших досліджень.

Ендofітні угруповання рослин включають мікробний консорціум, який продукує різні АГЛ [34, 35]. У зоні ризосфери корені рослин можуть зазнавати одночасного впливу кількох видів бактерій, що продукують різні АГЛ [8, 9, 29]. Щоб точніше дослідити ситуацію

БАКТЕРІАЛЬНІ СИГНАЛЬНІ МОЛЕКУЛИ КЛАСУ АЦИЛГОМОСЕРИНЛАКТОНІВ

Вплив бактеріальних сигнальних молекул класу ацилгомосеринлактонів на рослини (за даними літератури)

Вид	Концентрація АГЛ	Ефект	Літературне джерело
C₄-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	10 мкМ	Збільшення вмісту внутрішньоклітинного Ca ²⁺ у корневих волосках	[27]
<i>Cicer arietinum</i> L.	1 мкМ, 10 мкМ	Індукція солестійкості, стійкості до окиснювального стресу та ураження <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>Ciceri</i>	[8]
<i>Cicer arietinum</i> L., <i>Triticum aestivum</i> L.	Не вказано	Зростання вмісту фотосинтетичних пігментів і протеїнів. Індукція стійкості до <i>Fusarium oxysporum</i> та <i>Cochliobolus sativus</i>	[54]
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Не вказано	Посилення росту та індукція стійкості до сольового стресу	[60]
	1–10 мкМ, додавання до субстрату	Індукція стійкості до <i>Alternaria alternata</i> . Зростання вмісту саліцилової кислоти та етилену	[62]
C₆-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	10 мкМ	Подовження первинного кореня, зміни архітектури кореневої системи; зростання вмісту ауксинів і зменшення вмісту цитокінінів	[28]
<i>Cucumis sativus</i> L.	5 мкМ, 10 мкМ	Індукція резистентності до <i>Pseudoperonospora cubensis</i> . Збільшення сухої біомаси пагонів і площі першого справжнього листка	[63]
<i>Hordeum vulgare</i> L.	1 мкМ, 10 мкМ, 100 мкМ	Поглинання іонів K ⁺ та накопичення NO клітинами кореня	[64]
<i>Hordeum vulgare</i> L., <i>Pachyrhizus erosus</i> (L.) Urb.	10 мкМ	Регуляція активності антиоксидантних і дезінтоксикаційних ензимів у коренях та пагонах	[65]
<i>Nicotiana attenuata</i> Tjrr. ex S.Watson	200 мкМ	Регуляція опосередкованого жасмоновою кислотою захисту від ушкодження травоядними тваринами	[66]
<i>Triticum aestivum</i> L.	100 нг/мл, праймування зернівок	Активация проростання зернівок, збільшення біомаси проростків, зростання вмісту фотосинтетичних пігментів, поліпшення якісних і кількісних показників урожайності. Збільшення кількості амілолітичних бактерій у зоні ризосфери	[9]
<i>Triticum aestivum</i> L.	100 нг/мл, фоліарна обробка	Зростання товщини клітинної стінки, збільшення вмісту фотосинтетичних пігментів	[23]
Оксо-C₆-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	6 мкМ	Видовження первинного кореня, збільшення біомаси	[12]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	1 мкМ	Видовження первинного кореня	[29]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	1 мкМ	Залучення кальмодуліну до видовження первинного кореня	[67]

Продовження таблиці

Вид	Концентрація АГЛ	Ефект	Літературне джерело
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	1 мкМ	Видовження первинного кореня, активація транскрипційного фактора AtMYB44	[51]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L., <i>Triticum aestivum</i> L.	1 мкМ	Індукція солестійкості	[68]
<i>Hordeum vulgare</i> L.	1 мкМ, 10 мкМ, 100 мкМ	Посилення росту коренів і пагонів, поглинання іонів K ⁺ , накопичення NO в клітинах коренів	[64]
<i>Hordeum vulgare</i> L., <i>Pachyrhizus erosus</i> (L.) Urb.	10 мкМ	Активація антиоксидантних та дезінтоксикаційних ензимів у коренях і пагонах	[65]
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Не вказано	Посилення росту, індукція солестійкості	[60]
Оксо-С₈-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	6 мкМ	Видовження первинного кореня	[12]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	10 нМ до 1 мкМ	Посилення росту первинного кореня; накопичення етилену	[13]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	10 мкМ	Зміни у протеомі рослин	[26]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	1 мкМ, 10 мкМ	Видовження первинного кореня	[29]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	10 мкМ	Підвищення резистентності до <i>Pseudomonas syringae</i>	[29]
С₁₀-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	24 мкМ, 48 мкМ	Посилення росту коренів; формування кореневих волосків незалежно від ауксинового сигналіну	[31]
<i>Cucumis sativus</i> L.	5 мкМ, 10 мкМ	Модуляція архітектури кореневої системи	[63]
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Не вказано	Накопичення флавоноїдів, посилення колонізації коренів бактеріями та захисних реакцій	[69]
<i>Hordeum vulgare</i> L., <i>Pachyrhizus erosus</i> (L.) Urb.	10 мкМ	Посилення антиоксидантної та дезінтоксикаційної ензиматичної активності у коренях і пагонах	[65]
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Не вказано	Посилення росту, індукція солестійкості	[60]
С₁₂-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	6 мкМ	Збільшення біомаси	[12]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	Не вказано	Модуляція росту первинного кореня та формування бічних коренів	[31]
<i>Hordeum vulgare</i> L.	10 мкМ, 100 мкМ	Посилений ріст коренів і пагонів, поглинання іонів K ⁺ , накопичення NO в клітинах коренів	[64]
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Не вказано	Посилення росту, індукція солестійкості	[60]
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	10 нМ, 2 мкМ	Зміни балансу ауксинів у коренях, синтез ауксин-індукованих протеїнів	[25]

