



АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА В РЕАЛИЗАЦИИ ЗАЩИТНОГО ДЕЙСТВИЯ ОКСИДА АЗОТА НА РАСТЕНИЯ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА ВЛАГИ

Масленникова Д.Р., Безрукова М.В., Шакирова Ф.М.

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, Уфа, пр. Октября 71, 450054, E-mail: dishaoil@mail.ru

Резюме

Исследовали влияние донора оксида азота – нитропруссид натрия (sodium nitroprusside, SNP) – на рост и состояние компонентов антиоксидантной системы проростков пшеницы в условиях обезвоживания, моделируемого 12% ПЭГ. Выявлен защитный эффект предобработки 200 мкМ SNP на растения пшеницы, о чем свидетельствуют повышенное содержание глутатиона восстановленного (GSH), снижение стресс-индуцированного накопления МДА, и активности глутатион-S-трансферазы (GST), что отражается в поддержании высокого уровня ростовых процессов. Впервые показана роль белка агглютинина зародыша пшеницы (АЗП) в проявлении протекторного действия оксида азота на растения пшеницы в стрессовых условиях.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., оксид азота, нитропруссид натрия, агглютинин зародыша пшеницы, дефицит влаги, глутатион-S-трансфераза, глутатион, перекисное окисление липидов, показатели роста.

Цитирование: Масленникова Д.Р., Безрукова М.В., Шакирова Ф.М. Антиоксидантная система в реализации защитного действия оксида азота на растения пшеницы в условиях дефицита влаги // Биомика. 2020. Т.12(3). С. 318-323. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-18

© Авторы

ANTIOXIDANT SYSTEM IN IMPLEMENTING PROTECTIVE ACTION OF NITRIC OXIDE IN WHEAT PLANTS UNDER WATER DEFICIT

Maslennikova D.R., Bezrukova M.B., Shakirova F.M.

Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Russia, 450054, Ufa, Prospekt Oktyabrya, 71, E-mail: dishaoil@mail.ru

Resume

We studied the effect of a nitric oxide donor - SNP (sodium nitroprusside,) - on the growth and state of the components of the antioxidant system of wheat seedlings under conditions of dehydration modeled by 12% PEG. The protective effect of 200 μM SNP pretreatment on wheat plants was revealed, as evidenced by an increased content of reduced glutathione (GSH), a decrease in stress-induced accumulation of MDA, and glutathione S-transferase (GST) activity, which is reflected in maintaining a high level of growth processes. For the first time, the role of wheat germ agglutinin protein (WGA) in the manifestation of the protective effect of nitric oxide on wheat plants under stressful conditions is shown.

Key words: *Triticum aestivum* L., nitric oxide, sodium nitroprusside, wheat germ agglutinin, moisture deficiency, glutathione-S-transferase, glutathione, lipid peroxidation, growth indicators.

Citation: Maslennikova D.R., Bezrukova M.B., Shakirova F.M. Antioxidant system in implementing protective action of nitric oxide in wheat plants under water deficit. *Biomcs.* 2020. Vol. 12(3). P. 318-323. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-18 (In Russian)

© **The Authors**

Введение

Использование природных регуляторов роста для повышения продуктивности важнейших сельскохозяйственных культур является одним из актуальных и приоритетных направлений современного растениеводства. Одним из кандидатов на роль регулятора роста растений, обладающим ярко выраженным защитным эффектом, претендует молекула оксида азота (NO), интерес к которой как физиологов растений, так и биохимиков не ослабевает уже более двух десятков лет. NO является внутриклеточной сигнальной молекулой, вовлекаемой в регуляцию основных физиологических процессов на всех этапах онтогенеза растений, участвуя в регуляции прорастания семян, корнеобразования, гравитропизма, закрытия устьиц, цветения, созревания плодов, процессов старения [Мамаева и др. (Мамаева et al.), 2015]. Имеются сведения о способности NO повышать устойчивость растений к широкому спектру стрессовых воздействий биотической и абиотической природы [Nabi et al., 2019; Ding et al., 2020], однако механизмы, лежащие в основе защитного действия оксида азота на растения в полной мере не изучены.

