

ПРОЯВ ІНДУКОВАНОЇ СТІЙКОСТІ

пшениці озимої за застосування штаму *Streptomyces sp. HU2014*

Мета. Визначити зміни активності ферментів (POD, PAL та GLU) рослин м'якої пшениці за внесення у ґрунт штаму *Streptomyces sp. HU2014*, інокуляції *Rhizoctonia cerealis G11* та їх одночасного застосування. **Методи.** Лабораторні: культивування мікроорганізмів, вирощування рослин пшениці, внесення актиноміцету та гриба у ґрунт. Фізико-хімічний: колориметрія POD, PAL та GLU. Аналітичний та математичний — аналіз одержаних результатів та їх статистичне порівняння. **Результати.** Встановили зміни активності ферментів (POD, PAL та GLU) у листі рослин пшениці у різні проміжки часу, порівняно з контрольним варіантом. Змінність проявилась здебільшого у підвищенні їхньої активності. Максимальну кількість активності ферментів зафіксували на сорті ZM22: на третій день POD при інокуляції за схемою СКР (15762.69 U/g) та GLU при внесенні у ґрунт мікроорганізму за схемою PF3 (28.45 U/g); на четвертий день PAL дослідження за схемою обробки PF3 (29.37 U/g). Індукція стійкості також визначалась сортом пшениці. **Висновки.** Активність POD, PAL та GLU була зумовлена схемою обробки рослин, періодом часу та генотипом культури. У більшості випадків за обробки ґрунту мікроорганізмами активність всіх трьох досліджуваних ферментів з листя трьох сортів пшениці підвищилась у різні періоди часу, порівняно з контролем. Найбільшою мірою зростає активність ферменту PAL. Встановили, що активність ферменту POD визначалась здебільшого *R. cerealis* та подвійним застосуванням мікроорганізмів, ферменту PAL — штамом *Streptomyces sp. HU2014*, а ферменту GLU — інокуляцією фіто-

^{1,2}ХУНСЯ ЧЖУ,
аспірант кафедри захисту рослин

^{1,3}Т.О. РОЖКОВА,
кандидат біологічних наук,
¹Сумський національний аграрний
університет, вул. г. Кондратьєва, 160,
м. Суми, 40021, Україна;

²Хенанський науково-технічний
інститут, м. Сінсян, 453003, КНР

³Інститут мікробіології і вірусології
ім. Д.К. Заболотного НАН України,
вул. Академіка Заболотного, 154,
м. Київ, 03143, Україна
e-mail: rozhkova8@gmail.com,
zhxhg105@163.com

патогеном та внесенням актиноміцету. Тобто зміни активності всіх трьох ферментів здебільшого зумовив штам *Streptomyces sp. HU2014*. Водночас було показано, що *R. Cerealis G11* в основному індукував систему захисту сортів AK58 і ZM22, а HU2014 — захист BN307.

біологічний метод захисту; актиноміцети; *Rhizoctonia cerealis*; активність ферментів

Пшениця (*Triticum aestivum* L.) є найважливішою зерновою культурою у світі. Основні втрати її врожаю та погіршення якості зерна спричиняють, здебільшого, збудники хвороб рослин, які передаються через ґрунт. Використання хімічних препаратів, як основного засобу контролю патогенів, загрожує екології та економіці сільського господарства. Тому зменшення залежності рослинництва від пестицидів є важливим завданням [1, 2]. Ступінь контролю хвороб рослин біологічними агентами нині не поступається рівню, який досягають хімічним регулюванням

[3, 4]. Біологічний контроль із застосуванням корисних мікроорганізмів дедалі більше використовується для захисту від фітопатогенних мікроорганізмів, що передаються через ґрунт, як найекологічніший метод захисту рослин [5]. Мікробні біологічні засоби контролю (МВСА) мають кілька способів дії: індукують стійкість або загартовують рослини без будь-якої прямої взаємодії з цільовим патогеном [6, 7]. Стійкість рослин до хвороб пов'язана з деякими ферментами, які можна використовувати як метод ранньої ідентифікації стійкості до хвороб. Пероксидазу (POD), L-фенілаланін-аммонійліази (PAL) і каталазу (CAT) використовують для визначення стійкості рослин. Інші ферменти, наприклад, хітиназа та β -1,3-глюканаза (GLU), які належать до PR-білків, експресуються на низьких рівнях у здорових рослинах, але вони можуть бути індуковані екзогенними та ендогенними елісаторами для підвищення рівня експресії і посилюють активність ферментів. POD може також працювати (поліфенолоксидазою) (PPO) для окислення фенолів у рослинах до хінонів з антибактеріальною активністю та підвищення стійкості рослин до хвороб. PAL є ключовим ферментом для синтезу стійких речовин, таких як лігніни і фітоалексини [8].

Актиноміцети активно використовують для біоконтролю патогенних грибів та стимуляції росту рослин. *Streptomyces* є основним родом *Actinomycetota*, належить до ниткоподібних прокариотів, і вміст G + C мол% у їх геномі становить близько 80% [9, 10]. *Streptomyces* широко поширені у ґрунті, світовому океа-

ні, тканинах рослин і повітрі. На природні вторинні метаболіти *Streptomyces* припадає 70–80% відомих природних активних сполук, включаючи інсектицидні, гербіцидні, антибактеріальні, протигрибкові, протипухлинні, ферменти та інші біоактивні речовини [11–15]. У багатьох дослідженнях показано, що актиноміцети можуть індукувати стійкість рослин [16–19]. Навіть антимікробні препарати в дуже низьких концентраціях мають високий інгібуючий ефект або активність [20–22].

