

УДК 581.1

## **САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССОРАМ**

© 2009 г. Ю.Е. Колупаев<sup>1</sup>, Ю.В. Карпец<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева  
(Харьков, Украина)*

<sup>2</sup>*Украинский научно-исследовательский институт  
лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г.Н. Высоцкого  
(Харьков, Украина)*

Обобщены данные литературы о механизмах синтеза и деградации салициловой кислоты (СК) в растениях, изменении ее содержания при действии стрессоров, сведения о влиянии экзогенной СК на устойчивость растений к абиотическим стрессорам. Рассмотрены вопросы трансдукции сигналов, вызываемых СК, в геном, участия салицилата в модифицировании действия других сигнальных интермедиатов (активных форм кислорода, кальция, оксида азота и пр.). Обобщены сведения об участии СК в формировании конкретных защитных реакций, важных для выживания растений в условиях действия абиотических стрессоров (изменение активности антиоксидантных ферментов, повышение содержания низкомолекулярных протекторов, синтез стрессовых белков и др.).

**Ключевые слова:** *салициловая кислота, абиотические стрессоры, трансдукция сигнала, активные формы кислорода, кальций, защитные реакции*

Одной из важнейших составляющих ответа растений на действие неблагоприятных факторов (стрессоров) является накопление в клетках и тканях стрессовых метаболитов. К ним относят активные формы кислорода (АФК), ионы кальция, циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), оксид азота (NO), этилен, жасмоновую кислоту и ее производные, абсцизовую и салициловую кислоты, пролин, полиамины и др. (Кузнецов и др., 2006; Кузнецов, Шевякова, 1999; Тарчевский, 2002). Некоторые из перечисленных соединений (например, пролин и полиамины) выполняют протекторные функции, защищая белки и мембранные структуры от повреждений, вызываемых действием стрессоров. Этим же соединениям в какой-то мере присущи регуляторные функции (Кузнецов и др., 2006; Gaspar et al., 2003). Абсцизовая кислота (АБК) и этилен считаются «классическими» стрессовыми фитогормонами (Мусатенко, Маменко, 2008; Bray, 1997; Steffens et al.,

2006; Xiong et al., 2002). Особое место среди стрессовых метаболитов занимают вещества, выполняющие сигнальную роль. Многие из них являются ключевыми интермедиатами соответствующих сигнальных систем – кальциевой, циклоаденилатной, NO-синтазной и других (Тарчевский, 2002).

В последние годы значительный интерес исследователи проявляют к салициловой кислоте – стрессовому метаболиту, сочетающему свойства сигнального интермедиата и фитогормона (Dat et al., 1998; Wang, Li, 2006a). Салициловая (*орто*-гидроксibenзойная) кислота (СК) относится к группе растительных фенольных соединений. Как лечебное средство она известна очень давно. Написанный более 3500 лет тому назад папирус Эберса содержит рекомендации по лечению ревматических болей отваром сухих листьев мирта, содержащих большое количество салициловой кислоты (Дмитрієв, 2001). Древние греки использовали это вещество в виде препаратов из коры и листьев ивы для обезболивания и лечения лихорадки. В очищенном виде СК впервые была выделена из растений *Salix piria* в 1838 году. Первое коммер-

---

*Адрес для корреспонденции:* Колупаев Юрий Евгеньевич, Харьковский национальный агроуниверситет, п/о «Коммунист-1», Харьков, 62483, Украина;  
e-mail: plant\_biology@mail.ru

ческое производство СК началось в Германии в 1874 году. Аспирин (торговое название ацетилсалициловой кислоты) был представлен компанией «Байер» в 1898 году и до сих пор остается одним из наиболее используемых терапевтических препаратов.

СК обнаружена в листьях и репродуктивных органах нескольких десятков растительных культур (Молодченкова, 2001).

Значительное внимание физиологов к СК обусловлено прежде всего ее участием в защитных реакциях при инфицировании растений патогенами. Так, инфицирование листьев табака вирусом табачной мозаики приводило к увеличению в них содержания СК в 180 раз (Malamy et al., 1990). Подобные эффекты в ответ на инфицирование или обработку элиситорами зарегистрированы и на примере многих других видов растений (Дмитрієв, Кравчук, 2005; Шакирова, Сахабутдинова, 2003). Считается, что именно СК способна индуцировать системную приобретенную устойчивость (СПУ) растений к различным по природе возбудителям болезней (Шакирова, 2001; Raskin, 1992). Прогресс в раскрытии механизмов, лежащих в основе системной приобретенной устойчивости, связан с данными о корреляции развития СПУ с накоплением группы PR-белков у растений под влиянием СК. Было установлено, что экзогенное использование СК индуцирует накопление PR-белков у табака, которое коррелирует с увеличением устойчивости к вирусу табачной мозаики (Дмитрієв, 2001). В дальнейших экспериментах, проведенных на растениях табака, было установлено, что СК индуцирует координированную экспрессию 9 семейств генов, названных СПУ-генами. Гибриды табака, для которых характерны высокие конститутивные уровни СК, проявляли повышенную устойчивость к патогенам и конститутивную экспрессию СПУ-генов (Дмитрієв, 2001). К СПУ-генам относятся гены, кодирующие хитиназы и  $\beta$ -1,3-глюканазы, цистеин-богатые белки, подобные тауматину, а также группу белков, объединенных в семейство PR-1, ингибирующих рост грибов в системе *in vitro* (Шакирова, 2001).

Убедительные доказательства того, что СК играет ведущую роль в передаче сигнала при развитии СПУ были получены в экспериментах с использованием трансгенных растений, экспрессирующих бактериальный фермент салицилат-гидролазу (Дмитрієв, 2001). Данный фермент катализирует превращение СК в катехол, который не проявляет физиологической

активности СК. Растения, трансформированные геном салицилат-гидролазы, оказались неспособными накапливать свободную СК и отвечать синтезом PR-1 в ответ на заражение вирусом табачной мозаики. В настоящее время СК отводится ключевая роль в сигналинге СПУ (Шакирова, Сахабутдинова, 2003).

СК важна для развития устойчивости к патогенам у растений с различным ее конститутивным уровнем. Так, в растениях табака, огурца и арабидопсиса содержится низкое конститутивное количество СК. Возрастание в них количества СК существенно для развития СПУ (Васюкова, Озерецковская, 2007). Растения с высоким уровнем СК (рис, соя, картофель, томаты) также способны индуцировать устойчивость в ответ на внесение экзогенной СК (Васюкова, Озерецковская, 2007). Так, у растений риса, предварительно обработанных экзогенной СК, ее эндогенный уровень повышался в 3 раза. При этом наблюдалась индукция синтеза белков, связанных с патогенезом – хитиназы,  $\beta$ -1,3-глюканазы, тауматиноподобных белков, а также развивалась системная устойчивость к *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Mohan et al., 2003).

Реализация эффектов СК при биотических стрессах в значительной степени обусловлена увеличением под ее влиянием содержания АФК в клетках. Считается, что один из основных механизмов действия СК связан с ингибированием каталазы (Chen et al., 1993), которую рассматривают как рецептор СК (Conrath et al., 1995; Dong, 1995). Ингибирование каталазы приводит к увеличению содержания пероксида водорода, который и выполняет сигнальные функции в индуцировании экспрессии защитных генов (Durner, Klessing, 1996). Правда, не все имеющиеся данные вписываются в такую простую схему (Шакирова, 2001). Имеются сведения и о влиянии СК на активность других ферментов, причастных к регулированию про-/антиоксидантного равновесия, в частности, НАДФН-оксидазы (Geetha, Shetty, 2002), пероксидазы (Kawano, Muto, 2000), супероксиддисмутазы (Rao et al., 1997). Тем не менее, защитные реакции, в индуцировании которых принимает участие СК, так или иначе связаны с накоплением АФК. Так, показано, что индукция СК экспрессии PR-генов супрессируется антиоксидантами (Wendehenne et al., 1998). Не вызывает сомнений и роль кальция в индуцировании устойчивости растений к патогенам с участием СК. На примере культуры моркови показано, что индуцирование грибным элиси-

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

тором накопления СК и хитиназной активности происходило только в присутствии ионов кальция (Schneider-Muller et al., 1994). Как известно, СК принимает участие в работе НАДФН-оксидазной и NO-синтазной сигнальной систем, в которых задействован кальций как универсальный вторичный мессенджер (Тарчевский, 2002).

Вполне естественно, что функции СК не ограничиваются участием в формировании адекватных ответных реакций растений на патогены и их элиситоры. СК рассматривается как полифункциональная сигнально-регуляторная молекула. Так, известно, что СК является естественным индуктором термогенеза у *Arum lilies* (Raskin et al., 1987), принимает участие в индуцировании цветения некоторых видов растений (Cleland, Tanaka, 1979), регуляции транспорта органических веществ по флоэме (Бурмистрова, Красавина, 1999), формировании ризобияльного симбиоза (Глянько и др., 2005). В то же время, функции СК, не связанные с патогенезом, изучены недостаточно (Шакирова, 2000). До сих пор мало исследованной остается роль СК в устойчивости растений к абиотическим стрессорам. При этом однако уже накоплены данные о повышении под действием экзогенной СК устойчивости растений к гипо- (Horvath et al., 2002; Nemeth et al., 2002) и гипертермии (Basra, Basra, 2001; Dat et al., 1998), осмотическому и солевому стрессам (Шакирова, 2001; She et al., 2001), действию тяжелых металлов (Misha, Choudhuri, 1999). В то же время механизмы индуцирования устойчивости растений к абиотическим стрессорам под действием экзогенной СК остаются мало известными, что ограничивает возможности ее использования как индуктора устойчивости (Шакирова, 2000).

Основной целью настоящего обзора явилось обобщение сведений о механизмах индуцирования устойчивости растений к абиотическим стрессорам с участием СК (как экзогенной, так и эндогенной), а также о взаимодействии СК с другими сигнальными интермедиатами при формировании адаптивных реакций.

### **Пути изменения содержания салициловой кислоты в растениях**

Пути биосинтеза СК до сих пор продолжают уточняться (Васюкова, Озерецковская, 2007). Основным путем синтеза СК считается фенилпропаноидный. Прямым предшественником СК в этом пути является фенилаланин, который с участием фенилаланинаммонийлиазы превращается в *транс*-коричную кислоту. По-

следняя путем декарбоксилирования превращается в бензойную кислоту, которая, в свою очередь, под действием фермента 2-гидроксилазы бензойной кислоты превращается в СК (Шакирова, 2001).

В то же время у бактерий и в отдельных компартментах растительных клеток (например, хлоропластах) установлено наличие альтернативного пути биосинтеза СК (Васюкова, Озерецковская, 2007). При этом исходным соединением для синтеза СК является шикимовая кислота, которая легко превращается в хоризмовую. Последняя под действием изохоризматсинтазы превращается в изохоризмовую кислоту, из которой с участием изохоризматпируватлиазы и образуется СК.

Увеличение содержания СК в тканях растений может быть связано не только с активацией ее синтеза, но и с гидролизом *O*- $\beta$ -D-глюкозилсалицилата, локализованного в клеточной стенке растений (Тарчевский, 2002). Так, показано, что при инфицировании тканей клубней картофеля несовместимой расой возбудителя фитофтороза и при обработке элиситором (хитозаном) происходил гидролиз связанных форм СК и накопление ее свободной формы (Панина и др., 2005). Наряду с глюкозилсалицилатом, в растениях присутствует еще одна конъюгированная форма СК – метилсалицилат. Если глюкозилсалицилат физиологически не активен и рассматривается как запасная форма СК (Chen et al., 1995), то метилсалицилат считается транспортной формой СК, в которую он легко превращается в тканях-мишенях (Sesekar et al., 1998).

Увеличение содержания СК в органах и тканях растений может быть не только результатом ее синтеза или высвобождения из конъюгатов, но и транспорта к определенным мишеням. Так, показано, что меченая экзогенная СК, нанесенная на определенные листья растений винограда, обнаруживалась в других листьях, причем распределение СК изменялось под действием теплового стресса (Liu Yue-ping et al., 2005).