Из литературы известно, что NO может проявлять антиоксидантное действие, регулируя активность СОД, пероксидазы [Liu et al., 2013], взаимодействуя с компонентами аскорбат-глутатионового комплекса [Shan et al., 2015]. Так взаимодействие оксида азота с GSH приводит образованию S-нитрозоглутатиона (GSNO), который рассматривается как донор молекулы NO, играет роль сигнальной молекулы в переключении с одного стресс-протекторных механизмов на другие, что в целом определяет стратегию выживания растений [Колупаев, Карпец (Kolupaev, Karpets), 2017]. Наряду с этим, имеются сведения о способности NO связываться с железом в составе гема фермента каталазы, это приводит к образованию трехвалентного железа, что предотвращает связывание пероксида водорода с ионом металла, ингибируя каталазную активность [Arora et al., 2015]. В неблагоприятных условиях, стресс индуцированный супероксид радикал образует с NO пероксинитрит (ONOO-) переизбыток которого приводит к развитию окислительного и нитрозативного стресса в растительной клетки [Arora et al., 2015; Asgher et al., 2017].

Таким образом, оксид азота может регулировать не только активацию, но и выключение антиоксидантной защиты растений [Arora et al., 2015; Колупаев, Карпец (Kolupaev, Karpets) 2017; Asgher et al., 2017]. Для изучения механизмов действия оксида азота на

растительные организмы применяют различные доноры NO, такие как диэтиламин-NONOаты (NONOаты), S-нитрозоглутатион, N-ацетилпеницилламин [Мамаева и др. (Мамаева et al.), 2015], в своих исследованиях мы использовали нитропруссид натрия (SNP). Следует отметить, что в литературе описывают концентрации SNP оказывающие только защитный эффект на разные виды растений. В ходе наших исследований была подобрана концентрация SNP - 200 мкМ, которая оказывала одновременно ростстимулирующий и ярко выраженный протекторный эффекты на растения пшеницы при воздействии 2% NaCl о чем судили по показателям роста, гормональному статусу и выходу электролитов из растительных тканей [Maslennikova et al., 2017].

Значительную роль в нейтрализации последствий окислительного стресса отводят низкомолекулярному антиоксиданту глутатиону и ферменту глутатион-S-трансферазе (GST) [Shan et al., 2015; Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019]. Ранее нами показано, что GSH и GST играют важную роль в проявлении физиологического ростстимулирующего эффекта 200 мкМ SNP на растения пшеницы [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019], что дает нам основание полагать их вовлечение в реализацию защитного действия SNP на растения пшеницы в условиях обезвоживания. Вместе с тем, ранее нами было показано, что лектин пшеницы - агглютинин зародыша пшеницы (АЗП) - в растениях участвует в стабилизации состояния антиоксидантной системы, предотвращая вызванное стрессом нарушение гомеостаза АФК и регулируя редокс-метаболизм пшеницы при обезвоживании [Bezrukova et al., 2008].

Целью работы являлась оценка защитного эффекта оксида азота на состояние антиоксидантной системы растений пшеницы в условиях дефицита влаги. Для этого проведен анализ длины корней растений пшеницы, содержание восстановленной формы глутатиона (GSH), эндогенного АЗП и МДА, активность GST в преобработанных и необработанных 200 мкМ SNP растений пшеницы входе воздействия 12% ПЭГ.

Материалы и методы

Объектом исследования служили проростки пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Салават Юлаев. Семена стерилизовали 96%-ным этанолом и проращивали на смоченной водопроводной водой фильтровальной бумаге при 21-23°C, 16-часовом фотопериоде и освещенности 320 мкмоль/(м²·с) ФАР.

