

УДК 581.1.036.2:577.15

## ОКСИД АЗОТА И ПЕРОКСИД ВОДОРОДА КАК СИГНАЛЬНЫЕ ПОСРЕДНИКИ ПРИ ИНДУЦИРОВАНИИ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ЭКЗОГЕННЫМИ ЖАСМОНОВОЙ И САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТАМИ

Ю.В. КАРПЕЦ<sup>1</sup>, Ю.Е. КОЛУПАЕВ<sup>1</sup>, И.В. КОСАКОВСКАЯ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева  
62483 Харьков, п/о «Коммунист-1»  
e-mail: plant\_biology@mail.ru

<sup>2</sup>Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины  
01601 Киев, ул. Терещенковская, 2  
e-mail: irynakosakivska@gmail.com

Исследовано участие оксида азота (NO) и пероксида водорода в индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) действием экзогенных стрессовых фитогормонов — жасмоновой (ЖАК) и салициловой (СК) кислот. Установлено, что 24-часовая обработка проростков ЖАК и СК в концентрациях 1 и 10 мкМ повышает их выживаемость после действия потенциально летального теплового стресса (46 °С, 10 мин). Под влиянием обоих фитогормонов в корнях проростков транзитивно несколько повышалось содержание пероксида водорода с максимумом через 30 мин после начала обработки. Содержание оксида азота под влиянием ЖАК и СК увеличивалось более существенно и наблюдалось в течение 2 ч с момента начала обработки проростков. Предобработка антиоксидантом диметилтиомочевинной (ДМТМ) нивелировала эффект повышения содержания NO в корнях, вызываемый ЖАК и СК. При предварительном воздействии на проростки ДМТМ, как и при их предобработке скавенджером оксида азота РТЮ (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) и ингибитором NO-синтазы L-NAME (N<sup>G</sup>-nitro-L-arginine methyl ester), заметно угнеталось развитие теплоустойчивости, индуцируемое действием ЖАК и СК. Сделано заключение о роли NO и пероксида водорода в процессах ЖАК- и СК-индуцированного развития теплоустойчивости проростков пшеницы.

**Ключевые слова:** *Triticum aestivum* L., жасмоновая кислота, салициловая кислота, оксид азота, пероксид водорода, трансдукция сигналов, теплоустойчивость.

По современным представлениям, жасмоновая и салициловая кислоты наряду с абсцизовой кислотой, брассиностероидами и этиленом относятся к ключевым фитогормонам, задействованным в реакциях растений на абиотические и биотические стрессоры [5, 9]. Наиболее изученными функциями ЖАК является участие в развитии системной индуцированной устойчивости при повреждении растений насекомыми-вредителями и заражении некротрофными патогенами. СК рассматривается как фактор, стимулирующий защитные реакции растений против болезней, вызываемых биотрофными патогенами [8]. В то же время известно, что и ЖАК, и СК причастны к развитию индуцированной устойчивости растений ко многим абиотическим стрессорам. Об этом свидетельствуют

данные о повышении в растениях содержания эндогенных СК [13, 24, 30] и ЖАК [16, 31] при действии гипертермии, засухи, солевого стресса. Во многих работах показано индуцирование устойчивости к указанным стрессорам экзогенными ЖАК [2, 25] и СК [6, 7, 17].

Реализация физиологических эффектов стрессовых фитогормонов происходит с участием ряда сигнальных посредников, среди которых особая роль принадлежит активным формам кислорода (АФК) и азота [4, 10]. Нами получены данные, подтверждающие участие АФК в процессах индуцирования устойчивости отрезков coleoptилей пшеницы к гипертермии действием СК [6] и ЖАК [2]. Известно, что при формировании многих физиологических реакций растений с АФК как сигнальными посредниками функционально взаимодействует оксид азота [4]. Однако данные о влиянии экзогенных ЖАК и СК на его содержание в растительных тканях малочисленны и отчасти противоречивы.

Так, установлено повышение содержания NO в ответ на действие СК у растений сои [18] и женьшеня [28]. В то же время при обработке СК в корнях томатов, подвергнутых солевому стрессу, отмечалось снижение содержания NO [12]. Комбинированная обработка СК и донором оксида азота нитропруссидом натрия более эффективно индуцировала солеустойчивость хлопчатника [19] и резистентность пшеницы к никелю [27] по сравнению с действием каждого соединения в отдельности.

