

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені В.Н. КАРАЗІНА

Біологічний факультет
Кафедра фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів

**ВПЛИВ ШТУЧНОЇ МІКОРИЗАЦІЇ НА РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН В
УМОВАХ ВЕГЕТАЦІЙНОГО ДОСЛІДУ**

Допущено до захисту

"__" _____ 2023 р.

Завідувач кафедри _____

Кваліфікаційна робота

студента 2 курсу заочної

форми навчання другого

(магістерського) рівня

вищої освіти

Кухтенка Р.Д.

Оцінка "_____"

Голова ЕК _____

"__" _____ 2023 р.

Науковий керівник:

к.б.н., доцент ЗВО

Віннікова О. І.

Харків 2023

АНОТАЦІЯ

Робота викладена на 47 сторінках друкованого тексту, містить 14 рисунків, 2 таблиці та 56 інформаційні джерела.

Вивчали вплив штучної мікоризації препаратом Мікоплант на ріст і розвиток ізогенних за генами *Vrn* ліній пшениці сорту Миронівська 808, а також двох сортів томатів – ранньостиглого сорту Кременчуцький ранній та пізньостиглого сорту Асе.

Встановлено, що штучна мікоризація позитивно впливала на ріст і розвиток рослин ізогенних ліній пшениці *Vrn-A1a* та *Vrn-D1a* на тлі утворення поверхневої мікоризи на коренях дослідних рослин. Позитивний вплив штучної мікоризації на процеси фотосинтезу встановлено виключно у випадку ізогенної лінії *Vrn-D1a*. Для томатів було виявлено формування арбускулярної мікоризи, проте суттєвого впливу на морфометричні показники та концентрацію хлорофілу у листках дослідних рослин не виявлено. Максимальну частоту зустрічальності мікоризи було встановлено у випадку томатів сорту Кременчугський ранній, а максимальну інтенсивність мікоризоутворення було виявлено у дослідних рослин сорту Асе.

Ключові слова: штучна мікоризація, ізогенні лінії пшениці, томати, морфометричні показники, вміст хлорофілу.

ЗМІСТ

Вступ.....	4
1. Огляд літератури.....	6
1.1. Типи мікориз: екто- та ендомікориза	6
1.2. Генетичний контроль розвитку арбускулярної мікоризи.....	13
1.3. Роль ендомікоризи в підвищенні продуктивності культурних рослин.....	15
2. Матеріали і методи досліджень.....	18
3. Результати досліджень та їх обговорення.....	20
Висновки.....	40
Література.....	41

ВСТУП

Симбіоз являє собою одну з основних форм життя на Землі. Одна з найбільш відомих форм симбіозів між рослинами і мікроскопічними грибами – це мікориза. Мікориза є найважливішим із симбіозів, до якого залучені рослини і гриби. Понад 80% наземних рослин утворює мікоризи різних типів. Мікоризи трапляються практично в усіх асоціаціях і мають значний вплив як на рослини – фітобіоти, так і на весь біогеоценоз [23]. Симбіотичні взаємовідносини партнерів підтримуються взаємним сигналінгом, що приводить до перехресної регуляції генів, які беруть участь у контролі розвитку та підтримання симбіотичних структур, а також загального метаболізму партнерів симбіозу. У рослини завдяки цьому симбіозу збільшується вміст хлорофілу, поліпшується водний режим, а також підвищується їхня резистентність до патогенних мікроорганізмів [9, 10, 13, 18, 34].

Екологічна функція мікориз відбивається, насамперед, на життєздатності рослини-господаря. Показано [13, 34] регуляцію мікоризою фотосинтезу рослин, поліпшення водного режиму, підвищення стійкості до несприятливих чинників і забезпечення рослини-господаря мінеральними елементами, передусім фосфором та азотом, за рахунок збільшення зони контакту між корінням і ґрунтом, а також переведення цих елементів у більш доступні для рослин форми. Крім того, мікоризи виконують захисну функцію кореневих систем від патогенних ґрунтових мікроорганізмів. Створено і використовуються біопрепарати на основі активних штамів ендомікоризних грибів роду *Glomus*, розроблено методи внесення інокулюму в ґрунти при вирощуванні рослин у розсадниках [28].

Різноманітні форми взаємовідносин грибів з рослинами зумовили і їхнє використання в біотехнологіях. В умовах інтенсивного сільськогосподарського виробництва АМ гриби мають не менше значення, ніж у природних умовах. Зменшення кількості видів рослин на певній території (наприклад, сівозміна пшениця-кукурудза), використання

мінеральних добрив та застосування фунгіцидів призводить до зниження кількості та активності грибів АМ. На площах, що постійно використовуються для сільськогосподарського виробництва, кількість грибних пропагул АМ у верхньому шарі ґрунту (0-30 см) значно знижується [21]. Тому, у сільському господарстві арбускулярна мікориза (АМ) є природною альтернативою внесенню великих кількостей добрив, насамперед фосфорних, і може бути використана для відновлення порушених природних екосистем [10, 20]. АМ має виняткову важливість для продуктивності рослин. Вона може відігравати ключову роль у веденні сталого сільського господарства. Ведення сталого сільського господарства на сучасному етапі розвитку передбачає селекцію рослин з високою симбіотичною активністю, що зумовлює високі адаптивні можливості симбіонтів. Відомо, що [19, 28] АМ чинить загальностимулюючий вплив на рослину, в результаті якого значно зростає врожайність сільськогосподарських культур. Крім постачання рослин елементами живлення і захисту від патогенів, АМ змінює гормональний статус рослини, впливаючи на вміст ауксинів, гіберилінів, АБК і цитокінінів. Такі зміни, вочевидь, лежать в основі головних механізмів, що контролюють адаптацію мікоризних рослин до умов зовнішнього середовища та визначають їхню симбіотичну активність [19, 28].

У зв'язку з викладеним, метою роботи було оцінити можливість та ефективність штучної мікоризації рослин в умовах вегетаційного дослідження. Для досягнення мети було поставлено та вирішено такі завдання:

- Інокулювати ґрунт для вирощування рослин *Lycopersicon esculentum* L. і *Triticum aestivum* L. гранулами препарату Мікоплант;
- Оцінити вплив препарату на схожість насіння рослин;
- Визначити морфометричні показники рослин;
- Визначити вміст хлорофілів у листках рослин;
- Визначити ступінь мікоризації коренів рослин мікроміцетом з препарату Мікоплант.

1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Типи мікориз: екто- та ендомікориза

Мікориза – це найпоширеніший у природі тип мутуалістичних рослинно-мікробних взаємовідносин. Близько 90% наземних рослин на коренях та інших підземних органах утворюють мікоризу. Під час симбіотичної взаємодії 20-30% фотосинтантів надходить у грибний міцелій. Таким чином, значна частина кругообігу макроелементів у наземних екосистемах відбувається в межах мікоризних симбіозів. Під час взаємодії симбіонтів відбувається активний обмін речовин, внаслідок якого як рослина, так і гриб отримують цілу низку поживних елементів, що сприяє підвищенню адаптації кожного окремого симбіонту та сукупності взаємодіючих симбіосистем загалом до умов зовнішнього середовища. До основних типів мікориз відносять: ектомікоризу, орхідну ендомікоризу та мікоризу арбускулярного типу [2, 49].

Ендомікориза, або ендотрофна мікориза – це внутрішня мікориза. Вона властива трав'янистим рослинам, багатьом деревам і чагарникам. Під час формування ендомікоризи міцелій гриба поширюється не тільки між клітинами паренхіми, а й проникає в них. Клітини рослини при цьому залишаються живими і навіть можуть перетравлювати гіфи гриба, що містяться в них. Це явище подібне з фагоцитозом. Для ефективнішого обміну гриб іноді утворює всередині клітини рослини деревоподібні розгалуження або здуття. Серед 100 видів грибів, що утворюють ендомікоризу, переважають представники *Glomeromycota*. Вони вступають у подібний симбіоз із 225 тисячами видів квіткових рослин, що становить близько 90% усіх покритонасінних [2, 48].

Особливий різновид ендомікоризи представляє так звана орхідна мікориза [39] – це симбіоз грибів з корінням рослин родини Орхідних. Як виявилось, на ранніх стадіях свого розвитку всі орхідеї – це obligatно мікотрофні організми. Їхнє дрібне насіння, що не містить поживних речовин, не здатне проростати без додаткового джерела живлення. Роль якого беруть

на себе гриби, що утворюють з орхідеєю ендотрофну мікоризу. Провідна роль у формоутворенні наземних орхідних належить мікоризним симбіонтам, які в процесі тривалої коеволюції привели до модифікації пагонів і коренів, зміни швидкості онтоморфогенетичних перетворень і тривалості життя пагоново-коренових модулів. Виникнення і розвиток мікосимбіотрофізму в орхідних привело до істотної редукції в насінні зародків з подальшим їхнім розвитком через стадію протокорму, утворенню первинних пагонів у вигляді мікоризмів, втраті зародкового корінця, а в деяких випадках – до втрати кореневої системи в цілому [39]. Різноманітність у орхідних онтогенезів різних життєвих форм визначається наявністю, вираженістю та тривалістю мікотрофного періоду життя особин. Онторморфогенетичні перетворення пагоново-коренових комплексів протікають за двома сценаріями: зі зміною мікотрофного живлення на автотрофне і без зміни типів живлення, що має визначальне значення для формування життєвих форм дорослих рослин. Швидкість онтогенезу у слабомікотрофних орхідних значно менша, ніж у рослин із сильно розвиненою мікоризою. Прискорення темпів онтогенезу відбувається за неотенічною схемою і приводить до однорічного циклу розвитку особин, як крайньої форми [7, 49].

Симбіотичні відносини з мікоризними грибами різняться у представників різних таксонів і в різних життєвих форм орхідних. Представники найпримітивніших груп містять мікоризу тільки в кінцівках і бічних відгалуженнях коренів; інтенсивність мікоризної інфекції в середньому в них не велика. Мікотрофна спеціалізація низки таксонів призвела до того, що вся пагонова або пагоново-коренева система перетворилася на органи локалізації мікоризи. Менш залежні від мікоризи автотрофні орхідні, які містять симбіотичні гриби тільки в додаткових коренях, епідермальних волосках, або веламені. Мікотрофність пов'язана з життєвою формою рослин та екологічними умовами, але не залежить від географічного положення [30, 49]. Деякі орхідеї взагалі втратили здатність до автотрофного живлення на світлі й перетворилися на сапрофітів.

Надходження в їхній організм поживних речовин із зовнішнього середовища забезпечують зновутати гриби. Види орхідей, які перейшли до такого симбіозу з грибами, називають мікотрофними. До них належать, наприклад, лад'ян, гніздівка, надбородник – рослини, що можна зустріти в хвойних і листяних лісах Євразії. А серед грибів-симбіонтів орхідних переважають анаморфні мікроміцети роду *Rhizoctonia* і деякі базидіальні гриби – гіменоміцети [39, 49].

Ектотрофна мікориза властива, головним чином, хвойним рослинам і деревним покритонасінним, менш часто вона зустрічається в інших систематичних групах рослин. Для трав'янистих рослин ектотрофна мікориза не характерна. Загалом близько 5 тисяч видів рослин мають ектомікоризу [2]. У разі ектомікоризи гриб проникає в корінь рослини на невелику глибину, обмежуючись в основному міжклітинниками. Гіфи гриба так щільно огортають коріння, що кореневі волоски зникають, а вода і поживні речовини поглинаються з ґрунту міцелієм гриба. Ектомікоризу утворюють приблизно 5 тисяч видів грибів, переважно базидіальні (близько 90%), менш часто – аскоміцети. Відмітна риса грибів, що формують ектомікоризу – це наявність у них активно розвиненого міцелію і добре розвинених плодових тіл. Необхідна умова утворення в таких грибів плодових тіл – це присутність рослини-симбіонта. За інших умов їхня грибниця залишається стерильною і плодові тіла не розвиваються. Невдалі спроби культивування багатьох лісових грибів, що володіють плодовими тілами, пов'язані саме з відсутністю відповідної рослини-партнера. Детальне вивчення симбіотичних відносин цього типу дало змогу встановити сутність та функції мікоризи [36].

Везикулярно-арбускулярна ендомікориза – дуже розповсюджене явище, що трапляється у 80% спорових і квіткових рослин. Для спорових рослин характерна ендомікориза Paris-типу (внутрішньоклітинне розташування гіф, утворення арбускул у вигляді щільних клубків гіф усередині рослинної клітини), а для квіткових рослин характерна ендомікориза Arum-типу (внутрішньо- і міжклітинне розташування гіф, утворення арбускул у вигляді

закінчень гіф, які гілки розгалужені, вростають у рослинну клітину) [32].

Донедавна АМ-мікроміцети належали до зигоміцетів (*Zygomycota*). Дослідження в галузі генетики показали, що вони утворюють власну групу гломеромікота (*Glomeromycota*). Відомими видами гломеромікота, наприклад, є гломус і гігаспора. Найбільші спори гломеромікота досягають 1 мм, а найменші – 40 мкм. Деякі види можуть мати плодове тіло до трьох сантиметрів у діаметрі (грунтове плодове тіло) і створювати скупчення, або кластери спор. Арбускулярні гриби ймовірно існують 900 мільйонів або навіть 1,2 мільярда років, тобто є значно старшими за наземні рослини. Вірогідно, як симбіотичні партнери того часу виступали ціанобактерії. Ця теорія підтверджується сьогодні наявністю симбіозу *Geosiphon pyriformis* і ціанобактерій (*Nostoc*) – відомим симбіозом гриба з ціанобактеріями [20, 48].

