

УДК 633.111.1: 632.4: 661.743.1

ВПЛИВ ЩАВЛЕВОЇ КИСЛОТИ ТА НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА ПРОДУКТИВНІСТЬ І СТІЙКІСТЬ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ДО ЗБУДНИКІВ СЕПТОРІОЗУ ТА БУРОЇ ІРЖІ

© 2017 р. І. В. Жук¹, Г. М. Лісова², О. П. Дмитрієв¹

¹Інститут клітинної біології та генетичної інженерії

Національної академії наук України

(Київ, Україна)

²Інститут захисту рослин

Національної академії аграрних наук України

(Київ, Україна)

Досліджено вплив композиції елісатора (щавлевої кислоти) з донором сигнальної молекули NO (нітропрусидом натрію) на стійкість рослин пшениці (*Triticum aestivum*) до збудників септоріозу *Septoria tritici* та бурої іржі *Puccinia recondita*. Обробка двох сортів пшениці (Поліська 90 і Столична) композицією елісатора з сигнальною молекулою індукувала їх хворобостійкість в польових умовах. Виявлено сортоспецифічний характер змін вмісту пероксиду водню при штучному ураженні рослин збудниками вказаних хвороб. Встановлено особливості фізіологічної дії імунокоректорів на морфогенез пшениці на різних стадіях розвитку інфекції. Відзначено посилення росту стебла і листків, підвищення кількості зерен в колосі та продуктивності. Зроблено висновок, що застосування композиції імунокоректорів є перспективним методом індукування системної стійкості рослин пшениці, в тому числі при ураженні їх кількома збудниками хвороб різної тривалості.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, *Septoria tritici*, *Puccinia recondita*, захисні реакції рослин, щавлева кислота, оксид азоту

Одна з найважливіших проблем сучасного рослинництва – захист рослин від збудників хвороб та шкідників, які щорічно призводять до втрат від 20 до 40% врожаю. Септоріоз листків (збудник – гриб *Septoria tritici*) належить до найбільш шкодочинних плямистостей пшениці та виявляється у вигляді численних пікнід. При переході до некротичної стадії розвитку патоген зменшує асиміляційну поверхню листків, що призводить до їх передчасного всихання.

Поширений в Україні збудник бурої іржі *Puccinia recondita* є облигатним паразитом і найбільше уражує рослини в зонах північного Лісостепу та Полісся. На листках утворюються бурі уредініопустули, оточені хлоротичними та некротичними плямами. Розриви епідермісу порушують водний баланс рослин, що підви-

щує транспірацію та знижує стійкість рослин до абіотичних стресів.

Як відомо, нині парадигма захисту сільськогосподарських рослин ґрунтується на двох головних принципах: одержанні стійких сортів та використанні пестицидів. Однак процес селекції стійких сортів є досить тривалим і виникнення нових вірулентних рас патогенів найчастіше випереджає результати роботи селекціонерів. Крім того, в останні десятиліття орієнтація селекційної роботи на підвищення врожайності сільськогосподарських культур призвела до значного послаблення їхньої стійкості. Що стосується пестицидів, то майже всі вони належать до класів сполук, серед яких зустрічаються мутагени та канцерогени. Наявність залишкових кількостей пестицидів у складі готової сільськогосподарської продукції може створювати загрозу здоров'ю населення (Озерецковська, 1994, Дмитриев и др., 2005). І, нарешті, деякі, навіть найбільш ефективні, пестициди чинять моносайтову дію, внаслідок чого в попу-

Адреса для кореспонденції: Жук Ірина Вікторівна, Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, вул. Акад. Заболотного, 148, Київ, 03680, Україна;
e-mail: ivzhukvi@gmail.com

ВПЛИВ ЩАВЛЕВОЇ КИСЛОТИ ТА НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ

ляціях фітопатогенів можуть накопичуватися резистентні до них форми.

Останнім часом успішно розвивається новий екологічно безпечний напрям захисту рослин, що базується на індукуванні їх природних механізмів стійкості.

Індукована стійкість – це природна генотипово зумовлена стійкість рослин, яка активується під впливом різних сполук (олігосахариди, глікопротеїни, жирні кислоти та ін.), які одержали назву елісаторів (Тарчевський, 2002; Тютєрев, 2015). Вона являє собою тимчасову фенотипову стійкість, що базується на експресії численних захисних генів, є неспецифічною та ефективною проти широкого кола патогенів (Дмитриєв, 2003, Дмитриєв и др., 2015; Лапа та ін., 2011; 2012).

Вважають, що індукована стійкість до різних типів стресів не передається у поколіннях, її можна викликати за допомогою обробок елісаторами рослин лише на період їх онтогенезу (Лькова, 2009; Рябчинская и др., 2009; Поляковський, Дмитриєв, 2011). Застосування таких елісаторів дозволяє підвищити адаптивний потенціал культурних рослин до біотичного стресу та зменшити пестицидне навантаження на довкілля.

Однак ефективність дії імунокоректорів не завжди достатня для індукування природної стійкості рослин. Тому триває пошук нових елісаторів та їх композицій для індукування імунного потенціалу рослин. Однією з можливостей підвищення ефективності захисних властивостей елісаторів є додавання до них системних сигнальних молекул.