СК рассматривается как мобильная молекула, участвующая в передаче информации от клетки, атакуемой патогеном, к другим клеткам. Передвигаясь по сосудам растения, СК последовательно превращает его ткани в иммунизированные, формируя дистанционный тип индуцированной устойчивости (Васюкова, Озерецковская, 2007; Rocher et al., 2006). В то же время далеко не все имеющиеся факты позво-

ляют рассматривать СК в качестве мобильного сигнала для СПУ (Дмитрієв, 2001). Так, решающим аргументом в пользу существования альтернативных СК путей индуцирования устойчивости к фитопатогенам служат результаты, полученные с использованием *NahG*-трансгенных растений с высокой активностью салицилатгидроксилазы, которая превращает СК в неактивный катехол. При заражении некоторыми патогенами или обработке элиситорами такие растения развивали не только локальную, но и системную устойчивость (Шакирова, Сахабутдинова, 2003). Это свидетельствует о том, что передача сигнала о заражении патогеном происходит не только путем транспорта СК. В качестве других мобильных сигналов рассматриваются изменения содержания жасмоновой кислоты, ее метилового эфира и этилена (Дмитрієв, 2001; Шакирова, Сахабутдинова, 2003). Подробное обсуждение данного вопроса выходит за рамки тематики настоящего обзора.

#### ***Изменения содержания салициловой кислоты в тканях растений при действии абиотических стрессоров***

В клетках арабидопсиса происходило кратковременное увеличение содержания СК в ответ на мягкий тепловой шок (действие температуры 37°C (Kaplan et al., 2004). Изменение содержания СК в ответ на гипертермию детально изучено на примере молодых растений винограда (Ван и др., 2005). Показано, что через 1 ч после начала инкубации растений при температуре 38°C содержание эндогенной СК увеличивалось в 4 раза, а в течение последующих 23 ч постепенно снижалось до контрольного уровня. Теплоустойчивость растений винограда возрастала в течение первого часа и достигала максимума к 6 ч. В целом идентичный характер изменения содержания СК и развития теплоустойчивости зарегистрирован и при изучении действия гипертермии на растения горчицы (Dat et al., 1998).

На примере растений винограда показано, что содержание конъюгированной (гликозилированной) СК практически не изменялось при воздействии высоких температур, увеличение содержания СК происходило за счет свободной ее формы (Ван и др., 2005), что позволяет предполагать именно активацию синтеза СК, а не распад ее конъюгатов. Увеличение содержания свободной СК сопровождалось возрастанием активности фенилаланинаммонийлиазы, которая является ферментом, лимитирующим скорость синтеза СК на первом его этапе (Ван и

др., 2005). Повышение активности фенилаланинаммонийлиазы рассматривается как один из механизмов обеспечения устойчивости к патогенам (Mauch-Mani, Slusarenko, 1996). Предполагается, что путь накопления СК в растениях при действии патогенов и абиотических стрессоров может быть идентичным – биосинтетическим, связанным с образованием *транс*-коричной кислоты, являющейся предшественником СК.

Значение эндогенной СК в формировании теплоустойчивости показано на примере мутантов арабидопсиса, дефектных по синтезу СК. Они имели пониженную теплоустойчивость (Larkindale et al., 2005).

В целом считается, что эндогенная СК может повышать базовую терморезистентность растений, т.е. их способность выдерживать жесткий тепловой шок без предварительной мягкой тепловой обработки (закаливания) (Павлова и др., 2009). С другой стороны, имеются данные, которые заставляют усомниться в значении эндогенной СК в развитии индуцированной теплоустойчивости. Так, показано, что линии арабидопсиса, трансформированные геном *NahG*, и, как следствие, имеющие высокую активность салицилатгидроксилазы и не накапливающие СК, не отличались от контрольных линий по развитию индуцированной терморезистентности. При этом, однако, они были чувствительны к жесткому тепловому шоку, если подвергались такому воздействию без предварительного закаливания (Clarke et al., 2004).

Увеличение содержания СК у растений риса зарегистрировано при солевом стрессе (Sawada et al., 2004). При этом происходило повышение активности 2-гидроксилазы бензойной кислоты – фермента, катализирующего последнюю реакцию фенилпропаноидного пути синтеза СК.

Повышение количества СК в листьях растений табака наблюдалось в ответ на действие индуктора окислительного стресса озона (Ogawa et al., 2003). Оно сопровождалось увеличением содержания мРНК фенилаланинаммонийлиазы и активности этого фермента. Предполагается, что при действии озона происходит усиление синтеза СК из фенилаланина. Повышение содержания СК в растениях может быть вызвано и действием тяжелых металлов. Так, в корнях риса показано увеличение содержания СК при действии ионов кадмия (Rodriguez-Serrano et al., 2006). В листьях растений табака под действием ультрафиолета за-

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

регистрировано многократное повышение содержания СК, происходящее изохоризмат-зависимым путем (Catinot et al., 2008).

Снижение содержания СК, которое происходит после «салицилатного взрыва», наблюдающегося в ответ на инфицирование патогенами либо после подъема, связанного с действием абиотических стрессоров, может быть обусловлено несколькими причинами: ее выходом из клеток в апопласт и проводящие пути растений, превращением в летучий метилсалицилат и его диффузией в окружающее растение воздушное пространство, образованием глюкозильного эфира салицилата и его отложением в клеточных стенках, деградацией СК (Тарчевский, 2002; Fukami et al., 2002).

Необходимо отметить, что сведений об изменении содержания эндогенной СК в растениях, подвергнутых абиотическим стрессорам, пока недостаточно. Значительно больше работ, в которых оценивалось действие экзогенной СК на устойчивость к неблагоприятным абиотическим воздействиям.

### **Влияние экзогенной салициловой кислоты на устойчивость растений к абиотическим стрессорам**

В ряде работ показано повышение устойчивости растений к стрессовым температурам под влиянием экзогенной СК. Так, продемонстрировано уменьшение низкотемпературных повреждений у растений пшеницы (Tasgin et al., 2003), кукурузы (Horvath et al., 2002; Nemeth et al., 2002), проростков огурца (Huang, She, 2003), листьев банана (Kang et al., 2007), растений винограда (Wang et al., 2005), семян ясеня (Wu, Wang, 2002) после обработки СК. Также показано ускорение прорастания семян моркови при низких температурах под действием СК (Rajasekaran et al., 2002).

При гипертермии защитное действие экзогенной СК продемонстрировано на примере проростков горчицы (Dat et al., 1998), арабидопсиса (Larkindale, Knight, 2002), огурца (Sun, Wang, 2004; Xu et al., 2007), маша (Basra, Basra, 2001), растений томата (Senarata et al., 2003), молодых растений винограда (Liu et al., 2005). Холодо- и жароустойчивость проростков кукурузы повышалась в результате предпосевной обработки семян СК (Du et al., 2005). Примечательно, что протекторный эффект проявляли и структурные аналоги СК – бензойная, сульфосалициловая и метилсалициловая кислоты (Senarata et al., 2003).

Нами проведено сравнительное изучение влияния СК на теплоустойчивость растений разных таксономических групп (таблица). Предобработка СК проростков и изолированных органов всех изученных видов растений повышала их выживание после потенциально летального нагрева. При этом для большинства объектов оптимальные концентрации СК находились в пределах  $10^{-6}$ - $10^{-5}$  М, несколько более высокая концентрация СК ( $10^{-4}$  М) была эффективна для проростков сосны (см. таблицу). Необходимо отметить, что повышенные концентрации СК, которые не проявляли токсических эффектов, т. е. не влияли на жизнеспособность растительных объектов в физиологически нормальных условиях, снижали их теплоустойчивость. Такие эффекты наблюдались при двухчасовом действии на колеоптилы пшеницы 250 мкМ СК, 24-часовом влиянии 100 мкМ СК на интактные проростки пшеницы или изолированные семядоли огурца. Можно предположить, что повышенные концентрации СК, влияя на активность про- и антиоксидантных ферментов, вызывали чрезмерный (неуправляемый) окислительный стресс у исследуемых объектов (см. ниже).

Менее исследовано влияние СК на индуцированную термотолерантность. Недавно получены интересные данные о действии экзогенной СК на теплоустойчивость гетеротрофной культуры клеток *Arabidopsis thaliana* (Павлова и др., 2009). В нормальных условиях (26°C) обработка экзогенной СК повышала устойчивость клеток жесткому тепловому шоку (50°C). При мягком тепловом шоке (37°C), который инициирует развитие индуцированной термотолерантности, присутствие СК, напротив, снижало способность клеток арабидопсиса переносить высокую температуру (50°C).

С помощью экзогенной СК удалось индуцировать устойчивость растений к осмотическому и солевому стрессам. СК повышала засухоустойчивость проростков пшеницы (Singh, Usha, 2003; Agarval et al., 2005), огурца, тыквы (Huang et al., 2004), растений томата, фасоли (Senarata et al., 2003). Установлено, что предпосевная обработка зерна пшеницы СК способствовала снижению потерь воды и уменьшению проницаемости клеточных мембран при действии водного дефицита (Маменко, Роїк, 2008). Экзогенная СК уменьшала последствия водного стресса и для растений подсолнечника (Hussain et al., 2008). Также показано положительное влияние экзогенной СК на растения риса (Ma et al., 2006), огурца (She et al., 2002)

**Влияние салициловой кислоты на выживание (%) проростков и изолированных органов разных видов растений после потенциально летального нагрева (Карпец, Колупаев, 2007)**

Объект исследования	Температура нагрева, °С	Концентрация СК, М					
		0 (контроль)	10 <sup>-7</sup>	10 <sup>-6</sup>	10 <sup>-5</sup>	10 <sup>-4</sup>	10 <sup>-3</sup>
<i>Cucumis sativus</i> L. (семядоли)	46±0,2	46,1±2,7	48,7±2,1	67,0±3,0	59,9±2,6	40,2±2,9	-
<i>Triticum aestivum</i> L. (проростки)	44±0,1	51,7±3,2	74,8±4,5	81,1±3,7	56,7±3,3	43,6±3,3	-
<i>Triticum aestivum</i> L. (колеоптили)	43±0,1	47,8±3,4	-	50,1±4,1	68,9±4,2	55,2±4,7	21,3±6,0*
<i>Hordeum vulgare</i> L. (проростки)	44±0,1	67,0±2,9	-	78,3±3,6	85,8±2,9	68,7±3,4	-
<i>Pinus sylvestris</i> L. (проростки)	49±0,3	37,5±2,4	45,8±4,8	56,8±4,2	59,6±4,2	64,3±4,8	15,8±4,5

\* использована концентрация СК 2,5•10<sup>-4</sup> М, поскольку концентрация 10<sup>-3</sup> М вызывала проявления токсического эффекта

одуванчика (Yang, Zhang, 2006) в условиях засоления, при действии на проростки пшеницы потенциально летального солевого стресса (Колупаев та ін., 2007).

Защитные эффекты экзогенной СК зарегистрированы и в условиях воздействия на растения тяжелых металлов, в частности, кадмия (Ghoushury, Panda, 2004; Krantev et al., 2008; Mazen, 2004; Popova et al., 2009), никеля, свинца (Шалимова, Штахова, 2007; Mazen, 2004; Wang et al., 2009). Положительное действие СК на растения в условиях стресса, вызываемого тяжелыми металлами, проявлялось в нормализации функционирования фотосинтетического аппарата, сохранении активности антиоксидантных ферментов (Krantev et al., 2008; Popova et al., 2009; Wang et al., 2009).

