

УДК 581.1

**ПОВЫШЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ
ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ДЕЙСТВИЕМ ЭКЗОГЕННЫХ
АРОМАТИЧЕСКИХ И ЯНТАРНОЙ КИСЛОТ: СВЯЗЬ ЭФФЕКТОВ
С ГЕНЕРАЦИЕЙ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА**

© 2010 г. Т. О. Ястреб¹, Ю. Е. Колупаев¹, М. С. Синькевич²,
Н. В. Швиденко¹, А. И. Обозный¹

¹Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)

²Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
Российской академии наук
(Москва, Россия)

Проведено сравнительное изучение влияния экзогенных салициловой (СК), бензойной (БК) и янтарной (ЯК) кислот на теплоустойчивость проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Элегия. Показано, что все соединения повышали выживание проростков после повреждающего нагрева. Однако величины эффектов и диапазоны эффективных концентраций СК, БК и ЯК отличались. СК и ЯК вызывали усиление генерации проростками супероксидного анион-радикала и накопление пероксидов в корнях. Данные эффекты и положительное влияние СК и ЯК на теплоустойчивость нивелировались предобработкой проростков антиоксидантом ионолом. На основании этих результатов сделан вывод о том, что положительное влияние СК и ЯК на теплоустойчивость проростков реализуется с участием активных форм кислорода (АФК), необходимых для индуцирования защитных реакций. Обработка проростков БК не вызывала усиления генерации АФК. Антиоксидант ионол существенно не влиял на проявление защитного действия БК при гипертермии. Предполагается, что одной из причин защитного влияния БК на проростки пшеницы при гипертермии может быть ее прямой антиоксидантный эффект.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., салициловая кислота, бензойная кислота, янтарная кислота, теплоустойчивость, активные формы кислорода

Активные формы кислорода (АФК) в настоящее время рассматриваются как важные участники процесса трансдукции клеточных сигналов в геном (Mittler, 2002; Suzuki, Mittler, 2006). Умеренное усиление генерации АФК у растений внешними воздействиями может приводить к повышению их устойчивости к стрессорам различной природы (Dat et al., 1998). Со способностью вызывать усиление образования и накопления АФК в растительных клетках связывают некоторые физиологические эффек-

ты экзогенной салициловой кислоты (СК) (Martinez et al., 2000). Так, ранее нами показано, что индуцирование СК тепло- и солеустойчивости проростков пшеницы обусловлено усилением генерации АФК, поскольку этот эффект подавлялся обработкой растений антиоксидантом (Колупаев, Карпец, 2007; Колупаев та ін., 2007).

СК является гидроксильированным производным бензойной кислоты (БК). На растениях фасоли и томата показано, что БК, как и СК, способна индуцировать устойчивость растений к гипертермии, засухе и охлаждению, однако позитивные эффекты БК оказывает в меньших по сравнению с СК концентрациях (Senaratna et al., 2003). Как СК, так и БК обладают способ-

Адрес для корреспонденции: Колупаев Юрий Евгеньевич, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева, п/о «Коммунист-1», Харьков, 62483, Украина;
e-mail: plant_biology@mail.ru

ностью ингибировать каталазу, с чем связывают повышение содержания пероксида водорода в растительных тканях и, как следствие, активацию защитных систем, обуславливающих устойчивость к стрессорам (Janda et al., 2000). В то же время эффекты этих кислот, по-видимому, в определенной степени видоспецифичны. Так, обработка БК снижала активность каталазы и повышала содержание пероксида водорода у растений кукурузы (Janda et al., 2000), но не влияла на эти показатели у растений сорго и подсолнечника (Zhang, Kirkham, 1996). Более того, изоферменты каталазы одного вида растений могут отличаться по чувствительности к действию ароматических кислот (Horvath et al., 2002).

На примере действия СК установлено, что в растениях при экзогенных обработках изменяется не только активность каталазы, но и других про-/антиоксидантных ферментов. В частности, накопление пероксида водорода в колеоптилях пшеницы при действии СК в значительной степени связано с повышением активности супероксиддисмутазы, наряду с этим происходит усиление генерации супероксидного анион-радикала за счет пероксидазных реакций (Колупаев и др., 2010). С другой стороны, у некоторых растений СК ингибировала пероксидазы (Ruffer et al., 1995), что при определенных условиях также может приводить к прооксидантным эффектам, связанным с накоплением пероксида водорода, являющегося субстратом пероксидаз. Таким образом, механизмы накопления АФК в растениях под действием СК и БК достаточно сложны, а эффект индуцирования «окислительного стресса» и, как следствие, устойчивости может зависеть от особенностей растительных объектов (Zhang, Kirkham, 1996).

