

Національна академія аграрних наук України
Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва

**ПРАЙМІНГ НАСІННЯ ЗЕРНОВИХ ЗЛАКІВ
ДОНОРАМИ НІТРОГЕН ОКСИДУ ДЛЯ ПІДВИЩЕННЯ ЇХ
СТІЙКОСТІ ДО ДІЇ АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ
Науково-методичні рекомендації**



Харків – 2026

УДК 633.1: 632.9: 581.1
П68

Друкується за рішенням ученої ради Інституту
рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України
(протокол № 4 від 23.04.2026 р.)

Праймінг насіння зернових злаків донорами нітроген оксиду для підвищення їх стійкості до дії абіотичних стресорів: Науково-методичні рекомендації / Укладачі: д-р біол. наук, проф. Колупаєв Ю.Є., канд. біол. наук Ястреб Т.О., м.н.с. Шахов І.В., канд. біол. наук Обозний О.І., д-р філософії (біол.) Тарабан Д.А. – Харків, 2026. – 23 с.

Представлено алгоритм і результати досліджень впливу праймінгу насіння зернових злаків донорами нітроген оксиду (NO) для підвищення схожості і посилення росту рослин за несприятливих умов (на прикладі дії модельної посухи і теплового стресу). Цей опис може бути базовою інформацією для дослідників, які займаються скринінгом фізіологічно активних речовин зі стрес-протекторною активністю. Для малих партій насіння праймінг донорами NO, зокрема, нітропрусидом натрію, не потребує спеціального обладнання і технічної адаптації. Такий прийом, зокрема, може бути використаний для підвищення схожості насіння, що зберігається в банках генетичних ресурсів рослин.

Призначено для наукових працівників у галузі експериментальної біології рослин, рослинництва, викладачів і здобувачів агрономічних та біологічних спеціальностей закладів вищої освіти, а також працівників науково-виробничих підприємств.

Рецензенти: д-р с.-г. наук Н.І. Васько (*Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України*), канд. біол. наук Г.А. Лугова (*Державний біотехнологічний університет*)

Науково-дослідна робота виконувалась за рахунок бюджетних коштів, спрямованих на забезпечення проведення державними науковими установами наукових досліджень і науково-технічних (експериментальних) розробок за результатами державної атестації.

© Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН
України, 2026

ВСТУП

Глобальні зміни клімату підвищили уразливість сільськогосподарських культур до абіотичних стресорів через непередбачувані погодні умови, що спостерігаються в усьому світі. Абіотичні стресори, такі як екстремальні посуха, засолення ґрунтів, та ксенобіотики, є основними факторами, що обмежують урожайність сільськогосподарських культур (Jatana et al., 2024). Саме вплив абіотичних стресорів спричиняє втрату 50-70% потенційного урожаю (Gideon Onyekachi et al., 2019).

Створення сортів, стійких до стресових факторів шляхом традиційної селекції, генної інженерії, а останнім часом і редагування геному вважається одним з найбільш ефективних способів вирішення проблеми стійкості культурних рослин. Однак традиційна селекція вимагає тривалого часу, а розвиток генноінженерних підходів стримується через неповне розв'язання проблеми біобезпеки та високу вартість експериментальних процедур. Складність вирішення цього завдання селекційно-генетичними шляхами зумовлена також і об'єктивною причиною – полігенним контролем ознак, що зумовлюють стресостійкість рослин (Jiménez-Agias et al., 2017). Зважаючи на це, як доповнення до генетико-селекційної стратегії, або як одна з альтернатив розглядаються підходи, пов'язані з індукуванням стійкості рослин шляхом застосування різних елементів агротехнологій. Одним з таких підходів, що набув динамічного розвитку в останнє десятиліття, став праймінг насіння, у тому числі із застосуванням різноманітних фізіологічно активних речовин (ФАР).

Словосполученням «праймінг насіння» у сучасній літературі визначають процедуру його передпосівної обробки, що допомагає насінню ввібрати певну кількість води, достатню для початку метаболічних процесів, що передують проростанню, однак не допускає початку проростання як такого (Saha et al., 2022). У процесі передпосівної обробки насіння проходить контрольований цикл зволоження та висихання, який стимулює метаболічні процеси до проростання та прискорює схожість. Використання передпосівної обробки насіння дозволяє покращити схожість і досягти синхронізованого проростання насіння (Anghla et al., 2025). Такий ефект сам по собі є цінним, оскільки низька та нерівномірна схожість насіння, її варіювання залежно від погодних умов можуть критично лімітувати врожайність культурних рослин (Rhaman, 2025).

Процедура праймінгу шляхом зволоження (гідропраймінг) у поєднанні з дією відповідних ФАР створює умови для ініціації в зернівках передгермінативних

процесів – фізіолого-біохімічних та молекулярних подій, які підвищують здатність насіння до швидкого та рівномірного проростання навіть у стресових умовах (Jatana et al., 2024). До них належать підвищення активності ферментів, задіяних у мобілізації запасних речовин зернівки (амілази, протеаз), зміни в гормональній регуляції, активація антиоксидантної системи та механізмів відновлення пошкоджень, спричинюваних окиснювальним стресом (Paparella et al., 2015; Monajjem et al., 2022).

Останніми роками розширюється спектр ФАР, що застосовуються при праймінгу насіння. Серед таких ФАР особливий інтерес становлять газотрансмітери – газоподібні сигнальні молекули, які задіяні в регуляції клітинного циклу процесів проростання насіння, процесах ризогенезу (Kolupaev et al., 2022; Verma, Prasad, 2023), а також в адаптації рослин до несприятливих умов середовища (Mazahar, Raina, 2023; Dey et al., 2024).

Найбільш дослідженим газотансмітером є нітроген оксид (NO), який вважається одним із найважливіших компонентів сигнальної мережі клітин рослин і тварин (Asgher et al., 2017; Zhou et al., 2021). З'ясовано загальні молекулярні механізми впливу нітроген оксиду на гормональний баланс насіння при проростанні (Arc et al., 2013; Kolupaev et al., 2024). Ці ефекти значною мірою зумовлені посттрансляційними модифікаціями цільових білків. Показано, зокрема, що нітрування за тирозином інгібує Мо-кофактор сульфуррази – ферменту останнього етапу синтезу абсцизової кислоти (АБК) (Lozano-Juste et al., 2011). Інактивація синтезу АБК за цим механізмом може сприяти проростанню насіння (Rajjou et al., 2012). Також під впливом NO відбувається S-нітрозування ряду білків, задіяних у рецепції та трансдукції сигналу АБК, що призводить до пригнічення цього сигналу (Signorelli, Considine, 2018). Водночас нітроген оксид призводить до активації ферментів синтезу гіберелінів та етилену (Kolbert et al., 2019), здатних посилювати проростання. Також встановлено, що NO індукує експресію генів білків, що регулюють клітинний цикл, і збільшує вміст амінокислот, необхідних для синтезу нових білків у насінні, що проростає (Brouquisse, 2019). Ще один механізм впливу нітроген оксиду на проростання насіння пов'язаний з його участю в регуляції систем, що генерують активні форми кисню (АФО), які в помірних кількостях сприяють проростанню зернівок, активуючи процеси деградації АБК (Bailly, 2004), а також стимулюючи антиоксидантну систему (Ciacka et al., 2022).

У даних рекомендаціях описано методичні підходи до дослідження впливу донорів нітроген оксиду (нітропрусиду натрію та L-аргініну) на процес проростання зернівок культурних злаків за умов теплового і осмотичного стресів. Такі підходи, розроблені в лабораторії фізіології та біохімії рослин Інституту

рослинництва ім. В.Я. Юр'єва, використовуються в інших наукових установах, а також стають предметом інтересу приватних науково-виробничих структур.

Метою видання стало представлення в лаконічній доступній формі алгоритму і результатів досліджень впливу праймінгу насіння зернових злаків донорами NO для підвищення схожості і посилення росту рослин за несприятливих умов (на прикладі дії модельної посухи і теплового стресу). Цей опис може бути базовою інформацією для дослідників, які займаються скринінгом ФАР зі стрес-протекторною активністю.

ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Для досліджень використовували зернівки і проростки озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Етана та озимого тритикале (*× Triticosecale*) сорту Раритет.

Зернівки обох видів знезаражували протягом 15 хв 5% розчином NaClO, ретельно промивали дистильованою водою, після чого піддавали процедурі праймінгу. Контролем був варіант з гідропраймінгом (занурення зернівок у воду на 3 год) з наступним висушуванням протягом доби до вихідної вологості. Зернівки дослідних варіантів протягом такого ж часу (3 год) обробляли донорами NO нітропрусидом натрію (НПН) або L-аргініном. Ефективні концентрації добирали експериментальним шляхом.

Праймоване насіння ділили на наступні групи варіантів: (1) пророщування в оптимальних умовах (по 75 зернівок пророщували в чашках Петрі на подвійних фільтрах, зволжених 8 мл дистильованої води, при 24°C); (2) пророщування в умовах теплового стресу (по 75 зернівок пророщували в чашках Петрі на подвійних фільтрах, зволжених 8 мл дистильованої води, при 35°C); пророщування в умовах модельної посухи (по 75 зернівок пророщували в чашках Петрі на подвійних фільтрах, зволжених 8 мл 12% ПЕГ 6000). Насіння всіх варіантів пророщували у темних термостатах.

Показники, що характеризують проростання насіння та ріст проростків, оцінювали за методикою, описаною у роботі Zhou et al. (2021), з модифікаціями (Shakhov et al., 2025a).

Вміст нітроген оксиду азоту в пагонах визначали за методом, описаним Zhou і співавт. (2005). Загальну активність амілази у зернівках визначали через 2 доби після початку пророщування з використанням програми ImageJ (Yastreb et al., 2025). Вміст цукрів у пагонах аналізували з використанням антронового реактиву (Kolupaev et al., 2022). Вміст проліну визначали за методикою, описаною Bates (1973).

Для визначення загального вмісту фенольних сполук та антоціанів пагони гомогенізували в 10 мл 80% етанолу, екстрагували протягом 20 хвилин при кімнатній температурі, а потім центрифугували на центрифугі MPW 350R (MPW MedInstruments, Польща) при 8000 g протягом 15 хвилин. Для аналізу вмісту фенольних сполук 0,5 мл супернатанту додавали до реакційних пробірок разом з 8 мл дистильованої води та 0,5 мл реактиву Фоліна. Пробірки перемішували і через 3 хвилини додавали 1 мл 10% карбонату натрію. Через годину вимірювали поглинання реакційної суміші при 725 нм (Bobo-García et al., 2015). Вміст фенольних сполук виражали в мікромолях галової кислоти на грам свіжої маси. Перед визначенням вмісту антоціанів супернатант підкислювали HCl до кінцевої концентрації 1% (Nogués, Baker, 2000). Поглинання вимірювали при 530 нм. Результати виражали як індекс поглинання на грам сировини у відносних одиницях.

Для визначення вмісту гідроген пероксиду зразки пагонів гомогенізували у 5% розчині трихлороцтової кислоти (ТХО) на льоду. Потім зразки центрифугували при 8000 g протягом 10 хвилин за температури не вище 4°C. Кількість H₂O₂ згодом оцінювали в супернатанті за допомогою фериціанідного методу (Sagisaka, 1976).

Для аналізу вмісту продуктів пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ), головним чином малонового діальдегіду (МДА), зразки рослинного матеріалу гомогенізували у розчині 0,25% тіобарбітурової кислоти (ТБК) у 10% ТХО (експериментальний зразок) або лише у 10% ТХО (контрольний зразок). Суміші кип'ятили у пробірках, закритих фольгою, на водяній бані протягом 30 хвилин. Потім пробірки охолоджували та центрифугували протягом 15 хвилин при 10000 g, після чого вимірювали світлопоглинання супернатанту на довжинах хвиль 532 нм (основний сигнал) та 600 нм (неспецифічне поглинання світла, яке віднімали від основного результату, A₅₃₂) (Yastreb et al., 2024). Вміст МДА розраховували на основі молярного коефіцієнта світлопоглинання ($E = 1,55 \times 10^5 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).

Повторність експериментів та статистична обробка результатів

При визначенні впливу стресових факторів та обробок досліджуваними сполуками на проростання насіння та біомасу проростків кожна повторність складалася з 75 зернівок або проростків, а в кожному варіанті досліду було не менше трьох повторень. Під час проведення біохімічних аналізів (крім визначення активності амілази) кожна наважка складалася щонайменше з 12 пагонів, аналізи проводили у 3-разовій повторності. Визначення активності амілази проводили у 5-разовій повторності, кожне в окремій чашці Петрі, яка містила всі варіанти досліду, кожен з них із чотирма зернівками.

Для визначення значимості відмінностей досліджуваних показників між варіантами використовували однофакторний дисперсійний аналіз (ANOVA) з

наступними множинними порівняннями за методом Тьюкі. Показані середні значення з трьох біологічних повторень і їх стандартні похибки. Аналіз головних компонент (РСА) здійснювали, використовуючи програмне середовище R.

ПРИКЛАДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ДІЇ ДОНОРІВ НІТРОГЕН ОКСИДУ НА ПРОРОСТАННЯ ЗЕРНІВОК ЗЛАКІВ І РІСТ ПРОРОСТКІВ ЗА СТРЕСОВИХ УМОВ

Вплив донорів NO нітропрусида натрію та L-аргініну на проростання зернівок пшениці за умов осмотичного стресу

На прикладі рослин різних видів встановлена здатність екзогенного NO посилювати проростання зернівок, поліпшувати осморегуляторні процеси і ріст проростків за дії посухи або сольового стресу (Duan et al., 2007; Sepehri, Rouhi, 2016; Yemets et al., 2019). Водночас дотепер є спірними питання специфічності дії нітропрусида натрію (НПН) як донора NO (Kolupaev et al., 2022). Вплив інших сполук, зокрема, L-аргініну, який є природним джерелом NO як субстрат ферменту, подібного до NO-синтази тварин, також залишається малодослідженим. Водночас відомо, що обробка коренів проростків пшениці L-аргініном транзитивно підвищувала вміст NO, а надалі і розвиток теплостійкості (Карпець та ін., 2017).

Озима пшениця як один з основних зернових злаків, вирощуваних в Україні, в осінній період може зазнавати впливу багатьох несприятливих чинників включно з дією посухи і високих температур, що може мати місце у вересні і першій половині жовтня (Романенко та ін., 2018). Зважаючи на це, нами було проведено експерименти з порівняння впливу двох донорів NO – НПН і L-аргініну на проростання зернівок пшениці, ріст проростків і вміст у них води за дії модельної посухи – 12% ПЕГ (таблиця). Також для доведення специфічності фізіологічних ефектів НПН і L-аргініну як донорів нітроген оксиду використовували його скавенджер метиленовий синій (МС) або L-амінокислоту, що не може бути донором нітроген оксиду – L-валін.

Базові показники енергії проростання і схожості пшениці були високими, проте осмотичний стрес, створюваний ПЕГ 6000, істотно їх знижував (таблиця). Також за умов осмотичного стресу зменшувалася біомаса коренів і пагонів та вміст води у тканинах. Під впливом L-аргініну і особливо НПН всі ці показники підвищувалися. Скавенджер нітроген оксиду метиленовий синій підсилював негативний вплив ПЕГ 6000 на енергію проростання, схожість насіння та масу коренів (таблиця). При цьому за впливу на проростки метиленового синього не проявлявся стрес-протекторний ефект НПН. Праймінг насіння L-валіном, на

відміну від праймінгу природним донором нітроген оксиду L-аргініном, практично не впливав на показники схожості насіння, росту проростків і вмісту води в них. Таким чином, отримані дані свідчать, що як НПН, так і L-аргінін чинять фізіологічні ефекти завдяки вивільненню з них нітроген оксиду. Слід зауважити, що раніше прямими методами було показано підвищення вмісту нітроген оксиду в коренях і пагонах проростків пшениці за дії НПН і L-аргініну (Карпець та ін., 2017; Shakhov et al., 2025a).