**Возможные механизмы индуцирования устойчивости растений к абиотическим стрессорам с участием салициловой кислоты**

Как уже отмечалось, участие СК в индуцировании устойчивости растений к патогенам в значительной степени связывают с ее способностью усиливать генерацию растительными тканями АФК (Martinez et al., 2000). Этот эффект объясняется, в первую очередь, угнетением салицилатом каталазы и возможной активацией форм пероксидазы, продуцирующих АФК. Последние принимают участие не только в разрушении вирусов и патогенных микроорганизмов, но и могут выполнять сигнальную функцию, необходимую для формирования СПУ (Martinez et al., 2000). Также установлена способность СК индуцировать пероксидное окисление липидов (ПОЛ). Этот механизм свя-

зан не только с увеличением содержания пероксида водорода и других АФК в тканях под воздействием СК, но и с появлением СК-радикала (Васюкова и др., 1999). Допускают, что СК формирует одновременно два сигнала: один связан с образованием АФК, а другой – с появлением физиологически активных продуктов окисления липидов (Васюкова и др., 1999).

Пока еще лишь в отдельных работах осуществлялись попытки выяснить наличие связи между способностью СК вызывать смещение про-/антиоксидантного равновесия и индуцированием устойчивости к абиотическим стрессорам. Так, на примере проростков горчицы показана связь между индуцированием СК образования АФК, в частности, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, и развитием терморезистентности (Dat et al., 1998). В то же время во многих работах показано, что защитное действие СК на растения при действии абиотических стрессоров, напротив, сопровождалось активацией антиоксидантных ферментов и уменьшением интенсивности ПОЛ (Agarwal et al., 2005; Farooq et al., 2008; She et al., 2001). Лишь в немногих работах детально исследовалась динамика изменения про-/антиоксидантного равновесия в растительных клетках под действием экзогенной СК. В основном фиксируются отдаленные во времени ее эффекты, проявляющиеся в индуцировании антиоксидантной системы. В то же время индуцирование антиоксидантных ферментов может быть связано с более ранним эффектом окислительного стресса, вызываемого СК (Колупаев та ін., 2006).

При этом механизмы влияния СК на про-/антиоксидантное равновесие могут быть достаточно сложными. Как уже упоминалось,

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

имеются сведения о неоднозначном, как активирующем, так и ингибирующем влиянии СК на разные ферменты, продуцирующие и элиминирующие АФК – каталазу (Chen et al., 1993; 1997), фенолпероксидазы (Martinez et al., 2000), супероксиддисмутазу – СОД (Rao et al., 1997). Так, относительно каталазы, с одной стороны, есть данные, которые свидетельствуют об ингибировании ее активности под влиянием СК путем прямого взаимодействия с ферментом, что может проявляться в условиях *in vitro* (Панина и др., 2004; Chen et al., 1993), а с другой – о способности СК индуцировать экспрессию генов каталазы и повышать активность фермента *in vivo* (Guan, Scandalios, 2000). Экзогенная СК на разных объектах как повышала (Ananieva, Popova, 2002; Martinez et al., 2000), так и снижала (Максимов и др., 2004) активность гваяколпероксидазы, а также изменяла ее спектр (Максимов и др., 2004).

Нами изучено влияние экзогенной СК на несколько основных про- и антиоксидантных ферментов у колеоптилей пшеницы (модели, чувствительной к салицилату). СК как *in vivo*, так и *in vitro* уменьшала активность каталазы, однако при действии физиологических концентраций СК это угнетение было сравнительно небольшим (до 20%) (Колупаев та ін., 2006). Одновременно СК увеличивала активность гваяколпероксидазы, в т. ч. ее апопластной формы (Колупаев, Акініна, 2005), которая рассматривается как один из продуцентов АФК, в частности, супероксидного радикала (Kawano, Muto, 2000). Причастность внеклеточной пероксидазы к генерации супероксидного анион-радикала показана и на клетках корней пшеницы (Часов, 2002).

Наряду с этим, под действием СК происходило значительное увеличение активности СОД, превращающей супероксидный радикал в более стабильную АФК – пероксид водорода (Колупаев, 2007). Такие изменения активности ферментов под влиянием СК сопровождалось как усилением генерации колеоптилями супероксидного анион-радикала (Колупаев, Карпец, 2006), так и накоплением пероксидов (Колупаев, 2007). Примечательно, что зарегистрированные изменения активности пероксидазы и СОД нивелировались антагонистами кальция и ингибитором биосинтеза белка циклогексимидом (Колупаев и др., 2004б; Колупаев та ін., 2006; 2009). Усиление генерации АФК также угнеталось блокатором кальциевых каналов и антагонистом кальмодулина хлорпромазином (Колупаев, Карпец, 2006). Естественно, что в

вызываемом СК усилении генерации супероксидного радикала может принимать участие НАДФН-оксидаза, которая, как и пероксидаза, относится к кальцийзависимым ферментам (Ogasawara et al., 2005) и может повышать активность при действии на растительные ткани экзогенной СК (Geetha, Shetty, 2002).

На примере ряда растений показана способность экзогенной СК вызывать увеличение концентрации цитозольного кальция (Wang et al., 2006a). Правда, до сих пор не ясно, какой эффект – повышение содержания цитозольного кальция или усиление генерации АФК – является первичным. Существуют данные, свидетельствующие о том, что при действии экзогенной СК происходит увеличение содержания АФК в примембранном пространстве, связанное с ее влиянием на АФК-генерирующие ферменты (Kawano, Muto, 2000), а уже под влиянием увеличения содержания АФК происходит открытие потенциалзависимых и механочувствительных кальциевых каналов (Mori, Schroeder, 2004). С другой стороны, ключевые ферменты, участвующие в генерации АФК (НАДФН-оксидаза, пероксидаза), являются кальцийзависимыми (Часов, 2002; Keller et al., 1998; Sagi, Fluhr, 2006). Считается, что, по крайней мере, при биотических стрессах выход кальция в цитозоль является первичным по отношению к усилению генерации АФК (Hu et al., 2004). При этом в настоящее время не вызывает сомнений, что салицилат-медируемое развитие иммунных реакций растений происходит с участием кальция и кальмодулина.

Вопрос о первичности кальциевого и окислительного сигналов при действии абиотических стрессоров и реализации эффектов экзогенной СК остается предметом дискуссии. В целом же, можно полагать, что ионы кальция причастны как к реализации сигнала СК, так и к его «умножению» – усилению эффекта «окислительного стресса», вызываемого салицилатом за счет повышения активности ферментов, генерирующих супероксидный радикал (в частности, пероксидазы) и СОД, превращающей супероксид в более стабильную АФК – пероксид водорода.

Важно, что в концентрациях, модифицирующих активность названных ферментов, экзогенная СК повышала устойчивость растительных объектов – колеоптилей и интактных проростков пшеницы к абиотическим стрессорам – повреждающему нагреву и действию хлорида натрия (Колупаев, Карпец, 2006). Данные эффекты сопровождалось временным

усилением генерации АФК растительными объектами, а также обратимой активацией пероксидного окисления липидов (Колупаев, Акініна, 2005). Как отмечалось выше, часть сигнальных функций СК выполняет путем усиления пероксидного окисления липидов, приводящего к появлению физиологически активных радикалов липидов (Васюкова и др., 1999).

Хорошо известно, что индуцируемое действием СК усиление генерации АФК приводит к формированию сигнала, активирующего экспрессию «защитных» генов, которые кодируют гидролитические ферменты, синтез фитоалексинов и другие реакции. Показано, что антиоксиданты могут угнетать экспрессию PR-генов, которую индуцирует СК (Wendehenne et al., 1998). Возникает вопрос, является ли эффект окислительного стресса необходимым для реализации защитного действия СК при абиотических стрессах? Основания для положительного ответа на этот вопрос дают результаты экспериментов, в которых исследовалось комбинированное действие СК и антиоксидантов на устойчивость растений к абиотическим стрессорам. Так, глутатион нивелировал вызываемое СК повышение теплоустойчивости коллеоптилей пшеницы (Колупаев и др., 2004а). Аналогичный эффект проявлялся и при использовании другого антиоксиданта – ионола (бутилгидрокситолуол). Данное соединение снимало вызываемый СК эффект усиления генерации супероксида и накопления пероксидов в корнях и побегах проростков пшеницы (Колупаев, Карпец, 2007). При этом под действием антиоксиданта нивелировалось и повышение теплоустойчивости проростков, вызываемое СК. Ионол снимал также эффект индуцирования СК солеустойчивости проростков пшеницы (Колупаев та ін., 2007).

Необходимость окислительного стресса для реализации эффекта СК продемонстрирована и другими авторами с использованием иных методических приемов. Как уже отмечалось, в ряде работ показано, что экзогенная СК повышает холодоустойчивость растений (Horvath et al., 2002). Авторы связывают такой эффект СК с ингибированием каталазы и, как следствие, с окислительным стрессом, обусловленным накоплением пероксида водорода. На примере двух генотипов кукурузы продемонстрировано, что именно холодоотолерантные линии имели молекулярную форму каталазы, более существенно ингибирующуюся под действием СК (Horvath et al., 2002). Этот факт дал основание авторам сделать вывод о важной ро-

ли СК как сигнальной молекулы в формировании холодостойкости.

Как уже указывалось, индуцирование СК эффекта окислительного стресса, очевидно, зависит от кальциевого статуса клеток и не проявляется на фоне блокаторов кальциевых каналов. Важно, что в растительных объектах, обработанных блокаторами кальциевых каналов, СК не только не вызывала эффект окислительного стресса, но и не повышала устойчивость коллеоптилей и интактных проростков пшеницы к нагреву (Колупаев и др., 2004а; Колупаев, Карпец, 2006).

Таким образом, кальцийзависимое усиление генерации АФК необходимо для проявления индуцируемого СК повышения устойчивости растительных объектов к абиотическим стрессорам. В то же время эндогенные изменения содержания СК вряд ли могут быть основным (первичным) сигналом, с помощью которого передается информация о действии стрессора в геном. Так, в растениях арабидопсиса увеличение концентрации пероксида водорода происходило уже через 3 мин после нагрева, а свободная СК обнаруживалась лишь спустя час (Larkindale, Huang, 2005). По-видимому, важной функцией эндогенной СК может быть модификация эффектов АФК (на начальных этапах стрессовой реакции усиление, а, затем, возможно, ослабление их действия, связанное с изменением под влиянием СК активности как про-, так и антиоксидантных ферментов) (Колупаев, 2007; Chen et al., 1993).

#### ***Защитные реакции растений, индуцируемые салициловой кислотой при действии абиотических стрессоров***

##### *Активация антиоксидантной системы.*

В материале, изложенном выше, был сделан акцент на вызываемом СК эффекте окислительного стресса в растительных тканях. В то же время получены многочисленные данные о повышении активности антиоксидантных ферментов растений под действием экзогенной СК. Так, на основании экспериментов с использованием мутантных форм арабидопсиса высказано предположение об участии СК в регуляции синтеза Cu,Zn-СОД (Kliebenstein et al., 1999). Как уже упоминалось, повышение активности СОД под действием экзогенной СК зарегистрировано и на других объектах (Колупаев, 2007). Предобработка растений ячменя СК обеспечивала их антиоксидантную защиту (нормализовала активность аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы и СОД) при последующем



воздействии агента окислительного стресса параквата (Ananieva et al., 2003). Замачивание семян кукурузы в растворе СК увеличивало активность СОД, пероксидазы и аскорбатпероксидазы в проростках при водном (Shu, Li, 2002), холодном и тепловом (Du et al., 2005) стрессах. Обработка растений пшеницы СК вызывала повышение в них активности СОД, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы и каталазы в условиях водного стресса (Agarwal et al., 2005). Под действием экзогенной СК также происходило повышение активности антиоксидантных ферментов – каталазы, СОД и аскорбатпероксидазы – в семенах кукурузы, прорастающих в условиях холода (Farooq et al., 2008). Опрыскивание растений винограда СК индуцировало активность в них аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы (Wang et al., 2006b). На примере проростков пшеницы показано, что СК вначале увеличивала генерацию ими супероксидного радикала, а затем приводила к повышению активности СОД и пероксидазы (Фатхутдинова и др., 2004). В условиях жесткого солевого стресса у проростков пшеницы, предварительно обработанных СК, отмечалась более высокая активность каталазы (Колупаев, Карпец, 2006). На отрезках coleoptилей пшеницы показано, что первичное ингибирующее действие СК на активность каталазы является прямым и воспроизводится *in vitro*, в то же время затем происходит повышение активности фермента, связанное с индуцированием его синтеза (Колупаев та ін., 2006).

