

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ – ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФЕДЕРАЛЬНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ НАУКИ
ФЕДЕРАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА
«КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

На правах рукописи



Игнатенко Анна Анатольевна

**УЧАСТИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ В РЕГУЛЯЦИИ
ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ И ОГУРЦА
САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТОЙ И МЕТИЛЖАСМОНАТОМ**

03.01.05 – «Физиология и биохимия растений»

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук
Таланова Вера Викторовна

Петрозаводск

2019

СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	4
ВВЕДЕНИЕ.....	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	11
1.1. Роль антиоксидантной системы в реакциях растений на действие низких температур.....	11
1.1.1. Активные формы кислорода: образование, локализация, функции....	11
1.1.2. Антиоксидантные ферменты	15
1.1.3. Неферментативные соединения	21
1.2. Салициловая кислота и ее роль в регуляции физиолого-биохимических процессов в растениях	26
1.2.1. Синтез, сигналинг, физиологическая роль.....	26
1.2.2. Антистрессовое действие.....	30
1.3. Жасмонаты и их роль в регуляции физиолого-биохимических процессов в растениях.....	36
1.3.1. Синтез, сигналинг, физиологическая роль.....	36
1.3.2. Антистрессовое действие.....	40
1.4. Взаимодействие салициловой и жасмоновой кислот в растениях.....	46
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	48
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	56
3.1. Реакция растений пшеницы и огурца на низкотемпературные воздействия разной интенсивности и продолжительности	56
3.1.1. Холодоустойчивость.....	56
3.1.2. Рост	61
3.1.3. Содержание пероксида водорода и малонового диальдегида.....	66
3.1.4. Активность антиоксидантных ферментов.....	69
3.1.4.1. Супероксиддисмутаза.....	69
3.1.4.2. Каталаза.....	73
3.1.4.3. Пероксидаза.....	76
3.1.5. Содержание пролина	79

3.2. Участие салициловой кислоты и метилжасмоната в реакциях растений пшеницы и огурца на низкотемпературные воздействия	85
3.2.1. Холодоустойчивость растений	85
3.2.2. Рост растений.....	94
3.3. Влияние салициловой кислоты и метилжасмоната на уровень окислительного стресса и работу антиоксидантной системы у пшеницы и огурца при низкотемпературных воздействиях	99
3.3.1. Содержание пероксида водорода и малонного диальдегида.....	99
3.3.2. Активность антиоксидантных ферментов.....	105
3.3.2.1. Супероксиддисмутаза и содержание мРНК ее генов.....	105
3.3.2.2. Каталаза и содержание мРНК ее гена.....	110
3.3.2.3. Пероксидаза.....	114
3.3.3. Содержание пролина и транскриптов генов, кодирующих ферменты его синтеза.....	118
3.3.4. Содержание транскриптов гена <i>WCS120</i> дегидрина	122
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	126
ВЫВОДЫ	132
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	133
ПРИЛОЖЕНИЕ	184

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

- АБК – абсцизовая кислота
АК – аскорбиновая кислота
АО – альтернативная оксидаза
АОС – антиоксидантная система
АОЦ – алленоксидциклаза
АПО – аскорбатпероксидаза
АФК – активные формы кислорода
БТШ – белки теплового шока
БХШ – белки холодового шока
ГвПО – гваяколпероксидаза
ГПО – глутатионпероксидаза
ГР – глутатионредуктаза
ГТ – глутатион-S-трансфераза
ЖК – жасмоновая кислота
ИУК – индолилуксусная кислота
ИСУ – индуцированная системная устойчивость
КАТ – каталаза
ЛК – линоленовая кислота
ЛО – липоксигеназа
ЛТ₅₀ - температура, вызывающая гибель 50% паренхимных клеток
МДА – малоновый диальдегид
МЖ – метилжасмонат
ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты
ОАТ – орнитин-δ-аминотрансфераза
ОФДК – оксофитодиеновая кислота
П5К – Δ¹-пирролин-5-карбоновая кислота
П5КР – Δ¹-пирролин-5-карбоксилат-редуктаза
П5КС – Δ¹-пирролин-5-карбоксилат-синтаза
ПДГ – пролиндегидрогеназа
ПО – пероксидаза
ПОЛ – перекисное окисление липидов

ПФО – полифенолоксидаза

РУБИСКО – рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа

СВЧ – реакция сверхчувствительности

СК – салициловая кислота

СОД – супероксиддисмутаза

СПУ – системная приобретенная устойчивость

ФАЛ – фенилаланинаммонийлиаза

ФЕП-карбоксилаза – фосфоенолпируваткарбоксилаза

ФС – фотосистема

ФСА – фотосинтетический аппарат

ЭР – эндоплазматический ретикулум

ЭТЦ – электрон-транспортная цепь

CBF – C-repeat binding factors

COR (Cold-Regulated) белки/гены – холодрегулируемые белки/гены

DREB – Dehydration Response Element Binding

GSH – восстановленный глутатион

GSSH – окисленный глутатион

H₂O₂ – пероксид водорода

LEA-белки (Late Embryogenesis Abundant) – белки позднего эмбриогенеза

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. В течение жизни растения постоянно или периодически подвергаются действию неблагоприятных факторов окружающей среды, одним из которых является низкая температура (Лархер, 1978; Туманов, 1979; Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Коровин, 1984; Xin, Browse, 2000; Трунова, 2007; Theocharis, 2012). Как показывают многочисленные исследования, растения обладают комплексом защитных механизмов, помогающих им приспособливаться к действию низких температур (Туманов, 1979; Kratsch, Wise, 2000; Чиркова, 2002; Титов и др., 2006; Трунова, 2007; Theocharis, 2012; Войников, 2013; Gusta, Wisnewski, 2013). При этом уровень устойчивости и характер ее варьирования в значительной степени определяются видом (сортом) растений, их физиологическим состоянием и сопутствующими условиями, а также интенсивностью и продолжительностью низкотемпературного воздействия (Туманов, 1979; Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Титов и др., 2006 и др.).

