

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 633.11:581.5:547.587.11

ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ НА КРАТКОВРЕМЕННОЕ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ ДЕЙСТВИЕ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ В УСЛОВИЯХ ОПТИМАЛЬНОЙ И НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Е. С. Холопцева, А. А. Игнатенко, Н. С. Репкина, В. В. Таланова

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия*

В условиях оптимальной (22 °С) и низкой закаливающей (4 °С) температуры изучали разной продолжительности воздействие салициловой кислоты (СК, 100 мкМ) на некоторые показатели CO_2 -газообмена, водного режима, роста и холодоустойчивость растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Для этого недельные проростки в течение всего опыта (7 суток) выдерживали на питательном растворе с добавлением СК при 22 и 4 °С (продолжительное действие СК) или помещали на 1 сутки при 22 °С на питательный раствор с СК, а затем на растворе без СК подвергали (в течение 6 суток) действию температуры 22 и 4 °С (предобработка СК). Показано, что при температуре 22 °С продолжительное действие СК приводило к снижению скорости видимого фотосинтеза и доли дыхания в процессе CO_2 -газообмена, не влияло на эффективность использования воды (WUE), увеличивало биомассу побега и корня. Напротив, суточное воздействие СК практически не влияло на динамику ассимиляции CO_2 , снижало долю дыхания в CO_2 -газообмене и транспирацию, но повышало WUE. При температуре 4 °С постоянное действие СК способствовало поддержанию скорости фотосинтеза на более высоком уровне, чем в контроле, снижало долю дыхания в CO_2 -газообмене, увеличивало WUE, а также стабилизировало накопление биомассы растения. В отличие от этого суточная предобработка СК усиливала негативный эффект низкой температуры на ассимиляцию CO_2 , приводила к росту дыхательных затрат, не влияла на уровень транспирации, вызывала снижение WUE. Важно, что экзогенная СК способствовала росту холодоустойчивости пшеницы в условиях как обычной, так и низкой закаливающей температуры. Таким образом, реакция растений пшеницы на воздействие СК зависит от его продолжительности, при этом характер изменений физиологических процессов различается в условиях оптимальной и низкой температуры.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; салициловая кислота; продолжительность действия; газообмен; транспирация; биомасса; холодоустойчивость; оптимальная и низкая температура.

**E. S. Kholoptseva, A. A. Ignatenko, N. S. Repkina, V. V. Talanova.
CHARACTERISTICS OF WHEAT PLANT RESPONSES TO SHORT-TERM
AND PROLONGED EXPOSURE TO SALICYLIC ACID UNDER OPTIMAL AND
LOW TEMPERATURE**

The effect of salicylic acid (SA, 100 μM) of various durations on some indexes of CO_2 -gas exchange, water regime, growth and cold resistance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) under optimal (22 $^\circ\text{C}$) and low hardening (4 $^\circ\text{C}$) temperatures were studied. To this end, week-old seedlings were either kept throughout the experiment (7 days) on a nutrient solution with SA at 22 and 4 $^\circ\text{C}$ (prolonged SA action), or kept on a nutrient solution with SA for 1 day at 22 $^\circ\text{C}$ and then another 6 days on a solution without SA at 22 and 4 $^\circ\text{C}$ (pre-treatment with SA). It was shown that at a temperature of 22 $^\circ\text{C}$, the prolonged action of SA led to a decrease in the rate of visible photosynthesis and the contribution of respiration to the process of CO_2 -gas exchange, did not affect water use efficiency (WUE), increased shoot and root biomass. On the contrary, 24-h exposure to SA had virtually no effect on the pattern of CO_2 assimilation, reduced the contribution of respiration to CO_2 -gas exchange and transpiration, but promoted WUE. At a temperature of 4 $^\circ\text{C}$, the prolonged exposure to SA contributed to maintaining the rate of photosynthesis at a higher level than in the control, reduced the contribution of respiration to CO_2 -gas exchange, increased WUE, as well as stabilized the accumulation of plant biomass. In contrast, the 24-h pre-treatment with SA intensified the negative effect of low temperature on CO_2 assimilation, increased the costs of respiration, did not affect the level of transpiration, caused WUE to decline. Importantly, exogenous SA promoted the cold tolerance of wheat under both normal and low hardening temperatures. Thus, the response of wheat plants to the action of SA depends on its duration, while the nature of changes in physiological processes differs between treatment under optimal and low temperatures.

Key words: *Triticum aestivum* L.; salicylic acid; duration of exposure; gas exchange; transpiration; biomass; cold tolerance; optimal and low temperature.

Введение

Салициловая кислота (СК) является фитогормоном фенольной природы, который участвует в регуляции многих физиологических процессов растений, таких как фотосинтез, дыхание, транспирация, рост, развитие, термогенез и др. [Шакирова, 2001; Тарчевский, 2002; Vlot et al., 2009; Janda et al., 2014]. Общеизвестно, что она является одним из ключевых компонентов в развитии системной приобретенной устойчивости растений при патогенезе [Тарчевский, 2002; Васюкова, Озерецковская, 2007; Максимов и др., 2011; Kumar, 2014]. Кроме того, СК способна повышать устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды абиотической природы, включая низкие температуры [Шакирова, 2001; Horvath et al., 2007; Vlot et al., 2009; Hayat et al., 2010; Pal et al., 2013; Kang, Guo, 2014; Miura, Tada, 2014; Jayakannan et al., 2015; Khan et al., 2015]. При этом реакция растительных организмов на действие экзогенной СК зависит от вида растений, условий их выращивания, интенсивности и продолжительности стрессового воздействия, а также особенностей обработки СК: способа (опрыскивание листьев / внесение в питательный раствор), длительности (кратковременное / продолжительное) и концентрации

СК [Janda et al., 1998; Wang et al., 2009; Рахманкулова и др., 2010; Hayat et al., 2010].

Большинство исследователей в первую очередь уделяют внимание изучению реакции растений на действие разных концентраций СК. Так, например, показано, что СК в низких концентрациях (10–100 μM) оказывает позитивное влияние на фотосинтетическую активность [Fariduddin et al., 2003; Hayat et al., 2010], поддержание энергетического баланса [Рахманкулова и др., 2010] и про-/антиоксидантного равновесия [Pancheva et al., 1996; Chen et al., 2016], способствует повышению устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, в том числе к низким температурам [Taşg n et al., 2003; Фенько и др., 2015; Yu et al., 2016; Min et al., 2018]. Напротив, СК в высоких концентрациях (500–1000 μM) ингибирует ростовые процессы, вызывает снижение интенсивности фотосинтеза и активности РУБИСКО [Pancheva et al., 1996; Sahu et al., 2002; Poor, Tari, 2012], усиливает перекисное окисление липидов (ПОЛ) и выход электролитов из клеток [Chen et al., 2016], снижает устойчивость растений к действию стресс-факторов [Taşg n et al., 2003; Jayakannan et al., 2015].

