

ВЛИЯНИЕ ОКСИДА АЗОТА НА ЕГО ЭНДОГЕННОЕ СОДЕРЖАНИЕ, РОСТ, АКТИВНОСТЬ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ И АНТИОКСИДАНТНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

© И. Р. Гильванова^{1*}, А. Р. Еникеев¹, В. В. Федяев¹,
И. Ю. Усманов¹, З. Ф. Рахманкулова²

¹Бакирский государственный университет
Россия, Республика Башкортостан, 450074 г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32.
Тел./факс: +7 (347) 272 67 12.
E-mail: i.r.gilvanova@mail.ru

²Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН
Россия, 127276 г. Москва, ул. Ботаническая, 35.
E-mail: zulfirar@mail.ru

Исследовано влияние эндогенного и экзогенного оксида азота NO на морфофизиологические и биохимические параметры проростков пшеницы *Triticum aestivum* L. Обработка растений донором экзогенного NO – 0.5 мМ раствором нитропруссид натрия, приводила к сильному возрастанию на 5-е и к снижению на 17-е сутки уровня эндогенного NO. При этом отмечали ряд морфофизиологических изменений: 1) возрастала способность к накоплению сухой массы побегов и корней; 2) доля суммарных дыхательных затрат от фотосинтеза снижалась на 8–11-е и возрастала на 17-е сутки. Степень перекисного окисления липидов была более выражена в корнях (содержание малонового диальдегида возрастало на 39% на 8-е сутки). На 11-е сутки наблюдалось улучшение антиоксидантного статуса. Таким образом, характер и интенсивность воздействия экзогенного оксида азота на рост, энергетический баланс и антиоксидантный статус растений могут быть связаны со степенью изменения содержания эндогенного NO при экзогенной обработке.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, эндогенный/экзогенный оксид азота, рост, дыхание, антиоксидантная система.

Введение

Оксид азота (NO) газообразная, нейтральная двухатомная молекула (свободный радикал), легко проникающая через мембраны клеток организмов с периодом полураспада в биологических средах около 6 с. Однако при низких концентрациях (>1 мкМ) период ее полураспада увеличивается и может составлять от минуты до часа [1].

Изучение физиологических эффектов оксида азота (NO) привлекает значительное внимание исследователей в последние годы. Показано, что NO является важной сигнальной молекулой растений, принимающей участие в регуляции целого ряда физиологических процессов, протекающих в растении, таких как, рост и развитие, устойчивость к абиотическому стрессу и патогенам, сигналинг растений [2], экспрессия генов [3], программируемая смерть клеток [4], процессы созревания и старения [5]. В частности, установлено, что NO вовлечен в регуляцию клеточного цикла, процессов дифференциации и морфогенеза, в частности, цветения и корнеобразования, кроме того, NO способствует адаптационной пластичности при заражении патогенами, обеспечивает реакцию гиперчувствительности и приобретенный системный ответ, повышает устойчивость к абиотическим стрессам, оказывая антиоксидантное действие [6, 7].

В ряде работ отмечено стимулирующее воздействие NO на рост целого растения [7], а также его отдельных частей [8]. Однако есть данные и о том, что обработка NO вызывала замедление роста растений [9–11]. А. И. Емец с соавт. отметили кон-

центрационный эффект действия NO, а именно: в присутствии низких концентраций донора NO, нитропруссид натрия (SNP), наблюдалось ускорение роста первичного корня *Arabidopsis thaliana*, а при более высоких концентрациях – замедление роста [12]. Показана сложная взаимосвязь NO и активных форм кислорода (АФК), так, оксид азота может ускорять старение листьев риса синергично с АФК или же, наоборот, вызывать задержку старения листьев, индуцированного пероксидом водорода (H₂O₂) [13].

Среди многочисленных эффектов NO особый интерес представляет его взаимодействие с компонентами электрон-транспортной цепи митохондрий и хлоропластов. Митохондрии являются источником NO, где одним из процессов его образования является восстановление нитрита цитохромоксидазой (ЦО) и альтернативной оксидазой (АО) без участия кислорода [14]. Известно, что оксид азота снижает интенсивность клеточного дыхания и ингибирует окислительное фосфорилирование и сопутствующий синтез АТФ [15], вследствие угнетения электрон-транспортной цепи на этапе цитохромов [16]. При этом исследователями было обнаружено, что предобработка листьев фасоли нитропруссидом натрия минимизировала повреждения фотосинтетического аппарата, вызванные облучением растений УФ-В [17]; а в семядолях сои внесение нитропруссид натрия способствовало сохранению фотосинтетических пигментов и снижению уровня перекисного окисления липидов (ПОЛ) [18].

