

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ДОНОРА NO НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЯХ, РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

© 2016 г. Ю. В. Карпец

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)*

Исследовали влияние донора оксида азота нитропруссид натрия (НПН) на устойчивость растений пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L.) к неблагоприятным условиям и их продуктивность. Опрыскивание растений НПН в концентрациях 0,5 и 2 мМ усиливало рост растений, повышало содержание в листьях фотосинтетических пигментов, антоцианов и флавоноидов, поглощающих в области УФ-В. В вариантах с обработкой НПН снижалось поражение растений возбудителем септориоза листьев пшеницы. Под действием НПН повышалась общая и зерновая продуктивность растений, особенно заметно в неблагоприятных почвенных условиях. Сделано заключение, что обработка растений донором оксида азота индуцирует неспецифическую устойчивость к стресс-факторам, способствует поступлению ассимилятов в генеративные органы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., оксид азота, фотосинтетические пигменты, антоцианы, флавоноиды, устойчивость, продуктивность

Оксид азота (NO) является важной биологически активной молекулой растительных и животных клеток. NO принимает участие в регуляции клеточного цикла растительной клетки, процессов дифференциации, морфогенеза растений, их взаимодействия с симбионтами (Wilson et al., 2008; Емец и др., 2009; Глянько, Васильева, 2010; Del Giudice et al., 2011). Показано, что оксид азота задействован в трансдукции сигналов, стимулирующих синтез ряда фитогормонов, в частности, этилена (Mur et al., 2003; Wilson et al., 2008), АБК (Xing et al., 2004) и ауксина (Tewari et al., 2008).

Особая роль принадлежит оксиду азота в регуляции адаптации растений к действию стрессоров различной природы. Установлено его значение в активации защитных реакций растений в ответ на заражение патогенами (Neill et al., 2003; 2008). В клетках листьев табака показано увеличение продуцирования оксида азота в ответ на осмотический стресс и действие соли (Sevahir et al., 2007). Показано значение изменения эндогенного содержания оксида азота при адаптации растений к гипо-

(Бакакина и др., 2009) и гипертермии (Song et al., 2013; Карпец и др., 2015а). На растениях арабидопсиса с использованием дикого типа и мутанта, дефицитного по активности NO-синтазы, продемонстрирована прямая зависимость между содержанием монооксида азота и солеустойчивостью (Zhao et al., 2007).

Предполагается, что одним из путей синтеза монооксида азота является окислительно-восстановительное превращение аргинина с участием НАДФН и молекулярного кислорода, которое катализируется ферментом, подобным NO-синтазе животных (Neill et al., 2008). Другим ферментативным источником оксида азота может быть нитратредуктаза (Mur et al., 2013). Первичная функция нитратредуктазы в растениях связана с ассимиляцией азота – превращением нитрата в нитрит. Однако этот фермент может преобразовывать нитрит в оксид азота в НАДФН-зависимой реакции (Neill et al., 2003).

Во многих работах показано положительное влияние экзогенного оксида азота на устойчивость растений к неблагоприятным факторам. Так, установлено повышение холодоустойчивости клеточной культуры фисташки обыкновенной (*Pistacia vera* L.) действием донора NO аргинина (Barand et al., 2015). При этом в присутствии ингибитора NO-синтазы L-

NAME (N^G -nitro-L-arginine methyl ester) протекторный эффект этой аминокислоты не проявлялся, что свидетельствует о ее положительном действии именно в качестве донора оксида азота.

В то же время в экспериментах чаще всего в качестве донора NO используется нитропруссид натрия (НПН). Показано, что обработка проростков риса НПН повышала их тепло- и солеустойчивость, при этом происходила активация комплекса защитных систем, в частности, антиоксидантных ферментов, усиливалась экспрессия генов ферментов, причастных к синтезу пролина и малого БТШ 26 (Uchida et al., 2002). Эффект индуцирования синтеза ряда БТШ зарегистрирован и в клетках листьев табака в ответ на их обработку донором оксида азота (Lamotte et al., 2004). Показано усиление экспрессии генов и повышение активности супероксиддисмутазы, цитозольной аскорбатпероксидазы, каталазы и глутатионредуктазы в листьях кукурузы под влиянием донора NO НПН (Zhang et al., 2007). У растений сои выявлено повышение активности каталазы и гваяколпероксидазы при обработке НПН на фоне действия солевого стресса (Simaei et al., 2011). Показана роль оксида азота в индуцировании синтеза флавоноидов и антоцианов (Oz et al., 2015), которые выполняют антиоксидантные и другие протекторные функции при действии стрессоров на растения (Колупаев, Ястреб, 2015). Нами установлено положительное влияние обработки НПН на накопление как флавоноидных соединений, так и фотосинтетических ферментов у растений проса, растущих в неблагоприятных почвенных условиях (Карпец и др., 2015б).

Возможность использования донора оксида азота НПН как индуктора устойчивости растений показана не только в лабораторных, но и полевых экспериментах (Жук, Мусієнко, 2010; Карпец и др., 2015б). Невысокая стоимость этого соединения позволяет предполагать возможность практического использования НПН для индуцирования устойчивости полевых культур. Вместе с тем, сведений о влиянии этого донора оксида азота на физиологические процессы и продуктивность растений в полевых условиях пока очень мало (Жук, Мусієнко, 2010). Практически отсутствуют данные о влиянии НПН на устойчивость к болезням, неблагоприятным почвенным условиям и пр.