Содержание оксида азота у растений арабидопсиса повышалось в ответ на обработку ЖАК [15]. Индуцируемое экзогенной ЖАК образование латеральных корней у риса угнеталось скавенжером NO РТЮ [14]. Этот антагонист оксида азота подавлял вызываемое ЖАК повышение эффективности функционирования аскорбат-глутатионового цикла в листьях пшеницы при засухе [26].

В целом же данных, свидетельствующих об участии NO в индуцируемом ЖАК и СК развитии устойчивости растений к абиотическим стрессорам, в литературе очень мало. Почти не исследовано возможное функциональное взаимодействие NO с АФК и его роль в стресспротекторном действии ЖАК и СК на растения.

Целью нашей работы было исследование влияния экзогенных ЖАК и СК на динамику содержания NO и  $H_2O_2$  в корнях проростков пшеницы в связи с развитием их теплоустойчивости.

## Методика

Объектом исследования были этиолированные проростки пшеницы мягкой озимой (*Triticum aestivum* L.) сорта Досконала. После 20-минутного обеззараживания поверхности семян 6 %-м  $H_2O_2$  их проращивали в течение 3 сут на очищенной водопроводной воде при температуре 20 °С. Затем в среду инкубации проростков опытных вариантов вносили ЖАК или СК в концентрациях 0,1; 1; 10 и 50 мкМ.

При исследовании влияния скавенжера оксида азота РТЮ (100 мкМ), ингибитора NO-синтазы L-NAME (2 мМ) и антиоксиданта диметилтиомочевины (ДМТМ, 150 мкМ) на проявление эффектов фитогормонов эти соединения добавляли в среду инкубации проростков за 2 ч до внесения в нее ЖАК и СК. Концентрации указанных соединений выбраны на основании экспериментов, проведенных ранее [1].

Через определенные промежутки времени после начала обработки ЖАК и СК в корнях проростков определяли содержание NO и  $H_2O_2$ .

Количество NO анализировали по методу [34] с модификациями [1]. Основой метода является превращение содержащегося в растениях NO в нитрит и установление концентрации последнего по реакции Грисса.

Содержание пероксида водорода определяли ферроцианидным методом, экстрагируя его из растертых на холоде корней 5 %-м раствором ТХУ. Пробы центрифугировали в течение 10 мин при температуре не выше 4 °С, в надосадочной жидкости определяли концентрацию H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> с применением соли Мора и тиоцианата аммония [23]. Как стандарт использовали растворы пероксида водорода.

После суточного воздействия на проростки ЖАК и СК их подвергали повреждающему прогреву в течение 10 мин при температуре 46 °С. Выживаемость проростков оценивали через 3 сут после прогрева.

Биологическая повторность опытов 3–4-кратная, эксперименты воспроизводили независимо не менее трех раз. На рисунках приведены средние величины и их стандартные погрешности. Кроме оговоренных случаев, обсуждены различия, достоверные при  $p \leq 0,05$ .

### Результаты и обсуждение

Обработка проростков ЖАК в концентрациях 1 и 10 мкМ повышала их выживаемость после повреждающего прогрева, более высокая концентрация (50 мкМ) была менее эффективной (рис. 1, а). Аналогичное влияние на теплоустойчивость проростков оказывала и обработка СК, оптимальными были концентрации 1 и 10 мкМ (см. рис. 1, б). При обработке проростков СК в концентрации 50 мкМ отмечалась тенденция к снижению относительного количества выживших проростков.

При исследовании влияния ЖАК и СК на образование в корнях проростков оксида азота и пероксида водорода использовали 10 мкМ концентрации фитогормонов.

Содержание оксида азота в корнях проростков контрольного варианта за время наблюдений существенно не изменялось (рис. 2, а). Обра-