Відомо, що везикулярно-арбускулярна мікориза мало або зовсім не впливає на морфологію коренів, але, за присутності гриба, може відбуватися зміна кольору коренів. Мікоризні корінці відрізняються від не мікоризних жовтуватого-бурих і зеленуватим забарвленням ділянок кореня, де зазвичай розвинений ендоефітний гриб. Якщо утворюється симбіоз між ВАМ грибами і рослиною – навколо кореня формується мережа зовнішнього екстрематриального міцелію, гіфи якого різко збільшують площу поглинання кореневої системи, що особливо важливо в разі відсутності корневих волосків у рослин. Внутрішній міцелій поширюється всередині та між клітинами кори кореня. Тканини в ендодермі не колонізуються. Арбускули розвиваються, коли верхівкова або бічна гілка гіфи проникає в клітину господаря і там починає дихотомічно розгалужуватися. У результаті цього забезпечується гранично велика площа контакту між грибом і цитоплазмою клітини. Цитоплазма арбускул, як і цитоплазма внутрішніх та зовнішніх гіф, містить багато сферичних гранул діаметром 0,1-0,2 мм [48]. Везикули – сферичні або овальні пухирчасті здуття, що знаходяться в середині і на кінцях гіф, головним чином, між клітинами первинної кори. Везикули функціонують як запасальні структури і як пропагули, що

виживають, коли мікоризне коріння відмирає і розкладається. Спори АМ утворюються грибами в ґрунті, прямо на гіфах або всередині спорокарпів, останні мають розміри від кількох мм до 2-3 см. Усередині спорокарпів можуть міститися спорангії, зигоспори або хламідоспори. Зиготи утворюються в результаті злиття двох одноядерних або багатоядерних клітин, що відокремилися перегородками від гіфа міцелію. Бувають гомо- і гетероталічні види. Зрілі спори ендомікоризних грибів мають характерні прикріплення до гіф, які їх несуть, що є важливою діагностичною ознакою [26].

Варіант мікоризи – арбускулярна мікориза (АМ) є низькоспецифічним симбіозом, що формується у більшості видів наземних рослин (80-90%). Серед бобових тільки у деяких видів роду *Lupinus* L. була втрачена здатність до утворення АМ. Вважають, що рослини, особливо їхня коренева система, еволюціонували у взаємодії з грибами арбускулярної мікоризи, які відіграли провідну роль у процесі виходу рослин на суходіл. Арбускулярна мікориза є важливою формою трофічного симбіозу, яку наземні рослини утворюють із гломусовими грибами (Glomeromycota). Завдяки цьому симбіозу переважна більшість (до 90%) наземних рослин отримують основну частину мінерального (насамперед фосфорного) живлення [26]. Важливо відзначити, що в природі гломусові гриби колонізують рослини в тісній кооперації з сателітними бактеріями, що населяють поверхні гіф та їхню цитоплазму, це робить АМ багатоконпонентною симбіотичною системою. Деякі види ризобій являють собою продукти еволюції цих сателітів, що забезпечила набуття ними власної, незалежної від гриба симбіотичної функції – постачання рослинам азоту. Основна функція мікоризи – транспорт необхідних речовин рослині, головним чином азоту і фосфору, а також переведення складних речовин у доступну форму для рослини. Відомо, що мікоризоутворювальні гриби мають ферментну систему для мобілізації та транспорту фосфатів, які перебувають у ґрунті в недоступній формі [44]. У процесі розвитку АМ можна виділити дві основні стадії: пресимбіотичну та симбіотичну [24]. Перша

стадія починається з проростання спочиваючих грибних спор, яке може відбуватися і незалежно від рослини. Гриб продукує дифундуючий сигнал – Мус-фактор, що розпізнається рослиною. Наразі хімічна структура грибного сигналу остаточно не визначена, проте припускають, що це небілкова молекула. У ґрунті спора гриба проростає за дії кореневих ексудатів, після чого первинна гіфа гриба починає рости в напрямку кореня та інтенсивно гілкуватися. Було встановлено хімічну структуру «фактора розгалудження», що виділяється корінням рослини – стріголактону, який належить до групи органічних сполук класу терпенів, сесквітерпени [18]. До теперішнього часу найбільш відомою є сигнальна роль фенольних сполук, зокрема флавоноїдів, а також стріголактонів. Стріголактони – це речовини з класу терпеноїдних лактонів, сесквітерпенів, що утворюються в корінні рослин і виділяються в позакореневе середовище у вигляді ексудатів. Як рослинний, так і грибний сигнали виділяються постійно і за відсутності фізичного контакту партнерів симбіозу [31, 42]. Коли гіфа, що розгалужується, досягає кореня, на його поверхні утворюються апресорії. Апресорії – це структури, основна функція яких прикріплення до поверхні кореня. Вони являють собою потовщені кінці гіф. З моменту фізичного контакту партнерів розпочинається симбіотична стадія розвитку АМ: інфекційна (колонізуюча) гіфа з апресорія проходить шар клітин ризодерми через спеціально вибудовану рослиною тунельну структуру та продовжує впроваджуватися в кору кореня, таким чином, формуючи міжклітинний (інтраадикальний) міцелій [24]. Симбіотичні компартменти АМ формуються в клітинах кортекса, що не спричиняє розвиток нових тканин або органів. Досягаючи внутрішніх шарів кори, розгалуджена інфекційна гіфа утворює сильно розгалуджені ефемерні внутрішньоклітинні структури – арбускули [44]. Арбускули є внутрішньоклітинними компартментами, що забезпечують метаболічну інтеграцію між партнерами, насамперед передачу рослині фосфатів, які поглинає гриб із ґрунту [53]. Під час їхнього формування між стінками рослинних клітин і гіфами утворюється матрикс (апопласт), що містить

полісахариди та ферменти, які синтезуються обома партнерами. Незважаючи на наявність виражених структурних бар'єрів між гіфою та рослинною цитоплазмою, арбускули забезпечують активний обмін метаболітів між партнерами. Таким чином, можна сказати, що арбускули: зберігають зв'язок із міжклітинними гіфами, є ефемерними структурами, що існують протягом кількох днів, а потім лізуються клітиною фітобіонта, але натомість зростаючі в кортексі гіфи постійно утворюють нові арбускули [24]. Клітини, що містять арбускули, вважаються високодиференційованими та характеризуються інтенсивною перебудовою цитоскелету й органел. Отже, під час формування арбускул рослинні клітини зазнають низки ультраструктурних змін, а саме:

- зменшується або повністю зникає вакуоль,
- пластиди деградує до стану пропаластид,
- різко зростає кількість тубулина,
- ядро рослинної клітини, яка містить арбускулу, збільшується і деформується, а хроматин переходить у дифузний стан, що свідчить про високу транскрипційну активність,
- зростає кількість тілець Гольджі та ЕПР, які беруть участь в утворенні періарбускулярної мембрани [51]. Для того щоб АМ функціонувала, необхідний розвиток системи позакоренових гіф, тому що вони забезпечують поглинання з ґрунту необхідних речовин рослині, утворюють нестатеві спори, за допомогою яких розмножується мікобіонт, а також здійснюють додаткове інфікування кореня вихідного хазяїна, а інколи й коріння інших рослин, які перебувають поблизу [29, 51].

Таким чином, розвиток АМ – це багатостадійний процес, що завершується формуванням внутрішньоклітинних компартментів, які містять ендосимбіонти. Спектр дії мікоризи дуже широкий: гриби поглинають синтезовані рослинами вуглеводи, а їхній міцелій, поширюючись у ґрунті, поглинає іони фосфору, калію, кальцію, магнію та інших елементів і постачає ними рослини. Окрім того, мікроміцети забезпечують рослину фосфором: гіфи грибів містять у собі органічні кислоти, за допомогою яких вони

розчиняють малорухомі сполуки ортофосфорної кислоти й переводять її в доступну форму для рослин. Також між симбіонтами відбувається обмін фізіологічно активними речовинами гормональної природи, за рахунок яких і відбувається координація їхніх взаємовідносин [31, 42]. Всебічне дослідження різних форм природної мікоризи дало змогу не тільки отримати фундаментальні знання механізмів взаємодії у біогеоценозах між різними його учасниками, а й дозволило використовувати мікоризоутворення у технологіях органічного землеробства.

1.2. Генетичний контроль розвитку арбускулярної мікоризи

За розвитку взаємовигідних (мутуалістичних) ендосимбіозів генетичні системи макро- і мікросимбіонта діють координовано, тобто, спостерігається взаємний контроль експресії генів, або генетична інтеграція. При цьому геном рослини відіграє значну роль на всіх етапах становлення симбіозу, включно з проникненням симбіонта в тканини господаря, розвитком симбіотичних компартментів, підтриманням метаболічної інтеграції, а також системною регуляцією процесу формування симбіозу [27, 37]. Вважається, що АМ – еволюційний попередник для більшості корневих симбіозів: рослинні гени, гомологічні генам регуляції АМ, беруть участь у розвитку бульбочок, у формуванні ризосферних асоціацій, а також у захисті від патогенів. До числа таких генів належать фактори сигнальної взаємодії, наприклад, гени рецепторних кіназ, що відіграють важливу роль практично в усіх типах мікробно-рослинного симбіозу [53]. Гени рослини, залучені до розвитку будь-яких симбіозів, їх можна поділити на дві групи: гени першої групи, або Sym-гени (англ. Symbiosis) та друга група генів включає нодуліни, мікоризини та симбіозини. Ці гени були ідентифіковані методами молекулярної генетики шляхом виявлення білків і м-РНК, що синтезуються *de novo* в симбіотичних бульбочках (нодуліни) або корінні, колонізованому грибами арбускулярної мікоризи (мікоризини). Гени, експресія яких індукується за розвитку як АФС, так і АМ, отримали назву симбіозинів [53, 46]. Генетичний аналіз формування

АМ більш трудомісткий через відсутність селективних середовищ для добору рослинних мутантів з порушеннями її розвитку. Гриби АМ як експериментальні об'єкти також складні: у них відсутній статевий процес, вони гетерокаріотичні і є облігатними біотрофами. Тому одним із найпродуктивніших способів ідентифікації генів, що беруть участь у формуванні АМ, слугує аналіз рослинних мутантів із порушеннями розвитку АФС, що дає змогу виявити спільні для розвитку АФС і АМ гени [53].

Регуляція транскрипції симбіотичних генів частково залежить від загального сигнального шляху симбіозу (CSSP), активованого під час симбіозу АМ та кореневої нодуляції та запускається після сприйняття грибкових сигналів. Насправді ядерні коливання кальцію, що генеруються в клітинах кореня рослини при сприйнятті зовнішніх симбіотичних сигналів, включаючи Мус-LCO, декодуються CCaMK/DML3, кальцій/кальмодулін-залежною протеїнкіназою [43], яка фосфорилує та активує CYCLOPS/IPD3, основний і центральний фактор транскрипції симбіотичної сигнальної відповіді. Серед інших можливих прямих цільових промоторів, CYCLOPS у комплексі з CCaMK і DELLA зв'язує промотор RAM1 і індукує експресію RAM1, яка кодує ключовий фактор транскрипції, необхідний для розвитку арбускул. Частина відповіді Мус-LCO і CO залежить від білка GRAS NSP1, ймовірно, шляхом встановлення регуляторного модуля разом з NSP2 і комплексом CYCLOPS-CCaMK-DELLA [35, 47, 33].

Здатність рослин реагувати на АМ змінами морфології та/або продуктивності з точки зору врожайності називається «чутливістю до АМ». Його амплітуда залежить від комбінації генотипів рослина-гриб та абіотичного та біотичного середовища. Молекулярне розуміння чутливості до АМ є ключовим для забезпечення раціонального застосування АМ у сільському господарстві, наприклад, шляхом цілеспрямованого виведення культур, оптимізованих для АМ. Однак генетичні та механічні основи зміни чутливості до АМ залишаються невідомими [22].

Незважаючи на те, що мікориза є дуже корисним для рослин явищем, існує механізм захисту рослини від надмірного мікоризоутворення. Це явище суворо контролюється рослинними мікроРНК. Наприклад, у *Medicago truncatula* це miR171h, що контролює утворення ексудатів для приваблення мікроміцетів та формування провідних тканин до місця утворення арбускул [41]. У *Arabidopsis thaliana* є гени LOM, що контролюють пагоно- і коренеутворення шляхом регулювання диференціації меристематичних клітин [25].

1.3. Роль ендомікоризи в підвищенні продуктивності культурних рослин

Арбускулярна мікориза є давнім, широко поширеним симбіозом між більшістю наземних рослин і грибами Glomeromycota, який викликає все більший інтерес для сільськогосподарського застосування, оскільки може сприяти росту рослин і врожайності [22]. Продуктивність сільськогосподарського землеробства залежить від забезпеченості рослин основними елементами живлення. Широка хімізація землеробства призвела до значного забруднення довкілля – головним чином, ґрунту і води. У зв'язку з цим, у теперішній час, надається важливе значення новому напрямку – біологічному землеробству, за якого для одержання високих урожаїв використовуються екологічно чисті біологічні методи. Великий інтерес у цьому відношенні представляють ендомікоризні гриби, що утворюють арбускулярну мікоризу (АМ) при використанні їх як біодобрих [10, 11, 13, 27].