Также показана способность СК повышать активность альтернативной оксидазы (Rhoads, McIntosh, 1992), что обеспечивает поддержку низкого уровня восстановленности компонентов дыхательной цепи, а следовательно, предотвращает образование свободных радикалов (Xie, Chen, 1999). Функция СК как разобщителя и ингибитора митохондриального транспорта электронов подтверждена и в исследованиях других авторов (Павлова и др., 2009; Norman et al., 2004).

СК оказывает влияние и на содержание в растениях низкомолекулярных антиоксидантов. Так, обработка растений винограда раствором СК вызывала повышение содержания в них аскорбиновой кислоты, глутатиона и каротиноидов (Wang et al., 2003).

В целом можно полагать, что вызываемый СК окислительный стресс является причиной последующего усиления работы антиоксидантной системы (активации генов, контролируемых компонентами этой системы) (Neill et al.,

2002; Wang, Li, 2006b). Усиление накопления АФК является необходимым звеном в реализации защитного действия СК не только при биотических, но и при абиотических стрессах, о чем, в частности, свидетельствует угнетение антиоксидантами индуцируемого СК развития тепло- и солеустойчивости растений (Колупаев, Карпец, 2007; Колупаев та ін., 2007).

*Активация накопления растениями низкомолекулярных протекторов.* Предобработка семян СК увеличивала содержание пролина в проростках пшеницы в условиях засоления (Sakhabutdinova et al., 2003). В индуцировании накопления пролина, происходящего под влиянием СК, по-видимому, задействованы АФК. Так, показано, что индуцируемое СК накопление пролина в корнях и побегах проростков пшеницы угнеталось антиоксидантом ионолом (Колупаев та ін., 2007). Накопление пролина в изолированных coleoptилях пшеницы стимулировалось не только СК, но и действием пероксида водорода (Колупаев и др., 2005). Пролин проявляет не только осмопротекторные, но и антиоксидантные функции (Кузнецов, Шевякова, 1999), в связи с чем стимулирование его накопления СК, проявляющей мягкое прооксидантное действие, представляется вполне адекватной реакцией растительного организма. Правда, имеются данные и о снижении под влиянием СК содержания пролина в растениях подсолнечника при засухе (Hussain et al., 2008), а также в корнях риса в условиях умеренного солевого стресса (Ma et al., 2006). При этом СК повышала содержание растворимых углеводов и белков в корнях риса, что также можно рассматривать как эффект стимулирования защитных реакций (Ma et al., 2006). Пролин является лишь одним из компонентов протекторных систем растений. Возможно, что в условиях экспериментов растения, предобработанные СК, имели больший уровень солеустойчивости и при умеренном солевом стрессе не активировали такой «аварийный» механизм, как накопление пролина. Следует отметить, что экзогенная СК сама по себе и в сочетании с сильным солевым стрессом у растений пшеницы индуцировала накопление не только пролина, но и растворимых углеводов и данный эффект реализовался, по-видимому, с участием АФК, поскольку устранялся антиоксидантом (Колупаев та ін., 2007). Об усилении гидролиза полимерных форм углеводов сообщается и в других работах (Sharma et al., 2005).

Экзогенная СК может повышать и содержание отдельных форм полиаминов в растительных тканях. Такие эффекты зарегистрирова-

ны, в частности, у растений кукурузы (Nemeth et al., 2002). Считается, что полиамины являются антиоксидантами, способными связывать свободные радикалы (Ha et al., 1998). Участие полиаминов в «тушении» АФК базируется на легкости кислородзависимого авто- и ферментативного окисления их аминогрупп (Кузнецов и др., 2006). Кроме того, полиамины могут участвовать в антиоксидантной защите и как регуляторные молекулы. Так, показано, что экспозиция корневой системы хрустальной травки в присутствии экзогенного кадаверина индуцировала синтез мРНК Cu/Zn-СОД (Аронова и др., 2005). Функции полиаминов не ограничиваются участием в работе антиоксидантной системы. Они также способны предотвращать денатурацию белков, стабилизировать структуру нуклеиновых кислот, ингибировать ферменты деградации биополимеров (Bagga et al., 1997; Legocka, Zaichert, 1999). Таким образом, индуцирование СК накопления полиаминов может обеспечивать целый комплекс защитных эффектов при действии стрессоров различной природы (Nemeth et al., 2002).

*Изменения спектра синтезируемых белков.* Под влиянием экзогенной СК зарегистрированы как изменения интенсивности биосинтеза белков, так и их спектра у ряда растений. Показано уменьшение интенсивности синтеза большинства растворимых белков при одновременном появлении трех новых полипептидов в листьях ячменя (Metodiev et al., 2002). В то же время в проростках гороха происходило усиление включения меченого лейцина в растворимые белки под влиянием СК (Тарчевский и др., 1996). При этом СК вызывала появление новых полипептидов с мол. массой 29, 38 и 42 кД (Тарчевский и др., 1999). Авторы полагают, что по крайней мере некоторые из перечисленных белков причастны к защите растений от патогенов. Высказывается предположение, что они могут быть отнесены к PR-3 белкам, которым свойственна хитиназная активность (Тарчевский, 2002). Важно, что эти белки под действием СК могут экскретироваться в межклеточное пространство.

Возможно, что вызываемые СК изменения белкового спектра у растений могут иметь значение и в условиях абиотических стрессоров (Тарчевский, 2002). Примечательно, что СК повышала термостабильность биосинтеза белков в листьях табака и при этом индуцировала синтез некоторых стрессовых белков (Бурханова и др., 1999). В то же время в культуре гетеротрофных клеток арабидопсиса экзогенная СК ингибиро-

вала тепловую индукцию синтеза БТШ с мол. массой 101 и 17,6 кД, важных для развития термотолерантности (Павлова и др., 2009). При этом сама по себе СК не влияла на синтез названных белков. Как уже отмечалось, на этом же объекте показано повышение под действием СК базовой терморезистентности и снижение индуцированной. Авторы полагают, что регуляция СК экспрессии генов стрессовых белков связана с ее способностью активировать альтернативную оксидазу и модулировать функции митохондрий (Павлова и др., 2009).

*Другие защитные реакции, индуцируемые салициловой кислотой.* В некоторых исследованиях показано усиление работы протонных помп у растений под действием СК. Так, у растений винограда экзогенная СК, как и высокотемпературная акклимация, увеличивала стабильность  $H^+$ -АТФазы (Liu et al., 2006). Похожий эффект СК оказывала и при действии на засухоустойчивые линии кукурузы (Молодченкова, 2008). Такую реакцию можно рассматривать как защитную, направленную на стабилизацию внутриклеточного рН в условиях действия стрессоров.

На уровне целого растения СК может принимать участие в регуляции состояния устьиц. Показано индуцирование экзогенной СК закрытия устьиц у *Vicia faba* (Mori et al., 2001). Данный эффект, по-видимому, связан с генерацией АФК – супероксидного радикала (Mori et al., 2001) и пероксида водорода (Jin-Miao et al., 2007) в замыкающих клетках. Важно, что такой эффект СК подавлялся как СОД, так и ингибитором пероксидазы салицилгидроксамовой кислотой. На основании этого авторы (Mori et al., 2001) делают вывод о роли активации внеклеточной пероксидазы под действием СК. Данный фермент принимает участие в генерации супероксида. Индуцирование закрытия устьиц под действием СК показано также на примере листьев растений табака (Chaerle et al., 2002). Таким образом, зарегистрированное уменьшение потерь воды у растений, обработанных СК, при действии водного стресса может быть объяснено ее влиянием на состояние устьиц (Маменко, Роїк, 2008). При этом регуляторные эффекты СК, по-видимому, реализуются с участием АФК.

#### ***Взаимодействие салициловой кислоты с другими сигнальными интермедиатами и фитогормонами***

По современным представлениям сигнальные системы клеток растений объединены в сигнальную сеть (Тарчевский, 2002). Как пока-

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

зано выше, реализация эффекта СК (передача сигнала в геном) происходит при посредничестве ионов кальция и АФК. Последние представляют собой единую систему (Kaur, Gupta, 2005), на разных этапах функционирования которой происходит взаимное усиление эффектов АФК и кальция (Колупаев, 2007). В то же время, по-видимому, не все эффекты СК реализуются с участием кальция. Так, например, показано, что активация СК 48 кД протеинкиназы в суспензионных клетках табака в ответ на осмотический стресс происходила независимо от кальция как внутриклеточного мессенджера (Hoyos, Zhang, 2000).

СК тесно взаимодействует как сигнальный интермедиат с оксидом азота. Полагают, что СК и NO совместно принимают участие в реализации информационного потенциала АФК при запуске защитных реакций (например, реакции сверхчувствительности) в случае распознавания растением патогена (Дмитриев, 2003). Такое взаимодействие АФК, СК и NO является, по-видимому, синергическим и осуществляется по механизму усиления сигнала. АФК и NO стимулируют синтез СК, которая, в свою очередь, усиливает АФК- NO-зависимые ответные реакции (Дмитриев, 2004). Показано, что обработка СК клеток сои приводила к образованию NO (Klepper, 1991), при этом СК синергично с NO усиливала гибель пораженных патогеном клеток (Dellodonne et al., 1998). Предполагается, что СК и оксид азота усиливают действие друг друга для трансдукции защитных сигналов через общие эффекторные белки (Головатюк та ін., 2008; Dellodonne et al., 1998). Более того, действуя синергично с оксидом азота при активации защитных реакций, СК может быть и его антагонистом (Головатюк та ін., 2008). В клетках млекопитающих салицилаты являются потенциальными сквендзерами NO и его производных. Эти соединения также ингибируют активность и транскрипцию NO-синтаз (Hermann et al., 1999).

Существует тесная связь действия СК с накоплением АБК – ключевым «стрессовым» фитогормоном. Так, показано, что обработка растений пшеницы СК приводила к пятикратному увеличению содержания АБК и ИУК в листьях (Шакирова и др., 2000). Продемонстрировано сходство модифицирующего влияния СК и АБК на активность фосфолипазы А<sub>2</sub> и фосфолипазы D в листьях томата, подвергнутых раневому стрессу (Ляхнович и др., 2007). Представляют интерес данные о сходстве ответа со стороны части генома при обработке листьев

гороха экзогенными СК и АБК. Так, оба фитогормона индуцировали образование новых полипептидов с мол. массой 19 и 29 кД, усиление синтеза полипептида 25 кД и торможение синтеза полипептида 45 кД (Тарчевский и др., 2001). Авторы объясняют данный эффект возможностью активации под влиянием СК и АБК НАДФН-оксидазной, липоксигеназной и МАРкиназной сигнальных систем.

Известны антагонистические отношения между СК и жасмоновой кислотой (Spoel et al., 2003). Важными участниками защитных реакций растений являются транскрипционные факторы семейства WRKY, некоторые из них вовлечены во взаимодействие между СК и жасмоновой кислотой как сигнальными молекулами (Koornneef, Pieterse, 2008). Транскрипционные факторы, находящиеся под контролем генов семейства *wrky*, выявлены у многих растений. Они причастны к формированию реакций, обеспечивающих устойчивость к биотическим (Spoel et al., 2003) и абиотическим стрессорам, в частности, к действию низких температур, обезвоживания, ультрафиолета (Таланова и др., 2008; Wang et al., 2007; Wei et al., 2008).