Для оксида азота, как правило, характерно антиоксидантное действие: так установлено, что NO

* автор, ответственный за переписку

способен связывать активные формы кислорода, такие как супероксид анион, тем самым, снижая повреждение клеток [19]; взаимодействуя с ключевыми ферментами ранней защиты, в частности, каталазой и аскорбатпероксидазой [20], постепенно повышать уровень H_2O_2 в клетке, пролонгируя его локальные эффекты [21]. Однако в литературе есть данные, оспаривающие антиоксидантные эффекты NO [17]. Накопление в клетках растений активных форм азота (АФА), инициируемое действием неблагоприятных факторов, вызывает нитрозативный стресс у растений, который сопровождается накоплением в клетках растений NO и продуктов его взаимодействия с другими молекулами, таких как пероксинитрит, S-нитрозоглутатион, нитротирозин и др. Эти соединения могут оказывать токсическое действие на растительные организмы [10]. Одним из механизмов, защиты растительных клеток от токсического действия NO, может быть эмиссия этого газа из клеток в окружающую среду, что ведет к уменьшению уровня оксида азота в клетках. Этот процесс доказан как для почв, так и растений [22–24].

Способность NO оказывать на различные обменные процессы разнонаправленное действие вероятнее всего обуславливается его высокой способностью превращаться в другие нитросоединения (NO^3^- , NO^2^- , NO^- , NO^+ и др.) и реагировать с другими эндогенными веществами. Возможно, что это еще один из механизмов, участвующий в обезвреживании NO. По мнению Меньшиковой с соавт., уникальные физико-химические свойства NO используются организмами для эффективной регуляции его содержания в тканях и участия в сигнальных механизмах [25].

Таким образом, несмотря на большой объем литературных данных о защитной роли оксида азота, в механизме действия NO как сигнальной молекулы в растительных организмах еще очень много неясного [26]. Однако известно, что действие оксида азота может быть прямо противоположным в зависимости от его концентрации, поэтому регуляторное значение может, по-видимому, иметь как повышение, так и понижение концентрации эндогенного нитрата, и как следствие, NO, под влиянием экзогенной обработки [27].

Поэтому целью нашей работы явилось исследование влияния экзогенной обработки растений пшеницы донором NO, нитропруссидом натрия, на его эндогенное содержание, а также рост, интенсивность фотосинтеза и дыхания, антиоксидантный статус в побегах и корнях растений пшеницы.

Материалы и методы

Объектом исследования были растения пшеницы *Triticum aestivum* L. (сорт Казахстанская 10). В кюветы с 3-суточными проростками (считая с момента замачивания семян) вносили питательную смесь Хогланда–Арнона (Х–А) (0.5н) [28]. Для изу-

чения влияния NO в кюветы с растениями, добавляли нитропруссид натрия (SNP) (0.5мМ), который служил источником оксида азота. Растения выращивали при освещении люминесцентными лампами ЛД-20 и лампами накаливания («УЛЗ», Россия), освещенность 120 Вт/м², световой период 16 ч, средняя температура воздуха 24 ± 2 °С. В процессе выращивания растений до 17-суточного возраста проводили ежедневную смену растворов.

В ходе опытов регистрировали изменение сырой и сухой массы ($\Delta W_{\text{сyx.}}$), длину наземных и подземных органов. Интенсивность суммарного дыхания (ΣR) определяли манометрическим методом на аппарате Варбурга и выражали в мкл O_2 /сутки на растение [29]. Истинный фотосинтез (Pg) рассчитывали, как сумму $\Delta W_{\text{сyx.}} + \Sigma R$.

Содержание продукта перекисного окисления липидов – малонового диальдегида (МДА), определяли по реакции с тиобарбитуровой кислотой [30].

Содержание оксида азота (NO) определяли с использованием известного метода [31], в первый час после смены растворов и внесения в раствор 0.5мМ SNP. 600 мг побегов или корней 5-, 8-, 11-, 14- и 17-суточных растирали с 3мл охлажденного 50 мМ ацетатного буфера (pH 3.6), содержащего 4% $Zn(CH_3COO)_2 \cdot 2H_2O$. Гомогенат центрифугировали 15 мин при 10000 g и +4 °С. Супернатант отбирали, а осадок растворяли в 1 мл экстракционного буфера и центрифугировали, как раньше. Два полученных супернатанта смешивали и добавляли к ним 100 мг древесного угля. После фильтрации через бумажный фильтр 1 мл фильтрата смешивали с 1 мл реактива Грисса, выдерживали при комнатной температуре 30 мин. Оптическую плотность измеряли при $\lambda = 540$ нм. Количество NO рассчитывали по калибровочным растворам $NaNO_2$ в ацетатном буфере и выражали в мкмоль/г сухой массы растения.

Измерения проводили в 4-кратной биологической и 3–6-кратной аналитической повторности. Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с помощью пакета прикладных программ Statistica 5.1 и программы Excel пакета Microsoft Office.

Результаты и обсуждение

Тот факт, что NO – нормальный продукт обмена веществ у растений, а также, что концентрация этого соединения может увеличиваться многократно при действии на животные и растительные организмы неблагоприятных факторов, не вызывает сомнений. Однако влияние экзогенной обработки растений NO на его эндогенное содержание изучено недостаточно. Так, например, известно, что при нормальных условиях листья подсолнечника продуцируют NO от 0.05 до 0.3 нмоль/г/ч [32], а листья табака около 1 нмоля [21]. При действии аноксии продукция NO увеличивается в листьях подсолнечника до 170 нмоль [32], при действии

патогенной инфекции на листья табака до 40 нмоль/г/ч и до 10 мкмоль/г/ч – при обработке листьев сои нитратами [21, 22].