Позитивний вплив ендомікориз на ріст і розвиток рослин багатоплановий: за їхньої присутності посилюється поглинання рослинами фосфору, азоту, калію, мікроелементів, підвищується активність фітогормонів і стійкість до корневих інфекцій [33].

Відомо [13, 27], що взаємодія з ендofітними грибами практично завжди приводить до зміни властивостей рослини (фізіологічних, біохімічних), ступінь вираженості якої залежить від генотипу, віку рослини

та гриба, умов зовнішнього середовища. Ендомікоризні гриби позитивно впливають на загальний фізіологічний стан рослин і продукційний процес, насамперед на фотосинтетичну активність.

Було проведено оцінку колонізації ендомікоризними грибами коренів зернових культур. Відомо [26], що АМ зустрічається у 80% судинних рослин, що, як правило, справляє позитивний вплив на господаря. Наприклад, стимуляція росту рослин за рахунок збільшення поглинання лімітованих у ґрунті поживних речовин. Симбіоз сільськогосподарських культур з ендомікоризою сприяє збільшенню біомаси, інтенсивності фотосинтезу та підвищенню врожайності рослин. Отримані результати засвідчили досить високу частоту зустрічальності ендомікоризи в коренях сільськогосподарських культур – понад 80%. Частота та інтенсивність мікоризації коренів пшениці становили 91,5% та 6,5%, відповідно, а коренів ячменю – 82,2% та 11,8% [5, 6].

Як відомо [8, 9, 17], позитивний вплив передпосівної інокуляції насіння сільськогосподарських культур мікробіологічними препаратами має комплексний характер. Серед складових, що впливають на ріст і розвиток макросимбіонта, окрім активного зв'язування атмосферного азоту, слід назвати здатність бактерій до продукції речовин ауксинової та цитокінінової природи, вітамінів, антибіотиків. Дана обставина спонукала багатьох дослідників розглядати фізіологічно активні речовини (ФАР) бактеріального інокулуму як дещо другорядне, супутнє бактеріальній інфекції, та таке, що впливає, здебільшого, на ростові параметри рослини хазяїна. Тим часом, на сьогодні накопичено досить багато експериментальних даних, які свідчать про роль фітогормонів та інших речовин у регулюванні взаємовідносин рослин і організмів [27].

Останніми роками активувалися дослідження, спрямовані на посилення продуктивності азотфіксувальних симбіозів та асоціацій за обробки сільськогосподарських культур екзогенними стимуляторами росту. Вплив регуляторів росту на процеси симбіотичної та асоціативної азотфіксації на

сьогодні вивчено на прикладі низки видів рослин при використанні як ацетиленового, так і ізотопного (^{15}N) методів. При цьому можна виокремити щонайменше два вектори, на яких зосереджена умаса наукового співтовариства: застосування фізіологічно активних речовин паралельно з використанням мікробіологічних препаратів і створення біопрепаратів з оптимізованим вмістом фітогормонів або їхніх синтетичних аналогів [15, 16].

Таким чином, на тлі високої біологічної ефективності застосування біопрепаратів, як елементів ресурсоощадної технології в рослинництві, забезпечує зниження сукупних витрат на вирощування агрокультур та є найважливішим, сучасним технологічним прийомом, що забезпечує підвищення врожайності рослин. Застосування їх вдало вписується у вирішення проблеми біологізації землеробства.

2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктами досліджень були ізогенні за генами *Vrn-A1a*, *Vrn-B1a*, *VrnD1a* лінії пшениці, створені в генофонді сорту Миронівська 808, і томати ранньостиглого сорту Кременчуцький ранній і пізньостиглого сорту Асе. Насіння рослин (по 15 шт.) висівали в посудини об'ємом 1 л (томати) і 2 л (пшениця) зі стерильним ґрунтом. Передпосівне додавання препарату Mykoplant®100 (виробник – Mykolife, Німеччина), що містить ендомікоризні гриби роду *Glomus*, проводили тільки для дослідних рослин. Препарат додавали, послуговуючись рекомендаціями виробника, з розрахунку 5 г гранул, на одну посудину. Серії експерименту проводили у двох повторностях. Контрольні та дослідні рослини вирощували у факторостатній камері за температури $+24\pm 2^{\circ}\text{C}$, освітлення в режимі 16/8 год та регулярного поливу.

Аналізували схожість насіння, досліджували морфометричні показники рослин (довжину і масу надземної та підземної частини), вміст хлорофілів в листках дослідних і контрольних рослин, а ефективність мікоризоутворення – у дослідних. Рослини пшениці аналізували на різних стадіях онтогенезу: кущіння, вихід у трубку, колосіння, налив зерна та повна стиглість. Рослини томатів аналізували на стадіях диференціації конусу наростання (5-6 листок), формування квітки (7-8 листок для ранньостиглого сорту і 12-14 листок для пізньостиглого) та бутонізації.

Визначення хлорофілу *a* та *b* здійснювали у фіксованому сухому матеріалі (висушували 30 хв за температури $+120^{\circ}\text{C}$ і добу – за $+70^{\circ}\text{C}$). Екстракцію пігментів здійснювали 80% ацетоном з подальшим вимірюванням оптичної густини розчину пігментів проводили на спектрофотометрі Ulab 102UV. Для визначення концентрації пігментного складу використовували:

$Ca(\text{мг/л}) = 11,63 \cdot D_{665} - 2,39 \cdot D_{649}$, $Cb(\text{мг/л}) = 20,11 \cdot D_{649} - 5,18 \cdot D_{665}$ (у ацетоні), та з урахуванням об'єму витяжки і наважки проби:

$$A = V \cdot C / (P \cdot 1000),$$

де *A* – вміст пігменту в рослинному матеріалі, мг/г сирової маси; *C* –

концентрація пігментів у мг/л; V – об'єм екстракту в мл (25 мл); Р наважка рослинного матеріалу.

Визначення мікоризоутворення здійснювали в мацерованих коренях рослин у мікропрепаратах, забарвлених аніліновим синім (анілінблау) в молочній кислоті. Відмиті проточною, а потім стерильною дистильованою водою корені рослин мацерували 15% розчином КОН за кип'ятіння протягом 30 хв на водяній бані. Мацеровані та відмиті водою корінці фарбували, лезом відокремлювали фрагменти однакової довжини та мікроскопіювали у давлених препаратах за збільшення $\times 600$. Для кожної аналізованої рослини було переглянуто по 60 полів зору. В препаратах фіксували наявність та розташування гіф, арбускул/везікул.

Частоту зустрічальності мікоризної інфекції (F, %) обчислювали за формулою:

$$F = \frac{n * 100}{N},$$

де N – загальне число переглянутих полів зору; n – число полів зору, в яких виявлено мікоризу.

Інтенсивність мікоризної інфекції (ступінь мікотрофності рослин) виражали у відсотках:

$$C = \frac{\sum_{i=1}^5 n_i * i}{N * K},$$

де n_1 – кількість фрагментів з балом 1; n_2 – кількість фрагментів з балом 2; n_3 – кількість фрагментів з балом 3 і т.д.; N – загальне число досліджених фрагментів (з грибом і без гриба); K – найвищий бал шкали обліку.

У роботі наведено середні значення всіх показників та похибку середнього. Аналіз отриманих результатів проводили з використанням параметричних критеріїв (t-критерій Ст'юдента при $p \leq 0,05$) [3].

3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Ґрунти – це дуже різноманітні системи, що складаються з різноманітних типів органічних і неорганічних компонентів. Однією з найважливіших складових ґрунту є мікроорганізми зі здатністю розкласти низку сполук і створювати дуже динамічне ґрунтове середовище трансформованих речовин, які діють як розкладачі. Їхня діяльність приводить до вищої біодоступності ключових елементів – N, органічного C, P, Fe та інших речовин не тільки для них самих, але й для інших організмів, що має вирішальне значення для сільськогосподарських ґрунтів [45, 50]. Зменшення використання неорганічних синтетичних добрив на користь біодобрив, що містять мікроорганізми, впливає на збільшення поглинання та доступності мінеральних поживних речовин для рослин. Певну групу цих екологічно чистих мікробних добрив можна ефективно застосовувати для інокуляції насіння, поверхні рослин або внесення у ґрунт, щоб сприяти росту рослин, забезпечуючи їх поживними речовинами, необхідними для їх нормального функціонування [45].

Мікоризоутворювальні гриби, зокрема гломусові, розглядаються як безсимптомні ендofіти, гіфи яких частково знаходяться в ендосфері коренів, а частково виходять за їх межі. Розуміння взаємодії між ендofітами та рослинами-господарями, дослідження складу мікробіому рослини дозволяють сприяти оптимальному розвитку та імунітету рослин [40]. Тісні асоціації ендofітів із сільськогосподарськими рослинами можуть бути корисними для стимулювання росту сільськогосподарських культур на основі корисності продуктів, отриманих у результаті трофічних взаємодій [38].

У наших дослідженнях було використано насіння пшениці ізогенних ліній, що були створені у генофонді сорту Миронівська 808. Гени *VRN* (vernalization response), на сьогодні їх відомо п'ять – контролюють відповідь рослин пшениці на яровізацію. Відомо розташування трьох основних генів – *VrnA1a*, *Vrn-B1a* і *Vrn-D1a* на хромосомах (відповідно, це хромосоми 5A, 5B і

5D). Таким чином, гени *VRN* визначають темпи розвитку рослин, і тим самим відповідають за перехід від вегетативного періоду розвитку до генеративного. Рецесивний стан даних генів зумовлює озимий тип розвитку рослин, а домінантність хоча б одного з генів запускає яру програму розвитку пшениці [1]. Також, за даними літератури [26], були встановлені відмінності у сприйнятливості та/або реакції рослин на мікоризацію серед генотипів пшениці, що відрізняються за плоїдністю, географічним походженням, ефективністю використання поживних речовин. Більше того, вважається [26], що АМ-колонізація коренів пшениці забезпечує багато «нехарчових» переваг і агроєкосистемних властивостей – стійкість рослин до біотичних і абіотичних стресів, збереження потенціалу інокуляту ґрунту та структури ґрунту, навіть за відсутності реакцій росту і продукції рослин. Таким чином, незважаючи на те, що опубліковано багато результатів дослідження функцій генів *VRN* і їх впливу на розвиток пшениці, їхня роль у формуванні взаємовідносин з мікроорганізмами, залишається маловивченою. Зауважимо, що використані у досліді сорти томатів також відрізнялися темпами розвитку – один сорт ранньостиглий (Кременчуцький ранній), інший – пізньостиглий (Асе).

За даними виробника препарату Мікоплант, ефективність мікоризації для різних сільськогосподарських культур досягала 90%. Рекомендовано використовувати даний біопрепарат для штучної мікоризації злаків, овочевих культур та деяких ягідних. Також, за даними виробника, ефективність препарату не залежала від типу ґрунту – теплиця чи відкритий ґрунт, а також від його складу та родючості. У наших досліді використовували стерильний ґрунт, що був відібраний з поля під паром. Шляхом стерилізації ґрунту та насіння рослин запобігали розвиненню природної мікоризи.

Дослідження ефектів штучної мікоризації починали з визначення схожості насіння томатів і пшениці. Виявилось, що схожість насіння пшениці була неодночасною (Табл. 3.1). Встановлено відставання схожості насіння у контролі на 3-4 доби, порівняно з дослідом. Для насіння томатів спостерігали

іншу тенденцію (Табл. 3.2). Так, насіння томату сорту Кременчуцький ранній, що проростало за присутності препарату, зійшло одночасно з контрольним, а насіння томату сорту Асе навпаки, у контролі спостерігали істотну (на 5 діб) затримку проростання, порівняно з дослідом. Отже, штучна мікоризація насіння пшениці ліній *Vrn-A1a* і *Vrn-D1a*, сприятливо впливала на схожість. Та зворотний ефект було встановлено у варіантах дослідів з насінням лінії пшениці *Vrn-B1a* та томатів сорту.

Таблиця 3.1.

Вплив штучної мікоризації на схожість насіння пшениці

Лінія	Варіант	Проростання, доби
<i>Vrn-A1a</i>	Контроль	11
<i>Vrn-A1a</i>	Дослід	6
<i>Vrn -B1a</i>	Контроль	12
<i>Vrn -B1a</i>	Дослід	7
<i>Vrn-D1a</i>	Контроль	8
<i>Vrn-D1a</i>	Дослід	6

Середній інтервал переходу від однієї стадії проростання до іншої, між дослідом і контролем для пшениці ізогенної лінії *Vrn-A1a* становив 4,5 доби, для лінії *Vrn-B1a* – 2,75 доби, для *Vrn-D1a* – 3,8.

Таблиця 3.2.

Вплив штучної мікоризації на схожість насіння томатів

Сорт	Варіант	Проростання, доби
Кременчуцький ранній	Контроль	7
	Дослід	7
Асе	Контроль	17
	Дослід	9

Середній інтервал переходу від однієї стадії проростання до іншої, між

дослідом і контролем для томатів сорту Кременчуцький ранній становив 8 діб, а для томатів сорту Асе – 6 діб. Таким чином, штучна мікоризація стимулювала проростання насіння пшениці ліній, що характеризуються більш інтенсивним характером зростання. Також за дії препарату у рослин пшениці зберігалось подальше прискорення переходу до наступних стадій розвитку. У варіанті з томатами, при внесенні препарату в ґрунт під дослідними рослинами, спостерігалось прискорення сходів рослин лише пізньостиглого сорту. Надалі штучна мікоризація стимулювала дослідні рослини до прискореного переходу у наступну стадію розвитку, причому в обох сортів. В цілому ж, позитивний вплив різних біопрепаратів на основі мікоризних грибів, був продемонстрований у дослідях багатьох авторів [9, 13, 16, 22].

