

УДК 581.1

## ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ ДУБА ЗВИЧАЙНОГО ТА УРАЖЕННЯ БОРОШНИСТОЮ РОСОЮ ЇХ ЛИСТКОВОЇ ПОВЕРХНІ

© 2018 р. Ю. В. Карпець

*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва  
(Харків, Україна)*

Оксид азоту (NO) є сигнальною молекулою, задіяною у формуванні адаптивних реакцій рослин на абіотичні і біотичні стресори. Проте вплив його донорів на стійкість деревних рослин до інфекцій залишається майже недослідженим. Вивчали вплив донора NO нітропрусида натрію (НПН) на ростові показники і стійкість сіянців дуба звичайного (*Quercus robur* L.) до розвитку ураження борошнистою россою (збудники – *Erysiphe* (= *Oidium*, = *Microsphaera*) sp.) за умов лісового розсадника без штучного зволоження. Чотириразове обприскування сіянців розчинами НПН позитивно впливало на лінійний ріст рослини у висоту і діаметр кореневої шийки, формування листкової поверхні та накопичення біомаси. При цьому обробка НПН в концентраціях 0,5 і 2 мМ істотно зменшувала відносну кількість рослин, уражених борошнистою россою, та пригнічувала розвиток інфекції на листковій поверхні. У варіантах з обробкою НПН відзначалося підвищення вмісту хлорофілів у розрахунку на одну рослину та кількості каротиноїдів. Під впливом обприскування НПН у концентраціях 0,5, 2 і 5 мМ спостерігалось істотне (в 2-3 рази) підвищення вмісту антоціанів у листках у період, що передував помітному розвитку борошнистої роси. НПН позитивно впливав на масу сіянців та, окремо, пагонів і коренів (глибиною до 20 см). Зроблено висновок про перспективність використання обробки сіянців дуба НПН для підвищення їх стійкості до інфекцій і посилення росту на ранніх фазах розвитку.

**Ключові слова:** *Quercus robur*, *Erysiphe* (= *Oidium*, = *Microsphaera*) sp., борошниста роса, оксид азоту, стійкість, ріст

Збереження і відтворення дубових деревостанів має важливе соціально-економічне значення. В умовах південного і східного лісостепу вони мають протиерозійне, водорегулююче, середовищевітвірне і рекреаційне значення (Дунаев и др., 2010). Нині встановлено, що біотичні чинники (насамперед фітопатогени) разом із впливом абіотичних факторів (тривалих посух, засолення, важких металів, характеристик ґрунту та ін.) відіграють ключову роль у процесі відмирання дуба у насадженнях біля межі природного ареалу, в урбанізованому середовищі та у місцях інтродукції (Wargo, 1996; Siwkcki, Ufnalski, 1998; Селочник, 2008; Крюкова, Скуратов, 2011).

До найбільш небезпечних хвороб дуба звичайного належить борошниста роса (збудники – переважно *Erysiphe* (= *Oidium*,

= *Microsphaera*) sp.) (Thomas, 2008). Найпоширенішим серед цих патогенів вважається *Erysiphe alphitoides* Griff. et Maubl (Mougou et al., 2008). Хоча останніми роками з'являються відомості, що у значній кількості випадків збудником може бути другий добре розповсюджений вид *Erysiphe quercicola* S. Takam. & U. Braun (Takamatsu et al., 2007; Feau et al, 2012), а також, рідко, інші два гриби – *Erysiphe hypophylla* (Nevodovsky) Braun & Cunnington та *Phyllactinia* (= *Erysiphe*) *roboris* (Gachet) S. Blumer (Takamatsu et al., 2007; Mougou-Hamdane et al., 2010; Marçais, Desprez-Loustau, 2014).

Збудники борошнистої роси дуба звичайного відносять до інвазивних організмів (FAO, 2014), які були завезені до Європи з Америки та швидко поширилися по всьому ареалу дуба на початку 20 століття, а перша ідентифікація хвороби датується 1907 роком (Mougou et al., 2008).

Адреса для кореспонденції: Карпець Юрій Вікторович, Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, п/в Докучаєвське-2, Харків, 62483, Україна; e-mail: plant.biology.knau@gmail.com

На території України цю хворобу вперше виявлено у 1909 році в районі Стрия і Жидачева Львівської області, а також у Тернопільській і Житомирській областях (Циліорик, Шевченко, 2008). Тепер гриб зустрічається в межах ареалу дуба на всій території України. Сучасними дослідженнями встановлено, що поширеність борошнистої роси у дібрових лісостепу може становити 80-100% (Дунаев и др., 2010). *E. alphitoides* домінує у патогенному комплексі насаджень дуба звичайного і у міському середовищі (Крюкова, Скуратов, 2011).

Шкодочинність борошнистої роси перш за все пов'язується з порушенням асиміляції поживних речовин через фізичний вплив міцеляльного покриву на процеси фотосинтезу і транспірації (Hajji et al., 2009; Marçais, Desprez-Loustau, 2014). Це, в свою чергу, призводить до порушення біосинтезу інших речовин та дисбалансу всього енергетичного і пластичного метаболізму (Kurth et al., 2014), кінцевим результатом чого є пригнічення росту і розвитку рослин та, у деяких випадках, повне відмирання (Marçais, Desprez-Loustau, 2014).

Специфічного природного захисту проти збудників борошнистої роси на генетичному рівні у дуба звичайного не виявлено, хоча є відомості про наявність форм, які відрізняються підвищеною стійкістю (Romanovskii, Selochnik, 2007; Utkina, Rubtsov, 2017).

Для зменшення шкодочинності борошнистої роси у розсадниках і насадженнях дуба використовують обробку рослин фунгіцидами (Селочник, Кондрашова, 1996; Хвасько, 2013), що не є екологічно безпечним прийомом і, крім того, може негативно впливати на важливі для росту і розвитку дуба мікоризальні мікроорганізми (Garbaye, 1992; Copolovici et al., 2014). Лише в поодиноких публікаціях наводяться результати вивчення способів боротьби з борошнистою росою дуба за допомогою фізіологічно-активних речовин (Percival, Haunes, 2008) та з використанням грибів-антагоністів (Kiss, 2003).

Як альтернативу фунгіцидним препаратам у рослинництві нині розглядають донори сигнальних молекул, здатних індукувати комплекс захисних реакцій рослин (Conrath et al., 2015; Savvides et al., 2016). Серед таких сполук особливу увагу привертають донори оксиду азоту (NO) – сигнальної молекули, що перебуває в центрі багатьох адаптивних і патологічних процесів (Cortois et al., 2008; Neill et al., 2008; Wilson et al., 2008). Участь оксиду азоту в реакції рослин на зараження патогенами досліджена досить детально. При цьому особливе

значення приділяється синергічній дії NO і активних форм кисню, яка зумовлює реакцію надчутливості і подальшу загибель клітин в місцях проникнення інфекції та формування системної захисної відповіді (Delledonne et al., 2001; Zaninotto et al., 2006). Важливою особливістю ефектів екзогенного оксиду азоту є індукування стійкості рослин не лише до патогенів, а й несприятливих абіотичних чинників (Song et al., 2006; Zhang et al., 2009; Карпец и др., 2015; Oz et al., 2015). Крім того, оксид азоту може виявляти рістстимулювальні ефекти (Мамаева и др., 2015; Карпец и др., 2016; Карпец и др., 2018б). Проте дія донорів оксиду азоту досліджується переважно на трав'янистих агрономічно цінних рослинах. Нами було встановлено позитивний вплив донора оксиду азоту нітропрусиду натрію (НПН) на стійкість сіянців сосни звичайної до вилягання, спричинюваного переважно інфікуванням грибами роду *Fusarium* (Карпец и др., 2018а). Показано, що обробка рослин сосни НПН спричиняє підвищення у них вмісту антоціанів та інших флавоноїдних сполук (Карпец и др., 2018б). Проте вплив донорів оксиду азоту на стійкість дуба звичайного до збудників борошнистої роси досі не вивчався.