Янтарная кислота (ЯК) также является одним из индукторов устойчивости растений к стрессорам (Андрианова и др., 1996; Ястреб и др., 2009). В связи со сходным расположением функциональных (гидроксильных) групп по отношению к гидрофобному блоку у молекул СК и ЯК последняя рассматривается некоторыми авторами как миметик СК (Тарчевский и др., 1999). Показана способность ЯК индуцировать у растений гороха синтез тех полипептидов, которые появляются и при их обработке СК (Тарчевский и др., 1999), а также в условиях *in vitro* существенно угнетать активность каталазы (Тарчевский и др., 1999; Панина и др., 2004). В отдельных работах сообщается о возможности усиления генерации супероксида в

системе *in vitro* в пероксидазных реакциях под действием достаточно высоких (1 мМ) концентраций ЯК (Часов и др., 2002). В то же время действие ЯК на генерацию АФК интактными растениями до сих пор остается практически не изученным.

Ароматические кислоты (СК и БК) и ЯК находят применение в практике растениеводства (Андрианова и др., 1996; Сахабутдинова и др., 2004). В то же время как свидетельствует материал, изложенный выше, механизм действия этих кислот (особенно бензойной и янтарной) на окислительный метаболизм растений и их устойчивость остается малоисследованным. Почти отсутствуют работы, в которых бы на одном объекте сравнивались эффекты трех названных органических кислот. В связи с этим целью нашей работы явилось исследование влияния БК и ЯК на теплоустойчивость проростков пшеницы и сравнение их эффектов с действием более изученной в этом отношении СК. Для выяснения возможного участия АФК в индуцировании теплоустойчивости действием СК, БК и ЯК определяли генерацию растениями супероксидного анион-радикала и пероксида водорода, а также оценивали влияние антиоксиданта ионола на проявление физиологических эффектов названных кислот.

МЕТОДИКА

Объектом исследования явились этиолированные проростки пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Элегия. Семена обеззараживали в течение 30 мин 6% пероксидом водорода, тщательно промывали дистиллированной водой и проращивали на воде при температуре $23 \pm 0,5^\circ\text{C}$ в течение 3 сут.

Трехдневные проростки переносили на 24 ч на растворы СК, БК и ЯК в разных концентрациях (см. ниже). В соответствующих вариантах проростки инкубировали на растворе антиоксиданта ионола (бутилгидрокситолуол, $2,5 \cdot 10^{-5}$ М) либо на комбинациях кислот с ионолом. В последнем случае ионол добавляли в среду инкубации корней за 2 ч до введения в нее исследуемых кислот. Концентрацию ионола выбирали на основании предварительных опытов. Контролем служили проростки, инкубированные на дистиллированной воде.

По окончании обработки указанными соединениями проростки подвергали потенциально летальному нагреву в водном ультратермостате при температуре $45 \pm 0,1^\circ\text{C}$ в течение 10 мин. Через сутки после нагрева их выставляли

ПОВЫШЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ

на рассеянный свет (2000 лк) и еще через 2 сут оценивали их выживание.

Через 4 и 24 ч после начала обработки проростков соответствующими соединениями, а также через 24 ч после их нагрева определяли генерацию супероксидного анион-радикала и содержание пероксидов.

Генерацию супероксидного анион-радикала интактными проростками во внешний раствор оценивали по восстановлению нитротетразолия синего (Шорнинг и др., 2000). От проростков предварительно отделяли эндосперм и тщательно промывали их дистиллированной водой. По три проростка помещали в пробирки с 10 мл 0,1 М фосфатного буфера (рН 7,6), содержащего 0,05% нитротетразолия синего, 10 мкМ ЭДТА, 0,1% тритона X-100. Пробы инкубировали на шейкере (120 об./мин) в течение 30 мин, после чего определяли оптическую плотность инкубационного раствора при длине волны 530 нм. Для проверки специфичности генерации $O_2^{\cdot-}$ в специальных опытах в пробы добавляли СОД (50 ед./мл). СОД ингибировала генерацию супероксидного анион-радикала не менее чем на 90%. В связи с этим считали, что количество восстановленного нитротетразолия синего определяется содержанием $O_2^{\cdot-}$ (Шорнинг и др., 2000).

Содержание пероксидов определяли ферроцианид-методом, экстрагируя их из растертых на холоде образцов 5%-ной ТХУ (Sagisaka, 1976). При таком способе экстракции из тканей извлекается в основном H_2O_2 .