Мета досліджень — визначити зміни активності POD, PAL та GLU рослин м'якої пшениці за внесення у ґрунт штаму *Streptomyces* sp. HU2014, інокуляції *Rhizoctonia cerealis* E.P. Hoesven G11 та їх одночасного застосування.

Матеріали та методи. Три сорти м'якої пшениці (Aikang 58 (AK58), Vainong 307 (BN307) та Zhoumai 22 (ZM22)) були надані базою Qiliying Китайської академії сільськогосподарських наук (CAAS) у Сінсяні та Селекційним центром Хенанського науково-технічного інституту (HIST) у КНР. Насіння знезаразили 30% розчином H_2O_2 упродовж двох

хвилин і ретельно промили стерильною дистильованою водою. Насіння проростили в пластиковому лотку, а потім по 20 шт. перенесли у горщики, заповнені 800 г нестерильного ґрунту (рис. 1). Рослини проростили у камері для вирощування за температури +25°C. Ізолят *R. cerealis* G11 та штам *Streptomyces* HU2014, люб'язно надані доктором Ху Лінфеном з HIST, попередньо виростили на середовищі — картопляно-декстрозному агарі (PDA).

Приготування середовищ для мікроорганізмів. Суспензію спор (1×10^6 спор/мл) перенесли до простерилізованого середовища GPY (глюкозо-дріджджово-пептонне) у колби (250 мл). Інкубація відбулася за температури +25°C зі струшуванням (150 об./хв) впродовж 15 діб. Для виділення супернатантів провели центрифугування середовища (12000 об./хв, 4°C) впродовж 15 хв. Супернатанти профільтрували через свічковий фільтр 0,45 мкм, а потім фільтрат (EF) зберігали за температури +4°C до використання. Колонію *R. cerealis* G11 висіяли на стерилізоване зерно та культивували впродовж 28 діб за 25°C [23].

Аналіз активності ферментів. Фільтрат (EF) був розведений у 1000 разів стерильною водою. Цей експеримент проведено на трьох сортах: AK58 (A), BN307 (B), ZM22 (Z). Внесення мікроорганізмів здійснили за схемою:

- (I) горщики, оброблені 100 мл розведеного EF (F3);
- (II) горщики, з внесенням *R. cerealis* G11, через 24 години після інокуляції (PF3);
- (III) горщики, інфіковані лише *R. cerealis* G11 (СКР);
- (IV) горщики зі стерильною водою (СК) (рис. 2).

Повторення триразове. 100 мг листя тканини зібрали і негайно занурили в рідкий азот на 1-шу, 2-, 3-, 4-, 5- і 6-ту добу після обробки. Активність ферменту визначили за допомогою колориметрії POD [24], колориметрії PAL [25] та колориметрії GLU [26] (рис. 3). Детально усі етапи описано в інструкціях Kit Box (Beijing Solarbio Science & Technology Co., Ltd, Китай).

Статистично значущі відмінності ($p < 0,05$) в аналізі активності ферментів оцінили за допомогою дисперсійного аналізу (ANOVA) з використанням SPSS версії 16.0 (SPSS Inc. Chicago, IL,