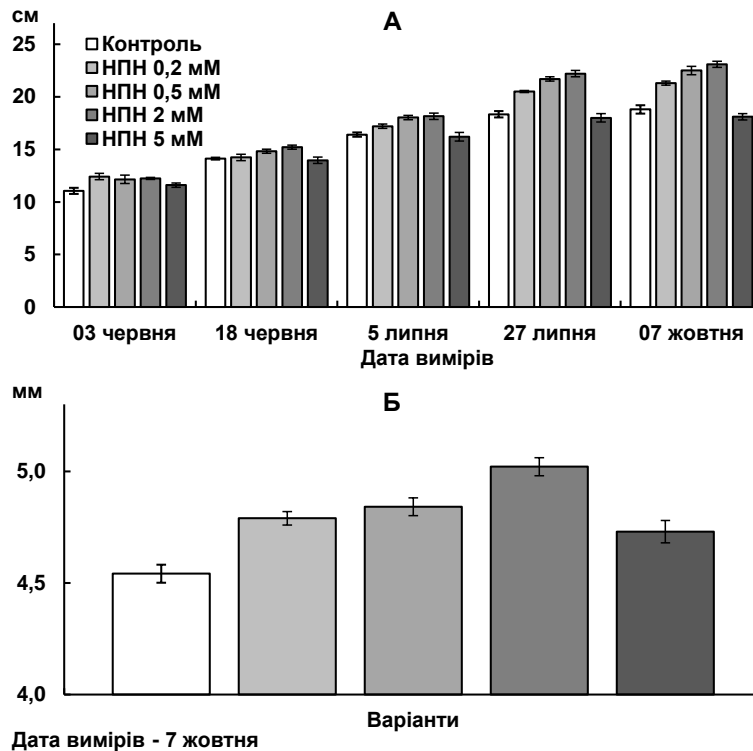
У зв'язку з викладеним, метою роботи було дослідження впливу обробки сіянців дуба звичайного донором NO НПН на ростові показники, розвиток і поширення борошнистої роси та вміст флавоноїдних сполук і фотосинтетичних пігментів у листках.

## МЕТОДИКА

Об'єктом досліджень були сіянці дуба звичайного (*Quercus robur* L.). Експеримент проводили у 2016 році у посівному відділенні лісової частини розсадника Дендрологічного парку ХНАУ ім. В.В. Докучаєва без штучного поливу. Грунт на території посівного відділення – чорнозем типовий слабозмитий важкосуглинковий на лесовидному суглинку з наступними показниками у орному шарі: рН<sub>KCl</sub> – 5,5, загальний вміст гумусу – 4,21%, рухомих сполук фосфору і калію (за методом Чирикова) – відповідно 123 мг/кг та 112 мг/кг ґрунту.

Жолуді дуба були отримані із насінних плантацій Харківської лісової науково-дослідної станції. Площі облікових ділянок – 2 м<sup>2</sup>. Кількість жолудів на 1 облікову ділянку 200 шт., схема висіву – 10 × 10 см. Жолуді висівали 11 квітня, обприскування сіянців проводили чотири рази починаючи з 16 травня з інтервалом приблизно у три тижні. Використову-

## ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ



**Рис. 1.** Динаміка лінійного росту у висоту сіянців дуба звичайного (А) та діаметр кореневої шийки наприкінці вегетаційного періоду (Б) за обробки НПН.

вали розчини НПН у концентраціях 0,2, 0,5, 2 і 5 мМ, контроль – обприскування очищеною водопровідною водою. Останні спостереження проводили у жовтні.

Метеорологічні умови у період вегетації рослин незначно відрізнялися від середньої багаторічної норми і були відносно сприятливими, хоча спостерігалось чергування вологих і посушливих періодів, з переважанням короткочасних гроз у травні і в літні місяці та майже повною відсутністю опадів у вересні та жовтні.

В ході експерименту визначали такі показники: висоту сіянців, площу листової поверхні, кількість листків, сиру і суху масу листків, поширеність і розвиток мучнистої роси, вміст хлорофілу, каротиноїдів, антоціанів та флавоноїдів, діаметр на рівні кореневої шийки, суху і сиру масу сіянців. Біологічна повторність для моніторингу лінійного росту сіянців, площі листової поверхні, поширення, ураження і розвитку борошнистої роси – чотириразова. В кожній повторності оцінювали всі рослини на обліковій ділянці. Площу ураження поверхні листків мучнистою росю визначали окомірно (Romanovskii, Selochnik, 2007; Методика ..., 2016) за відсотком видимої ураженої хворобою площі листків. Оцінка розмірів сіянців наприкінці вегетаційного періоду проводилася на початку листопада за ГОСТ 3317-90. Масу сіянців визначали з урахуванням коренів у верхньому

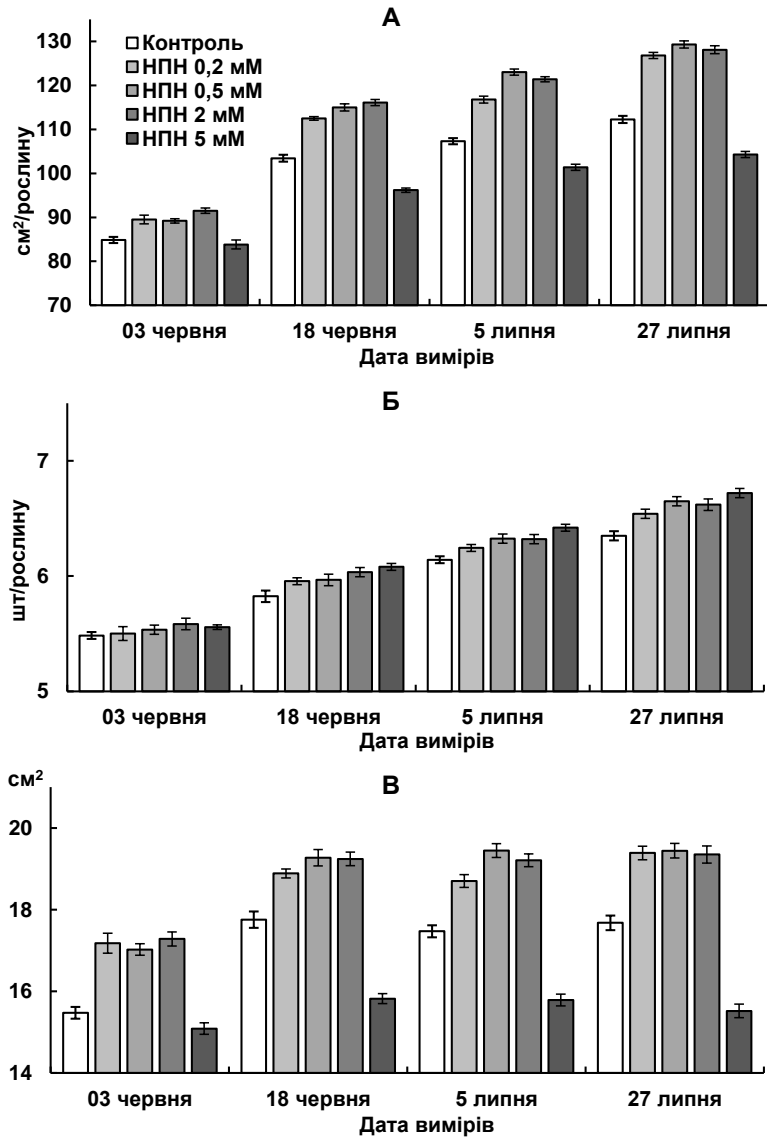
шарі ґрунту до 20 см. Межею розділення сіянців на пагін і корінь була коренева шийка.

