

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ ПРОРОСТКОВ ОГУРЦА

А. А. Фенько, Н. С. Репкина, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучено влияние фитогормона салициловой кислоты (СК) на устойчивость проростков огурца (*Cucumis sativus* L.) к действию низкой закаливающей (12 °С) и повреждающей (4 °С) температуры. Выявлено, что воздействие температуры 12 °С на не обработанные СК проростки способствует их закаливанию, о чем свидетельствует уменьшение выхода электролитов из семядольных листьев. В отличие от этого, температура 4 °С оказывала на проростки, не обработанные СК, повреждающий эффект, приводя к увеличению выхода электролитов. Установлено также, что при воздействии температуры 12 °С на не обработанные СК растения происходило снижение содержания в листьях конечного продукта перекисного окисления липидов (ПОЛ) – малонового диальдегида (МДА) и свободного пролина, а при действии температуры 4 °С – их накопление. Предобработка СК в концентрациях 50 и 100 мкМ снижала выход электролитов из клеток листьев огурца при действии температуры как 12, так и 4 °С. Кроме того, экзогенная СК и при обычной температуре (22 °С), и в условиях низкой закаливающей (12 °С) и повреждающей (4 °С) температуры снижала ПОЛ, приводя к уменьшению уровня МДА, а также способствовала накоплению в семядольных листьях свободного пролина. Полученные данные свидетельствуют о способности СК активизировать процессы, направленные на повышение холодоустойчивости растений огурца.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; низкая закаливающая и повреждающая температура; салициловая кислота; холодоустойчивость.

A. A. Fenko, N. S. Repkina, V. V. Talanova. SALICYLIC ACID EFFECT ON THE COLD TOLERANCE OF CUCUMBER SEEDLINGS

The effect of the phytohormone salicylic acid (SA) on the resistance of cucumber seedlings (*Cucumis sativus* L.) to the action of a low hardening (12 °C) and a damaging (4 °C) temperatures was investigated. It was found that the exposure of the seedlings not treated with SA to 12 °C temperature promotes their hardening, as evidenced by reduced electrolyte leakage from cotyledons. In contrast, the 4 °C temperature had a damaging effect on the seedlings not treated with SA, resulting in an increase of electrolyte leakage. It was found also that the content of the end product of lipid peroxidation – malondialdehyde (MDA) and free proline in the leaves of untreated plants decreased under the action of the 12 °C temperature, whereas the action of the 4 °C temperature induced their accumulation. Pre-treatment with SA (50 and 100 μM concentrations) reduced electrolyte leakage from the cells of cucumber seedling leaves at both 12 °C and 4 °C. Furthermore, exogenous SA at both normal temperature (22 °C), low hardening (12 °C), and damaging (4 °C) temperature reduced lipid peroxidation, leading to a decrease in MDA level, and contributed to the accumulation of free proline in cotyledon leaves. The resultant data evidence the ability of SA to activate the processes aimed to promote the cold tolerance of cucumber plants.

Введение

Одной из важнейших ответных реакций растений на действие неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе низких температур, является повышение содержания фитогормонов, играющих ключевую роль в ростовых, морфогенетических и адаптивных процессах [Титов, Таланова, 2009]. К таким соединениям, в частности, относится салициловая кислота (СК). СК является эндогенным фитогормоном фенольной природы, который принимает участие в различных физиологических процессах растений [Колупаев, Ястреб, 2013]. Например, она является ингибитором поступления ионов в корни, антагонистом абсцизовой кислоты в регуляции устьичных движений, регулятором транспорта органических веществ по флоэме [Шакирова, 2001], способна активировать альтернативное цианид-устойчивое дыхание [Медведев, 2013], участвует в регуляции процессов прорастания семян, роста, цветения и старения растений [Рахманкулова и др., 2010; Белозерова и др., 2014].

Хорошо известна роль СК в защитных реакциях растений против различных патогенов и в реакциях сверхчувствительности [Медведев, 2013]. При этом она запускает процессы гибели клетки при биотическом стрессе [Alvarez et al., 2000], а также является одной из ключевых сигнальных молекул, которые участвуют в формировании системной приобретенной устойчивости растений [Молодченкова, 2001; Васюкова, Озерецковская, 2007].

В то же время СК играет защитную роль при действии на растения абиотических факторов. В частности, экзогенная СК снижает повреждающее действие засоления [Молодченкова, 2001; Шакирова, 2001; Jayakannan et al., 2015], снижая накопление АФК, активность супероксиддисмутазы (СОД) и пероксидазы [Сахабудинова и др., 2004], а также снимая индуцированное им уменьшение уровня индолилуксусной кислоты и накопление лектина [Шакирова, Безрукова, 1997]. СК также участвует в ответных реакциях растений на действие кадмия [Chao et al., 2010; Sing, Shah, 2015], уменьшая его негативное действие на активность фотосинтетических ферментов и активизируя отложение в клетках корней лигнина, который защищает клетки от токсического действия этого металла [Масленникова и др., 2013]. Наконец, она может выступать в качестве

регулятора экспрессии белков теплового шока (БТШ) у растений и осуществления либо программированной клеточной смерти (ПКС), либо развития защитной программы [Павлова и др., 2009].