Целью настоящей работы явилось сравнение влияния обработки НПН на содержание фотосинтетических пигментов, флавоноидных

соединений, рост и продуктивность растений яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), растущих в относительно благоприятных условиях и на антропогенно измененной почве со щелочной реакцией среды, низким содержанием гумуса и питательных веществ.

МЕТОДИКА

Объектом исследования были растения яровой мягкой пшеницы сорта Улюблена. Исследования проводили в 2016 году в условиях мелкоделяночных модельных полевых опытов. Первый проводили на опытном поле ХНАУ им. В.В. Докучаева. Почва – чернозем типичный тяжелосуглинистый с содержанием гумуса в пахотном слое 5,47%, подвижного фосфора и калия 135 и 89 мг/кг соответственно, pH_{KCl} – 5,3. Второй эксперимент проводили на опытном участке кафедры ботаники и физиологии растений ХНАУ им. В.В. Докучаева с антропогенно нарушенным почвенным покровом, характеризующимся пониженным содержанием гумуса (3,55%), низким содержанием доступного фосфора (61 мг/кг), щелочными значениями pH_{KCl} (7,38), содержание доступного калия составляло 100 мг/кг. Учетные площади делянок в обоих опытах – 2 м².

Посев проводили в начале второй декады апреля. Метеорологические условия в период вегетации растений незначительно отличались от средней многолетней нормы и были относительно благоприятными.

Опрыскивание растений растворами НПН в концентрациях 0,5, 2, 5 и 20 мМ проводили четыре раза: в фазах кущения, выхода в трубку, колошения/цветения и налива/молочной спелости. На определенных фазах развития растений определяли их высоту, площадь флагового листа, содержание фотосинтетических пигментов и флавоноидных соединений во флаговых листьях. В фазе налива/молочной спелости проводили учет развития септориоза листьев пшеницы (*Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet.(= *Septoria tritici*)), определяя относительную площадь пораженной поверхности листьев (Фитосанитарная экспертиза ..., 2002).

Количество хлорофиллов и каротиноидов в листьях анализировали в этанольной вытяжке (Шлык, 1971). Для определения содержания флавоноидов, которые имеют максимум поглощения в УФ-В области, и антоцианов навески растительного материала гомогенизировали в 1% растворе HCl в метаноле (Nogues, Baker, 2000). После центрифугирования гомогената при 8000 г в течение 15 мин определяли опти-