Гораздо меньше изучено влияние длительности воздействия экзогенной СК на физиоло-

го-биохимические процессы в клетках растений, выращиваемых при разных температурных режимах, а имеющиеся в настоящее время сведения неоднозначны и противоречивы. Например, согласно одним данным, кратковременное (2–24 часа) действие СК в низкой концентрации не влияет на интенсивность фотосинтеза и транспирации или их повышает, а продолжительное (несколько суток) – снижает интенсивность этих процессов [Pancheva et al., 1996; Khan et al., 2003]. В то же время согласно другим данным, кратковременное действие СК вызывает снижение ассимиляции CO_2 , содержания хлорофиллов, устьичной проводимости и транспирации [Janda et al., 1998; Yordanova, Popova, 2007], а длительное – не влияет на накопление биомассы растений и содержание фотосинтетических пигментов [Kang et al., 2012]. Однако исследования, посвященные сравнительному изучению влияния кратковременного и длительного действия СК на растения, отсутствуют.

Учитывая вышеизложенное, цель данного исследования заключалась в изучении влияния продолжительности воздействия СК на некоторые показатели CO_2 -газообмена, водного режима, роста и холодоустойчивость растений пшеницы, находящихся в условиях оптимальной или пониженной температуры.

Материалы и методы

Опыты проводили на проростках озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39. Растения выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при постоянных условиях: температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности ФАР 180 мкмоль/(м²·с), фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста часть растений подвергли воздействию СК. В первом варианте (постоянное действие СК) использовали питательный раствор с добавлением СК до концентрации 100 мкМ, на котором выращивали растения при оптимальной температуре 22 °С или низкой закалывающей температуре 4 °С. Во втором варианте (предобработка СК) первоначально (при 22 °С) использовали питательный раствор с добавлением СК до концентрации 100 мкМ, но через 1 сутки растения переносили на питательный раствор, не содержащий СК, и подвергали воздействию температуры 22 или 4 °С. В контрольном варианте использовали растения, которые выращивали на питательном растворе без добавления СК при температуре 22 или 4 °С. Продолжительность опыта составляла 7 суток.

Показатели CO_2 -обмена и транспирацию анализировали с помощью установки для исследования CO_2 -газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия). В ходе экспериментов измеряли интенсивность нетто-фотосинтеза, темнового дыхания, транспирации. Рассчитывали отношение суммарного темнового дыхания к истинному фотосинтезу (R_d/P_g) [Рахманкулова, 2002]. Фотосинтетическую эффективность использования воды (WUE) рассчитывали как отношение величины видимого фотосинтеза к интенсивности транспирации растений [Polley, 2002]. Измерения проводили в климатической камере при температурах, соответствующих вариантам опыта (22 или 4 °С).

Накопление сырой и сухой биомассы побегов анализировали в соответствии с общепринятой методикой [Рогожин, Рогожина, 2013]. Оводненность тканей рассчитывали как отношение сухой и сырой биомассы, выраженное в процентах.

О холодоустойчивости проростков судили по температуре (LT_{50} , °С), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высеков после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/–20 (Интерм, Россия) при последовательном снижении температуры с интервалом 0,4 °С [Балагурова и др., 1982]. Жизнеспособность клеток после промораживания определяли с помощью светового микроскопа (ЛОМО, Россия) по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 5 до 10 растений. Весь опыт повторяли трижды. В статье обсуждаются величины, статистически значимо различающиеся при $p < 0,05$.

Результаты

Установлено, что воздействие на проростки пшеницы СК (100 мкМ) в условиях оптимальной температуры (22 °С) уже через 1 сутки вызывало снижение скорости видимого фотосинтеза листьев (до 82 % от уровня контроля) (рис. 1, А). Увеличение продолжительности воздействия СК при 22 °С приводило к усилению ингибирования процесса ассимиляции CO_2 . В отличие от этого у проростков, подвергавшихся воздействию СК только в течение 1 суток, в дальнейшем на протяжении всего эксперимента интенсивность фотосинтеза практически не отличалась от контрольного варианта (рис. 1, А).

Под влиянием низкой температуры (4 °С) интенсивность фотосинтеза проростков пшеницы резко снижалась (до 43 % от исходного

