

Н. Г. Аверина¹, Р. А. Щербаков¹, Е. Л. Недведь¹, И. Н. Минков²¹*Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь*²*Пловдивский университет, Пловдив, Республика Болгария***ВЛИЯНИЕ НИТРОПИРИНА НА ПОВЫШЕНИЕ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE* L.)**

Изучено влияние Нитропирина® (НП), представляющего собой смесь кофакторов ключевого фермента ассимиляции неорганического азота – нитратредуктазы (НР), на активность фермента в 7-дневных проростках ячменя, выращиваемых на поверхности воды, при возрастании содержания НР-белка, а также в условиях засоления, создаваемого NaCl. Выращивание растений на растворах НП увеличивало общую активность НР на 21 %, а ее активную форму – на 76 %. Субстратная индукция НР с помощью KNO₃ (20 мМ), приводящая к возрастанию содержания НР-белка, повышала в присутствии НП активность НР в среднем на 60 %, что может свидетельствовать о лимитировании активности НР на уровне ее кофакторов как в норме, так и при увеличении содержания фермента. В присутствии KNO₃ и активатора НР (экзогенной 5-аминолевулиновой кислоты) НП способствовал формированию высокой солеустойчивости растений ячменя, выращиваемых на растворах NaCl (150 мМ), на ранних стадиях их вегетации, что проявлялось в стимуляции ростовых процессов, повышении активности НР и содержания пролина, а также в снижении уровня АФК, детектируемом по способности растений генерировать супероксид анион-радикал.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, potassium nitrate, 5-аминолевулиновая кислота, Нитропирин®, нитратредуктаза, пролин, супероксид анион-радикал.

N. G. Averina¹, R. A. Sherbakov¹, E. L. Nedved¹, I. N. Minkov²¹*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*²*Plovdiv University, Plovdiv, Republic of Bulgaria***NITROPIRIN CONTRIBUTES TO THE ENHANCEMENT OF PLANT SALT TOLERANCE OF BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.)**

The influence of Nitropirin® (NP), which is a mixture of the key enzyme cofactors of assimilation of inorganic nitrogen-nitrate reductase (NR) on enzyme activity in 7-day barley grown on the surface of the water, in the face of increasing male-content protein as well as in conditions of salinity produced by NaCl were investigated. Growing plants on solutions of NP increased general activity NR on 21 % and its active form at 76 %. Substrate induction NR using KNO₃ (20 mm), leading to increased male-content of protein, increased in the presence of the NP NR activity an average of 60 %, which may indicate a limit the HP activity at the level of its cofactors as normal and when you increase the enzyme content. In the presence of KNO₃ and HP Activator (exogenous 5-aminolevulinic acid) NP contributed to high salt tolerance of barley plants grown on NaCl solutions (150 mm), in the early stages of vegetation that was manifested in the stimulation of growth processes, increase the activity of NR and proline content, as well as in reducing AFC, detektiruemom on the ability of plants to generate the superoxide anion radical.

Keywords: *Hordeum vulgare*, нитрат калия, 5-аминолевулиновая кислота, Nitropirin®, nitrogen-nitrate reductase, proline, superoxide anion radical.

Введение. Азот является одним из важнейших элементов в питании растений. Его метаболизм лежит в основе метаболизма аминокислот и белков, влияющих на процессы органогенеза и роста растений. Несимбиотические растения получают азот из почвы, где он представлен в основном в виде нитратов. Первым и ключевым ферментом цепи восстановления нитратов до аммония, а затем до органических аминокислот является нитратредуктаза (НР, КФ1.6.6.1-3) [1]. Ее активность определяет скорость ассимиляции растением неорганического азота и оказывает существенное влияние на весь азотный метаболизм. Нитрат является не только субстратом, но и сигнальной молекулой, регулирующей экспрессию генов НР [2]. Предоставление растению нитрата приводит к увеличению количества транскриптов фермента и усилению синтеза его молекул *de novo* [3–5]. В качестве первичного донора электронов фермент использует НАДН, либо НАД(Ф)Н, а также переносчики электронов – ФАД-кофермент, геминное железо и молибденовый кофактор в виде уникального молибдоптерина [6]. В условиях субстратной активации

НР за счет синтеза новых молекул белка недостаток кофакторов может лимитировать активность молекул фермента [6].