ВЛИЯНИЕ ДОНОРА NO НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ

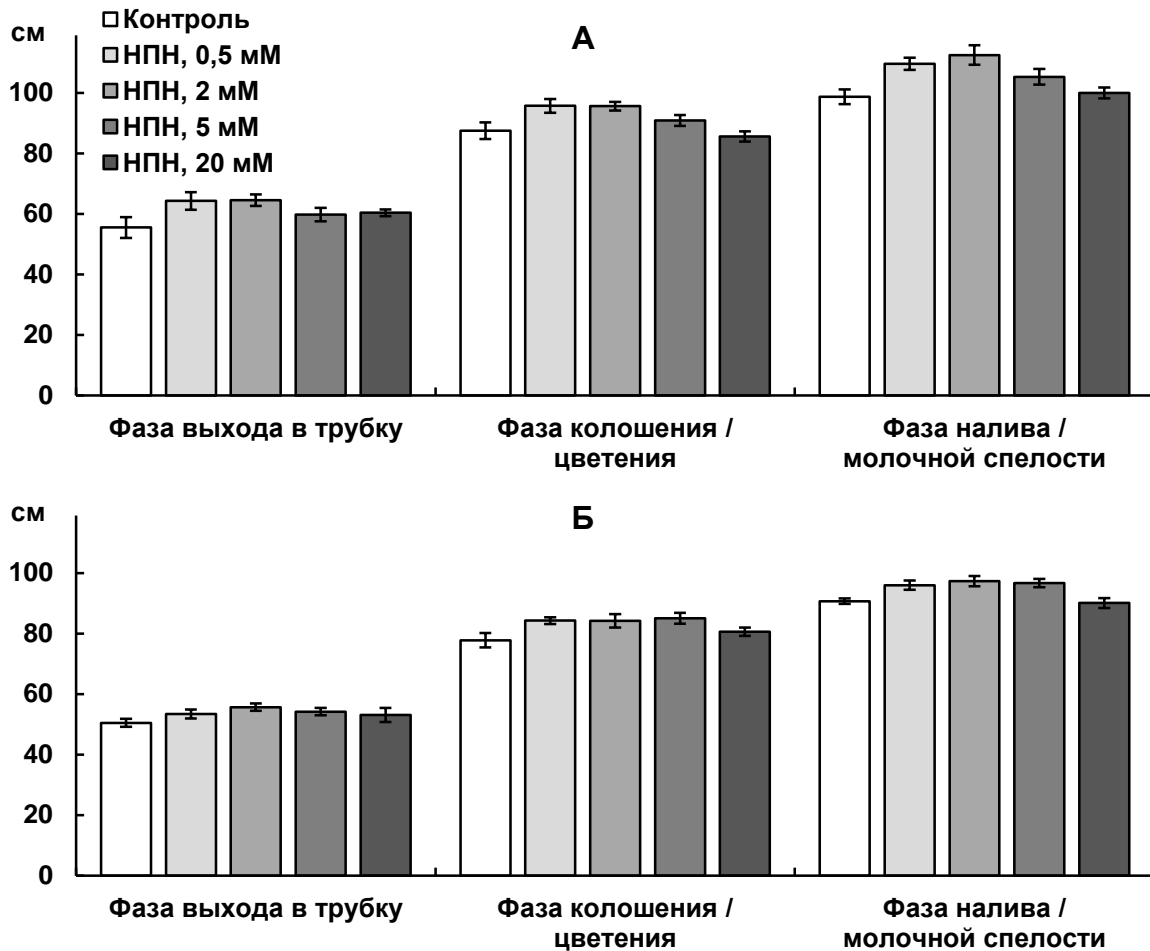


Рис. 1. Рост надземной части растений под влиянием опрыскивания растворами НПН в условиях опытного поля (А) и участка с антропогенно нарушенным почвенным покровом (Б).

ческую плотность супернатанта при 300, 530 и 657 нм (Nogues, Baker, 2000; Li et al., 2014). При расчете содержания антоцианов учитывали величину неспецифического поглощения при 657 нм (Li et al., 2014).

По окончании вегетации растения срезали вручную и определяли общую массу надземной части, массу колосьев и зерна.

Повторность опытов четырехкратная. На рисунках и в таблицах приведены средние величины и их квадратические отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Тенденция к усилению роста надземной части растений под влиянием НПН в различных концентрациях проявлялась уже на стадии выхода в трубку, т. е. после первой обработки растворами (рис. 1). При этом небольшой позитивный эффект НПН наблюдался как в относительно благоприятных условиях опытного поля, так и на участке с антропогенно измененной почвой. Более заметно ростовые эффекты до-

нора оксида азота проявлялись при измерении длины растений на фазах колошения/цветения и налива/молочной спелости (после 2-3-кратной обработки). В этом случае отмечалась концентрационная зависимость действия НПН. Оптимальной была концентрация 2 мМ (рис. 1). Положительный эффект наблюдался и при использовании концентраций 0,5 и 5 мМ, в то же время НПН в концентрации 20 мМ не оказывал положительного влияния на рост надземной части растений.

Обработка растений НПН также способствовала увеличению площади флагового листа в фазе налива/молочной спелости в обоих экспериментах (рис. 2). Наиболее заметный положительный эффект проявлялся при использовании 2 мМ раствора донора оксида азота. В то же время 20 мМ НПН ингибировал рост флагового листа в оптимальных условиях опытного поля (рис. 2).

Влияние НПН на содержание фотосинтетических пигментов и флавоноидных соедине-

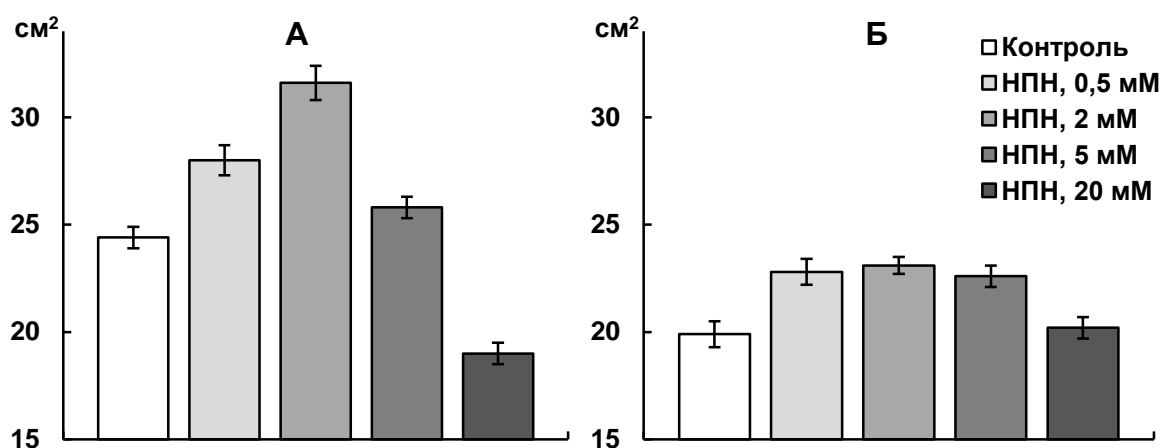


Рис. 2. Площадь флагового листа под влиянием опрыскивания растворами НПН в условиях опытного поля (А) и участка с антропогенно нарушенным почвенным покровом (Б).

ний в флаговом листе изучали на растениях, растущих в неблагоприятных почвенных условиях.

После двукратного опрыскивания НПН отмечалось повышение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях, при этом положительный эффект оказывали все концентрации, кроме максимальной (20 мМ) (табл. 1). Содержание антоцианов достоверно повышалось при обработке растений НПН в концентрациях 2 и 5 мМ. Тенденция к повышению содержания «бесцветных» флавоноидов, поглощающих в области УФ-В, наблюдалась при использовании 0,5, 2 и 5 мМ НПН.