БАКТЕРІАЛЬНІ СИГНАЛЬНІ МОЛЕКУЛИ КЛАСУ АЦИЛГОМОСЕРИНЛАКТОНІВ

Закінчення таблиці

Вид	Концентрація АГЛ	Ефект	Літературне джерело
C₁₄-ГСЛ			
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	Не вказано	Посилення росту, індукція солестійкості	[60]
Оксо-C₁₄-ГСЛ			
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	6 мкМ	Видовження первинного кореня, збільшення біомаси	[12]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	6 мкМ	Зростання товщини клітинної стінки, посилення захисних реакцій від біотрофних збудників унаслідок активації саліцилат/оксиліпінового сигналіну	[37]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	Не вказано	Зростання стійкості до патогенних бактерій	[70]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L. <i>Hordeum vulgare</i> L.	6 мкМ	Стійкість до біотрофних патогенів, активація МАП-кіназ, експресія генів захисту	[71]
<i>Arabidopsis thaliana</i> L., <i>Hordeum vulgare</i> L., <i>Triticum aestivum</i> L., <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	6 мкМ	Індукція системної стійкості до патогенних мікроорганізмів	[72]
<i>Cucumis sativus</i> L.	5 мкМ, 10 мкМ	Підвищення стійкості до <i>Pseudoperonospora cubensis</i> та <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>Lachrymans</i>	[63]
<i>Hordeum vulgare</i> L.	6 мкМ	Індукція стійкості до <i>Blumeria graminis</i>	[33]
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Не вказано	Індукція стійкості до <i>Rhopalosiphum padi</i>	[55]
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	1–10 нМ	Синтез протеїнів, пов'язаних із захисними реакціями на стрес	[25]
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	1 мкМ	Індукція бульбочкоутворення на коренях	[73]
Оксо-C_{16:1}-ГСЛ			
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	Не вказано	Індукція синтезу флавоноїдів, сприяння адаптації до нестачі фосфору	[74]

в ризосфері, автори праці [12] вивчали взаємодію між рослиною-хазяїном і множинами молекул АГЛ (оксо-C₆-ГСЛ, оксо-C₈-ГСЛ, оксо-C₁₂-ГСЛ, оксо-C₁₄-ГСЛ). З'ясувалось, що комбінації з двох довголанцюгових, суміші двох довголанцюгових і однієї коротколанцюгової молекули та суміші чотирьох молекул АГЛ посилювали стійкість томатів до *Pseudomonas syringae*, що свідчить про індуковану резистентність як головний результат множинного сприйняття АГЛ. Вищезазначені комбінації АГЛ слабо впливали на ріст кореня і накопичення біомаси. Комбінації з двох коротколанцюгових АГЛ та одиничних коротколанцюгових АГЛ не підвищували експресію генів (*WRKY22*, *WRKY29*, *GST6*, *Hsp70*), пов'язаних із захистом, проте індукували накопичення біомаси і ріст кореневої системи. Молекулярні механізми формування відповіді на комбінацію різних АГЛ потребують подальшого вивчення.

Праймування — спосіб сенсibiliзації подальших захисних реакцій у рослин. Несприятливі зміни температурного і водного режимів знижують стійкість рослин до бактеріальних і грибних інвазій, абіотичних і біотичних чинників. Праймування належить до ефективних екологічних біотехнологій, які підвищують життєздатність і стійкість насіння, сприяють його синхронному проростанню, оптимізують ріст і розвиток дорослих рослин, підвищують урожайність (рисунок). Праймування насіння індукує репараційні процеси в клітинах зародків, після завершення яких запускається клітинний цикл. Цей процес, що отримав назву «сенсibiliзація захисних властивостей», використовують у сільському господарстві з початку 1930-х років [36, 37]. Останнім часом привертає особливу увагу феномен «стресової пам'яті», коли сублетальний стрес приводить до поліпшення реакції на наступні стреси [38]. Праймування належить до первинних стресів, які пришвидшують і посилюють захисні реакції рослин [18]. Окремі індуктори стійкості вивчені доволі детально. Такими є саліцилова кислота, бензотіадіазол, β-аміномасляна кислота (БАМК), жасмонова кислота та леткі органічні сполуки [36, 39, 40]. Обробка БАМК активує саліцилову кислоту й АБК-залежні сигнальні шляхи, індукує відкладання калози в клітинних оболонках та солестійкість. Праймування БАМК пригнічує дію токсину коронатину, що його



Вплив передпосівного праймування ацилгмосеринлактонами на фізіолого-біохімічні характеристики та стресостійкість рослин

продукує бактерія *Pseudomonas syringae* [41]. Проте праць, присвячених дослідженню молекулярних механізмів праймування і вивченню сенсибілізації захисних реакцій у рослин, на сьогодні замало. Зокрема повідомлялось про накопичення неактивних форм мітогенактивованої протеїнкінази (МАП) після патогенного ураження [42]. Встановлено, що у праймованих АГЛ рослинах гістони на ділянці промоторів, асоційованих із захистом транскрипційних факторів WRKY6, WRKY26 і WRKY53, метилюються (H3Kme3, H3K4me2) та ацетилюються (H3K9, H4K5, H4K12), що пришвидшує активування і подальшу стресову реакцію, результатом якої є відкладання калози і синтез фенольних сполук [37, 43]. Чи пов'язані між собою дія мітогенактивованих протеїнкіназ і модифікації хроматину, залишається нез'ясованим. Цікавим і корисним для майбутніх досліджень є той факт, що ефект праймування може передаватися наступним поколінням на епігенетичному рівні. Праймінг між поколіннями спостерігали в потомстві рослин, які зазнали впливу *P. syringae*, БАМК або uszkodження травоядними комахами [44–46]. Праймінг, індукований *P. syringae* або БАМК, залежав від вмісту саліцилової кислоти, тоді як індукований травоядними комахами — від жасмонової кислоти. Сукупність цих даних вказує на важливість епігенетичних механізмів індукованої резистентності [37].