Вплив донора NO НПН, його скавенджера метиленового синього (МС) та амінокислот на проростання зернівок і ріст проростків пшениці сорту Етана

Варіант	Енергія проростання, %	Схожість насіння, %	Маса пагона, мг	Маса коренів, мг	Маса проростка, мг	Вміст води у пагонах, %
Контроль	97.3±1.1	99.0±1.0	35.2±	46.4±1.2	81.6	90.7±0.4
ПЕГ 6000 (12%)	78.7±1.4	84.0±1.8	10.5±	27.7±1.4	38.2	84.2±0.6
ПЕГ 6000 (12%) + НПН (0.1 мМ)	90.7±1.6	96.2±2.1	13.8±	32.5±1.5	46.3	88.2±0.5
ПЕГ 6000 (12%) + МС (0.1 мМ)	66.7±1.7	72.6±1.8	10.1±	24.0±1.2	34.1	83.7±0.4
ПЕГ 6000 (12%) + НПН (0.1 мМ) + МС (0.1 мМ)	69.6±2.2	75.3±1.9	11.1±	24.6±1.8	35.7	84.0±0.6
ПЕГ 6000 (12%) + L-аргінін (0.5 мМ)	85.6±1.6	91.1±2.1	12.4±	32.0±1.2	44.4	87.8±0.6
ПЕГ 6000 (12%) + L-валін (0.5 мМ)	80.1±1.4	84.4±1.9	11.0±	29.9±1.6	39.9	84.5±0.5

Вплив донора NO НПН на проростання зернівок тритикале і ріст проростків за умов теплового і осмотичного стресів

Тритикале – гібридний вид, отриманий шляхом схрещування пшениці та жита, він поєднує в собі властивості харчової та кормової культури. На підставі аналізу польових випробувань різних сортів відзначається вища посухостійкість тритикале порівняно з видами пшениці (Blum, 2014). Проте насіння тритикале відрізняється від насіння пшениці менш дружним проростанням, особливо в неоптимальних умовах. При цьому тритикале відрізняється від пшениці за стратегіями адаптації до посухи та інших чинників, що проявляється у відмінностях в накопиченні стресових метаболітів, зокрема розчинних вуглеводів і флавоноїдних сполук (Kolupaev et al., 2022). Зважаючи на це, результати впливу ФАР на стійкість

рослин, отримувані на пшениці, не можуть бути екстрапольовані на тритикале. Проте вплив праймінгу ФАР зернівок тритикале на їх проростання і ріст проростків за умов посухи майже не досліджений, що зумовлює доцільність спеціального вивчення ефектів донорів NO саме на проростання зернівок і стійкість проростків цього виду зернових злаків.

Показано, що праймінг донором NO НПН насіння тритикале, що зазнало попереднього старіння, помітно підвищував його схожість і пом'якшував прояв окиснювального стресу, яким супроводжувався процес проростання (Kolupaev et al., 2025). Однак вплив донорів нітроген оксиду на проростання зернівок тритикале за несприятливих умов донедавна взагалі не досліджувався. Нижче наводимо результати вивчення впливу праймінгу зернівок тритикале НПН на їх проростання і ріст проростків в умовах дії високої температури (35°C) або модельної посухи (12% розчин поліетиленгліколю – ПЕГ 6000). У завдання роботи входило також з'ясування впливу NO на метаболізм вуглеводів та накопичення низькомолекулярних стресових метаболітів як процеси, важливі для осморегуляції та захисту від окиснювальних ушкоджень (Shakhov et al., 2025a).

Вплив високої температури, модельної посухи та обробки донором і скавенджером NO на показники схожості насіння та ріст проростків тритикале. Під впливом температури 35°C показник енергії проростання (GI) знижувався майже на 20% (рис. 1, А). Попередня обробка насіння НПН дещо пом'якшувала цей ефект, проте її дія була не достовірною при $p \leq 0.05$. У разі комбінованої обробки насіння НПН та скавенджером NO метиленовим синім GI також не відрізнявся від відповідного показника у варіанті з дією лише високої температури.

Модельна посуха спричиняла значиме за $p \leq 0.05$ зниження GI, хоча воно було меншим, ніж відповідний ефект теплового стресу (рис. 1, А). У цьому обробка насіння НПН підвищувала GI до рівня контролю. Однак додавання метиленового синього до розчину НПН при праймуванні насіння повністю усувало позитивний вплив донора нітроген оксиду на енергію проростання насіння.

Рівень схожості насіння тритикале у контролі перевищував 95%, проте при пророщуванні насіння за високої температури він знижувався майже до 60%. Попередня обробка НПН підвищувала схожість насіння за високої температури, а у присутності скавенджера NO метиленового синього цей ефект не проявлявся (рис. 1, А). Під впливом 12% ПЕГ 6000 схожість насіння знижувалась приблизно до 73%. Обробка насіння НПН підвищувала її майже на 10%, а метиленовий синій зменшував цей ефект.

При пророщуванні насіння за високої температури значно знижувалася біомаса пагонів (рис. 1, В). Обробка НПН дещо пом'якшувала цей ефект, проте її дія не була значимою при $p \leq 0.05$. У варіанті з обробкою насіння сумішшю НПН і метиленового синього маса пагонів була нижчою, ніж у варіанті з праймінгом тільки НПН. Осмотичний стрес, як і тепловий, суттєво зменшував біомасу пагонів (рис. 1, В). Праймінг НПН спричиняв тенденцію до підвищення біомаси пагонів в умовах модельної посухи, але цей ефект не був достовірним при $p \leq 0.05$. У варіанті з праймінгом комбінацією НПН і метиленовим синім маса пагонів істотно не відрізнялася від такої у варіантах з посухою без праймінгу.