В отношении способности СК влиять на холодоустойчивость растений известны лишь отдельные факты. В частности, показано, что СК повышает устойчивость растений кукурузы [Janda et al., 1999], огурца [Колупаев, Ястреб, 2013; Kang et al., 2014], томата и фасоли [Колупаев, Ястреб, 2013] к гипотермии. При этом у проростков огурца СК усиливает экспрессию гена альтернативной оксидазы и активность этого фермента, тем самым уменьшая окислительные повреждения, вызванные действием низких температур [Lei et al., 2010; Колупаев, Ястреб, 2013]. Однако участие и возможная роль СК в процессах формирования повышенной холодоустойчивости растений почти не изучены.

В связи с этим целью настоящей работы явилось исследование влияния экзогенной СК на устойчивость растений огурца к действию низких температур.

Материалы и методы

В качестве объекта исследований использовали проростки огурца (*Cucumis sativus* L.) гибрида F1 Зозуля. Растения выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе (рН 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в климатической камере при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. По достижении недельного возраста проростки помещали на раствор СК в концентрации от 50 до 500 мкМ и через 24 ч подвергали воздействию низкой закаливающей (12 °С) или повреждающей (4 °С) температуры в течение 72 и 24 ч соответственно. Контролем служили не обработанные СК растения.

О холодоустойчивости проростков огурца судили по изменению проницаемости мембран клеток листа, которую определяли по выходу электролитов из высечек листьев с использованием кондуктометра [Гришенкова, Лукаткин, 2005].

Уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА) [Stewart, Bewley, 1980].

Содержание свободного пролина определяли с помощью нингидринового реактива по методу Бейтса с соавторами [Bates et al., 1973].

Повторность в пределах одного варианта опыта при анализе холодоустойчивости, содержания пролина и МДА – 3-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 2–3 раз. О достоверности различий между вариантами судили по критерию Стьюдента при $p < 0,05$. В таблице и на рисунках представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Исследования выполнены на приборно-аналитической базе Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты

Как известно, проницаемость мембран клеток является одним из ранних показателей изменения физиологических функций растительного организма, и ее изменение служит критерием оценки устойчивости растения к абиотическим стрессам [Гришенкова, Лукаткин, 2005]. В предварительном эксперименте нами было изучено влияние СК в диапазоне концентраций от 50 до 500 мкМ на выход электролитов из высечек листьев огурца. Установлено, что обработка проростков огурца СК в этих концентрациях в течение 1 сут снижает выход электролитов или не вызывает его изменения, а следовательно, не оказывает токсического действия на растения (рис. 1, а). При последующем действии температуры 12 °С в течение 3 сут СК в концентрациях 50 и 100 мкМ уменьшала выход электролитов по сравнению с контролем, в концентрациях 200–300 мкМ вызывала его увеличение, особенно значительное при концентрациях 400–500 мкМ (рис. 1, б). Следовательно, действие экзогенной СК на проростки огурца зависит от ее концентрации: низкие концентрации снижают выход электролитов, защищая клетки от стрессового воздействия, а высокие концентрации могут привести к еще более значительным повреждениям. Учитывая это, для последующих экспериментов были выбраны концентрации СК 50 и 100 мкМ.

Изучение влияния температуры 12 °С на проростки огурца показало, что она оказывает на них закалывающий эффект, приводя к снижению выхода электролитов из листьев по сравнению с температурой 22 °С (табл.). В отличие от этого, температура 4 °С уже через 1 сут вызывала сильное повреждение проростков, о чем свидетельствует значительное увеличение выхода