3-суточные проростки изолировали от эндосперма, часть проростков инкубировали 24 ч на растворе 1.5%-ной сахарозы, содержащем в смеси 200 мкМ SNP, другую часть - только на 1.5%-ной сахарозе. Затем обработанные и необработанные SNP 4-суточные проростки подвергали воздействию 12%-го полиэтиленгликоля (ПЭГ), моделирующего условия нарушения водного режима. Контролем во всех вариантах опытов служили проростки, инкубированные на дистиллированной воде.

Содержание АЗП определяли с помощью иммуноанализа с использованием специфичных к АЗП кроличьих антител и меченых пероксидазой антикроличьих антител. Для этого навеску растительного материала гомогенизировали в жидком азоте и экстрагировали лектин 50 мМ HCl в течение часа при комнатной температуре, затем кислый экстракт нейтрализовали 1 М фосфатным буфером pH 7.2 (1:5) и в аликвоте полученного супернатанта определяли количество АЗП [Шакирова, Безрукова (Shakirova, Bezrukova), 1998]. Содержание восстановленного глутатиона, GSH, определяли с помощью спектрофлуорометрического метода основанного на получении флуоресцирующего продукта о-фталевого альдегида. Активность GST оценивали по скорости образования глутатион-S-конъюгатов между GSH и 1-хлор-2,4-динитробензолом, используя при 340 нм коэффициент молярной экстинкции 9.6 ($\text{mM}^{-1} \text{cm}^{-1}$) [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019]. Содержание белка определяли по методу Бредфорд [Bradford, 1976]. Об интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) судили по содержанию в проростках одного из конечных продуктов ПОЛ малонового диальдегида (МДА) применяя цветную

реакцию с тиобарбитуровой кислотой [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019].

Статистическую обработку данных проводили с помощью MS Excel. В таблице и рисунках представлены средние значения 3-5 биологических повторностей, указаны их стандартные ошибки среднего.

Результаты и их обсуждение

Нарушение водного режима, моделируемого 12% ПЭГ, приводило к развитию окислительного стресса, что отразилось в значительном двукратном падении содержания GSH (рис. 1а). Наряду со стресс-индуцированным истощением GSH, накопление АЗП также является вполне закономерным ответом растений на воздействие стресса (рис. 1б) и это подтверждается исследованиями, проведенными нами ранее. Стрессовые факторы разной природы вызывают в растениях пшеницы обратимое накопление АЗП, который является активным участником АБК-контролируемых реакций. Вместе с тем, нами показана способность предобработки АЗП с одной стороны кратковременно активировать СОД и H_2O_2 , с другой – предотвращать стресс-индуцированное нарушение гомеостаза АФК [Bezrukova et al., 2008], таким образом, выявлена способность лектина пшеницы регулировать редокс-метаболизм клеток при повреждающем действии обезвоживания. В ходе эксперимента (рис. 1) было выявлено, что предобработка SNP в течение 24 ч способствовала поддержанию уровня GSH и АЗП на уровне контрольных значений на протяжении всего опыта. Полученные результаты свидетельствуют о том, что наряду с GSH лектин пшеницы АЗП также может вовлекаться в реализацию защитного действия NO при дефиците влаги.