Окремі ділянки по дві на кожен варіант відводилися для здійснення поточних біохімічних і фізіологічних аналізів, біологічна повторність кожного була також чотириразовою. Орієнтовно через 10 днів після обробки з окремо відведених для цього ділянок відбирали проби рослинного матеріалу для визначення вмісту фотосинтетичних пігментів та флавоноїдних сполук у листках. Біохімічні аналізи проводили з використанням усередненої наважки, яку відбирали з двох найбільш розвинених листків з десяти рослин, що росли на окремих ділянках. З кожної рослини відбір листків проводили лише один раз.

Фотосинтетичні пігменти (хлорофіли і каротиноїди) екстрагували етанолом і визначали їх вміст спектрофотометричним методом (Шлык, 1971). Вміст пігментів виражали в мг/г сухої маси або у розрахунку на одну рослину.

Для визначення вмісту флавоноїдів з максимумом поглинання в УФ-В області та антоціанів наважки листків гомогенізували в 1% розчині HCl в метанолі (Nogues, Baker, 2000). Після центрифугування гомогенату при 8000 g протягом 15 хв визначали оптичну густину супернатанту при 300, 530 і 657 нм (Pietrini, Massacci, 1998; Nogues, Baker, 2000). При роз-

## КАРПЕЦЬ



**Рис. 2.** Динаміка сумарної площі листків сіячів дуба звичайного (А), кількості листків на рослину (Б) та середньої площі одного листка (В) за обробки НПН.

рахунку вмісту антоціанів враховували величину неспецифічного поглинання при 657 нм (Pietrini, Massacci, 1998).

На рисунках наведені середні значення і їх стандартні похибки. Достовірність оцінювали за *t*-критерієм Ст'юдента. Крім випадків, відзначених окремо, обговорюються відмінності, достовірні при  $P \leq 0,05$ .

### РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

*Вплив обробки НПН на ростові показники сіячів.* У варіантах з нітропрусидом натрію у концентраціях 0,2, 0,5 і 2 мМ уже після першої обробки виявлялася тенденція ( $P \leq 0,1$ ) до посилення лінійного росту, що визначали 3 червня (рис. 1, А). Такі ж тенденції у варіантах з 0,5 і 2 мМ НПН були на другій часовій точці спостережень – 18 червня. Достовірні від-

мінності величин цих варіантів порівняно з контролем спостерігалися пізніше – 5 липня. У двох останніх часових точках – 27 липня і 7 жовтня – істотні різниці порівняно з контролем були виявлені у трьох варіантах: 0,2; 0,5 і 2 мМ НПН (рис. 1, А). Висока концентрація НПН (5 мМ) чинила токсичні ефекти на стан сіячів, що виявлялося у пожовтінні і усиханні країв частини листків, але при цьому істотного впливу донора оксиду азоту на лінійний ріст рослин у висоту не відзначалося.

Наприкінці вегетаційного сезону при обмірах 7 жовтня була виявлена позитивна різниця за діаметром кореневої шийки у варіантах з концентраціями 0,2, 0,5 і 2,0 мМ порівняно з контролем (рис. 1, Б). Висока концентрація НПН 5 мМ достовірно не впливала на цей показник.

### ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ



**Рис. 3.** Сіянці дуба звичайного за обробки НПН, 27 липня.

Окремо оцінювали вплив донора NO на загальну площу листків. Під дією НПН у концентрації 2 мМ достовірно збільшення цього показника відзначалося уже після першої обробки (3 червня). В інших варіантах за обробки НПН виявлялася тенденція до збільшення розмірів листків. У трьох наступних часових точках спостережень (18 червня, 5 липня і 27 липня) достовірний позитивний ефект спостерігався за обробки рослин НПН у концентраціях 0,2, 0,5 і 2 мМ (рис. 2, А; рис. 3). Донор оксиду азоту в концентрації 5 мМ чинив токсичний вплив на стан сіянців, що виявлялося у меншій площі листової пластинки порівняно з контролем (рис. 2, А; рис. 3).

Крім того, НПН позитивно впливав на формування нових листків у сіянців дуба. Вже з другої точки спостережень була помітна тенденція до збільшення кількості листків на рослину (рис. 2, Б). Достовірним такий ефект був 18 червня у варіанті з високою концентрацією НПН 5 мМ, 5 липня – у варіантах 0,5, 2 і 5 мМ,

а 27 липня – в усіх варіантах дослід з використанням донора оксиду азоту.

Обприскування НПН у концентраціях 0,2, 0,5 і 2 мМ також позитивно впливало на середню площу листків (рис. 2, В; рис. 3). Концентрація 5,0 мМ чинила негативний вплив на цей показник протягом всього експерименту.

За дії НПН у концентрації 2,0 мМ НПН у першій часовій точці спостерігалось збільшення сирої маси листків порівняно з контролем. За обробки НПН в інших нетоксичних концентраціях (0,2, 0,5 мМ) відзначалася тенденція до зростання цього показника, а концентрація 5,0 мМ не впливала на сирю масу листків (рис. 4, А). У другій, третій та четвертій точках (10 і 23 червня та 14 липня) спостерігалася достовірна відмінність від контролю у варіантах з концентраціями НПН 0,2; 0,5 і 2,0 мМ.

Спостереження у перших точках експерименту (26 травня і 10 червня) показали позитивну тенденцію до збільшення сухої маси листків у варіантах з концентраціями 0,2, 0,5 і 2 мМ, а концентрація 5 мМ виявляла негативний

### КАРПЕЦЬ

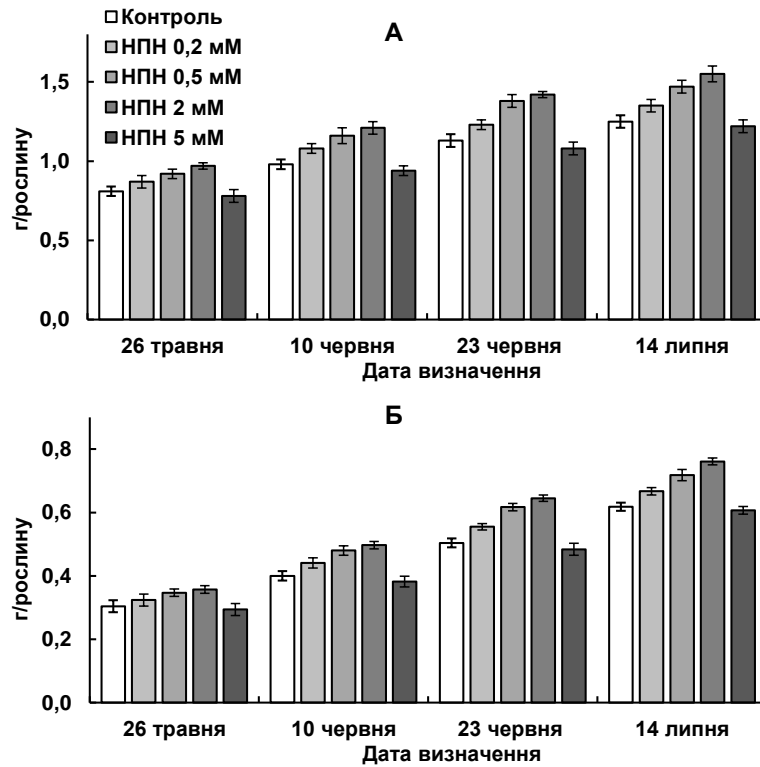


Рис. 4. Динаміка сирої (А) і сухої (Б) маси листків сіянців дуба звичайного (г/рослину) за обробки НПН.