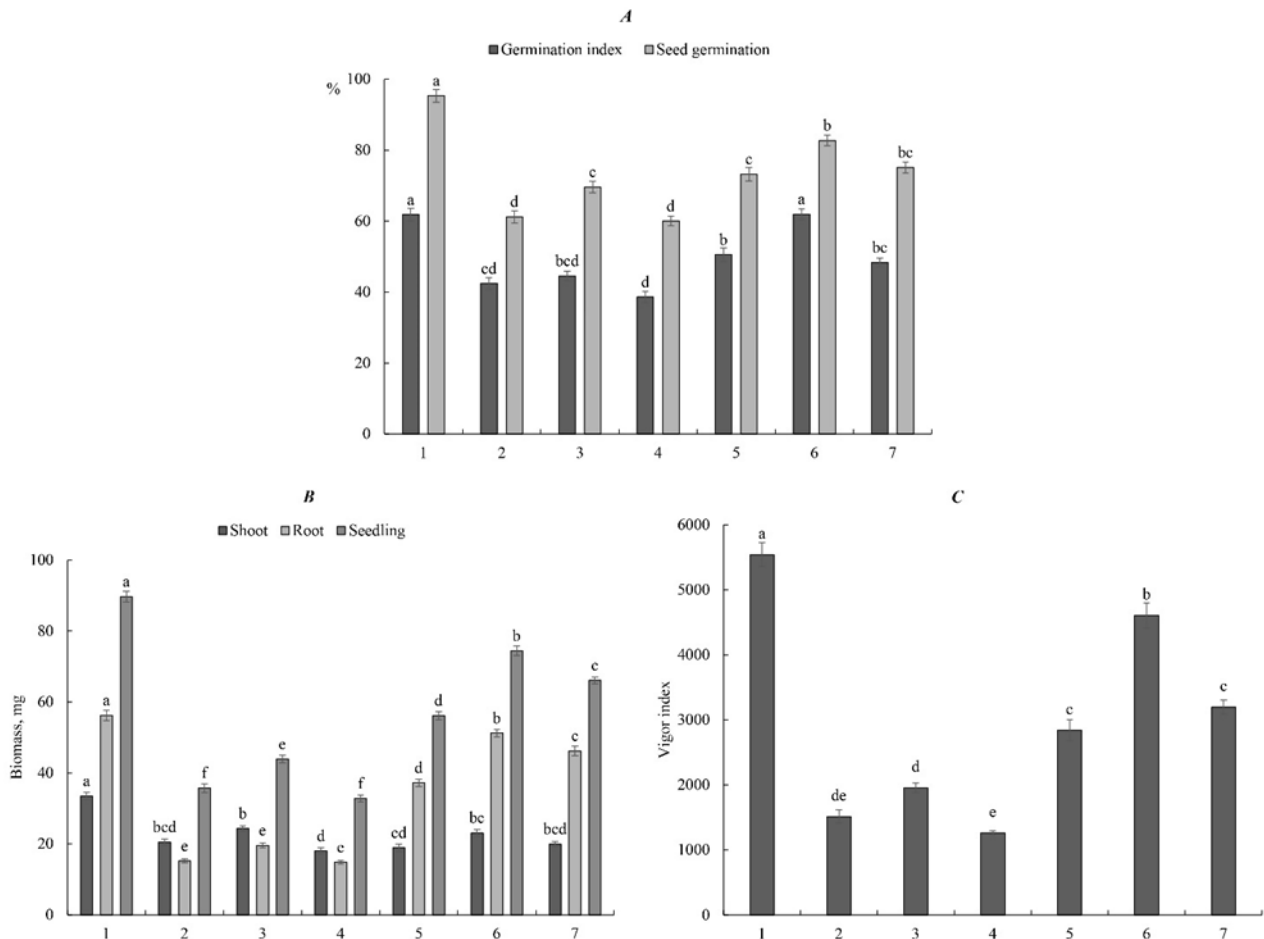


Рис. 1. Енергія проростання, відсоток схожості насіння (А), біомаса проростків та їх органів (В) та індекс енергії росту тритикале (за: Shakhov et al., 2025b). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес + НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + НПН + метиленовий синій. Різні літери «а-d» означають величини з відмінностями, значимими при $p \leq 0.05$ за LSD-тестом Фішера в межах окремого показника (органу).

Пророщування насіння за високої температури призводило до дуже сильного (майже у 3.7 раза) інгібування росту біомаси коренів (рис. 1, В). При обробці насіння НПН або НПН та метиленовим синім біомаса коренів слабо відрізнялася від такої у варіанті з впливом високої температури. Осмотичний стрес також зменшував біомасу коренів, але не так істотно, як тепловий. Обробка насіння НПН викликала значне збільшення біомаси коренів у варіанті з осмотичним стресом, а в присутності метиленового синього цей ефект зменшувався (рис. 1, В).

Загалом праймінг насіння НПН спричиняв хоч і відносно невелике, але значиме при $p \leq 0.05$ збільшення загальної біомаси проростків за їх росту за умов високої температури (рис. 1, В). У той же час обробка метиленовим синім усувала позитивний вплив НПН на біомасу проростків. Схожий ефект спостерігався в умовах модельної посухи. Вплив НПН на насіння пом'якшував пригнічення накопичення біомаси проростків за їх росту на розчині ПЕГ 6000, а метиленовий синій значно зменшував позитивний ефект НПН.

Умовний інтегральний показник енергії росту (добуток енергії проростання та біомаси проростків), що характеризує як проростання насіння, так і накопичення біомаси проростків, під впливом високої температури знижувався майже в 3.7 раза порівняно з контролем. Обробка насіння НПН спричиняла тенденцію до його підвищення. Однак у присутності метиленового синього показник енергії росту виявився значно нижчим, ніж у варіанті з обробкою тільки НПН. У разі модельної посухи попередня обробка насіння НПН викликала значне підвищення величини енергії росту, тоді як метиленовий синій усував позитивний ефект НПН (рис. 1, С).

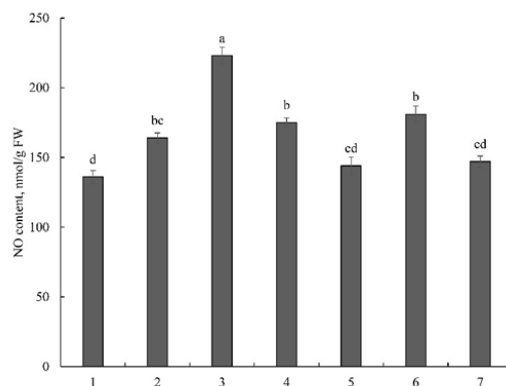


Рис. 2. Вміст оксиду азоту (NO) в пагонах проростків тритикале (за: Shakhov et al., 2025b). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + нітропрусид натрію + метиленовий синій. Різні літери «a-d» означають значення з відмінностями, значимими при $p \leq 0.05$ за тестом Фішера LSD.

Загальна активність амілази в зернівках тритикале при їх пророщуванні в умовах високих температур, дії модельної посухи донора та скавенджера NO. Активність амілази в зернівках через 24 години їх пророщування при високій температурі майже не відрізнялася від відповідної величини в контролі (рис. 3).

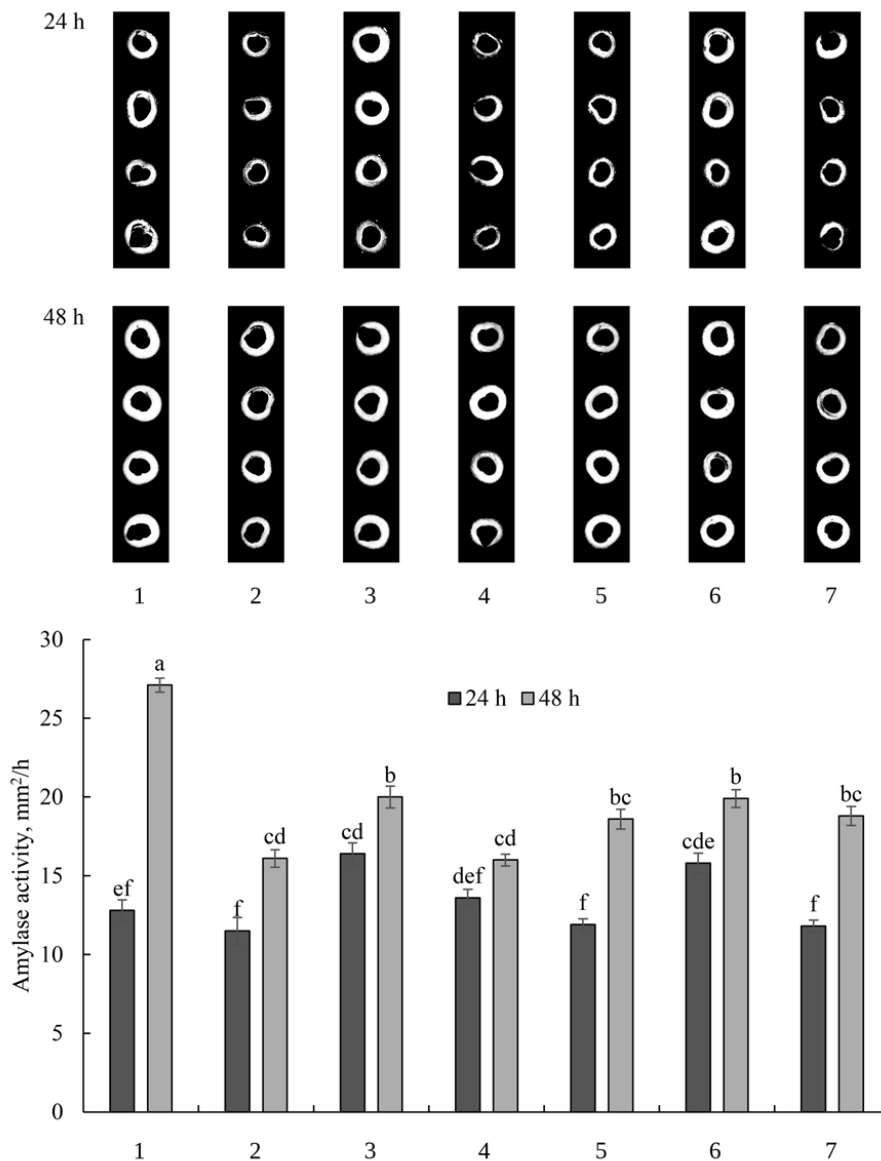


Рис. 3. Загальна активність амілази в зернівках тритикале через 24 та 48 год від початку пророщування (за: Shakhov et al., 2025b). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес + НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + НПН + метиленовий синій. Різні літери «а-е» означають величини з відмінностями, значимими при $p \leq 0.05$ за LSD-тестом Фішера.