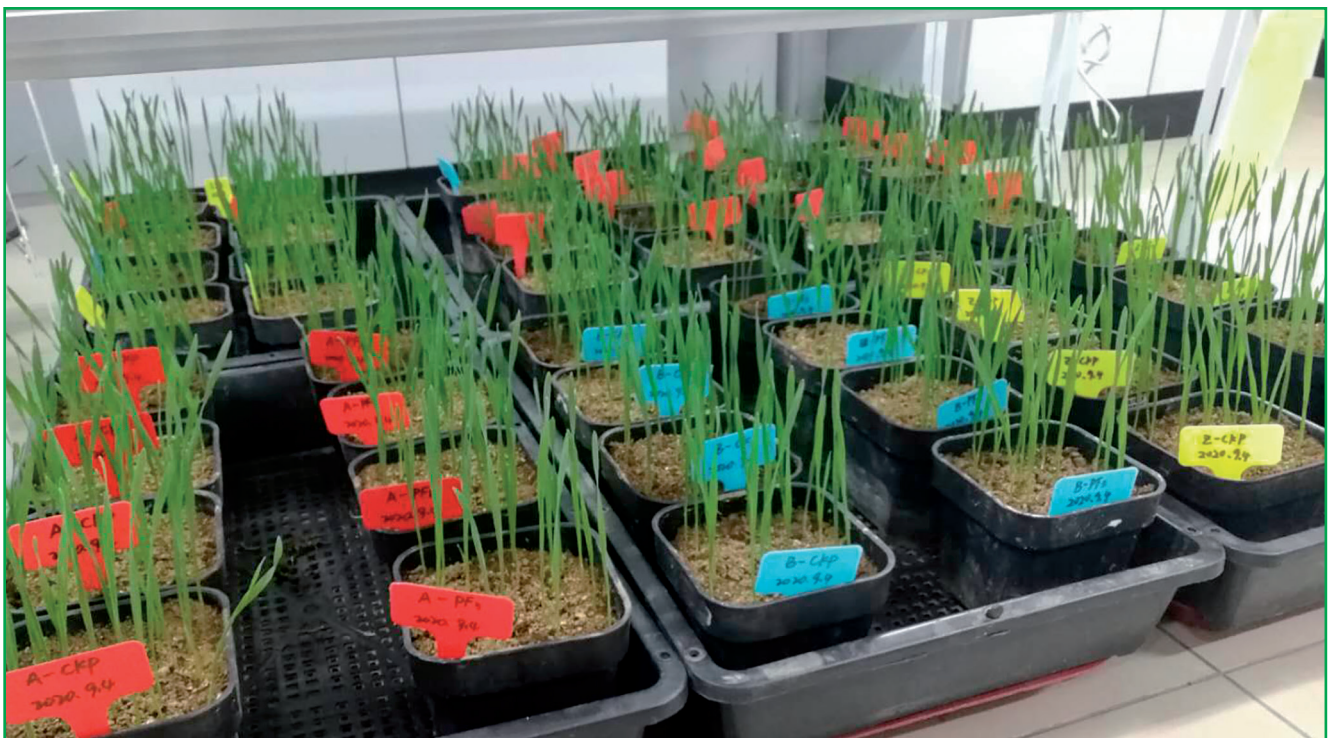


Рис. 1. Вирощування пшениці трьох сортів за різних обробок мікроорганізмами

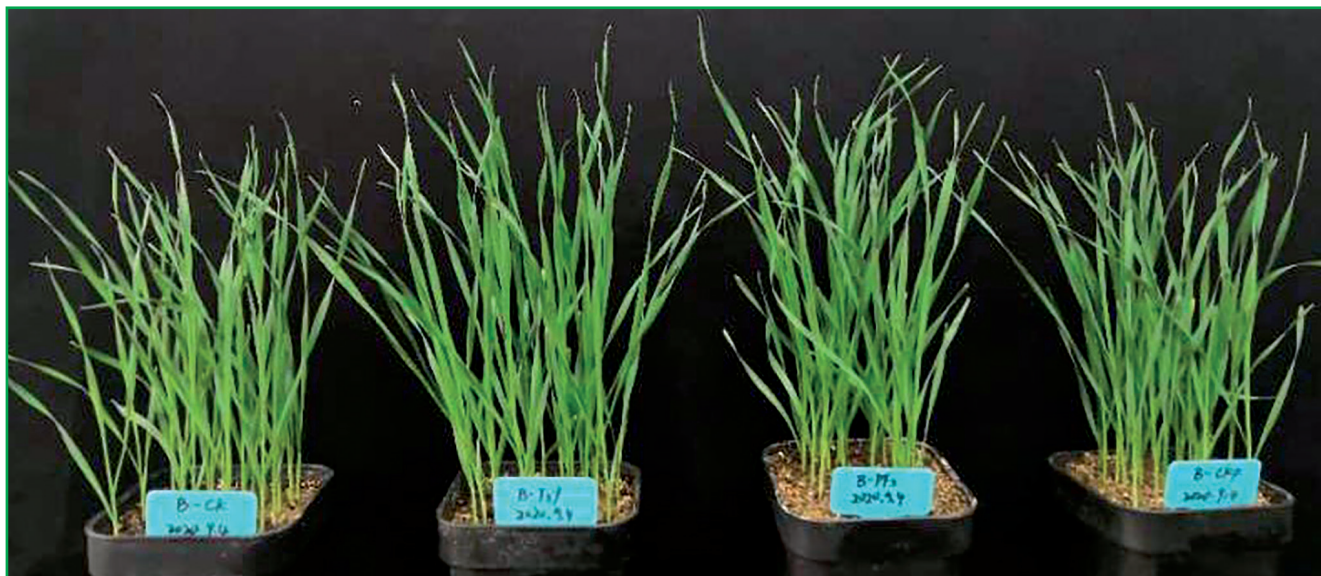


Рис. 2. Особливості проростання рослин пшениці сорту Wainong 307 на контролі та у трьох оброблених варіантах



Рис. 3. Визначення активності POD

United States). Усі наведені дані є середніми значеннями трьох біологічних повторень (SD).

Результати. Визначили кількісні зміни активності захисних ферментів POD, PAL і GLU з листя трьох сортів пшениці. Результати показали, що активності POD, PAL і GLU в листі пшениці за трьох різних обробок значно

зросли в порівнянні з необробленим контролем у різні моменти часу. Найбільшою мірою зросла активність PAL.

Максимальну кількість активності POD зафіксовано у третій день при інокуляції за схемою СКР (15762,69 U/g) на сорті ZM22.

Пікове значення активності POD за F3, СКР та обробки

PF3 становило: **на сорті AK58** — 12999,79 U/g (у 1,6 раза більше, ніж СК) у перший день, 13814,62 U/g (у 1,2 раза більше, ніж СК) на шостий день, 15143,10 U/g (у 1,3 раза більше, ніж у СК) на п'ятий день, відповідно; **на сорті VN307** — 14003,77 U/g (у 1,7 раза більше ніж СК) на перший день,

12780,74 U/g (у 1,5 раза більше ніж СК) на другий день, 12819,45 U/g (у 1,6 раза більше ніж СК) на п'ятий день, відповідно; **на сорті ZM22** — 14789,72 U/g (у 1,7 раза більше, ніж СК) на третій день, 15762,69 U/g (у 1,8 раза більше, ніж СК) також на третій день, 15225,24 U/g (у 1,4 раза більше, ніж СК) на шостий день, відповідно.