Вважається, що вміст цих молекул зростає в місцях інфікування, а потім вони чи їх похідні транспортуються флоємою у різні частини рослини і викликають захисні ефекти (Thomma et al., 1998; Дмитриєв, 2002; Ton et al., 2002). Нами встановлено, що щавлева кислота належить до числа біотичних елісаторів та здатна індукувати стійкість рослин пшениці проти ураження збудником септоріозу за рахунок активації пероксидази (Жук, Дмитриєв, 2015). Однією з основних функцій цього ферменту є, як відомо, участь у процесах лігніфікації клітинної стінки рослин, які перешкоджають проникненню інфекційної гіфи гриба.

Оксид азоту розглядають як важливу сигнальну молекулу, що бере участь у захисних реакціях рослин, у тому числі й на проникнення фітопатогенів (Pieterse et al., 1998; Mittler et al., 2002). Показано, що NO стимулює закриття продихів (Schlicht, Kombrink, 2013; Sarkar et al.,

2014). Обробка рослин пшениці донором NO викликала активацію антиоксидантних ферментів та підвищувала стійкість проти біотичного стресу (Жук, Дмитриєв, 2015). Ми вирішили дослідити можливість посилення захисних ефектів біотичного елісатору щавлевої кислоти за рахунок створення композиції з донором NO.

Мета роботи – дослідити вплив композиції елісатору (щавлевої кислоти) з донором сигнальної молекули NO (нітропрусидом натрію) на розвиток системної стійкості рослин пшениці (*Triticum aestivum*) при одночасному ураженні збудниками септоріозу (*Septoria tritici*) та бурої іржі (*Puccinia recondita*).

МЕТОДИКА

Об'єктом досліджень були два сорти пшениці м'якої озимої *Triticum aestivum* L. – Поліська 90 і Столична, котрі вирощували в умовах правобережного Лісостепу з застосуванням типової для цієї зони агротехніки. Оригінації обох сортів – Національний науковий центр «Інститут землеробства НААН України».

У фазі виходу в трубку рослини обприскували 0,1 мМ розчином біотичного елісатору щавлевої кислоти та 0,5 мМ водним розчином донору NO – нітропрусида натрію (НПН). Концентрації вибрані на основі наших попередніх досліджень.

Через 2 доби після обробки вказаними сполуками проводили інюкуляцію збудником септоріозу *S. tritici* (10^6 спор/мл) та збудником бурої іржі *P. recondita* (4-5 мг/м² уредініоспор) (Бабаянц, Бабаянц, 2014).

Уміст ендogenous пероксиду водню визначали у прапорцевих листках за реакцією з сульфатом титану (Nakano, Asada, 1981). Відбір зразків після штучного ураження фітопатогенними грибами проводили протягом вегетаційного періоду. Після закінчення інкубаційного періоду та початку візуального прояву ознак грибного захворювання для визначення брали середню пробу з уражених листків з відповідними симптомами

У фазі молочно-воскової стиглості зерна вимірювали морфометричні показники – висоту рослин, довжину колоса, прапорцевого листка.

Після завершення вегетаційного періоду проводили аналіз урожаю. Оцінку ступеня розвитку захворювання проводили за шкалою Саарі-Прескотта (Бабаянц, Бабаянц, 2014).

Повторність дослідів триразова, результати оброблені статистично з використанням програмного пакета Microsoft Excel. На графіках наведено середні значення зі стандартними похибками, обговорюються відмінності, достовірні при $P \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Проведена нами за шкалою Саарі-Прескотта оцінка показала, що ступінь ураження обох сортів озимої пшениці септоріозом та бурюю іржею при обробці еліситором та донором NO знижувалась на 1-2 бали. При цьому уражена поверхня листка зменшувалась на 10-25%. Місцями виявлено навіть формування лише хлоротичних плям без утворення пікнід. Відзначено, що листки сприйнятливої сорту Поліська 90 без обробки еліситором в окремих випадках повністю вкривалися іржастими пустулами, що призводило до їхнього скручування і передчасного відмирання. Однак на листках сорту Столична з підвищеною стійкістю проти хвороби формувалися лише хлоротичні плями, а пустули часто були не здатні розірвати епідерміс листка.

Згідно з одержаними нами результатами, відзначено високий рівень ендogenous H_2O_2 протягом всього вегетаційного періоду у інфікованих збудниками септоріозу та бурюю іржі рослин за їх попередньої обробки комбінованим препаратом. Показано, що дія щавлевої кислоти у чутливого сорту Поліська 90 індукувала зростання пулу ендogenous пероксиду водню в прапорцевих листках (рис. 1, А). Однак для збільшення рівня H_2O_2 інфікування фітопатогенним грибом виявилось більш сильним стимулом, ніж еліситор. Відзначено, що у наступній фазі (колосіння-цвітіння) інкубаційний період обох збудників закінчився, що узгоджується з виявленою зміною пулу ендogenous пероксиду водню, однак у варіанті з імунокорекцією біотичним еліситором вплив фітопатогенів був значно знижений.