В подальшому аналізували морфометричні показники рослин томатів та пшениці на різних стадіях розвитку: вимірювали сиру масу листків і коренів, а також довжину коренів (Рис. 3.1-3.3). Аналіз отриманих результатів показав, що рослини пшениці ізогенної лінії *Vrn-A1a* на всіх стадіях розвитку за показником середньої маси листків характеризувалися певним приростом маси (Рис. 3.1). Так, на стадії кушіння показник у досліді був більшим за контроль на 50%, а на стадії виходу в трубку майже не перевищував контроль. На стадії колосіння середня маса листків дослідних рослин була більшою за контрольні на 23%, а на стадії наливання зерна – на 7%. На стадії повної стиглості відмінність між масою листків рослин у досліді та контролі досліджуваної лінії *Vrn-A1a* була у 2 рази більшою.

Аналіз змін маси коренів дослідних рослин пшениці лінії *Vrn-A1a* показав (Рис 3.2), що на стадії кушіння маса коренів контрольної групи рослин була більшою, ніж дослідних на 53%. А на стадії виходу в трубку навпаки, цей показник у досвіді був вищим за контроль на 14%. Аналогічна тенденція зберіглася й у наступних трьох стадій. Зважені дослідні корені на стадії колосіння були меншими за контрольні на 13%, а на стадії наливу зерна, маса коренів у досвіді перевищувала контроль на 33%. З настанням повної стиглості ситуація не змінилася, і середня маса кореневої системи

однієї дослідної рослини була більшою за контроль 43% (Рис. 3.2).

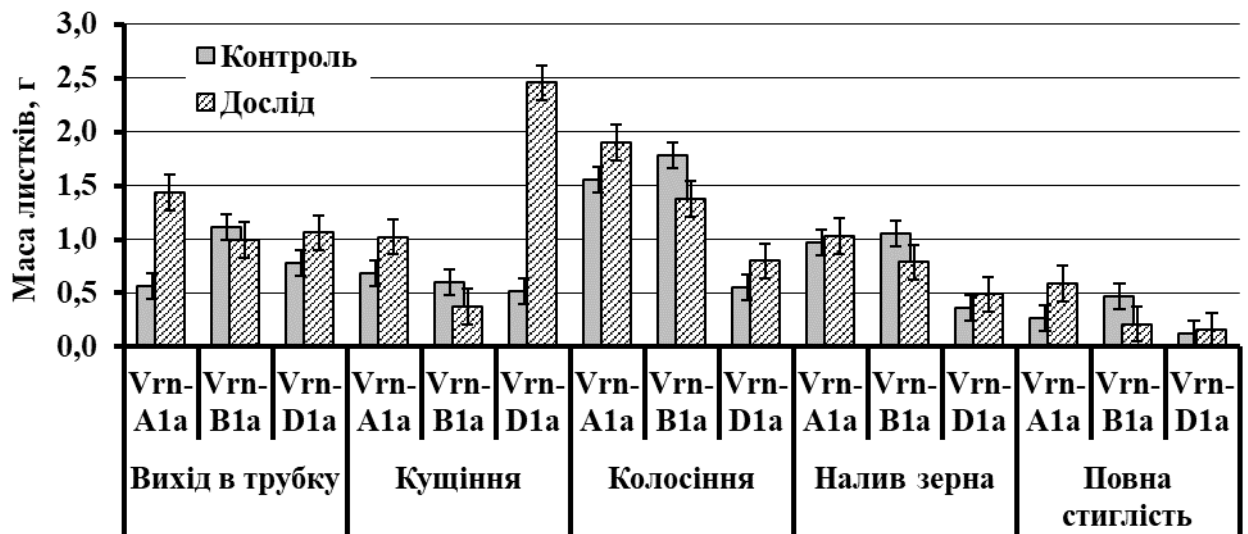


Рис. 3.1. Динаміка зміни маси листків ізогенних ліній пшениці.

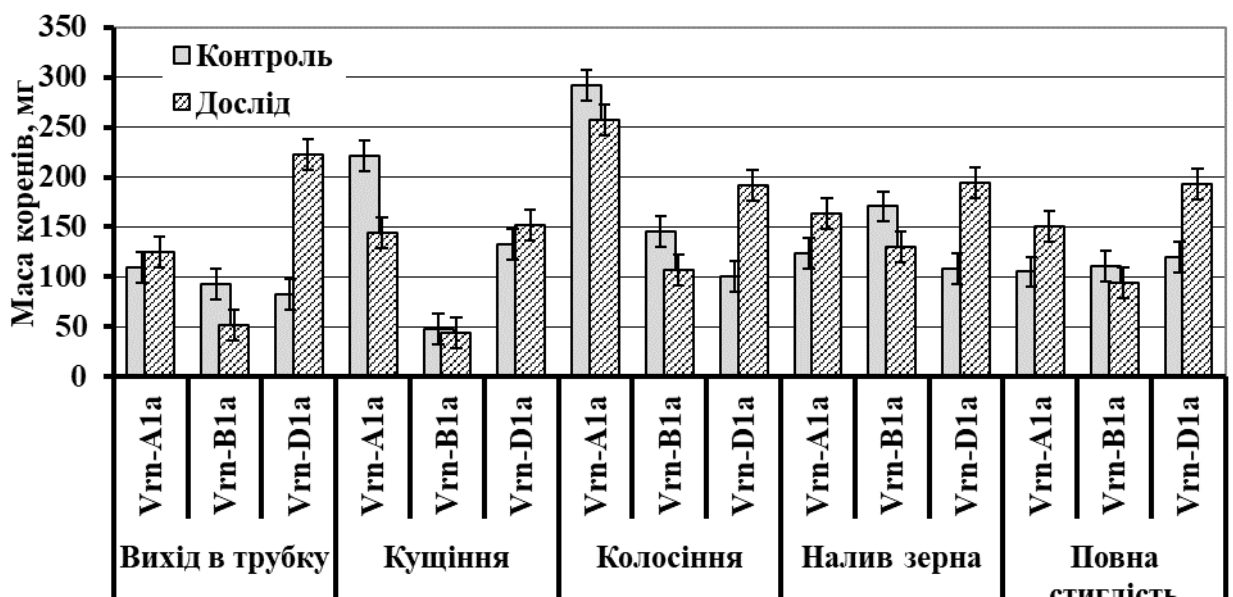


Рис. 3.2. Динаміка зміни маси коренів ізогенних ліній пшениці.

Середня довжина коренів рослин пшениці лінії *Vrn-A1a*, насіння якої проростало за присутності препарату, була більшою, ніж у контрольних рослин на усіх стадіях розвитку (Рис. 3.3). Під час кущіння середня довжина коренів дослідів перевищувала контроль на 6%, а на стадії виходу в трубку – на 25%. Те саме спостерігалось на стадії колосіння, наливу зерна та повної

стиглості. Дослід на стадії колосіння перевищував контроль на 29%, на стадії наливання зерна – на 41%, а на стадії повної стиглості – лише на 19%.

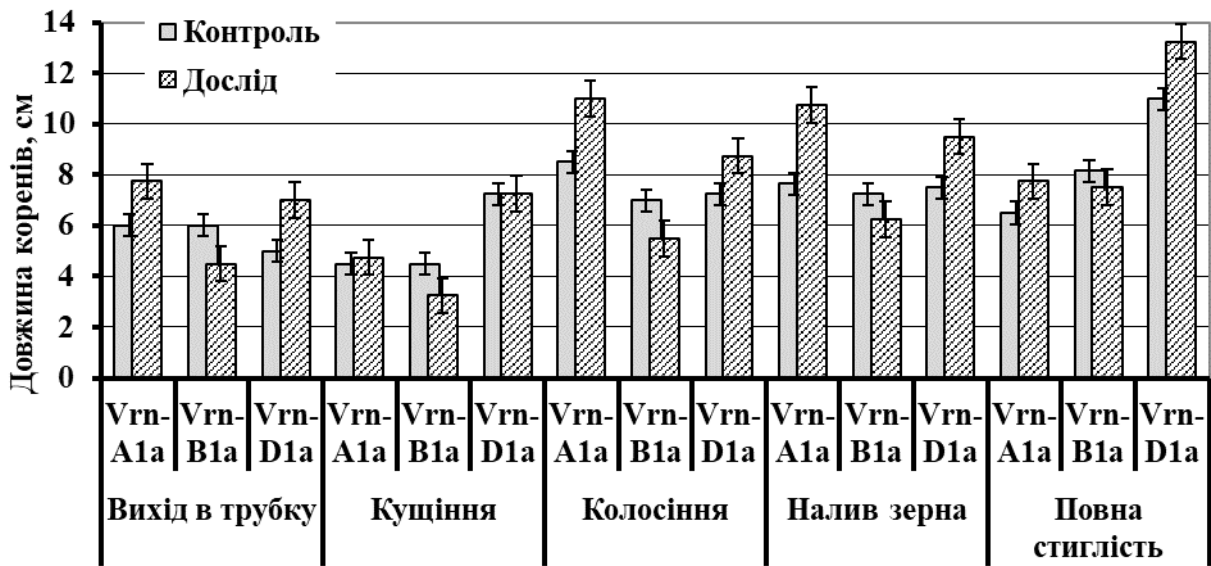


Рис. 3.3. Динаміка зміни довжини коренів ізогенних ліній пшениці.

У досліді, рослини пшениці ізогенної лінії *Vrn-B1a* за трьома досліджуваними показниками, на всіх стадіях онтогенезу, характеризувалися нижчими значеннями, порівняно з контролем (Рис. 3.1-3.3). Так, на стадії кущіння середня маса листків у контрольної групи рослин була більшою на 60%, ніж у досліді, а на стадії виходу в трубку – усього лише на 12%. На стадії колосіння, наливу зерна та повної стиглості загальна картина не змінилася. Показники у рослин контрольної групи на стадії колосіння перевищували аналогічні показники у дослідних рослин на 29%, на стадії наливання зерна – на 33%, а на стадії повної стиглості – у 2 рази. Оцінка зміни середньої маси коренів рослин даної лінії показала, що дослідні рослини поступалися контрольним. На стадії кущіння у контрольних рослин середня маса кореневої системи була більшою, ніж у дослідних на 9%, а на стадії колосіння контроль перевищив дослід на 74%. Середня маса кореневої системи у контрольної групи рослин також була більшою, ніж у дослідних на стадії наливання зерна (на 31%) і на стадії повної стиглості – на 18%. Подібну тенденцію відмічали й при визначенні середньої довжини кореневої системи

рослин пшениці ізогенної лінії *Vrn-B1a*. На всіх досліджуваних стадіях середня довжина кореневої системи в контролі була більшою, ніж у досліді. На стадії кущіння – на 38%, на стадії виходу в трубку на 33%, на стадії колосіння на 27%, на стадії наливання зерна на 16% і на стадії повної стиглості – на 9%.

Позитивний вплив використання препарату Мікоплант спостерігали й у досліді з пшеницею ізогенної лінії *VrnD1a*. Так, аналіз результатів визначення середньої маси листків пшениці даної ізогенної лінії показав, що найменшу відмінність між дослідом і контролем фіксували на стадіях наливу і повної стиглості зерна, а максимальну – на стадії кущіння (майже у 5 разів). Оцінка зміни середньої маси кореневої системи даної лінії показала, що впродовж усіх стадій розвитку більший приріст маси кореневої системи був у дослідних рослин. На стадії кущіння середня маса коренів дослідних рослин була у три рази більшою за показник у контролі. На інших стадіях розвитку відмінності коливалися від 1,6 до 2,5 разів (Рис. 3.2).

Щодо середньої довжини кореневої системи досліджуваної лінії *VrnD1a*, зазначимо, що тенденція, яка спостерігалася для двох попередніх показників, збереглася і для цього показника (Рис. 3.3). Проте відмінності довжини коренів на різних стадіях розвитку рослин були менш істотними, порівняно з масою листків і коренів. А на стадії кущіння середня довжина кореневої системи взагалі була однаковою для контрольної і дослідної груп рослин.

Таким чином, була встановлена різна реакція рослин ізогенних ліній пшениці на присутність у ґрунті грибних пропагул гломусового гриба. Більш активна позитивна відповідь на присутність мікоризоутворювача спостерігалася для рослин пшениці ізогенної лінії *Vrn-A1a*. Для рослини пшениці ізогенної лінії *Vrn-B1a* взагалі було зафіксовано пригнічення розвитку за використання препарату. Встановлений ефект потенційної мікоризації, швидше за все, пов'язаний з відмінною реакцією на біотичний стрес ліній, що відрізняються темпами розвитку – рослини з домінантними

генами *Vrn-A1a* і *VrnD1a* є з прискореними темпами розвитку, а рослини ізогенної лінії *Vrn-B1a* – зі сповільненим темпом розвитку. Адже від темпу розвитку залежить інтенсивність фізіологічних процесів в рослині в цілому. Можливо, рослини зі сповільненим темпом розвитку мали меншу інтенсивність корневих виділень для приваблювання гриба, що не сприяло мікоризації. Зниження різноманітності мікроміцетів у ризосфері ізогенних за генами *Vrn* ліній пшениці через відмінності темпів розвитку була показана й в інших дослідженнях [1].