Найчастіше більшу активність ферменту спостерігали за інокуляції ґрунту патогеном. Лише з четвертого дня зафіксували найбільший показник POD за одночасної обробки актиноміцетом та

грибом. Тобто активність ферменту визначилась здебільшого патогеном та подвійним застосуванням мікроорганізмів (табл. 1).

Максимальну активність ферменту PAL зафіксували у четвертий день дослідження за схемою обробки ґрунту PF3 (29,37 U/g) на сорті ZM22.

Для PAL пікове значення активності при обробці за схемами F3, СКР і PF3 на сорті AK58 становило 22,77 U/g (у 1,3 раза більше, ніж СК), 21,66 U/g (у 1,3 раза більше, ніж СК) і 20,97 U/g (у 1,2 раза більше, ніж СК) на четвертий день, відповідно; **на BN307**

становило 27,33 U/g (у 1,2 раза більше ніж СК), 25,30 U/g (у 1,1 раза більше ніж СК) на четвертий день та 22,01 U/g (у 1,3 раза більше ніж СК) на перший день, відповідно; **на ZM22** становило 27,25 U/g (у 1,1 раза більше, ніж СК), 29,14 U/g (у 1,2 раза більше, ніж СК) і 29,37 U/g (у 1,2 раза більше, ніж СК) на четвертий день, відповідно (табл. 2). Найбільшу активність ферменту відзначили за обробки ґрунту лише штамом актиноміцету.

Максимальну активність ферменту GLU зафіксували на третій день при інокуляції за схемою

1. Вплив розведеного фільтрату (EF) на активність ферменту POD у трьох сортах пшениці

Обробка	Активність ферменту POD (U/g) на ... день після обробки					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
A-СК	8360,15 ± 70,71 ^c	7304,16 ± 238,60 ^b	12374,34 ± 814,98 ^a	11883,67 ± 51,54 ^b	11477,05 ± 182,20 ^b	11126,33 ± 482,72 ^b
A-F3	12999,79 ± 610,32 ^a	11189,37 ± 85,37 ^a	10678,83 ± 568,60 ^a	11240,78 ± 573,73 ^b	11444,77 ± 269,94 ^b	8966,98 ± 811,79 ^c
A-СКР	10271,94 ± 89,16 ^b	11570,46 ± 484,22 ^a	12203,22 ± 288,58 ^a	13055,00 ± 416,58 ^a	12905,97 ± 855,31 ^a	13814,62 ± 415,24 ^a
A-PF3	10264,55 ± 325,23 ^b	10533,13 ± 659,22 ^a	9779,47 ± 146,55 ^a	13126,62 ± 158,60 ^a	15143,10 ± 834,56 ^a	11016,78 ± 52,63 ^b
B-СК	8061,56 ± 714,22 ^c	8276,44 ± 627,24 ^c	11694,38 ± 190,23 ^b	6719,75 ± 77,70 ^b	7957,56 ± 263,92 ^c	6039,62 ± 133,81 ^d
B-F3	14003,77 ± 597,22 ^a	9346,88 ± 479,41 ^c	12525,84 ± 307,44 ^a	9958,59 ± 446,28 ^a	10078,29 ± 9,33 ^b	10072,17 ± 261,87 ^b
B-СКР	10989,69 ± 517,73 ^b	12780,74 ± 921,75 ^a	11809,31 ± 143,66 ^b	10019,03 ± 752,69 ^a	10553,03 ± 702,00 ^b	8839,99 ± 55,14 ^c
B-PF3	10570,16 ± 353,12 ^b	10536,78 ± 127,52 ^b	10488,78 ± 235,72 ^c	9491,81 ± 192,16 ^a	12819,45 ± 692,56 ^a	10485,72 ± 525,69 ^a
Z-СК	11545,89 ± 498,93 ^c	11825,78 ± 192,88 ^b	8801,11 ± 11,64 ^d	9031,77 ± 0,76 ^c	10699,97 ± 110,36 ^b	10897,94 ± 179,7 ^b
Z-F3	10496,20 ± 364,19 ^c	9924,03 ± 816,25 ^c	14789,72 ± 544,09 ^b	10713,63 ± 307,7 ^b	9610,95 ± 354,27 ^b	12502,48 ± 119,53 ^b
Z-СКР	13219,11 ± 520,18 ^a	13434,57 ± 28,80 ^a	15762,69 ± 34,38 ^a	11288,74 ± 402,78 ^b	15316,26 ± 304,09 ^a	14319,32 ± 343,21 ^a
Z-PF3	12370,11 ± 472,14 ^{ab}	13249,31 ± 580,09 ^a	13539,72 ± 210,49 ^c	13499,39 ± 22,25 ^a	15225,24 ± 210,04 ^a	8843,86 ± 394,76 ^c

Примітка: Дані в таблиці є середніми ± SD; Різні малі літери в тому самому стовпці показують значення, які значно відрізняються на рівні P < 0,05 за критерієм найменшої значущої різниці.