У другій половині вегетації озимої пшениці у фазі молочної стиглості зерна розвиток септоріозу та бурюю іржі сягав максимального рівня, що могло бути причиною підвищеного вмісту H_2O_2 в уражених рослин. Встановлено, що ефект імунокорекції зберігався і на цьому етапі. Дія донору оксиду азоту – нітропрусиду натрію – також знижувала вміст ендogenous пероксиду водню у сорту Поліська 90 при ураженні обома фітопатогенами практично до контрольного рівня (рис. 1, Б). Показано, що сумісний вплив біотичного еліситору та сигнальної

молекули у фазі виходу в трубку зменшував рівень окиснювального стресу у інфікованих *S. tritici* та *P. recondita* рослин сорту Поліська 90, про що свідчить менший вміст H_2O_2 в листках (рис. 1, В). Композиція щавлевої кислоти та донору NO підвищувала рівень ендogenous пероксиду водню у фазі колосіння-цвітіння. У фазі молочної стиглості зерна на фоні максимального розвитку септоріозу та бурюю іржі імунокорекція біотичним еліситором та сигнальною молекулою стабілізувала вміст H_2O_2 , у рослин до рівня контролю.

Є відомості, що підкислення середовища щавлевою кислотою запускає рН-специфічну експресію генів *PG* родини у *S. sclerotiorum* і *Vspg3* у *B. cinerea*. Крім того, здатність щавлевої кислоти до хелатації Ca^{2+} впливає на стабільність клітинних мембран та полімерів пектатів клітинної стінки (Prusky, Yakoby, 2003). Відомо, що взаємодія рослина-патоген на рівні стійкості до хвороби залежить від контролю процесу загибелі клітин, що корелює з накопиченням активних форм кисню (АФК) впродовж окиснювального вибуху (Kamilova et al, 2006; Kim et al., 2008).

Щавлева кислота у тих концентраціях, які знайдені у рослинній тканині, функціонує швидше як сигнальна молекула або еліситор. Показано, що щавлева кислота та *Sclerotinia* spp. збільшують рівні АФК у рослин, спричиняючи ознаки апоптозоподібної загибелі клітин. Оксалат є субстратом для родини рослинних протеїнів гермінів з оксалатоксидазною активністю, які знайдені у багатьох видів (Dumas et al., 1995). Продуктування H_2O_2 оксалатоксидазою, як припускають, відіграє роль у захисті рослин при біотичних та абіотичних стресах (Van Breusegem et al., 2001; Flors et al., 2006)

Відомо, що ендogenous пероксид водню задіяний у процесі лігніфікації клітинних стінок, що відіграє значну роль у захисті рослин від ураження інфекційними агентами та перешкоджає розповсюдженню грибної інфекції по рослині (Фундаментальна фітопатологія, 2012).

Підвищення вмісту пероксиду водню в клітинах може індукувати утворення NO, який здатний зменшувати рівень АФК (Колупаєв и др., 2011; Прадедова и др., 2011). Обробка рослин продуцентами NO підвищувала їх стійкість до стресів, сприяла виживанню, активувала антиоксидантні ферменти (Жук, Дмитрієв, 2015). Утворення NO відбувається при ураженні як некротрофними, так і біотрофними патогенами (Sarkar et al., 2014; Schlicht, Kombrink, 2013).