НР является мишенью для действия различных стрессоров окружающей среды, таких как тепловой шок, тяжелые металлы, водный дефицит, а также засоление. Засоление является одним из основных абиотических факторов, действие которого приводит к угнетению роста и развития растений, снижению их продуктивности. Повышение устойчивости растений к засолению пахотных земель – одна из ключевых задач современного сельскохозяйственного производства. Высокий уровень активности НР в солеустойчивых сортах по сравнению с чувствительными к засолению растениями [7] позволил сделать вывод, что этот фермент обеспечивает функционирование ряда механизмов, способствующих формированию солеустойчивости растений. Ранее нами показано, что субстратная активация НР с помощью KNO_3 приводит к возрастанию уровня экспрессии *Nar 1* гена НР, увеличению активности фермента и его содержания в растениях ячменя, выросших на растворе NaCl (150 мМ), что способствовало формированию солеустойчивости растений [8–10]. Добавление к раствору, содержащему NaCl и KNO_3 , экзогенной 5-аминолевулиновой кислоты (АЛК) – нового экологически чистого регулятора роста растений, индуктора накопления эндогенных цитокининов, стабилизатора ряда белков и антистрессора [11] привело к дополнительному увеличению количества мРНК гена *Nar 1* фермента, повышению активности и содержания НР, а также к улучшению ростовых характеристик растений ячменя [9, 10]. Повышение под действием KNO_3 и АЛК как содержания фермента, так и его активности указывает на обеспечение новых молекул белка источниками электронов и кофакторами. В процессе жизнедеятельности растений каждый из кофакторов может стать лимитирующим звеном и таким образом оказывать влияние на сборку активного фермента [6]. Не исключено, что при засолении растений и одновременной стимуляции синтеза ферментативного белка под действием KNO_3 и АЛК уровень эндогенных кофакторов не в полной мере обеспечивает сборку новых молекул активного фермента. Дополнительное предоставление растущим в условиях засоления растениям экзогенных кофакторов НР могло бы явиться одним из способов усиления активности фермента, более эффективной ассимиляции неорганического азота и возрастания солеустойчивости растений.

Болгарскими учеными разработан экологически чистый препарат НИТРОПИРИН® (НП), представляющий собой сочетание кофакторов НР и физиологически активных соединений [12]. Показано, что НП контролирует уровень нитрата в растениях бузины, фасоли, тыквы и кукурузы, повышает активность НР в растениях бузины и повышает ассимиляцию и превращение неорганического азота в аминокислоты, белки и фотосинтетические пигменты [12, 13].

Цель настоящего исследования – использование нитропирина как источника кофакторов НР для изучения его действия на активность фермента в растениях ячменя в норме и при субстратной активации фермента с помощью KNO_3 , а также в растениях ячменя, выращиваемых в условиях засоления в присутствии как субстрата, так и активатора НР – молекул экзогенной АЛК для повышения солеустойчивости растений.

Объекты и методы исследования. Семена ячменя (*Hordeum vulgare* L., сорт Гонар) проращивали в течение 2 сут в водопроводной либо дистиллированной воде, затем растения выращивали до 7–8-дневного возраста под белыми люминесцентными лампами ЛД-40 (160 мкмоль фотонов/(м²·с) при 25 °С в режиме 14 ч света/10 ч темноты на воде, а также на растворе NaCl (150 мМ) в присутствии субстрата НР – KNO_3 (5, 10, 20 мМ), активатора фермента – АЛК (4, 60, 80, 100 мг/л), а также разбавленного в 2 раза по сравнению с оригиналом [12] НП (1,0 мкМ никотинамида, 7,5 мкМ молибдата аммония, 0,6 мкМ мио-инозитола, 2,6 мкМ сукцината, 0,5 мкМ дифенилкарбамида, 5 нМ гиббереллина) либо при их отсутствии. При отборе проб верхние 0,5 см листьев пропускали и исследовали следующие участки длиной 1–2 см.

Активность НР определяли по скорости накопления нитритов согласно [14]. Общую активность НР определяли с буфером НЕРЕС-КОН, содержащем 5 мМ ЭДТА и 0,001 М меркаптоэтанол. При анализе активной формы НР вместо ЭДТА добавляли 10 мМ MgCl_2 . Содержание пролина определяли с помощью нингидринового реагента, используя описанный в работе [15] метод с применением калибровочной кривой. Генерацию супероксидных анион-радикалов (O_2^-) верхними отрезками листьев длиной 1 см определяли по восстановлению нитротетразолия синего согласно методу, описанному в работе [16].