На первом этапе наших исследований мы изучили влияние экзогенной обработки растений пшеницы донором оксида азота, SNP, в концентрации 0.5 мМ на его эндогенное содержание. В результате, получили, что содержание эндогенного NO варьировало от 0.02 до 22.57 мкмоль/г сухой массы растений.

Измерение общего содержания эндогенного NO в разных органах растений показало, что в корнях его концентрация в 16.6 раз была выше, чем в побегах (рис. 1), что подтверждает данные о том, что растения активно продуцируют NO [24] в листьях [33] и, особенно, в корнях [34]. Обработка проростков пшеницы экзогенным NO приводила к возрастанию уровня эндогенного оксида азота на 5-е сутки в побегах в 1.6 раза и особенно сильно в корнях – в 4.2 раза (рис. 1). Аналогичную картину наблюдали и на 8 сутки, содержание оксида азота возрастало, как в побегах, так и в корнях (на 89% и 28%, соответственно). К 11-м суткам уровень NO в корнях обработанных растений продолжал расти и составил 51% от контроля, а вот в побегах – немного снизился, но затем опять возрос до 42% (на 14-е сутки). Лишь на 17-е сутки мы наблюдали снижение уровня эндогенного NO как в побегах, так и в корнях на 15–20% (рис. 1). Такое развитие событий, вероятнее всего, свидетельствует о развитии у растений на 5–8-е сутки нитрозативного стресса (в связи с повышенным содержанием оксида азота), последствия которого смягчались лишь к 17-м суткам, параллельно со снижением уровня эндогенного оксида азота. Однако, учитывая то, что оксид азота обладает высокой способностью превращаться в другие нитросоединения и реагировать с другими эндогенными веществами, что, вероятнее всего, и приводит к обезвреживанию NO, мы решили выяснить к каким морфофизиологическим изменениям приводило повышение и понижение содержания оксида азота в опытных образцах растений пшеницы разного возраста при обработке их 0.5мМ раствором SNP.

Как известно, рост является интегральной характеристикой физиологического состояния растений. В ходе проведенных экспериментов было установлено, что под влиянием экзогенной NO наблюдалось увеличение сухой массы надземной и подземной частей растений в среднем на 10.5% (рис. 2). Полученные нами данные о ростостимулирующем действии оксида азота согласуются с данными других авторов [7, 8]. Проведенный корреляционный анализ полученных результатов свидетельствует о тесной положительной связи между содержанием NO в корнях и интенсивностью роста побегов ($r = 0.82$ при $p \leq 0.05$) и корней ($r = 0.96$ при $p \leq 0.05$).

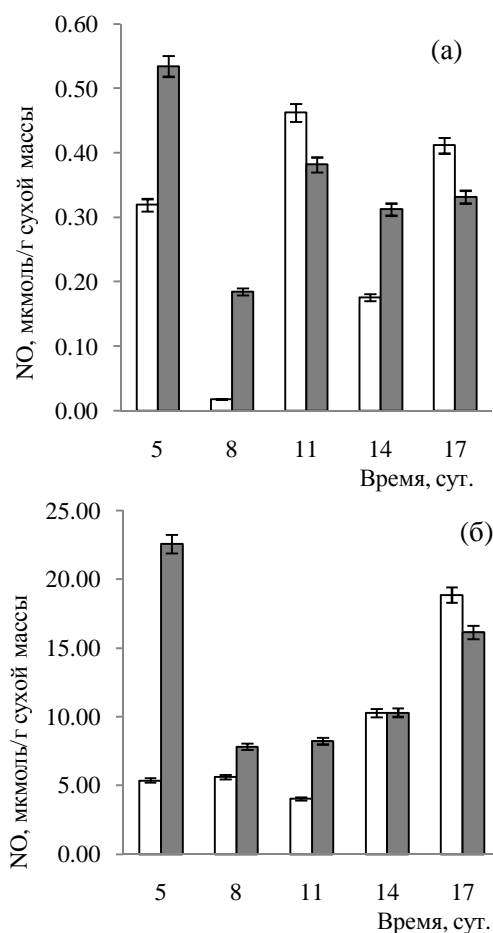


Рис. 1. Содержание оксида азота (NO, мкмоль/г сухой массы) в побегах (а) и корнях (б) растений пшеницы разного возраста в контроле (□) и при обработке нитропруссидом натрия (SNP 0.5мМ) (■).

Стимуляция ростовых процессов непосредственно связана с изменениями интенсивностей фотосинтеза и дыхания. Поэтому мы исследовали влияние экзогенного оксида азота на энергетический баланс растений. Для этого были измерены интенсивность фотосинтеза и суммарного темнового дыхания. Полученные данные были использованы для расчета доли дыхательных затрат от истинного фотосинтеза ($\Sigma R/P_g$). Данный параметр является показателем физиологического состояния, сбалансированности основных физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, транспорта ассимилятов, роста и т.д. в растениях [35]. Показано, что при выращивании растения в оптимальных условиях данное соотношение достаточно консервативно и видонеспецифично [36]. Известно, что даже небольшое отклонение от стационарных условий выращивания влечет за собой изменение $\Sigma R/P_g$, как правило, в сторону увеличения соотношения в результате возникновения дополнительных дыхательных затрат на адаптацию растений, возрастания диссипативных процессов или снижения истинного фотосинтеза [35, 37]. В наших экспериментах под влиянием экзогенной обработки