При анализе пигментов после трехкратной обработки растений НПН также наблюдалось более высокое по сравнению с контролем содержание хлорофиллов в флаговых листьях в вариантах с 0,5 и 2 мМ НПН (табл. 1). Содержание каротиноидов на этой фазе эксперимента во всех вариантах несколько уменьшалось, однако при обработке НПН в концентрациях 0,5, 2 и 5 мМ оно превышало соответствующее значение контроля. Различий между вариантами в содержании антоцианов на этой стадии опыта не наблюдалось (табл. 1). В то же время в вариантах с обработкой растений НПН в концентрациях 0,5 и 2 мМ содержание флавоноидов, поглощающих в УФ-В, было выше, чем в контроле.

Во флаговых листьях растений, находящихся в фазе молочной спелости, содержание хлорофиллов снижалось (табл. 1), что, очевидно, связано с их старением. В то же время обработка НПН в концентрациях 0,5 и 2 мМ способствовала сохранению пула хлорофиллов. Содержание каротиноидов на этой фазе опыта,

наоборот, увеличивалось, однако достоверные различия между вариантами не проявлялись. Не наблюдалось также существенных различий между контролем и вариантами с обработкой НПН по содержанию во флаговых листьях антоцианов и «бесцветных» флавоноидов (табл. 1).

Визуально заметного поражения растений пшеницы болезнями до окончания фазы цветения в обоих полевых экспериментах не наблюдалось. Однако в фазе налива/молочной спелости почти растения имели признаки поражения возбудителем септориоза листьев пшеницы (*Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet.(= *Septoria tritici*)). Более существенным заражение было в условиях опытного поля (рис. 3). Обработка НПН в широком диапазоне концентраций существенно замедляла развитие болезни в обоих экспериментах.

Опрыскивание растений донором оксида азота положительно влияло и на интегральные показатели продуктивности растений. Так, в относительно благоприятных условиях опытного поля при обработке НПН в концентрациях 0,5, 2 и 5 мМ происходило повышение общей надземной массы (табл. 2). При использовании оптимальной концентрации донора NO этот показатель увеличивался на 7%. Еще более заметным было положительное влияние обработки НПН в оптимальных концентрациях на массу колосьев и зерна. В то же время высокая концентрация донора оксида азота (20 мМ) отрицательно влияла на зерновую продуктивность. Под влиянием НПН в концентрациях 0,5 и 2 мМ также повышались показатели массы 1000 зерен, индекса аттракции и индекса урожая, что свидетельствует о положительном

ВЛИЯНИЕ ДОНОРА NO НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ

Таблица 1. Содержание фотосинтетических пигментов и флавоноидов в флаговых листьях

Вариант	Хлорофилл а, мг/г сухого вещества	Хлорофилл b, мг/г сухого вещества	Хлорофиллы а + b, мг/г сухого вещества	Каротиноиды, мг/г сухого вещества	Антоцианы, (A ₅₃₀ - 0,25A ₅₆₇)/г сухого вещества	Флавоноиды, A ₃₀₀ /г сухого вещества
<i>Фаза выхода в трубку</i>						
Контроль	4,09 ± 0,09	3,41 ± 0,14	7,50 ± 0,16	1,41 ± 0,09	0,146 ± 0,012	0,747 ± 0,017
НПН, 0,5 мМ	4,43 ± 0,07	3,67 ± 0,15	8,10 ± 0,16	1,59 ± 0,12	0,179 ± 0,022	0,821 ± 0,021
НПН, 2 мМ	4,42 ± 0,08	3,60 ± 0,11	8,02 ± 0,14	1,61 ± 0,11	0,203 ± 0,016	0,833 ± 0,023
НПН, 5 мМ	4,44 ± 0,13	3,54 ± 0,15	7,98 ± 0,19	1,61 ± 0,12	0,232 ± 0,014	0,844 ± 0,011
НПН, 20 мМ	4,02 ± 0,08	3,34 ± 0,11	7,36 ± 0,14	1,56 ± 0,14	0,216 ± 0,022	0,774 ± 0,023
<i>Фаза колошения / цветения</i>						
Контроль	3,60 ± 0,11	4,33 ± 0,24	7,94 ± 0,26	1,21 ± 0,18	0,303 ± 0,013	1,461 ± 0,008
НПН, 0,5 мМ	3,98 ± 0,10	4,62 ± 0,26	8,60 ± 0,28	1,32 ± 0,17	0,302 ± 0,018	1,601 ± 0,011
НПН, 2 мМ	3,93 ± 0,10	4,55 ± 0,18	8,48 ± 0,21	1,29 ± 0,12	0,281 ± 0,010	1,572 ± 0,010
НПН, 5 мМ	3,73 ± 0,07	4,42 ± 0,23	8,16 ± 0,24	1,31 ± 0,15	0,308 ± 0,016	1,529 ± 0,013
НПН, 20 мМ	3,34 ± 0,07	3,83 ± 0,24	7,16 ± 0,25	1,22 ± 0,14	0,313 ± 0,012	1,371 ± 0,010
<i>Фаза налива / молочной спелости</i>						
Контроль	2,60 ± 0,08	3,19 ± 0,14	5,80 ± 0,16	1,74 ± 0,07	0,270 ± 0,015	1,451 ± 0,014
НПН, 0,5 мМ	2,84 ± 0,07	4,11 ± 0,11	6,95 ± 0,13	1,62 ± 0,11	0,295 ± 0,009	1,506 ± 0,014
НПН, 2 мМ	2,81 ± 0,03	3,89 ± 0,13	6,70 ± 0,13	1,72 ± 0,09	0,263 ± 0,017	1,524 ± 0,016
НПН, 5 мМ	2,75 ± 0,08	3,57 ± 0,16	6,32 ± 0,18	1,73 ± 0,12	0,336 ± 0,014	1,497 ± 0,010
НПН, 20 мМ	2,53 ± 0,03	3,33 ± 0,18	5,86 ± 0,18	1,66 ± 0,08	0,342 ± 0,020	1,425 ± 0,012