ВПЛИВ ЩАВЛЕВОЇ КИСЛОТИ ТА НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ

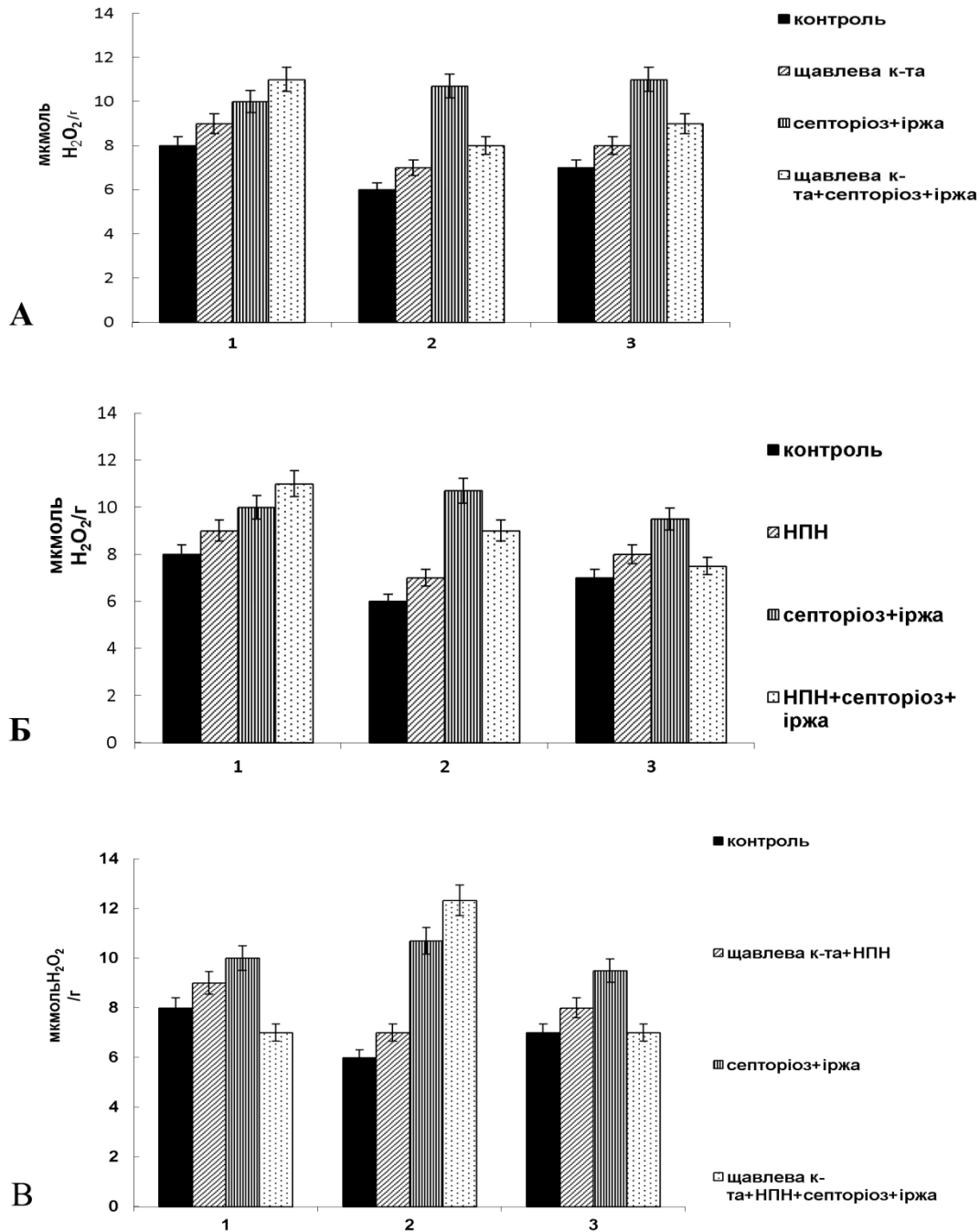


Рис. 1. Вміст ендogenous перексиду водню (мкмоль/г) у рослин пшениці озимої сорту Поліська 90 після обробки щавлевою кислотою (А), донором NO НПН (Б), сумісно щавлевою кислотою та НПН (В) при ураженні збудниками септоріозу та бурої іржі.

Тут і на рис. 2: 1– фаза виходу в трубку; 2– колосіння-цвітіння; 3 – молочної стиглості зерна.

Дослідження впливу донорів NO на ураження рослин *Golovinomyces orontii* показало, що донори NO уповільнюють розвиток хвороби (Schlicht, Kombrink, 2013; Карпец, 2016).

Таким чином, найвищий вміст ендogenous перексиду водню у попередньо оброблених фітоактиваторами та інфікованих збудниками *S. tritici* та *P. recondita* рослин пшениці

озимої сорту Поліська 90 відзначено у фазі колосіння–цвітіння – період інтенсивного синтезу клітинних стінок рослин, формування вегетативних та генеративних органів, закінчення інкубаційного періоду обох досліджених фітопатогенів: облигатного паразита та гемібіотрофа. Однак у фазі молочної стиглості зерна індукція неспецифічної стійкості знижувала рівень оки-