NO доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза снижалась, хоть и незначительно (в среднем на 13%) на 8–11-е сутки (рис. 3), что, очевидно, связано с положительным эффектом экзогенной обработки растений SNP; и возрастала на 17-е сутки на 13%, по сравнению с контрольным вариантом (рис. 3), при параллельном снижении уровня эндогенного оксида азота (рис. 1), а, следовательно, и уменьшении его защитных эффектов. При этом происходила стимуляция суммарного темнового дыхания до 31% на 17-е сутки (рис. 4а), что, на наш взгляд, является защитной реакцией растений на повышенное содержание NO в опытных образцах. Однако при этом возрастала и интенсивность фотосинтеза в среднем на 16% (рис. 4б), тем самым проявляя защитный эффект оксида азота.

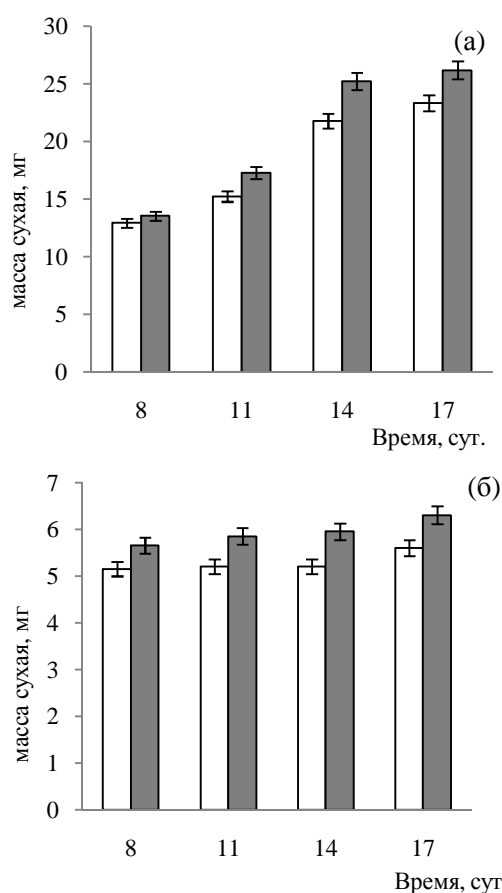


Рис. 2. Влияние оксида азота (NO) на накопление сухой массы (мг) побегов (а) и корней (б) растений пшеницы разного возраста (контрольный вариант (□); вариант с добавлением в питательную среду нитропруссид натрия (SNP 0.5mM) (■)).

Наблюдаемая нами под влиянием NO стимуляция ростовых процессов в побегах и корнях растений, и изменения в энергетическом балансе, в регуляции которого непосредственное участие принимают активные формы кислорода [38], сопровождались также изменениями и в про/антиоксидантной системе.

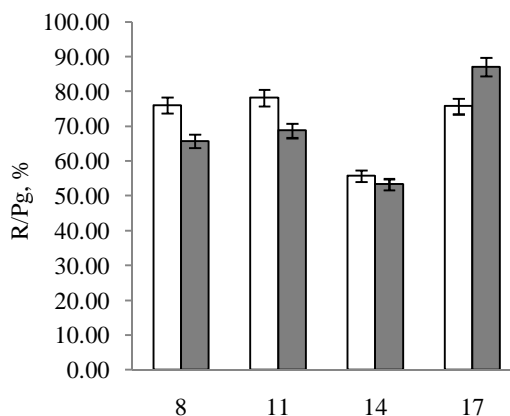


Рис. 3. Изменение величины соотношения доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза (R/Pg,%) под влиянием оксида азота (NO) у растений пшеницы разного возраста (контрольный вариант (□); вариант с добавлением в питательную среду нитропруссид натрия (SNP 0.5mM) (■)).

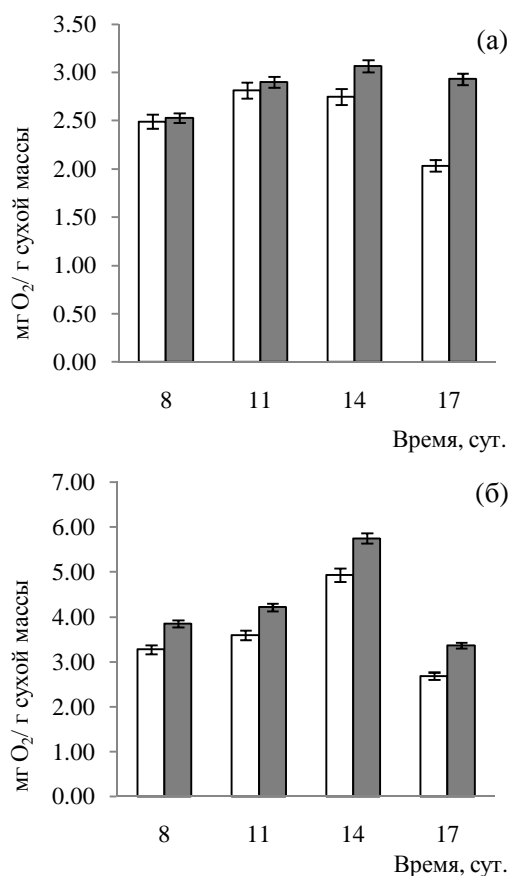


Рис. 4. Влияние оксида азота (NO) на суммарное темновое дыхание (ΣR , мг O₂/г сухой массы) (а) и интенсивность фотосинтеза (Pg, мг O₂/г сухой массы) (б) растений пшеницы разного возраста (контрольный вариант (□); вариант с добавлением в питательную среду нитропруссид натрия (SNP 0.5mM) (■)).