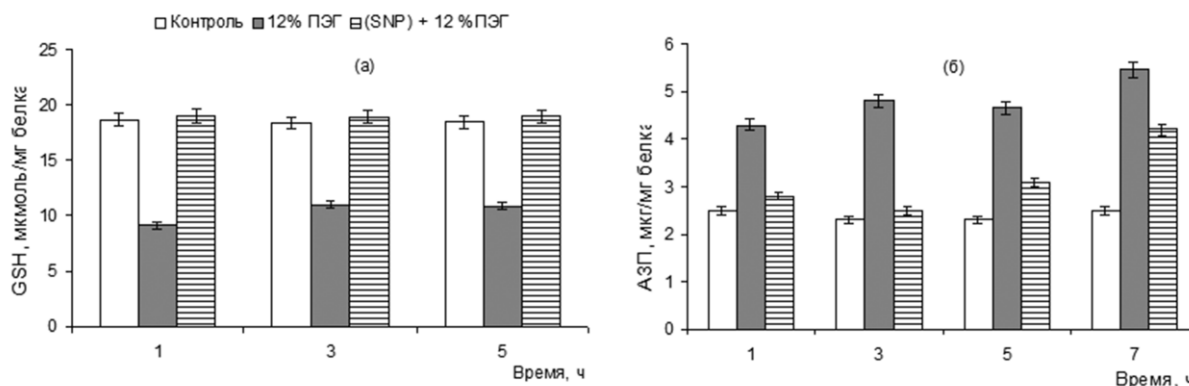


Рис. 1. Содержание GSH (а) и АЗП (б) в корнях 4-суточных предобработанных и необработанных 200 мкМ SNP растений пшеницы в ходе воздействия 12% ПЭГ. * 3-суточные проростки инкубировали 24 ч на среде, содержащей 200 мкМ SNP, далее подвергали воздействию 12% ПЭГ.

Fig. 1. The content of GSH (a) and WGA (b) in the roots of 4-day pre-treated and untreated 200 μ M SNP of wheat plants during exposure to 12% PEG. * 3-day-old seedlings were incubated 24 hours in a medium containing 200 μ M SNP and then exposed to 12% PEG.

Значительная роль в клеточных редокс-зависимых процессах принадлежит суперсемейству ферментов GST с молекулярной массой около 50 кДа, которые играют важную роль в защите клеточных

макромолекул от ряда токсичных соединений эндогенного и экзогенного происхождения, таких как ксенобиотики, гербициды, а также свободные радикалы [Калинина и др. (Kalinina et al.), 2014].

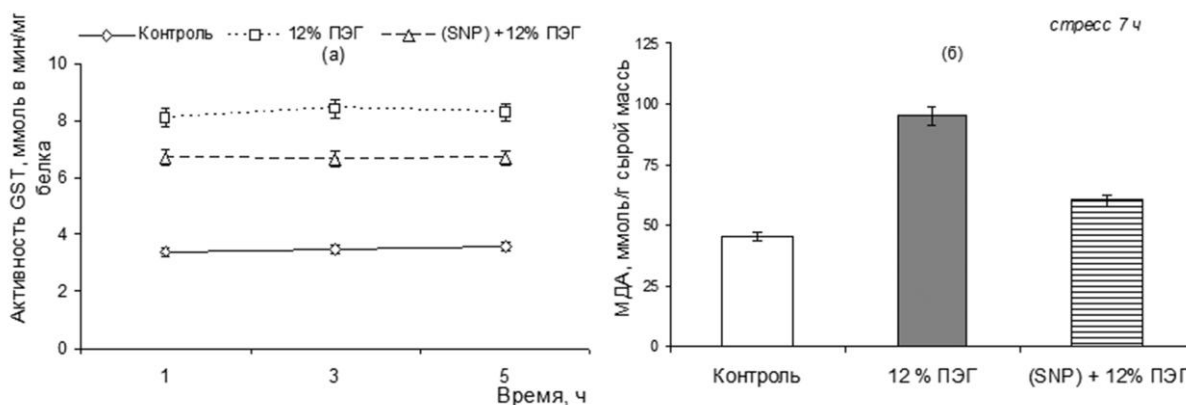


Рис. 2. Активность GST (а) и содержание МДА (б) в 4-суточных предобработанных и необработанных 200 мкМ SNP растений пшеницы в ходе воздействия 12 % ПЭГ.

Fig. 2. The activity of the GST (a) and the content of MDA (b) in the 4-day pre-treated and untreated 200 μ M SNP wheat plants during exposure to 12% PEG.

В условиях окислительного стресса активные формы кислорода индуцируют повышение активности GST, которые метаболизируют токсические продукты перекисного окисления липидов клеточных мембран, маркером развития которого является МДА. Воздействие 12% ПЭГ приводило к значительному, более чем двукратному повышению активности GST и накоплению МДА на протяжении всего опыта, что, свидетельствует о нарушении редокс-гомеостаза клетки и целостности мембранных структур (рис. 2). Предобработка растений SNP значительно снижала негативное действие стресса на мембранные структуры клетки, о чем свидетельствуют данные по активности GST и содержанию МДА (рис. 2).