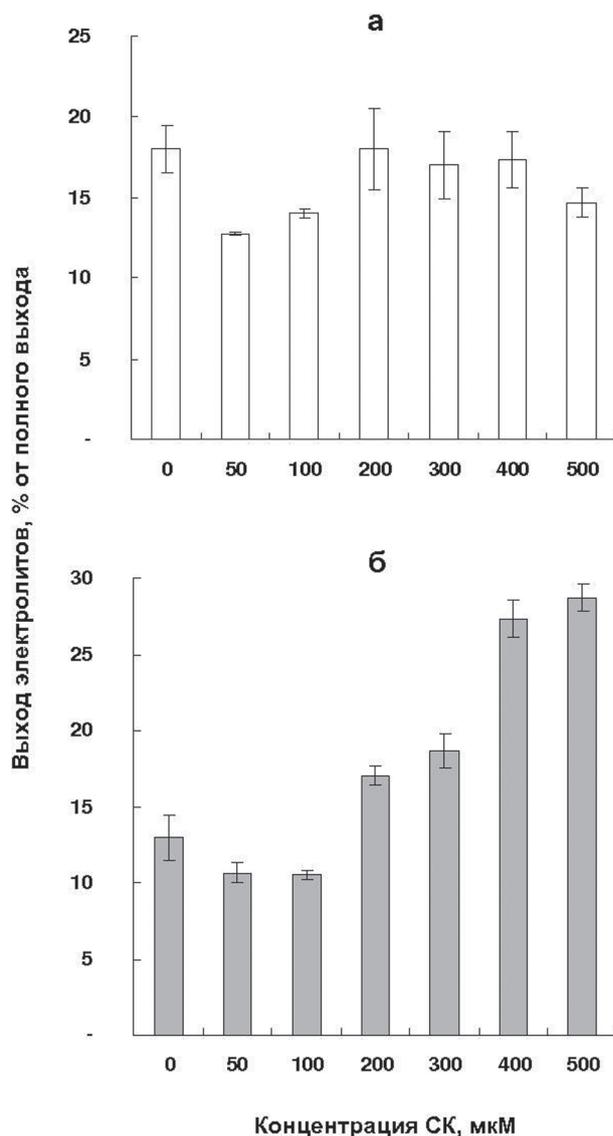


Рис. 1. Влияние СК на выход электролитов (% от полного выхода) из клеток семядольных листьев проростков огурца при действии температуры 22 (а) и 12 (б) °С

Влияние СК на выход электролитов (% от полного выхода) из клеток семядольных листьев проростков огурца при закалывающей (12 °С) и повреждающей (4 °С) температуре

Температура, °С	Концентрация СК, мкМ		
	0	50	100
22	18,00 ± 1,48	12,75 ± 0,11	14,00 ± 0,32
12	12,97 ± 0,67	10,63 ± 0,33	10,49 ± 0,64
4	55,67 ± 2,85	14,67 ± 0,71	16,17 ± 0,09

электролитов из клеток листьев по сравнению с условиями 22 °С (табл.). Предобработка СК в концентрациях 50 и 100 мкМ способствовала защите клеток растений огурца, уменьшая выход электролитов при действии низких температур 12 и 4 °С по сравнению с температурой 22 °С (табл.).

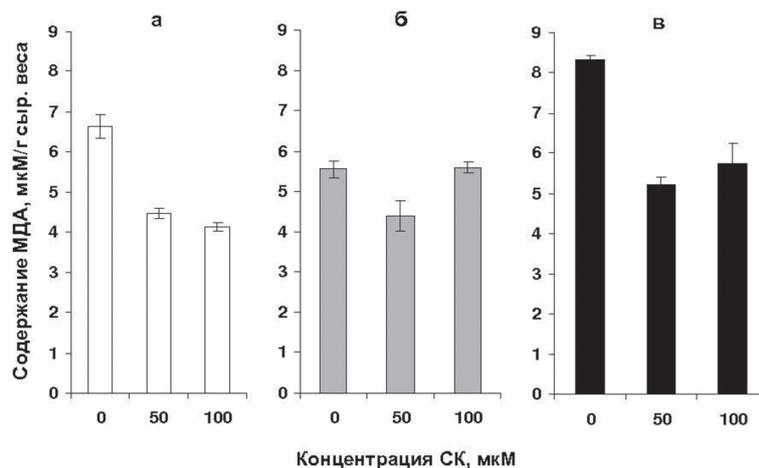


Рис. 2. Влияние СК на содержание МДА в листьях проростков огурца при действии температуры 22 (а), 12 (б) и 4 (в) °С

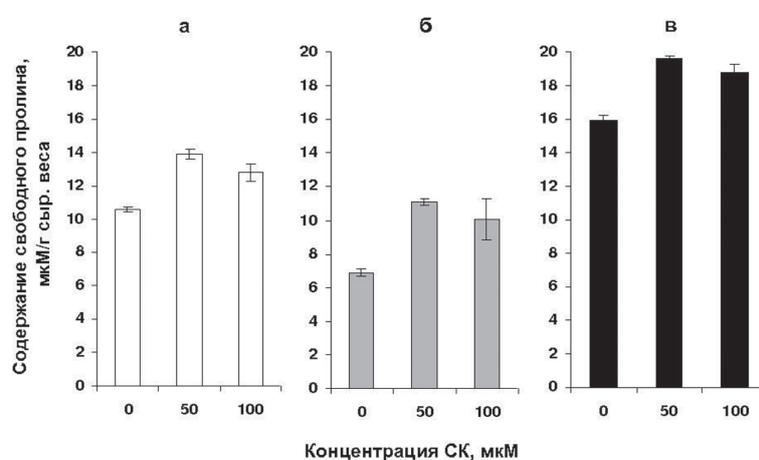


Рис. 3. Влияние СК на содержание свободного пролина в листьях проростков огурца при действии температуры 22 (а), 12 (б) и 4 (в) °С

Закаливающая температура (12 °С) вызывала снижение содержания в листьях контрольных (не обработанных СК) проростков огурца МДА – конечного продукта ПОЛ (рис. 2, б) по сравнению с температурой 22 °С (рис. 2, а), а повреждающая температура (4 °С) приводила к его накоплению (рис. 2, в). Экзогенная СК способствовала снижению уровня МДА при действии температур 22, 12 и 4 °С (см. рис. 2).