Важным комплексным показателем активности антиоксидантной системы растений является

степень перекисного окисления липидов, которая оценивается по изменению содержания одного из продуктов ПОЛ – малонового диальдегида. В проведенных нами экспериментах у растений степень перекисного окисления липидов была более выражена в корнях – содержание МДА возрастало на 39% на 8 сутки. На 11-е сутки под влиянием экзогенного оксида азота наблюдали снижение уровня МДА, как в побегах, так и в корнях (на 13% и 23%, соответственно), а, следовательно, и улучшение антиоксидантного баланса. На 17-е сутки наблюдалось повторное возрастание МДА и в корнях на 26% и в побегах на 11% (рис. 5). Можно предположить, что возрастание уровня МДА на 17-е сутки связано со снижением уровня эндогенного NO, который в меньшей степени смягчал последствия окислительного стресса, по сравнению с ситуацией, которую наблюдали на 11-е сутки.

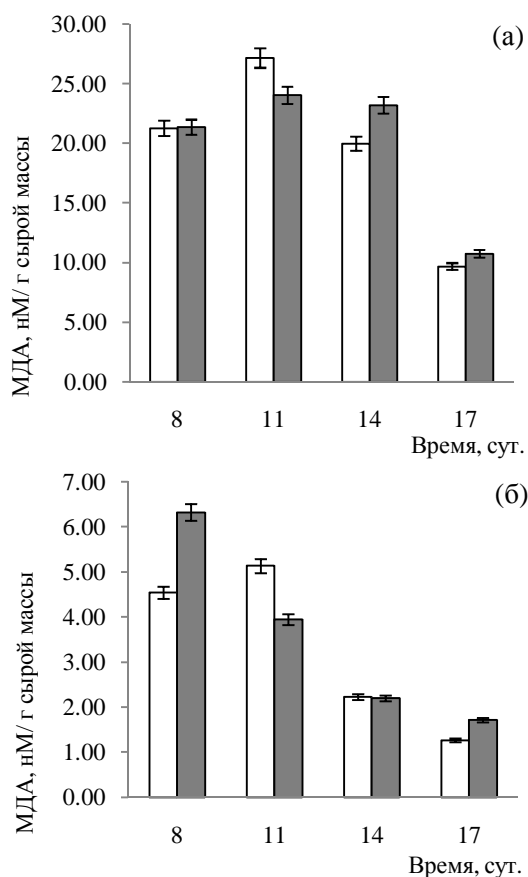


Рис. 5. Влияние оксида азота (NO) на содержание малонового диальдегида (МДА, нМ/г сырой массы) в побегах (а) и корнях (б) растений пшеницы разного возраста (контрольный вариант (□); вариант с добавлением в питательную среду нитропруссид натрия (SNP 0.5мМ) (■)).

Выводы

Из проведенных исследований следует, что:

а) экзогенная обработка NO, приводила сначала (на 5–8-е сутки) к сильному возрастанию, а затем к снижению (на 17-е сутки) эндогенного уровня оксида азота;

б) содержание NO в корнях коррелировало с интенсивностью роста побегов ($r = 0.82$ при $p \leq 0.05$) и корней ($r = 0.96$ при $p \leq 0.05$);

в) экзогенная обработка NO побегов пшеницы в концентрации (0.5 мМ SNP) улучшает энергетический и антиоксидантный баланс на короткий период (в среднем на 7 дней).