Рост растений является интегральным показателем, характеризующим их физиологическое состояние и уровень адаптации к стрессовым факторам среды.

Сравнительный анализ длины корней необработанных и предобработанных SNP растений пшеницы продемонстрировал, что 7 ч воздействие 12%-ного ПЭГ приводило к значительному торможению роста проростков, вместе с тем предобработанные SNP подвергнутые стрессу растения характеризовались поддержанием интенсивности ростовых процессов на уровне контроля (рис. 3). Обсуждая полученные результаты,

необходимо отметить, что важный вклад в формирование SNP-индуцированной устойчивости пшеницы к дефициту влаги вносит его способность стабилизировать состояние антиоксидантной системы растительной клетки, в частности, регулировать содержание GSH и лектина пшеницы. Показанная ранее способность лектина пшеницы [Безрукова и др. (Bezrukova et al.), 2008] регулировать редокс-метаболизм при действии обезвоживания и выявленная в данной работе роль АЗП в спектре защитного действия SNP на растения пшеницы, свидетельствует об участии этого белка в реализации протекторного действия NO, важный вклад в формировании которого при стрессе вносит способность NO регулировать уровень АЗП и состояние основных компонентов антиоксидантной системы. Наряду с тем, что эти соединения способны регулировать редокс-статус клетки, они играют важную роль в регуляции прохождения клеточного цикла – митоза. Так GSH накапливается в ядре в начале G1-фазы и играет важную роль в сохранении редокс-статуса ядра [Калинина и др. (Kalinina et al.), 2014]. АЗП наряду со способностью активировать деление клеток апикальной меристемы корней злаков в норме способен нормализовать клетками прохождения фаз митоза и поддерживать митотический индекс на более высоком уровне при

стрессе [Безрукова и др. (Bezrukova et al.), 2016], что отражается в поддержании в целом более высокого уровня ростовых процессов (рис. 3).

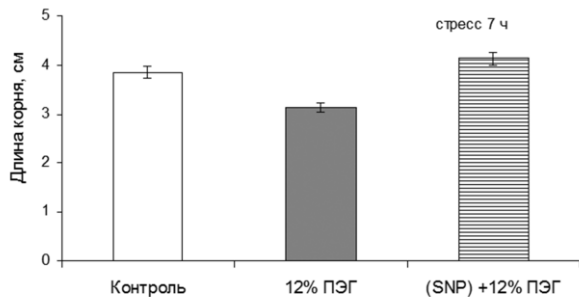


Рис. 3. Длина корней 4-суточных проростков пшеницы, предобработанных и необработанных SNP и подвергнутых воздействию 12% ПЭГ.
Fig. 3. The root length of 4 days of wheat seedlings pre-treated and untreated 200 μ M SNP wheat plants during exposure to 12% PEG.

Совокупность полученных данных свидетельствует об эффективности обработки растений 200 мкМ SNP с целью повышения устойчивости пшеницы к 12% ПЭГ и снижению стресс-индуцированного торможения роста, в формировании которого важный вклад вносит способность оксида азота регулировать содержание GSH, АЗП, МДА и активность глутатион-S-трансферазы.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (20-04-00904 а) частично в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А16-116020350029-1) с привлечением приборного парка ЦКП «Биомика» (Отделение биохимических методов исследований и нанобиотехнологии РЦКП «Агидель») и УНУ «КОДИНК».