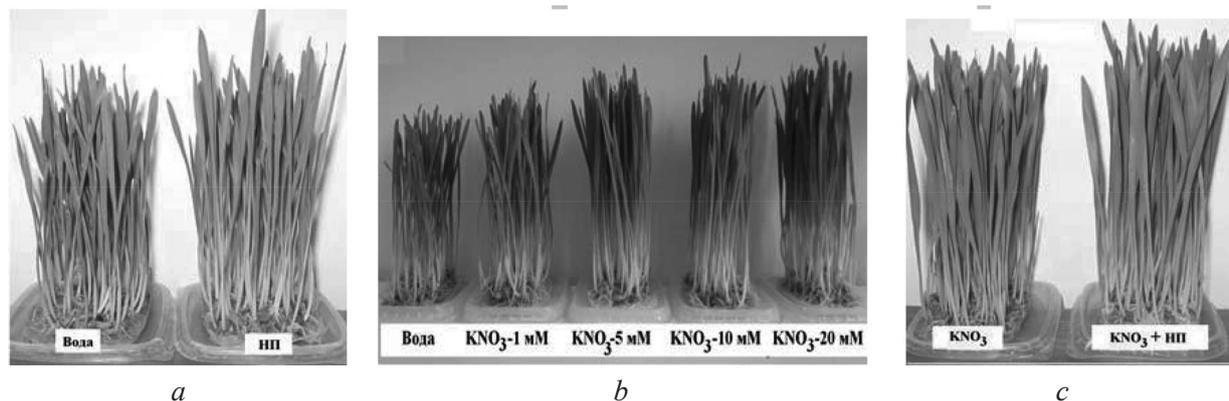


Рис. 1. Влияние KNO_3 (20 мМ) и НП на рост растений ячменя. Растения выращивали: *a* – в воде и растворе НП; *b* – в растворах KNO_3 (1, 5, 10 и 20 мМ); *c* – в растворе KNO_3 (20 мМ) с добавлением НП

Fig. 1. Influence of KNO_3 (20 mM) and of NP on growth of the barley plants. Seedlings were grown: *a* – in water and in NP solution, *b* – in KNO_3 solution, *c* – in KNO_3 solution with addition of NP

Приведены средние значения данных, полученных в результате 3–5 экспериментов, и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение. Прежде всего нами изучено влияние НП на активность НР в растениях ячменя, выращиваемых в воде, а также в условиях индукции фермента с помощью субстрата – KNO_3 . При добавлении НП к воде наблюдали незначительную стимуляцию роста растений ячменя по сравнению с водным контролем (рис. 1, *a*). По сравнению с контрольными растениями, выращенными на воде, активность НР в растениях, выращенных на растворе НП, составила 121 и 176 % соответственно для общей НР (+ЭДТА) и ее активной формы (+ $MgCl_2$) (табл. 1).

Т а б л и ц а 1. Влияние НП на активность НР в растениях ячменя, выращиваемых в воде (вода + НП) либо в растворе KNO_3 (20 мМ) с добавлением НП (KNO_3 + НП)

Table 1. Influence of NP on an activity of NR in barley plants grown in water (water + NP) or in KNO_3 solution (20 mM) with addition of NP (KNO_3 + NP)

Активность НР, мкмоль/(г сырого веса)·ч	№ опыта	Вода	Вода + НП	KNO_3	KNO_3 + НП
Общая,	1	0,282	0,353	8,071	14,660
	2	0,198	0,240	5,869	6,405
	3	0,655	0,781	4,709	8,640
Среднее		$0,378 \pm 0,141$ (100 %)	$0,458 \pm 0,165$ (121 %)	$6,216 \pm 0,986$ (100 %)	$9,901 \pm 2,465$ (159 %)
Активная форма	1	0,185	0,300	7,948	14,199
	2	0,063	0,160	5,275	6,069
	3	0,447	0,768	4,148	7,490
Среднее		$0,232 \pm 0,113$ (100 %)	$0,409 \pm 0,184$ (176 %)	$5,791 \pm 1,127$ (100 %)	$9,252 \pm 2,507$ (159 %)

Выращивание растений ячменя в условиях возрастания содержания субстрата НР – KNO_3 привело к дозозависимому возрастанию ростовых характеристик растений (рис. 1, *b*). По мере возрастания концентрации нитрата в среде выращивания наблюдали значительное увеличение как общей активности НР, так и ее активной формы. Так, в случае использования 20 мМ KNO_3 общая активность НР возросла в среднем в 16 раз (табл. 1). Ранее нами отмечалось увеличение количества транскриптов гена *Nar I* фермента с ростом концентрации нитрата в среде выращивания [5]. Увеличение количества транскриптов НР приводило и к усилению синтеза ее молекул *de novo* [3–5]. Добавление НП к раствору KNO_3 (20 мМ) приводило к усилению роста растений ячменя (рис. 1, *c*) и возрастанию как общей активности НР, так и ее активной формы

в среднем в 1,6 раза по сравнению с аналогичными показателями у растений, выращиваемых только на растворе KNO_3 (табл. 1).