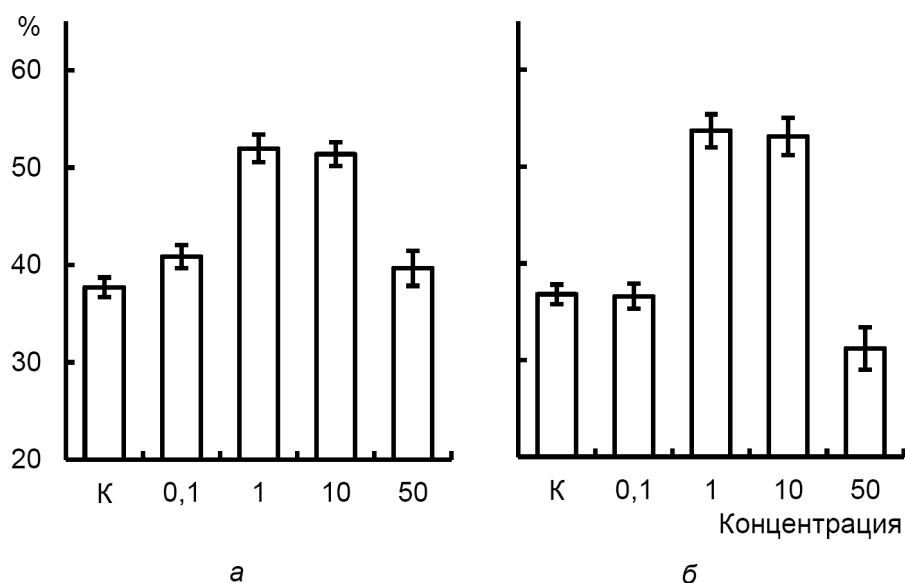
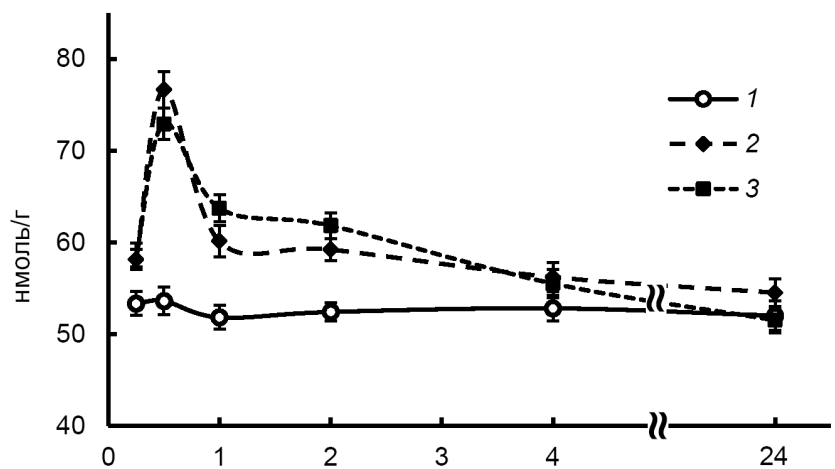
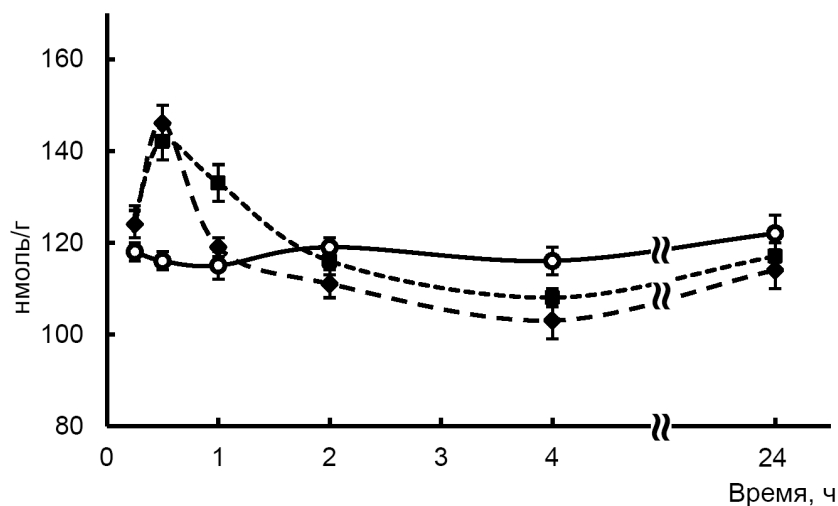


Рис. 1. Концентрационная зависимость влияния жасмоновой (а) и салициловой (б) кислот на выживаемость проростков (%) после повреждающего прогрева (46 °С, 10 мин) (К — контроль)



а



б

Рис. 2. Динамика содержания оксида азота (а) и пероксида водорода (б) в корнях проростков пшеницы:

1 — контроль; 2 — ЖАК (10 мкМ); 3 — СК (10 мкМ)

ботка проростков ЖАК и СК вызывала транзитное повышение содержания в их корнях оксида азота. Величины и характер эффектов двух фитогормонов были очень похожими. Максимальное повышение содержания NO (на 40—45 %) отмечалось через 30 мин после начала обработки, затем оно немного снижалось, однако в течение 2 ч превышало контрольные показатели. Через 4 и 24 ч оно не отличалось от значений контрольного варианта.