Полученные данные свидетельствуют о сложности организации внутриклеточной регуляции ростовых и защитных механизмов с участием NO и о том, что характер и интенсивность воздействия экзогенного оксида азота на рост, энергетический баланс и антиоксидантный статус растений могут быть связаны со степенью изменения его эндогенного содержания, под влиянием экзогенной обработки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Stohr C., Ullrich W. R. Generation and possible roles of NO in plant roots and apoplastic space // *Journal of Experimental Botany*. 2002. V. 53. P. 2293–2303.
2. Lamattina L., Garcia-Mata C., Graziano M., Pagnussat G. Nitric oxide: the versatility of an extensive signal molecule // *Annual Reviews of Plant Biology*. 2003. V. 54. P. 109–136.
3. Bogdan C. Nitric oxide and the regulation of gene expression // *Trends in Cell Biology*. 2001. V. 11. P. 66–75.
4. De Pinto M. C., Tommasi F., Gara L. D. Changes in the Antioxidant System as Part of the Signaling Pathway Responsible for the Programmed cell Death Activated by Nitric Oxide and reactive Oxygen Species in Tobacco Bright-Yellow 2 Cells // *Plant Physiology*. 2002. V. 130. P. 698–708.
5. Leshem Y. Y., Wills R. B. H., Ku V. V. V. Evidence for the Function of the Free radical Gas – Nitric Oxide (NO) – as an Endogenous Maturation and Senescence Regulating Factor in Higher Plants // *Plant Physiology and Biochemistry*. 1998. V. 36. P. 825–833.
6. Hong J. K., Yun B.-W., Kang J.-G., Raja M. U., Kwon E., Sorhagen K., Chu C., Wang Y., Loake G. J. Nitric Oxide Function and Signalling in Plant Disease // *Journal of Experimental Botany*. 2008. V. 59. P. 147–154.
7. Neill S., Barroso R., Bright J., Desikan R., Hancock J., Harrison J., Morris P., Ribeiro D., Wilson J. Nitric Oxide, Stomatal Closure, and Abiotic Stress // *Journal of Experimental Botany*. 2008. V. 59. P. 165–176.
8. An L., Liu Z., Yhang M., Chen T., Wang X. Effects of Nitric Oxide on Growth of Maize Seedling Leaves in the Presence or Absence of Ultraviolet Radiation // *Journal of Plant Physiology*. 2005. V. 162. P. 317–326.
9. Blume Y. B., Krasylenko Y. A., Yemets A.I. Tyrosine Nitration as Regulatory Protein Posttranslational Modification // *Ukrainian Biochemical Journal*. 2009. V. 81. №5. P. 5–15.
10. Valderrama R., Corpas F. J., Carreras A., Fernández-Ocaña A., Chaki M., Luquea F., Gómez-Rodríguez M. R., Colmenero-Varea P., del Río L. A., Barroso J. B. Nitrosative Stress in Plants // *FEBS Letters*. 2007. V. 581. P. 453–461.
11. Lehner C., Kerschbaum H.H., Lütz-Meindl U. Nitric Oxide Suppresses Growth and Development in the Unicellular Green Alga *Micrasterias denticulata* // *Journal of Plant Physiology*. 2009. V. 166. P. 117–127.
12. 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. №2. С. 3–12.
13. Hung K. T., Kao C. H. Nitric Oxide Counteracts the Senescence of Rice Leaves Induced by Hydrogen Peroxide // *21 Botanical bulletin of Academia Sinica*. 2005. V. 46. P. 21–28.
14. Kaiser M. J., Clarke K. R., Hinz H., Austen M. C. V., Somerfield P. J. Global analysis of response and recovery of benthic biota to fishing // *Marine Ecology Progress Series*. 2006. V. 311. P. 1–14.

15. Yamasaki H., Shimoji H., Ohshiro Y., Sakihama Y. Inhibitory effects of nitric oxide on oxidative phosphorylation in plant mitochondria // *Nitric oxide: biology and chemistry*. 2001. V. 5. P. 261–270.
16. Takahashi S., Yamasaki H. Reversible Inhibition of Photophosphorylation in Chloroplasts by Nitric Oxide // *FEBS Letters*. 2002. V. 512. P. 145–148.
17. Shi S., Wang G., Wang Y., Zhang L., Zhang L. Protective Effect of Nitric Oxide against Oxidative Stress under Ultraviolet-B Radiation // *Nitric Oxide*. 2005. V. 13. P. 1–9.
18. Jasad S. J. J., Galatro A., Villordo., Puntarulo S., Simontacchi M. Role of Nitric Oxide in Soybean Cotyledon Senescence // *Plant Science*. 2009. V. 176. P. 662–668.
19. Delledonne M., Zeier J., Marocco A., Lamb C. Signal Interactions between Nitric Oxide and Reactive Oxygen Intermediates in the Plant Hypersensitive Disease Resistance Response // *Proceedings of the National Academy of Science USA*. 2001. V. 98. P. 13454–13459.
20. Klessig D. F., Durner J., Noad R., Navarre D. A., Wendehenne D., Kumar D., Zhou J. M., Shali S., Zhang S., Kachroo P., Trifa Y., Pontier D., Lam E., Silva H. Nitric Oxide and Salicylic Acid Signaling in Plant Defense // *Proceedings of the National Academy of Science USA*. 2000. V. 97. P. 8849–8855.
21. Mur L. A. J., Carver T. L. V., Prats E. NO Way to Live: The Various Roles of Nitric Oxide in Plant-Pathogen Interactions // *Journal of Experimental Botany*. 2006. V. 57. P. 489–505.
22. Klepper L. A. Nitric oxide (NO) and nitrogen dioxide (NO₂) emissions from herbicide-treated soybean plants // *Atmos Environment*. 1979. V. 13. P. 537–542.
23. Scibe U., Smith K. A., Fowler D. Nitrification and denitrification as sources of nitric oxide and nitrous oxide in a sandy loam soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1993. V. 25. P. 1527–1536.
24. Wildt J., Kley D., Rockel A., Rockel P., Segsneider H.J. Emission of NO from several higher plant species // *Journal of Geophysical Research*. 1997. V. 102. P. 5919–5927.
25. Меньщикова Е. Б., Зенков Н. К., Реутов В. П. Оксид азота и NO-синтазы в организме млекопитающих при различных функциональных состояниях // *Биохимия*. 2000. Т. 65. С. 485–503.
26. Wilson I. D., Neill S. J., Hancock J. T. Nitric Oxide Synthesis and Signaling in Plant // *Plant, Cell and Environment*. 2008. V. 31. P. 622–631.
27. Neill S. J., Desikan R., Hancock J. T. Nitric oxide signalling in plants // *New Phytologist*. 2003. V. 159. P. 11–35.
28. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973. С. 595.
29. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Определение количественных и качественных параметров дыхания // *Большой практикум по физиологии растений*. М.: Высш. шк., 1975. 251 с.
30. Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in Isolated Chloroplasts. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968. V. 125. P. 189–198.
31. Zhou B., Guo Z., Xing J., Huang B. Nitric oxide is involved in abscisic acid-induced antioxidant activities in *Stylosanthes guianensis* // *Journal of Experimental Botany*. 2005. V. 56. P. 3223–3228.
32. Rockel P., Strube F., Rockel A., Wild J., Kaizer W. M. Regulation of nitric oxide (NO) production by plant nitrate reductase in vivo and in vitro // *Journal of Experimental Botany*. 2002. V. 53. P. 103–110.
33. Yamasaki H. Nitrite-Dependent Nitric Oxide Production Pathway: Implications for Involvement of Active Nitrogen Species in Photoinhibition In Vivo // *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*. 2000. V. 355. P. 1477–1488.
34. Stöhr C., Stremlau S. Formation and Possible Role of Nitric Oxide in Plant Roots // *Journal of Experimental Botany*. 2006. V. 57. P. 463–470.
35. Рахманкулова З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // *Журнал общей биологии*. 2002. Т. 63. С. 239–248.
36. Hurry V., Igamberdiev A. U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardstrom P. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light // *Plant Respiration. Advances in Photosynthesis and Respiration V. 18 / Editors H. Lambers, M. Ribas-Carbo Berlin: Springer-Verlag, 2005. P. 43–61.*
37. Yang Y., Qi M., Mei C. Endogenous Salicylic Acid Protect Rice Plants from Oxidative Damage Caused by Aging as Well as Biotic and Abiotic Stress // *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*. 2004. V. 40. P. 909–919.
38. Foyer C. H., Noctor G. Redox Regulation in Photosynthetic Organisms: Signaling, Acclimation and Practical Implications // *Antioxidants and Redox Signaling*. 2009. V. 11. P. 861–905.