2. Вплив розведеного фільтрату (EF) на активність ферменту PAL у трьох сортах пшениці

Обробка	Активність ферменту PAL (U/g) на ... день після обробки					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
A-СК	23,14 ± 0,31 ^a	18,41 ± 0,67 ^a	19,77 ± 0,31 ^a	16,93 ± 0,64 ^c	18,75 ± 0,77 ^a	16,80 ± 0,01 ^b
A-F3	24,02 ± 0,56 ^a	19,76 ± 0,42 ^a	19,94 ± 1,41 ^a	22,77 ± 0,26 ^a	20,05 ± 1,47 ^a	16,07 ± 0,10 ^c
A-СКР	19,90 ± 0,59 ^b	19,95 ± 0,86 ^a	17,55 ± 0,69 ^{ab}	21,66 ± 0,54 ^{ab}	17,06 ± 0,46 ^b	18,21 ± 0,51 ^a
A-PF3	23,57 ± 0,60 ^a	18,42 ± 0,40 ^a	15,83 ± 0,57 ^b	20,97 ± 0,05 ^b	21,25 ± 0,37 ^a	15,85 ± 0,12 ^c
B-СК	17,29 ± 0,10 ^c	18,64 ± 0,06 ^c	9,72 ± 0,80 ^b	23,45 ± 0,16 ^c	17,74 ± 0,71 ^b	17,32 ± 0,71 ^b
B-F3	25,85 ± 0,25 ^a	23,03 ± 0,95 ^a	20,24 ± 0,90 ^a	27,33 ± 0,33 ^a	21,85 ± 0,73 ^a	19,20 ± 0,72 ^a
B-СКР	22,61 ± 0,10 ^b	19,25 ± 0,39 ^b	19,55 ± 0,33 ^a	25,30 ± 0,24 ^b	21,42 ± 0,23 ^a	17,64 ± 0,23 ^b
B-PF3	22,01 ± 0,38 ^b	21,07 ± 0,64 ^c	18,59 ± 0,28 ^a	20,87 ± 0,04 ^d	18,68 ± 0,41 ^b	17,26 ± 0,42 ^b
Z-СК	19,63 ± 0,21 ^a	16,95 ± 0,49 ^b	13,16 ± 0,48 ^b	24,10 ± 0,01 ^c	19,6 ± 0,75 ^b	18,37 ± 0,67 ^a
Z-F3	18,94 ± 0,15 ^b	19,91 ± 0,64 ^a	19,42 ± 0,12 ^a	27,25 ± 0,06 ^b	21,21 ± 0,76 ^a	17,37 ± 0,76 ^a
Z-СКР	19,96 ± 0,17 ^a	20,23 ± 0,27 ^a	18,89 ± 0,13 ^a	29,14 ± 0,44 ^a	17,42 ± 0,01 ^d	17,99 ± 0,02 ^a
Z-PF3	17,00 ± 0,21 ^c	20,57 ± 0,81 ^a	19,33 ± 0,34 ^a	29,37 ± 0,01 ^a	18,52 ± 0,68 ^c	17,91 ± 0,73 ^a

PF3 (28,45 U/g) на сорті ZM22. Пікове значення активності GLU при обробці за схемами F3, СКР і PF3 на сорті АК58 становило 23,45 U/g (у 0,1 раза більше ніж СК), 25,38 U/g (у 1,1 раза більше ніж СК) і 25,21 U/g (в 1,1 раза більше ніж СК) на третій день, відповідно; на сорті BN307 складо 25,37 U/g (у 1,2 раза більше ніж СК), 23,76 U/g (у 1,2 раза більше ніж СК) і 24,75 U/g (у 1,2 раза більше ніж СК) на третій день, відповідно; на сорті ZM22 було 27,11 U/g (у 1,2 раза більше ніж СК), 28,09 U/g (у 1,2 раза більше, ніж СК) та 28,4 5 U/g (у 1,2 раза більше, ніж СК), відповідно (табл. 3). Максимально індукували активність цього ферменту інюкаляція ґрунту фітопатогеном та окреме внесення актиноміцету.

Індукційний опір у сортів АК58 і ZM22 здебільшого був визначений інюкаляцією *R. cerealis* G11, а у сорту BN307 — обробкою штамом актиноміцету.

До цього часу в багатьох роботах повідомлялося, що мікроорганізми ризосфери, такі як *Streptomyces* sp., можуть спонукати рослин-господарів «вмикати» захисні механізми та пригнічувати хворобу [27—30]. POD, PAL і GLU, вибрані в цьому дослідженні, є основними захисними ферментами в системі захисту рослин [31, 32]. Liu та ін. пові-

домили, що активність POD у листках пшениці значно зроста після замочування насіння з використанням розведеного позаклітинного фільтрату культур *Streptomyces roche* D74 та *S. partum* Act12 [18]. Активність PAL у листках пшениці зроста на 58,7% після кореневої обробки ферментаційним бульйоном *Streptomyces rochei* ZZ-9 [33].