Анализы проводили в трехкратной био-

логической повторности. При определении выживания проростков после нагрева каждая из трех повторностей состояла из 30 проростков. Эксперименты воспроизводили независимо 3-6 раз. На рисунках приведены результаты типичных опытов и их стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первой серии опытов исследовали концентрационную зависимость влияния СК, БК и ЯК на теплоустойчивость проростков пшеницы. СК оказывала положительное влияние на устойчивость проростков к нагреву в концентрациях 10^{-7} - 10^{-6} М, при действии концентрации 10^{-4} М их теплоустойчивость снижалась (рис. 1). Позитивное действие БК на теплоустойчивость проростков было менее существенным и достоверным лишь в концентрации 10^{-6} М, более высокие концентрации снижали теплоустойчивость проростков. Обработка проростков ЯК, напротив, повышала их теплоустойчивость во всем диапазоне исследуемых концентраций (рис. 1).

Для оценки влияния СК, БК и ЯК на генерацию АФК проростками пшеницы все кислоты использовали в концентрации 10^{-6} М. В этих же концентрациях органические кислоты использовали и в опытах с сочетанным их действием с антиоксидантом ионолом.

Ионол в исследуемой концентрации сам по себе достоверно повышал теплоустойчивость проростков, что может быть связано с его прямым антиоксидантным действием (рис. 2). При этом антиоксидант в значительной степени уменьшал положительное влияние СК на теп-

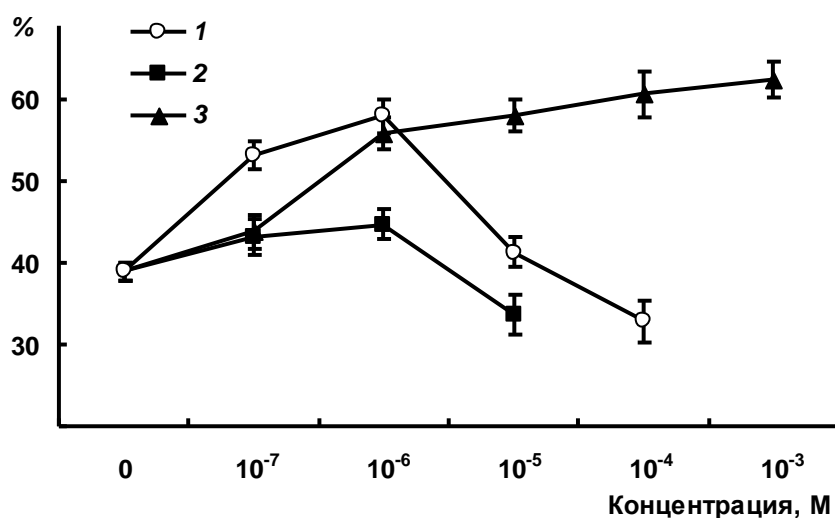


Рис. 1. Концентрационная зависимость влияния СК (1), БК (2) и ЯК (3) на теплоустойчивость проростков пшеницы (% выживания после 10 мин нагрева при температуре 45°C).

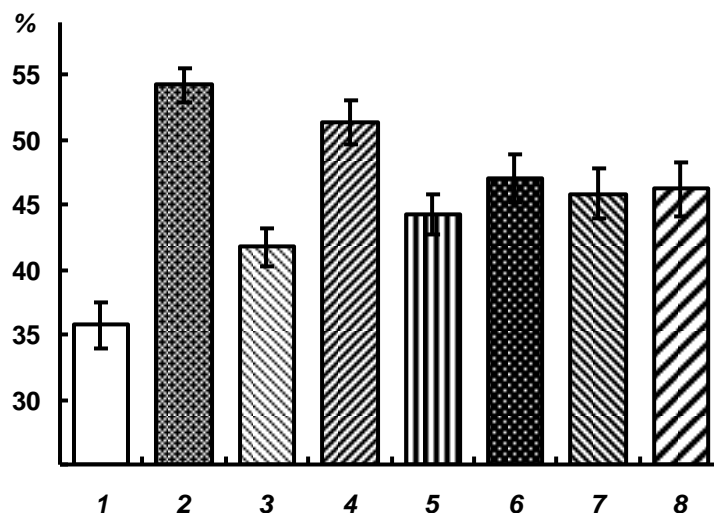


Рис. 2. Раздельное и сочетанное влияние органических кислот и ионола на теплоустойчивость проростков пшеницы (% выживания после 10 мин нагрева при температуре 45°C).

Здесь и на рис. 3, 4: 1 – контроль, 2 – СК (10^{-6} М), 3 – БК (10^{-6} М), 4 – ЯК (10^{-6} М), 5 – ионол ($2,5 \cdot 10^{-5}$ М), 6 – СК (10^{-6} М) + ионол ($2,5 \cdot 10^{-5}$ М), 7 – БК (10^{-6} М) + ионол ($2,5 \cdot 10^{-5}$ М), 8 – ЯК (10^{-6} М) + ионол ($2,5 \cdot 10^{-5}$ М).