Таблица 2. Показатели продуктивности яровой пшеницы

Вариант	Биомасса, г/м ²	Масса колосьев, г/м ²	Масса зерна, г/м ²	Масса 1000 зерен, г	Индекс аттракции	Индекс урожая
<i>Опытное поле</i>						
Контроль	897,5 ± 15,3	455,0 ± 15,0	303,5 ± 8,7	38,42 ± 0,23	1,028	0,338
НПН, 0,5 мМ	936,2 ± 10,5	482,5 ± 10,3	330,6 ± 7,8	40,45 ± 0,14	1,063	0,353
НПН, 2 мМ	963,7 ± 22,5	493,1 ± 19,3	335,6 ± 10,0	39,96 ± 0,21	1,048	0,348
НПН, 5 мМ	954,8 ± 20,7	486,3 ± 17,6	327,5 ± 9,8	38,59 ± 0,21	1,038	0,343
НПН, 20 мМ	862,1 ± 8,5	420,0 ± 6,2	271,9 ± 4,5	34,79 ± 0,11	0,950	0,315
<i>Участок с антропогенно нарушенным почвенным покровом</i>						
Контроль	657,2 ± 10,6	343,2 ± 8,1	249,1 ± 7,1	36,31 ± 0,10	1,093	0,379
НПН, 0,5 мМ	705,0 ± 10,3	369,5 ± 6,2	274,0 ± 4,7	36,92 ± 0,11	1,101	0,389
НПН, 2 мМ	738,8 ± 15,0	387,2 ± 8,3	289,0 ± 7,0	36,83 ± 0,18	1,101	0,391
НПН, 5 мМ	727,5 ± 14,3	380,7 ± 8,3	285,0 ± 7,1	36,47 ± 0,24	1,098	0,392
НПН, 20 мМ	659,1 ± 10,4	340,4 ± 4,4	240,1 ± 3,6	34,29 ± 0,28	1,068	0,364

действию такой обработки на распределение ассимилятов в пользу генеративных органов и, соответственно, зерновой продуктивности (табл. 2).

В неблагоприятных почвенных условиях показатель надземной биомассы снижался по сравнению с таковым в благоприятных условиях на 27% (табл. 2). Обработка НПН в концентрациях 2 и 5 мМ обуславливала его повышение на 12,5 и 11% соответственно. Донор оксида азота в этих же концентрациях повышал зерновую продуктивность на 15-16%. Положительное влияние обработки НПН на показатель массы 1000 зерен в этих условиях было на

уровне тенденции. Также отмечалось повышение индекса аттракции и индекса урожая (табл. 2).

Таким образом, в целом положительное влияние НПН на показатели продуктивности растений яровой пшеницы было более заметным в неблагоприятных почвенных условиях. Полученные результаты не позволяют ответить на вопрос о механизмах влияния NO на устойчивость растений к этому фактору. Более того, в литературе практически отсутствуют данные, которые бы позволяли сравнивать влияние доноров оксида азота на физиологические процессы в оптимальных и неблагоприятных усло-

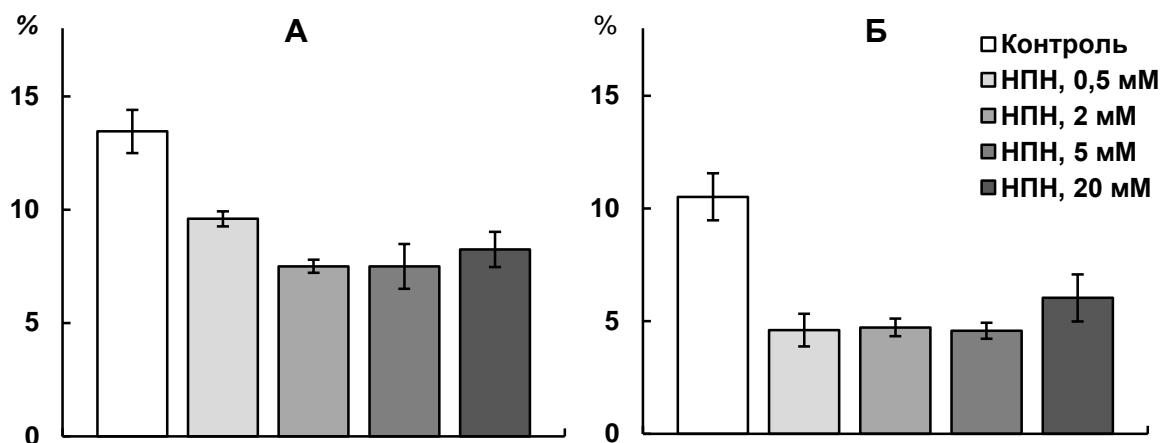


Рис. 3. Относительная площадь пораженности возбудителем септориоза листьев пшеницы при опрыскивании растворами НПН в условиях опытного поля (А) и участка с антропогенно нарушенным почвенным покровом (Б).