Литература

1. Безрукова М. В., Фатхутдинова Р. А., Шакирова Ф. М. Защитное действие агглютинаина зародыша пшеницы на протекание митоза в корнях проростков *Triticum aestivum* при воздействии кадмия // Физиология растений. 2016. Т. 63(3). С. 382-389. doi: 10.7868/S0015330316030027
2. Калинина Е.В., Чернов Н.Н., Новичкова М.Д. Роль глутатиона, глутатионтрансферазы и глутаредоксина в регуляции редокс-зависимых процессов // Успехи биологической химии. 2014. Т. 54. С. 316-324.
3. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Роль сигнальных посредников и стрессовых гормонов в регуляции

антиоксидантной системы растений // Физиология растений и генетика. 2017. Т. 79(6). С.463-481

4. Мамаева А.С., Фоменков А.А., Носов А.В., Мошков И.Е., Мур Л.А. Холл М.А., Новикова Г.В. Регуляторная роль оксида азота у растений // Физиология растений. 2015. Т. 62. С. 459-474. doi: 10.7868/S0015330315040132
5. Масленникова Д.Р., Плотников А.А., Шакирова Ф.М. Сравнительный анализ физиологического действия оксида азота и 6-бензиламинопурина на состояние компонентов глутатионового комплекса в корнях проростков пшеницы // Агробиохимия. 2019. № 3. С. 37-43. doi: 10.1134/S0002188119030104
6. Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Изменение содержания АБК и лектина в корнях проростков пшеницы под влиянием 24-эпибрассинолида и засоления. Физиология растений. 1998. Т. 45. С. 451-455.
7. Arora D., Jain P., Singh N., Kaur, H., Bhatla, S.C. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants // Free Radical Res. 2016. V. 50(3). P. 291-303. doi: 10.3109/10715762.2015.1118473
8. Asgher M., Per T.S., Masood A., Fatma M., Freschi L., Corpas F. J., Khan N.A. Nitric oxide signaling and its crosstalk with other plant growth regulators in plant responses to abiotic stress // Environ Sci Pollut Res. 2017. V. 24. P. 2273-2285. doi: 10.1007/s11356-016-7947-8
9. Bezrukova M., Kildibekova A., Shakirova F. WGA reduces the level of oxidative stress in wheat seedlings under salinity // Plant Growth Regul. 2008. V. 54. P. 195-201. doi: 10.1007/s10725-007-9248-1
10. Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248-254.
11. Ding Y., Gardiner D.M., Kazan K. Regulators of nitric oxide signaling triggered by host perception in a plant pathogen // PNAS. 2020. V. 117(20). P. 11147-11157. doi: 10.1073/pnas.1918977117
12. Liu S., Dong Y.J., Xu L.L., Kong J., Bai X.Y. Roles of exogenous nitric oxide in regulating ionic equilibrium and moderating oxidative stress in cotton seedlings during salt stress // J. Soil Sci. Plant Nutr. 2013. V.13(4). P. 929-941. doi: 10.4067/S0718-95162013005000073.
13. Maslennikova D.R., Allagulova Ch.R., Fedorova K.A., Plotnikov A.A., Avalbaev A.M., Shakirova F. M Cytokinins contribute to realization of nitric oxide growth-stimulating and protective effects on wheat plants // Russian Journal of Plant Physiology. 2017. V. 64(5). P. 665-671. doi: 10.1134/S1021443717040094
14. Nabi R.B.C, Tayade R., Hussain A., Kulkarni K. P., Imran Q. M., B.-G. Mun, B-W Yun Nitric oxide regulates plant responses to drought, salinity, and heavy metal stress // Environmental and Experimental Botany. 2019. V.161. P. 120-133. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.02.003

15. Shan Ch., Zhou Y., M. Liu Nitric oxide participates in the regulation of the ascorbate-glutathione cycle by exogenous jasmonic acid in the leaves of wheat seedlings under drought stress // *Protoplasma*. 2015. V. 252. P. 1397–1405. doi: 10.1007/s00709-015-0756-y

References

1. Arora D., Jain P., Singh N., Kaur, H., Bhatla, S.C. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. *Free Radical Res.* 2016. V. 50(3). P. 291-303. doi: 10.3109/10715762.2015.1118473