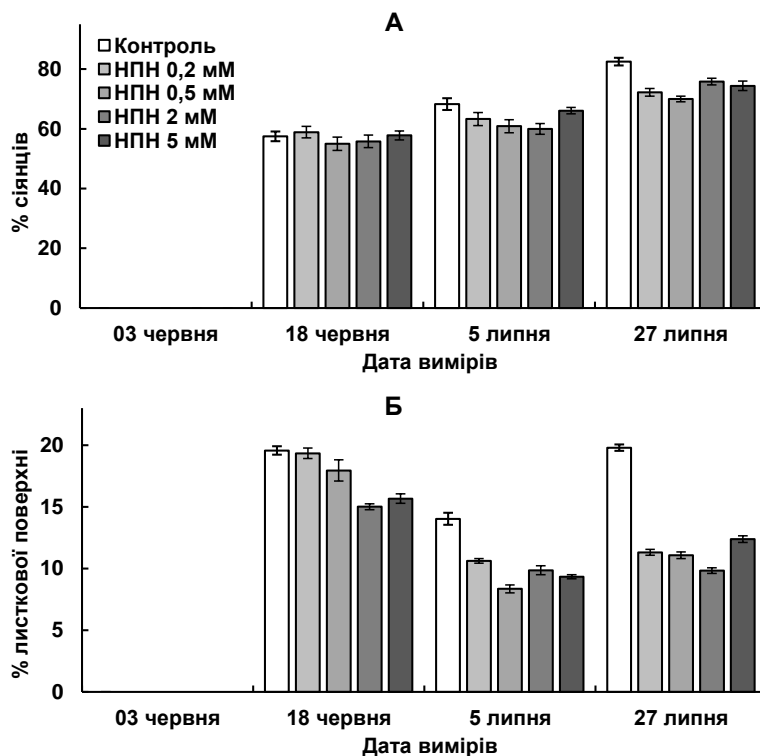


Рис. 5. Поширеність (А, % сіянців) і розвиток борошнистої роси на сіянцях дуба звичайного за обробки НПН.

ефект (рис. 4, Б). Після третьої та четвертої обробки НПН достовірна різниця порівняно з контролем була при використанні концентрацій 0,5 і 2 мМ.

*Поширеність і розвиток борошнистої роси.* На початку червня ознак ураження борошнистою росю не було виявлено у жодному з варіантів досліду (рис. 5). Проте вже при на-

## ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ

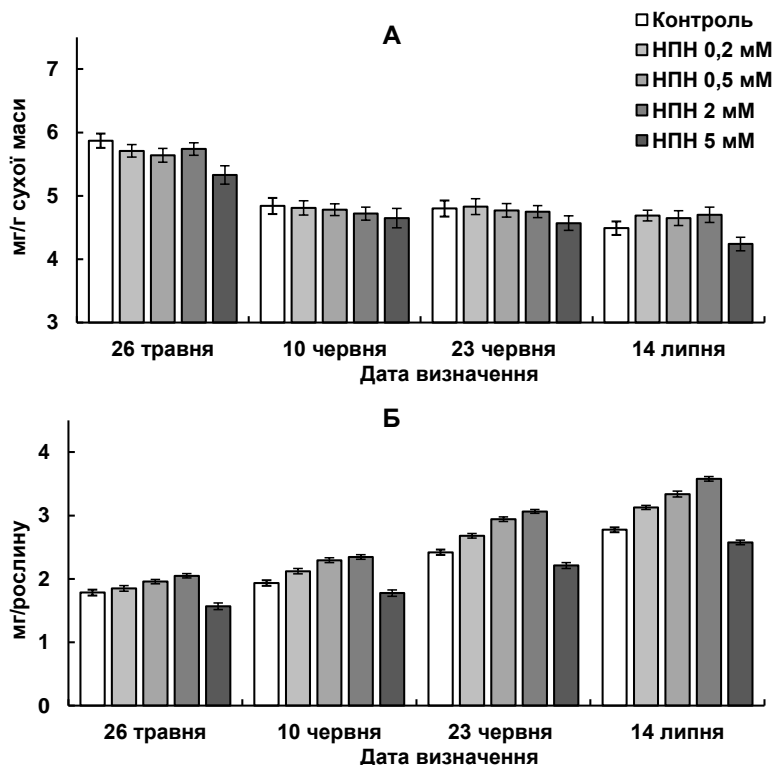


Рис. 6. Динаміка загального вмісту хлорофілу у розрахунку в мг на г сухої маси (А) та в мг на одну рослину (Б).

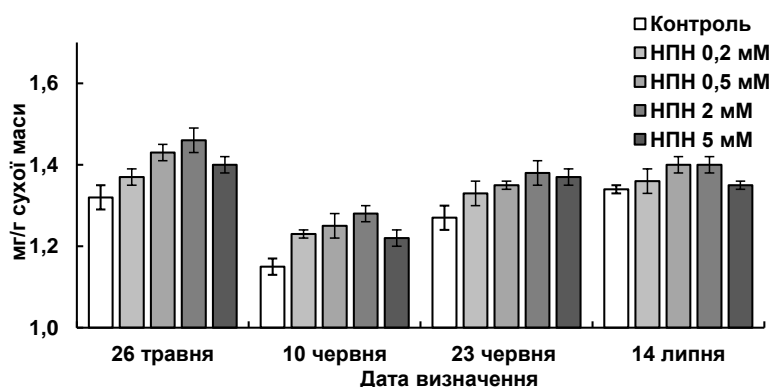


Рис. 7. Динаміка вмісту каротиноїдів у листках сіянців дуба (мг/г сухої маси) звичайного за впливу обприскування розчинами НПН.

ступному спостереженні (18 червня) ознаки хвороби виявлялися у понад 50% рослин усіх варіантів (рис. 5, А; рис. 3). На цій стадії експерименту обробка НПН істотно не впливала на показник поширеності хвороби. На початку липня поширеність борошнистої роси у контролі становила близько 70%, при цьому у варіантах з НПН в усіх концентраціях відзначалася тенденція до її зменшення. В останній точці експерименту зафіксовано достовірне зменшення поширеності хвороби за обробки НПН в усьому діапазоні концентрацій (рис. 5, А; рис. 3).

У другій половині червня у контролі розвиток хвороби складав близько 20%, обробка НПН у концентраціях 2 і 5 мМ помітно змен-

шувала його (рис. 5, Б; рис. 3). На початку липня зафіксовано істотне зменшення розвитку хвороби в усіх варіантах з обробкою НПН. В останній точці спостережень (27 липня) відзначалося майже дворазове зниження показника розвитку борошнистої роси на уражених сіянцях в усіх варіантах з обробкою донором оксиду азоту (рис. 5, Б; рис. 3).