Таким образом, показана положительная корреляция между ростом растений и количеством субстрата НР, определяющим ее активность, а также возрастание как общей активности НР, так и ее активной формы при добавлении к воде и раствору KNO_3 кофакторов фермента в виде НП. Это может свидетельствовать о лимитировании активности НР на уровне ее кофакторов как в норме, так и при возрастании содержания НР-белка.

Ранее нами установлено, что выращивание растений ячменя на растворе NaCl (150 мМ) приводит к подавлению роста растений, развития их корневой системы и незначительно сказывается на общей активности НР (90 %) и ее активной формы (96 %) по сравнению с таковыми у контрольных растений [8]. Добавление НП к раствору соли незначительно (на 5 %) увеличивало общую активность фермента и на 17–20 % его активную форму (рис. 2, *a*). Добавление НП к растворам соли, содержащим индуктор НР – KNO_3 (5, 10 и 20 мМ), увеличивало как общую активность фермента (на 5, 13 и 16 %), так и его активную форму (на 17, 20 и 31 %) (рис. 2, *a*).

Увеличение активности НР под действием НП в присутствии NaCl (150 мМ) и KNO_3 (20 мМ) повышало солеустойчивость растений, что проявлялось в усилении их ростовых характеристик (рис. 2, *b*), а также в возрастании на 21 % содержания пролина по сравнению с аналогичными показателями у растений варианта « $\text{NaCl} + \text{KNO}_3$ » (рис. 3, *a*).

Экзогенная АЛК в присутствии индуктора НР (молекул KNO_3) также способствует повышению солеустойчивости растений ячменя, усиливая их ростовые процессы, а именно увеличивая высоту растений и ширину листовой пластинки, а также повышая количество пролина, транскриптов НР, ее активность и содержание НР-белка [9, 10, 17]. В табл. 2 представлены результаты одного из опытов, в котором растения выращивали индивидуально на растворе NaCl (150 мМ), либо на растворе NaCl с добавлением KNO_3 (20 мМ) или АЛК (40 и 60 мг/л), либо на растворе NaCl с добавлением и KNO_3 , и АЛК. Отчетливо видно, что сумма стимулирующих эффектов, оказываемых на НР индивидуальными веществами (KNO_3 и АЛК), равна эффекту, наблюдаемому при их совместном присутствии, причем при оценке активности как общей НР, так и ее активной формы (табл. 2). Совместный стимулирующий эффект двух индивидуальных веществ (аддитивный эффект) на активность НР указывает на независимые, но однонаправленные механизмы их действия, что подкрепляется данными о влиянии обоих соединений на экспрессию одного и того же гена фермента [5, 9, 10].