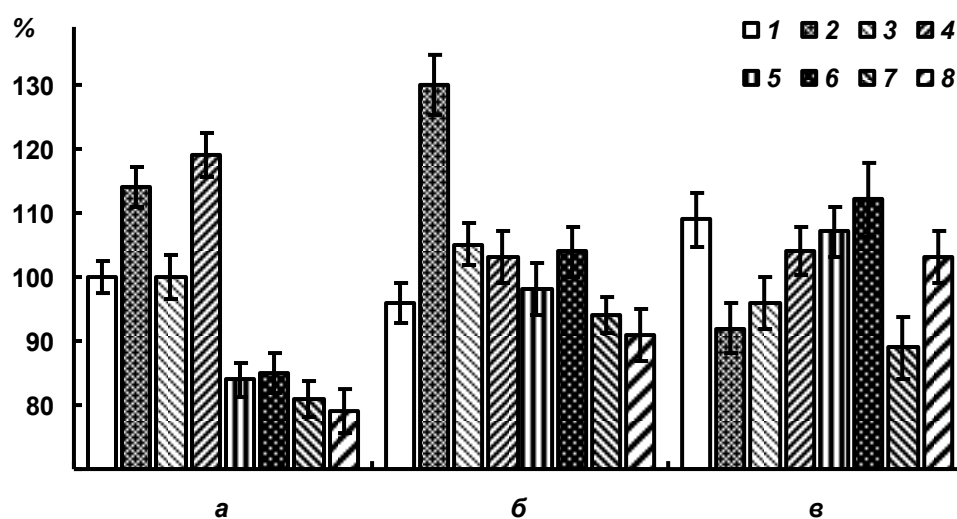


Рис. 3. Генерация супероксидного анион-радикала проростками пшеницы (% к исходным величинам в контрольном варианте).

а – через 4 ч от начала обработки органическими кислотами или через 6 ч от начала обработки ионолом; б – через 24 ч от начала обработки органическими кислотами или через 26 ч от начала обработки ионолом; в – через 24 ч после нагрева проростков при температуре 45°C.

Остальные обозначения как на рис. 2.

лоустойчивость и частично нивелировал эффект ЯК ($p \leq 0,1$). Сочетанное действие БК с ионолом, наоборот, несколько превышало положительное влияние самой БК. При этом выживание проростков в варианте с комбинированным действием БК и ионола достоверно не превышало величину, которая наблюдалась при действии одного ионола (рис. 2).

Через 4 ч после начала обработки проростков СК и ЯК увеличивалась генерация ими супероксидного анион-радикала (рис. 3). БК не оказывала влияния на генерацию $O_2^{\cdot-}$. В вариантах с ионолом и его сочетанием со всеми исследуемыми кислотами генерация супероксида через 4-6 ч после начала обработки была достоверно ниже, чем в контроле, что подтверждает

ПОВЫШЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ

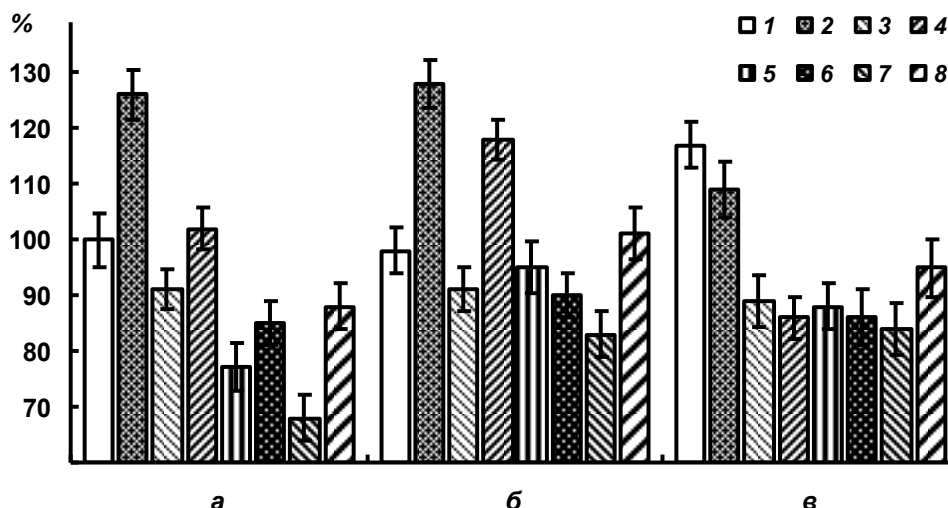


Рис. 4. Содержание пероксидов в корнях проростков пшеницы (% к исходным величинам в контрольном варианте).

а – через 4 ч от начала обработки органическими кислотами или через 6 ч от начала обработки ионолом; *б* – через 24 ч от начала обработки органическими кислотами или через 26 ч от начала обработки ионолом; *в* – через 24 ч после нагрева проростков при температуре 45°C. Остальные обозначения как на рис. 2.