При воздействии температуры 12 °С происходило снижение содержания свободного пролина в листьях растений огурца примерно на 35 % (рис. 3, б) относительно 22 °С (рис. 3, а), а при температуре 4 °С – его повышение примерно на 50 % (рис. 3, в). Предобработка проростков СК в концентрациях 50 и 100 мкМ способствовала усилению накопления свободного пролина в семядольных листьях как при нормальной температуре (22 °С) (рис. 3, а), так и при низкотемпературных условиях (12 и 4 °С) (рис. 3, б, в).

Обсуждение

Воздействие низких температур негативно влияет на структуру и проницаемость мембран клеток, вызывая повышение утечки электролитов из тканей растений [Приходько, 1977]. Нами установлено, что температура 4 °С оказывала на проростки огурца повреждающее действие, приводя к нарушению проницаемости мембран. Сходные данные получены на огурце сорта Вязниковский 37: охлаждение при температуре 3 °С вызывало увеличение выхода электролитов уже после часовой экспозиции [Шаркаева, 2001]. Указанные изменения могут происходить в результате возникновения разрывов мембран [Simon, 1974], нарушения избирательной проницаемости [Приходько, 1977]. В отличие от температуры 4 °С при температуре 12 °С происходило снижение выхода электролитов, что свидетельствует об адаптации проростков к указанному воздействию температуры.

СК в концентрациях 50 и 100 мкМ оказывала на проростки огурца протекторное действие, снижая выход электролитов из клеток листьев при действии температуры 4 °С и в меньшей степени при 12 °С (табл.). Ранее другими исследователями на пшенице было показано, что предобработка СК в течение 24 ч оказывала защитное действие на растения при засолении, которое также проявлялось в уменьшении стресс-индуцированного экзосмоса электролитов [Сахабутдинова и др., 2004]. Полученные нами, а также литературные данные свидетельствуют об участии экзогенной СК в повышении холодоустойчивости теплолюбивого вида посредством снижения негативного влияния низких температур на мембраны клеток.

Действие низких температур на структуру мембран клеток связано с развитием окислительного стресса, обусловленного усилением образования АФК, вызывающих повреждения липидов мембран, а также нуклеиновых кислот и инактивацию ферментов [Маевская, Николаева, 2013]. В то же время АФК выступают в качестве сигнальных молекул в запуске каскада защитных реакций в растениях [Сахабутдинова и др., 2004]. Соответственно, баланс между образованием и обезвреживанием АФК имеет решающее значение для выживания растительного организма в стрессовых условиях [Маевская, Николаева, 2013].

Важным показателем устойчивости растений к окислительному стрессу является уровень МДА, который присутствует в тканях растений в низких концентрациях и в обычных условиях [Сахабутдинова и др., 2004], а воздействие стрессовых факторов приводит к увеличению его содержания и последующему ПОЛ. Нами установлено, что при закалывающей температуре 12 °С происходило снижение ПОЛ, что проявилось в уменьшении уровня МДА. В отличие от этого воздействие температуры 4 °С приводило к развитию окислительного стресса, что выражалось в увеличении содержания МДА по сравнению с его уровнем при 22 °С.

Экзогенная СК снижала уровень МДА, а следовательно, и ПОЛ, что, очевидно, способствовало повышению холодоустойчивости проростков огурца как при 12, так и при 4 °С. Отметим, что сходные данные о защитном эффекте СК, связанном со снижением уровня ПОЛ, получены при действии других стресс-факторов на растения. В частности, в листьях риса, предобработанных СК, также происходило снижение содержания МДА, образовавшегося в результате воздействия кадмия [Chao et al., 2010], свинца и ртути [Mishra, Choudhuri, 1999]. На растениях

гороха показано, что интенсивность ПОЛ в последствии теплового шока была ниже у обработанных СК растений, чем у не обработанных [Пестова, 2007]. Предобработка СК способствовала снижению концентрации МДА у растений пшеницы, подвергнутых засолению [Сахабутдинова и др., 2004]. Наряду с этим, СК снижала уровень МДА в корнях проростков пшеницы при аноксии [Кирчихина и др., 2005] и в обычных условиях [Рахманкулова и др., 2010].

Таким образом, с одной стороны, этот гормон проявляет свое антистрессовое действие, усиливая активность СОД, каталазы, пероксидазы, участвующих в утилизации АФК [Сахабутдинова и др., 2004; Колупаев, Ястреб, 2013]. С другой стороны, хорошо известно такое явление, как «окислительный взрыв», вызываемый в растительном организме СК-индуцированным подавлением активности каталазы и аскорбатпероксидазы (АПО), что приводит к накоплению АФК, гибели патогенов и ПКС клеток вокруг места инфекции [Васюкова, Озерецковская, 2007; Белых и др., 2009; Тарчевский и др., 2010; Kang et al., 2014]. В свою очередь, подавление активности каталазы и АПО вызывает генерацию различных форм АФК, что стимулирует накопление СК и усиливает ее воздействие [Махдавиан и др., 2008; Белых и др., 2009].