Содержание  $H_2O_2$  в контроле в течение 24 ч эксперимента заметно не изменялось (см. рис. 2, б). Под влиянием ЖАК и СК происходило небольшое (на 20—25 %) и кратковременное (с максимумом через 30 мин после начала обработки) повышение содержания  $H_2O_2$  в корнях проростков. Через 4 и 24 ч наблюдений в вариантах с обработкой проростков

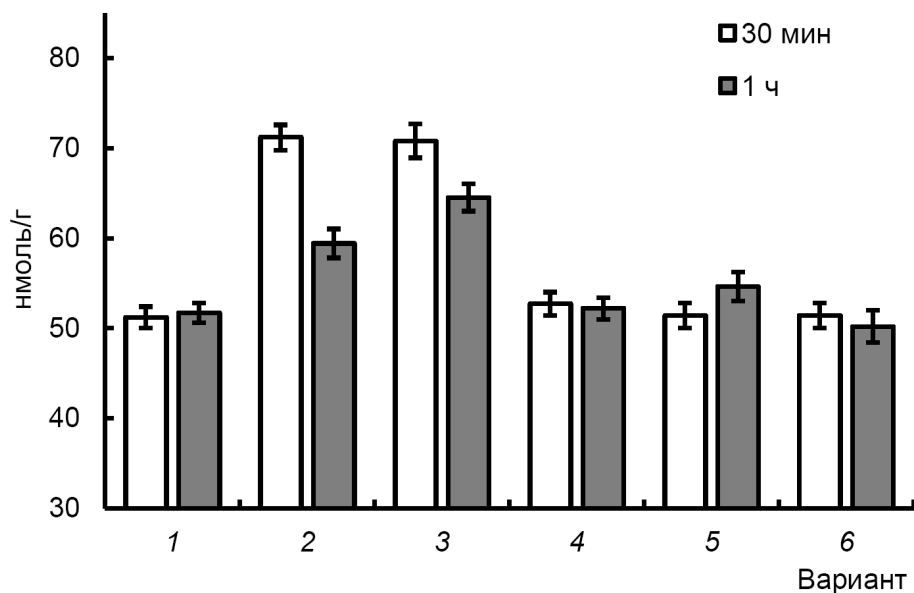


Рис. 3. Содержание оксида азота в корнях проростков пшеницы при их обработке жасмоновой или салициловой кислотой в сочетании с диметилтиомочевинной:

1 – контроль; 2 – ЖАК (10 мкМ); 3 – СК (10 мкМ); 4 – ДМТМ (150 мкМ); 5 – ЖАК (10 мкМ) + ДМТМ (150 мкМ); 6 – СК (10 мкМ) + ДМТМ (150 мкМ)

фитогормонами отмечалась тенденция к незначительному снижению содержания пероксида водорода в корнях проростков, а через 24 ч после начала обработки его количество в опытных вариантах не отличалось от контрольных показателей.

Предобработка проростков скавенжером пероксида водорода ДМТМ в значительной степени нивелировала повышение содержания NO в корнях, вызываемое действием ЖАК и СК (рис. 3), что свидетельствует о зависимости образования оксида азота от генерации АФК. При этом сам по себе антиоксидант ДМТМ не оказывал существенного влияния на содержание оксида азота в корнях проростков.

Есть основания полагать, что оба сигнальных посредника (пероксид водорода и оксид азота) задействованы в трансдукции в генетический аппарат сигналов ЖАК и СК, индуцирующих развитие теплоустойчивости проростков. Вызываемое обоими фитогормонами увеличение выживаемости проростков после теплового стресса нивелировалось их предварительной обработкой как антиоксидантом ДМТМ, так и скавенжером NO РТЮ и ингибитором NO-синтазы *L*-NAME (рис. 4).