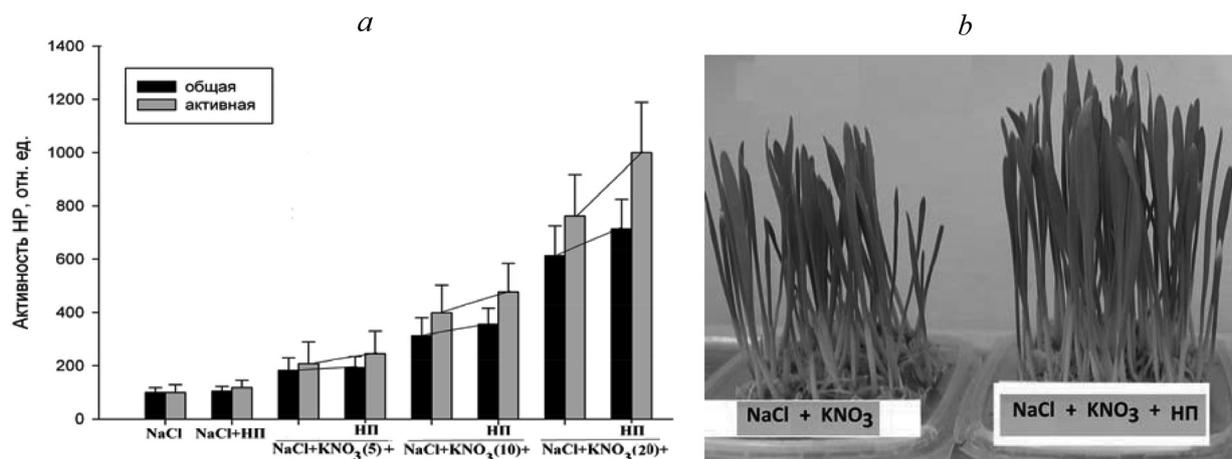


Рис. 2. Влияние НП на активность НР (*a*), а также на ростовые показатели (*b*) зеленых проростков ячменя, выращенных в растворах NaCl (150 мМ) с добавлением KNO_3 (5, 10 и 20 мМ) и НП. На рисунке (*b*) использовали 20 мМ KNO_3 . Линии на рисунке (*a*) соединяют столбцы соответствующих активностей вариантов « $\text{NaCl} + \text{KNO}_3$ » и « $\text{NaCl} + \text{KNO}_3 + \text{НП}$ »

Fig. 2. Influence of NP on NR activity (*a*), and growth (*b*) of green barley seedlings grown in NaCl (150 мМ) solution with addition of KNO_3 (5, 10 and 20 мМ) and NP. The lines in the figure (*a*) connect the columns of respective activities of variants « $\text{NaCl} + \text{KNO}_3$ » and « $\text{NaCl} + \text{KNO}_3 + \text{NP}$ »

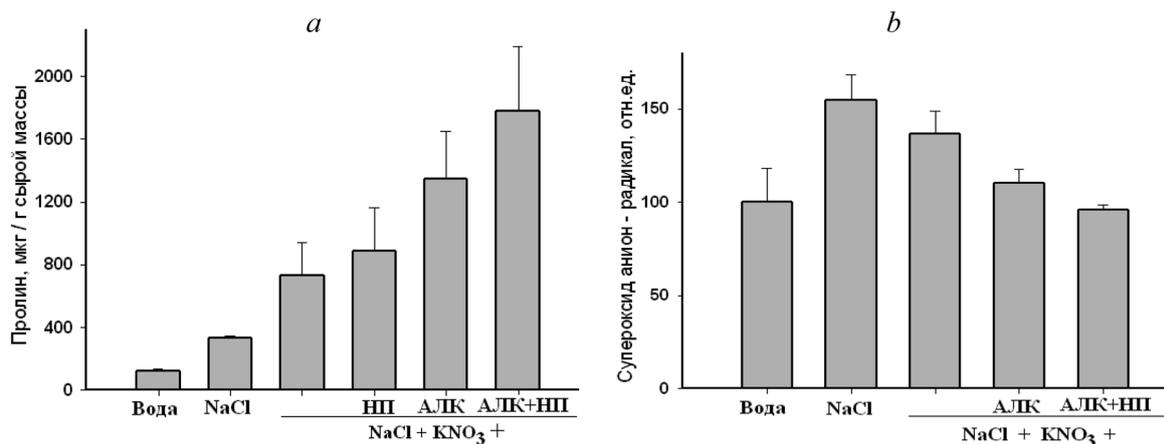


Рис. 3. Содержание свободного пролина (а) и способность к генерации супероксид анион-радикала (b) в растениях ячменя, выращенных в воде, растворе, содержащем 150 мМ NaCl с добавками 20 мМ KNO₃, НП, 80 мг/л АЛК, либо без добавок

Fig. 3. The content of free proline (a) and ability to generate superoxide anion-radical (b) in barley plants grown in water, in 150 mM NaCl solution with or without addition of 20 mM KNO₃, 80 mg/l ALA and NP

Добавление НП к солевому раствору, содержащему 150 мМ NaCl, индуктор (KNO₃) и активатор экспрессии гена НР (АЛК), приводящее к увеличению количества транскриптов и содержания НР-белка, способствовало повышению солеустойчивости растений, что проявилось в увеличении содержания в них антистрессора пролина (на 32 % по сравнению с вариантом «NaCl + KNO₃ + АЛК») (рис. 3, а). Увеличение содержания пролина под действием НП в условиях засоления растений может быть прямым следствием возрастания в них содержания молекул активной НР и, следовательно, способности ассимилировать неорганический азот, превращать его в глутаминовую кислоту и затем в пролин.