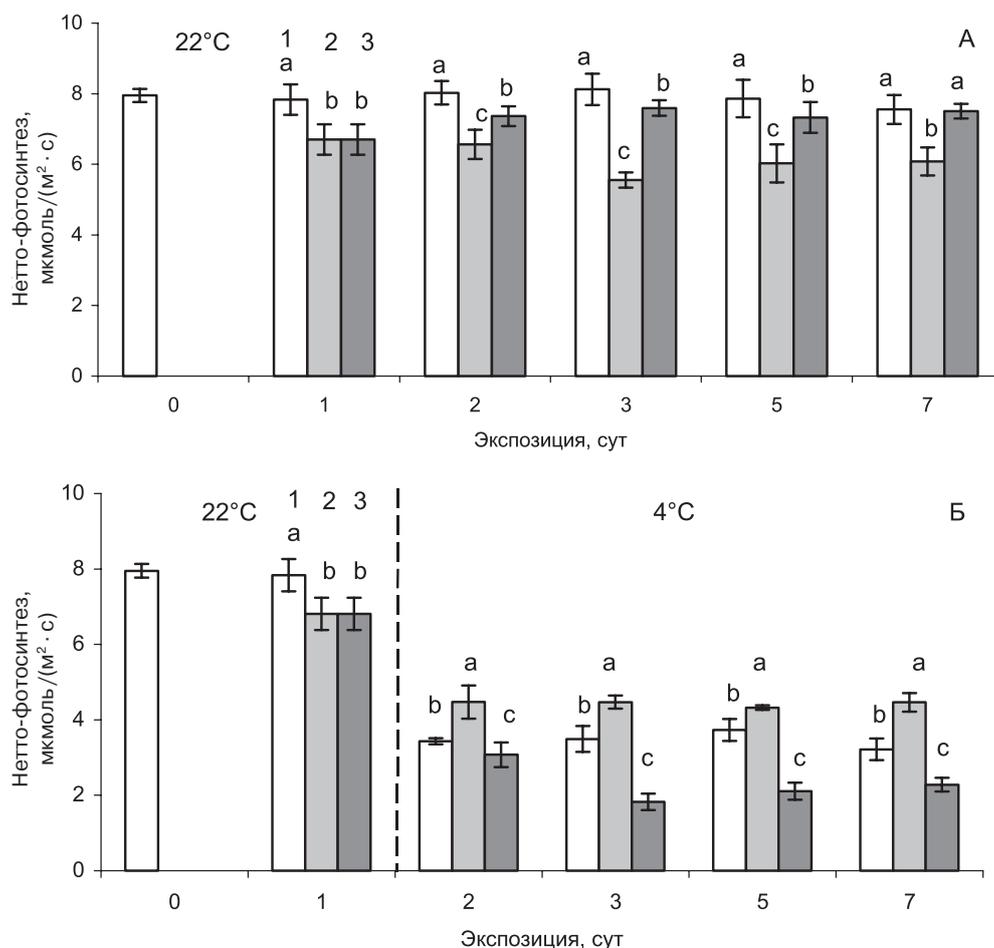


Рис. 1. Влияние СК (100 мкМ) на интенсивность видимого фотосинтеза листьев проростков пшеницы в условиях температуры 22 (А) и 4 (Б) °С.

Здесь и на рис. 2–4: 1 – контроль, 2 – продолжительное действие СК, 3 – обработка СК в течение 1 сут; 0 – исходные значения показателя при температуре 22 °С без обработки СК; линия пунктира – начало действия температуры 4 °С. Разные латинские буквы обозначают статистически значимые различия между средними значениями при $p < 0,05$ в пределах каждой экспозиции

Fig. 1. The effect of SA (100 μM) on the intensity of the visible photosynthesis in wheat seedlings leaves at temperatures of 22 (A) and 4 (B) °C.

Here and in Figures 2–4: 1 – control, 2 – prolonged effect of SA, 3 – treatment of SA for 1 day; 0 – the original values at a temperature of 22 °C without treatment with SA; dotted line – start of the exposure to temperature 4 °C. Different letters indicate statistically significant differences between the average values at $p < 0.05$ within each exposure

уровня) (рис. 1, Б). Важно, что в этих температурных условиях постоянное действие СК способствовало поддержанию более высокой интенсивности фотосинтеза по сравнению с контролем (не обработанные СК растения). Напротив, суточная предобработка СК приводила к усилению ингибирующего действия холода на ассимиляцию CO_2 (рис. 1, Б).

Интенсивность транспирации листьев пшеницы в оптимальных температурных условиях при постоянном действии СК постепенно снижалась (до 58 % от исходного уровня на 7-е сутки эксперимента) (рис. 2, А). В варианте «предобработка СК» данный показатель снижался до 45 % от исходного уровня. При низ-

котемпературном воздействии уже через сутки происходило значительное снижение интенсивности транспирации, которое сохранялось на протяжении всего эксперимента, а обработка проростков СК (как суточная, так и более продолжительная) не оказывала существенного влияния на этот процесс (рис. 2, Б).

Установлено, что отношение темнового дыхания к истинному фотосинтезу (R_d/P_g) в условиях оптимальной температуры как при обработке проростков пшеницы СК в течение суток, так и при более продолжительном ее действии значительно снижалось по сравнению с контролем (рис. 3, А). При низкой температуре в контрольном варианте этот показа-

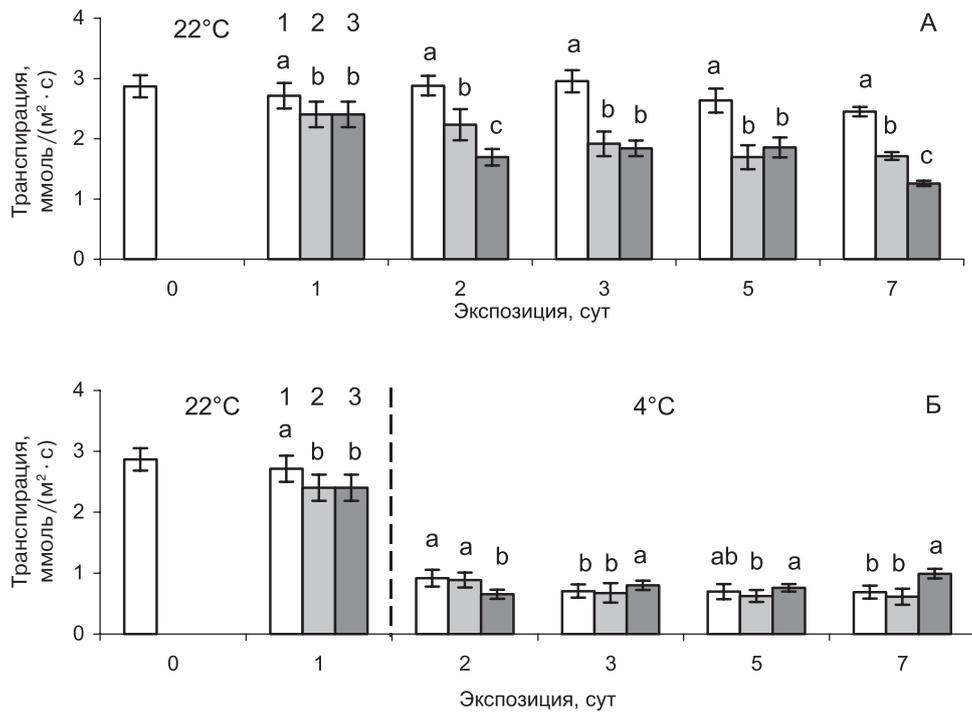


Рис. 2. Влияние СК (100 мкМ) на интенсивность транспирации листьев проростков пшеницы в условиях температуры 22 (А) и 4 (Б) °С

Fig. 2. The effect of SA (100 μM) on the intensity of wheat seedlings leaves transpiration at temperatures of 22 (A) and 4 (B) °C