АГЛ, які потрапили у ґрунт із праймованим насінням, стимулювали ріст бактерій родів *Bacillus* і *Pseudomonas* — колонізаторів поверхні кореня, які пригнічували активність патогенів [47]. Під дією АГЛ у зоні ризосфери збільшувалась кількість амілолітичних бактерій, які брали участь у деградації відмерлих кореневих клітин, посилювали ріст коренів, сприяли надходженню необхідних іншим ризосферним бактеріям цукрів [9]. АГЛ впливали на формування захисної реакції рослин, ініціювали системну стійкість, поліпшували розпізнавання патогенних мікроорганізмів [17]. Після передпосівного праймування зернівок озимої пшениці розчином C₆-ГСЛ в 1,2 раза збільшувалась кількість пророслого насіння, в 1,4 раза — розміри колеоптиля і кореня [9]. У польових дослідженнях виявлено збільшення біомаси рослин на стадії кушіння в 1,4 раза, врожайності — в 1,5 раза, якості зерна — в 1,3 раза, зафіксовано зростання вмісту хлорофілу. У покоління F₁, вирощеного з насіння праймованих батьківських рослин, також зросла врожайність, що свідчить про збереження ефекту праймування [9]. Праймування C₆-ГСЛ індукувало збільшення площі асиміляційної поверхні листків озимої пшениці. Так, площа прапорцевого і підпрапорцевого листків у фазу цвітіння збільшилась відповідно на 50 і 25 %, а площа прапорцевого листка у фазу молочно-воскової стиглості — на 40 % [48]. Додатковим джерелом асимілятив, необхідних для наливання зерна, можуть слугувати депоновані у стеблі неструктурні вуглеводи [49]. У рослин озимої пшениці сорту Подолянка вміст неструктурних вуглеводів сягав максимуму у фазу цвітіння і знижувався до мінімуму у фазу повної стиглості. Оцінка депонувальної здатності стебла головного пагона показала, що у контрольних рослин частка неструктурних вуглеводів становила 28–7,5 %, у праймованих C₆-ГСЛ — 35,5–9,8 % на вищезазначених стадіях онтогенезу.

Ще одним показником стресостійкості рослин є вміст загальних фенолів і флавоноїдів [50]. У фазу кушіння вміст фенолів у надземній частині рослин пшениці за праймування С₆-ГСЛ підвищувався на 30 % порівняно з контролем. Максимальний вміст загальних флавоноїдів у надземній частині та коренях озимої пшениці сорту Подолянка був зафіксований у фазу кушіння, що, на нашу думку, зумовлено впливом низьких позитивних температур. У коренях мінімальний вміст флавоноїдів виявлено у фазу цвітіння як у контролі, так і за праймування, однак за умов праймування С₆-ГСЛ він зростав на 58 % [48].

Повідомлялось, що С₆-ГСЛ здатні стимулювати процеси росту і коренеутворення [28, 51], індукувати системну стійкість до широкого спектра патогенів у багатьох видів рослин [52]. Фоліарна обробка С₆-ГСЛ індукувала збільшення товщини воскового шару на поверхні листової пластинки. На четверту добу після обробки листків двотижневих рослин озимої пшениці розчином С₆-ГСЛ (100 нг/мл) товщина зовнішньої клітинної стінки епідермісу листка разом із шаром кутикули зросла на 20 %. За впливу кислотного дощу в контрольних рослин руйнувався шар кутикулярного воску й утворювались нерівнокраї воскові пластинки на поверхні епідермісу, тоді як у рослин, попередньо оброблених С₆-ГСЛ, спостерігали лише часткове розтріскування шару кутикулярного воску, незначне руйнування воскових пластинок і формування воскових кірок. У праймованих С₆-ГСЛ рослин зафіксовано нормальне функціонування замикальних клітин продихів і стабілізацію вмісту фотосинтетичних пігментів [23]. Загалом С₆-ГСЛ виявився екологічним фітопротектором за дії абіотичного стресу — кислотного дощу. Праймування насіння нуту звичайного С₄-ГСЛ, нанесеним на залізокарбоніві нановолокна (С₄-ГСЛ/Fe-СН), посилювало проростання і підвищувало стресостійкість рослин [8]. Праймоване насіння добре проростало в умовах модельованого оксидативного (5 мМ Н₂О₂) і сольового (200 мМ NaCl) стресів. У праймованих рослин збільшувалась біомаса проростків, підвищувався вміст хлорофілу і протеїнів, зростала стійкість до ураження *Fusarium oxysporum* f. sp. *Ciceri* [8]. У подальших дослідженнях на С₄-ГСЛ/Fe-СН-композит наносили покриття з ендоспор *Paenibacillus polymyxa*. В умовах біотичного стресу було продемонстровано доцільність комбінованого використання молекули QS грамнегативних бактерій і метаболітів, що утворюються в біоплівках грампозитивної бактерії. Показано, що С₄-ГСЛ/Fe-СН рухається по апопласту від кореня до листка, тоді як культура бактерій у ґрунті позитивно впливала на ріст рослин нуту й озимої пшениці внаслідок продукування сидерофорів та індолілоцтової кислоти.