В целом на основании полученных нами и литературных данных можно сделать вывод о том, что предобработка СК способствует снижению уровня ПОЛ, вызванного действием низких температур. Это предполагает возможность ее участия в защите клеток растений огурца от низкотемпературного стресса. Вероятно, снижение концентрации МДА и развития ПОЛ вызвано преадаптирующим эффектом СК еще до начала воздействия низких температур. Об этом говорит тот факт, что предобработка проростков огурца СК увеличивала содержание свободного пролина как при нормальной температуре (22 °С), так и в условиях низких температур (12 и 4 °С). Как известно, накопление свободного пролина является одной из неспецифических защитных реакций растений на действие различных неблагоприятных факторов. Его участие в повышении устойчивости растений к абиотическим факторам связано с его осмопротекторными и антиоксидантными свойствами, в частности, со способностью уменьшать образование синглетного кислорода, стабилизировать субклеточные структуры и регулировать рН цитоплазмы [Verbruggen, Hermans, 2008; Маевская, Николаева, 2013; Сошинкова и др., 2013; Rejeb et al., 2014]. Следовательно, повышение содержания пролина имеет большое значение для предотвращения

развития окислительного стресса в условиях низких температур.

Аналогичные данные о повышении содержания пролина при обработке СК получены на проростках пшеницы, подвергнутых воздействию хлорида натрия и маннита [Сахабутдинова, 2002]. Эти стрессовые факторы вызывали значительное увеличение содержания пролина в растениях, а предобработка СК обеспечивала поддержание его высокого уровня. На растениях тритикале также было показано, что СК повышает содержание пролина при действии $ZnSO_4$ [Абилова, 2013], а на растениях огурца – в ответ на солевой стресс ($NaCl$ и KCl) [Абилова, 2011]. Причем была отмечена обратная зависимость между интенсивностью накопления пролина и активностью фермента СОД в семядольных листьях огурца, свидетельствующая о том, что основная роль в нейтрализации АФК (в частности, синглетного кислорода) принадлежит именно пролину [Абилова, 2011]. Следовательно, важная роль СК в поддержании жизнедеятельности растительного организма при неблагоприятных воздействиях, в том числе низкотемпературных, может быть связана с повышением содержания пролина, участвующего в процессах антиоксидантной защиты клеток растений.

Заключение

Таким образом, предобработка СК оказывает на проростки огурца адаптогенное воздействие, в результате которого, вероятно, еще до начала действия низкой температуры происходит активация антиоксидантной системы. Это в свою очередь способствует нейтрализации стресс-индуцированного возрастания уровня АФК, а соответственно, приводит к снижению окислительного стресса. В нивелировании АФК принимает участие низкомолекулярный антиоксидант пролин, содержание которого увеличивается под влиянием экзогенной СК, которая способствует предотвращению повреждения целостности мембранных структур, тем самым повышая устойчивость клеток растений огурца к низкой температуре.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0221-2014-0002).

Литература

Абилова Г. А. Салициловая кислота как возможный фактор повышения устойчивости растений

огурца к окислительному стрессу, вызванному засолением среды // Вестник Дагестанского государственного университета. 2011. Вып. 1. С. 103–106.

Абилова Г. А. Участие салициловой кислоты в системе антиоксидантной защиты у тритикале при действии $ZnSO_4$ // Вестник Дагестанского государственного университета. 2013. Вып. 1. С. 124–127.

Белозерова Н. С., Баик А. С., Буцанец П. А. и др. Влияние салициловой кислоты на альтернативный путь дыхания люпина желтого // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 1. С. 43–52. doi:10.7868/S0015330314010023.

Белых Ю. В., Кириллова Н. В., Спасенков А. И. Влияние салициловой кислоты на антиоксидантную и прооксидантную активности в растительных клетках // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2009. Сер. 3, вып. 2. С. 145–151.

Васюкова Н. И., Озерецковская О. Л. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота // Прикл. биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 4. С. 405–411.

Грищенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.

Кирчихина Н. А., Князева А. А., Емельянов В. В., Чиркова Т. В. Влияние фитогормонов на перекисное окисление липидов в проростках пшеницы и риса в постаноксический период // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2005. Сер. 3, вып. 2. С. 126–131.

Колупаев Ю. Е., Ястреб Т. О. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов // Физиология и биохимия культ. растений. 2013. Т. 45, № 2. С. 113–126.

Маевского С. Н., Николаева М. К. Реакция антиоксидантной и осмопротекторной систем проростков пшеницы на засуху и регидратацию // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 3. С. 351–359. doi:10.7868/S0015330313030081.

Масленникова Д. Р., Фатхутдинова Р. А., Безрукова М. В. и др. Механизмы протекторного действия салициловой кислоты на растения пшеницы в условиях кадмиевого стресса // Агробиохимия, 2013. № 3. С. 72–79.

Махдавиан К., Горбанли М., Калантари Х. М. Влияние салициловой кислоты на формирование окислительного стресса, индуцированного УФ-светом в листьях перца // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 4. С. 62–623.

Медведев С. С. Физиология растений: учебник. СПб.: БХВ-Петербург, 2013. 512 с.

Молодченкова О. О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях // Физиология и биохимия культурных растений. 2001. Т. 3, № 6. С. 463–473.