антиоксидантное действие ионола. При этом антиоксидант полностью снимал эффект повышения генерации $O_2^{\cdot-}$, вызываемый СК и ЯК.

Через 24 ч после начала обработки проростков исследуемыми соединениями в варианте с СК сохранялась повышенная генерация $O_2^{\cdot-}$. В проростках, обработанных ЯК, генерация супероксида снижалась почти до уровня контроля. В варианте с БК достоверного изменения генерации супероксидного анион-радикала не наблюдалось. Антиоксидантное действие ионола на данной стадии эксперимента несколько уменьшалось: генерация супероксида в вариантах с ионолом либо его сочетанием с СК не отличалась от контроля, а в вариантах с обработкой проростков БК и ЯК в комбинации с ионолом была ненамного ниже, чем в контроле (рис. 3).

Через сутки после нагрева наблюдалось некоторое увеличение генерации супероксидного анион-радикала в контрольном варианте (рис. 3). Такая же тенденция проявлялась в вариантах с ионолом и сочетанным действием СК и ионола. В то же время в варианте с СК имело место уменьшение этого показателя. В других вариантах существенных изменений в величинах генерации супероксида после нагрева по сравнению с таковыми до него не отмечалось (рис. 3).

Количество пероксидов анализировали в корнях, поскольку эти органы более отзывчивы

на введение внешних про-/антиоксидантов (Сахабутдинова и др., 2004; Колупаев, Карпец, 2007).

Содержание пероксидов в корнях через 4 ч после воздействия СК достоверно превышало величины контроля (рис. 4). ЯК на этой стадии опыта не оказывала влияния на количество пероксидов, а обработка проростков БК несколько уменьшала его. В вариантах с ионолом и его сочетанием с органическими кислотами содержание пероксидов было заметно ниже, чем в контрольном варианте. Наименьшее содержание пероксидов отмечалось в варианте с сочетанным действием БК и ионола.

Через 24 ч от начала обработки проростков СК в них сохранялось повышенное содержание пероксидов, его увеличение на этой стадии эксперимента отмечалось и в случае обработки проростков ЯК (рис. 4). В варианте с БК содержание пероксидов не изменялось, а в вариантах с ионолом и его сочетанием с органическими кислотами значения содержания пероксидов несколько увеличивались, приближаясь к контролю.

Через сутки после нагрева наибольшее содержание пероксидов отмечалось в контроле (рис. 4). Напротив, в вариантах с СК и особенно ЯК оно уменьшалось. Изменения содержания пероксидов в вариантах с БК, ионолом, а также сочетанием ионола со всеми исследуемыми органическими кислотами были несущественны-

ми, хотя величины оказывались ниже, чем в контрольном варианте.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты показывают, что обработка проростков ароматическими кислотами и ЯК повышала их теплоустойчивость. Однако эффекты этих кислот имели различия. Позитивное действие БК было значительно меньшим по сравнению с СК и проявлялось только в очень низких концентрациях (см. рис. 1). Более высокие концентрации, наоборот, снижали теплоустойчивость проростков, что может быть связано с токсическим действием БК. В то же время ЯК проявляла защитное действие во всем диапазоне исследуемых концентраций. Это может быть обусловлено тем, что она выполняет не только регуляторные функции, но и является одним из окислительных субстратов.

Нам удалось установить связь между вызываемым исследуемыми органическими кислотами усилением генерации АФК и повышением теплоустойчивости проростков. Так, в наших экспериментах СК и ЯК, по крайней мере на начальной стадии действия (4 ч), вызывали усиление генерации супероксидного анион-радикала проростками пшеницы (см. рис. 3). Через 24 ч от начала воздействия как СК, так ЯК увеличивали содержание пероксидов в корнях проростков (см. рис. 4).

Через 24 ч после нагрева генерация АФК проростками, обработанными СК и ЯК, была несколько ниже, чем в контроле, что позволяет предполагать меньшую вероятность окислительных повреждений проростков опытных вариантов после действия гипертермии. Названные кислоты в концентрации 10^{-6} М эффективно повышали выживание проростков после нагрева (см. рис. 2). При этом снятие антиоксидантом ионолом усиления генерации АФК, вызываемого СК и ЯК до нагрева растительных образцов (см. рис. 3, 4), приводило к частичному нивелированию эффекта повышения теплоустойчивости проростков (см. рис. 2). Следует отметить, что уменьшение ионолом эффекта СК было более выразительным по сравнению с его влиянием на эффект ЯК. Такие различия могут быть связаны, по крайней мере, с двумя причинами. Во-первых, ионол в используемой концентрации сам по себе существенно (почти на 10%) повышал количество выживших проростков, а эффективность действия ЯК в концентрации 10^{-6} М была несколько ниже по