Содержание активных форм кислорода, оцениваемое по способности растений генерировать супероксид анион-радикал, возросло на 54 % в растениях варианта «NaCl» по сравнению с водным контролем (рис. 3, b). Последовательное добавление к солевому раствору KNO₃ (20 мМ), АЛК (80 мг/л) и наконец НП привело к постепенному снижению способности генерировать супероксид анион-радикал в растениях вариантов «NaCl + KNO₃», «NaCl + KNO₃ + АЛК» и «NaCl + KNO₃ + АЛК + НП» по сравнению с растениями, выращенными в растворе NaCl (рис. 3, b). Эти величины по сравнению с вариантом «NaCl» составили 89, 71 и 62 % соответственно.

Т а б л и ц а 2. Величина стимуляции активности НР в растениях ячменя, выращенных в растворе NaCl (150 мМ) с добавлением KNO₃ (20 мМ); экзогенной АЛК (40 и 60 мг/л); KNO₃ (20 мМ) + АЛК (40 мг/л); KNO₃ (20 мМ) + АЛК (60 мг/л) по сравнению с активностью фермента в растениях, выращенных в 150 мМ растворе NaCl (контроль – 100 %)

Table 2. Amount of stimulation (%) of NR activity in barley plants grown in NaCl solution (150 mM) with addition of KNO₃ (20 mM); exogenous ALA (40 and 60 mg/l); KNO₃ (20 mM) + ALA (40 mg/l); KNO₃ (20 mM) + ALA (60 mg/l) as compared with enzyme activity in plants grown in 150 mM NaCl solution (control – 100 %)

Вариант	Общая активность НР, %	Активная форма НР, %
NaCl (150) – контроль	100	100
NaCl (150) + KNO ₃ (20)	173	202
NaCl (150) + АЛК (40)	38	58
Сумма индивидуальных эффектов KNO ₃ и АЛК	211	260
NaCl (150) + KNO ₃ (20) + АЛК (40)	242	252
NaCl (150) + KNO ₃ (20)	173	202
NaCl (150) + АЛК (60)	33	76
Сумма индивидуальных эффектов KNO ₃ и АЛК	206	278
NaCl (150) + KNO ₃ (20) + АЛК (60)	202	289

Заклучение. Таким образом, предоставление кофакторов НР в виде НП растениям, выращиваемым на воде, растворах KNO_3 , а также в условиях засоления, создаваемого NaCl в присутствии KNO_3 и/или АЛК, либо в их отсутствии, приводило к возрастанию как общей активности НР, так и ее активной формы, что указывает на лимитирование активности НР на уровне ее кофакторов при описанных выше условиях. Повышение активности НР в присутствии НП сопровождалось повышением содержания пролина, что при засолении растений уменьшало окислительный стресс, снижая способность растений генерировать супероксид анион-радикал. Таким образом, использование трех агентов – субстрата НР (KNO_3), экзогенной АЛК и кофакторов НР в виде НП – способствовало формированию высокой солеустойчивости растений ячменя на ранних стадиях их вегетации, проявившейся в стимуляции ростовых процессов, повышении активности ключевого фермента ассимиляции неорганического азота – НР, повышенном накоплении пролина и снижении уровня АФК, определяемом по способности растений генерировать супероксид анион-радикал.

Благодарность

Работа выполнена при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант № Б11МС-017).

Acknowledgement

Work supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (Project no. B11MS-017).