виях минерального питания. В то же время следует отметить установленное положительное влияние NO на поддержание растениями ионного гомеостаза (Oz et al., 2015) и многочисленные данные об индуцировании оксидом азота солеустойчивости растений и их резистентности к действию тяжелых металлов (Serana, Malerba, 2015; Ziogas, Molassiotis, 2015).

Одним из показателей устойчивости растений к действию стрессоров является их способность сохранять пул хлорофилла в неблагоприятных условиях (Santor, 2004). В условиях наших экспериментов обработка НПН положительно влияла на содержание хлорофиллов и каротиноидов, более заметным было позитивное влияние донора оксида азота на содержание хлорофилла в период старения листа, когда этот показатель снижался в контрольном варианте (табл. 1). Эти результаты согласуются с полученными нами ранее на растениях проса, также растущих в неблагоприятных почвенных условиях с низким содержанием гумуса и щелочными значениями pH (Карпец и др., 2015б). Положительное действие NO на содержание хлорофилла может быть связано с повышением под его влиянием доступности Fe (Bai et al., 2015), недостаток которого может особенно заметно проявляться на щелочной почве.

Вполне естественно, что повышенное содержание хлорофиллов может позитивно сказываться на интенсивности фотосинтеза и накоплении ассимилятов, в первую очередь сахаров, обладающих осмопротекторными и антиоксидантными свойствами. Ранее нами выявлено положительное влияние донора оксида азота на накопление сахаров в листьях ячменя в условиях засухи (Карпец и др., 2016а).

Как составляющую положительного влияния НПН на устойчивость растений следует рассматривать и повышение содержания в листьях антоцианов и флавоноидов, поглощающих в УФ-В (табл. 1). Антоцианы отличаются очень высокой антиоксидантной активностью (Neill, Gould, 2003; Макаревич и др., 2010). Им принадлежит важная роль в защите фотосинтетического аппарата растений. Кроме того, различные группы флавоноидов проявляют полифункциональное защитное действие в растительных клетках, составляющими которого являются их осмопротекторные эффекты, а также способность связывать тяжелые металлы (Khlestkina, 2013). Предполагается, что NO задействован в контроле синтеза флавоноидов, в т.ч. антоцианов (Palmieri et al., 2008).

Важным аспектом позитивного действия оксида азота на растения является индуцирование им устойчивости растений к болезням. Известно, что при заражении растений образуется оксид азота, причем такой эффект проявляется при действии как биотрофных, так и некротрофных патогенов (Мамаева и др., 2015). Имеются и достаточно многочисленные данные об индуцировании устойчивости растений к болезням экзогенным NO (см. обзор: Мамаева и др., 2015). В нашей работе показано выраженное угнетающее действие донора оксида азота на развитие септориоза на листьях пшеницы (рис. 3).

Положительное влияние обработки растений НПН на показатели роста и продуктивности растений проявлялось не только в стрессовых, но и в достаточно благоприятных условиях опытного поля (рис. 1, табл. 2). По современным представлениям физиологические эф-

ВЛИЯНИЕ ДОНОРА NO НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ

факты оксида азота не ограничиваются лишь участием в адаптации растений к неблагоприятным условиям (Мамаева и др., 2015). Так, на примере томатов показано, что обработка донором оксида стимулировала образование и рост боковых корней, несколько угнетая при этом рост главного корня. Отмечается, что NO влияет на архитектуру корневой системы, которая становится более короткой и разветвленной (Correa-Aragunde et al., 2004). Как уже отмечалось, зарегистрировано участие оксида азота в регуляции синтеза разных групп фитогормонов (Xing et al., 2004; Tewari et al., 2008; Wilson et al., 2008). В целом, в настоящее время NO рассматривается как неперенный участник реализации физиологических программ растений и в отсутствие действия стрессоров (Мамаева и др., 2015).

Полученные результаты дают основания рассматривать обработку растений донором NO как перспективный прием повышения их продуктивности и устойчивости к действию стресс-факторов абиотической и биотической природой. Вместе с тем, препятствием для широкого применения НПН в растениеводстве может стать относительно небольшое различие в концентрациях, оказывающих положительное физиологическое действие и проявляющих токсический эффект. Также до сих пор остается мало изученным вопрос о том, какие именно протекторные системы индуцируются оксидом азота у растений, произрастающих в естественных условиях, и каков вклад этих систем в интегральные положительные эффекты доноров NO на устойчивость, рост и продуктивность растений. Дальнейшее изучение физиологических эффектов на растения доноров оксида азота в условиях, приближенных к естественным, должно способствовать расширению сферы их практического применения.

Публикация содержит результаты исследований, проведенных при грантовой поддержке Государственного фонда фундаментальных исследований Украины по конкурсному проекту Ф63/62-2016.

ЛИТЕРАТУРА

Бакакина Ю.С., Дубовская Л.В., Волотовский И.Д. Влияние холодного стресса на внутриклеточную концентрацию NO и эндогенное содержание цГМФ в проростках *Arabidopsis thaliana* // Весці Нац. акадэміі навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2009. – № 3. – С. 43-46.

Глянько А.К., Васильева Г.Г. Активные формы кислорода и азота при бобово-ризобийном симбиозе (Обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 21-28.