Поступила в редакцию 06.05.2013 г.

**THE EFFECTS OF NITRIC OXIDE ON ITS ENDOGENOUS CONTENT,
GROWTH, ACTIVITIES OF RESPIRATORY PATHWAYS
AND ANTIOXIDANT STATUS OF WHEAT PLANTS**

© **I. R. Gilvanova^{1*}, A. R. Enikeev¹, V. V. Fedyaev¹,
I. U. Usmanov¹, Z. F. Rakhmankulova²**

¹*Bashkir State University
32 Zaki Validi St., 450074 Ufa, Russia.*

²*Timiryazev Institute of Plant Physiology Russian Academy of Sciences
35 Botanicheskaya St., 127276 Moscow, Russia.*

Phone: +7 (347) 272 67 12.

E-mail: i.r.gilvanova@mail.ru

The effects of endogenous and exogenous nitric oxide (NO) on the morphological and biochemical factors of wheat seedling *Triticum aestivum* L. were studied. Plant processing by 0.5 mM of sodium nitroprusside (SNP) led to an increase on the 5th and a reduction in 17th day of endogenous NO. However, we observed a number of morphophysiological changes: 1) there was an increase in dry weight of shoots and roots; 2) the proportion of respiratory expenditures of gross photosynthesis, decreased on the 8–11th day and increased on the 17th day. The degree of lipid peroxidation was stronger in the roots (MDA increased to 39% on the 8th day). On the 11th day we observed an improvement of the antioxidant status. Thus, the type and intensity of exogenous nitric oxide impact on a plant growth, energetic balance and antioxidant status may be related to the content changing value of endogenous nitric oxide under exogenous processing.

Keywords: *Triticum aestivum*, endogenous/exogenous nitric oxide, growth, respiration, antioxidant system.

Published in Russian. Do not hesitate to contact us at bulletin_bsu@mail.ru if you need translation of the article.