сравнению с влиянием эквимольярной концентрации СК. Таким образом, снятие части эффекта ЯК могло компенсироваться положительным влиянием ионола на теплоустойчивость. С другой стороны, как уже упоминалось, ЯК может оказывать физиологическое действие не только как регулятор (в частности, влияющий на образование АФК), но и как окислительный субстрат. Тем не менее, по крайней мере, частично положительное действие ЯК на теплоустойчивость проростков, по-видимому, обусловлено ее способностью усиливать генерацию АФК, что позволяет проводить аналогию между эффектами этой кислоты и СК. Отметим, что данные по действию СК на образование АФК и теплоустойчивость проростков пшеницы сорта Элегия хорошо согласуются с результатами, полученными нами ранее на проростках сорта Донецкая 48 (Колупаев, Карпещ, 2007), хотя в литературе встречаются сведения о сортовой специфичности действия СК (Horvath et al., 2002).

Эффекты БК в наших экспериментах весьма существенно отличались от действия СК и ЯК. Как уже отмечалось, БК лишь незначительно повышала теплоустойчивость проростков пшеницы (см. рис. 1, 2). При этом под ее влиянием не зарегистрировано усиления генерации супероксидного анион-радикала (см. рис. 3). Более того, содержание пероксидов в корнях проростков, обработанных БК, было ниже, чем в контрольных (как до нагрева проростков, так и после него), что позволяет говорить, по крайней мере, о небольшом антиоксидантном эффекте этой кислоты. Ионол не уменьшал положительное действие БК на теплоустойчивость проростков (см. рис. 2). При этом в вариантах с сочетанным действием БК и ионола отмечалось низкое содержание пероксидов в корнях на всех стадиях эксперимента (см. рис. 4), что также можно оценивать как свидетельство антиоксидантных эффектов этих двух соединений.

Необходимо отметить, что БК обладает прямым антиоксидантным действием, связанным, прежде всего, со способностью гасить гидроксильный радикал OH^{\cdot} (Larson, 1988; Мерзляк, 1989). Как показано в работе А.С. Лукаткина и Т.Е. Левиной (1997), бензоат в достаточно низкой концентрации (50 мкМ) снижал накопление продуктов пероксидного окисления липидов в листьях огурца и повышал их холодоустойчивость.

ПОВЫШЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ

Сведения о прямом антиоксидантном действии БК, однако, не дают основания исключать возможность ее косвенного прооксидантного действия. Последнее может быть связано с угнетением под действием БК каталазы. В частности, такой эффект БК, аналогичный действию СК, зарегистрирован на растениях кукурузы (Janda et al., 2000). Имеются также сведения о способности БК повышать активность пероксидазы (Wang, Li, 2003), которая может выступать в роли продуцента АФК (Chen, Schopfer, 1999).

Для получения более однозначных сведений о связи между про-/антиоксидантными эффектами СК, БК и ЯК и их способностью повышать устойчивость проростков пшеницы к стрессорам необходимо исследование их действия на активность комплекса антиоксидантных ферментов, что и является целью нашей дальнейшей работы.

Таким образом, в настоящей работе показано, что СК и ЯК обладают явно выраженной способностью повышать теплоустойчивость проростков пшеницы. При этом оба соединения усиливали генерацию проростками супероксидного радикала и накопление пероксидов в корнях. Повышение генерации АФК под влиянием СК и ЯК устранялось антиоксидантом ионолом, который также нивелировал и положительное влияние названных кислот на теплоустойчивость. Все это позволяет связывать индуцирование теплоустойчивости действием СК и ЯК с усилением генерации АФК. Причиной таких эффектов могут быть изменения активности про- и антиоксидантных ферментов. Более изученным в этом отношении является действие СК. Как уже отмечалось, в работе, выполненной на колеоптилях пшеницы, показано, что вызываемое СК усиление накопления пероксида водорода происходит в результате повышения активности пероксидазы, генерирующей $O_2^{\cdot-}$, и СОД, превращающей его в H_2O_2 . Такие эффекты наблюдались на фоне относительно небольшого снижения активности каталазы, что способствовало сохранению пула пероксида водорода (Колупаев и др., 2010). Наряду с этим под действием СК возможна и активация НАДФН-оксидазы (Geetha, Shetty, 2002).

Имеются сведения и о способности ЯК (правда, в достаточно высоких миллимолярных концентрациях) повышать активность пероксидазы у растений, что может быть причиной усиления генерации супероксидного анионрадикала (Часов и др., 2002). В то же время

действие ЯК на активность ферментов, причастных к генерации АФК, менее изучено и требует специальных исследований.