Раніше повідомлялось, що природні ізоляти *Paenibacillus polymyxa* поліпшували посухостійкість і протидіяли патогенам у рослин арабідопсису [53]. У рослин нуту й озимої пшениці, оброблених комбінованим препаратом, розвивалась стійкість до ураження *Fusarium oxysporum* та *Cochliobolus sativus* [54]. Однак для визначення безпеки нанокompозитних добрив для здоров'я і навколишнього середовища необхідні подальші дослідження. Рослини ячменю, оброблені оксо-С₁₄-ГСЛ, набували стійкості до ураження попелицями [55].

Отже, актуальним завданням аграрного виробництва є зменшення обсягів використання синтетичних пестицидів і заміна їх на екологічно безпечні засоби, які б ефективно без руйнівних впливів на довкілля захищали культурні рослини від хвороб і шкідників. Бактеріальні інокуляти, отримані з ґрунтових мікроорганізмів PGPR-групи (plant growth promoting rhizobacteria), вже сьогодні застосовують як складову в комплексних заходах екологічно безпечного землеробства [7, 17, 56–58]. Продукування АГЛ бактеріями PGPR-групи в середньому вище, ніж ґрунтовими бактеріями аналогічних родів і видів. Бактерії PGPR-групи індують секрецію поверхнево-активних метаболітів і синтез летких сполук, які активують захисні сигнальні шляхи і допомагають рослинам протистояти атаці патогенів [59]. Використання інсектицидів із 2021 р. в країнах ЄС заборонено, оскільки крім збудника інсектициди можуть завдати шкоди нецільовим організмам, таким як корисні комахи. Підвищенню стійкості рослин до шкідників окрім селекції стійких сортів сприятиме залучення корисних мікроорганізмів і продуктів їх життєдіяльності, які мають фітостимулювальну і фітопротекторну дію. На сьогодні на ринку представлені чотири групи мікробіологічних засобів, здатних підвищувати родючість ґрунту і забезпечувати захист рослин. Це азотфіксатори (асоціативні і симбіотичні), бактерії фосфатмобілізатори, фітостимулятори, а також бактеріальні засоби, які розкладають рештки рослин [10, 60]. Недоліками таких біопрепаратів є складність застосування, сезонна залежність і висока вартість. Оскільки АГЛ відповідають вимогам інтенсивного органічного землеробства, їх розглядають як перспективні екологічні фітостимулятори і фітомодулятори.

Робота виконана за фінансової підтримки Національної академії наук України за цільовою комплексною міждисциплінарною програмою наукових досліджень «Молекулярні та клітинні біотехнології для потреб медицини, промисловості та сільського господарства» в рамках проекту П-37-20. 472 «Розроблення інноваційної біотехнології підвищення стійкості та врожайності злаків на основі комплексу сигнальних молекул рослинного і бактерійного походження для захисту навколишнього природного середовища і його відновлення» (2020–2024).

REFERENCES

1. Janni, M., Gulli, M., Maestri, E., Marmiroli, M., Valliyodan, B., Nguyen, H.T. & Marmiroli, N. (2020). Molecular and genetic bases of heat responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity. *Exp. Bot.*, 71, No. 13, pp. 3780–3802. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa034>
2. Lorenz, R., Stalhandske, Z. & Fischer, E.M. (2019). Detection of a climate change signal in extreme heat, heat stress, and cold in Europe from observations. *Geophys. Res. Lett.*, 46, pp. 8363–8374. <https://doi.org/10.1029/2019GL082062>
3. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. & Foolad, M.R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.*, 61, pp. 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
4. Hsu, J.S., Powell, J. & Adler, P.B. (2012). Sensitivity of mean annual primary production to precipitation. *Global Change Biol.*, 18, No. 7, pp. 2246–2255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02687.x>