В работе Miao, Zentgraf (2007) охарактеризованы транскрипционный фактор WRKY53 и белок ESR. Установлено, что СК и жасмоновая кислота действуют противоположным образом: у растений арабидопсиса экспрессия ESR снижается под влиянием СК и активизируется под влиянием жасмоновой кислоты; наоборот, экспрессия WRKY53 активируется СК и подавляется жасмоновой кислотой. Авторы полагают, что соотношение между содержанием СК и жасмоновой кислоты в растениях влияет на старение и устойчивость растений к патогенам; это определяется уровнем экспрессии генов, кодирующих WRKY53 и ESR (Miao, Zentgraf, 2007). С другой стороны, показано, что у мутантов арабидопсиса, у которых отсутствуют транскрипционные факторы WRKY11 и WRKY17, транскрипты СК-зависимых генов накапливались в большем количестве, в то время как количество транскриптов жасмонат-зависимых генов сильно уменьшалось (Koornneef, Pieterse, 2008).

В то же время возможны и элементы сходства в ответе части генома на действие экзогенных СК и жасмоновой кислоты. Так, оба соединения индуцировали синтез полипептида с мол. массой 29 кД и усиливали образование полипептида 25 кД в листьях гороха (Тарчевский и др., 2001). Как СК, так и жасмоновая кис-

лота могут активировать липоксигеназную и НАДФН-оксидазную сигнальные системы, что, вероятно, и может обуславливать сходство в отдельных реакциях, вызываемых этими фитогормонами (Тарчевский и др., 2001). Более того, выявлен синергизм в действии СК и жасмоновой кислоты при активации транскрипционного фактора WRKY62 у дикого типа растений арабидопсиса Columbia-0 (Mao et al., 2007).

Сложные взаимоотношения между СК и жасмоновой кислотой могут проявляться не только в различном их влиянии на определенные факторы регуляции транскрипции. Не исключена возможность индуцирования синтеза СК под действием жасмоновой кислоты. Так, показано, что в листьях гороха через некоторое время после обработки экзогенной жасмоновой кислотой происходило увеличение активности фенилаланинаммонийлиазы – ключевого фермента синтеза СК (Лиу и др., 2008). С использованием методов ингибиторного анализа авторы показали, что индуцирование фенилаланинаммонийлиазы связано с увеличением под действием жасмоновой кислоты активности НАДФН-оксидазы и, как следствие, с накоплением пероксида водорода. Известно, что пероксид водорода может выступать в роли индуктора синтеза эндогенной СК (Тарчевский, 2002; Leon et al., 1995). В то же время имеются данные, что ацетилированная форма СК в высокой концентрации ингибирует алленоксидсинтазу – ключевой фермент синтеза жасмоновой кислоты у растений (Tong et al., 2002). Кроме того, причастный к пути синтеза жасмоновой кислоты стартовый фермент липоксигеназной сигнальной системы и контролируемое им пероксидное окисление липидов ингибируются экзогенной СК (Larpena et al., 2009).

Необходимо признать, что сведений о взаимодействии СК с компонентами сигнальных систем пока недостаточно и большинство из них получено на примере формирования взаимоотношений растений и патогенов. Характер подобных взаимодействий при действии абиотических стрессоров и адаптации растений к ним изучен пока слабо. Правда, уже накоплены данные о значении АФК и кальция в реализации эффектов СК в условиях действия неблагоприятных абиотических факторов. Имеются основания полагать, что эндогенная СК при действии таких факторов выполняет роль усилителя сигнала, сигнал же от АФК и кальция является более ранним во времени (Larkindale, Huang, 2005). В то же время экзогенная СК, по-видимому, влияет на устойчивость растений, активируя основ-

ные сигнальные сети, работа которых обеспечивается с участием АФК и кальция.

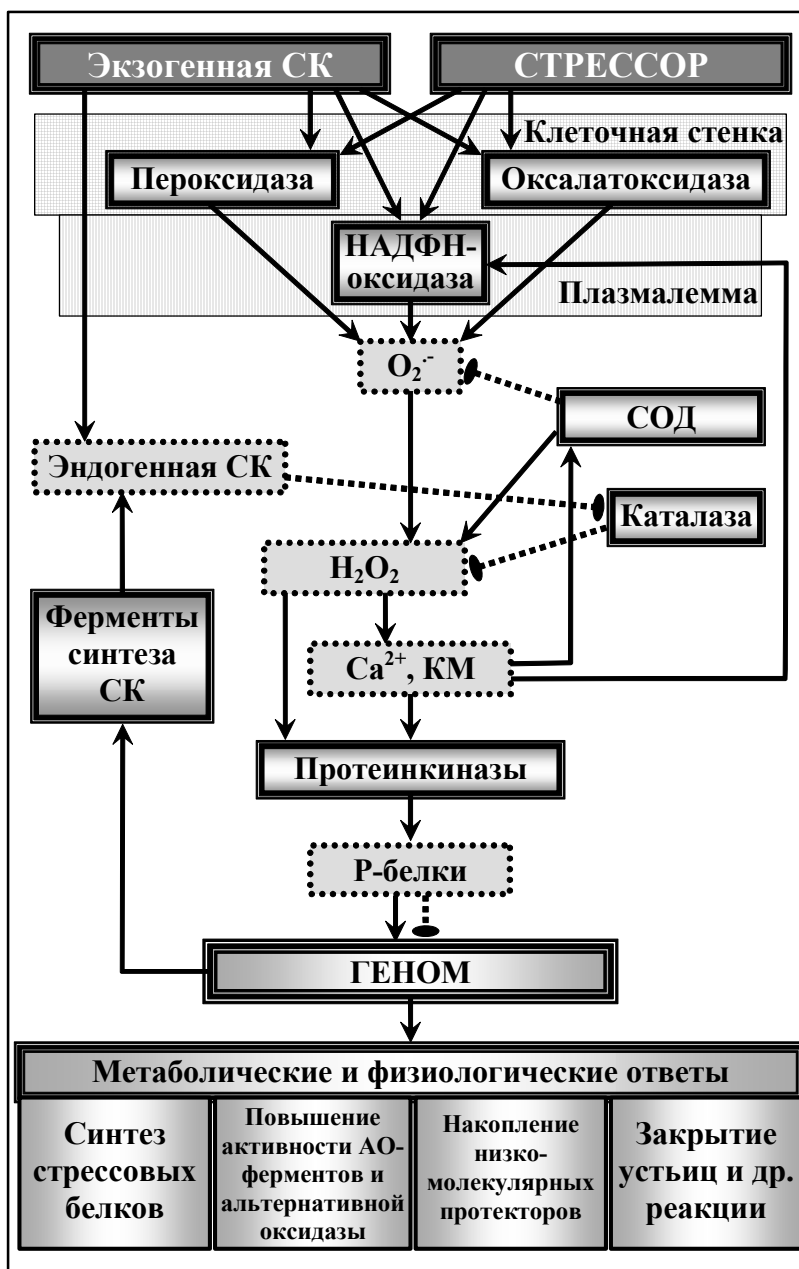
### **Заключение**

Имеются основания рассматривать СК как фенольное соединение со свойствами фитогормона, способное функционировать в растении в качестве компонента сигнальных систем клеток, ответственных не только за формирование фитоиммунитета, но и за адекватный ответ на действие абиотических стрессоров. Сигнальные функции СК в значительной степени связаны с ее способностью увеличивать содержание АФК в растительных клетках. Данный эффект реализуется не только вследствие угнетения каталазы (один из наиболее известных эффектов СК), но и за счет активации ферментов, причастных к генерации супероксидного радикала (НАДФН-оксидаза, пероксидаза, оксалактоксидаза) (Martinez et al., 2000; Shannon, 1986; Zhou et al., 1998), а также СОД, превращающей супероксид в более стабильную АФК – пероксид водорода (Bahattacharjee, 2005; Scandalios, 2002) (рисунок). В то же время АФК могут индуцировать образование в клетках СК либо ее освобождение из конъюгатов, что, в свою очередь, усиливает сигнал АФК. При этом сигнальные функции СК и АФК во многом зависят от кальция как универсального вторичного мессенджера. Изменение активности ферментов, причастных к образованию АФК и индуцируемых СК, зависит от кальциевого статуса растительных клеток. В этих процессах, по-видимому, задействован кальмодулин (рисунок). С участием АФК и кальция происходят изменения активности протеинкиназ, что приводит к усилению фосфорилирования факторов регуляции транскрипции генов, причастных к формированию защитных реакций.

Среди таких реакций, индуцируемых СК и важных для устойчивости растений к абиотическим стрессорам, активация антиоксидантных ферментов (см. рисунок). На различных объектах продемонстрировано повышение активности практически всего комплекса таких ферментов при действии на растения умеренных доз экзогенной СК. При этом активации антиоксидантных ферментов, как правило, предшествует увеличение количества АФК в клетках под действием СК.

СК также может индуцировать накопление растениями низкомолекулярных протекторов (пролина, растворимых углеводов и пр.) и данные эффекты также зависят от образования АФК.

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ



**Возможные механизмы реализации эффектов экзогенной и эндогенной салициловой кислоты и ее участие в формировании устойчивости растений к абиотическим стрессорам.**

СК – салициловая кислота, СОД – супероксиддисмутаза, КМ – кальмодулин, Р-белки – фосфорилированные белки, АО-ферменты, антиоксидантные ферменты.

Экзогенная СК способна повышать активность ферментов клеточной стенки, причастных к образованию супероксидного радикала (пероксидаза, оксалатоксидаза), и одного из основных генераторов  $O_2^{\cdot-}$  - НАДФН-оксидазы плазмалеммы, что приводит к увеличению количества супероксидных анион-радикалов. Спонтанно либо под действием СОД супероксид превращается в более стабильную АФК – пероксид водорода. Проникая в клетки, экзогенная СК ингибирует каталазу, что способствует накоплению  $H_2O_2$ . Кроме того, СК опосредованно, с участием кальция, активирует синтез СОД, что также приводит к увеличению количества пероксида водорода. С участием пероксида водорода и, возможно, других АФК происходит открывание кальциевых каналов и увеличение концентрации цитозольного кальция. В свою очередь, активируются кальций- (кальмодулин)-зависимые протеинкиназы, что приводит к изменению состояния факторов регуляции транскрипции генов, контролирующих определенные защитные реакции.

Увеличение содержания эндогенной СК может быть вызвано и действием стрессоров. При этом стрессор влияет на ферменты клеточной стенки и плазмалеммы, причастные к генерации АФК. Накопление АФК приводит к открыванию кальциевых каналов. Поступление кальция в цитозоль может дополнительно активировать ферменты, генерирующие АФК. С участием АФК и кальция изменяется активность протеинкиназ и состояние факторов регуляции транскрипции и активируются различные реакции, в том числе синтез эндогенной СК, которая усиливает эффекты АФК и кальция как сигнальных интермедиатов и, возможно, сама оказывает влияние на экспрессию генов, контролирующих защитные реакции растительных клеток.

Важным эффектом СК является индуцирование синтеза отдельных стрессовых белков и увеличение активности альтернативной оксидазы (см. рисунок).

Среди индуцируемых СК реакций на уровне целого растения, которые могут быть полезны для устойчивости к действию абиотических стрессоров – закрывание устьиц.

Эффекты СК реализуются в тесной связи с другими сигнальными интермедиатами и стрессовыми фитогормонами. СК может усиливать образование стрессового фитогормона АБК. Между СК и жасмоновой кислотой, напротив, существуют, как правило, антагонистические отношения, связанные, по-видимому, с противоположным действием на одни и те же мишени – транскрипционные факторы. Существует сложная связь между СК и NO, отношения между этими сигнальными интермедиатами могут быть как синергическими, так и антагонистическими. Механизм этих взаимоотношений остается мало изученным.