Обробка донором NO НПН спричиняла помітне підвищення активності амілази у зернівках. Цей ефект частково зменшувався у присутності скавенджера

NO метиленового синього. Через 48 год від початку пророщування активність амілази суттєво (майже дворазово) збільшувалась у контролі. Однак умовах теплового стресу збільшення активності амілази на другу добу пророщування насіння було менш значним, ніж у контролі. При цьому праймінг зернівок НПН призводив до значного підвищення активності ферменту в зернівках через 48 год їх пророщування при 35°C, а обробка скавенджером NO метиленовим синім повністю усувала цей ефект донора NO (рис. 3).

У варіанті з модельною посухою активність амілази через 24 год від початку пророщування зернівок істотно не відрізнялася від контролю (рис. 3). Попередня обробка насіння НПН сприяла підвищенню активності ферменту в зернівках у першу добу їх пророщування в присутності ПЕГ 6000. Однак у присутності скавенджера NO метиленового синього цей ефект не проявлявся. На другу добу пророщування насіння в умовах модельної посухи активність амілази підвищувалася, при цьому вплив на неї праймінгу насіння НПН та метиленового синього нівелювався (рис. 3).

Вміст сумісних осмолітів у пагонах проростків тритикале за дії високої температури, модельної посухи, донора та скавенджера NO. Цукри і пролін є основними органічними осмолітами рослинних клітин. При пророщуванні насіння за високої температури загальний вміст розчинних вуглеводів у пагонах проростків знижувався (рис. 4, А). Обробка насіння донором нітроген оксиду азоту НПН повністю усувала негативний вплив високотемпературного стресу на вміст цукрів у пагонах, а скавенджер NO метиленовий синій нівелював дію донора нітроген оксиду.

При пророщуванні насіння за умов осмотичного стресу вміст цукрів у пагонах проростків значно знижувався порівняно з контролем (рис. 4, А). Однак обробка насіння донором NO НПН підвищувала вміст цукрів у пагонах під час осмотичного стресу до рівня контролю. Такий ефект значною мірою нівелювався у присутності скавенджера NO метиленового синього.

Дія високої температури при пророщуванні насіння тритикале викликала підвищення вмісту проліну в пагонах проростків (рис. 4, В). У проростках, вирощених із насіння, праймованого донором нітроген оксиду азоту НПН, такий ефект виявлявся слабше. При цьому в присутності скавенджера NO метиленового синього інгібувальний вплив донора нітроген оксиду азоту на накопичення проліну в пагонах був менш помітним.

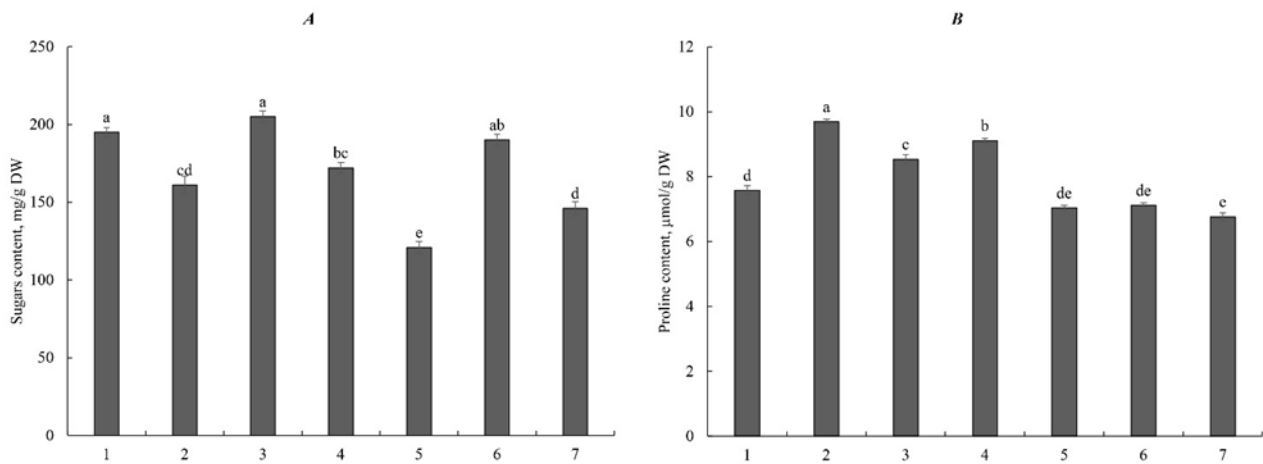


Рис. 4. Вміст цукрів (А) та проліну (В) у пагонах проростків тритикале (за: Shakhov et al., 2025b). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес + НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + НПН + метиленовий синій. Різні літери «а-е» означають величини з відмінностями, значимими при $p \leq 0.05$ за LSD-тестом Фішера.

В умовах модельної посухи вміст проліну в пагонах проростків тритикале не відрізнявся від контролю (рис. 4, В). При цьому праймінг насіння донором NO НПН або сумішшю донора нітроген оксиду та його скавенджера метиленового синього не впливав на вміст проліну в пагонах в умовах осмотичного стресу.

Вміст вторинних метаболітів у пагонах проростків тритикале за дії високої температури, модельної посухи, донора та скавенджера NO. Фенольні та поліфенольні (флавоноїдні) сполуки належать до мультифункціональних стресових метаболітів рослин, що виконують антиоксидантні, мембранопротекторні та частково осмопротекторні функції (Shomali et al., 2022; Qaderi et al., 2023). Пророщування насіння за високої температури призводило до зниження загального вмісту фенольних сполук у пагонах. Попередня обробка НПН або його сумішшю з метиленовим синім не впливала на цей ефект високої температури (рис. 5, А).

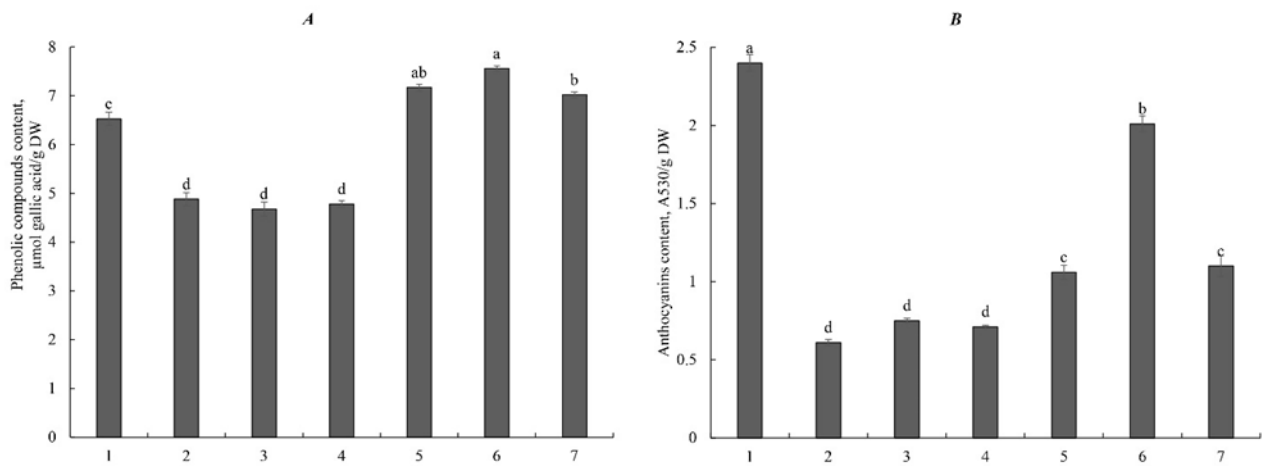


Рис. 5. Вміст фенольних сполук (А) та антоціанів (В) у пагонах проростків тритикале (за: Shakhov et al., 2025b). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес + НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + НПН + метиленовий синій. Різні літери «a-d» означають величини з відмінностями, значимими при $p \leq 0.05$ за LSD-тестом Фішера.