Павлова Е. Л., Рихванов Е. Г., Таусон Е. Л. и др. Влияние салициловой кислоты на развитие индуцированной термотолерантности и индукцию синтеза БТШ в культуре клеток *Arabidopsis thaliana* // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 1. С. 78–84.

Пестова Е. Л. Влияние салициловой кислоты на состояние перекисного гомеостаза растений

гороха при преадаптации к тепловому шоку: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2007. 23 с.

Приходько Н. В. Изменение проницаемости клеточных мембран как общее звено механизмов неспецифической реакции растений на внешние воздействия // Физиология и биохимия культурных растений. 1977. Т. 9, № 3. С. 301–309.

Рахманкулова З. Ф., Федяев В. В., Рахматуллина С. Р. и др. 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.

Сахабудинова А. Р. Регуляция салициловой кислотой устойчивости пшеницы к стрессовым факторам: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2002. 25 с.

Сахабудинова А. Р., Фатхудинова Д. Р., Шакирова Ф. М. Влияние салициловой кислоты на активность антиоксидантных ферментов у пшеницы в условиях засоления // Прикл. биохимия и микробиология. 2004. Т. 40, № 5. С. 579–583.

Сошинкова Т. Н., Радюкина Н. Л., Королькова Д. В., Носов А. В. Пролин и функционирование антиоксидантной системы растений и культивируемых клеток *Thellungiella salsuginea* при окислительном стрессе // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 1. С. 47–60. doi:10.7868/S0015330313010090.

Тарчевский И. А., Яковлева В. Г., Егорова А. М. Салицилат-индуцированная модификация протеомов у растений (обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. 2010. Т. 46, № 3. С. 263–275.

Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.

Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.

Шакирова Ф. М., Безрукова М. В. Индукция салициловой кислотой устойчивости пшеницы к засолению среды // Изв. РАН. Сер. Биол. 1997. № 2. С. 149–153.

Шаркаева Э. Ш. Анатомические и физиологические изменения теплолюбивых растений при различной интенсивности охлаждения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001. 20 с.

Alvarez M. E. Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 44. P. 429–442.

Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant and Soil. 1973. Vol. 39, No 1. P. 205–207.

Chao Y. Y., Chen C. Y., Huang W. D., Kao C. H. Salicylic acid-mediated hydrogen peroxide accumulation and protection against Cd toxicity in rice leaves // Plant and Soil. 2010. Vol. 329. P. 327–337. doi:10.1007/s11104-009-0161-4.

Janda T., Szalai G., Tari I., Paldi E. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants // Planta. 1999. Vol. 208. P. 175–180.

Jayakannan M., Bose J., Babourina O. et al. Salicylic acid in plant salinity stress signaling and tolerance // Plant Growth Regul. 2015. Vol. 76. P. 25–40. doi:10.1007/s10725-015-0028-z.

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.

Lei T., Feng H., Sun X. et al. The alternative pathway in cucumber seedlings under low temperature stress was enhanced by salicylic acid // Plant Growth Regul. 2010. Vol. 60. P. 35–42. doi:10.1007/s10725-009-9416-6.

Mishra A., Choudhuri M. A. Effect of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice // Biol. Plant. 1999. Vol. 42, No 3. P. 409–415.

Rejeb K. B., Abdelly C., Savoure A. How reactive oxygen species and proline face stress together // Plant Physiol. and Biochem. 2014. Vol. 80. P. 278–284.

Sing I., Shah K. Evidences for suppression of cadmium induced oxidative stress in presence of sulphosalicylic acid in rice seedlings // Plant Growth Regul. 2015. Vol. 76. P. 99–110. doi:10.1007/s10725-015-0023-4.

Simon E. W. Phospholipids and plant membrane permeability // New Phytol. 1974. Vol. 73, No 3. P. 377–420.

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes // Plant Physiol. 1980. Vol. 65. P. 245–248.

Verburggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants: a review // Amino acid. 2008. Vol. 35. P. 753–759. doi:10.1007/s00726-008-0061-6.

Поступила в редакцию 22.05.2015

References

Abilova G. A. Uchastie salitsilovoi kisloty v sisteme antioksidantnoi zashchity u tritikale pri deistvii ZnSO₄ [Salicylic acid participation in triticale antioxidant protection on exposure to ZnSO₄]. *Vestnik Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta* [Herald of Dagestan State University]. 2013. Iss. 1. P. 124–127.

Abilova G. A. Salitsilovaya kislota kak vozmozhnyi faktor povysheniya ustoichivosti rastenii ogurtsa k okislitel'nomu stressu, vyzvannomu zasoleniem sredy [Salicylic acid as a possible factor in increasing the stability of cucumber plants to oxidative stress caused by salinity of environment]. *Vestnik Dagestanskogo*

gosudarstvennogo universiteta [Herald of Dagestan State University]. 2011. Iss. 1. P. 103–106.

Belozerova N. S., Baik A. S., Butsanets P. A., Kuznetsov V. V., Shugaev A. G., Pozhidaeva E. S. Vliyanie salitsilovoi kisloty na al'ternativnyi put' dykhaniya lyupina zheltogo [Effect of salicylic acid on the alternative pathway respiration of yellow lupine]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2014. Vol. 61, No 1. P. 43–52. doi:10.7868/S0015330314010023.