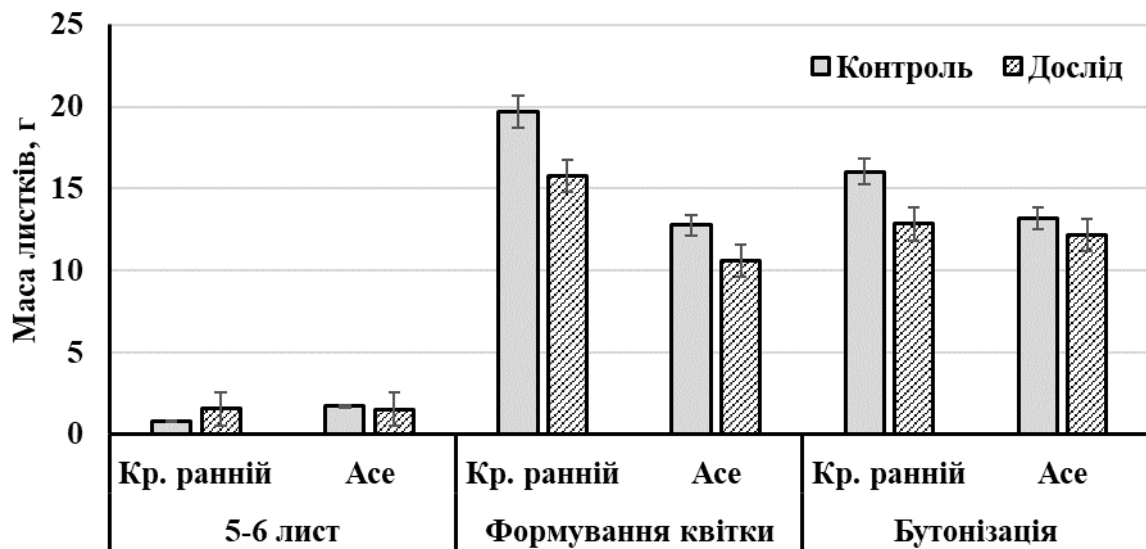


Рис. 3.4. Динаміка зміни маси листків різних сортів томатів.

Вивчення морфометричних показників контрольних та дослідних рослин томатів ранньостиглого сорту Кременчуцький ранній показало, що на стадії диференціації конусу наростання (5-6 листок) середня маса листа дослідних рослин була більшою за контрольні майже у 2 рази (Рис. 3.4). Проте, вже на стадії формування квітки (7-8 листок), загальна картина змінилася, і середня маса листків контрольних рослин була більшою за дослідні на 25%. Аналогічна тенденція мала місце і на стадії бутонізації.

Середня маса коренів дослідних рослин сорту Кременчуцький ранній, на стадії диференціації конуса наростання, була меншою у 2 рази, порівняно з контролем (Рис. 3.5). На стадії формування квітки цей показник у дослідних і контрольних рослин майже не відрізнявся, але на стадії бутонізації –

навпаки, показники для контрольних рослин перевищували дослідні на 17%. Оцінка середньої довжини кореневої системи рослин на стадії диференціації конуса наростання показала, що коріння контрольних рослин було довшим, ніж коріння дослідних на 33%, а на стадії формування квітки коренева система рослин у досвіді була більшою на 6%. На стадії бутонізації, навпаки, довжина коренів контрольних рослин перевищувала довжину коренів дослідних рослин на 7% (Рис. 3.6).

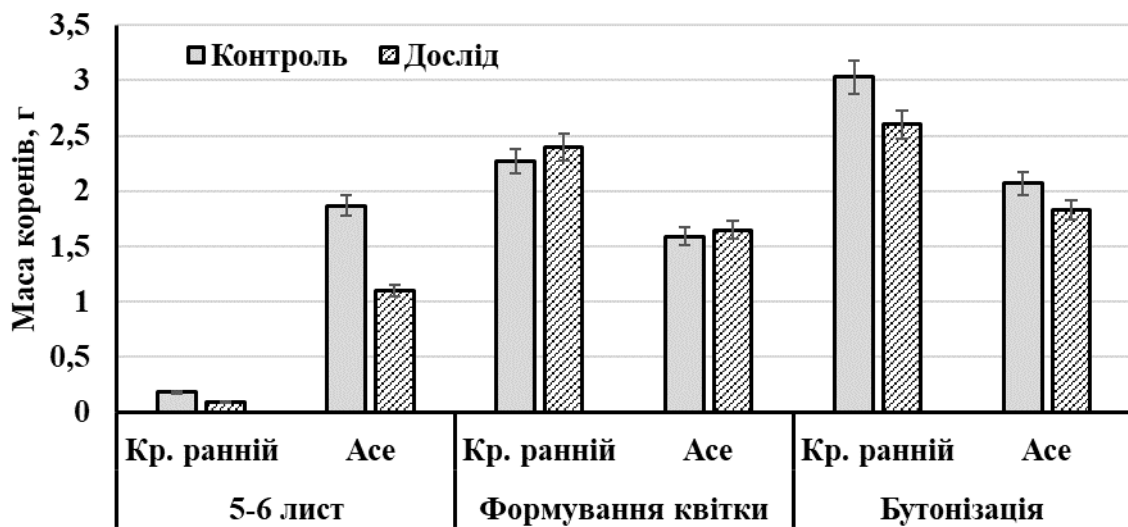


Рис. 3.5. Динаміка зміни маси коренів різних сортів томатів.

Аналіз середньої маси листків томатів пізньостиглого сорту Асе показав, що протягом усіх стадій розвитку маса листків була більшою у контрольних рослин (Рис. 3.4). На стадії диференціації конусу наростання цей показник у контрольних рослин був більшим на 11%, на стадії формування квітки – на 21%, а на стадії бутонізації – на 8%, у порівнянні з контрольними рослинами. Аналогічна залежність збереглася й двох інших показників – маси й довжини коренів (Рис. 3.5, Рис. 3.6). Контрольні рослини томату сорту Асе характеризувались більшою середньою масою та довжиною кореневої системи. На стадії диференціації конусу наростання середня маса коренів рослин у контролі була більшою у 1,4 рази, на стадії формування квітки – усього на 4%, а на стадії бутонізації – 13%. Середня довжина коренів контрольної групи рослин на стадії диференціації конусу наростання

перевищувала довжину кореневої системи дослідних рослин на 12%, на стадії формування квітки – на 33%, а на стадії бутонізації – на 22% (Рис. 3.4-3.6).

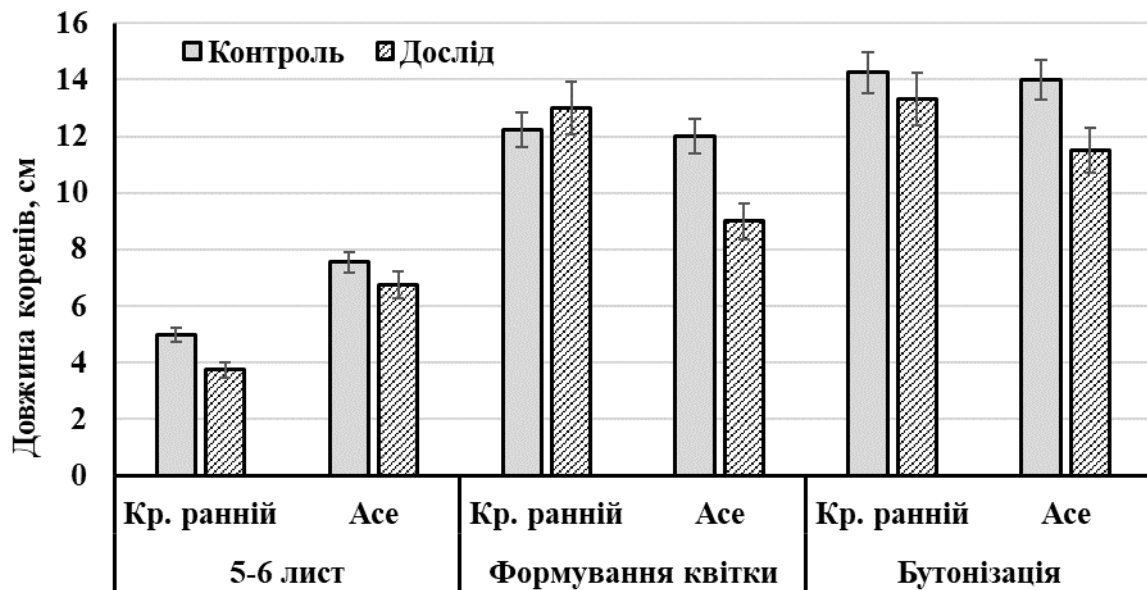


Рис. 3.6. Динаміка зміни довжини коренів різних сортів томатів.

Таким чином, для різних видів сільськогосподарських культур нами була встановлена, переважно, протилежна реакція на додавання пропагул мікоризоутворювальних грибів до середовища розвитку рослин. Причому, протилежність реакцій рослин була встановлена як за показниками розвитку надземної (листя), так і підземної (корені) частин рослинних організмів.

Відомо [27, 37], що мікосимбіонти впливають на процес фотосинтезу, від якого в свою чергу залежить кількість продуктів, необхідних грибу. Згідно з результатами досліджень процес мікоризоутворення залежить від умов освітлення, за яких зростає рослина-господарець, а також від концентрації поживних речовин у ґрунті, особливо азоту та фосфору. З іншого боку, інтенсивність фотосинтезу значною мірою залежить від швидкості відтоку асимілятів у корені, яка залежить від їхньої мікоризації. Збалансованість процесів контролюється на гормональному рівні. Виходячи з розуміння ролі фотосинтетичної системи рослин у розвитку мікоризи, нами було визначено вміст хлорофілів у листках рослин на різних стадіях розвитку. Визначали концентрацію хлорофілів *a* і *b* та суму хлорофілів (Рис. 3.7-3.9). Аналіз

отриманих результатів показав, що на всіх вивчених стадіях онтогенезу пшениці мала місце незначна зміна концентрацій хлорофілів *a* і *b*. Концентрація хлорофілів *a* і *b* у листках контрольних рослин пшениці лінії *Vrn-A1a* протягом усіх етапів розвитку знижувалася. Найвища концентрація була встановлена на стадії кушіння, а найменша – на стадії повної стиглості. Аналогічну тенденцію відмічали і у випадку дослідних рослин. Динаміка концентрації хлорофілів *a* та *b* у листках контрольних та дослідних рослин пшениці лінії *Vrn-B1a* була подібною до лінії *Vrn-A1a*. Максимальну концентрацію пігментів було встановлено в листках рослин стадії кушіння, як у дослідної, так і контрольної групи. Не суттєве зниження концентрації хлорофілів *a* і *b* у листках рослин, на які не діяли препаратом, фіксували на стадії наливу зерна, а у досліді – на стадії повної стиглості. У контрольних рослин пшениці лінії *Vrn-D1a* концентрація хлорофілу *a* і *b* мала тенденцію до підвищення, за умов додавання препарату до ґрунту. Істотне (у 3,5 – 4 рази) зниження концентрації хлорофілів було зафіксовано на стадії наливу зерна, причому як у дослідних рослин, так і в контролі (Рис. 3.9).

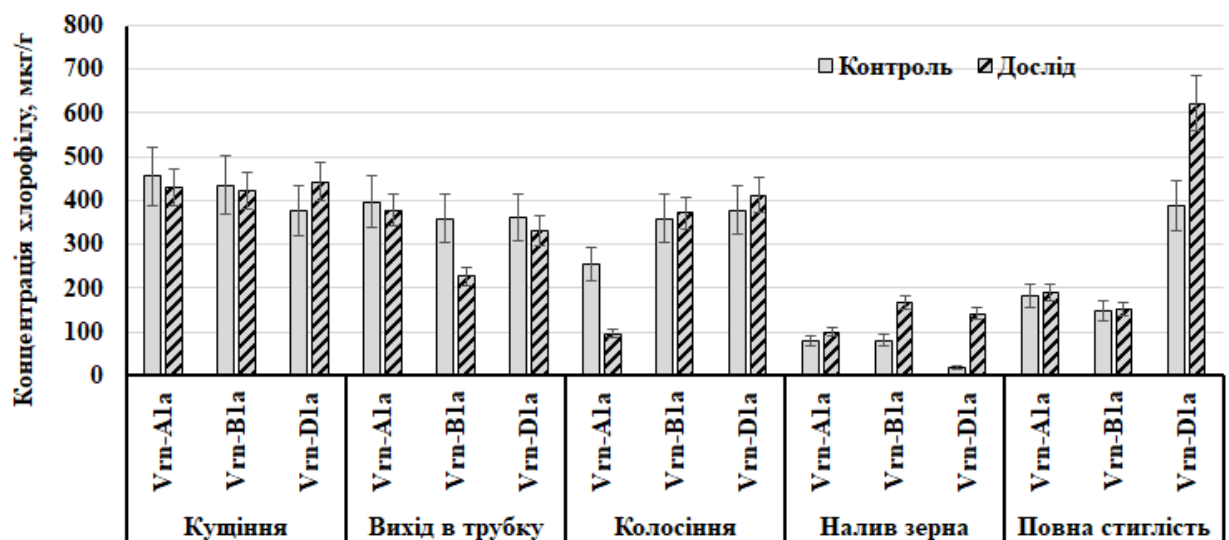


Рис. 3.7. Динаміка змін концентрації хлорофілу *a* у листках ізогенних ліній пшениці.