Пророщування насіння за умов модельної посухи, на відміну від високотемпературного стресу, викликало деяке підвищення загального вмісту фенольних сполук у пагонах. У пагонах проростків, отриманих з насіння, обробленого донором нітроген оксиду або його сумішшю зі скавенджером NO, спостерігалися деякі флуктуації кількості фенольних сполук, проте ці ефекти не були значимими при $p \leq 0.05$ (рис. 5, А).

При пророщуванні насіння в умовах дії високої температури спостерігалось сильне зниження вмісту антоціанів у пагонах (рис. 5, В). Попередня обробка насіння донором NO НПН або його сумішшю зі скавенджером нітроген оксиду метиленовим синім не впливала на прояв цього ефекту.

В умовах модельної посухи, як і за високих температур, спостерігалось зниження вмісту антоціанів у пагонах проростків (рис. 5, В). Однак попередня обробка донором NO НПН майже повністю знімала негативний вплив посухи на вміст антоціанів. У той самий час цей ефект донора оксиду азоту не виявлявся у присутності його скавенджера метиленового синього.

Вміст маркерів окиснювального стресу в пагонах проростків тритикале за дії високої температури, модельної посухи, донора та скавенджера NO. Тепловий стрес при пророщуванні насіння тритикале викликав суттєве підвищення вмісту гідроген пероксиду в пагонах (рис. 6, А). Праймінг насіння НПН повністю запобігав спричинюваному високою температурою збільшенню кількості H_2O_2 в пагонах. У присутності скавенджера NO метиленового синього вплив донора нітроген оксиду на кількість гідроген пероксиду був значно слабшим.

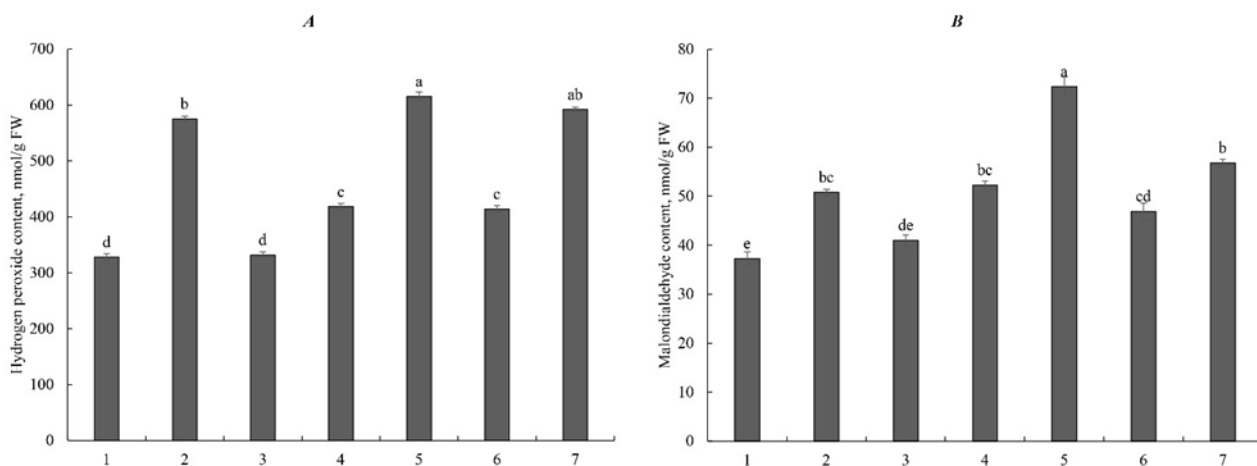


Рис. 6. Вміст гідроген пероксиду (А) та малонового діальдегіду (В) у пагонах проростків тритикале (за: Shakhov et al., 2025). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес + НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + НПН + метиленовий синій. Різні літери «а-d» означають значення з відмінностями, значимими при $p \leq 0.05$ за LSD-тестом Фішера.

При пророщуванні насіння в умовах модельної посухи кількість H_2O_2 у пагонах виявилася вдвічі вищою, ніж у контролі (рис. 6, А). При цьому обробка насіння НПН усувала вплив посухи на вміст гідроген пероксиду в пагонах. У той же час у випадку обробки сумішшю НПН і скавенджера нітроген оксиду азоту метиленового синього вміст H_2O_2 в пагонах був таким самим високим, як і у варіанті із посухою.

Пророщування насіння за високої температури призводило до підвищення вмісту в пагонах одного з важливих маркерів окислювального стресу – продукту ПОЛ МДА (рис. 6, В). Праймінг насіння донором нітроген оксиду значно пом'якшував цей ефект. При цьому в присутності скавенджера оксиду азоту метиленового синього обробка НПН не запобігала розвитку окислювального стресу, спричинюваного високою температурою.

Більш значне, ніж за високої температури, накопичення МДА в пагонах спостерігали за умов модельної посухи (рис. 6, В). У цьому випадку праймінг НПН так само запобігав накопиченню маркера окислювального стресу в пагонах. У той же час в присутності скавенджера NO захисний ефект його донора значно зменшувався.

Аналіз головних компонент. Результати аналізу головних компонент (РСА) показують, що РС1 пояснює 52,8% дисперсії, тоді як РС2 пояснює 33,8% (рис. 7). У позитивній частині РС1 розташувалися контрольний варіант, варіант з осмотичним стресом у поєднанні з обробкою НПН, а також варіант з осмотичним стресом у поєднанні з праймінгом насіння сумішшю НПН і метиленового синього, проте останній майже на осі РС2, що вказує на його значно менший зв'язок з РС1. Змінні, що характеризують проростання насіння, а також вміст антоціанів несуть сильно

виражене позитивне навантаження на PC1. Показники активності амілази, вмісту цукрів, фенольних сполук і води в проростках також перебувають у позитивній частині PC1, проте їх зв'язок з PC1 менш виражений.

У від'ємній частині PC1 опинилися варіанти з тепловим стресом, його поєднанням з обробкою насіння комбінацією НПН і метиленовим синім, а також варіанти з осмотичним стресом у поєднанні з праймінгом насіння сумішшю НПН і метиленового синього та тепловим стресом у поєднанні з обробкою НПН. Однак останні два варіанти розташовані поблизу осі PC2, що свідчить про їхній менший зв'язок з PC1. Негативне навантаження на PC1 несуть змінні, що характеризують інтенсивність окиснювального стресу (вміст у пагонах проростків H_2O_2 і МДА), а також вміст проліну та нітроген оксиду.