Выяснение конкретного участия СК в трансдукции сигналов в геном и формировании метаболических и физиологических ответов, необходимых для развития устойчивости растений к стрессорам, исследование связи СК с другими интермедиатами стрессовых реакций, поиск конкретных мишеней действия СК, выявление определенных факторов регуляции транскрипции и генов, в контроле которых принимает участие СК, с одной стороны, будет способствовать получению новых фундаментальных знаний о трансдукции стрессовых сигналов в растениях, с другой – более целенаправленному применению СК и ее миметиков в практике растениеводства.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аронова Е.Е., Шевякова Н.И., Стаценко Л.А., Кузнецов Вл.В. Индукция кадаверином экспрессии гена супероксиддисмутазы у растений *Mesembryanthemum crystallinum* L. // Докл. АН [Россия]. – 2005. – Т. 403, № 1. – С. 131-134.
- Бурмистрова Н.А., Красавина М.С. Салициловая кислота – один из регуляторов флоэмной загрузки? // 4-й Съезд О-ва физиологов раст. России. Междунар. конф. "Физиология растений – наука 3-го тысячелетия", Москва, 4-9 окт., 1999. – М., 1999. – С. 117.
- Бурханова Э.А., Федина А.Б., Кулаева О.Н. Сравнительное изучение влияния салициловой кислоты и (2',5')-олигоденилатов на синтез белка в листьях табака при тепловом стрессе // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, №1. – С. 16-22.
- Ван Л.-Ж., Хуан В.-Д., Лю Ю.-П., Чжан Ж.-Ч. Влияние тепловой обработки растений винограда на содержание салициловой и абсцизовой кислот и теплоустойчивость растений // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 578-583.
- Васюкова Н.И., Герасимова Н.И., Озерцовская О.Л. Роль салициловой кислоты в болезнеустойчивости растений // Прикл. биохимия и микробиология. – 1999. – Т. 35, № 5. – С. 557-563.
- Васюкова Н.И., Озерцовская О.Л. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота (обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43, № 4. – С. 405-411.
- Глянько А.К., Макарова Л.Е., Васильева Г.Г., Миронова Н.В. Возможное участие перекиси водорода и салициловой кислоты в бобово-ризобиальном симбиозе // Изв. Российской АН. Сер. Биологическая. – 2005. – № 3. – С. 300-305.
- Головатюк Є.О., Ситар О.В., Таран Н.Ю. Роль оксиду азоту в захисних реакціях рослинного організму // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 1. – С. 15-22.
- Дмитриев А. П. Сигнальные молекулы растений для активации защитных реакций в ответ на биотический стресс // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, №3. – С. 465-474.
- Дмитриев А. П. Сигнальная роль оксида азота у растений // Цитология и генетика. – 2004. – Т. 38, № 4. – С. 67-75.
- Дмитрієв О.П. Фітоімунітет // Фізіологія рослин на межі тисячоліть. – К., 2001. – Т. 1. – С. 38-51.
- Дмитрієв О.П., Кравчук Ж.М. Активні форми кнісно та імунітет рослин // Цитология и генетика. – 2005. – Т. 39, № 4. – С. 64-75.
- Карпець Ю.В., Колупаєв Ю.Є. Індукція теплостійкості різних видів рослин екзогенною салициловою кислотою // Сучасні проблеми біології, екології та хімії: Міжнар. конф., 29 березня – 1 квітня 2007 р. – Запоріжжя, 2007. – Ч. 1. – С. 41-42.
- Колупаєв Ю.Є. Кальций и стрессовые реакции растений // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 1 (10). – С. 24-41.
- Колупаєв Ю.Є., Акініна Г.Є., Мокроусов А.В., Сирота Н.І. Індукція салициловою кислотою окислювального стресса и теплоустойчивости растительных клеток // Вісн. Харк. на-

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

- ціон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2004а. – Вип. 1 (4). – С. 40-47.
- Колупаев Ю.Е., Акинина Г.Е., Карпец Ю.В., Паталах И.И. Зависимость влияния экзогенного салицилата на активность гваяколпероксидазы и теплоустойчивость колеоптилей пшеницы от состояния  $\text{Ca}^{2+}$ -каналов // Вісн. Харк. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2004б. – Вип. 2 (5). – С. 52-56.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Акинина Г.Е. Влияние салициловой кислоты и перекиси водорода на содержание пролина в колеоптилях пшеницы при тепловом и солевом стрессах // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2005. – Вип. 1 (6). – С. 51-56.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Салицилатиндуцируемая генерация супероксида колеоптилями пшеницы зависит от кальциевого статуса их клеток // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2006. – Вип. 1 (8). – С. 51-57.
- Колупаев Ю.Е. Возможна роль супероксиддисмутазы у салицилатиндуцированому нагромадженні пероксидів у колеоптилях *Triticum aestivum* L. // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 2. – С. 270-278.
- Колупаев Ю.Е., Акініна Г.Е. Вплив саліцилової кислоти на теплостійкість колеоптилів пшениці у зв'язку зі змінами окислювального метаболізму // Физиология и биохимия культ. растений. – 2005. – Т. 37, № 6. – С. 524-529.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Индукування саліциловою кислотою тепло- і солестійкості проростків *Triticum aestivum* L. у зв'язку зі змінами прооксидантно-антиоксидантної рівноваги // Укр. ботан. журн. – 2006. – Т. 63, № 4. – С. 558-565.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Акинина Г.Е. Вплив саліцилової кислоти на активність каталази і гваяколпероксидази колеоптилів пшениці за умов теплового стресу // Физиология и биохимия культ. растений. – 2006. – Т. 38, № 4. – С. 317-323.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активні форми кисню як посередники в індукуванні теплостійкості проростків пшениці саліциловою кислотою // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 3. – С. 242-248.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Мусатенко Л.Л. Участь активних форм кисню в індукуванні солестійкості проростків пшениці саліциловою кислотою // Доп. НАН України. – 2007. – № 6. – С. 154-158.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Мусатенко Л.Л. Кальційзалежний вплив саліцилової кислоти і пероксиду водню на активність супероксиддисмутазы колеоптилів пшениці // Доп. НАН України. – 2009. – № 9. – (у друці).
- Кузнецов Вл.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция // Физиология растений – 2006. – Т. 53, № 5. – С. 658-683.
- Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Проллин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321-336.
- Льу Ю., Пан Ц.Х., Ян Х.Р. и др. Взаимосвязь между  $\text{H}_2\text{O}_2$  и жасмоновой кислотой в ответной реакции листьев гороха на поранение // Физиология растений. – 2008. – Т. 56, № 6. – С. 851-862.
- Ляхнович Г.В., Кабачевская Е.М., Стомба А.А., Волотовский И.Д. Влияние абсцизовой и салициловой кислот на активность фосфолипаз D и A<sub>2</sub> в клетках листьев томатов при механическом повреждении // Современная физиология растений: от молекул до экосистем. Матлы докл. Междунар. конф. (Сыктывкар, 18-24 июня 2007 г.). – Сыктывкар, 2007. – Ч. 2. – С. 248-249.
- Максимов И.В., Черепанова Е.А., Сурина О.Б., Сахабутдинова А.Р. Влияние салициловой кислоты на активность пероксидазы в совместных культурах каллусов пшеницы с возбудителем твердой головни *Tilletia caries* // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 4. – С. 534-540.
- Маменко Т.П., Роїк Л.В. Вплив саліцилової кислоти на активність антиоксидантних процесів в озимій пшениці за умов різного водозабезпечення // Физиология и биохимия культ. растений. – 2008. – Т. 40, № 1. – С. 69-77.
- Молодченкова О.О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 6. – С. 463-473.
- Молодченкова О.О. Влияние салициловой кислоты на ответные реакции проростков кукурузы при абиотических стрессах // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2008. – Вип. 3 (15). – С. 24-32.
- Мусатенко Л.Л., Маменко Т.П. Етилен: функції і механізми дії у рослин // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2008. – Вип. 2 (14). – С. 6-25.
- Павлова Е.Л., Рихванов Е.Г., Таусон Е.Л. и др. Влияние салициловой кислоты на развитие индуцированной термотолерантности и индуцицию синтеза БТШ в культуре клеток *Arabidopsis thaliana* // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 1. – С. 78-84.

- Панина Я.С., Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. Ингибирование активности каталазы клубней картофеля салициловой и янтарной кислотами // Докл. АН [Россия]. – 2004. – Т. 397, № 1. – С. 131-133.
- Панина Я.С., Герасимова Н.Г., Чаленко Г.И. и др. Салициловая кислота и фенилаланинамиак-лиаза в картофеле, инфицированном возбудителем фитофтороза // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 573-577.
- Таланова В.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В. и др. Экспрессия генов транскрипционного фактора WRKY и белков холодового шока у растений пшеницы при холодовой адаптации // Докл. АН [Россия]. – 2008. – Т. 423, № 4. – С. 567-569.
- Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
- Тарчевский И.А., Максютлова Н.Н., Яковлева В.Г. Влияние салициловой кислоты на синтез белков в проростках гороха // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, № 5 – С. 667-670.
- Тарчевский И.А., Максютлова Н.Н., Яковлева В.Г., Гречкин А.Н. Янтарная кислота – миметик салициловой кислоты // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 1. – С. 23-28.
- Тарчевский И.А., Максютлова Н.Н., Яковлева В.Г. Влияние жасмоновой, салициловой и абсцизовой кислот на включение [<sup>14</sup>C]лейцина в белки листьев гороха // Биохимия. – 2001. – Т. 66, вып. 1. – С. 87-91.
- Фатхутдинова Д.Р., Сахабутдинова А.Р., Максимова И.В. и др. Влияние салициловой кислоты на антиоксидантные ферменты в проростках пшеницы // Агрехимия. – 2004. – № 8. – С. 27-31.
- Часов А.В., Гордон Л.Х., Колесников О.П., Минибаяева Ф.В. Peroксидаза клеточной поверхности – генератор супероксид-аниона в корневых клетках пшеницы при раневом стрессе // Цитология. – 2002. – Т. 44, № 7. – С. 691-696.
- Шакирова Ф.М. Салициловая кислота – индуктор устойчивости растений к неблагоприятным факторам // Агрехимия. – 2000. – № 11. – С. 87-94.
- Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
- Шакирова Ф.М., Безрукава М.В., Сахабутдинова А.Р. Влияние салициловой кислоты на урожайность яровой пшеницы и баланс фитогормонов в растениях в онтогенезе // Агрехимия. – 2000. – № 5. – С. 52-56.
- Шакирова Ф.М., Сахабутдинова А.Р. Сигнальная регуляция устойчивости растений к патогенам // Усп. соврем. биологии. – 2003. – Т. 123, № 6. – С. 563-572.
- Шалимова О.А., Штахова Т.А. Развитие растений гороха на средах с высоким содержанием тяжелых металлов при стимуляции салициловой кислотой // Вестн. Рос. акад. с.-х. наук. – 2007. – № 5. – С.40.
- Agarwal S., Sairam R.K., Srivastava G.C., Meena R.C. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes // Biol. Plant. – 2005. – V. 49, № 4. – P. 541-550.
- Ananieva E., Christov K., Popova L. A regulatory role of salicylic acid in paraquat induced-oxidative damage in barley plants // Bulg. J. Plant Physiol. – 2003. – Spec. Iss. – P.384-385.
- Ananieva E. A., Popova L. P. Regulatory role of salicylic acid in paraquat-induced oxidative damage in barley plants // Докл. Българ. АН. – 2002. – V. 55, № 7. – P. 65-68.
- Bagga S., Rochfords J., Kleane Z. et al. Putrescine aminohopyltransferase is responsible for biosynthesis of spermidine, spermine and multiple uncommon polyamines in osmotic stress-tolerant Alfalfa // Plant Physiol. – 1997. – V. 114. – P. 445-454.
- Basra R.K., Basra A.S. Phenolic biosynthesis inhibitors accentuate the effects of heat-shock injury in mung bean seedlings: Allevation by salicylic acid // New Seeds. – 2001. – V. 3, № 4. – P. 41-49.
- Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plants // Curr. Sci. – 2005. – V. 89. – P. 1113-1121.
- Bray E.A. Plant responses to water deficit // Trends Plant Sci. – 1997. – V. 2. – P. 48-54.
- Catinot J., Buchala A., Abou-Mansour E., Me'traux J.-P. Salicylic acid production in response to biotic and abiotic stress depends on isochorismate in *Nicotiana benthamiana* // FEBS Lett. – 2008. – V. 582, № 4. – P. 473-478.
- Chaerle L., vande Ven M., Valcke R. et al. Visualization of early stress responses in plant leaves // Proc. SPIE. – 2002. – V. 4710. – P. 417-423.
- Chen Z., Silva H., Klessing D.F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid // Science. – 1993. – V. 262, № 12. – P. 1883-1886.
- Chen Z., Iyer S., Caplan A. et al. Induction, modification, and transduction of salicylic acid signal in