*Вміст фотосинтетичних пігментів і флавоноїдних сполук у листках сіянців.* Обробка рослин НПН майже не впливала на вміст хлорофілів при розрахунку на грам сухої маси рослин (рис. 6, А), але, завдяки збільшенню розмірів листків, протягом усього періоду спостережень відзначалося зростання маси хлорофілу у

### КАРПЕЦЬ

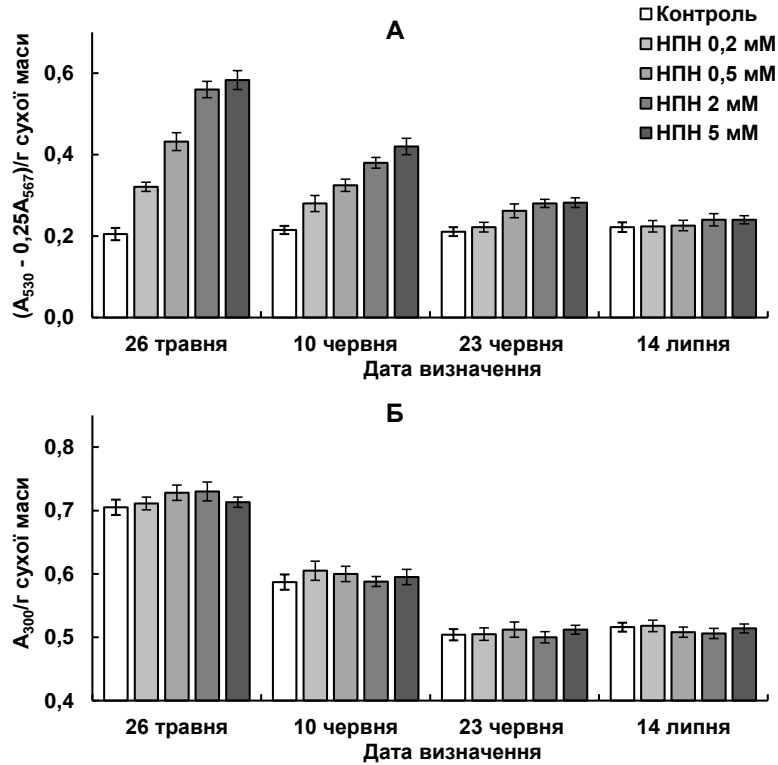


Рис. 8. Динаміка вмісту антоціанів (А,  $(A_{530} - 0,25A_{567})/\text{г}$  сухої маси) і флавоноїдів (Б,  $A_{300}/\text{г}$  сухої маси) у листках сіянців дуба звичайного за обробки НПН.

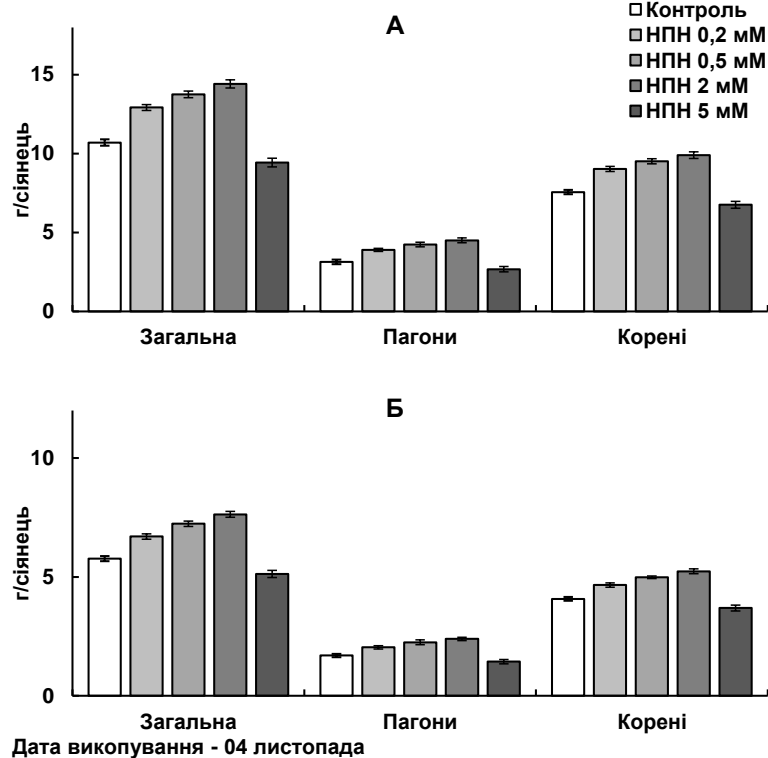


Рис. 9. Сира (А) і суха (Б) маса сіянців дуба звичайного наприкінці вегетаційного періоду, г/сіянець.

розрахунку на сіянець (рис. 6, Б). У першій часовій точці (26 травня) спостерігався достовірний позитивний вплив концентрації 2,0 мМ на

вміст хлорофілу. У другій точці спостережень такий ефект відзначався у варіантах з концентраціями 0,5 і 2,0 мМ, а у варіантах з 0,2 та



## ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ

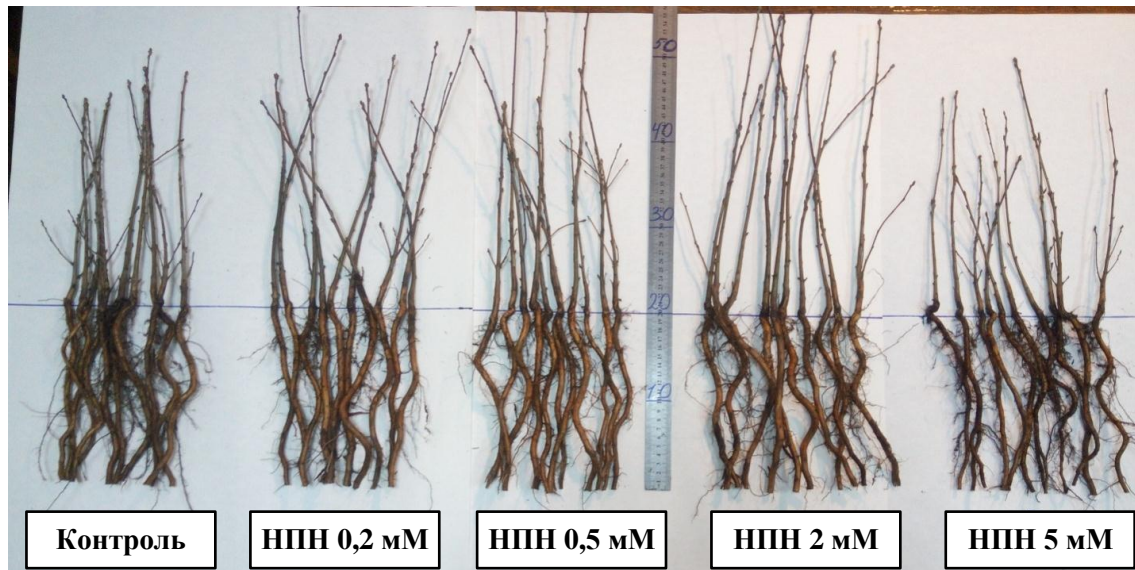


Рис. 10. Сіянци дуба звичайного наприкінці вегетаційного періоду, 4 листопада .