Аналіз змін суми хлорофілів у листках ізогенної лінії пшениці *Vrn-A1a* на стадіях кушіння, виходу в трубку, наливу та повної стиглості зерна показав

незначні відмінності за даним показником у дослідних та контрольних рослин (Рис. 3.9). Виняток становили дані, отримані під час аналізу концентрації суми хлорофілів у листках лінії пшениці *Vrn-A1a* на стадії колосіння – тут показники у контролі в 4 рази перевищували дані, отримані при аналізі дослідних рослин.

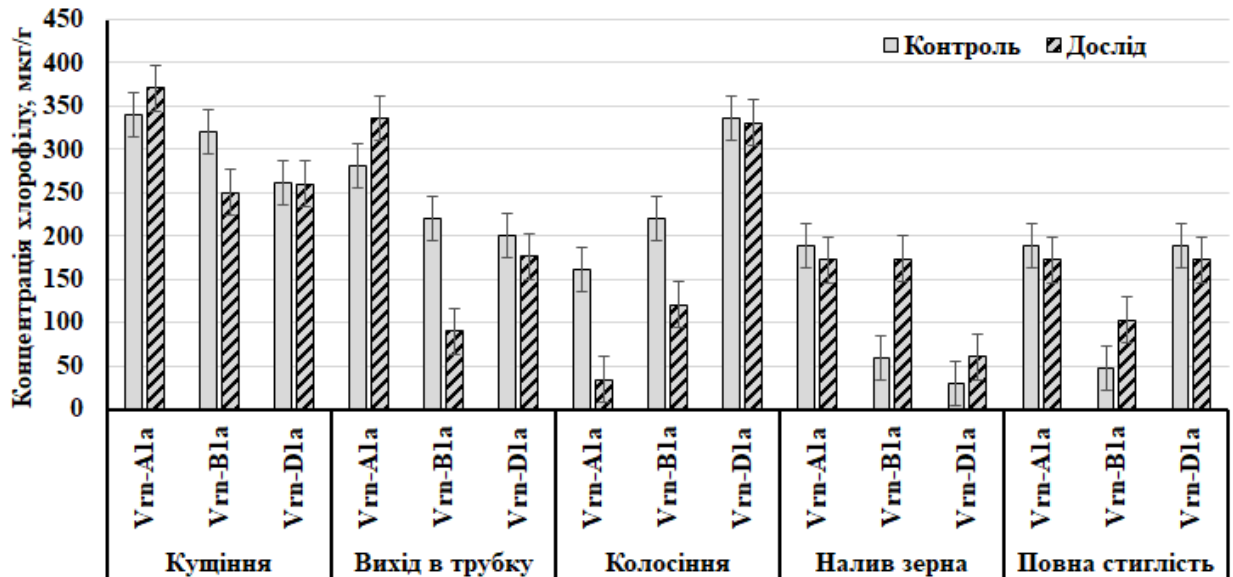


Рис. 3.8. Динаміка змін концентрації хлорофілу *b* у листках ізогенних ліній пшениці.

Для пшениці лінії *Vrn-B1a* було встановлено інші тенденції (Рис. 3.7-3.9). Так, у листках рослин даної лінії сума хлорофілів на стадіях кушіння, виходу в трубку і колосіння була вищою у контрольних рослин. Причому ці відмінності коливалися від незначних, як на стадії кушіння і колосіння – на 12 і 14%, відповідно, і до істотно відмінних, – як на стадії виходу в трубку – майже у 2 рази. На стадіях наливу та повної стиглості зерна концентрація суми хлорофілів у листках дослідних рослин даної лінії перевищувала показники у контролі у 2,4 та 1,3 рази, відповідно. Сумарна концентрація хлорофілів у листках дослідних рослин пшениці ізогенної лінії *Vrn-D1a* на стадіях кушіння, колосіння, наливу та повної стиглості зерна була вищою, ніж концентрація суми хлорофілів у листках контрольних рослин (Рис. 3.9).

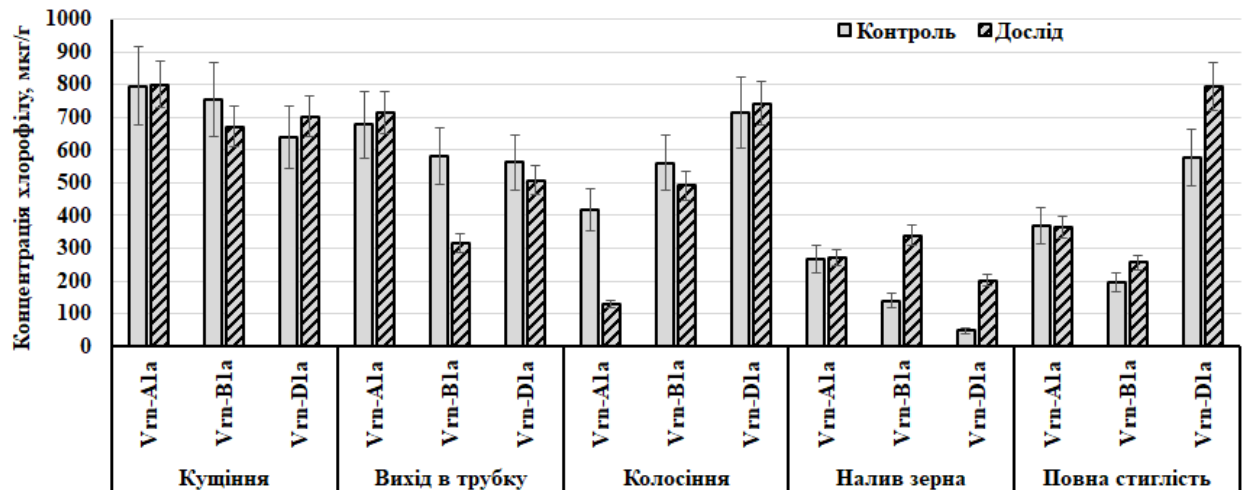


Рис. 3.9. Динаміка змін концентрації суми хлорофілів у листках ізогенних ліній пшениці.

На стадії кушіння показники у досліді перевищували контрольні на 10%, на стадії колосіння – на 4%, на стадії наливу зерна – втричі, а на стадії повної стиглості – на 38%. На стадії виходу в трубку у листках дослідних рослин пшениці лінії *Vrn-D1a*, як і у варіанті з пшеницею лінії *Vrn-B1a*, сумарна концентрація хлорофілів була на 11% нижче, ніж у листках контрольних рослин (Рис. 3.9).

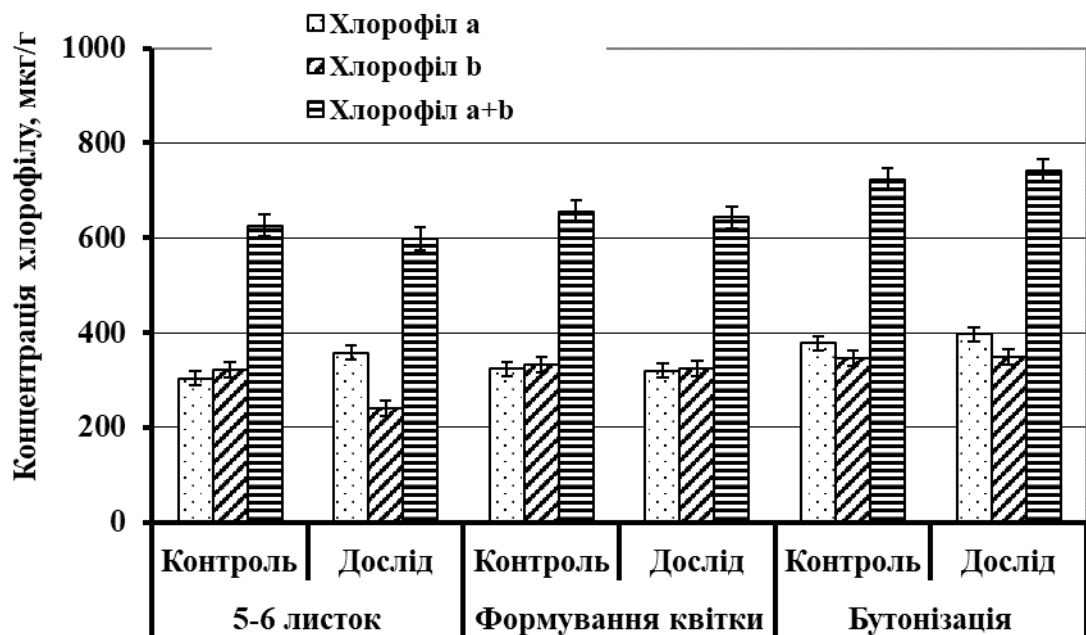


Рис. 3.10. Динаміка змін концентрації хлорофілів у листках томатів сорту Кременчуцький ранній.

Аналіз концентрації хлорофілів *a* і *b* та сумарної концентрації хлорофілів у листках томатів сорту Кременчуцький ранній у досліді та контролі показав, що штучна мікоризація не мала істотного впливу на фотосинтез рослин (Рис. 3.10, Рис. 3.11). Показники концентрації хлорофілів *a* і *b* в листках томатів на всіх вивчених стадіях онтогенезу, істотно не відрізнялися, також відмінності були незначущими і за визначення сумарної концентрації хлорофілів. Можна відмітити лише тенденцію до незначного підвищення концентрації суми хлорофілів у листках томатів дослідних рослин на стадії бутонізації на 2,5% (Рис. 3.11). На стадії диференціації конусу наростання (5-6 листок) сума хлорофілів у досліді була на 5% нижче, ніж у контролі, а на стадії формування квітки (7-8 лист) – на 2%. Істотна різниця у сумі хлорофілів між показниками у досліді та контролі мала місце на етапі бутонізації, тобто на пізнішій стадії розвитку рослин.

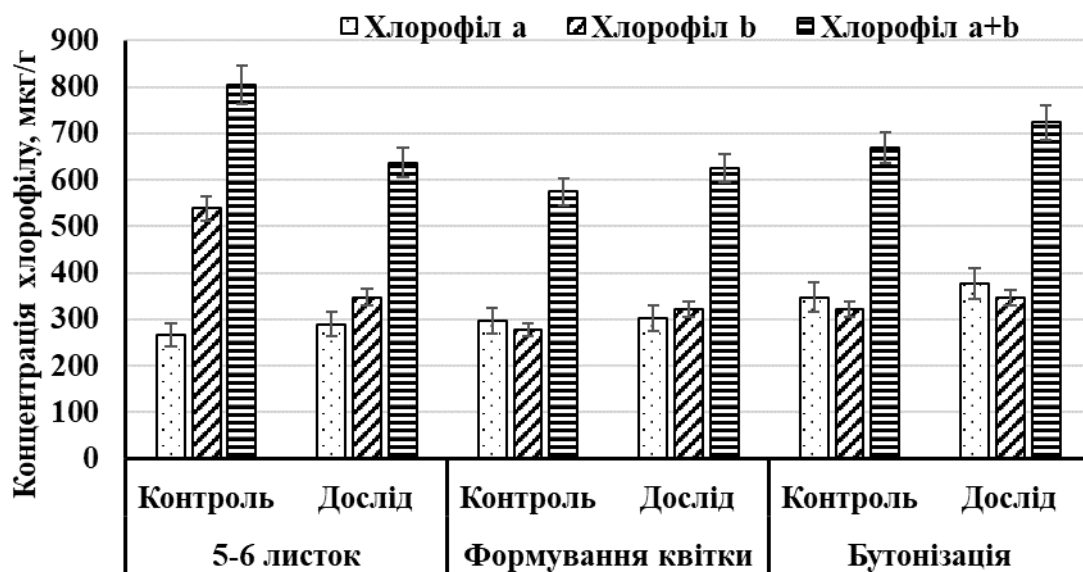


Рис. 3.11. Динаміка змін концентрації хлорофілів у листках томатів сорту Асе.

Для томатів пізньостиглого сорту Асе показано аналогічну залежність фотосинтетичної активності від штучної мікоризації (Рис. 3.10, Рис. 3.11).

Показники концентрації хлорофілів *a* і *b* у дослідних та контрольних рослин на всіх вивчених стадіях онтогенезу суттєво не відрізнялися, за винятком стадії 5-6 листка, тобто, на початку активного росту томатів. На стадії диференціації конуса наростання сумарна концентрація хлорофілів у листках дослідних рослин була меншою, ніж у контрольних на 26%. На двох наступних стадіях ситуація змінилася – штучна мікоризація привела до незначного перевищення сумарної концентрації хлорофілів у листках дослідних рослин – на стадії формування квітки на 9%, а під час бутонізації – на 8%.

Таким чином, стимуляція фотосинтетичної діяльності в результаті штучної мікоризації мала місце на більшості стадій онтогенезу пшениці ізогенної лінії *Vrn-D1a*. Загалом же, концентрація хлорофілів *a* і *b* та сумарна концентрація хлорофілів була вищою на ранніх стадіях онтогенезу рослин пшениці, і тільки в окремих випадках – на стадії наливу або повної стиглості зерна. Для томатів було встановлено відмінний від пшениці вплив штучної мікоризації на фотосинтетичну активність. У разі ранньостиглого сорту Кременчуцький ранній стимуляція фотосинтетичної активності мала місце лише на стадії бутонізації, а для пізньостиглого томату сорту Асе підвищення концентрації суми хлорофілів відбувалося раніше – ще на етапі формування квітки.