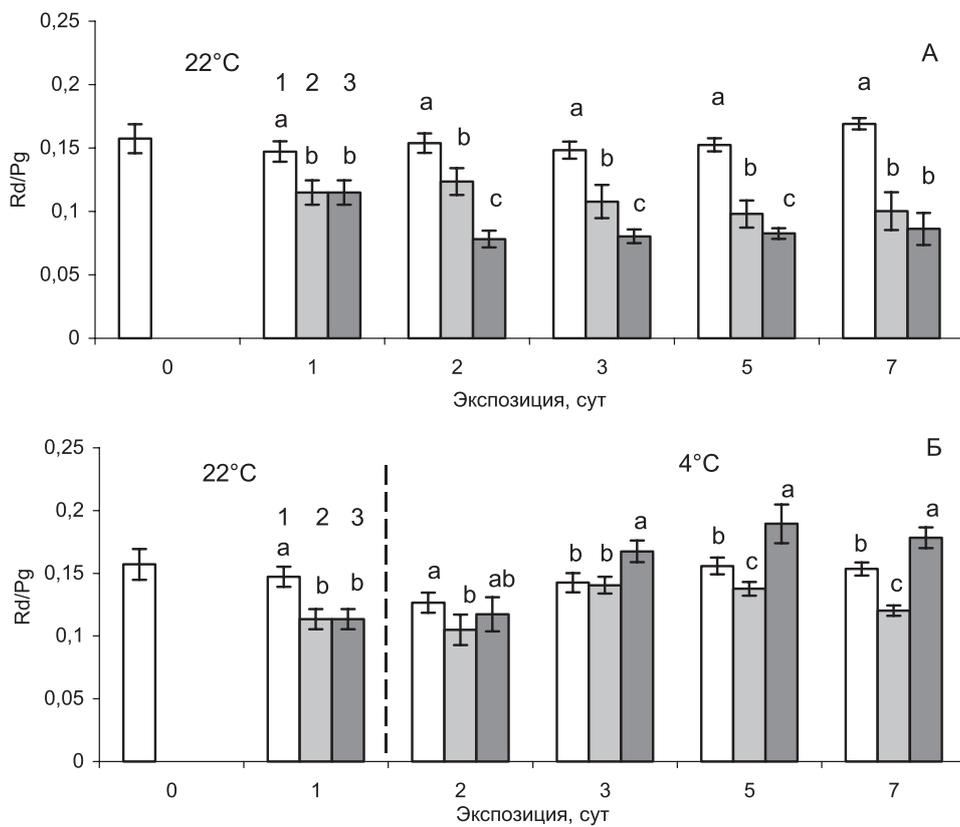


Рис. 3. Влияние СК (100 мкМ) на отношение темнового дыхания и истинного фотосинтеза (Rd/Pg) в листьях проростков пшеницы в условиях температуры 22 (А) и 4 (Б) °С

Fig. 3. Effect of SA (100 μM) on the ratio of dark respiration and gross photosynthesis (Rd/Pg) in the leaves of wheat seedlings at temperatures of 22 (A) and 4 (B) °C

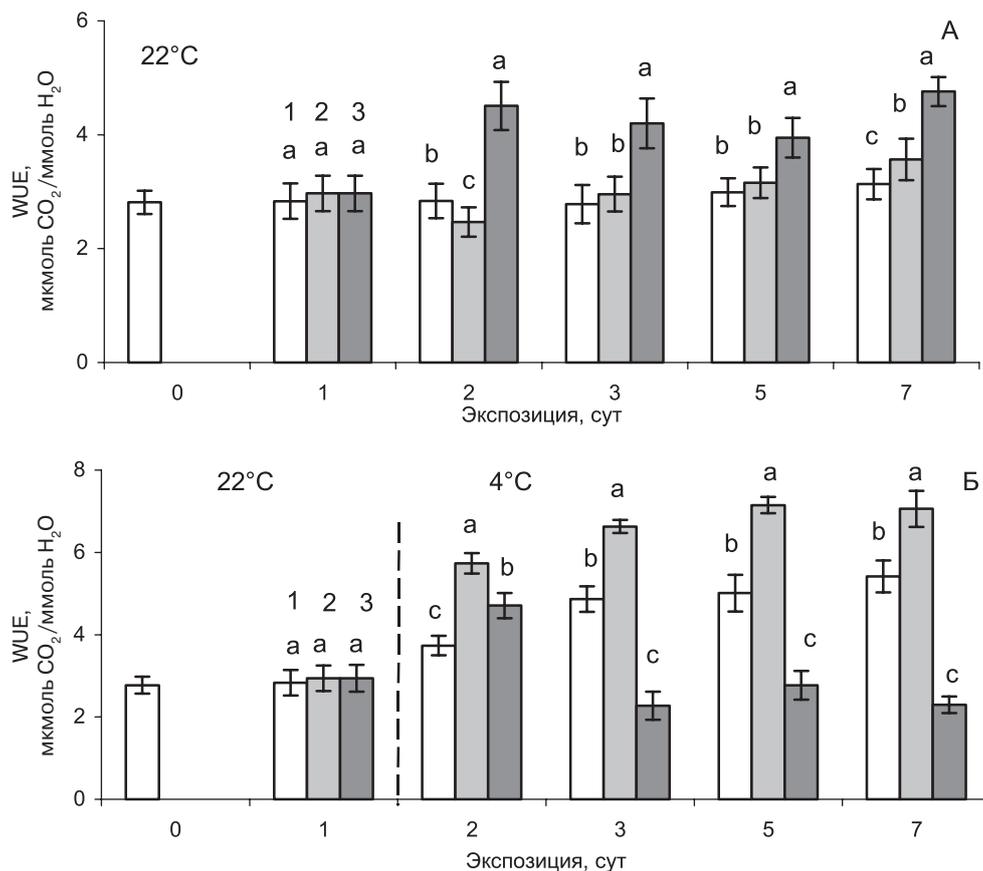


Рис. 4. Влияние СК (100 мкМ) на эффективность использования воды в процессе фотосинтеза (WUE) листьев проростков пшеницы в условиях температуры 22 (А) и 4 (Б) °С

Fig. 4. The effect of SA (100 μM) on the water use efficiency (WUE) of wheat seedlings leaves at temperatures of 22 (A) and 4 (B) °C

тель газообмена в первые сутки снижался до 70 % от исходного уровня, однако в дальнейшем постепенно возвращался к нему (рис. 3, Б). Продолжительное воздействие СК приводило к снижению показателя Rd/Pg по сравнению с контролем, а суточная предобработка СК – к его постепенному повышению с увеличением продолжительности охлаждения (рис. 3, Б).

Показатель эффективности использования воды при фотосинтезе в условиях оптимальной температуры в варианте «суточная предобработка СК» существенно увеличивался (на 70 % от исходного уровня на 7-е сутки), в то время как при постоянном действии СК – практически не отличался от контроля (рис. 4, А). В отличие от этого в условиях низкой температуры суточная предобработка СК приводила к значительному снижению WUE, а продолжительное воздействие СК – к его повышению (рис. 4, Б).