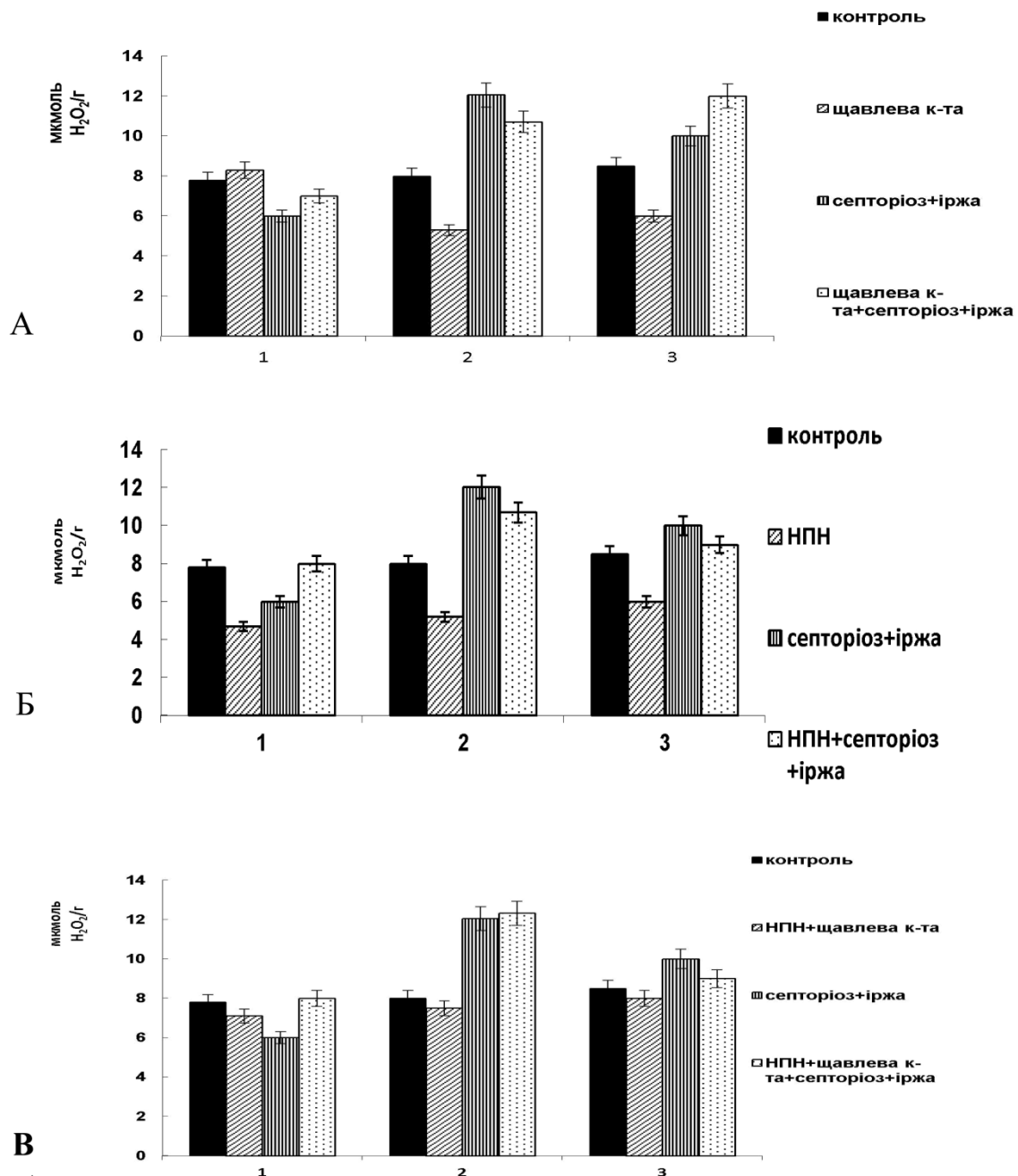


Рис. 2. Вміст ендogenous перексиду водню (мкмоль/г) у пшениці озимій сорту Столична після обробки щавлевою кислотою (А), донором NO НПН (Б), сумісно щавлевою кислотою та НПН (В) при ураженні збудниками септоріозу та бурої іржі.

Позначення, як на рис. 1.

снівального стресу в уражених рослин цього сорту до рівня контролю.

У стійкого сорту Столична відзначено більш значне зростання пулу ендogenous H_2O_2 , задіяного у лігніфікації клітинних стінок та обмеженні розповсюдження гіф гриба, ніж у сорту Поліська 90. Виявлено, що дія щавлевої кислоти у фазах виходу в трубку та молочної стиглості зерна стимулювала підвищення рівня ен-

дogenous перексиду водню в уражених септоріозом та бурою іржею листках озимій пшениці сорту Столична (рис. 2).

Встановлено, що активатор NO-сигнальної системи та біотичний еліситор як окремо, так і у складі композиції для екзогенної обробки індукували зростання вмісту ендogenous H_2O_2 у інфікованих септоріозом та бурою іржею рослин пшениці озимій сорту Столична

ВПЛИВ ЩАВЛЕВОЇ КИСЛОТИ ТА НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ

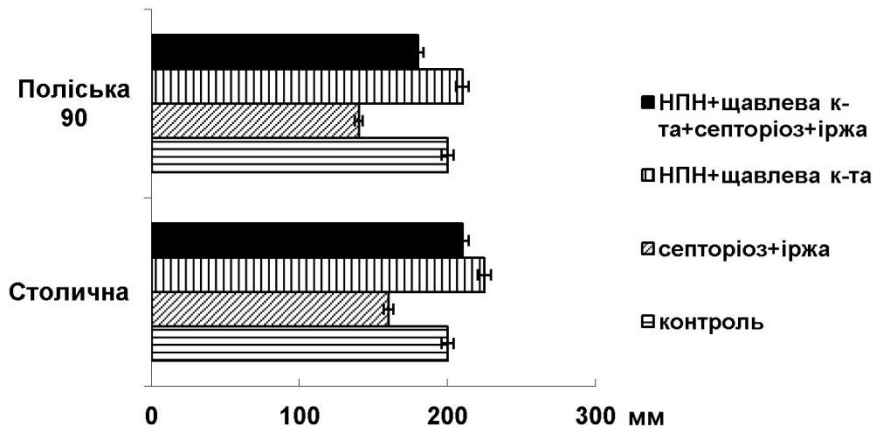


Рис. 3. Довжина прапорцевого листка пшениці озимої сортів Поліська 90 та Столична (мм) за обробки НПН і щавлевою кислотою та збудниками септоріозу та бурої іржі.