5,0 мМ НПН спостерігалась тенденція до збільшення вмісту хлорофілу порівняно з контролем. У третій та четвертій точках експерименту (23 червня, 14 липня) виявлявся позитивний достовірний вплив нетоксичних концентрацій НПН (0,2 , 0,5 і 2,0 мМ) на вміст хлорофілу у розрахунку на рослину.

Під впливом НПН у концентраціях 0,5 і 2,0 мМ у першій часовій точці спостережень відзначалося підвищення вмісту каротиноїдів порівняно з контролем (рис. 7). У другій і третій точках експерименту (10 червня, 23 червня) обробка НПН в усіх досліджуваних концентраціях виявляла незначний позитивний вплив на вміст каротиноїдів. За дії концентрацій 0,5 і 2,0 мМ невеликі позитивні ефекти відзначалися і у зразках, відібраних 14 липня.

Обробка НПН в усіх досліджуваних концентраціях спричиняла істотне підвищення вмісту антоціанів на перших двох часових точках спостережень (рис. 8, А). Після третього обприскування НПН сіянців спостерігалась тенденція до збільшення вмісту антоціанів при концентрації 0,2 мМ, вищі концентрації викликали ефекти, достовірні при  $P \leq 0,05$ . Далі відмінності між варіантами за цим показником нівелиювалися.

Вміст у листах флавоноїдів, що поглинають у діапазоні УФ-В, за обробки НПН істотно не змінювався, хоча у першій точці спостережень відзначалась тенденція до збільшення цього показника (рис. 8, Б).

Маса сіянців наприкінці вегетаційного періоду. При оцінці загальної сирої і сухої маси викопаних сіянців, яку проводили 4 листопада (після опадання листя), встановлено достовірний

позитивний ефект у варіантах з концентраціями НПН 0,2, 0,5 і 2,0 мМ (рис. 9, 10). Концентрація 5,0 мМ негативно впливала на ці показники. Такими ж ефекти НПН були і при оцінюванні маси пагонів і коренів (глибиною до 20 см) окремо. При цьому простежується чітка залежність такого ефекту від концентрації у нетоксичному діапазоні.

Таким чином, обробка сіянців донором оксиду азоту НПН в оптимальних концентраціях (0,5 і 2 мМ) позитивно впливала на їх лінійний ріст, розміри листової поверхні, накопичення сирої і сухої маси (рис. 1-3, 10). Показано, що донори оксиду азоту можуть виявляти позитивний вплив на ріст рослин не лише за стресових, а й за звичайних умов (Мамаева и др., 2015). Відомо, що монооксид азоту бере участь в регуляції клітинного циклу, процесів диференціації і морфогенезу рослин (Wilson et al., 2008). Раніше нами було показано позитивний вплив обробки НПН на лінійний ріст проростків ячменю звичайного і сіянців сосни звичайної та накопичення ними біомаси за умов лабораторної ґрунтової культури (Карпец и др., 2016; Карпец и др., 2018б).

Важливим ефектом є позитивний вплив НПН на розміри листової поверхні, що зумовлює збільшення вмісту хлорофілів у розрахунку на рослину (рис. 2, 6). Стабілізації функціонування фотосинтетичного апарату, ймовірно, сприяло і зростання вмісту каротиноїдів у листах, яке відзначалося за обробки НПН в оптимальних концентраціях (рис. 7). Очевидно, у кінцевому результаті ці ефекти сприяють накопиченню асимілятів і накопиченню біомаси рослин (рис. 10) завдяки зменшенню прямого

впливу покриву міцелію збудника борошнистої роси на фотосинтез і транспірацію (Hajji et al., 2009; Marçais, Desprez-Loustau, 2014).

Під впливом донора оксиду азоту помітно зменшувалися поширеність і особливо розвиток борошнистої роси на листовій поверхні (рис. 4). Принаймні однією з причин індукування НПН стійкості рослин до збудника цієї хвороби може бути накопичення антоціанів (рис. 7, А) та, ймовірно, інших вторинних метаболітів. Примітно, що істотне зростання вмісту антоціанів у листках під впливом НПН відзначалося на початкових стадіях експерименту, коли розвиток хвороби був малопомітним. Ймовірно, накопичення антоціанів та інших вторинних сполук могло бути проявом ефекту переадаптації, що забезпечував стійкість до наступного ураження збудником хвороби (Wargo, 1996). На інших рослинних об'єктах також показано здатність донора оксиду азоту спричинити посилення накопичення флавоноїдів, у т.ч. антоціанів (Palmieri et al., 2008). Вторинні метаболіти можуть чинити безпосередній токсичний вплив на збудників хвороб, а також брати участь у модифікації клітинних стінок і покривних тканин, що зменшує ймовірність їх інфікування (Wargo, 1996; Pietrini, Massacci, 1998).

Не виключено, що за умов нашого експерименту НПН індукував неспецифічну стійкість сіянців дуба – і до абіотичних чинників також, оскільки рослини зростали за умов відкритого ґрунту без штучного поливу із чергуванням посушливих періодів та короткочасних гроз протягом вегетаційного періоду. Очевидно, що за таких умов сіянці зазнавали сумісного впливу ураження борошнистою росою та гіпертермії і зневоднення (основні складові компоненти дії посухи). Закономірно, що такий очевидний неспецифічний стрес-протекторний ефект НПН також міг сприяти кращому росту сіянців. Але виокремити вплив абіотичних чинників на рослини дуба не було можливим за наших умов проведення експерименту.

Отже, обробка донором оксиду азоту НПН може розглядатися як перспективний прийом підвищення стійкості сіянців дуба до несприятливих чинників різної природи, у тому числі до ураження борошнистою росою. Зважаючи на це, доцільно більш детальне дослідження впливу донорів оксиду азоту на вторинний метаболізм та інші стресові реакції рослин дуба на ранніх стадіях онтогенезу.

## ЛІТЕРАТУРА

- ГОСТ 3317-90. Сеянцы деревьев и кустарников. Технические условия. Москва : Изд-во стандартов, 1990. 44 с. (GOST 3317-90. Seedlings of trees and shrubs. Specifications. Moscow : Publishing house of Standards, 1990. 44 p.)
- Дунаев А.В., Дунаева Е.Н., Калугина С.В. 2010. Экоотопы дуба в южной лесостепи и распространение в них наиболее опасных микопатогенов. Научные ведомости. Сер. Естеств. науки. 9 (80/11) : 18-24. (Dunaev A.V., Dunaeva E.N., Kalugina S.V. 2010. Ecotopes of oak in southern forest-steppe zone and distribution of the most dangerous mycopathogenes of the oak to them. Nauchnye Vedomosti. Ser. Yestestv. Nauki. 9 (80/11) : 18-24.)
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Григоренко Д.А., Фирсова Е.Н., 2016. Реакция растений ячменя различных генотипов на почвенную засуху и действие донора оксида азота. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Серія Біологія. 2 (38) : 94-105. (Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Grigorenko D.O., Firsova K.M., 2016. Response of barley plants of various genotypes to soil drought and influence of nitric oxide donor. Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology. (Visn. Kharkiv. Natsional. Agrarn. Univer. Ser. Biologiya). 2 (38) : 94-105.)
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Швиденко Н.В., Ястреб Т.О. 2015. Влияние нитропруссиды натрия на пигментный комплекс листьев и продуктивность проса в неблагоприятных условиях. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (36) : 38-44. (Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Shvydenko M.V., Yastreb T.O. 2015. Influence of sodium nitroprusside on pigmental complex of leaves and productivity of millet in adverse conditions. Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology. (Visn. Kharkiv. Natsional. Agrarn. Univer. Ser. Biologiya). 3 (36) : 38-44.)
- Карпец Ю.В., Шкляревский М.А., Луговая А.А. 2018а. Индуцирование неспецифической устойчивости сеянцев сосны обыкновенной действием донора NO нитропруссиды натрия. 1. Повышение устойчивости к инфекционному полеганию. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 1 (43) : 57-65. (Karpets Yu.V., Shklyarevskiy M.A., Lugova G.A. 2018. Induction of nonspecific resistance of scotch pine seedlings under influence of no donor sodium nitroprusside. 1. Increase of resistance against root rot disease. Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology. (Visn. Kharkiv. Natsional. Agrarn. Univer. Ser. Biologiya). 1 (43) : 57-65.)
- Карпец Ю.В., Шкляревский М.А., Луговая А.А. 2018б. Индуцирование неспецифической устойчивости сеянцев сосны обыкновенной действием донора NO нитропруссиды натрия. 2. Повышение устойчивости к почвенной засухе. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 1 (43) : 66-75. (Karpets Yu.V., Shklyarevskiy M.A., Lugova G.A. 2018. Induction of nonspecific resistance of scotch

## ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ

- pine seedlings under influence of no donor sodium nitroprusside. 2. Increase in resistance against soil drought. Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology. (Visn. Kharkiv. Natsional. Agrarn. Univer. Ser. Biologiya). 1 (43) : 66-75.)
- Крюкова Е.А., Скуратов И.В. 2011. Патологические особенности рода *Quercus* в урбоэкосистеме сухостепного региона и перспективы его озеленения. Вестник Саратов. госагроун-та им. Н.И. Вавилова. 12 : 21-23. (Kryukova Ye.A., Skuratov I.V. Pathological features of sort *Quercus* in urboecosystems in dry-steppe and prospect its gardening. Vestnik Saratov. Gosagrouniv. im. N.V. Vavilov. 2011. 12 : 21-23.)
- Мамаева А.С., Фоменков А.А., Носов А.В., Мошков И.Е., Мур Л.А.Дж., Холл М.А., Новикова Г.В. 2015. Регуляторная роль оксида азота у растений. Физиология растений. 62 (4) : 459-474. (Mamaeva A.S., Fomenkov A.A., Nosov A.V., Moshkov I.E., Novikova G.V., Mur L.A.J., Hall M.A. 2015. Regulatory role of nitric oxide in plants. Russ. J. Plant Physiol. (Fiziologiya Rastenii). 62 : 427-440.)
- Методика проведення фітопатологічних досліджень за штучного зараження рослин. Затверджено Наказом Міністерства аграрної політики та продовольства України 12 грудня 2016 року № 540. 76 с. (The methodology of phytopathological research on artificial infection of plants. Approved by Order of Ministry of Agricultural Policy and Food of Ukraine 12 December 2016 № 540. 76 p.)
- Селочник Н. Н., 2008. Факторы деградации лесных экосистем. Лесоведение. 5 : 52-60. (Selochnyk N.N. 2008. Factors of degradation of forest ecosystems. Lesovedenie. 5 : 52-60.)
- Селочник Н.Н., Кондрашова Н.К. 1996. Действие мучнистой росы и фунгицидов на сеянцы дуба. Лесное хозяйство. 6 : 51-53. (Selochnyk N.N., Kondrashov N.K., 1996. Effect of powdery mildew and fungicides on oak seedlings. Lesnoe Khozyaistvo. 6 : 51-53.)
- Хвасько А.В., 2013. Скрининг фунгицидов для защиты дуба черешчатого от мучнистой росы. Труды БГТУ. Серия 1: Лесное хозяйство, (1) : 253-255. (Khvasko A.V., 2013. Screening of fungicides to protect ordinary oak from powdery mildew. Trudi of BSTU. Seriya 1: Lesnoe Khozyaistvo. (1) : 253-255.)
- Цилюрик А.В., Шевченко С.В. 2008. Лісова фітопатологія. Київ : 464 с. (Tsilyurik A.V., Shevchenko S.V. 2008. Forest Phytopathology (Lisova Fitopatologiya). Kyiv : 464 p.)
- Шлык А.А. 1971. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. Под ред. О.А. Павлиновой. Москва: Наука : 154-170. (Shlyk A.A. 1971. Measuring of chlorophylls and carotenoids in extracts of green leaves. In: Biokhimicheskie metody v fiziologii rastenii (Biochemical Methods in Plant Physiology). Ed. Pavlinova O.A. Moscow : 154-170.)
- Conrath U., Beckers G.J., Langenbach C.J., Jaskiewicz M.R., 2015. Priming for enhanced defense. Annual Review of Phytopathology. 53 : 97-119.
- Copolovici L., Väärtnõu F., Estrada M. P., Niinemets Ü., 2014. Oak powdery mildew (*Erysiphe alphitoides*)-induced volatile emissions scale with the degree of infection in *Quercus robur*. Tree Physiol. 34 (12) : 1399-1410.
- Delledonne M., Zeier J., Marocco A., Lamb C. 2001. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 98 : 13454-13459.
- FAO, 2014. The impact of global trade and mobility on forest health in Europe. Regional Conference for Europe. (Bucharest, 2-4 April 2014). Food and Agriculture Organization of the United Nations. 18 p. <http://www.fao.org/docrep/meeting/030/mj554e.pdf>
- Feau N., Lauron-Moreau A., Piou D., Marçais B., Dutech C., Desprez-Loustau M.L., 2012. Niche partitioning of the genetic lineages of the oak powdery mildew complex. Fungal Ecol. 5 (2) : 154-162.
- Garbaye J., Churin J.L., Duponnois R., 1992. Effects of substrate sterilization, fungicide treatment, and mycorrhization helper bacteria on ectomycorrhizal formation of pedunculate oak (*Quercus robur*) inoculated with *Laccaria laccata* in two peat bare-root nurseries. Biol. Fertil. Soils. 13 (1) : 55-57.
- Hajji M., Dreyer E., Marçais B., 2009. Impact of *Erysiphe alphitoides* on transpiration and photosynthesis in *Quercus robur* leaves. Eur. J. Plant Pathol. 125 (1). 63-72.
- Kiss L., 2003. A review of fungal antagonists of powdery mildews and their potential as biocontrol agents. Pest. Management Sci. 59 (4) : 475-483.
- Kurth F., Mailänder S., Bönn M., Feldhahn L., Herrmann S., Große I., Buscot F., Schrey S.D., Tarkka M.T., 2014. Streptomyces-induced resistance against oak powdery mildew involves host plant responses in defense, photosynthesis, and secondary metabolism pathways. Mol. Plant-Microbe Interact. 27 (9) : 891-900.
- Marçais B., Desprez-Loustau M.L., 2014. European oak powdery mildew: impact on trees, effects of environmental factors, and potential effects of climate change. Ann. Forest Sci. 71 (6) : 633-642.
- Mougou A., Dutech C., Desprez-Loustau M.L., 2008. New insights into the identity and origin of the causal agent of oak powdery mildew in Europe. Forest Pathol. 38 (4) : 275.
- Neill S., Bright J., Desikan R., Hancock J., Harrison J., Wilson I. 2008. Nitric oxide evolution and perception. J. Exp. Bot. 59 : 25-35.