Емец А.И., Красиленко Ю.А., Шеремет Я.А., Блюм Я.Б. Реорганизация микротрубочек как ответ на реализацию сигнальных каскадов оксида азота (NO) в растительной клетке // Цитология и генетика. – 2009. – Т. 43, № 1. – С. 3-10.

Жук І.В., Мусієнко М.М. Вплив оксиду азоту на рослини пшениці в умовах посухи // Вісн. аграрн. науки. – 2010. – № 5. – С. 32-34.

Карпець Ю.В., Колупаєв Ю.Е., Вайнер А.А. Функциональное взаимодействие оксида азота и пероксида водорода при формировании индуцированной теплоустойчивости проростков пшеницы // Физиология растений. – 2015а. – Т. 62. – С. 72-78.

Карпець Ю.В., Колупаєв Ю.Е., Швиденко Н.В., Ястреб Т.О. Влияние нитропроксида натрия на пигментный комплекс листьев и продуктивность проса в неблагоприятных условиях // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015б, вип. 3 (36). – С. 38-44.

Карпець Ю.В., Колупаєв Ю.Е., Григоренко Д.А., Фирсова Е.Н. Реакция растений ячменя различных генотипов на почвенную засуху и действие донора оксида азота // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2016. – Вип. 2 (39). – С. 84-105.

Колупаєв Ю.Е., Ястреб Т.О. Физиологические функции неэнзиматических антиоксидантов растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 2 (35). – С. 84-105.

Макаревич А.М., Шутова А.Г., Спиридович Е.В., Решетников В.Н. Функции и свойства антоцианов растительного сырья // Труды Белорусск. гос. ун-та. – 2010. – Т. 4, вып. 2. – С. 1-11.

Мамаева А.С., Фоменков А.А., Носов А.В., Мошков И.Е., Мур Л.А.Дж., Холл М.А., Новикова Г.В. Регуляторная роль оксида азота у растений // Физиология растений. – 2015. – Т. 62, № 4. – С. 459-474.

Фитосанитарная экспертиза зерновых культур (Болезни растений): Рекомендации / Под ред. С.С. Санина. – М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2002. – 140 с.

Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений / Под ред. О.А. Павлиновой. – М.: Наука, 1971. – С. 154-170.

Bai X. Y., Dong Y. J., Xu L. L., Kong J., Liu S. Effects of exogenous nitric oxide on physiological characteristics of perennial ryegrass under cadmium and copper stress // Russ. J. Plant Physiol. – 2015. – V. 62. – P. 237-245.

Barand A., Nasibi F., Manouchehri Kalantari Kh. The Effect of arginine pretreatment in the increase of cold tolerance in *Pistacia vera* L. in vitro // Russ. Agricult. Sci. – 2015. – V. 41, № 5. – P. 340-346.