За даними літератури [18, 24, 26], арбускулярна мікориза являє собою тип взаємовигідного симбіозу між рослиною та гломусовими грибами. Мікоризний симбіоз здатні утворювати від 80 до 90 % видів судинних рослин, що існують на Землі. При утворенні мікоризного симбіозу гриб колонізує тканини кори кореня з утворенням «внутрішнього міцелію», модифікуючи клітини, з якими контактує. Характерною рисою АМ є утворення арбускул (розгалужених гаусторій), що існують лише 4-10 днів, після чого дегенерують і перетравлюються клітиною-господарем, що повертається до свого нормального функціонування. Крім того, розвивається «зовнішній міцелій» – позакореневі гіфи, які відіграють важливу роль у поглинанні поживних

речовин. Арбускулярні мікоризні гриби є облігатними симбіонтами. Гіфи грибів, що розгалужуються в ґрунті, дають можливість мікоризованій рослині збільшити доступний для неї обсяг ґрунту. Значення такого збільшення об'єму варіює залежно від поживної речовини, її концентрації, доступності в ґрунті, потреби в ній рослини та швидкості поглинання. У процесі поглинання поживної речовини її концентрація поблизу органу, що поглинає (кореня чи гіфи), зменшується, особливо якщо рухомість поживної речовини в ґрунті є нижчою порівняно зі швидкістю її поглинання. В цьому випадку швидкість поглинання цієї речовини цілком контролюється швидкістю її руху до поверхні абсорбції, а не фізіологічними чинниками. Такий механізм має особливо важливе значення для поглинання фосфату, концентрації якого в ґрунтовому розчині є дуже низькими [18]. Це зумовлено тим, що ортофосфат, який є найкращою формою фосфору, що поглинається рослинами, рухається в ґрунті за допомогою дифузії й може абсорбуватися коренями лише на віддалі декількох міліметрів від їх поверхні. Мікоризні гриби можуть виявляти суттєву здатність до поглинання фосфату з ґрунтового розчину. Крім того, АМ гриби, цілком імовірно, можуть добувати фосфор і з важкорозчинних сполук, що є прямо не доступними для рослин. Разом із постачанням рослині фосфору, мікоризний симбіоз може відігравати важливу роль у надходженні до рослин азоту та мікроелементів, зокрема цинку, міді, заліза. В літературі є значна кількість даних про те, що арбускулярний мікоризний симбіоз (АМ симбіоз) не лише збільшує поглинання елементів живлення рослинами, але й може впливати на стійкість рослин до несприятливих чинників довкілля, зокрема забруднення важкими металами, посухи, засолення, тощо [18, 24].

Приготування мікроскопічних препаратів з коренів дослідних і контрольних рослин і аналіз мікропрепаратів дозволив оцінити частоту мікоризної інфекції. Було встановлено, що у ґрунті, який використовували для вирощування контрольних рослин, були відсутні пропагули грибів-мікоризоутворювачів, про що свідчило відсутність грибних гіф як на поверхні, так і всередині тканин аналізованих коренів контрольних рослин

пшениці і томатів.

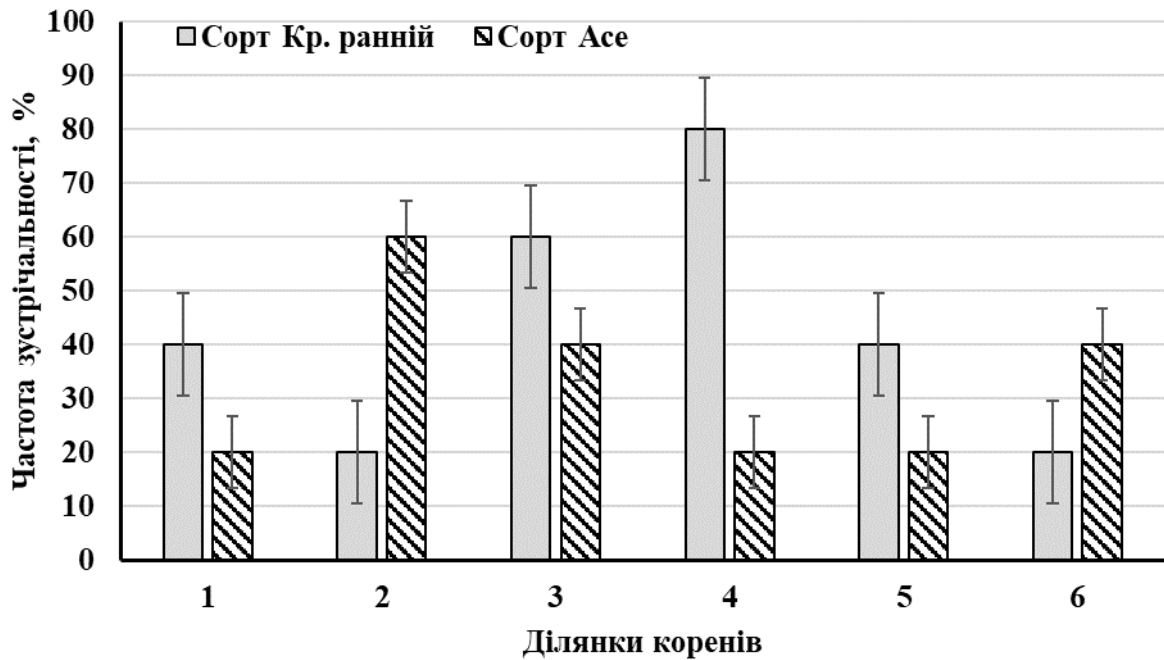


Рис. 3.12. Частота зустрічальності мікоризної інфекції у томатів різних сортів.

Аналіз мікропрепаратів коренів дослідних рослин пшениці різних ізогенних ліній показав присутність гіфів грибів на поверхні коренів (Рис. 3.13). У багатьох випадках рясність грибних гіф на поверхні коренів була значною. Слід зазначити, що наявність грибних гіф поверхні коренів мала місце на різних етапах онтогенезу рослин. Проте, ми не виявили активного розвитку арбускулярної мікоризи всередині коренів дослідних рослин пшениці. В цілому, аналіз мікропрепаратів показав, що 75% рослин пшениці вступали у симбіоз з грибами і 25% не утворюють мікоризи з мікроміцетом, спори якого входять до складу використаного нами препарату Мікоплант.

Мікоризу арбускулярного типу виявляли лише у коренях дослідних рослин томатів (Рис. 3.14). Аналіз мікропрепаратів показав, що арбускули з'являлися в коренях дослідних рослин обох сортів томатів на стадії формування квітки. Оцінка частоти трапляння мікоризної інфекції показала (Рис. 3.12), що максимальні показники мали місце у варіанті досліді з томатами сорту Кременчуцький ранній – в середньому, 43%. Для окремих

ділянок коренів (початок рахується від кінчика) цей показник коливався від 20 до 80%. Істотно нижчою була частота мікорізоутворення у дослідних рослин томату сорту Асе – показник коливався від 20 до 60%, при середній частоті – близько 30%. Проте, за показником інтенсивності мікоризної інфекції, провідне місце було за рослинами томату пізньостиглого сорту Асе. Інтенсивність мікоризної інфекції у томатів даного сорту була майже вдвічі вищою, ніж у томату сорту Кременчуцький ранній.

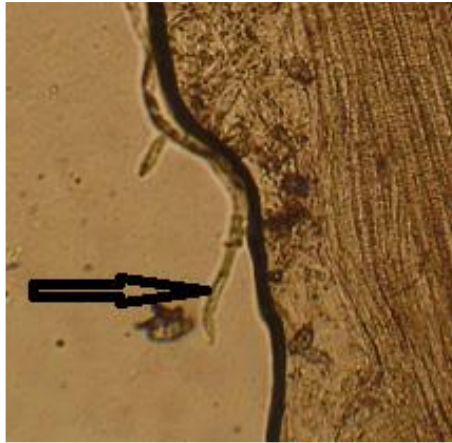


Рис. 3.13. Мікрофотографія кореня пшениці з грибними гіфами на поверхні.

Таким чином, за умов штучної мікоризації, ймовірно, має місце залежність частоти трапляння та інтенсивності мікоризної інфекції від сортових особливостей та генотипу рослин. В цілому ж, нами відзначено позитивний вплив штучної мікоризації на морфометричні показники та інтенсивність фотосинтетичних процесів, що протікають у листках рослин ізогенних за генами *Vrn* ліній пшениці. Але при цьому не виявлено розвитку арбускулярної мікробиоти в коренях дослідних рослин, гіфи гриба активно розвивались тільки у ризоплані. Щодо томатів, нами був встановлений зворотний ефект – на тлі достовірного розвитку арбускулярної мікробиоти в коренях, практично відсутній ефект стимуляції процесів фотосинтезу та збільшення морфометричних показників у дослідних рослин, що розвивалися в умовах штучної мікоризації.

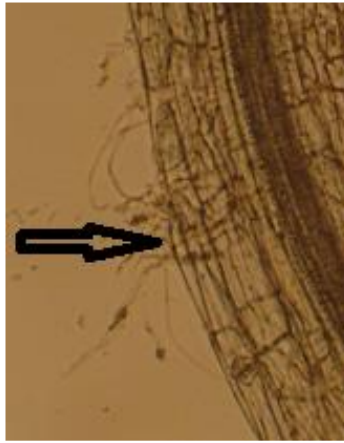


Рис. 3.14. Мікрофотографія кореня томату з грибними гіфами, що виходять за межі кореня.

Отже, культурні рослини відрізняються за ступенем їх залежності від мікоризи. Різною може бути і мікоризна залежність різних сортів одного виду сільськогосподарської культури. Показано [21], що з десяти сортів пшениці, шість дали позитивну відповідь, тоді як чотири відповіли негативно або не реагували на інокуляцію мікоризою. Відповіді окремих сортів були послідовними незалежно від джерела інокулянта, що свідчить про те, що чутливість до мікоризи є спадковою ознакою, а не відповіддю на окремих представників мікоризних грибів. Переваги використання грибів АМ очевидні для виробників агрокультур, тому можливість інокуляції ґрунтів цими грибами є предметом різноманітних досліджень, а інокуляція арбускулярними мікоризними грибами розглядається як корисна технологія вирощування сільськогосподарських культур. Проте, залишається не до кінця встановленою універсальність біопрепаратів для різних культур, саме це обумовлює актуальність досліджень штучної мікоризації агроценозів.

Утворення мікоризи є взаємовигідним процесом як для рослини, так і для гриба. Крім того, гриби отримують доступ до продуктів фотосинтезу рослин, у свою чергу, гіфи грибів розмножуються в ґрунті, що дозволяє мікоризованій рослині збільшити об'єм ґрунту, доступний для неї. Рослини, на коренях яких з'явилася мікориза, більш пристосовані до навколишнього середовища, вони більш захищені від несприятливих екологічних умов,

включаючи посуху, низькі температури, засолення, забруднення ґрунту, тощо. Крім того, симбіоз мікоризоутворювальних грибів і рослин сприяє стійкості рослин проти патогенів і захворювань [52]. Таким чином, подальше вивчення будови та функцій мікоризи дасть змогу використати отримані знання в сільському, лісовому господарстві та інших сферах людської діяльності.

ВИСНОВКИ

1. Штучна мікоризація стимулювала проростання насіння пшениці та пригнічувала проростання насіння томату: дослідні рослини пшениці сходили раніше за контрольні та раніше переходили до наступної стадії розвитку.
2. Штучна мікоризація насіння ізогенних за генами *Vrn* ліній пшениці приводила до збільшення приросту маси листя та довжини коренів у ліній *Vrn-A1a* та *Vrn-D1a*. Зворотний ефект мікоризації було зафіксовано для лінії *Vrn-B1a* та рослин томату обох сортів.
3. Штучна мікоризація приводила до підвищення суми хлорофілів у листках пшениці лінії *Vrn-D1a* і не впливала на суму хлорофілів у листках інших ліній пшениці та обох сортів томату.
4. Максимальна частота зустрічальності мікоризи була виявлена у коренях рослин томату сорту Кременчуцький ранній на стадії формування квітки.
5. Максимальну інтенсивність мікоризоутворення було зафіксовано у коренях рослин томатів сорту Асе на стадії формування квітки.
6. Для рослин пшениці всіх вивчених ізогенних ліній відмічалася низька частота мікоризації як на ранніх, так і на пізніших стадіях розвитку рослин.