Список использованных источников

- Garg, S. K. Role and hormonal regulation of nitrate reductase activity in higher plants: a review / S. K. Garg // *Plant Sci. Feed.* – 2013. – Vol. 3. – P. 13–20.
- Foyer, C. H. Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants. / C. H. Foyer, M. Parry, G. Noctor // *J. Exp. Bot.* – 2003. – Vol. 54. – P. 585–593.
- Участвуют ли белки теплового шока в регуляции экспрессии гена нитратредуктазы *Agrostemma githago* L. при внезапном повышении температуры? / В. В. Кузнецов [и др.] // *Физиология растений.* – 1991. – Т. 38, № 5. – С. 970–979.
- Kende, H. Nitrate reductase in *Agrostemma githago*. Comparison of the inductive effects of nitrate and cytokinin / H. Kende, T. C. Shen // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1972. – Vol. 286. – P. 118–125.
- Bezaei, Z. Response of nitrate reductase to exogenous application of 5-aminolevulinic acid in barley plants / Z. Bezaei, R. A. Sherbakov, N. G. Averina // *J. of Plant Growth Regulation.* – 2014. – Vol. 33, N 309. – P. 745–750.
- Savidov, N. A. Regulation of Mo-cofactor, NADH- and NAD(P)H-specific nitrate reductase activities in the wild type and two nar-mutant lines of barley (*Hordeum vulgare* L.) / N. A. Savidov, B. I. Tokarev, S. H. Lips // *J. of Experim. Botany.* – 2013. – Vol. 48, N 309. – P. 847–855.
- Garg, N. Nitrate reductase activity in roots and leaves of chickpea cultivars under salt stress. / N. Garg, R. Singla // *Span. J. Agric. Res.* – 2005. – Vol. 3. – P. 248–252.
- Роль метаболизма азота в формировании солеустойчивости ячменя / Н. Г. Аверина [и др.] // *Физиология растений.* – 2014. – Т. 61, № 1. – С. 106–113.
- Bezaei, Z. Involvement of nitrate reductase in the ameliorating effect of 5-aminolevulinic acid on NaCl -stressed barley seedlings / Z. Bezaei, N. G. Averina, R. A. Sherbakov // *Acta Physiol. Plant.* – 2015. – Vol. 37, N 11. – P. 1–8.
- Аверина, Н. Г. Молекулярные механизмы регуляции нитратредуктазы экзогенной 5-аминолевулиновой кислотой в проростках ячменя, выращенных в условиях засоления хлоридом натрия / Н. Г. Аверина, З. Бейзаеи, Р. А. Щербаков // *Докл. нац. акад. наук Беларуси.* – 2015. – Т. 59, № 4. – С. 95–101.
- Аверина, Н. Г. Биосинтез тетрапирролов в растениях / Н. Г. Аверина, Е. Б. Яронская; Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т биофизики и клеточ. инженерии. – Минск: Беларус. навука, 2012. – 413 с.
- Средство за регулиране на нитратното съдържание в растенията : пат. BG 60673B1, Република България / И. С. Желязков, И. Н. Минков, П. И. Душкова, Е. К. Нешева. – Оpubл.: 29.12.1994.
- Influence of nitrotyrosine on the early stages of chlorophyll synthesis in wheat / V. T. Toneva [et al.] // *Bulg. J. Plant Physiol.* – 2002. – Vol. 28, N 1–2. – P. 92–98.
- Salinity-induced changes in two cultivars of *Vigna radiata*: responses of antioxidative and proline metabolism / K. Sumithra [et al.] // *Plant Growth Regul.* – 2006. – Vol. 50. – P. 11–22.
- Misra, N. Effect of salt stress on proline metabolism in two high yielding genotypes of green gram / N. Misra, A. K. Gupta // *Plant Sci.* – 2005. – Vol. 169. – P. 331–339.
- Необходимость образования супероксида для развития этиолированных проростков пшеницы / Б. Ю. Шорнинг [и др.] // *Биохимия.* – 2000. – Т. 65, № 12. – С. 1612–1617.
- Механизмы формирования устойчивости растений ячменя к солевому стрессу под действием 5-аминолевулиновой кислоты / Н. Г. Аверина [и др.] // *Физиология растений.* – 2010. – Т. 57, № 6. – С. 849–856.

References

- Garg S. K. Role and hormonal regulation of nitrate reductase activity in higher plants: a review. *Plant Science Feed*, 2013, vol. 3, pp. 13–20.
- Foyer C. H., Parry M., Noctor G. Markers and signals associated with nitrogen assimilation in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, 2003, vol. 54, pp. 585–593.