ВИСНОВКИ

Активність POD, PAL та GLU зумовлена схемою обробки рослин, часом та генотипом культури. У більшості випадків за обробки ґрунту мікроорганізмами активність всіх трьох досліджуваних ферментів з листя трьох сортів пшениці підвищилася у різні періоди проведення аналізу, порівняно з контролем. Найбільшою мірою зроста активність ферменту PAL. Встановили, що активність ферменту POD визначилася здебільшого *R. cerealis* та подвійним застосуванням мікроорганізмів. Активність ферменту PAL зумовлена штамом HU2014, а ферменту GLU — інюкаляцією фітопатогеном та внесенням актиноміцету. Тобто зміни активності всіх трьох ферментів здебільшого спричинив досліджуваний штам *Streptomyces* sp. HU2014. Водночас відзначили, що *R. cerealis* G11 здебільшого індукував систему захисту сортів АК58 і ZM22, а HU2014 — захист BN307.

Фінансування: Дослідження виконано у рамках ключової науково-технічної програми провінції Хенань, (Китай) «Оптимізація умов ферментації *Streptomyces* sp. HU2014 і дослідження антибактеріальних активних речовин» (номер гранту 162102210106).

Конфлікт інтересів: автори декларують про відсутність конфлікту інтересів.

ЛІТЕРАТУРА

1. Deising H.B., Gase I., Kubo Y. The unpredictable risk imposed by microbial secondary metabolites: how safe is biological control of plant diseases? *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2017. 124(5), 413–419. doi:10.1007/s41348-017-0109-5
2. Marian M., Shimizu M. Improving performance of microbial biocontrol agents against plant diseases. *Journal of General Plant Pathology*. 2019. 85(5), 329–336. doi:10.1007/s10327-019-00866-6
3. O'Brien P.A. Biological control of plant diseases. *Australasian Plant Pathology*. 2017. 46(4), 293–304. doi:10.1007/s13313-017-0481-4
4. Rey T., Dumas B. Plenty is no plague: *Streptomyces* symbiosis with crops. *Trends in Plant Science*. 2017. 22(1), 30–37. doi:10.1016/j.tplants.2016.10.008
5. Niu B., Wang W.X., Yuan Z.B., Sederoff R.R., Sederoff H., Chiang V.L., Borriss R. Microbial interactions within multiple-strain biological control agents impact soil-borne plant disease. *Frontiers in Microbiology*. 2020. 11, 1–16. doi:10.3389/fmicb.2020.585404
6. Katz L., Baltz R.H. Natural product discovery: past, present, and future. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 2016. 43(2–3), 155–176. doi:10.1007/s10295-015-1723-5
7. Kohl J., Kolnaar R., Ravensberg W.J. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy. *Frontiers in Plant Science*. 2019. 10, 1–19. doi:10.3389/fpls.2019.00845

3. Вплив розведеного фільтрату (EF) на активність ферменту GLU у трьох сортів пшениці

Обробка	Активність ферменту GLU (U/g) на ... день після обробки					
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
A-СК	11,77 ± 0,63 ^{ab}	10,00 ± 0,09 ^{ab}	23,81 ± 0,06 ^b	16,48 ± 0,70 ^a	19,91 ± 0,11 ^a	15,65 ± 0,35 ^{ab}
A-F3	12,32 ± 0,04 ^a	9,05 ± 0,18 ^b	23,41 ± 0,72 ^b	16,60 ± 0,13 ^a	16,11 ± 0,08 ^c	16,07 ± 0,46 ^a
A-СКР	10,30 ± 0,65 ^b	11,35 ± 0,99 ^a	25,38 ± 0,23 ^a	15,78 ± 0,01 ^a	17,53 ± 0,63 ^b	16,37 ± 0,23 ^a
A-PF3	11,20 ± 0,60 ^{ab}	9,33 ± 0,19 ^b	25,21 ± 0,34 ^a	16,75 ± 0,04 ^a	16,49 ± 0,52 ^{ab}	14,65 ± 0,47 ^b
B-СК	9,10 ± 0,22 ^b	8,23 ± 0,38 ^a	20,49 ± 0,34 ^c	13,39 ± 0,28 ^d	16,31 ± 0,04 ^c	14,61 ± 0,54 ^b
B-F3	9,45 ± 0,27 ^{ab}	7,90 ± 0,36 ^{ab}	25,37 ± 0,32 ^a	17,10 ± 0,01 ^c	17,92 ± 0,01 ^b	15,90 ± 0,32 ^{ab}
B-СКР	10,20 ± 0,55 ^a	7,74 ± 0,38 ^{ab}	23,76 ± 0,18 ^b	18,66 ± 0,40 ^a	19,45 ± 0,33 ^a	16,36 ± 0,50 ^a
B-PF3	9,53 ± 0,10 ^{ab}	7,12 ± 0,32 ^b	24,75 ± 0,50 ^a	17,93 ± 0,07 ^b	17,66 ± 0,46 ^b	16,83 ± 0,54 ^a
Z-СК	5,49 ± 0,15 ^c	7,67 ± 0,55 ^c	23,28 ± 0,30 ^c	16,56 ± 0,37 ^b	20,01 ± 0,35 ^c	16,55 ± 0,33 ^b
Z-F3	11,09 ± 0,08 ^{ab}	10,56 ± 0,73 ^a	27,11 ± 0,27 ^b	17,21 ± 0,28 ^b	23,46 ± 0,26 ^{ab}	17,87 ± 0,20 ^a
Z-СКР	10,39 ± 0,50 ^b	9,74 ± 0,12 ^{ab}	28,09 ± 0,13 ^a	19,02 ± 0,14 ^a	23,14 ± 0,15 ^a	17,54 ± 0,44 ^{ab}
Z-PF3	11,84 ± 0,33 ^a	8,76 ± 0,01 ^{bc}	28,45 ± 0,35 ^a	18,9 ± 0,29 ^a	20,64 ± 0,53 ^{bc}	16,86 ± 0,52 ^{ab}