Установлено, что продолжительное воздействие СК в оптимальных температурных условиях (22 °С) способствовало накоплению сырой и сухой биомассы побегов и корней, а так-

же поддержанию высокой оводненности их тканей (табл. 1). В то же время предобработка СК в течение суток в дальнейшем практически не влияла на сырую и сухую биомассу побегов, сырую биомассу корней, но повышала сухую биомассу корней, при этом оводненность их тканей снижалась (табл. 1). В условиях низкой температуры при продолжительном воздействии СК отмечено повышение сырой и сухой биомассы побегов и корней по сравнению с контролем, оводненность тканей при этом достоверно не изменялась. В случае суточной предобработки СК проростков биомасса побегов и их оводненность не изменялись, тогда как сухая масса корней повышалась при снижении содержания воды в их тканях.

Важно отметить, что экзогенная СК положительно влияла на холодоустойчивость проростков пшеницы. В частности, при температуре 22 °С как постоянное продолжительное воздействие СК, так и предобработка ею в течение 1 суток вызывали повышение холодоустойчивости (табл. 2). В условиях низкой по-

Таблица 1. Влияние СК (100 мкМ) на биомассу и оводненность проростков пшеницы при температуре 22 и 4 °С

Table 1. The effect of SA (100 μM) on biomass and water content of wheat seedlings at temperature of 22 and 4 °C

Показатели Index	22 °C	22 °C + СК 22 °C + SA	4 °C	4 °C + СК 4 °C + SA
Продолжительное действие СК Prolonged effect of SA				
Сырая биомасса побега, мг Fresh shoot biomass, mg	259,7 ± 6,2	277,2 ± 6,7	164,4 ± 3,6	174,3 ± 4,8
Сухая биомасса побега, мг Dry shoot biomass, mg	26,7 ± 0,7	28,7 ± 0,7	19,9 ± 0,5	21,4 ± 0,1
Оводненность побега, % Shoot water content, %	90,1 ± 0,2	89,4 ± 0,2	87,4 ± 0,1	87,2 ± 0,2
Сырая биомасса корня, мг Fresh root biomass, mg	81,0 ± 2,9	87,2 ± 3,6	59,5 ± 1,9	64,2 ± 2,3
Сухая биомасса корня, мг Dry root biomass, mg	7,9 ± 0,3	7,8 ± 0,4	6,3 ± 0,1	6,6 ± 0,3
Оводненность корня, мг Root water content, %	91,3 ± 0,3	91,0 ± 0,4	89,4 ± 0,2	89,7 ± 0,2
Предобработка СК (1 сут) Pre-treatment of SA (1 day)				
Сырая биомасса побега, мг Fresh shoot biomass, mg	237,8 ± 5,9	238,0 ± 2,1	156,8 ± 2,4	158,1 ± 3,5
Сухая биомасса побега, мг Dry shoot biomass, mg	27,8 ± 4,6	29,1 ± 1,5	18,7 ± 0,7	19,9 ± 0,8
Оводненность побега, % Shoot water content, %	88,3 ± 0,3	87,8 ± 0,2	88,1 ± 0,4	87,4 ± 0,3
Сырая биомасса корня, мг Fresh root biomass, mg	78,9 ± 3,8	75,7 ± 3,6	57,3 ± 3,1	54,1 ± 3,4
Сухая биомасса корня, мг Dry root biomass, mg	8,1 ± 0,3	11,4 ± 0,5	6,3 ± 0,4	8,9 ± 0,5
Оводненность корня, мг Root water content, %	89,7 ± 0,7	84,9 ± 0,8	89,0 ± 0,7	83,5 ± 0,6

Примечание. Экспозиция при 22 и 4 °С – 7 сут.

Note. Exposition at 22 and 4 °C – 7 days.

Таблица 2. Влияние СК (100 мкМ) на холодоустойчивость (LT₅₀, °С) проростков пшеницы при температуре 22 и 4 °С

Table 2. The effect of SA (100 μM) on cold tolerance (LT₅₀, °C) of wheat seedlings at temperature of 22 and 4 °C

Вариант Variant	22 °C	22 °C + СК 22 °C + SA	4 °C	4 °C + СК 4 °C + SA
Продолжительное действие СК Prolonged effect of SA	-5,7 ± 0,16	-6,2 ± 0,16*	-8,6 ± 0,05	-9,1 ± 0,07*
Предобработка СК (1 сут) Pre-treatment of SA (1 day)	-5,7 ± 0,06	-6,3 ± 0,05*	-7,2 ± 0,05	-7,3 ± 0,02

Примечание. *Отличия от контроля (без СК) статистически значимы при p < 0,05. Продолжительность опыта – 7 сут.

Note. *Differences from the control (without SA) are statistically significant at p < 0,05. The duration of the experiment is 7 days.

положительной температуры (4 °С) постоянное воздействие СК способствовало существенно повышению холодоустойчивости растений, а предобработка СК на нее практически не влияла (табл. 2).

Обсуждение

Проведенные исследования показали, что как при оптимальной (22 °С), так и при низкой

положительной температуре (4 °С) реакция растений пшеницы на воздействие экзогенной СК в низкой концентрации (100 мкМ) в значительной степени зависит от его продолжительности. При этом характер изменений ряда физиологических процессов растений под влиянием СК различался в условиях оптимальной и низкой температуры.

В частности, продолжительное воздействие СК при температуре 22 °С вызывало сниже-

ние интенсивности фотосинтеза, транспирации, а также доли дыхания в процессе CO_2 -газообмена. При этом, несмотря на некоторое снижение скорости фотосинтеза, экзогенная СК положительно влияла на накопление биомассы побега и корня. Эти данные корреспондируются с результатами исследований других авторов. Например, при длительном (7 сут) действии СК в концентрации 100 мкМ при температуре 27 °С у растений ячменя отмечено снижение скорости нетто-фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости, что связано с закрыванием устьиц [Pancheva et al., 1996]. В этой связи заслуживают внимания результаты изучения показателя эффективности использования воды (WUE), который, по мнению ряда авторов, характеризует формирование продуктивности растений, а также успешность их адаптации к неблагоприятным условиям среды [Abbate et al., 2001]. В нашем опыте при продолжительном воздействии СК в условиях температуры 22 °С отмечена высокая оводненность тканей растений, а WUE сохранялся на уровне контрольных значений, что объясняется сохранением стабильного уровня фотосинтеза на фоне снижения транспирации. Отдельно следует подчеркнуть, что экзогенная СК в условиях оптимальной температуры вызвала повышение холодоустойчивости растений пшеницы, и это согласуется с данными о повышении морозоустойчивости растений шпината при длительном действии (8–10 суток) СК в близких по значению температурных условиях (20/18 °С) [Min et al., 2018].