5. Morgun, V.V. & Kiriziy, D.A. (2012). Prospects and modern strategies of wheat physiological traits improvement for increasing productivity. *Fiziologia i biokhimiya kult. rastenij*, 44, No. 6, pp. 463-483 [in Ukrainian].
6. Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Tanveer, M., Sidhu, G.P.S., Handa, N., Kohli, S.K., Yadav, P., Bali, A.S., Parihar, R.D., Dar, O.I., Singh, K., Jasrotia, S., Bakshi, P., Ramakrishnan, M., Kumar, S., Bhardwaj, R. & Thukral, A.K. (2019). Worldwide pesticide usage and its impacts on ecosystem. *SN Appl. Sci.*, 1, p. 1446. <https://doi.org/10.1007/s42452-019-1485-1>
7. Stamenkovic, S., Beskoski, V., Karabegovic, I., Lazic, M. & Nikolic, N. (2018). Microbial fertilizers: a comprehensive review of current findings and future perspectives. *Span J. Agric. Res.*, 16, No. 1, e09R01. <https://doi.org/10.5424/sjar/2018161-12117>
8. Gupta, G., Kumar, A. & Verma, N. (2019). Bacterial homoserine lactones as nanocomposite fertilizer and defense regulator for chickpeas. *Environ. Sci. Nano*, 6, No. 4, pp. 1-20. <https://doi.org/10.1039/C9EN00199A>
9. Moshynets, O.V., Babenko, L.M., Rogalsky, S.P., Iungin, O.S., Foster, J., Kosakivska, I.V., Potters, G. & Spiers, A.J. (2019). Priming winter wheat seeds with the bacterial quorum sensing signal N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) shows potential to improve plant growth and seed yield. *PLoS One*, 14, No. 2, e0209460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209460>
10. Babenko, L.M., Romanenko, K.O., Iungin, O.S. & Kosakivska, I.V. (2021). Acyl homoserine lactones for crop production and stress tolerance of agricultural plants. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]*, 56, No. 1, pp. 3-19. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.1.3eng>
11. Tsygankova, V., Shysha, E., Andrushevich, Y., Galkin, A., Iutynska, G., Yemets, A. & Blume, Y. (2016). Using of new microbial biostimulants for obtaining in vitro new lines of *Triticum aestivum* L. cells resistant to nematode *H. avenae*. *Eur. J. Biotec. Biosci.*, 4, No. 4, pp. 41-53.
12. Shrestha, A., Grimm, M., Ojiro, I., Krumwiede, J. & Schikora, A. (2020). Impact of quorum sensing molecules on plant growth and immune system. *Front Microbiol.*, 11, pp. 1-11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01545>
13. Palmer, A.G., Senechal, A.C., Mukherjee, A., Ane, J.-M. & Blackwell, H.E. (2014). Plant responses to bacterial N-acyl-L-homoserine lactones are dependent on enzymatic degradation to L-homoserine. *ACS Chem. Biol.*, 9, pp. 1834-1845. <https://doi.org/10.1021/cb500191a>
14. Sarkar, R., Mondal, S., Vera, R., Chakraborty, S., Varik, R., Roy, P., Kumar, A., Yadav, K.K., Choudhury, J., Chaudhary, S.K., Samanta, S.K., Karmakar, S., Das, S., Mukherjee, R.K., Mukherjee, J. & Sen, T. (2015). Antimicrobial properties of *Kalanchoe bioassfeldiana*: a focus on drug resistance with particular reference to quorum sensing-mediated bacterial biofilm formation. *J. Pharm. Pharmacol.*, 67, No. 7, pp. 951-962. <https://doi.org/10.1111/jphp.12397>
15. Moshynets, O.V. & Kosakivska, I.V. (2010). Phytosphere ecology: plant-microbial interactions. 1. structure functional characteristic of rhizo-, endo- and phyllosphere. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 2, No. 20, pp. 19-35 [in Ukrainian].
16. Babenko, L.M., Moshynets, O.V., Shcherbatiuk, M.M. & Kosakivska, I.V. Bacterial acyl homoserine lactones in plant priming biotechnology: achievements and prospects of use in agricultural production. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 6, pp. 463-474 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2016.06.463>
17. Lareen, A., Burton, F. & Schafer, P. (2016). Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes. *Plant Mol. Biol.*, 90, No. 6, pp. 575-587. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0417-8>
18. Shrestha, A. & Schikora, A. (2020). AHL-priming for enhanced resistance as a tool in sustainable agriculture. *FEMS Microbiol Ecol.*, 96, No. 12, p. 226. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiaa226>
19. Ding, L., Cao, J., Duan, Y., Li, J., Yang, Y., Yang, G. & Zhou, Y. (2016). Proteomic and physiological responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to salinity stress and N-acyl-homoserine lactone. *Physiol. Plant.*, 158, pp. 414-434. <https://doi.org/10.1111/ppl.12476>
20. Schikora, A., Schenk, S.T. & Hartmann, A. (2016). Beneficial effects of bacteria-plant communication based on quorum sensing molecules of the N-acyl homoserine lactone group. *Plant Mol. Biol.*, 90, pp. 605-612. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0457-8>