8. Ferreira T.N., Barufi J.B., Horta P.A., Castro D.P., Genta, F.A. Beta-1,3-glucanase inhibitors in Brazilian brown seaweed. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 2021. 93(3). doi:10.1590/0001-376520210191402
9. Bignell D.R., Huguet-Tapia J.C., Joshi M.V., Pettis G.S., Loria R. What does it take to be a plant pathogen: genomic insights from *Streptomyces* species. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2010. 98(2), 179–194. doi:10.1007/s10482-010-9429-1
10. Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Van Themaat E.V.L., Schulze-Lefert P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2013. 64, 807–838. doi:10.1146/annurev-arplant-050312-120106
11. Chater K.F. *Streptomyces* inside-out: a new perspective on the bacteria that provide us with antibiotics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2006. 361(1469), 761–768. doi:10.1098/rstb.2005.1758
12. Cheng G., Huang Y., Yang H., Liu F. *Streptomyces felleus* YJ1: potential biocontrol agents against the sclerotinia stem rot (*Sclerotinia sclerotiorum*) of oilseed rape. *Journal of Agricultural Science*. 2014. 6(4), 91–98. doi:10.5539/jas.v6n4p91
13. Law J., Ser H.L., Khan T., Chuah L., Puspajajah P., Chan K.-G., Goh B.H., Lee L.H. The potential of *Streptomyces* as biocontrol agents against the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae* (*Pyricularia oryzae*). *Frontiers in Microbiology*. 2017. 8, 1–10. doi:10.3389/fmicb.2017.00003
14. Schrey S.D., Tarkka M.T. Friends and foes: streptomycetes as modulators of plant disease and symbiosis. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2008. 94(1), 11–19. doi:10.1007/s10482-008-9241-3
15. Viaene T., Langendries S., Beirinckx S., Maes M., Goormachtig S. *Streptomyces* as a plant's best friend? *FEMS Microbiology Ecology*. 2016. 92(8), 1–10. doi:10.1093/femsec/fiw119
16. Ahsan T., Chen J.G., Zhao X.X., Irfan M., Wu Y.H. Exometabolomic study of extracellular metabolites in tobacco plant induced by ethyl acetate extracts of *Streptomyces diastatochromogenes* KX852460. *Journal of Radiation Research and Applied Sciences*. 2019. 12(1), 157–165. doi:10.1080/16878507.2019.1618584
17. Jin N., Lu X.L., Wen Y., Liu Q., Jian H. Effect of *Streptomyces rubrogriseus* HDZ-9-47 on the growth and defense enzymes of tomato. *Acta Phytopathologica Sinica*. 2016. 46(6), 833–840. doi:10.13926/j.cnki.apps.2016.06.013
18. Liu Y.T., Zhang K., Ma J.N., Lai H.X., Xue Q.H. Effects of two *Streptomyces* strains on growth and induced resistance of wheat seedlings. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*. 2018. 27(5), 54–62. doi:10.7606/j.issn.1004-1389.2018.05.007
19. Zhang Q.M., Yong D.J., Zhang Y., Shi X.P., Li B.H., Li G.F., Liang W.X., Wang C.X. *Streptomyces rochei* A-1 induces resistance and defense-related responses against *Botryosphaeria dothidea* in apple fruit during storage. *Postharvest Biology and Technology*. 2016. 115, 30–37. doi:10.1016/j.postharvbio.2015.12.013
20. Boukaew S., Prasertsan P., Troulet C., Bardin M. Biological control of tomato gray mold caused by *Botrytis cinerea* by using *Streptomyces* spp. *BioControl*. 2017. 62(6), 793–803. doi:10.1007/s10526-017-9825-9
21. Hennessy R.C., Stougaard P. Transcriptomic profiling of microbe–microbe interactions reveals the specific response of the biocontrol strain *P. fluorescens* In5 to the phytopathogen *Rhizoctonia solani*. *BMC Research Notes*. 2017. 10(1), 1–9. doi:10.1186/s13104-017-2704-8
22. Winding A., Binnerup S.J., Pritchard H. Non-target effects of bacterial biological control agents suppressing root pathogenic fungi. *FEMS Microbiology Ecology*. 2004. 47(2), 129–141. doi:10.1016/S0168-6496(03)00261-7
23. Zhou M.P., Yao J.B., Yang X.M., Zhang P., Yu G.H. Analysis of QTLs for the resistance to sharp eyespot in wheat. *Journal of triticeae crops*. 2020. 40(5), 554–559. doi:10.7606/j.issn.1009-1041.2020.05.05
24. Doerge D.R., Divi R.L., Churchwell M.I. Identification of the colored guaiacol oxidation product produced by peroxidases. *Analytical Biochemistry*. 1997. 250(1), 10–17. doi:10.1006/abio.1997.2191
25. Aydaş S.B., Ozturk S., Aslım B. Phenylalanine ammonia lyase (PAL) enzyme activity and antioxidant properties of some cyanobacteria isolates. *Food Chemistry*. 2013. 136(1), 164–169. doi:10.1016/j.foodchem.2012.07.119
26. Mohammadi M., Karr A.L. β -1,3-Glucanase and chitinase activities in soybean root nodules. *Journal of Plant Physiology*. 2002. 159(3), 245–256. doi:10.1078/0176-1617-00702
27. Abbasi S., Safaie N., Sadeghi A., Shamsbakhsh M. *Streptomyces* strains induce resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* race 3 in tomato through different molecular mechanisms. *Frontiers in Microbiology*. 2019. 10, 1–16. doi:10.3389/fmicb.2019.01505
28. Sunpapao A., Chairin T., Ito S. The biocontrol by *Streptomyces* and *Trichoderma* of leaf spot disease caused by *Curvularia oryzae* in oil palm seedlings. *Biological Control*. 2018. 123, 3642. doi:10.1016/j.biocontrol.2018.04.017
29. Van Loon L. Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins. *European Journal of Plant Pathology*. 1997. 103(9), 753–765. doi:10.1023/a:1008638109140
30. Zhao S., Du C.M., Tian C.Y. Suppression of *Fusarium oxysporum* and induced resistance of plants involved in the biocontrol of cucumber fusarium wilt by *Streptomyces bikiniensis* HD-087. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2012. 28(9), 2919–2927. doi:10.1007/s11274-012-1102-6
31. Zhu H.X., Hu L.F., Hu H.Y., Zhou F., Wang S.W., Wu L.L., Rozhkova T., Li C.W. Identification of a novel *Streptomyces* sp. strain HU2014 showing growth promotion and biocontrol effect against *Rhizoctonia* spp. in wheat. *Plant Disease*. 2022. On line. doi:10.1094/pdis-06-22-1493-re
32. Jinal N.H., Amaresan N. Evaluation of biocontrol *Bacillus* species on plant growth promotion and systemic-induced resistant potential against bacterial and fungal wilt-causing pathogens. *Archives of Microbiology*. 2020. 202, 1785–1794. doi:10.1007/s00203-020-01891-2
33. Peng G., Zhao X., Li Y., Wang R., Huang Y., Qi G. Engineering *Bacillus velezensis* with high production of acetoin primes strong induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Microbiological Research*. 2019. 227, 1–12. doi:10.1016/j.micres.2019.126297
34. Xie Y.Q., Ma D.D., Yang S., Li P., Xu B.L., Xue Y.Y. Growth promotion effect of *Streptomyces rochei* strain ZZ-9 on wheat seedlings. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*. 2019. 28(8), 1335–1343. doi:10.7606/j.issn.1004-1389.2019.08.016
- ^{1,2}Zhu Hongxia
ORCID: 0000-0003-0113-779X
- ^{1,3}Rozhkova T.
ORCID: 0000-0002-3310-2930
- ¹Sumy National Agrarian University, 160, G. Kondratieva str., Sumy, 40021, Ukraine;
- ²Henan Institute of Science and Technology, 90, Eastern HuaLan Avenue, Xinxiang, 453003, P.R. China
- ³Institute of Microbiology and Virology named after D.K. Zabolotny National Academy of Sciences of Ukraine, 154, Zabolotny str., Kyiv, 03143, Ukraine
email: zhxhg105@163.com, rozhkova8@gmail.com