Belykh Yu. V., Kirillova N. V., Spasenkov A. I. Vliyanie salitsilovoi kisloty na antioksidantnyu i prooksidantnyu aktivnosti v rastitel'nykh kletkakh [Effect of salicylic

acid on anti-oxidant and pro-oxidant activity in plant cells]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta* [Vestnik of St. Petersburg University]. 2009. Part. 3, iss. 2. P. 145–151.

Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Opredelenie ustoychivosti rastitel'nykh tkanei k abioticheskim stressam s ispol'zovaniem konduktometricheskogo metoda [A conductometric technique to estimate the plant tissues stability to abiotic stresses]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal* [Povolzhskiy Journal of Ecology]. 2005. No 1. P. 3–11.

Kirchikhina N. A., Knyazeva A. A., Emel'yanov V. V., Chirkova T. V. Vliyanie fitogormonov na perekisnoe okislenie lipidov v prorostkakh pshenitsy i risa v postanoksicheskii period [Effect of phytohormones on lipid peroxidation in wheat and rice seedlings in the post-anoxic period]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta* [Vestnik of St. Petersburg University]. 2005. Ser. 3, iss. 2. P. 126–131.

Kolupaev Yu. E., Yastreb T. O. Stress-protetkornyye efekty salitsilovoi kisloty i ee strukturnykh analogov [Stress-protective effects of salicylic acid and its structural analogues]. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rastenii* [Physiology and biochemistry of cultivated plants]. 2013. Vol. 45, No 2. P. 113–126.

Maevskaya S. N., Nikolaeva M. K. Reaktsiya antioksidantnoi i osmoprotetkornoii sistem prorostkov pshenitsy na zasukhu i regidratatsiyu [Response of antioxidant and osmoprotective systems of wheat seedlings to drought and rehydration]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2013. Vol. 60, No 3. P. 351–359. doi: 10.7868/S0015330313030081.

Maslennikova D. R., Fatkhutdinova R. A., Bezrukova M. V., Allagulova Ch. R., Klyuchnikova E. O., Shakirova F. M. Mekhanizmy protetkornogo deistviya salitsilovoi kisloty na rasteniya pshenitsy v usloviyakh kadmievogo stressa [The mechanisms of the protective action of salicylic acid on wheat plants under cadmium stress]. *Agrokhiimiya* [Agrochemistry]. 2013. No 3, P. 72–79.

Makhdavian K., Gorbanii M., Kalantari Kh. M. Vliyanie salitsilovoi kisloty na formirovanie okislitel'nogo stressa, indutsirovannogo UF-svetom v list'yakh pertsy [Role of salicylic acid in regulating ultraviolet radiation-induced oxidative stress in pepper leaves]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2008. Vol. 55, No 4. P. 62–623.

Medvedev S. S. Fiziologiya rastenii: uchebnik [Plant physiology. Tutorial]. St. Petersburg: BKhV-Peterburg, 2013. 512 p.

Molodchenkova O. O. Predpolagaemye funktsii salitsilovoi kisloty v rasteniyakh [Estimated functions of salicylic acid in plants]. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii* [Physiology and biochemistry of cultivated plants]. 2001. Vol. 3, No 6. P. 463–473.

Pavlova E. L., Rikhvanov E. G., Tauson E. L., Varakina N. N., Gamburg K. Z., Rusalaeva T. M., Borovskii G. B., Voinikov V. K. Vliyanie salitsilovoi kisloty na razvitie indutsirovannoi termotolerantnosti i induktsiyu sinteza BTSv v kul'ture kletok *Arabidopsis thaliana* [Effect of salicylic acid on the development of induced thermotolerance and induction of HSP synthesis in *Arabidopsis thaliana* cell culture]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2009. Vol. 56, No 1. P. 78–84.

Pestova E. L. Vliyanie salitsilovoi kisloty na sostoyanie perekisnogo gomeostaza rastenii gorokha pri predadaptatsii k teplovomu shoku [Effect of salicylic acid on the state of peroxide homeostasis in pea plants with preadaptation to thermal shock]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [PhD Diss (Biol.)]. Nizhnii Novgorod, 2007. 23 p.

Prikhod'ko N. V. Izmenenie pronitsaemosti kletochnykh membran kak obshchee zveno mekhanizmov nespetsificheskoi reaktsii rastenii na vneshnie vozdeistviya [Changes in the permeability of cell membranes as a common link of nonspecific mechanisms of plant response to external influences]. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii* [Physiology and biochemistry of cultivated plants]. 1977. Vol. 9, No. 3. P. 301–309.

Rakhmankulova Z. F., Fedyaev V. V., Rakhmatullina S. R., Ivanov S. P., Gil'vanova I. R., Usmanov I. Yu. Vliyanie predposevnoi obrabotki semyan pshenitsy salitsilovoi kislotoi na ee endogennoe sodержanie, aktivnost' dykhatel'nykh putei i antioksidantnyi balans rastenii [The effect of wheat seed pre-sowing treatment with salicylic acid on its endogenous content, activity of respiratory pathways and plant antioxidant status]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2010. Vol. 57, No 6. P. 835–840.