Значение АФК для повышения устойчивости растений к гипертермии и другим стрессорам связано с тем, что вследствие накопления умеренных их количеств может происходить активация генов, контролирующих синтез антиоксидантных ферментов и низкомолекулярных антиоксидантов (Neill et al., 2002; Wang, Li, 2006). Так, в корнях проростков пшеницы под влиянием обработки СК, вызывающей накопление пероксида водорода, происходило увеличение содержания пролина и растворимых углеводов. При этом оба эффекта подавлялись антиоксидантом ионолом (Колупаев та ін., 2007), что свидетельствует о посредничестве H_2O_2 в реализации влияния СК на содержание пролина и сахаров, выполняющих антиоксидантные и другие протекторные функции в стрессовых условиях. АФК также причастны к индуцированию других защитных реакций, в частности, синтеза стрессовых белков (Matsuda et al., 1994; Bhattacharjee, 2005).

Влияние БК в условиях наших экспериментов отличалось от эффектов СК и ЯК. БК не усиливала генерации АФК, хотя и незначительно повышала теплоустойчивость проростков пшеницы. Одной из возможных причин такого эффекта может быть прямое антиоксидантное действие БК на проростки пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреанова Ю.Е., Сафина Н.И., Максютова Н.Н., Кадошников И.Г. Влияние янтарной кислоты на продуктивность сельскохозяйственных растений, урожай и его качество // *Агрохимия*. – 1996. – № 8-9. – С. 118-123.
- Колупаев Ю.Е., Карнец Ю.В., Ястреб Т.О., Мусатенко Л.И. Участие пероксидазы и супероксиддисмутазы в усилении генерации активных форм кислорода колеоптилями пшеницы при действии салициловой кислоты // *Физиология и биохимия культ. растений*. – 2010. – Т. 42, № 3. – С. 210-217.
- Колупаев Ю.Е., Карнец Ю.В. Активні форми кисню як посередники в індукованні теплостійкості проростків пшениці салициловою кислотою // *Физиология и биохимия культ. растений*. – 2007. – Т. 39, № 3. – С. 242-248.
- Колупаев Ю.Е., Карнец Ю.В., Мусатенко Л.И. Участь активних форм кисню в індукованні солестійкості проростків пшениці салициловою ки-

- слотую // Доп. НАН України. – 2007. – № 6. – С. 154-158.
- Лукаткин А.С., Левина Т.Е. Влияние экзогенных модификаторов перекисного окисления липидов на холодовое повреждение листьев огурца // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 3. – С. 397-403.
- Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Физиология растений. – М., 1989. – Т. 6. – 168 с.
- 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.
- Сахабутдинова А.Р., Фатхутдинова 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.
- 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.
- Часов А.В., Гордон Л.Х., Колесников О.П., Минибаева Ф.В. Пероксидаза клеточной поверхности – генератор супероксид-аниона в корневых клетках пшеницы при раневом стрессе // Цитология. – 2002. – Т. 44, № 7. – С. 691-696.
- Шорнинг Б.Ю., Смирнова Е.Г., Ягужинский Л.С., Ванюшин Б.Ф. Необходимость образования супероксида для развития этиолированных проростков пшеницы // Биохимия. – 2000. – Т. 65, № 12. – С. 1612-1618.
- Ястреб Т.О., Обозный А.И., Мирошниченко Н.Н., Колупаев Ю.Е. Влияние комплексного хелатного микроудобрения «Реаком» и янтарной кислоты на активность антиоксидантных ферментов и теплоустойчивость проростков проса // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2009. – Вип. 3 (18). – С. 48-54.
- 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.
- Chen S.X., Schopfer P. Hydroxyl-radical production in physiological reactions: a novel function of peroxidase // Eur. J. Biochem. – 1999. – V. 260. – P. 726-735.
- Dat J.F., Lopez-Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermo-tolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings // Plant Physiol. – 1998. – V. 116. – P. 1351-1357.
- 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.
- Janda T., Szalai G., Antunovics Zs., Paldi E. Effect of benzoic acid and aspirin on chilling tolerance and photosynthesis in young maize plants // Maydica. – 2000. – V. 45, № 1. – P. 29-33.
- 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.
- Larson R.A. The antioxidants of higher plants // Phytochemistry. – 1988. – V. 27. – P. 969-978.
- 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 of *Xanthomonas campestris* pv *malvacearum* // Plant Physiol. – 2000. – V. 122. – P. 757-766.
- Matsuda Y., Okuda T., Sagisaka S. Regulation of protein synthesis by hydrogen peroxide in crowns of winter wheat // Biosci. Biotech. Biochem. – 1994. – V. 58. – P. 906-909.
- Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends Plant Sci. – 2002. – V. 7. – P. 405-410.
- Neill S.J., Desikan R., Clarke A. et al. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. – P. 1237-1247.
- Ruffer M., Steipe B., Zenk M.N. Evidence against specific binding of salicylic acid to plant catalase // FEBS Lett. – 1995. – V. 377. – P. 175-178.
- Sagisaka S. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // Plant Physiol. – 1976. – V. 57. – P. 308-309.
- 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. – P. 77-81.
- Suzuki N, Mittler R. Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction // Physiol. Plant. – 2006. – V. 126. – P. 45-51.
- Wang Q., Li X. Influence of benzoic and cinnamic acid on growth of melon plantlets and appearance of vas-

ПОВЫШЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ

cular wilt // J. China Agr. Univ. – 2003. – V. 8, № 1. – P. 83-86.

leaves // Plant Growth Regul. – 2006. – V. 48. – P. 137-144.