ЛІТЕРАТУРА

1. Авксентьєва О.О. Мікроміцети ризосфери та філосфери ізогенних за генами *VRN* ліній пшениці (*Triticum aestivum* L.) у зв'язку з темпами розвитку та продуктивністю / О.О. Авксентьєва, О.І. Віннікова // Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Сер.: Біологія. – 2018. – №. 30. – С. 77-86.
2. Андріанова Т.В. Асоційовані з рослинами мікроміцети як об'єкти біотехнології / Т.В. Андріанова, А.В. Дразнікова, А.О. Українська // Problems of Environmental Biotechnology. – 2019. – №. 1. – С. 1-49.
3. Атраментова Л.О. Статистичні методи в біології / Л.О. Атраментова, О.М. Утєвська –Харків: ХНУ імені В.Н. Каразіна, 2007. – 288 с.
4. Вдовенко С. А. Ефективність використання біопрепарату під час вирощування помідора у відкритому ґрунті розсадними // Вісник Львівського національного аграрного університету. Сер.: «Агрономія». – 2016. – № 20. – С. 66–73.
5. Гамаюнова В.В. Урожайність зерна ячменю ярого та озимого залежно від ресурсозберігаючих підходів до їх живлення в умовах південного Степу України / Т.О. Касаткіна, А.О. Кувшинова // Інноваційні технології в рослинництві. Мат. II Всеукр. наук. інтернет-конф. (15 трав. 2019 р. Кам'янець-Подільський). – Кам'янець-Подільський, 2019. – С. 25–27.
6. Демченко П. С. Використання арбускулярних мікоризних грибів для виробництва біостимуляторів рослин–перспективи розвитку на пряму в Україні / Л.О. Тітова // The 23th International scientific and practical conference “The influence of society on the development of science and the invention of new methods” (June 13–16, 2023, Prague, Czech Republic) – Prague: International Science Group, 2023. – С. 17.
7. Джаган В. Перспективи використання мікоризних грибів для підвищення стійкості зелених насаджень урбанізованих територій / В. Джаган, В. Петльована // Theory and practice of design. – 2023. – №. 27. – С. 198-203.

8. Дімітров С.Г, Саблюк В.А. Ефективність оброблення насіння сої культурної *Glycine max* (L.) Merr. біопрепаратами у підвищенні її продуктивності // International Science Journal of Engineering & Agriculture. – 2023. – Т. 2. – №. 3. – С. 67-81.
9. Карпенко В.П. Формування окремих фізіолого-біохімічних показників вівса голозерного за дії мікробного препарату меланоріз та регулятора росту рослин Агролайт / Марченко К.Ю. // Таврійський науковий вісник. Херсонський державний аграрно-економічний університет. Херсон. – 2021. – С. 105-113.
10. Крутякова В.І. Біологічний метод захисту сільськогосподарських культур: перспективи для України / Гулич О.І., Пилипенко Л.А. // Вісник аграрної науки. – 2018. – №11 (788). – С.159-168.
11. Лапчинський В. В. Біологічні препарати, як крок до сталого розвитку в землеробстві // Міжнародна науково-практична конференція «Цифрова трансформація та диджитал технології для сталого розвитку всіх галузей сучасної освіти, науки і практики». – 2023. – С. 225-228.
12. Паламарчук В. Д. та ін. Елементи структури врожаю гібридів кукурудзи залежно від внесення біологічних препаратів в умовах Лісостепу правобережного / Сільське господарство та лісівництво – 2021. – № 4 (23). – С. 244-252.
13. Полева Л. А. Використання мікоризного симбіозу в агрономії / Прокоп'як М. З., Майорова О. Ю. // Тернопільські біологічні читання, матеріали Міжнародної науково-практичної конференції (4–5 листопада 2022 р. Тернопіль). – Т.: Вектор, 2022. – С. 97-100.
14. Троценко Н.В. Стресостійкість кіноа та роль ендofітних симбіонтів у її формуванні / Н.В. Троценко, А.В. Мельник // Вісник Сумського національного аграрного університету: Сер. «Агрономія і біологія» – 2022. – Вип. 3 (49) – С. 66-75.
15. Циганський В. І. Оптимізація системи удобрення сої на основі використання препаратів біологічного походження в умовах Лісостепу

Правобережного // Сільське господарство та лісівництво – 2021. – № 21. С. 69-81.

16. Яценко В.В. Сортові особливості формування нодуляційного апарату бобових культур за використання інокулянтів і мікоризоутворювального препарату / Збірник наукових праць Уманського національного університету садівництва. – 2022. – Вип. 99. Ч. 1. – С. 100-114.

17. Яценко В.В. Формування продуктивності сої овочевої за використання біоінокулянтів та мікоризоутворюючого препарату // Таврійський науковий вісник. – 2022. – № 125. – С. 111-118.

18. Akiyama K. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi / K. Akiyama, K. Matsuzaki, H. Hayashi // Nature. – 2015. – Vol. 435. – № 7043. – P. 824-827.

19. Alkan N. Analysis of quantitative interactions between two species mycorrhizal fungi, *Glomus mosseae* and *G. intraradices* / N. Alkan, V. Gadkar, O. Yarden, Y. Kapulnik // Appl. Environ. Microbiol. – 2016. – Vol. 72(6). – P. 4192-4199.

20. Artursson V. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth / V. Artursson, R.D. Finlay, J.K. Jansson // Environ. Microbiol. – 2016, №8. – P. 1-10.

21. Bakonyi I. Response of winter wheat to arbuscular mycorrhizal fungal inoculation under farm conditions / I. Bakonyi, G. Csitári // Columella–Journal of Agricultural and Environmental Sciences. – 2018. – Vol. 5. – №. 1. – P. 51-58.

22. Berger F. Factors affecting plant responsiveness to arbuscular mycorrhiza / F. Berger, C. Gutjahr // Current opinion in plant biology. – 2021. – Vol. 59. – P. 1019-1094.

23. Brundrett M.C. Coevolution of roots and mycorrhizal of land plants / M.C. Brundrett // New Phytol. – 2012. – Vol. 154. – № 2. – P. 275-271.

24. Choi J. Mechanisms underlying establishment of arbuscular mycorrhizal symbioses / J. Choi, W. Summers, U. Paszkowski // Annual Review of Phytopathology. – 2018. – Vol. 56. – P. 135-160.

25. Couzigou J. M. et al. Positive gene regulation by a natural protective miRNA enables arbuscular mycorrhizal symbiosis / J.M. Couzigou, D. Lauressergues, O. André et al. // *Cell Host & Microbe*. – 2017. – T. 21. – №. 1. – C. 106-112.
26. De Vita P. Genetic markers associated to arbuscular mycorrhizal colonization in durum wheat / P. De Vita, L. Avio, C. Sbrana et al. // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – №. 1. – P. 106-112.
27. Diagne N. Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and performance: Importance in biotic and abiotic stressed regulation / N. Diagne, M. Ngom, P.I. Djighaly et al. // *Diversity*. – 2020. – Vol. 12. – №. 10. – P. 370-382.
28. Diop T.A. In vitro culture of arbuscular mycorrhizal fungi advances and future prospects / T.A. Diop // *African Journal of Biotechnology*. – 2013. – Vol. 2(12). – P. 692-697.
29. Fabiańska I. The role of nutrient balance in shaping plant root-fungal interactions: facts and speculation / I. Fabiańska, E. Sosa-Lopez, M. Bucher // *Current opinion in microbiology*. – 2019. – Vol. 49. – P. 90-96.
30. Favre-Godal Q. Orchids and their mycorrhizal fungi: an insufficiently explored relationship / Q. Favre-Godal, L. Gourguillon, S. Lordel-Madeleine et al. // *Mycorrhiza*. – 2020. – Vol. 30. – P. 5-22.
31. Gomez-Roldan V. Strigolactone inhibition of shoot branching / V. Gomez-Roldan, S. Fermas, P.B. Brewer et al. // *Nature* 2008. – Vol. 455. – P. 189-209.
32. Gutjahr C. Cell and developmental biology of arbuscular mycorrhiza symbiosis / C. Gutjahr, M. Parniske // *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.* – 2013. – Vol. 29. – P. 593-617.
33. Ho-Plágaro T. Molecular regulation of arbuscular mycorrhizal symbiosis / T. Ho-Plágaro, J. M. García-Garrido // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2022. – Vol. 23. – №. 11. – P. 5960.
34. Javot H. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles / H. Javot, N. Pumplin, M.J. Harrison // *Plant Cell Environ.* – 2017. – Vol. 30. – № 3. – P. 310-322.

35. Jin Y. DELLA proteins are common components of symbiotic rhizobial and mycorrhizal signalling pathways / Y. Jin, H. Liu, D. Luo et al. // *Nat. Commun.* – 2016. Vol. 7. – P. 124-133.
36. Kumar J. Studies on ectomycorrhiza: an appraisal / J. Kumar, N.S. Atri // *The Botanical Review.* – 2018. – Vol. 84. – P. 108-155.
37. Küster H. Identification and expression regulation of symbiotically activated legume genes / H. Küster, M.F. Vieweg, K. Manthey et al. // *Phytochemistry.* – 2017. – Vol. 68. – P. 8-18.
38. Kuźniar A. Agricultural and other biotechnological applications resulting from trophic plant-endophyte interactions / A. Kuźniar, K. Włodarczyk, A. Wolińska // *Agronomy.* – 2019. – Vol. 9. – P. 77-90.
39. Li T. How mycorrhizal associations influence orchid distribution and population dynamics / T. Li, S. Wu, W. Yang et al. // *Frontiers in Plant Science.* – 2021. – Vol. 12. – P. 647-714.
40. Liao H.L. Fungal endophytes of *Populus trichocarpa* alter host phenotype, gene expression, and rhizobiome composition / H.L. Liao, G. Bonito, J.A. Rojas et al. // *Mol. Plant Microbe Interact.* – 2019. – Vol. 32. – P. 853-886.
41. Liu Q. Analysis of complementarity requirements for plant microRNA targeting using a *Nicotiana benthamiana* quantitative transient assay / Q. Liu, F. Wang, M.J. Axtell // *The Plant Cell.* – 2014. – Vol. 26. – №. 2. – P. 741-753.
42. Lopez-Obando, M.; Ligerot, Y.; Bonhomme, S.; Boyer, F.-D.; Rameau, C. Strigolactone biosynthesis and signaling in plant development / M. Lopez-Obando, Y. Ligerot, S. Bonhomme // *Development.* – 2015. – Vol. 142. – P. 3615-3619.
43. Miller J.B. Calcium/Calmodulin-dependent protein kinase is negatively and positively regulated by calcium, providing a mechanism for decoding calcium responses during symbiosis signaling / J.B. Miller, A. Pratap, A. Miyahara et al. // *Plant Cell.* – 2013. – Vol. 25. – P. 5053-5066.
44. Montero H. Arbuscular mycorrhizal phenotyping: the dos and don'ts / H. Montero, J. Choi, U. Paszkowski // *The New Phytologist.* – 2019. – Vol. 221. – №. 3. – P. 1182-1196.

45. Ozimek E. Mortierella species as the plant growth-promoting fungi present in the agricultural soils / E. Ozimek, A. Hanaka //Agriculture. – 2020. – T. 11. – №. 1. – C. 7-19.
46. Ozimek E., Hanaka A. Mortierella species as the plant growth-promoting fungi present in the agricultural soils //Agriculture. – 2020. – Vol. 11. – №. 1. – P. 7-20.
47. Pimprikar P. A CCaMK-CYCLOPS-DELLA complex activates transcription of RAM1 to regulate arbuscule branching / P. Pimprikar, S. Carbonnel, M. Paries et al. // Curr. Biol. – 2016. – Vol. 26. – P. 987-998.
48. Roth R. Plant carbon nourishment of arbuscular mycorrhizal fungi / R. Roth, U. Paszkowski //Current opinion in plant biology. – 2017. – T. 39. – C. 50-56.
49. Sathiyadash K. Orchid mycorrhizal fungi: structure, function, and diversity / K. Sathiyadash, T. Muthukumar, V. Karthikeyan et al. // Orchid biology: recent trends & challenges. – 2020. – P. 239-280.
50. Shi L.L. Variation in forest soil fungal diversity along a latitudinal gradient / L.L. Shi, P.E. Mortimer, J.W. Ferry Slik et al. // Fungal Divers. – 2014. – Vol. 64. – P. 305-315.
51. Teste F.P. Dual-mycorrhizal plants: their ecology and relevance / F.P. Teste, M.D. Jones, I.A. Dickie // New Phytologist. – 2020. – Vol. 225. – №. 5. – P. 1835-1851.
52. Yasnolob I. Mycorrhiza as a biotic factor, influencing the ecosystem stability / I. Yasnolob, T. Chayka, V. Aranchiy et al. // Ukrainian Journal of Ecology. – 2018. – T. 8. – №. 1. – C. 363-370.
53. Zhao S. Transcriptomic analysis reveals the possible roles of sugar metabolism and export for positive mycorrhizal growth responses in soybean / S. Zhao, A. Chen, C. Chen et al. // Physiol. Plant. – 2019. – Vol. 166. – P. 712-728.

SUMMARY

The effect of artificial mycorrhization with the drug Mycoplant on the growth and development of wheat lines of the Myronivska 808 variety isogenic for *Vrn* genes, as well as two tomato varieties – the early-ripening Kremenchutsky early variety and the late-ripening Ace variety – were studied.

It was established that artificial mycorrhization had a positive effect on the growth and development of plants of the isogenic wheat lines *Vrn-A1a* and *Vrn-D1a* against the background of the formation of surface mycorrhiza on the roots of the experimental plants. The positive effect of artificial mycorrhization on the processes of photosynthesis was established exclusively in the case of the isogenic line *Vrn-D1a*. For tomatoes, the formation of arbuscular mycorrhiza was detected, but no significant effect on the morphometric parameters and chlorophyll concentration in the leaves of the experimental plants was detected. The maximum frequency of occurrence of mycorrhiza was established in the case of tomatoes of the Kremenchugskii early variety, and the maximum intensity of mycorrhizal formation was found in experimental plants of the Ace variety.

Key words: Artificial mycorrhization, isogenic lines of wheat, tomatoes, morphometric indicators, chlorophyll content.