- plant defence responses // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – V. 92. – P. 4134-4137.
- Chen Z., Iyer S., Capitan A. et al.* Differential accumulation of salicylic acid-sensitive catalase in different rice tissues // Plant Physiol. – 1997. – V. 114. – P. 193-201.
- Clarke S.M., Mur L.A., Wood J.E., Scott I.M.* Salicylic acid dependent signaling promotes basal thermotolerance but is not essential for acquired thermotolerance in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. – 2004. – V. 38. – P. 432-447.
- Cleland C.F., Tanaka O.* Effect of daylength on the ability of salicylic acid to induce flowering in the long-day plant *Lemna gibba* G3 and the short-day plant *Lemna paucicostata* 6746 // Plant Physiol. – 1979. – V. 64, № 3. – P. 421-424.
- Conrath U., Chen Z., Ricigliano J.R., Klessing D.F.* Two inducers of plant defence responses 2,6-dichloroisonicotinic acid and salicylic acid, inhibit catalase activity in tobacco // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – V. 92. – P. 7143-7147.
- Dat J.F., Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M.* Parallel changes in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings // Plant Physiol. – 1998. – V. 116. – P. 1351-1357.
- Dellodonne M., Xia Y., Dixon R.A., Lamb C.* Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance // Nature. – 1998. – V. 394. – P. 585-588.
- Dong X.* Finding the missing pieces in the puzzle of plant disease resistance // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – V. 92. – P. 7137-7139.
- Du Chao-Kun, Li Zhong-Guang, Gong M.* Adaptation to heat and cold stresses and connection with antioxidative enzymes in corn plantlets, induced by salicylic acid // Plant Physiol. Commun. – 2005. – V. 41, № 1. – P. 19-22.
- Durner J., Klessing D.F.* Salicylic acid is a modulator of tobacco and mammalian catalases // J. Biol. Chem. – 1996. – V. 271. – P. 28492-28501.
- Farooq M., Aziz T., Basra S. M. A. et al.* Chilling Tolerance in Hybrid Maize Induced by Seed Priming with Salicylic Acid // J. Agron. Crop Sci. – 2008. – V. 194, Iss. 2. – P. 161-168.
- Fukami H., Asakura T., Hirano H. et al.* Salicylic acid carboxyl methyltransferase induced in hairy root cultures of *Atropa belladonna* after treatment with exogenously added salicylic acid // Plant Cell Physiol. – 2002. – V. 43, № 9. – P. 1054-1058.
- Gaspar Th., Kevers C., Faivre-Rampant O. et al.* Changing concepts in plant hormone action // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. – 2003. – V. 39, № 2. – P. 85-106.
- Geetha H.M., Shetty H.S.* Expression of oxidative burst in cultured cells of pearl millet cultivars against *Sclerospora graminicola* inoculation and elicitor treatment // Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 653-660.
- Choudhury S., Panda S.K.* Role of salicylic acid in regulating cadmium induced oxidative stress in *Oryza sativa* L. roots // Bulg. J. Plant Physiol. – 2004. – V. 30, № 3-4. – P. 95-110.
- Guan L.M., Scandalios J.G.* Hydrogen peroxide-mediated catalase gene expression in response to wounding // Free Radical Biol. Med. – 2000. – V. 28, № 8. – P. 1182-1190.
- Ha H.L., Sirisoma N.S., Kuppusamy P. et al.* The natural polyamine spermine functions as a free radical scavenger // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – V. 95. – P. 11140-11145.
- Hermann M., Kapiotis S., Hofbauer R. et al.* Salicylate inhibits LDL oxidation initiated by superoxide/nitric oxide radicals // FEBS Lett. – 1999. – V. 45. – P. 212-214.
- Horvath E., Janda T., Szalai G., Paldi E.* In vitro salicylic acid inhibition of catalase activity in maize: differences between the isozymes and a possible role in the induction of chilling tolerance // Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 1129-1135.
- Hoyos M., Zhang S.* Calcium-independent activation of salicylic acid-induced protein kinase and 40-kilodalton protein kinase by hyperosmotic stress // Plant Physiol. – 2000. – V. 122. – P. 1355-1363.
- Hu X.Y., Neill S.J., Cai W.M., Tang Z.C.* Induction of defence gene expression by oligogalacturonic acid requires increases in both cytosolic calcium and hydrogen peroxide in *Arabidopsis thaliana* // Cell. Res. – 2004. – V. 14, № 3. – P. 234-240.
- Huang A., She X.* Influence of salicylic acid on resistance of cucumber plantlets to cold damage // J. Shaanxi Normal Univ. Natut. Sci. Ed. – 2003. – V. 31, № 3. – P. 107-109.
- Huang Xi, Stettmaier K., Michel C. et al.* Nitric oxide is induced by wounding and influences jasmonic acid signaling in *Arabidopsis thaliana* // Planta. – 2004. – V. 218, № 6. – P. 938-946.
- Hussain M., Malik M.A., Farooq M. et al.* Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower // J. Agron. Crop Sci. – 2008. – V. 194. – P. 193-199.

- Jin-miao, Wang P., Song C.* Influence of salicylic acid on movements of stomatal guard cells of *Vicia faba*, studied with help of laser scanning confocal microscopy // *Acta Bot. Boreali-Occident. Sin.* – 2007. – V. 27, № 1. – P. 49-54.
- Kang G., Wang Z., Xia K., Sun G.* Protection of ultrastructure in chilling-stressed banana leaves by salicylic acid // *J. Zhejiang Univ. Sci. B.* – 2007. – V. 8, № 4. – P. 277-282.
- Kaplan F., Kopka J., Haskell D.W. et al.* Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 136. – P. 4159-4168.
- Kaur N., Gupta A.K.* Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant // *Curr. Sci.* – 2005. – V. 88, № 11. – P. 1771-1780.
- Kawano T., Muto S.* Mechanism of peroxidase actions for salicylic acid induced generation of active oxygen species and an increase in cytosolic calcium in tobacco cell suspension culture // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – № 345. – P. 685-693.
- Keller T., Damude H.G., Verner D. et al.* A plant homologue of the neutropil NADPH oxidase gp91 phox subunit gene encodes a plasma membrane protein with Ca<sup>++</sup> binding motifs // *Plant Cell.* – 1998. – V. 10, № 2. – P. 255-266.
- Klepper L.* NO<sub>x</sub> evolution by soybean leaves treated with salicylic acid and selected derivatives // *Pest. Biochem. Physiol.* – 1991. – V. 39. – P. 43-48.
- Kliebenstein D.J., Dietrich R.A., Martin A.C. et al.* LSD1 regulates salicylic acid induction of copper zinc superoxide dismutase in *Arabidopsis thaliana* // *MPMI.* – 1999. – V. 12, № 11. – P. 1022-1026.
- Koornneef A., Pieterse C.M.J.* Cross talk in defense signaling // *Plant Physiol.* – 2008. – V. 146. – P. 839-844.
- Krantev A., Yordanova R., Janda T et al.* Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants // *J. Plant Physiol.* – 2008. – V. 165. – P. 920-931.
- Lapenna D., Ciofani G., Donato S. et al.* Inhibitory activity of salicylic acid on lipoxygenase-dependent lipid peroxidation // *Biochim. Biophys. Acta. – General Subjects.* – 2009. – V. 1790, Is. 1. – P. 25-30.
- Larkindale J., Hall J.D., Knight M.R., Vierling E.* Heat stress phenotypes of *Arabidopsis* mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of thermotolerance // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 138. – P. 882-897.
- Larkindale J., Huang B.* Effects of abscisic acid, salicylic acid, ethylene and hydrogen peroxide in thermotolerance and recovery for creeping bentgrass // *Plant Growth Regul.* – 2005. – V. 47. – P. 17-28.
- Larkindale J., Knight M.R.* Protection against heat stress-induced oxidative damage in *Arabidopsis* involves calcium, abscisic acid, ethylene and salicylic acid // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 128. – P. 682-695.
- Legocka J., Zaichert J.* Role of spermidine in the stabilization of apoprotein of the light-harvesting chlorophyll *a/b*-protein complex of photosystem II during leaf senescence process // *Acta Physiol. Plant.* – 1999. – V. 21. – P. 127-137.
- Leon J., Lawton M.A., Raskin I.* Hydrogen peroxide stimulates salicylic acid biosynthesis in Tobacco // *Plant Physiol.* – 1995. – V. 108, № 4. – P. 1673-1678.
- Liu Y., Huang W., Wang L.* Response of <sup>14</sup>C-salicylic acid to heat stress after being fed to leaves of grape plants // *Agr. Sci. China.* – 2005. – V. 4, № 2. – P. 106-112.
- Liu H.-T., Huang W.D., Pan Q.H. et al.* Contributions of PIP2-specific-phospholipase C and free salicylic acid to heat acclimation-induced thermotolerance in pea leaves // *J. Plant Physiol.* – 2006. – V. 163. – P. 405-416.
- Ma J., Yuan Y., Ou J. et al.* Influencing of salicylic acid on roots of rice plants at NaCl-stress // *J. Wuhan Univ. Natur. Sci. Ed.* – 2006. – V. 52, № 4. – P. 471-474.
- Malamy J., Carr J.P., Klesing D.F., Raskin I.* Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of Tobacco to viral infection // *Science.* – 1990. – V. 250. – P. 1002-1004.
- Mao P., Duan M., Wei C., Li Y.* WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonateresponsive gene expression // *Plant Cell Physiol.* – 2007. – V. 48. – P. 833-842.
- Martinez C., Baccou J.-C., Bresson E. et al.* Salicylic acid mediated by the oxidative burst is a key molecule in local and systemic responses of cotton challenged by an avirulent race *Xanthomonas campestris* pv *malvacearum* // *Plant Physiol.* – 2000. – V. 122, № 3. – P. 757-766.
- Mauch-Mani B., Slusarenko A.J.* Production of salicylic acid precursors is major function of phenylalanine-ammonia-lyase in the resistance of *Arabidopsis* to *Peronospora parasitica* // *Plant Cell.* – 1996. – V. 93. – P. 203-212.