Wang L.-J., Li S.-H. Thermotolerance and related antioxidant enzyme activities induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.)

Zhang J., Kirkham M.B. Lipid peroxidation in sorghum and sunflower seedlings as affected by ascorbic acid, benzoic acid, and propyl gallate // J. Plant Physiol. – 1996. – V. 149. – P. 489-493.

Поступила в редакцію
30.08.2010 з.

INCREASE OF HEAT RESISTANCE OF WHEAT PLANTLETS BY ACTION OF EXOGENOUS AROMATIC AND SUCCINIC ACIDS: CONNECTION OF EFFECTS WITH GENERATION OF REACTIVE OXYGEN SPECIES

T. O. Yastreba¹, Yu. Ye. Kolupaev¹, M. S. Sinkevich²,
M. V. Shvidenko¹, O. I. Oboznyi¹

¹V.V. Dokuchayev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)

²K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology
Russian Academy of Sciences
(Moscow, Russia)

Comparative influences of exogenous salicylic (SaA), benzoic (BA) and succinic (SuA) acids on heat resistance of wheat (*Triticum aestivum* L.) plantlets of Elegiya variety have been studied. It is shown that all of the compounds increased the survival of plantlets after the damaging heating. However the effects values and ranges of effective concentration of SaA, BA and SuA differed. The SaA and SuA caused the intensifying of superoxide anion-radical generation by plantlets and peroxides accumulation in roots. The given effects and positive influence of SaA and SuA on the heat resistance of plantlets were levelled by the pretreatment with antioxidant ionol. On the basis of these results the conclusion that the positive influence of SaA and SuA on the heat resistance of plantlets is realized with the participation of reactive oxygen species (ROS), which are required to inductions of protective reactions, is drawn. Treatment of plantlets with BA did not cause the intensifying of ROS generation. The antioxidant ionol essentially did not influence on the BA protective action at the hyperthermia. It is supposed that its direct antioxidative effect can be one of the reasons of protective influence of BA on wheat plantlets at the hyperthermia.

Key words: *Triticum aestivum* L., salicylic acid, benzoic acid, succinic acid, heat resistance, reactive oxygen species

ПІДВИЩЕННЯ ТЕПЛОСТІЙКОСТІ ПРОРОСТКІВ ПШЕНИЦІ ДІЄЮ ЕКЗОГЕННИХ АРОМАТИЧНИХ І ЯНТАРНОЇ КИСЛОТИ: ЗВ'ЯЗОК ЕФЕКТІВ З ГЕНЕРАЦІЄЮ АКТИВНИХ ФОРМ КИСНЮ

Т. О. Ястреб¹, Ю. Є. Колупаєв¹, М. С. Синькевич²,
М. В. Швиденко¹, О. І. Обозний¹

¹Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)

²Інститут фізіології рослин ім. К.А. Тімірязєва
Російської академії наук
(Москва, Росія)

Проведено порівняльне вивчення впливу екзогенних саліцилової (СК), бензойної (БК) і янтарної (ЯК) кислот на теплостійкість проростків пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Елегія. Показано, що всі сполуки підвищували виживаність проростків після ушкоджувального на-

ЯСТРЕБ и др.

гріву. Проте величини ефектів і діапазони ефективних концентрацій СК, БК і ЯК відрізнялися. СК і ЯК спричиняли посилення генерації проростками супероксидного аніон-радикала і накопичення пероксидів в коренях. Дані ефекти і позитивний вплив СК і ЯК на теплостійкість нівелювалися передобробкою проростків антиоксидантом іонолом. На підставі цих результатів зроблено висновок, що позитивний вплив СК і ЯК на теплостійкість проростків реалізується з участю активних форм кисню (АФК), необхідних для індукції захисних реакцій. Обробка проростків БК не викликала посилення генерації АФК. Антиоксидант іонол істотно не впливав на прояв захисної дії БК при гіпертермії. Припускається, що однією з причин захисного впливу БК на проростки пшениці при гіпертермії може бути її прямий антиоксидантний ефект.

Ключові слова: *Triticum aestivum L.*, саліцилова кислота, бензойна кислота, янтарна кислота, теплостійкість, активні форми кисню