Следует отметить, что ДМТМ, РТЮ и *L*-NAME сами по себе немного повышали теплоустойчивость проростков пшеницы. Такой эффект ДМТМ может быть обусловлен его прямым антиоксидантным действием и частичным предотвращением окислительных повреждений проростков, вызываемых повреждающим прогревом. Объяснить позитивное действие РТЮ и *L*-NAME на теплоустойчивость проростков пшеницы сложнее. Примечательно, что обработка проростков пшеницы этими соединениями вызывала повышение активности антиоксидантных ферментов — супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы [3]. Не исключено, что прерывание сигнала NO, вызываемое указанными соединениями, само по себе является стресс-фактором, который может ак-

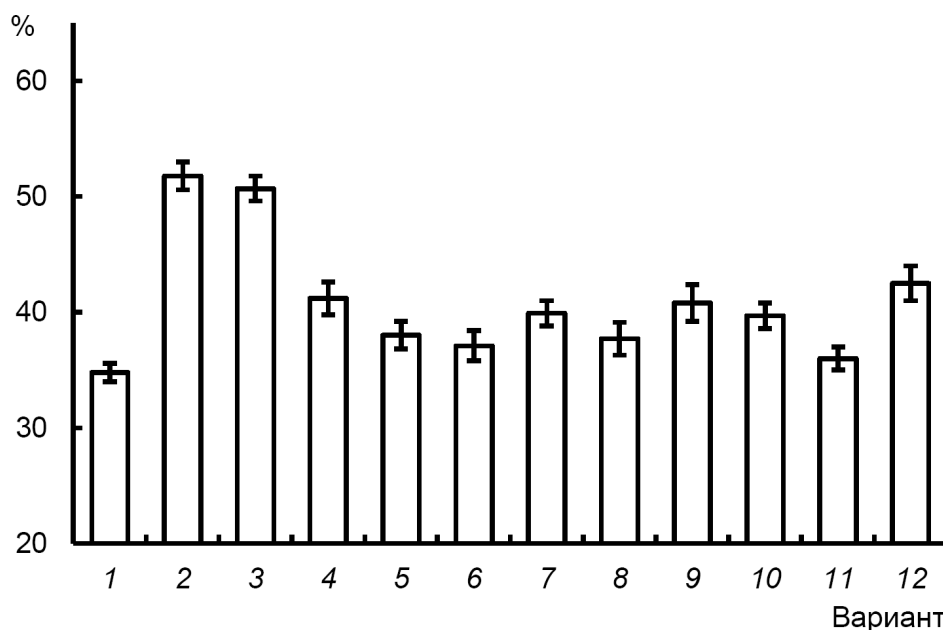


Рис. 4. Выживаемость проростков пшеницы после повреждающего прогрева (46 °С, 10 мин) при их обработке жасмоновой либо салициловой кислотой в сочетании с 2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide, N<sup>G</sup>-nitro-*L*-arginine methyl ester или диметилтиомочевинной:

1 – контроль; 2 – ЖАК (10 мкМ); 3 – СК (10 мкМ); 4 – РТЮ (100 мкМ); 5 – ЖАК (10 мкМ) + РТЮ (100 мкМ); 6 – СК (10 мкМ) + РТЮ (100 мкМ); 7 – *L*-NAME (2 мМ); 8 – ЖАК (10 мкМ) + *L*-NAME (2 мМ); 9 – СК (10 мкМ) + *L*-NAME (2 мМ); 10 – ДМТМ (150 мкМ); 11 – ЖАК (10 мкМ) + ДМТМ (150 мкМ); 12 – СК (10 мкМ) + ДМТМ (150 мкМ)

тивизировать альтернативные сигнальные пути. Подобный эффект активации антиоксидантных ферментов действием РТЮ обнаружен и у растений хлопчатника [29].

Однако следует отметить, что в наших экспериментах антиоксидант ДМТМ, сквенджер NO РТЮ и ингибитор NO-синтазы оказывали лишь небольшое положительное влияние на теплоустойчивость проростков пшеницы, нивелируя при этом более заметные позитивные эффекты ЖАК и СК (см. рис. 4).

В экспериментах с использованием колеоптилей пшеницы показано, что вызываемое экзогенными ЖАК и СК усиление генерации АФК подавлялось ингибитором НАДФН-оксидазы имидазолом [2, 6]. Возможно, что быстрая активизация этого фермента ЖАК или СК и кратковременное повышение содержания АФК (в частности, относительно стабильного пероксида водорода, выполняющего сигнальные функции [4]) прямо или опосредованно вызывает более продолжительное повышение содержания оксида азота в клетках (см. рис. 2). На разных растительных объектах зарегистрировано увеличение содержания NO в клетках под влиянием экзогенного пероксида водорода [32, 33]. Известно, что под действием H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> может активизироваться, по крайней мере, один из ферментативных источников NO — нитратредуктаза [11]. В то же время в наших экспериментах положительное влияние ЖАК и СК на теплоустойчивость проростков частично нивелировалось их обработкой *L*-NAME (см. рис. 4), что указывает на возможную роль в образовании оксида азота фермента, подобного NO-синтазе животных.