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

- Mazen A.M.A. Accumulation of four metals in tissues of *Corchorus olitorius* and possible mechanisms of their tolerance // *Biol. Plant.* – 2004. – V. 48, № 2. – P. 267-272.
- Metodiev M.V., Kicheva M.I., Stoinova Zh.G., Popova L.P. Two-dimensional electrophoretic analysis of salicylic acid-induced changes in polypeptide pattern of barley leaves // *Biol. Plant.* – 2002. – V. 45, № 4. – P.585-588.
- Miao Y., Zentgraf U. The antagonist function of Arabidopsis WRKY53 and ESR/ESP in leaf senescence is modulated by the jasmonic and salicylic acid equilibrium // *Plant Cell.* – 2007. – V. 19, № 3. – P. 819-830.
- Misha A., Choudhuri M. A. Effect of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxigenase in rice // *Biol. Plant.* – 1999. – V. 42. – P. 409-415.
- Mohan B. R., Sajeena A., Vijaya S. et al. Induction of systemic resistance to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* by salicylic acid in *Oryza sativa* (L.) // *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz.* – 2003. – V. 110, № 5. – P. 419-431.
- Mori I. C., Pinontoan R., Kawano T., Muto S. Involvement of superoxide generation in salicylic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba* // *Plant Cell Physiol.* – 2001. – V. 42. – P. 1383-1388.
- Mori I. C., Schroeder J.S. Reactive oxygen species activation of plant Ca<sup>2+</sup> channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 135. – P. 702-708.
- Neill S.T., Desikan R., Clarke A. et al. Hydrogen Peroxide and Nitric Oxide as Signalling Molecules in Plants // *J. Exp. Bot.* – 2002. – V. 53, № 372. – P. 1237-1247.
- Nemeth M., Janda T., Horv'ath E. et al. Exogenous salicylic acid increases polyamine content but may decrease drought tolerance in maize // *Plant Sci.* – 2002. – V. 162, № 4. – P. 569-574.
- Norman C., Howell K. A., Millar H.A. et al. Salicylic acid is an uncoupler and inhibitor of mitochondrial electron transport // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 134, № 1. – P. 492-501.
- Ogasawara Y., Hiraoka G., Yamagoe S. Functional characterization of the plant NADPH oxidase by heterologous expression // *Plant Cell Physiol.* – 2005. – V. 46. – P. 106.
- Ogawa D., Nakajima N., Tamaoki M. et al. Change in the salicylic acid level and its regulation by ethylene in ozone exposed tobacco leaves // *Plant Cell Physiol.* – 2003. – V. 44. – P. 208.
- Popova L.P., Maslenkova L.T., Yordanova R.Y. et al. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates cadmium toxicity in pea seedlings // *Plant Physiol. Biochem.* – 2009. – V. 47. Iss. 3. – P. 224-231.
- Rajasekaran L. R., Stiles A., Caldwell C. D. Stand establishment in processing carrots- effects of various temperature regimes on germination and the role of salicylates in promoting germination at low temperatures // *Can. J. Plant Sci.* – 2002. – V. 82, № 2. – P. 443-450.
- Rao M.V., Paliyath G., Ormrod D.P. et al. Influence of salicylic acid on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> production, oxidative stress, and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-metabolizing enzymes // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 115. – P. 137-149.
- Raskin I., Ehmann A., Melander W.R., Meeuse B.J.D. Salicylic acid: A natural inducer of heat production // *Science.* – 1987. – V. 237, № 4822. – P. 1601-1602.
- Raskin I. Salicylic acid, a new plant hormone // *Plant Physiol.* – 1992. – V. 99. – P. 799-803.
- Rhoads D.M., McIntosh L. Salicylic acid and regulation of respiration in higher plants alternative oxidase expression // *Plant Cell.* – 1992. – V. 4. – P. 1131-1139.
- Rocher F., Chollet J., Jousse C., Bonnemain J. Salicylic acid, an ambimobile molecule exhibiting a high ability to accumulate in the phloem // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141, № 4. – P. 1684-1693.
- Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Zabalza A. et al. Cadmium effect on oxidative metabolism of pea (*Pisum sativum* L.) roots imaging of reactive oxygen species and nitric oxide accumulation in vivo // *Plant Cell Environ.* – 2006. – V. 29, № 8. – P. 1532-1544.
- Sagi M., Fluhr R. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 336-340.
- Sakhabutdinova A.R., Fatkhutdinova D.R., Bezrukova M.V. Shakirova F.M. Salicylic acid presents the damaging action of stress factors on wheat plants // *Bulg. J. Plant Physiol.* – 2003. – Spec. Iss. – P. 314-319.
- Sawada H., Shim Ie-Sung, Usui K. Control of benzoic acid-2-hydroxylase induced by salt stress in rice // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V. 45. – P. 121.
- Scandalios J.G. The rise of ROS // *Trends Biochem. Sci.* – 2002. – V. 27. – P. 483-486.
- Schneider-Muller S., Kurosaki F., Nishi A. Role of salicylic acid and intercellular CaP<sup>2+</sup> in the induction of chitinase activity in carrot suspension cul-

- ture // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 1994. – V. 45. – P. 101-109.
- Senaratna T., Merritt D., Dixon K. et al.* Benzoic acid may act as the functional group in salicylic acid and derivatives in the induction of multiple stress tolerance in plants // *Plant Growth Regul.* – 2003. – V. 39, № 1. – P. 77-81.
- Sesekar M., Shulaev V., Raskin I.* Endogenous methyl salicylate in pathogen-inoculated tobacco plants // *Plant Physiol.* – 1998. – V. 116. – P. 387-392.
- Shannon L.M.* Plant Isoenzymes // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1986. – V. 5. – P. 187-204.
- Sharma N., Kaur N., Gupta A.K.* Effect of salicylic acid on the carbohydrate composition and activities of sucrose metabolizing enzymes in potato // *Indian J. Agr. Biochem.* – 2005. – V. 18, № 1. – P. 43-45.
- She H.-P., He J.-M., He Z.-X., Zou Q.-C.* Cushion effect of salicylic acid on the damages invoked by salt stress of the young cucumber plants // *J. Shaanxi Norm. Univ. Natur. Sci. Ed.* – 2001. – V. 29, № 3. – P. 99-101.
- She X., He J., Zhang J., Zuo Q.* Reducing effect of salicylic acid on the growth suppression of cucumber plantlets caused by salt stress // *Acta Bot. Boreali-Occident. Sin.* – 2002. – V. 22, № 2. – P. 401-405.
- Shu L., Li S.* Influence of salicylic acid on some physiological processes in young corn plants in water stress conditions // *J. Nanjing Agr. Univ.* – 2002. – V. 25, № 3. – P. 9-11.
- Singh B., Usha K.* Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress // *Plant Growth Regul.* – 2003. – V. 39, № 2. – P. 137-141.
- Spoel S.H., Koornneef A., Claessens S.M.V. et al.* NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol // *Plant Cell.* – 2003. – V. 15, № 3. – P. 760-770.
- Steffens B., Wang J., Sauter M.* Interactions between ethylene, Gibberellin and abscisic acid regulate emergence and growth rate of adventitious roots in deepwater rice // *Planta.* – 2006. – V. 222, № 3. – P. 604-612.
- Sun Y., Wang Y.-J.* Cushion influence of salicylic acid on photooxidative stress at cucumber plantlets // *J. Northwest Sci-Tech Univ. Agr. Forest. Natl. Sci. Ed.* – 2004. – V. 32, № 5. – P. 38-40.
- Tasgin E., Atici O., Nalbantoglu B.* Effects of salicylic acid and cold on freezing tolerance in winter wheat leaves // *Plant Growth Regul.* – 2003. – V. 41, № 3. – P. 231-236.
- Tong W.G., Ding X.Z., Adrian T.E.* The mechanisms of lipoxigenase inhibitor-induced apoptosis in human breast cancer cell // *Biochem. Biophys. Res. Comm.* – 2002. – V. 296. – P. 942-949.
- Wang H., Hao J., Chen X. et al.* Overexpression of rice WRKY89 enhances ultraviolet B tolerance and disease resistance in rice plants // *Plant Mol. Biol.* – 2007. – V. 65, № 6. – P. 799-815.
- Wang H., Feng T., Xixu P. et al.* Up-regulation of chloroplastic antioxidant capacity is involved in alleviation of nickel toxicity of *Zea mays* L. by exogenous salicylic acid // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* – 2009 (in press).
- Wang L., Huang W., Li J.* Influencing of salicylic acid on peroxidation of membrane lipids of leaves of grape seedlings // *Sci. Agr. Sin.* – 2003. – V. 36, № 9. – P. 1076-108.
- Wang L., Wang Y., Liao K.* Influence of exogenous salicylic acid on cold resistance of Missouri grape // *J. Xingjiang Agr. Univ.* – 2005. – V. 28, № 2. – P. 51-54.
- Wang L.-J., Li S.-H.* Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca<sup>2+</sup> homeostasis and antioxidant systems in young grape plants // *Plant Sci.* – 2006a. – V. 170. – P. 685-694.
- Wang L.-J., Li S.-H.* Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves // *Plant Growth Regul.* – 2006b. – V. 48. – P. 137-144.
- Wei W., Zang Y., Han L. et al.* A novel WRKY transcriptional factor from *Thlaspi caerulescens* negatively regulates the osmotic stress tolerance of transgenic tobacco // *Plant Cell Rep.* – 2008. – V. 27, № 4. – P. 795-803.
- Wendehenne D., Durner J., Chen Z., Klessing D.E.* Benzothiadiazole, an inducer of plant defenses, inhibits catalase and ascorbate peroxidase // *Phytochemistry.* – 1998. – V. 47. – P. 651-657.
- Wu C., Wang Z.* Influence of exogenous salicylic acid on activity of antioxidative enzymes in leaves of seedlings *Fraxinus mandshurica* in freezing conditions // *Sci. Silv. Sin.* – 2002. – V. 38, № 5. – P. 84-89.
- Xie Z., Chen Z.* Salicylic acid induces rapid inhibition of mitochondrial electron transport and oxidative phosphorylation in tobacco cells // *Plant Physiol.* – 1999. – V. 120, № 1. – P. 217-226.

## САЛИЦИЛОВАЯ КИСЛОТА И УСТОЙЧИВОСТЬ

Xiong L., Schumaker K.S., Zhu J.K. Cell signalling during cold, drought, and salt stress // *Plant Cell*. – 2002. – V. 14. – P. S165-S183.

Xu Y., Zeng X., Yu J. et al. Variability of parameters of chlorophyll fluorescence in leaves of cucumber plantlets at treatment with salicylic acid on background of high-temperature stress // *Acta Bot. Boreali-Occident. Sin.* – 2007. – V. 27, № 2. – P. 267-271.

Yang X.-J., Zhang H.-W. Protective action of salicylic acid from salt stress in *Taraxacum siphonanthum* // *Bull. Bot. Res.* – 2006. – V. 26, № 2. – P. 222-224.

Zhou F., Zhang Z., Gregersen P.L. et al. Molecular characterization of the oxidase involved in the response of barley to the powdery mildew fungus // *Plant Physiol.* – 1998. – V. 117, № 1. – P. 33-41.

Поступила в редакцію  
13.05.2009 з.

## SALICYLIC ACID AND PLANTS RESISTANCE TO ABIOTIC STRESSORS

Yu. Ye. Kolupaev<sup>1</sup>, Yu. V. Karpets<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*V.V. Dokuchayev Kharkiv National Agrarian University  
(Kharkiv, Ukraine)*

<sup>2</sup>*G.M. Vysotsky Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Meliorations  
(Kharkiv, Ukraine)*

The literary data about the mechanisms of salicylic acids (SA) synthesis and degradation in plants, change of its content at the action of stressors, influence of exogenous SA on plants resistance to abiotic stressors are generalized. The questions of caused by SA signals transduction in genome and salicylate participation in the modifying action of other signal intermediats (reactive oxygen species, calcium, nitrogen oxide etc.) are reviewed. The data about the SA participation in the formation of concrete protective reactions, important for plants survival in the conditions of abiotic stressors action (change of antioxidative enzymes activity, increase of low-molecular protectors content, stress proteins synthesis etc.), are generalized.

**Key words:** *salicylic acid, abiotic stressors, signal transduction, reactive oxygen species, calcium, protective reactions*

## САЛІЦИЛОВА КИСЛОТА І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ

Ю. Є. Колупаєв<sup>1</sup>, Ю. В. Карпець<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва  
(Харків, Україна)*

<sup>2</sup>*Український науково-дослідний інститут лісового господарства і агролісомеліорації ім. Г.М.Висоцького  
(Харків, Україна)*

Узагальнені дані літератури про механізми синтезу і деградації саліцилової кислоти (СК) в рослинах, зміни її вмісту за дії стресорів, відомості про вплив екзогенної СК на стійкість рослин до абіотичних стресорів. Розглянуті питання трансдукції спричинених СК сигналів у геном, участі саліцилату в модифікації дії інших сигнальних інтермедіатів (активних форм кисню, кальцію, оксиду азоту та ін.). Узагальнені відомості про участь СК у формуванні конкретних захисних реакцій, важливих для виживання рослин за умов дії абіотичних стресорів (зміна активності антиоксидантних ферментів, підвищення вмісту низькомолекулярних протекторів, синтез стресових білків та ін.).

**Ключові слова:** *саліцилова кислота, абіотичні стресори, трансдукція сигналу, активні форми кисню, кальцій, захисні реакції*