21. Babenko, L.M., Moshynets, O.V., Rogalsky, S.P., Shcherbatiuk, N.N., Suslova, O.S. & Kosakivska, I.V. (2017). Effects of presowing N-hexanoyl-L-homoserine lactone priming on formation of rhizosphere microflora and harvest structure of *Triticum aestivum* L. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 1, pp. 106-118 [in Russian].
22. Basu, S., Rabara, R. & Negi, S. (2017). Towards a better greener future — an alternative strategy using biofertilizers. I: Plant growth promoting bacteria. *Plant Gene*, 12, pp. 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2017.07.004>
23. Kosakivska, I.V., Babenko, L.M., Romanenko, K.O. & Futorna, O.A. (2020). Effects of exogenous bacterial quorum sensing signal molecule (messenger) N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) on morphological and physiological responses of winter wheat under simulated acid rain. *Dopov. Nac. Akad. nauk Ukr.*, 8, pp. 92-100. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.08.092>
24. Pomini, A.M., Araujo, W.L. & Marsaioli, A.J. (2006). Structural elucidation and biological activity of acyl-homoserine lactones from the phytopathogen *Pantoea ananatis* Serrano 1928. *J. Chem. Ecol.*, 32, pp. 1769-1778. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9108-x>
25. Mathesius, U., Mulders, S., Gao, M., Teplitski, M., Caetano-Anolles, G., Rolfe, B.G. & Bauer, W.D. (2003). Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum-sensing signals. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*, 100, No. 3, pp. 1444-1449. <https://doi.org/10.1073/pnas.262672599>
26. Miao, C., Liu, F., Zhao, Q., Jia, Z. & Song, S. (2012). A proteomic analysis of *Arabidopsis thaliana* seedling responses to 3-oxo-octanoyl-homoserine lactone, a bacterial quorum-sensing signal. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 427, No. 2, pp. 293-298. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2012.09.044>
27. Song, S., Jia, Z., Xu, J., Zhang, Z. & Bian, Z. (2011). N-butyryl-homoserine lactone, a bacterial quorum-sensing signaling molecule, induces intracellular calcium elevation in *Arabidopsis* root cells. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 414, No. 2, pp. 355-360. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.09.076>
28. von Rad, U., Klein, I., Dobrev, P.I., Kottova, J., Zazimalova, E., Fekete, A., Hartmann, A., Schmitt-Kopplin, P. & Durner, J. (2008). Response of *Arabidopsis thaliana* to N-hexanoyl-DL-homoserine-lactone, a bacterial quorum sensing molecule produced in the rhizosphere. *Planta*, 229, No. 1, pp. 73-85. <https://doi.org/10.1007/s00425-008-0811-4>
29. Liu, F., Bian, Z., Jia, Z., Zhao, Q. & Song, S. (2012). The GCR1 and GPA1 participate in promotion of *Arabidopsis* primary root elongation induced by N-acyl-homoserine lactones, the bacterial quorum-sensing signals. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 25, No. 5, pp. 677-683. <http://doi.org/10.1094/MPMI-10-11-0274>
30. Sieper, T., Forczek, S., Matucha, M., Kramer, P., Hartmann, A. & Schroder, P. (2014). N-acyl-homoserine lactone uptake and systemic transport in barley rest upon active parts of the plant. *New Phytol.*, 201, No. 2, pp. 545-555. <https://doi.org/10.1111/nph.12519>
31. Ortiz-Castro, R.A., Martinez-Trujillo, M.I. & Lypez-Bucio, J.O. (2008). N-acyl-L-homoserine lactones: a class of bacterial quorum-sensing signals alter post-embryonic root development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.*, 31, No. 10 pp. 1497-1509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01863.x>
32. Schenk, S.T., Stein, E., Kogel, K.H. & Schikora, A. (2012). *Arabidopsis* growth and defense are modulated by bacterial quorum sensing molecules. *Plant Signal Behav.*, 7, pp. 178-181. <https://doi.org/10.4161/psb.18789>
33. Shrestha, A., Elhady, A., Adss, S., Wehner, G., Bottcher, C. & Heuer, H. (2019). Genetic differences in barley govern the responsiveness to N-acyl-homoserine lactone. *Phytobiomes J.*, 3, pp. 191-202. <https://doi.org/10.1094/pbiomes-03-19-0015-r>
34. Bulgarelli, D., Rott, M., Schlaeppi, K., van Themaat, E.V.L., Ahmadinejad, N., Assenza, F., Rauf, P., Huettel, B., Reinhardt, R., Schmelzer, E., Peplies, J., Gloeckner, F.O., Amann, R., Eickhorst, T. & Schulze-Lefert, P. (2012). Revealing structure and assembly cues for *Arabidopsis* root-inhabiting bacterial microbiota. *Nature*, 488, No. 7409, pp. 91-95. <https://doi.org/10.1038/nature11336>
35. Jiang, J., Wu, S., Wang, J. & Feng, Y. (2015). AHL-type quorum sensing and its regulation on symplasmata formation in *Pantoea agglomerans* YS19. *J. Basic Microbiol.*, 55, pp. 607-616. <https://doi.org/10.1002/jobm.201400472>
36. Conrath, U., Pieterse, C.M. & Mauch-Mani, B. (2002). Priming in plant-pathogen interactions. *Trends Plant Sci.*, 7, No. 5, pp. 210-216. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02244-6](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02244-6)

37. Schenk, S.T., Hernandez-Reyes, C., Samans, B., Stein, E., Neumann, C., Schikora, M., Reichelt, M., Mithofer, A., Becker, A., Kogel, K.-H. & Schikora, A. (2014). N-acyl-homoserine lactone primes plants for cell wall reinforcement and induces resistance to bacterial pathogens via the salicylic acid/oxylin pathway. *Plant Cell*, 26, No. 6, pp. 2708-2723. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.126763>
38. Srivastava, A.K., Kumar, J.S. & Suprasanna, P. (2021). Seed 'primeomics': plants memorize their germination under stress. *Biol. Rev.*, 96, No. 5, pp. 1723-1743. <https://doi.org/10.1111/brv.12722>
39. Martinez-Medina, A., Flors, V., Heil, M., Mauch-Mani, B., Pieterse, C.M.J., Pozo, M.J., Ton, J., van Dam, N.M. & Conrath, U. (2016). Recognizing plant defense priming. *Trends Plant Sci.*, 21, pp. 818-822. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.009>
40. Mauch-Mani, B., Baccelli, I., Luna, E. & Flors, V. (2017). Defense priming: an adaptive part of induced resistance. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 68, pp. 485-512. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042916-041132>
41. Ton, J., Jakab, G., Toquin, V., Flors, V., Iavicoli, A., Maeder, M.N., Metraux, J.-P. & Mauch-Mani, B. (2005). Dissecting the beta-aminobutyric acid induced priming phenomenon in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17, pp. 987-999. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.029728>
42. Beckers, G.J., Jaskiewicz, M. & Liu, Y. (2009). Mitogen-activated protein kinases 3 and 63 are required for full priming of stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 21, pp. 944-953. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.062158>
43. Jaskiewicz, M., Conrath, U. & Peterhansel, C. (2011). Chromatin modification acts as a memory for systemic acquired resistance in the plant stress response. *EMBO Rep.*, 12, No. 1, pp. 50-55. <https://doi.org/10.1038/embor.2010.186>
44. Luna, E., Bruce, T.J., Roberts, M.R., Flors, V. & Ton, J. (2012). Next-generation systemic acquired resistance. *Plant Physiol.*, 158, pp. 844-853. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187468>
45. Rasmann, S., De Vos, M., Casteel, C.L., Tian, D., Halitschke, R., Sun, J.Y., Agrawal, A.A., Felton, G.W. & Jander, G. (2012). Herbivory in the previous generation primes plants for enhanced insect resistance. *Plant Physiol.*, 158, pp. 854-863. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187831>
46. Slaughter, A., Daniel, X., Flors, V., Luna, E., Hohn, B. & Mauch-Mani, B. (2012). Descendants of primed *Arabidopsis* plants exhibit resistance to biotic stress. *Plant Physiol.*, 158, pp. 835-843. <https://doi.org/10.1104/pp.111.191593>
47. Elshakh, A.S.A., Anjum, S.I., Qiu, W., Almoneafy, A.A., Li, W., Yang, Z., Cui, Z.-Q., Li, B., Sun, G.-C. & Xie, G.-L. (2016). Controlling and defence-related mechanisms of *Bacillus* strains against bacterial leaf blight of rice. *J. Phytopathol.*, 164, No. 7-8, pp. 534-546. <https://doi.org/10.1111/jph.12479>
48. Babenko, L.M., Shcherbatiuk, M.M. & Kosakivska, I.V. (2021, July). Effects of pre-sowing treatment with DL-N-hexanoil-L-homoserine lactone on physiological and biochemical characteristics of winter wheat. Challenges, threats and developments in biology, agriculture, ecology, geography, geology and chemistry: International scientific conference (pp. 29-33), Lublin: Publishing House «Baltija Publishing». <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-111-4-6>
49. Slewinski, T.L. (2012). Non-structural carbohydrate partitioning in grass stems: a target to increase yield stability, stress tolerance, and biofuel production. *J. Exp. Bot.*, 63, No. 13, pp. 4647-4670. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers124>
50. 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, No. 3, pp. 5-18. <https://doi.org/10.15407/ubj91.03.005>
51. Zhao, Q., Li, M., Jia, Z., Liu, F., Ma, H., Huang, Y. & Song, S. (2016). AtMYB44 positively regulates the enhanced elongation of primary roots induced by N-3-oxo-hexanoil-homoserine lactone in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 29, No. 10, pp. 774-785. <https://doi.org/10.1094/MPMI-03-16-0063-R>
52. Pang, Y., Liu, X., Ma, Y., Chernin, L., Berg, G. & Gao, K. (2008). Induction of systemic resistance, root colonisation and biocontrol activities of the rhizospheric strain of *Serratia plymuthica* are dependent on N-acyl-homoserine lactones. *Eur. J. Plant Pathol.*, 124, No. 2, pp. 261-268. <https://doi.org/10.1007/s10658-008-9411-1>