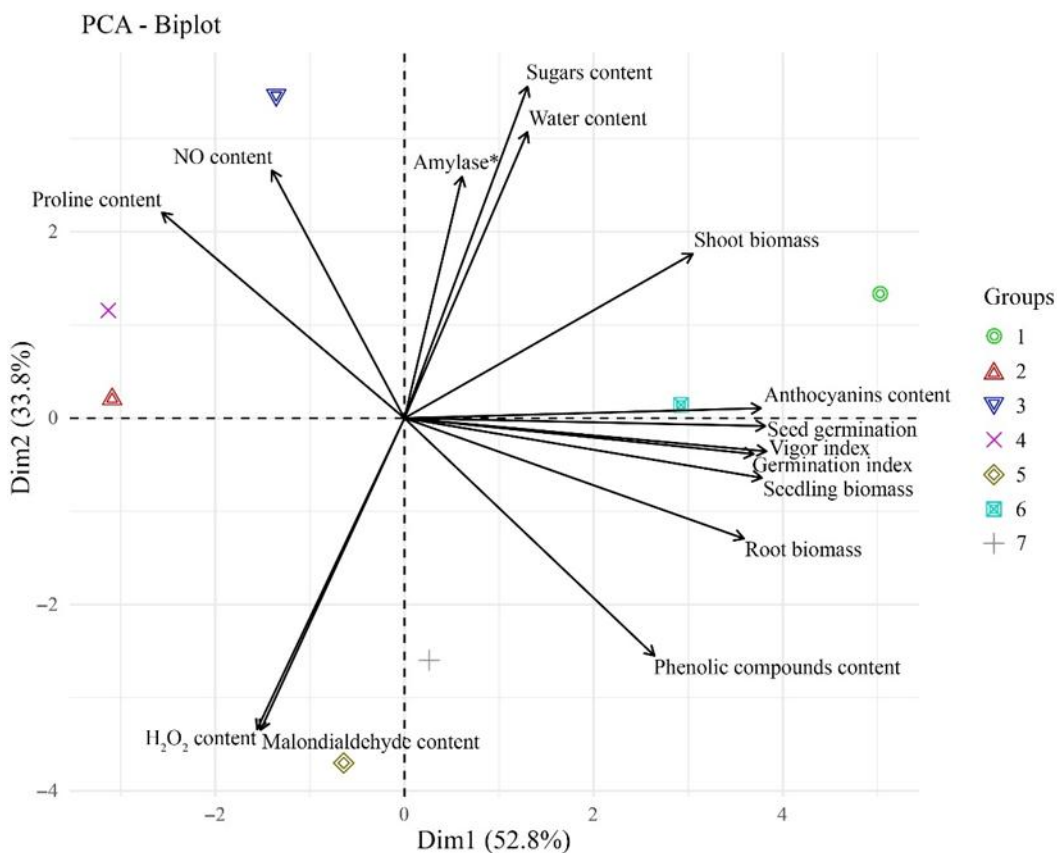


Рис. 7. Аналіз головних компонент за дії на проростаючі зернівки тритикале теплового і осмотичного стресів, донора нітроген оксиду НПН, скавенджера NO метиленового синього та поєднання факторів (за: Shakhov et al., 2025b). 1 – контроль; 2 – тепловий стрес; 3 – тепловий стрес + НПН; 4 – тепловий стрес + НПН + метиленовий синій; 5 – осмотичний стрес; 6 – осмотичний стрес + НПН; 7 – осмотичний стрес + НПН + метиленовий синій. * При розрахунках використано дані з активності амілази через 24 год з моменту пророщування зернівок.

Що стосується PC2, більшість варіантів експерименту, включаючи контроль, перебували в її позитивній частині, в негативній частині розташувалися тільки

варіанти з осмотичним стресом і його поєднанням з обробкою насіння сумішшю НПН і метиленового синього. Значне позитивне навантаження на РС2 несуть такі показники, як активність амілази в зернівках, вміст у пагонах цукрів, води, NO та проліну. У той же час негативне навантаження на РС2 чітко зумовлене такими показниками, як маркери окиснювального стресу, і невеликою мірою величинами вмісту фенольних сполук і біомаси коренів.

Слід виділити найпомітніші зв'язки ефектів донора нітроген оксиду з певними біохімічними показниками. Так, вектор вмісту антоціанів вказує на значний зв'язок із ефектами донора NO НПН при осмотичному (але не тепловому) стресі (рис. 7). Вектори активності амілази і вмісту цукрів, а також вмісту ендogenous нітроген оксиду вказують на важливу роль цих показників у варіанті з дією НПН при тепловому стресі і менш тісний зв'язок з дією донора NO за дії модельної посухи. З варіантами, що розташовані в лівій стороні графіка, з дією високої температури і особливо посухи пов'язані вектори, що відображають показники окиснювального стресу – вміст гідроген пероксиду водню і МДА. Слід зазначити, що групи варіантів з дією НПН спільно зі скавенджером NO метиленовим синім на фоні впливу модельної посухи або високої температури розташовувалися близько до відповідних груп з дією самих стрес-факторів, що вказує на усунення протекторних ефектів донора NO НПН (рис. 7).

ПІДСУМКИ

Показано позитивний вплив праймінгу зернівок пшениці донорами нітроген оксиду НПН і L-аргініну (субстрат ферменту, подібного до NO-синтази тварин) на їх проростання за умов модельної посухи. Водночас ефекти НПН усувалися в присутності скавенджера NO метиленового синього, що вказує на специфічність дії НПН саме як донора NO. В цей же час L-валін, на відміну від L-аргініну, не впливав на процес проростання зернівок і накопичення біомаси проростків.

Вперше показано посилення праймінгом донором NO проростання насіння та росту проростків тритикале за умов теплового та осмотичного стресів. Складовими ефектів донора NO є підвищення активності амілази в зернівках і, як наслідок, посилення накопичення розчинних вуглеводів у пагонах, що сприяє зменшенню зневоднення тканин у стресових умовах. Ще однією помітно вираженою стрес-протекторною реакцією, що стимулюється нітроген оксидом в умовах посухи, є підтримання в проростках пулу антоціанів, що мають високу антиоксидантну активність. Про позитивний вплив праймінгу насіння тритикале НПН на антиоксидантну систему проростків свідчить і усунення дією донора нітроген оксиду накопичення в них гідроген пероксиду та МДА в умовах теплового та осмотичного стресів.

Протоколи методів досліджень можуть бути використані при аналізі стрес-протекторної дії інших сполук, які можна використовувати шляхом праймінгу зернівок. Для малих партій насіння праймінг донорами NO, зокрема НПН, не потребує спеціального обладнання і технічної адаптації. Такий прийом, зокрема,

може бути використаний для підвищення схожості насіння, що зберігається в банках генетичних ресурсів рослин. Водночас для масштабування методу праймінгу насіння зернових злаків НПН необхідні спеціальні технологічні розробки.

ЛІТЕРАТУРА

- Карпець Ю.В, Колупаєв Ю.Є, Дмитрієв О.П., 2017: Індукування синтезу NO в коренях проростків пшениці і розвитку їх теплостійкості екзогенними L-аргініном і нітрат. Доповіді НАН України. 7: 77–84. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2017.07.077>
- Anghla, L.C., Rehan, Das, S. et al., 2025: Assessment of seed priming for mitigating abiotic stress and improving growth of horticultural crops: a review. *Discov Appl Sci.* 7, 1423 <https://doi.org/10.1007/s42452-025-08054-2>
- Asgher M., Per T.S., Masood A., Fatma M., Freschi L., Corpas F.J., Khan N.A., 2017: Nitric oxide signaling and its crosstalk with other plant growth regulators in plant responses to abiotic stress. – *Environmental Science and Pollution Research*, 24: 2273–2285. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7947-8>
- Bailly C. 2004: Active oxygen species and antioxidants in seed biology. *Seed Science Research*, 14:93-107.
- Blum A., 2014: The abiotic stress response and adaptation of triticale – A review. – *Cereal Research Communications*, 42(3): 359–375. <https://doi.org/10.1556/CRC.42.2014.3.1>
- Bobo-García G., Davidov-Pardo G., Arroqui, C., Vírveda, P., Marín-Arroyo, M. R., Navarro, M., 2015: Intra-laboratory validation of microplate methods for total phenolic content and antioxidant activity on polyphenolic extracts, and comparison with conventional spectrophotometric methods. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95(1): 204–209. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6706>
- Brouquisse R., 2019: Multifaceted roles of nitric oxide in plants. *Journal of Experimental Botany*, 70(17): 4319–4322. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz352>
- Ciacka K., Staszek P., Sobczynska K., Krasuska U., Gniazdowska A., 2022: Nitric oxide in seed biology. *International Journal of Molecular Sciences*, 23: 14951. <https://doi.org/10.3390/ijms232314951>
- Dey P., Pattanaik D., Mohapatra D., Saha D., Dash D., Mishra A., Priyadarshineed L., Singha A., Swainc P., Baigc M.J., Kherawate B.S., Chungf S.-M., Kumarf M., Badua M., Singhalg R.K., Gaikwadh D., M. Khani N., Manohar S., Kesawat M.S., 2024: Gasotransmitters signaling and their crosstalk with other signalling molecules under diverse stress conditions in plants. *South African Journal of Botany*, 169: 119–133. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2024.03.041>