Induction of wheat resistance by *Streptomyces* sp. HU2014 strain

Goal. To determine changes in the activity of enzymes (POD, PAL and GLU) of *Triticum aestivum* when *Streptomyces* sp. HU2014, *Rhizoctonia cerealis* G11 are introduced into the soil and their simultaneous application. **Methods.** Laboratory: cultivation of microorganisms and wheat plants, introduction of actinomycetes and fungus into the soil. Physicochemical: POD, PAL and GLU colorimetry. Analytical and mathematical: analysis of the obtained results and their statistical comparison. **Results.** Changes in the activity of enzymes (POD, PAL and GLU) were noted in the leaves of wheat plants at different time intervals, compared to the control variant. The change manifested mostly in the increase of their activity. The maximum amount of enzyme activity was noted on one variety ZM22: on the third day of POD when inoculated according to the CKP scheme (15762.69 U/g) and GLU when introducing the microorganism into the soil according to the PF3 scheme (28.45 U/g); on the fourth day of the PAL study according to the treatment scheme PF3 (29.37 U/g). The induction of resistance was also determined by the wheat variety. **Conclusions.** The activity of POD, PAL and GLU was determined by the plant treatment scheme, time period and genotype of the crop. In most cases, during soil treatment with microorganisms, the activity of all three studied enzymes from the leaves of three varieties of wheat increased in different periods of time, compared to the control. The activity of PAL enzyme increased to the greatest extent. It was established that the activity of the POD enzyme was mostly determined by *R. cerealis* and the dual use of microorganisms, the PAL enzyme by a strain of *Streptomyces* sp. HU2014, and the GLU enzyme — by inoculation with a phytopathogen and introduction of actinomycetes. That is, changes in the activity of all three enzymes were mostly determined by the strain of *Streptomyces* sp. HU2014. At the same time, it was shown that *R. cerealis* G11 mainly induced the defense system of AK58 and ZM22 varieties, and HU2014 induced the defense of BN307.

biological method of protection; actinomycetes; *Rhizoctonia cerealis*; enzyme activity

Надійшла до редакції: 10.02.2023

Прийнята до друку: 16.02.2023

Надруковано й опубліковано онлайн:
березень 2023