53. Timmusk, S., Grantcharova, N. & Wagner, E.G.H. (2005). *Paenibacillus polymyxa* invades plant roots and forms biofilms. *Appl. Environ. Microbiol.*, 71, No. 11, pp. 7292-7300. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.7292-7300.2005>
54. Gahoi, P., Omar, R.A., Verma, N. & Gupta, G.S. (2021). Rhizobacteria and acylated homoserine lactone-based nanobiofertilizer to improve growth and pathogen defense in *Cicer arietinum* and *Triticum aestivum* plants. *ACS Agric. Sci. Technol.*, 1, No. 3, pp. 240-252. <https://doi.org/10.1021/acsagcitech.1c00039>
55. Wehner, G., Schikora, A., Ordon, F. & Will, F. (2021). Priming negatively affects feeding behavior and aphid biomass of *Rhopalosiphum padi* on barley. *J. Pest Sci.*, 94, pp. 1237-1247. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01329-8>
56. Upadhyay, S.K., Singh, J.S., Saxena, A.K. & Singh, D.P. (2012). Impact of PGPR inoculation on growth and antioxidant status of wheat under saline conditions. *Plant Biol.*, 14, No. 4, pp. 605-611. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00533.x>
57. Wehner, G., Kopalmke, D., Richter, K., Kecke, S., Schikora, A. & Ordon, F. (2019). Priming is a suitable strategy to enhance resistance towards leaf rust in barley. *Phyto-biomes J.*, 3, No. 1, pp. 2471-2906. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-09-18-0041-R>
58. Hartmann, A., Klink, S. & Rothballer, M. (2021). Plant growth promotion and induction of systemic tolerance to drought and salt stress of plants by quorum sensing auto-inducers of the N-acyl-homoserine lactone type: recent developments. *Front. Plant Sci.*, 12, p. 683546. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.683546>
59. Khan, M., Bhargava, P. & Goel, R. (2019). Quorum sensing molecules of Rhizobacteria: a trigger for developing systemic resistance in plants. In: Sayyed, R., Arora, N. & Reddy, M. (Eds.) *Plant Growth Promoting Rhizobacteria for Sustainable Stress Management. Microorganisms for Sustainability* (pp. 117-138), Singapore: Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6536-2_7
60. Ostapchuk, M.O., Polyshchuk, Y.S., Mazur, A.V. & Palamarchuk, V.D. (2016). Using of biological products — perspective direction of improvement agrotechnologies. *Agriculture and Forestry*, 3, pp. 32-43 [in Ukrainian].
61. Barriuso, J., Ramos Solano, B., Fray, R.G., Camara, M., Hartmann, A. & Manero, F.J.G. (2008). Transgenic tomato plants alter quorum sensing in plant growth-promoting rhizobacteria. *Plant Biotechnol. J.*, 6, pp. 442-452. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2008.00331.x>
62. Schuhegger, R., Ihring, A., Gantner, S., Bahnweg, G., Knappe, C., Vogg, G., Hutzler, P., Schmid, M., van Breusegem, F., Ebarl, L., Hartmann, A. & Langebartels, C. (2006). Induction of systemic resistance in tomato by N-acyl-L-homoserine lactone-producing rhizosphere bacteria. *Plant Cell Environ.*, 29, pp. 909-918. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01471.x>
63. Pazarlar, S., Cetinkaya, N., Bor, M. & Kara, R.S. (2020). N-acyl homoserine lactone-mediated modulation of plant growth and defense against *Pseudoperonospora cubensis* in cucumber. *J. Exp. Bot.*, 71, No. 20, pp. 6638-6654. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa384>
64. Rankl, S., Gunse, B., Sieper, T., Schmid, C., Poschenrieder, C. & Schroder, P. (2016). Microbial homoserine lactones (AHLs) are effectors of root morphological changes in barley. *Plant Sci.*, 253, pp. 130-140. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.09.014>
65. Gotz, C., Fekete, A., Gebefuegi, I., Forczek, T., Fuksova, K., Li, X., Englmann, M., Gryndler, M., Hartmann, A., Matucha, M., Schmitt-Kopplin, P. & Schroder, P. (2007). Uptake, degradation and chiral discrimination of N-acyl-D/L-homoserine lactones by barley (*Hordeum vulgare*) and yam bean (*Pachyrhizus erosus*) plants. *Anal. Bioanal. Chem.*, 389, No. 5, pp. 1447-1457. <https://doi.org/10.1007/s00216-007-1579-2>
66. Heidel, A.J., Barazani, O. & Baldwin, I.T. (2009). Interaction between herbivore defense and microbial signaling: bacterial quorum-sensing compounds weaken JA-mediated herbivore resistance in *Nicotiana attenuata*. *Chemoecology*, 20, pp. 149-154. <https://doi.org/10.1007/s00049-009-0031-9>
67. Zhao, Q., Zhang, C., Jia, Z., Huang, Y., Li, H. & Song, S. (2015). Involvement of calmodulin in regulation of primary root elongation by N-3-oxo-hexanoyl homoserine lactone in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci.*, 5, p. 807. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00807>
68. Zhao, Q., Yang, X.Y., Li, Y., Liu, F., Cao, X.Y., Jia, Z.H. & Song, S.-S. (2020). N-3-oxo-hexanoyl-homoserine lactone, a bacterial quorum sensing signal, enhances salt tolerance