- Duan P., Ding F., Wang F., Wang B.S., 2007: Priming of seeds with nitric oxide donor sodium nitroprusside (SNP) alleviates the inhibition on wheat seed germination by salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 33: 244–250.
- Gideon Onyekachi, O., Ogbonnaya Boniface, O., Felix Gemlack, N., Nicholas, N., (2019). The Effect of Climate Change on Abiotic Plant Stress: A Review. In *Abiotic and Biotic Stress in Plants*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.8268>
- Jatana B.S., Grover S., Ram H., Baath G.S., 2024: Seed priming: Molecular and physiological mechanisms underlying biotic and abiotic stress tolerance. *Agronomy*, 14: 2901. <https://doi.org/10.3390/agronomy14122901>
- Jiménez-Arias D., Carrillo-Perdomo E., García-Machado F.J., Luis Jorge J.C., 2017: Borges A.A. Priming Crops to Cope with Stress: Advances in Seed-Priming Approach. *Agricultural Research Updates*. Nova Science Publishers, Inc., V. 15. P. 1-31.
- Kolbert Z., Feigl G., Freschi L., Poór P., 2019: Gasotransmitters in action: Nitric oxide – ethylene crosstalk during plant growth and abiotic stress responses. *Antioxidants*, 8: 167. <https://doi.org/10.3390/antiox8060167>
- Kolupaev Y.E., Karpets Y.V., Shkliarevskiy M.A., Yastreb T.O., Plohovska S.H., Yemets A.I., Blume Y.B., 2022c: Gasotransmitters in plants: mechanisms of participation in adaptive responses. *The Open Agriculture Journal*, 16(Suppl-1, M5): e187433152207050. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2207050>
- Kolupaev Y.E., Kokorev A.I., Kobyzeva L.N., Sakhino T.V., Barabolia O., Yastreb T.O., 2025: Priming with NO donor sodium nitroprusside to activate germination and reduce oxidative damage in aged wheat and triticale seeds. *Agriculture and Forestry*, 71(1): 07–26. <https://doi:10.17707/AgricultForest.71.1.01>
- Lozano-Juste J., Colom-Moreno R., Leon J., 2011: In vivo protein tyrosine nitration in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 62(10): 3501–3517. <https://doi.org/10.1093/jxb/err042>
- Mazahar S., Raina R., 2023: Influence of gasotransmitters on the physiology of plants with respect to abiotic stress tolerance. In: Fatma M., Sehar Z., Khan N.A. (eds), *Gasotransmitters Signaling in Plant Abiotic Stress*. *Signaling and Communication in Plants*: 17–30. Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-30858-1_2
- Monajjem S., Soltani E., Zainali E., Esfahani M., Ghaderi-Far F., Chaleshtori M.H., Rezaei A., 2023: Seed priming improves enzymatic and biochemical performances of rice during seed germination under low and high temperatures. *Rice Science*, 30: 335–347. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2023.03.012>

- Nogués S., Baker N.R., 2000: Effects of drought on photosynthesis in Mediterranean plants grown under enhanced UV-B radiation. *Journal of Experimental Botany*, 51(348): 1309–1317. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.348.1309>
- Paparella S., Araújo S.S., Rossi G., Wijayasinghe M., Carbonera D., Balestrazzi A., 2015: Seed priming: State of the art and new perspectives. *Plant Cell Reports*, 34(8): 1281–1293. <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1784-y>
- Rajjou L., Duval M., Gallardo K., Catusse J., Bally J., Job C., Job D., 2012: Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology*, 63: 507–533. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105550>
- Rhaman M.S., 2025: Seed Priming before the sprout: Revisiting an established technique for stress-resilient germination. *Seeds*, 4: 29. <https://doi.org/10.3390/seeds4030029>
- Sagisaka S., 1976: The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*, – *Plant Physiology*, 57(2): 308–309. <https://doi.org/10.1104/pp.57.2.308>
- Saha D., Choyal P., Mishra U.N., Dey P., Bose B., Prathibha M.D., et al. 2022: Drought stress responses and inducing tolerance by seed priming approach in plants. *Plant Stress*. 3:100066.
- Shakhov I.V., Yastreb T.O., Sakhno T.V., Kolupaev Y.E. Involvement of nitric oxide in γ -aminobutyric acid-induced cellular mechanisms of wheat seedling adaptation to water deficit. *Cytol. Genet.* 2025a. 59, 580–595 <https://doi.org/10.3103/S0095452725060106>
- Shakhov I.V., Yastreb T.O., Taraban D.A., Oboznyi A.I., Shkliarevskiy M.A., Ryabchun N.I., Kolupaev Yu.E., 2025b: Activation of triticale grain germination under high temperature and simulated drought by nitric oxide donor and its relationship with carbohydrate metabolism and resistance to oxidative stress. *Botanica*, 31(4): 155–175. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2025.4.2>
- Signorelli S., Considine M.J., 2018: Nitric oxide enables germination by a four-pronged attack on ABA-induced seed dormancy. *Frontiers in Plant Science*, 9: 296. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00296>
- Verma, N., Prasad S.M., 2023: Gasotransmitters signalling in plants under abiotic stress: An overview. – In: Fatma M., Sehar Z., Khan N.A. (eds), *Gasotransmitters Signaling in Plant Abiotic Stress. Signaling and Communication in Plants*: 1–16. Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-30858-1_1
- Yastreb T.O., Kokorev A.I., Dyachenko A.I., Shevchenko M.V., Marenych M.M., Kolupaev Yu.E., 2024: Indices of carbohydrate metabolism and antioxidant system state during germination of aged wheat and triticale seeds treated with H₂S donor. *Ukr. Biochem. J.* 96(5): 79-95. <https://doi.org/10.15407/ubj96.05.079>

- Yastreb T.O., Shkliarevskiy M.A., Kolupaev Yu.E., 2025: Quantitative determination of amylase activity in germinating cereal grains using agar plates and ImageJ software. *Botanica*, 31(2): 54–63. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2025.2.1>
- Verma, N., Prasad S.M., 2023: Gasotransmitters signaling in plants under abiotic stress: An overview. – In: Fatma M., Sehar Z., Khan N.A. (eds), *Gasotransmitters Signaling in Plant Abiotic Stress. Signaling and Communication in Plants*: 1–16. Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-031-30858-1_1
- Yemets A.I., Karpets Y.V., Kolupaev Y.E., Blume Y.B., 2019: Emerging technologies for enhancing ROS/RNS homeostasis. – In: Hasanuzzaman M., Fotopoulos V., Nahar K., Fujita M. (eds), *Reactive oxygen, nitrogen and sulfur species in plants: Production, metabolism, signalling and defense mechanisms*, 2: 873–922. Chichester. <https://doi.org/10.1002/9781119468677.ch39>
- Zhou X., Joshi S., Khare T., Patil S., Shang J., Kumar V., 2021: Nitric oxide, crosstalk with stress regulators and plant abiotic stress tolerance. *Plant Cell Reports*, 40: 1395–1414. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02705-5>
- Zhou B., Guo Z., Xing J., Huang B., 2005: Nitric oxide is involved in abscisic acid-induced antioxidant activities in *Stylosanthes guianensis*. *Journal of Experimental Botany*, 56: 3223–3228. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri319>

ЗМІСТ

ВСТУП.....	3
ОБ’ЄКТИ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ.....	5
ПРИКЛАДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ДІЇ ДОНОРІВ НІТРОГЕН ОКСИДУ НА ПРОРОСТАННЯ ЗЕРНВОК ЗЛАКІВ І РІСТ ПРОРОСТКІВ ЗА СТРЕСОВИХ УМОВ.....	7
Вплив донорів NO нітропрусида натрію та L-аргініну на проростання зернівок пшениці за умов осмотичного стресу.....	7
Вплив донора NO НПН на проростання зернівок тритикале і ріст проростків за умов теплового і осмотичного стресів.....	8
ПІДСУМКИ	18
ЛІТЕРАТУРА.....	19

ПРАЙМІНГ НАСІННЯ ЗЕРНОВИХ ЗЛАКІВ
ДОНОРАМИ НІТРОГЕН ОКСИДУ ДЛЯ ПІДВИЩЕННЯ ЇХ СТІЙКОСТІ ДО ДІЇ
АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ
Науково-методичні рекомендації