- Cerana R., Malerba M.* Role of nitric oxide in heavy metal stress // Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants plants / Eds. M.N. Khan et al. – Heidelberg, New York, Dordrecht, London: Springer, 2015. – P. 181-192.
- Correa-Aragunde N., Graziano M., Lamattina L.* Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato // *Planta*. – 2004. – V. 218. – P. 900-917.
- Del Giudice J., Cam Y., Damiani I., Fung-Chat F., Meilhoc E., Bruand C., Brouquisse R., Puppo A., Boscari A.* Nitric oxide is required for an optimal establishment of the *Medicago truncatula*–*Sinorhizobium meliloti* symbiosis // *New Phytol.* – 2011. – V. 191. – P. 405-414.
- Khlestkina E.K.* The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // *Cereal Res. Commun.* – 2013. – V. 41. – P. 185-198.
- Lamotte O., Guold K., Lecourieux D., Sequeira-Legrand A., Lebrun-Garcia A., Durner J., Pugin A., Wendehenne D.* Analysis of nitric oxide signaling functions in tobacco cells challenged by the elicitor cryptogein // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 135. – P. 516-529.
- Li T., Jia K.P., Lian H.L., Yang X., Li L., Yang H.Q.* Jasmonic acid enhancement of anthocyanin accumulation is dependent on phytochrome A signaling pathway under far-red light in *Arabidopsis* // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2014. – V. 454. – P. 78-83.
- Mur L.A.J., Santosa I.E., Laarhoven L.J., Harren J.F., Smith A.R.* A new partner in the danse Macabre: The role of nitric oxide in the hypersensitive response // *Bulg. J. Plant Physiol.* – 2003. – Spec. Issue. – P. 110-123.
- Mur L.A.J., Mandon J., Persijn S., Cristescu S.M., Moshkov I.E., Novikova G.V., Hall M.A., Harren F.J.M., Hebelstrup K.H., Gupta K.J.* Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge // *AoB Plants*. – 2013. – V. 5. - P1s052.
- Neill S.J., Desikan R., Hancock J.T.* Nitric oxide signaling in plants // *New Phytol.* – 2003. – V. 159. – P. 11-35
- Neill S., Bright J., Desikan R., Hancock J., Harrison J., Wilson I.* Nitric oxide evolution and perception // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59. – P. 25-35.
- Neill S.O., Gould K.S.* Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? // *Functional Plant Biol.* – 2003. – V. 30, № 8. – P. 865-873.
- Nogues S., Baker N.R.* Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under UV-B radiation // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – P. 1309-1317.
- Oz M.T., Eyidogan F., Yuce M., Öktem H.A.* Functional role of nitric oxide under abiotic stress conditions // Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants plants / Eds. M.N. Khan et al. – Heidelberg, New York, Dordrecht, London: Springer, 2015. – P. 169-180.
- Palmieri M.C., Sell S., Huang X., Scherf M., Werner T., Durner J., Lindermayr C.* Nitric oxide-responsive genes and promoters in *Arabidopsis thaliana*: a bioinformatics approach // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59. – P. 177-186.
- Santos C.V.* Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves // *Sci. Horticul.* – 2004. – V. 103. – P. 93-99.
- Simaei M., Khavari-Nejad R.A., Saadatmand S., Bernard F., Fahimi H.* Effects of salicylic acid and nitric oxide on antioxidant capacity and proline accumulation in *Glycine max* L. treated with NaCl salinity // *Afr. J. Agricult. Res.* – 2011. – V. 6. – P. 3775-3782.
- Song L., Zhao H., Hou M.* Involvement of nitric oxide in acquired thermotolerance of rice seedlings // *Russ. J. Plant Physiol.* – 2013. – V. 60. – P. 785-790.
- Tewari R.K., Hahn E.J., Paek K.Y.* Function of nitric oxide and superoxide anion in the adventitious root development and antioxidant defence in *Panax ginseng* // *Plant Cell Rep.* – 2008. – V. 27. – P. 563-573.
- Uchida A., Jagendorf A.T., Hibino T., Takabe T., Takabe T.* Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice // *Plant Sci.* – 2002. – V. 163. – P. 515-523.
- Wilson I.D., Neill S.J., Hancock J.T.* Nitric oxide synthesis and signaling in plants // *Plant Cell Environ.* – 2008. – V. 31. – P. 622-631.
- Xing H., Tan L., An L., Zhao Z., Wang S., Zhang C.* Evidence for the involvement of nitric oxide and reactive oxygen species in osmotic stress tolerance of wheat seedlings: inverse correlation between leaf abscisic acid accumulation and leaf water loss // *Plant Growth Regul.* – 2004. – V. 42. – P. 61-68.
- Zhang A., Jiang M., Zhang J., Ding H., Xu S., Hu X., Tan M.* Nitric oxide induced by hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced activation of the mitogen-activated protein kinase cascade involved in antioxidant defense in maize leaf // *New Phytol.* – 2007. – V. 175. – P. 36-50.
- Zhao M.G., Tian Q.Y., Zhang W.H.* Nitric oxide synthase-dependent nitric oxide production is associated with salt tolerance in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 144. – P. 206-217.
- Ziogas V., Molassiotis A.* Nitric oxide action in the improvement of plant tolerance to nutritional stress // nitric oxide action in abiotic stress responses in plants / Eds. M.N. Khan et al. – Heidelberg, New York, Dordrecht, London: Springer, 2015. – P. 169-180.

Поступила в редакцию
03.10.2016 г.

ВЛИЯНИЕ ДОНОРА NO НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ

INFLUENCE OF NO DONOR ON CONTENT OF PIGMENTS IN LEAVES, GROWTH AND PRODUCTIVITY OF SPRING WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Yu. V. Karpets

*V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)
e-mail: yukarpets@ukr.net*

The influence of donor of nitric oxide sodium nitroprusside (SNP) on the resistance of plants of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) to adverse conditions and their productivity have been investigated. Spraying of plants with SNP in concentration of 0,5 and 2 mM increased the growth of plants, raised the content of photosynthetic pigments, anthocyanins and flavonoids, absorbing in the field of UV-B, in leaves. In variants under treatment with SNP the infestation of wheat plants by pathogenic agent of speckled leaf blotch decreased. Under the influence of SNP the general and grain productivity of plants increased, especially noticeable in adverse soil conditions. The conclusion is made that treatment of plants with the donor of nitric oxide induces the nonspecific resistance against stress factors and serves to the entrance of assimilants in generative organs.

Key words: *Triticum aestivum* L., nitric oxide, photosynthetic pigments, anthocyanins, flavonoids, resistance, productivity

ВПЛИВ ДОНОРА NO НА ВМІСТ ПІГМЕНТІВ В ЛИСТКАХ, РІСТ І ПРОДУКТИВНІСТЬ ЯРОЇ ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

Ю. В. Карпець

*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)
e-mail: yukarpets@ukr.net*

Досліджували вплив донора оксиду азоту нітропрусида натрію (НПН) на стійкість рослин ярої пшениці (*Triticum aestivum* L.) до несприятливих умов та їх продуктивність. Обприскування рослин НПН в концентраціях 0,5 і 2 мМ посилювало ріст рослин, підвищувало вміст в листках фотосинтетичних пігментів, антоціанів і флавоноїдів, що поглинають в області УФ-В. У варіантах з обробкою НПН знижувалося ураження рослин збудником септоріозу листків пшениці. Під впливом НПН підвищувалася загальна і зернова продуктивність рослин, особливо помітно в несприятливих ґрунтових умовах. Зроблено висновок, що обробка рослин донором оксиду азоту індукує неспецифічну стійкість до стрес-факторів, сприяє надходженню асимілятів у генеративні органи.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., оксид азоту, фотосинтетичні пігменти, антоціани, флавоноїди, стійкість, продуктивність