Иной характер изменений физиологических процессов отмечен нами в оптимальных температурных условиях после суточной предобработки СК. В этом случае экзогенная СК не снижала интенсивность нетто-фотосинтеза по сравнению с контролем, ингибировала транспирацию и повышала WUE. В то же время не происходило значимого прироста биомассы растений пшеницы и повышалась их холодоустойчивость. По нашему мнению, это объясняется снижением доли дыхания в CO_2 -газообмене, что, по-видимому, позволило растениям использовать продукты ассимиляции, накопленные в процессе фотосинтеза, для повышения устойчивости растений. Можно предположить, что в этом случае СК выступает в качестве стрессового фактора, на действие которого растение реагирует неспецифическим повышением устойчивости. В частности, экзогенная СК может вызывать генерацию пероксида водорода [Miura, Tada, 2014], который, как сигнальная молекула, активизирует защитные реакции растений [Креславский и др., 2012].

В наших опытах в условиях температуры 4 °С происходило снижение скорости фотосинтеза проростков пшеницы и замедление их роста, что, как известно, является необходимым условием адаптации холодостойких растений к низким температурам [Лось, 2005; Трунова, 2007; Theocharis et al., 2012]. Причем при низких положительных температурах у холодостойких растений интенсивность фотосинтеза превышает активность дыхания, что приводит к накоплению сахаров, выполняющих важную роль в процессах низкотемпературной адаптации [Трунова, 2007]. Важно подчеркнуть, что продолжительное воздействие СК приводило к частичной компенсации снижения уровня нетто-фотосинтеза в листьях пшеницы, вызванного действием холода. Сходные данные получены другими авторами на растениях жасмина: обработка СК в течение 3 суток способствовала повышению скорости нетто-фотосинтеза и стабилизации устьичной проводимости при действии холода (4 °С) [Cai et al., 2015]. Следует также отметить, что при низкой температуре экзогенная СК способствует повышению активности антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы, пероксидазы, каталазы [Janda et al., 1998; Yu et al., 2016] и накоплению низкомолекулярных соединений, участвующих в процессах адаптации растений – пролина, токоферола, углеводов [Min et al., 2018]. Таким образом, активизация этим гормоном антиоксидантной системы препятствует развитию окислительного стресса, что способствует повышению устойчивости к низким температурам.

Следует также отметить, что длительное воздействие СК при низкой температуре усиливало накопление биомассы побегов и корней пшеницы по сравнению с контролем. Сходное действие СК обнаружено и в условиях других стресс-факторов, в частности хлорида натрия – у пшеницы [Kang et al., 2012] и кадмия – у гороха [Porova et al., 2008]. Следовательно, при длительном воздействии СК в условиях низкой температуры более высокий, чем при действии только температуры 4 °С, уровень фотосинтеза пшеницы даже при небольшом снижении доли дыхания в общем газообмене, по-видимому, позволял не только снабжать растения фотоассимилятами для процесса адаптации, но и использовать их на накопление биомассы. Таким образом, при постоянном действии СК в условиях холода некоторая компенсация снижения фотосинтеза, значительное повышение показателя WUE и дополнительный прирост холодоустойчивости растений свидетельствуют об успешной адаптации растений пшеницы к низкой температуре.

В отличие от этого суточная предобработка СК при последующем действии низкой температуры приводила к более значительному снижению интенсивности фотосинтеза, чем в контроле, а также к уменьшению транспирации и WUE. При этом доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза постепенно повышалась по сравнению с контролем. Низкий уровень фотосинтеза и, как следствие, снижение притока ассимилятов, необходимых для процесса холодовой адаптации, в сочетании с более высоким уровнем расходов на дыхание в общем газообмене не способствовали приросту холодоустойчивости и накоплению биомассы растений.

Таким образом, проведенные исследования показали, что характер изменений физиологических процессов, таких как фотосинтез, транспирация, дыхание, рост, у растений пшеницы в ответ на воздействие экзогенной СК в значительной степени зависит от его продолжительности. При этом характер изменений физиологических процессов различается в условиях оптимальной и низкой температур. Происходящие при продолжительном воздействии СК изменения физиологических процессов способствовали формированию повышенной холодоустойчивости растений в условиях как оптимальной, так и низкой температуры. В отличие от этого кратковременное действие СК увеличивало холодоустойчивость растений при оптимальной температуре, но в условиях низкой температуры не приводило к дополнительному ее повышению.

Исследования выполнены с использованием оборудования Центра коллективного пользования КарНЦ РАН. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. 6 с.
- Васюкова Н. И., Озерецковская О. Л. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 4. С. 405–411.
- Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.
- Лось Д. А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений // Вестник РАН. 2005. Т. 75, № 4. С. 338–345.
- Максимов И. В., Сорокань А. В., Черепанова Е. А., Сурина О. Б., Трошина Н. Б., Яруллина Л. Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на компоненты про-/антиоксидантной системы в растениях картофеля при фитофторозе // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 2. С. 243–251.
- Рахманкулова З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 3. С. 239–248.
- Рахманкулова З. Ф., Федяев В. В., Рахматулина С. Р., Иванов С. П., Гильванова И. Р., Усманов И. Ю. Влияние предпосевной обработки семян пшеницы салициловой кислотой на ее эндогенное содержание, активность дыхательных путей и антиоксидантный баланс растений // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 6. С. 835–840.
- Рогожин В. В., Рогожина Т. В. Практикум по физиологии и биохимии растений. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.
- Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 294 с.
- Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс // Тимирязевские чтения. Т. 64. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Фенько А. А., Репкина Н. С., Таланова В. В. Влияние салициловой кислоты на холодоустойчивость проростков огурца // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 11. С. 26–34. doi: 10.17076/eb188
- Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
- Abbate P. E., Dardanelli J. L., Cantarero M. G., Maturano M., Melchiori R. J. M., Cuero E. E. Climatic and water availability effects on water use efficiency in wheat // Crop science abstract – Crop physiology and metabolism. 2001. Vol. 44, no. 2. P. 474–483.
- Cai H., He M., Ma K., Huang Y., Wang Y. Salicylic acid alleviates cold-induced photosynthesis inhibition and oxidative stress in *Jasminum sambac* // Turk. J. Biol. 2015. Vol. 39. P. 241–247. doi: 10.3906/biy-1406-35
- Chen Y. E., Cui J. M., Li G. X., Yuan M., Zhang Z. W., Yuan S., Zhang H. Y. Effect of salicylic acid on the antioxidant system and photosystem II in wheat seedlings // Biol. Plant. 2016. Vol. 60. P. 139–147. doi: 10.1007/s10535-015-0564-4
- Fariduddin Q., Hayat S., Ahmad A. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity, and seed yield in *Brassica juncea* // Photosynthetica. 2003. Vol. 41. P. 281–284.
- Hayat Q., Hayat S., Ahmad A. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review // Environ. Exp. Bot. 2010. Vol. 68. P. 14–25. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.08.005
- Horvath E., Szalai G., Janda T. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling // J. Plant Growth Reg. 2007. Vol. 26. P. 290–300. doi: 10.1007/s00344-007-9017-4
- Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Rengel Z., Shabala S. Salicylic acid in plant salinity stress signalling

and tolerance // J. Plant Growth Regul. 2015. Vol. 75. P. 25–40.