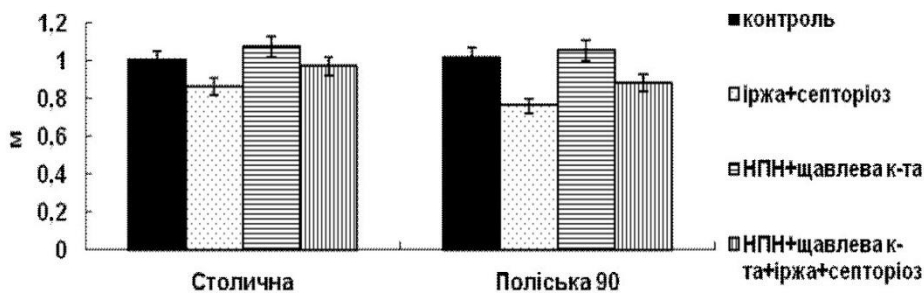


Рис. 4. Висота рослин пшениці озимої сортів Столична та Поліська 90 (м) за обробки НПН і щавлевою кислотою та ураженні збудниками септоріозу та бурої іржі.

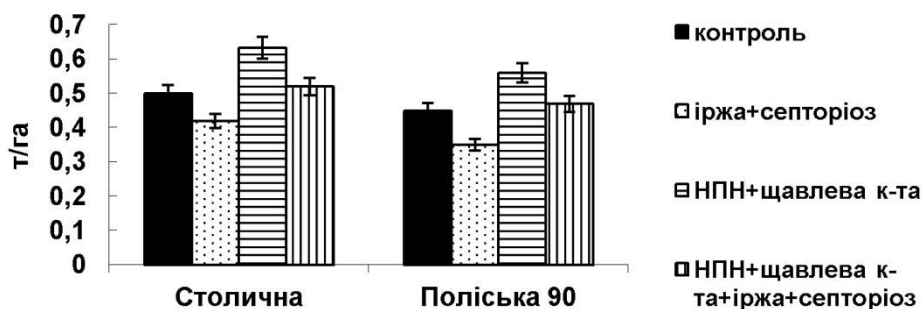


Рис. 5. Продуктивність рослин пшениці озимої сортів Столична та Поліська 90 (т/га) за обробки НПН і щавлевою кислотою та ураженні збудниками септоріозу та бурої іржі.

вже у фазі виходу в трубку (рис. 2). Незважаючи на збереження індукованого імунокорекцією високого рівня пероксиду водню в листках пшениці озимої сорту Столична впродовж всього вегетаційного періоду, відзначено відмінності у впливі щавлевої кислоти та донору

NO. Найвищий прояв дії щавлевої кислоти на уражені *S. tritici* та *P. recondita* рослини був у фазі молочної стиглості зерна, тоді як нітропрусида натрію – у фазі колосіння-цвітіння (рис. 2, А, Б).

Імунокорекція композицією щавлевої кислоти та оксиду азоту забезпечувала високий рівень пероксиду водню протягом всього вегетаційного періоду у рослин пшениці озимої сорту Столична, уражених обома збудниками хвороб (рис. 2, В).

Одержані дані свідчать, що довжина прапорцевого листка у озимої пшениці сортів Поліська 90 та Столична значно зростала після обробки еліситором та донором NO (рис. 3). Така обробка стимулювала ростові процеси і в уражених збудниками септоріозу та бурої іржі рослин, що спричиняло видовження прапорцевого листка у рослин обох сортів. Виявилося, що щавлева кислота сумісно з нітропрусидом натрію сприяла також росту стебла у висоту у рослин обох сортів (рис. 4).

Кількість зерен у колосі внаслідок обробки композицією еліситора та донора NO перевищувала рівень контролю у рослин сорту Поліська 90 на 29%, а у сорту Столична – на 17%. Ураження збудниками бурої іржі та септоріозу спричиняло зниження кількості зерен у колосі у Поліської 90 на 16%, у Столичної – на 17%. При цьому попередня обробка інфікованих рослин еліситором та донором сигнальної молекули стимулювала збільшення кількості зерен на 25% у рослин обох сортів, порівняно з інфікованими, але необробленими рослинами.

Встановлено, що загальна урожайність у рослин обох сортів, уражених збудниками септоріозу та бурої іржі, при екзогенній обробці композицією еліситора з сигнальною молекулою досягала рівня контрольних неінфікованих рослин (рис. 5). Таким чином, така індукція неспецифічної стійкості виявилась здатною компенсувати гальмування процесів росту та втрати врожаю пшениці озимої внаслідок ураження грибними фітопатогенами. Показано, що за обробки комбінованим препаратом в уражених *S. tritici* та *P. recondita* рослин формувались виповнені зернівки та зростала їх кількість у колосі, що сприяло реалізації продуктивного потенціалу пшениці в умовах зараження двома фітопатогенними грибами різної трофності.

Фази розвитку фітопатогенних грибів еволюційно збігаються з періодом найбільш активного росту вегетативних органів у пшениці. Обробка імунокоректорами у цей найчутливіший період не тільки попереджає розвиток захворювання, але й збільшує ймовірність формування повноцінних генеративних органів а, отже, і врожаю.

Метод імунокорекції за допомогою еліситорів та активаторів сигнальних систем рос-

лин безумовно є перспективним для застосування у рослинництві з метою підвищення імунного статусу та адаптаційних властивостей рослин. Проте для розробки технологічних регламентів застосування імунокоректорів важливе значення має вивчення взаємовпливу між різними шляхами трансдукції сигналу у рослин (Дмитрієв та ін., 2015).