- Nogues S., Baker N.R. 2000. Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under UV-B radiation. *J. Exp. Bot.* 51 : 1309-1317.
- Oz M.T., Eyidogan F., Yucel M., Oktem H.A. 2015. Functional role of nitric oxide under abiotic stress conditions. In: *Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants*. Eds. M.N. Khan et al. Heidelberg, New York, Dordrecht, London : 21-42.
- Palmieri M.C., Sell S., Huang X., Scherf M., Werner T., Durner J., Lindermayr C. 2008. Nitric oxide-responsive genes and promoters in *Arabidopsis thaliana*: a bio-informatics approach. *J. Exp. Bot.* 59 : 177-186.
- Percival G., Haynes I. 2008. The influence of systemic inducing resistance chemicals for the control of oak powdery mildew (*Microsphaera alphitoides*) applied as a therapeutic treatment. *Arboricult. Urban Forestry*. 34 (5) : 271-279.
- Pietrini F., Massacci A. 1998. Leaf anthocyanin content changes in *Zea mays* L. grown at low temperature: Significance for the relationship between the quantum yield of PS II and the apparent quantum yield of CO<sub>2</sub> assimilation. *Photosynthesis Res.* 58 : 213-219.
- Romanovskii M.G., Selochnik N.N. 2007. Powdery mildew on early and late foliation forms of *Quercus robur* in the southern forest-steppe. *Mikol. Fitopatol.*, 41 (3) : 282-289.
- Savvides A., Ali S., Tester M., Fotopoulos V. 2016. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible?. *Trends Plant Sci.* 21 (4) : 329-340.
- Siwkcki R., Ufnalski K. 1998. Review of oak stand decline with special reference to the role of drought in Poland. *Forest Pathol.* 28 (2) : 99-112.
- Song L., Ding W., Zhao M., Sun B., Zhang L. 2006. Nitric oxide protects against oxidative stress under heat stress in the calluses from two ecotypes of reed. *Plant Sci.* 171 : 449-458.
- Takamatsu S., Braun U., Limkaisang S., Kom-Un S., Sato Y., Cunnington J., 2007. Phylogeny and taxonomy of the oak powdery mildew *Erysiphe alphitoides sensu lato*. *Mycological Res.* 111 (Pt 7) : 809-826.
- Thomas F.M., 2008. Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources.* 3 (037) : 1-12.
- Utkina I.A., Rubtsov V.V., 2017. Studies of phenological forms of pedunculate oak. *Contemporary Problems of Ecology.* 10 (7) : 804-811.
- Wargo P.M., 1996. Consequences of environmental stress on oak: predisposition to pathogens. *Annales des Sciences Forestières.* 53 (2-3) : 359-368.
- Wilson I.D., Neill S.J., Hancock J.T. 2008. Nitric oxide synthesis and signalling in plants. *Plant Cell Environ.* 31 : 622-631.
- Zaninotto F., Camera S.L., Polverari A., Delledonne M. 2006. Cross talk between reactive nitrogen and oxygen species during the hypersensitive disease resistance response. *Plant Physiol.* 141 : 379-383.
- Zhang L., Zhou S., Xuan Y., Sun M. 2009. Protective effect of nitric oxide against oxidative damage in *Arabidopsis* leaves under ultraviolet-B irradiation. *J. Plant Biol.* 52 : 135-140.

Надійшла до редакції  
18.04.2018 р.

## **ВЛИЯНИЕ НИТРОПРУССИДА НАТРИЯ НА РОСТ СЕЯНЦЕВ ДУБА ОБЫКНОВЕННОГО И ПОРАЖЕНИЕ МУЧНИСТОЙ РОСОЙ ИХ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ**

Ю. В. Карпец

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева  
(Харьков, Украина)  
E-mail: plant.biology.knau@gmail.com*

Оксид азота (NO) является сигнальной молекулой, задействованной в формировании адаптивных реакций растений на абиотические и биотические стрессоры. Однако влияние его доноров на устойчивость древесных растений к инфекциям остается почти неисследованным. Изучали действие донора NO нитропрусида натрия (НПН) на ростовые показатели и устойчивость сеянцев дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.) к поражению мучнистой росой (возбудители – *Erysiphe* (= *Oidium*, = *Microsphaera*) sps.) в условиях лесного питомника без искусственного увлажнения. Четырехкратное опрыскивание сеянцев растворами НПН положительно влияло на линейный рост растений по высоте и диаметр корневой шейки, формирование листовой поверхности и накопление биомассы. При этом обработка НПН в концентрациях 0,5 и 2 мМ существенно уменьшала относительное количество растений, пораженных мучнистой росой, и отрицательно влияла развитие инфекции на листовой поверхности. В ва-

## **ВПЛИВ НІТРОПРУСИДУ НАТРІЮ НА РІСТ СІЯНЦІВ**

риантах с обробкою НПН отмечалось повышение содержания хлорофиллов в расчете на одно растение и количества каротиноидов. Под влиянием опрыскивания НПН в концентрациях 0,5, 2 и 5 мМ наблюдалось существенное (в 2-3 раза) повышение содержания антоцианов в листьях в период, предшествовавший заметному развитию мучнистой росы. НПН положительно влиял на массу сеянцев и, отдельно, побегов и корней (глубиной до 20 см). Сделан вывод о перспективности использования обработки сеянцев дуба НПН для повышения их устойчивости к инфекциям и усиления роста на ранних фазах развития.

**Key words:** *Quercus robur*, *Erysiphe* (=Oidium, =Microspheera) sps., мучнистая роса, оксид азота, устойчивость, рост

## **INFLUENCE OF SODIUM NITROPRUSSIDE ON GROWTH OF PEDUNCULATE OAK SEEDLINGS AND DEFEAT BY POWDERY MILDEW OF THEIR LEAF SURFACE**

Yu. V. Karpets

*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University  
(Kharkiv, Ukraine)*

*E-mail: plant.biology.knau@gmail.com*

Nitric oxide (NO) is the signalling molecule involved in formation of adaptive responses of plants against abiotic and biotic stressors. However influence of its donors on resistance of woody plants to infections remains almost unexplored. The influence of NO donor sodium nitroprusside (SNP) on growth indicators and resistance of seedlings of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) to the development of affection by powdery mildew (causative agents – *Erysiphe* (=Oidium, =Microspheera) sps.) in the conditions of forest nursery without artificial moistening have been studied. Four-time spraying of seedlings with SNP solutions positively influenced the linear growth of plants on height and diameter of root collar, formation of leaf surface and accumulation of biomass. At the same time the treatment with SNP in concentration of 0,5 and 2 мМ significantly reduced the relative quantity of plants, affected with the powdery mildew, and negatively influenced the development of infection on the leaf surface. In variants with the treatment with SNP the increase in content of chlorophyll counting on one plant and amounts of carotenoids was registered. Under the influence of spraying with SNP in concentration of 0,5, 2 and 5 мМ the essential (by 2-3 times) increase in content of anthocyanins in leaves during the period, preceding the noticeable development of the powdery mildew, was observed. SNP positively influenced the mass of seedlings and, separately, shoots and roots (up to 20 cm in depth). The conclusion is drawn on prospects of use of oak seedlings treatment with SNP for the increase in their resistance to infections and growth intensifying on the early stages of development.

**Ключевые слова:** *Quercus robur*, *Erysiphe* (=Oidium, =Microspheera) sps., powdery mildew, nitric oxide, resistance, growth