Janda T., Gondor O. K., Yordanova R., Szalai G., Pal M. Salicylic acid and photosynthesis: signaling and effects // Acta Physiol. Plant. 2014. Vol. 36, no. 10. P. 2537–2546. doi: 10.1007/s11738-014-1620-y

Janda T., Szalai G., Tari I., Páldi E. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants // Planta. 1998. Vol. 208. P. 175–180.

Kang G., Li G., Zheng B., Han Q., Wang C., Zhu Y., Guo T. Proteomic analysis on salicylic acid-induced salt tolerance in common wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) // Biochim. Biophys. Acta. 2012. Vol. 1824. P. 1324–1333.

Kang G., Li G., Guo T. Molecular mechanism of salicylic acid-induced abiotic stress tolerance in higher plants // Acta Physiol. Plant. 2014. Vol. 36. P. 2287–2297. doi: 10.1007/s11738-014-1603-z

Khan M. I. R., Fatma M., Per T. S., Anjum N. A., Khan N. A. Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants // Front. Plant Sci. 2015. Vol. 6. Art. 462. P. 1–17. doi: 10.3389/fpls.2015.00462

Khan W., Prithviraj B., Smith D. L. Photosynthetic responses of corn and soybean to foliar application of salicylates // J. Plant Physiol. 2003. Vol. 160. P. 485–492.

Kumar D. Salicylic acid signaling in disease resistance // Plant Sci. 2014. Vol. 228. P. 127–134.

Min K., Showman L., Perera A., Arora R. Salicylic acid-induced freezing tolerance in spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves explored through metabolite profiling // Environ. Exp. Bot. 2018. Vol. 156. P. 214–227. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.09.011

Miura K., Tada Y. Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid // Front. Plant Sci. 2014. Vol. 5, no. 4. P. 1–13. doi: 10.3389/fpls.2014.00004

Pal O., Condor O. K., Janda T. Role of salicylic acid in acclimation to low temperature // Acta Agron. Hung. 2013. Vol. 61. P. 161–172.

References

Balagurova N. I., Drozdov S. N., Khilkov N. I. Metod opredeleniya ustoichivosti rastitel'nykh tkanei k promorazhivaniyu [Method for determining the resistance of plant tissues to freezing]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. 6 p.

Fen'ko A. A., Repkina N. S., Talanova V. V. Vliyanie salitsilovoi kisloty na kholodoustoichivost' prorostkov ogurtsa [The influence of salicylic acid on the cold tolerance of cucumber seedlings]. Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 11. P. 26–34. doi: 10.17076/eb188

Kreslavskii V. D., Los' D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. V. Signal'naya rol' aktivnykh form kisloroda pri stresse u rastenii [Signal role of reactive oxygen species under stress in plants]. Fiziol. rastenii [Russ. J. Plant Physiol.]. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 163–178.

Los' D. A. Molekulyarnye mekhanizmy kholodoustoichivosti rastenii [Molecular mechanisms of plants cold tolerance]. Vestnik RAN [Bull. RAS]. 2005. Vol. 75, no. 4. P. 338–345.

Pancheva T. V., Popova L. P., Uzunova A. N. Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 149. P. 57–63.

Polley W. H. Implications of atmospheric and climatic change for crop yield and water use efficiency // Crop Science. 2002. Vol. 42. P. 131–140. doi: 10.2135/cropsci2002.1310

Poor P., Tari I. Regulation of stomatal movement and photosynthetic activity in guard cells of tomato abaxial epidermal peels by salicylic acid // Funct. Plant Biol. 2012. Vol. 39. P. 1028–1037.

Popova L., Maslenkova L., Yordanova R., Krantev A., Szalai G., Janda T. Salicylic acid protects photosynthesis against cadmium toxicity in pea plants // Gen. Appl. Plant Physiol. 2008. Vol. 34, no. 3–4. P. 133–148.

Sahu G. K., Kar M., Sabat S. C. Electron transport activities of isolated thylakoids from wheat plants grown in salicylic acid // Plant. Biol. 2002. Vol. 4. P. 321–328.

Taşgın E., Atıcı O., Nalbantoğlu B. Effects of salicylic acid and cold on freezing tolerance in winter wheat leaves // J. Plant Growth Regul. 2003. Vol. 41. P. 231–236.

Theocharis A., Clement Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // Planta. 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105.

Vlot A. C., Dempsey D. A., Klessing D. F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease // Annu. Rev. Phytopathol. 2009. Vol. 47. P. 177–206.

Wang D. H., Li X. X., Su Z. K., Ren H. X. The role of salicylic acid in response of two rice cultivars to chilling stress // Biol. Plant. 2009. Vol. 53. P. 545–552.

Yordanova R., Popova L. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity and antioxidant capacity of chilled wheat plants // Gen. Appl. Plant Physiol. 2007. Vol. 33, no. 3–4. P. 155–170.

Yu J., Cang J., Li Y., Huang R., Lu Q., Wang X., Liu L., Xu Q., Zhang K. Salicylic acid-induced protection against low temperature in cold-hardy winter wheat // Acta Physiol. Plant. 2016. Vol. 38. P. 261. doi: 10.1007/s11738-016-2272-x

Поступила в редакцию 15.04.2019

tenii [Impact of presowing treatment of wheat seeds with salicylic acid on its endogenous content, respiratory tract activity and antioxidant balance of plants]. *Fiziol. rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 6. P. 835–840.

Rogozhin V. V., Rogozhina T. V. Praktikum po fiziologii i biokhimii rastenii [Workshop on the physiology and biochemistry of plants]. St. Petersburg: GIRD, 2013. 352 p.

Tarchevskii I. A. Signal'nye sistemy kletok rastenii [Signaling systems of plant cells]. Moscow: Nauka, 2002. 294 p.

Trunova T. I. Rastenie i nizektemperaturnyi stress [Plant and low-temperature stress]. *Timiryazevskie chteniya* [Timiryazev Readings]. 2007. Vol. 64. 54 p.

Shakirova F. M. Nespetsificheskaya ustoichivost' rastenii k stressovym faktoram i ee regulatsiya [Non-specific resistance of plants to stress factors and its regulation]. Ufa: Gilem, 2001. 160 p.