- rance in *Arabidopsis* and wheat. *Bot. Stud.*, 61, p. 8. <https://doi.org/10.1186/s40529-020-00283-5>
69. Han, S., Li, D., Trost, E., Mayer, K.F., Vlot, A.C., Heller, W., Schmid, M., Hartmann, A. & Rothballer, M. (2016). Systemic responses of barley to the 3-hydroxy-decanoyl-homoserine lactone producing plant beneficial endophyte *Acidovorax radidis* N 35. *Front. Plant. Sci.*, 7, p. 1868. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01868>
70. Zarkani, A.A., Stein, E., Rohrich, C.R., Schikora, M., Evguenieva-Hackenberg, E., Degenkolb, T., Vilcinskas, A., Klug, G., Kogel, K.H. & Schikora, A. (2013). Homoserine lactones influence the reaction of plants to rhizobia. *Int. J. Mol. Sci.*, 14, No. 8, pp. 17122-17146. <https://doi.org/10.3390/ijms140817122>
71. Schikora, A., Schenk, S. T., Stein, E., Molitor, A., Zuccaro, A. & Kogel, K.-H. (2011). N-acyl-homoserine lactone confers resistance toward biotrophic and hemibiotrophic pathogens via altered activation of AtMPK6. *Plant Physiol.*, 157, No. 3, pp. 1407-1418. <https://doi.org/10.1104/pp.111.180604>
72. Hernandez-Reyes, C., Schenk, S.T., Neumann, C., Kogel, K.H. & Schikora, A. (2014). N-acyl-homoserine lactones-producing bacteria protect plants against plant and human pathogens. *Microb. Biotechnol.*, 7, No. 6, pp. 580-588. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12177>
73. Veliz-Vallejos, D.F., van Noorden, G.E., Yuan, M. & Mathesius, U. (2014). A *Sinorhizobium meliloti* — specific N-acyl-homoserine lactone quorum-sensing signal increases nodule numbers in *Medicago truncatula* independent of autoregulation. *Front. Plant Sci.*, 5, p. 551. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00551>
74. Pakdaman, N. & Mostajeran, A. (2018). Phosphate limitation alters *Medicago-Sinorhizobium* signaling: flavonoid synthesis and ahl production. *Russ. J. Plant Physiol.*, 65, No. 2, pp. 251-259. <https://doi.org/10.1134/S1021443718020176>

Received 05.10.2021

BACTERIAL SIGNALING MOLECULES OF ACYL-HOMOSERINE LACTONE
TYPE: EFFECT ON PLANT GROWTH AND STRESS RESISTANCE

L.M. Babenko, I.V. Kosakivska, L.V. Voytenko, K.O. Romanenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine
e-mail: katernaromanenko4@gmail.com

The latest literature data on bacterial signaling molecules acyl-homoserine lactones (AHLs) role in regulation of plant growth and development, and enhancing of stress resistance to biotic and abiotic stressors are reviewed. AHLs synchronize individual cellular genomes, provide remote signaling between bacteria-colonizers of the phytosphere, which allows the population to respond to external signaling and establish a symbiotic or antagonistic relationship with the host plant. AHLs regulation of rhizosphere functions, the most dynamic site of plant and associated microflora interaction, is especially important in the development of new biotechnological approaches aimed at increasing yields and stress resistance of crops. Recent studies have shown direct (plant-specific) and indirect (rhizosphere microflora-specific) effects of AHLs. It has been proved that AHL-priming induces an intensification of plant growth, an increase in the content of photosynthetic pigments, changes in the balance of endogenous phytohormones, affects the protective mechanisms formation, changes the architecture of roots, influences stomatal conductance, and callose deposition. Since AHLs comply intensive organic farming, they are regarded as promising biostimulants and phytoeffectors that can improve the quantity and quality of crop plants production.

Key words: acyl homoserine lactones, quorum sensing, AHL-signaling, priming, resistance, biotechnology.