Таким образом, можно полагать, что в реализации действия ЖАК и СК на теплоустойчивость проростков принимают участие АФК и NO как сигнальные посредники (см. рис. 4). При этом возможно их взаимное влияние на содержание друг друга. Так, повышение содержания оксида азота, наблюдаемое при действии ЖАК и СК, нивелировалось обработкой проростков скавенджером пероксида водорода ДМТМ (см. рис. 3).

Следует отметить, что усиление генерации  $H_2O_2$  и NO, вызываемое фитогормонами ЖАК и СК, зависит от флуктуации содержания кальция как универсального посредника, задействованного в трансдукции гормональных сигналов. Известно, что НАДФН-оксидаза, генерирующая АФК, и NO-синтаза являются кальцийзависимыми ферментами [21, 22]. В то же время фосфорилирование нитратредуктазы, приводящее к повышению ее активности, также является кальцийзависимым процессом [20]. Вполне естественно, что вопрос об участии кальция в наблюдавшемся под влиянием ЖАК и СК усилении генерации АФК и NO в корнях проростков пшеницы требует специальных исследований.

В статье содержатся результаты исследований, проведенных при грантовой поддержке Государственного фонда фундаментальных исследований по конкурсному проекту Ф64/23-2015.

1. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А. Функциональное взаимодействие оксида азота и пероксида водорода при формировании индуцированной теплоустойчивости проростков пшеницы // Физиология растений. — 2015. — 62, № 1. — С. 72–78.
2. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Луговая А.А., Обозный А.И. Влияние экзогенной жасмоновой кислоты на про-/антиоксидантную систему колеоптилей пшеницы в связи с устойчивостью к гипертермии // Там же. — 2014. — 61, № 3. — С. 367–375.
3. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Обозный А.И. Влияние модификации NO-статуса, закаливающего прогрева и пероксида водорода на активность антиоксидантных ферментов в проростках пшеницы // Там же. — 2015. — 62, № 3. — С. 317–323.
4. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Дмитриев А.П. Сигнальные посредники в реакциях растений на действие абиотических стрессоров: кальций, активные формы кислорода и азота // Цитология и генетика. — 2015. — 49, № 5. — С. 73–86.
5. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов // Физиология и биохимия культ. растений. — 2013. — 45, № 2. — С. 113–126.
6. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Швиденко Н.В., Карпец Ю.В. Индукция теплоустойчивости колеоптилей пшеницы салициловой и янтарной кислотами: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода // Прикл. биохимия и микробиология. — 2012. — 48, № 5. — С. 550–556.
7. Маменко Т.П., Роїк Л.В. Вплив саліцилової кислоти на активність антиоксидантних процесів в озимій пшениці за умов різного водозабезпечення // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — 40, № 1. — С. 69–77.
8. Ярулина Л.Г., Трошина Н.Б., Черепанова Е.А. и др. Салициловая и жасмоновая кислоты в регуляции проантиоксидантного статуса листьев пшеницы при инфицировании *Septoria nodurum* Berk. // Прикл. биохимия и микробиология. — 2011. — 47, № 5. — С. 602–608.
9. Babenko L.M., Kosakivska I.V., Skaterna T.D. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes // Biotechnol. Acta. — 2015. — 8, N 2. — P. 36–51.
10. Bartoli C.G., Casalongue C.A., Simontacchia M. et al. Interactions between hormone and redox signalling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress // Environ. Exp. Bot. — 2013. — 94. — P. 73–88.
11. Dubovskaya L.V., Bakakina Y.S., Kolesneva E.V. et al. cGMP-dependent ABA-induced stomatal closure in the ABA-insensitive Arabidopsis mutant *abi1-1* // New Phytol. — 2011. — 191. — P. 57–69.
12. Gemes K., Poor P., Horvath E. et al. Cross-talk between salicylic acid and NaCl-generated reactive oxygen species and nitric oxide in tomato during acclimation to high salinity // Physiol. Plant. — 2011. — 142. — P. 179–192.