Vasyukova N. I., Ozeretskovskaya O. L. Indutsirovannaya ustoichivost' rastenii i salitsilovaya kislota (obzor) [Induced plant resistance and salicylic acid (a review)]. *Priklad. biokhim. i mikrobiol.* [Appl. Biochem. and Microbiol.]. 2007. Vol. 43, no. 4. P. 405–411.

Abbate P. E., Dardanelli J. L., Cantarero M. G., Maturano M., Melchiorri R. J. M., Cuero E. E. Climatic and water availability effects on water use efficiency in wheat. *Crop science abstract – Crop physiology and metabolism*. 2001. Vol. 44, no. 2. P. 474–483.

Ananieva E. A., Alexieva V. S., Popova L. P. Treatment with salicylic acid decreases the effects of paraquat on photosynthesis. *J. Plant Physiol.* 2002. Vol. 159. P. 685–693.

Cai H., He M., Ma K., Huang Y., Wang Y. Salicylic acid alleviates cold-induced photosynthesis inhibition and oxidative stress in *Jasminum sambac*. *Turkish Journal of Biology*. 2015. Vol. 39. P. 241–247. doi: 10.3906/biy-1406-35

Chen Y. E., Cui J. M., Li G. X., Yuan M., Zhang Z. W., Yuan S., Zhang H. Y. Effect of salicylic acid on the antioxidant system and photosystem II in wheat seedlings. *Biol. Plant*. 2016. Vol. 60. P. 139–147. doi: 10.1007/s10535-015-0564-4

Fariduddin Q., Hayat S., Ahmad A. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity, and seed yield in Brassica juncea. *Photosynthetica*. 2003. Vol. 41. P. 281–284.

Hayat Q., Hayat S., Ahmad A. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. *Environ. Exp. Bot.* 2010. Vol. 68. P. 14–25. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.08.005

Horvath E., Szalai G., Janda T. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J. Plant Growth Regul.* 2007. Vol. 26. P. 290–300. doi: 10.1007/s00344-007-9017-4

Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Rengel Z., Shabala S. Salicylic acid in plant salinity stress signaling and tolerance. *J. Plant Growth Regul.* 2015. Vol. 75. P. 25–40.

Janda T., Gondor O. K., Yordanova R., Szalai G., Pal M. Salicylic acid and photosynthesis: signaling and effects. *Acta Physiol. Plant.* 2014. Vol. 36, no. 10. P. 2537–2546. doi: 10.1007/s11738-014-1620-y

Janda T., Szalai G., Tari I., Páldi E. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants. *Planta*. 1998. Vol. 208. P. 175–180.

Kang G., Li G., Zheng B., Han Q., Wang C., Zhu Y., Guo T. Proteomic analysis on salicylic acid-induced salt tolerance in common wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.). *Biochim. Biophys. Acta*. 2012. Vol. 1824. P. 1324–1333.

Kang G., Li G., Guo T. Molecular mechanism of salicylic acid-induced abiotic stress tolerance in higher plants. *Acta Physiol. Plant.* 2014. Vol. 36. P. 2287–2297. doi: 10.1007/s11738-014-1603-z

Khan M. I. R., Fatma M., Per T. S., Anjum N. A., Khan N. A. Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Front. Plant Sci.* 2015. Vol. 6. Art. 462. P. 1–17. doi: 10.3389/fpls.2015.00462

Khan W., Prithviraj B., Smith D. L. Photosynthetic responses of corn and soybean to foliar application of salicylates. *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160. P. 485–492.

Kumar D. Salicylic acid signaling in disease resistance. *Plant Sci.* 2014. Vol. 228. P. 127–134.

Min K., Showman L., Perera A., Arora R. Salicylic acid-induced freezing tolerance in spinach (*Spinacia oleracea* L.) leaves explored through metabolite profiling. *Environ. Exp. Bot.* 2018. Vol. 156. P. 214–227. doi: 10.1016/j.envexpbot.2018.09.011

Miura K., Tada Y. Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Front. Plant Sci.* 2014. Vol. 5, no. 4. P. 1–13. doi: 10.3389/fpls.2014.00004

Pal O., Condor O. K., Janda T. Role of salicylic acid in acclimation to low temperature. *Acta Agron. Hung.* 2013. Vol. 61. P. 161–172.

Pancheva T. V., Popova L. P., Uzunova A. N. Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants. *J. Plant Physiol.* 1996. Vol. 149. P. 57–63.

Polley W. H. Implications of atmospheric and climatic change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science*. 2002. Vol. 42. P. 131–140. doi: 10.2135/cropsci2002.1310

Poor P., Tari I. Regulation of stomatal movement and photosynthetic activity in guard cells of tomato abaxial epidermal peels by salicylic acid. *Funct. Plant Biol.* 2012. Vol. 39. P. 1028–1037.

Popova L., Maslenkova L., Yordanova R., Krantev A., Szalai G., Janda T. Salicylic acid protects photosynthesis against cadmium toxicity in pea plants. *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2008. Vol. 34, no. 3–4. P. 133–148.

Sahu G. K., Kar M., Sabat S. C. Electron transport activities of isolated thylakoids from wheat plants grown in salicylic acid. *Plant. Biol.* 2002. Vol. 4. P. 321–328.

Taşgın E., Atıcı O., Nalbantoğlu B. Effects of salicylic acid and cold on freezing tolerance in winter wheat leaves. *J. Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 41. P. 231–236.

Theocharis A., Clement Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta*. 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105.

Vlot A. C., Dempsey D. A., Klessing D. F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2009. Vol. 47. P. 177–206.

Wang D. H., Li X. X., Su Z. K., Ren H. X. The role of salicylic acid in response of two rice cultivars to chilling stress. *Biol. Plant.* 2009. Vol. 53. P. 545–552.

Yordanova R., Popova L. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity and antioxidant capacity of chilled wheat plants. *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2007. Vol. 33. no. 3–4. P. 155–170.

Yu J., Cang J., Li Y., Huang R., Lu Q., Wang X., Liu L., Xu Q., Zhang K. Salicylic acid-induced protection against low temperature in cold-hardy winter wheat. *Acta Physiol. Plant.* 2016. Vol. 38. P. 261. doi: 10.1007/s11738-016-2272-x

Received April 15, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Холоптцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru

Игнатенко Анна Анатольевна

и. о. младшего научного сотрудника, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina911@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Репкина Наталья Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nrt9@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

CONTRIBUTORS:

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru

Ignatenko, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina911@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Repkina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nrt9@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: talanova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712