Подальше дослідження індукування системної стійкості рослин дозволить з'ясувати механізми впливу щавлевої кислоти та донору NO на інфіковані фітопатогенними грибами рослини пшениці, проаналізувати потенціал імунокорекції з генетично зумовленими можливостями захисних реакцій у рослин різної селекції.

ЛІТЕРАТУРА

- Бабаянц О.В., Бабаянц Л.Т.* Основы селекции и методология оценок устойчивости пшеницы к возбудителям болезней. – Одесса: СГИ-НЦСС, ВМВ, 2014. – 401 с.
- Дмитрієв А.П.* Сигнальные системы иммунитета растений // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36, № 3. – С. 58-68.
- Дмитрієв А.П.* Сигнальные молекулы растений для активации защитных реакций в ответ на биотический стресс // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 3. – С. 465-474.
- Дмитрієв А.П., Полищук В.П., Гродзинский Д.М.* Индуцирование системной устойчивости у растений биогенными индукторами // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2005. – Вип. 2 (7). – С. 19-27.
- Дмитрієв О.П., Ковбасенко Р.В., Лана С.В.* Сигнальні системи рослин та формування стійкості рослин проти біотичного стресу. – К.: Фенікс. – 2015. – 192 с.
- Жук І.В., Дмитрієв О.П.* Біотехнологія індукування стійкості рослин пшениці (*Triticum aestivum* L.) проти біотичного стресу // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. праць. – К. Логос, 2015. – Т. 17. – С. 148-151.
- Карпец Ю.В.* Влияние донора NO на содержание пигментов в листьях, рост и продуктивность яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Серія Біологія. – 2016. – Вип. 3 (39). – С. 48-56.
- Колупаєв Ю.Е., Карпец Ю.В., Обозный А.И.* Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрес-

ВПЛИВ ЦАВЛЕВОЇ КИСЛОТИ ТА НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ

- соров // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. – 2011. – Вип. 1 (22). – С. 6-34.
- Лана О.М., Ковбасенко Р.В., Ковбасенко В.М., Дмитрієв О.П. Саліцилова кислота в рослинництві. – К.: Колоб'іг, – 2011. – 75 с.
- Лана С.В., Ковбасенко Р.В., Ковбасенко В.М., Дмитрієв О.П. Жасмонова кислота: функції та механізми дії у рослин. – К.: Колоб'іг. – 2012. – 78 с.
- Лыкова Н.А. Эффект превегетации. Экологические последствия. – СПб.: Наука, 2009. – 311 с.
- Озерецковская О.Л. Индуцирование устойчивости растений биогенными элиситорами фитопатогенов // Прикл. биохим. и микробиол. – 1994. – Т. 30, № 3. – С. 325-339.
- Поляковський С.О., Дмитрієв О.П. Дослідження «праймінгу» накопичення калози у *Allium cepa* при обробці біотичними індукторами // Цитологія і генетика. – 2011. – Т. 45, № 4. – С. 50-54.
- Прадедова Е.В., Ишеева О.Д., Салаяев Р.К. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений // Физиология растений. – 2011. – Т. 58, № 2. – С. 177-185.
- Рябчинская Т.А., Бобришова И.Ю., Харченко Г.Л., Саранцева Н.А. Отдаленное последствие обработки фитоактиваторами на последующую репродукцию ячменя ярового // Современные иммунологические исследования, их роль в создании новых сортов и интенсификации растениеводства: матер. науч.-практич. конф. – Большие Вяземы, 2009. – С. 173-179.
- Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, – 2002. – 294 с.
- Тютчев С.Л. Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам // Вестн. защиты растений. – 2015. – Т. 1. – С. 3-12.
- Фундаментальная фитопатология / Под ред. Дьякова Ю.Т. – М.: Красанд. – 2012. – 512 с.
- Dumas B., Freyssinet G., Pallett K.E. Tissue-specific expression of germin-like oxalate oxidase during development and fungal infection of barley seedlings // Plant Physiol. – 1995. – V. 107. – P. 1091 – 1096.
- Flors V., Miralles M.C., Gonzalez-Bosch C., Carda M., García-Agustín P. Induction of protection against the necrotrophic pathogens *Phytophthora citrophthora* and *Alternaria* in *Lycopersicon esculentum* Mill. by a novel synthetic glycoside combined with amines // Planta. – 2003. – V. 216. – P. 929-938.
- Kamilova F, Kravchenko L.V, Shaposhnikov A.I, Makarova N. Effects of the tomato pathogen *F. oxysporum* f. sp. radialis-lycopersici and of the biocontrol bacterium *P. fluorescens* WCS365 on the composition of organic acids and sugars in tomato root exudate // Mol. Plant-Microbe Interactions. – 2006. – V. 10. – P. 1121-1126.
- Kim K. S., Min J.-Y., Dickman M.B. Oxalic acid is an elicitor of plant programmed cell death during *Sclerotinia sclerotiorum* disease development // Mol. Plant-Microbe Interactions. – 2008. – V. 21. – P. 605-612.
- Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends Plant Sci. – 2002. – V. 7. – P.405-410.
- Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts // Plant Cell Physiol. – 1981. – V. 22. – P. 867-880.
- Pieterse C.M., van Wees S.C., van Pelt J.A. Knoester M., Laan R., Gerrits H., Weisbeek P.J., van Loon L.C. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis* // The Plant Cell. – 1998. – V. 10. – P. 1571-1580.
- Prusky D., Yakoby N. Pathogenic fungi: leading or led by ambient pH? // Mol. Plant Pathol. – 2003. – V. 4. – P. 509-516.
- Sarkar T., Biswas P., Ghosh S.K., Ghosh S. Nitric oxide production by necrotrophic pathogen *Macrophomina phaseolina* and the host plant in charcoal rot disease of jute. Complexity of the interplay between necrotroph-host plant interactions // PLoS ONE. 2014. – V. 9. doi 10.1371/journal.pone.0107348.
- Schlicht M., Kombrink E. The role of nitric oxide in the interaction of *Arabidopsis thaliana* with the biotrophic fungi, *Golovinomyces orontii* and *Erysiphe pisi* // Front. Plant Sci. 2013. – V. 4. doi 10.3389/fpls.2013.00351.
- Thomma B.P., Eggermont K., Penninckx I.A., Mauch-Mani B., Vogelsang R., Cammue B.P., Broekaert W.F. Separate jasmonate-dependent and salicylate-dependent defense-response pathways in *Arabidopsis* are essential for resistance to distinct microbial pathogens // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – V. 95. – P. 15107-15111.
- Ton J., Van Pelt J.A., Van Loon L.C., Pieterse C.M. Differential effectiveness of salicylate-dependent and jasmonate/ethylene-dependent induced resistance in