Sakhabutdinova A. R. Regulyatsiya salitsilovoi kislotoi ustoychivosti pshenitsy k stressovym faktoram [Regulation of wheat resistance to stress factors with salicylic acid]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [PhD Diss. (Biol.)]. Ufa, 2002. 25 p.

Sakhabutdinova A. R., Fatkhutdinova D. MR., Shakirova F. M. Vliyanie salitsilovoi kisloty na aktivnost' antioksidantnykh fermentov u pshenitsy v usloviyakh zasoleniya [Effect of salicylic acid on the activity of antioxidant enzymes in wheat under conditions of salination]. *Prikl. biokhimiya i mikrobiologiya* [Applied biochemistry and microbiology]. 2004. Vol. 40, No 5. P. 579–583.

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

Shakirova F. M., Bezrukova M. V. Induktsiya salitsilovoi kislotoi ustoychivosti pshenitsy k zasoleniyu sredi [Induction of wheat resistance against environmental salinization by salicylic acid]. *Izv. RAN. Ser. Biol.* 1997. No 2. P. 149–153.

Sharkaeva E. Sh. Anatomicheskie i fiziologicheskie izmeneniya teplolyubivnykh rastenii pri razlichnoi intensivnosti okhlazhdeniya [Anatomical and physiological changes in heat-loving plants at different intensity of cooling]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [PhD Diss. (Biol.)]. Saransk, 2001. 20 p.

Soshinkova T. N., Radyukina N. L., Korol'kova D. V., Nosov A. V. Prolin i funktsionirovanie antioksidantnoi sistemy rastenii i kul'tiviruemnykh kletok *Thellungiella salsauginea* pri okislitel'nom stresse [Proline and functioning of the antioxidant system in *Thellungiella salsauginea* plants and cultured cells subjected to oxidative stress]. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2013. Vol. 60, No 1. P. 47–60. doi:10.7868/S0015330313010090.

Tarчевskii I. A., Yakovleva V. G., Egorova A. M. Salitsilat-indutsirovannaya modifikatsiya protemov u rastenii (obzor) [Salicylate-induced modification of plant

proteomes (review)]. *Prikl. biokhimiya i mikrobiologiya [Appl. biochemistry and microbiology]*. 2010. Vol. 46, No 3. P. 263–275.

Titov A. F., Talanova V. V. Ustoichivost' rastenii i fitogormony [Plant resistance and phytohormones]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. 206 p.

Vasyukova N. I., Ozeretskovskaya O. L. Indutsirovannaya ustoichivost' rastenii i salitsilovaya kislota [Induced plant resistance and salicylic acid]. *Prikl. biokhimiya i mikrobiologiya [Appl. biochemistry and microbiology]*. 2007. Vol. 43, No 4. P. 405–411.

Alvarez M. E. Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance. *Plant Mol. Biol.* 2000. Vol. 44. P. 429–442.

Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*. 1973. Vol. 39, No 1. P. 205–207.

Chao Y. Y., Chen C. Y., Huang W. D., Kao C. H. Salicylic acid-mediated hydrogen peroxide accumulation and protection against Cd toxicity in rice leaves. *Plant and Soil*. 2010. Vol. 329. P. 327–337. doi:10.1007/s11104-009-0161-4.

Janda T., Szalai G., Tari I., Paldi E. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants. *Planta*. 1999. Vol. 208. P. 175–180.

Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Rengel Z., Shabala S. Salicylic acid in plant salinity stress signaling and tolerance. *Plant Growth Regul.* 2015. Vol. 76. P. 25–40. doi:10.1007/s10725-015-0028-z.

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.

Lei T., Feng H., Sun X., Dai Q. L., Zhang F., Liang H. G., Lin H. H. The alternative pathway in cucumber seedlings under low temperature stress was enhanced by salicylic acid. *Plant Growth Regul.* 2010. Vol. 60. P. 35–42. doi:10.1007/s10725-009-9416-6.

Mishra A., Choudhuri M. A. Effect of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice. *Biol. Plant.* 1999. Vol. 42, No 3. P. 409–415.

Rejeb K. B., Abdelly C., Savoure A. How reactive oxygen species and proline face stress together. *Plant Physiol. and Biochem.* 2014. Vol. 80. P. 278–284.

Sing I., Shah K. Evidences for suppression of cadmium induced oxidative stress in presence of sulphosalicylic acid in rice seedlings. *Plant Growth Regul.* 2015. Vol. 76. P. 99–110. doi:10.1007/s10725-015-0023-4.

Simon E. W. Phospholipids and plant membrane permeability. *New Phytol.* 1974. Vol. 73, No 3. P. 377–420.

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiol.* 1980. Vol. 65. P. 245–248.

Verburggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino acid.* 2008. Vol. 35. P. 753–759. doi:10.1007/s00726-008-0061-6.

Received May 22, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Фенько Анна Анатольевна

аспирант
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
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
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
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
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Карелия, Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

CONTRIBUTORS:

Fenko, 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