13. Hamayun M., Khan S.A., Shinwari Z.K. et al. Effect of polyethylene glycol induced drought stress on physio-hormonal attributes of soybean // Pakistan J. Bot. — 2010. — **42**. — P. 977–986.
14. Hsu Y.Y., Kao C.H. Nitric oxide is involved in methyl jasmonate induced lateral root formation in rice // Crop. Environ. Bioinform. — 2011. — **8**. — P. 160–167.
15. Huang X., Stettmaier K., Michel C. et al. Nitric oxide is induced by wounding and influences jasmonic acid signaling in *Arabidopsis thaliana* // Planta. — 2004. — **218**. — P. 938–946.
16. Ismail A., Riemann M., Nick P. The jasmonate pathway mediates salt tolerance in grapevines // J. Exp. Bot. — 2012. — **63**. — P. 2127–2139.
17. Joseph B., Jini D., Sujatha S. Insight into the role of exogenous salicylic acid on plants growth under salt environment // Asian. J. Crop. Sci. — 2010. — **2**. — P. 226–235.
18. Klepper L. NO<sub>x</sub> evolution by soybean leaves treated with salicylic acid and selected derivatives // Pest. Biochem. Physiol. — 1991. — **39**. — P. 43–48.
19. Liu S., Dong Y., Xu L., Kong J. Effects of foliar applications of nitric oxide and salicylic acid on salt-induced changes in photosynthesis and antioxidative metabolism of cotton seedlings // Plant Grow. Regul. — 2014. — **73**. — P. 67–78.
20. Mur L.A.J., Prats E., Pierre S. et al. Integrating nitric oxide into salicylic acid and jasmonic acid/ethylene plant defense pathways // Frontiers Plant Sci. — 2013. — **4**. — P. 215.
21. Neill S., Bright J., Desikan R. et al. Nitric oxide evolution and perception // J. Exp. Bot. — 2008. — **59**. — P. 25–35.
22. Ogasawara Y., Kaya H., Hiraoka G. et al. Synergistic activation of the *Arabidopsis* NADPH oxidase AtrbohD by Ca<sup>2+</sup> and phosphorylation // J. Biol. Chem. — 2008. — **283**. — P. 8885–8892.
23. Sagisaka S. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // Plant Physiol. — 1976. — **57**. — P. 308–309.
24. Sawada H., Shim I., Usui K. Induction of benzoic acid 2-hydroxylase and salicylic acid biosynthesis — Modulation by salt stress in rice seedlings // Plant Sci. — 2006. — **171**. — P. 263–270.
25. Shana C., Liang Z. Jasmonic acid regulates ascorbate and glutathione metabolism in *Agropyron cristatum* leaves under water stress // Plant Sci. — 2010. — **178**. — P. 130–139.
26. Shan C., Zhou Y., Liu M. Nitric oxide participates in the regulation of the ascorbate-glutathione cycle by exogenous jasmonic acid in the leaves of wheat seedlings under drought stress // Protoplasma. — 2015. — **252**. — P. 1397–1405.
27. Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Ali H.M. et al. Mitigation of nickel stress by the exogenous application of salicylic acid and nitric oxide in wheat // Aust. J. Crop. Sci. — 2013. — **7**. — P. 1780–1788.
28. Tewari R.K., Paek K.Y. Salicylic acid-induced nitric oxide and ROS generation stimulate ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* roots // J. Plant Grow. Regul. — 2011. — **30**. — P. 396–404.
29. Vital S.A., Fowler R.W., Virgen A. et al. Opposing roles for superoxide and nitric oxide in the NaCl stress-induced upregulation of antioxidant enzyme activity in cotton callus tissue // Environ. Exp. Bot. — 2008. — **62**. — P. 60–68.
30. Wang L.J., Li S.H. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca<sup>2+</sup> homeostasis and antioxidant systems in young grape plants // Plant Sci. — 2006. — **170**. — P. 685–694.
31. Wasternack C., Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in Annals of Botany // Ann. Bot. — 2013. — **111**. — P. 1021–1058.
32. Xu M.J., Dong J.F., Zhang X.B. Signal interaction between nitric oxide and hydrogen peroxide in heat shock-induced hypericin production of *Hypericum perforatum* suspension cells // Sci. China. Ser. C: Life Sci. — 2008. — **51**. — P. 676–686.
33. Zhang A., Jiang M., Zhang J. et al. 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. — **175**. — P. 36–50.
34. Zhou B., Guo Z., Xing J., Huang B. Nitric oxide is involved in abscisic acid-induced antioxidant activities in *Stylosanthes guianensis* // J. Exp. Bot. — 2005. — **56**. — P. 3223–3228.