EFFECTS OF OXALIC ACID AND SODIUM NITROPRUSSIDE ON PRODUCTIVITY AND RESISTANCE OF WINTER WHEAT TO SEPTORIA LEAF BLOTCH AND LEAF RUST INFECTIONS

I. V. Zhuk¹, G. M. Lisova², A. P. Dmitriev¹

¹*Institute of Cell Biology and Genetic Engineering
of National Academy of Science of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

e-mail: ivzhukvi@gmail.com

²*Institute of Plant Protection National Academy
of Agrarian Science of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

The effects of the elicitor (oxalic acid) in combination with the signaling molecule NO donor (sodium nitroprusside) on wheat (*Triticum aestivum*) resistance to septoria leaf blotch (*Septoria tritici*) and leaf rust (*Puccinia recondita*) infections were studied. It is shown in field trials that pre-treatment of two soft wheat varieties (Poliska 90 and Stolitsna) with the combination of elicitor + signaling molecule induced their disease resistance. Cultivar-specific character of hydrogen peroxide content changes after artificial inoculation with the causative agents' spores was revealed. Some specific features of immunomodulators effects on wheat morphogenesis were studied at different stages of disease development. We noted the enhanced stems and leaves growth, increasing the grain number in the ear and total productivity. It is concluded that the usage of immunomodulator compositions to induce systemic acquired resistance is an effective and promising method for wheat plants protection, including at the simultaneous inoculation with a few pathogenic fungi of different nutrition method.

Key words: *Triticum aestivum*, *Septoria tritici*, *Puccinia recondita*, plant defense responses, oxalic acid, nitric oxide

ВЛИЯНИЕ ЩАВЕЛЕВОЙ КИСЛОТЫ И НИТРОПРУССИДА НАТРИЯ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ К ВОЗБУДИТЕЛЯМ СЕПТОРИОЗА И БУРОЙ РЖАВЧИНЫ

И. В. Жук¹, Г. М. Лесовая², А. П. Дмитриев¹

¹*Институт клеточной биологии и генетической инженерии
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

E-mail: ivzhukvi@gmail.com

²*Институт защиты растений Национальной академии аграрных наук Украины
(Киев, Украина)*

Исследовано влияние композиции элиситора (щавелевой кислоты) с донором сигнальной молекулы NO (нитропруссидом натрия) на устойчивость растений пшеницы (*Triticum aestivum*) к возбудителям септориоза *Septoria tritici* и бурой ржавчины *Puccinia recondita*. Обработка двух сортов мягкой озимой пшеницы Полесская 90 и Столичная композицией элиситора и

ВЛИВ ЩАВЕЛЕВОЇ КИСЛОТИ ТА НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ

сигнальної молекулы индуцировала их болезнестойчивость в полевых условиях. Выявлен сортоспецифический характер изменения содержания пероксида водорода при искусственном инфицировании растений возбудителями указанных болезней. Установлены особенности физиологического действия иммунокорректоров на морфогенез растений пшеницы на разных стадиях развития инфекции. Отмечено усиление роста стебля и листьев, увеличение количества зерен в колосе и продуктивности. Сделан вывод, что применение композиции иммунокорректоров для индуцирования системной устойчивости является перспективным методом индуцирования системной устойчивости растений пшеницы, в том числе при заражении их несколькими возбудителями болезней разной трофности.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, *Septoria tritici*, *Puccinia recondita*, защитные реакции растений, щавелевая кислота, оксид азота