REFERENCES

1. Stohr C., Ullrich W. R. *Journal of Experimental Botany*. 2002. Vol. 53. Pp. 2293–2303.
2. Lamattin. Leningrad, Garcia-Mata C., Graziano M., Pagnussat G. *Annual Reviews of Plant Biology*. 2003. Vol. 54. Pp. 109–136.
3. Bogdan C. *Trends in Cell Biology*. 2001. Vol. 11. Pp. 66–75.
4. De Pinto M. C., Tommasi F., Gara L. D. *Plant Physiology*. 2002. Vol. 130. Pp. 698–708.
5. Leshem Y. Y., Wills R. B. H., Ku V. V. *Plant Physiology and Biochemistry*. 1998. Vol. 36. Pp. 825–833.
6. Hong J. K., Yun B.-W., Kang J.-G., Raja M. U., Kwon E., Sorhagen K., Chu C., Wang Y., Loake G. J. *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59. Pp. 147–154.
7. Neill S., Baroso R., Bright J., Desikan R., Hancock J., Harrison J., Morris P., Ribeiro D., Wilson J. *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59. Pp. 165–176.
8. A. Leningrad, Liu Z., Yhang M., Chen T., Wang X. *Journal of Plant Physiology*. 2005. Vol. 162. Pp. 317–326.
9. Blume Y. B., Krasnylenko Y. A., Yemets A. I. *Ukrainian Biochemical Journal*. 2009. Vol. 81. No. 5. Pp. 5–15.
10. Valderrama R., Corpas F. J., Carreras A. *FEBS Letters*. 2007. Vol. 581. Pp. 453–461.
11. Lehner C., Kerschbaum H.H., Lütz-Meindl U. *Journal of Plant Physiology*. 2009. Vol. 166. Pp. 117–127.
12. Emets A. I., Krasilenko Yu. A., Sheremet Ya. A., Blyum Ya. B. *Tsitologiya i genetika*. 2009. Vol. 43. No. 2. Pp. 3–12.
13. Hung K. T., Kao C. H. *21 Botanical bulletin of Academia Sinica*. 2005. Vol. 46. Pp. 21–28.
14. Kaiser M. J., Clarke K. R., Hinz H., Austen M. C. V., Somerfield P. J. *Marine Ecology Progress Series*. 2006. Vol. 311. Pp. 1–14.
15. Yamasaki H., Shimoji H., Ohshiro Y., Sakihama Y. *Nitric oxide: biology and chemistry*. 2001. Vol. 5. Pp. 261–270.
16. Takahashi S., Yamasaki H. *FEBS Letters*. 2002. Vol. 512. Pp. 145–148.
17. Shi S., Wang G., Wang Y., Zhan. *Leningrad, Zhang L. Nitric Oxide*. 2005. Vol. 13. Pp. 1–9.
18. Jasid S J J., Galatro A., Villordo., Puntarulo S., Simontacchi M. *Plant Science*. 2009. Vol. 176. Pp. 662–668.
19. Delledonne M., Zeier J., Marocco A., Lamb C. *Proceedings of the National Academy of Science. USA*. 2001. Vol. 98. Pp. 13454–13459.
20. Klessig D. F., Durner J., Noad R., Navarre D. A., Wendehenne D., Kumar D., Zhou J. M., Shali S., Zhang S., Kachroo P., Trifa Y., Pontier D., Lam E., Silva H. *Proceedings of the National Academy of Science. USA*. 2000. Vol. 97. Pp. 8849–8855.
21. Mur L. A. J., Carver T. L. V., Prats E. *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57. Pp. 489–505.
22. Klepper L. A. *Atmos Environment*. 1979. Vol. 13. Pp. 537–542.
23. Scibe U., Smith K. A., Fowler D. *Soil Biology and Biochemistry*. 1993. Vol. 25. Pp. 1527–1536.
24. Wildt J., Kley D., Rockel A., Rockel P., Segsneider H.J. *Journal of Geophysical Research*. 1997. Vol. 102. Pp. 5919–5927.
25. Men'shchikova E. B., Zenkov N. K., Reutov V. P. *Biokhimiya*. 2000. Vol. 65. Pp. 485–503.
26. Wilson I. D., Neill S. J., Hancock J. T. *Plant, Cell and Environment*. 2008. Vol. 31. Pp. 622–631.
27. Neill S. J., Desikan R., Hancock J. T. *New Phytologist*. 2003. Vol. 159. Pp. 11–35.
28. Grodzinskii A. M., Grodzinskii D. M. *Kratkii spravochnik po fiziologii rastenii [Concise Handbook of Plant Physiology]*. Kiev: Naukova dumka, 1973. Pp. 595.
29. Gavrilenko V. F., Ladygina M. E., Khandobina L. M. *Bol'shoi praktikum po fiziologii rastenii*. Ed. B. A. Rubin. Moscow: Vyssh. shk., 1975.
30. Health R. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968. Vol. 125. Pp. 189–198.
31. Zhou B., Guo Z., Xing J., Huang B. *Journal of Experimental Botany*. 2005. Vol. 56. Pp. 3223–3228.
32. Rockel P., Strube F., Rockel A., Wild J., Kaizer W. M. *Journal of Experimental Botany*. 2002. Vol. 53. Pp. 103–110.
33. Yamasaki H. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*. 2000. Vol. 355. Pp. 1477–1488.
34. Stöhr C., Stremmlau S. *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57. Pp. 463–470.
35. Rakhmankulova Z. F. *Zhurnal obshchei biologii*. 2002. Vol. 63. Pp. 239–248.
36. Hurry V., Igamberdiev A. U., Keerberg O., Parnik T., Atkin O. *Plant Respiration. Advances in Photosynthesis and Respiration V. 18 / Editors H. Lambers, M. Ribas-Carbo Berlin: Springer-Verlag, 2005. Pp. 43–61.*
37. Yang Y., Qi M., Mei C. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*. 2004. Vol. 40. Pp. 909–919.
38. Foyer C. H., Noctor G. *Antioxidants and Redox Signaling*. 2009. Vol. 11. Pp. 861–905.

Received 06.05.2013.