3. Kuznetsov V. V., Roshchupkin B. V., Kuznetsov V. V., Borisova N. N., Yatsenko I. A. Whether heat shock proteins in the regulation of nitrate reductase gene expression *Agrostemma githago* L. with a sudden rise in temperature? *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology], 1991, vol. 38, no. 5, pp. 970–979. (in Russian).
4. Kende H., Shen T. C. Nitrate reductase in *Agrostemma githago*. Comparison of the inductive effects of nitrate and cytokinin. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1972, vol. 286, pp. 118–125.
5. Beyzaei Z., Sherbakov R. A., Averina N. G. Response of nitrate reductase to exogenous application of 5-aminolevulinic acid in barley plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, vol. 33, no. 309, pp. 745–750.
6. Savidov N. A., Tokarev B. I., Lips S. H. Regulation of Mo-cofactor, NADH- and NAD(P)H-specific nitrate reductase activities in the wild type and two nar-mutant lines of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2013, vol. 48, no. 309, pp. 847–855.
7. Garg N., Singla R. Nitrate reductase activity in roots and leaves of chickpea cultivars under salt stress. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 2005, vol. 3, pp. 248–252.
8. Averina N. G., Beizai Z., Shcherbakov R. A., Usatov A. V. The role of nitrogen metabolism in the formation of the salt tolerance of barley. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology], 2014, vol. 61, no. 1, pp. 106–113. (in Russian).
9. Averina N. G., Beizai Z., Shcherbakov R. A. Involvement of nitrate reductase in the ameliorating effect of 5-aminolevulinic acid on NaCl-stressed barley seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, vol. 37, no. 11, pp. 1–8.
10. Averina N. G., Beizai Z., Shcherbakov R. A. Molecular mechanisms of regulation of nitrate reductase exogenous 5-aminolevulinic acid in barley grown in sodium chloride salinity conditions. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi* [Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus], 2015, vol. 59, no. 4, pp. 95–101. (in Russian).
11. Averina N. G., Yaronckaya E. B. Biosynthesis of tetrapyrroles in plants. Minsk, Belarusian science, 2012. 413 p. (in Russian).
12. Zhelyazkov I. S., Minkov I. N., Dushkova P. I., Nesheva E. K. Tool of regulation contents of nitrate in plant. Patent BG, no. 60673B1, 1994. (in Bulgarian).
13. Toneva V. T., Dimitrova S. D., Pavlova B. I., Minkov I. N. Influence of nitropryrine on the early stages of chlorophyll synthesis in wheat. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 2002, vol. 28, no. 1–2, pp. 92–98.
14. Sumithra K., Jutur P. P., Carmel B. D., Reddy A. R. Salinity-induced changes in two cultivars of *Vigna radiata*: responses of antioxidative and proline metabolism. *Plant Growth Regulation*, 2006, vol. 50, pp. 11–22.
15. Misra N., Gupta A. K. Effect of salt stress on proline metabolism in two high yielding genotypes of green gram. *Plant Science*, 2005, vol. 169, pp. 331–339.
16. Shorning B. Yu., Smirnova E. G., Yaguzhinskii L. S., Vanyushin B. F. The need for education for development of etiolated seedlings of superoxide wheat. *Biochemistry*, 2000, vol. 65, no. 12, pp. 1612–1617. (in Russian).
17. Averina N. G., Gritskevich E. R., Verhilovskaya I. V., Usatov A. V., Yaronckaya E. B. Mechanisms of formation of barley plant resistance to salt stress under the action of 5-aminolevulinic acid. *Fiziologiya rastenii* [Plant Physiology], 2010, vol. 57, no. 6, pp. 849–856. (in Russian).

Сведения об авторах

Аверина Наталья Георгиевна – гл. науч. сотрудник, профессор. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: averina@ibp.org.by.

Щербakov Ростислав Александрович – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: sherbakov@ibp.org.by.

Недведь Елена Леонардовна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nedved_e@tut.by.

Минков Иван – профессор, заведующий кафедрой. Пловдивский университет им. Паисия Хилендарски (ул. Цар Асен, 24, 4000, г. Пловдив, Болгария). E-mail: minkov@argon.acad.bg.

Для цитирования

Влияние нитропирина на повышение солеустойчивости растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) / Н. Г. Аверина [и др.] // Вес. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – № 2. – С. 33–39.

Information about the authors

Averina Nataliya Georgievna – Chief researcher, Professor. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: averina@ibp.org.by.

Sherbakov Rostislav Alexandrovich – Ph. D. (Biol.), Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: sherbakov@ibp.org.by.

Nedved Elena Leonardovna – Ph. D. (Biol.), Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nedved_e@tut.by.

Minkov Ivan N. – Professor, Head of the Department. Plovdiv University (24, Tsar Asen Str., 4000, Plovdiv, Republic of Bulgaria). E-mail: minkov@argon.acad.bg.

For citation

Averina N. G., Sherbakov R. A., Nedved E. L., Minkov I. N. Nitropirin contributes to the enhancement of plant salt tolerance of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Vestnyak Natsyonal'noi akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* [Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, biological series], 2017, no. 2, pp. 33–39.