2. Asgher M., Per T.S., Masood A., Fatma M., Freschi L., Corpas F. J., Khan N.A. Nitric oxide signaling and its crosstalk with other plant growth regulators in plant responses to abiotic stress. *Environ Sci Pollut Res.* 2017. V. 24. P. 2273-2285. doi: 10.1007/s11356-016-7947-8

3. Bezrukova M., Kildibekova A., Shakirova F. WGA reduces the level of oxidative stress in wheat seedlings under salinity. *Plant Growth Regul.* 2008. V. 54. P. 195–201. doi: 10.1007/s10725-007-9248-1

4. Bezrukova M., Fatkhutdinova R.A., Shakirova F. Zashhitnoe dejstvie agglyutinina zarodysha pshenicy na protekanie mitozy v kornyax prorostkov *Triticum aestivum* pri vozdejstvii kadmiya. *Fiziologiya rastenij.* 2016. T. 63(3). S. 382-389. doi: 10.7868/S0015330316030027

5. Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal. Biochem.* 1976. V. 72. P. 248-254.

6. Ding Y., Gardiner D.M., Kazan K. Regulators of nitric oxide signaling triggered by host perception in a plant pathogen. *PNAS.* 2020. V. 117(20). P. 11147-11157. doi: 10.1073/pnas.1918977117

7. Kalinina E.V., Chernov N.N., Novichkova M.D. «Rol' glutationa, glutationtransferazy i glutaredoksina v regulyatsii redoks-zavisimykh processov. *Uspexi biologicheskoy khimii.* 2014. V.54. S. 316-324.

8. Kolupaev Y.E., Karpets Y.V. «Rol' signal'nykh posrednikov i stressovykh gormonov v regulyatsii antioksidantnoj sistemy rastenij». *Fiziologiya rastenij i genetika.* 2017.V. 79(6). S. 463-481.

9. Liu S., Dong Y.J., Xu L.L., Kong J., Bai X.Y. Roles of exogenous nitric oxide in regulating ionic equilibrium and moderating oxidative stress in cotton seedlings during salt stress. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 2013. V.13(4). P. 929-941. doi: 10.4067/S0718-95162013005000073.

10. Mamaeva A.S., Fomenkov A.A., Nosov A.V., Moshkov I.E., Mur L.A., Holl M.A., Novikova G.V. «Regulyatornaya rol' oksida azota u rastenij». *Fiziologiya rastenij.* 2015. V. 62. S. 459-474. doi: 10.7868/S0015330315040132

11. Maslennikova D.R., Allagulova Ch.R., Fedorova K.A., Plotnikov A.A., Avalbaev A.M., Shakirova F. M Cytokinins contribute to realization of nitric oxide growth-stimulating and protective effects on wheat plants. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2017. V. 64(5). P. 665–671. doi: 10.1134/S1021443717040094

12. Maslennikova D.R., Plotnikov A.A., Shakirova F.M. « Sravnitel'nyj analiz fiziologicheskogo dejstviya oksida azota i 6-benzilaminopurina na sostoyanie komponentov glutationovogo kompleksa v kornyax prorostkov pshenicy » 2019. *Agroximiya.* № 3. S. 37-43. doi: 10.1134/S0002188119030104

13. Nabi R.B.C, Tayade R., Hussain A., Kulkarni K. P., Imran Q. M., B.-G. Mun, B.-W Yun Nitric oxide regulates plant responses to drought, salinity, and heavy metal stress. *Environmental and Experimental Botany.* 2019. V.161. P. 120–133. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.02.003

14. Shakirova F.M., Bezrukova M.V. « Izmenenie sodержaniya ABK i lektina v kornyax prorostkov pshenicy pod vliyaniem 24-e pibrassinolida i zasoleniya». 1998. *Fiziologiya rastenij.* V. 45. S. 451-455.

15. Shan Ch., Zhou Y., M. Liu Nitric oxide participates in the regulation of the ascorbate-glutathione cycle by exogenous jasmonic acid in the leaves of wheat seedlings under drought stress. *Protoplasma.* 2015. V. 252. P. 1397–1405. doi: 10.1007/s00709-015-0756-y