Получено 03.12.2015



ОКСИД АЗОТУ І ПЕРОКСИД ВОДНЮ ЯК СИГНАЛЬНІ ПОСЕРЕДНИКИ ПРИ ІНДУКУВАННІ ТЕПЛОСТІЙКОСТІ ПРОРОСТКІВ ПШЕНИЦІ ЕКЗОГЕННИМИ ЖАСМОНОВОЮ І САЛІЦИЛОВОЮ КИСЛОТАМИ

Ю.В. Карпець<sup>1</sup>, Ю.Є. Колупаєв<sup>1</sup>, І.В. Косаківська<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва

<sup>2</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України, Київ

Досліджено участь оксиду азоту (NO) і пероксиду водню в індукуванні теплостійкості проростків пшениці (*Triticum aestivum* L.) дією екзогенних стресових фітогормонів — жасмонової (ЖАК) і саліцилової (СК) кислот. Установлено, що 24-годинна обробка проростків ЖАК і СК концентраціями 1 і 10 мкМ підвищує їх виживаність після дії потенційно летального теплового стресу (46 °С, 10 хв). Під впливом обох фітогормонів у коренях проростків транзиторно дещо підвищувався вміст пероксиду водню з максимумом через 30 хв після початку обробки. Вміст оксиду азоту під впливом ЖАК і СК збільшувався істотніше й спостерігався протягом 2 год з моменту початку обробки проростків. Передобробка антиоксидантом диметилтіосечовиною (ДМТС) нівелювала ефект підвищення вмісту NO в коренях, спричинюваний ЖАК і СК. За попереднього впливу на проростки ДМТС, як і за їх передобробки скавенджером оксиду азоту РТІО (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) та інгібітором NO-синтази L-NAME (N<sup>G</sup>-nitro-L-arginine methyl ester), помітно пригнічувався розвиток теплостійкості, індукований дією ЖАК і СК. Зроблено висновок про роль NO і пероксиду водню в процесах ЖАК- і СК-індукованого розвитку теплостійкості проростків пшениці.

NITRIC OXIDE AND HYDROGEN PEROXIDE AS SIGNAL MEDIATORS AT INDUCTION OF HEAT RESISTANCE OF WHEAT PLANTLETS BY EXOGENOUS JASMONIC AND SALICYLIC ACIDS

Yu.V. Karpets<sup>1</sup>, Yu.E. Kolupaev<sup>1</sup>, I.V. Kosakivska<sup>2</sup>

<sup>1</sup>V.V. Dokuchayev Kharkiv National Agrarian University

p/o «Communist-1», Kharkiv, 62483, Ukraine

<sup>2</sup>M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine

The involvement of nitric oxide (NO) and hydrogen peroxide in the induction of heat resistance of wheat (*Triticum aestivum* L.) plantlets under the influence of exogenous stress phytohormones — jasmonic (JA) and salicylic (SA) acids — have been investigated. 24-hour treatment of plantlets with the JA and SA in concentration of 1 and 10 μM invoked the increase of their survival after the action of potentially lethal heat stress (46 °C, 10 min). Under the influence of both phytohormones the small transitional increase of hydrogen peroxide content took place in roots of plantlets with the maximum in 30 min after the treatment beginning. The raise of nitric oxide content under the influence of JA and SA was more essential and continued during 2 hours from the moment of beginning of plantlets treatment. The pretreatment with the antioxidant dimethylthiourea (DMTU) levelled the effect of increase of NO content in the roots, caused by JA and SA. At the preliminary influence of DMTU on plantlets, as well as at their pretreatment with the scavenger of nitric oxide РТІО (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) and the inhibitor of NO-synthase L-NAME (N<sup>G</sup>-nitro-L-arginine methyl ester), the development of heat resistance induced by the influence of JA and SA was considerably suppressed. The conclusion about the role of NO and hydrogen peroxide in the processes of JA- and SA-induced development of heat resistance of wheat plantlets was made.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., jasmonic acid, salicylic acid, nitric oxide, hydrogen peroxide, signals transduction, heat resistance.