Одной из ответных реакций растений на действие стресс-факторов (в том числе низких температур) является усиление генерации в их клетках активных форм кислорода (АФК) (Лукаткин, 2002; Apel, Hirt, 2004; Foyer, Noctor, 2005; Климов, 2008а; Креславский и др., 2012). Для предотвращения их избыточного накопления в клетках функционирует антиоксидантная система (АОС), включающая антиоксидантные ферменты и низкомолекулярные соединения (Mittler, 2002; Gill, Tuteja, 2010; Noctor et al., 2015). Несмотря на то, что интерес к изучению АОС уже многие годы не ослабевает, целый ряд особенностей ее функционирования, в частности, в условиях действия низких температур, остается не до конца исследованным. Также недостаточно полно изучена работа АОС у контрастных по холодоустойчивости видов, хотя существует мнение, что теплолюбивые растения обладают более низкой антиоксидантной активностью по сравнению с холодостойкими (Wise, Naylor, 1987а; Лукаткин, 2002; Синькевич и др., 2011).

Не менее важной проблемой является выявление роли фитогормонов в процессе холодовой адаптации растений (Титов, Таланова, 2009) и, в частности, салициловой (СК) и жасмоновой (ЖК) кислот. Их участию в ответных реакциях растений на действие стресс-факторов биотической и абиотической природы посвящено довольно большое количество работ (Шакирова, 2001; Vlot et al., 2009; Максимов и др., 2011а; Miura, Tada,

2014; Dar et al., 2015; Sharma, Laxmi, 2016; Wasternack, Strnad, 2016; Яруллина и др., 2018a,b; Per et al., 2018 и др.). В то же время, вклад СК, ЖК и их производных в низкотемпературную адаптацию растений не вполне ясен. В последние годы получены данные о том, что защитное действие СК и ЖК на растения при низких температурах связано с их способностью регулировать работу АОС. Однако эти сведения немногочисленны и зачастую неоднозначны, поскольку указывают как на стимулирующее (Li et al., 2012; Dong et al., 2014), так и ингибирующее (Asghari, Hasanlooe, 2015; Huang et al., 2016) действие фитогормонов на работу АОС.

Исходя из вышеизложенного, **цель настоящей работы** состояла в исследовании участия антиоксидантной системы в регуляции салициловой кислотой и метилжасмонатом устойчивости растений пшеницы и огурца к низким температурам.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить влияние низкотемпературных воздействий, различных по интенсивности и продолжительности, на холодоустойчивость и ростовые процессы контрастных по холодоустойчивости растений (пшеница и огурец).
2. Исследовать влияние низких положительных температур на содержание пероксида водорода, уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) и функционирование компонентов антиоксидантной системы (активность антиоксидантных ферментов и содержание пролина) в листьях пшеницы и огурца.
3. Изучить эффекты экзогенных салициловой кислоты (СК) и метилжасмоната (МЖ) на холодоустойчивость и ростовые процессы растений пшеницы и огурца при низкотемпературных воздействиях.
4. Исследовать влияние СК и МЖ на содержание пероксида водорода и уровень ПОЛ в листьях растений пшеницы и огурца в условиях низких положительных температур.
5. Изучить влияние фитогормонов СК и МЖ на функционирование компонентов АОС в листьях пшеницы и огурца при действии низких положительных температур.

Положения, выносимые на защиту.

1. Ответная реакция холодостойкого (пшеница) и теплолюбивого (огурец) растений на действие низких положительных температур имеет сходный характер: торможение роста, повышение уровня окислительного стресса и активизация работы АОС. При закаливающих температурах благодаря повышению активности антиоксидантных ферментов и накоплению свободного пролина в листьях пшеницы и огурца происходит

снижение уровня окислительного стресса и формирование холодоустойчивости. При длительном воздействии повреждающей температуры на растения огурца активность антиоксидантных ферментов снижается, что приводит к усилению окислительного стресса, и является одной из причин снижения их холодоустойчивости.

2. Установлено, что фитогормоны СК и МЖ играют важную роль в адаптивных реакциях контрастных по холодоустойчивости растений пшеницы и огурца на действие низких температур. Их положительное влияние обусловлено тем, что еще до начала действия низких температур они вызывают активизацию работы АОС: повышают активность антиоксидантных ферментов и экспрессию их генов, уровень пролина и мРНК генов ферментов его синтеза, а также увеличивают содержание транскриптов гена дегидрина. При закаливающих температурах активизация работы АОС, вызываемая СК и МЖ, способствует снижению уровня окислительного стресса и формированию повышенной холодоустойчивости пшеницы и огурца, а при повреждающей температуре - частично нивелирует ее негативное действие на растения огурца.

Научная новизна работы. В результате проведенного исследования установлено, что активизация работы АОС является общей реакцией растений, контрастных по холодоустойчивости (пшеница и огурец), на длительное (сутки) действие низких положительных закаливающих и кратковременное (часы) действие повреждающей температур. Впервые на примере контрастных по холодоустойчивости растений (пшеница и огурец) показано, что фитогормоны СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) повышают их устойчивость к низким температурам. Обнаружено, что важный вклад в реализацию защитного эффекта СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) при действии низких температур вносит их способность повышать активность супероксиддисмутазы, каталазы и гваякол-зависимой пероксидазы, а также увеличивать содержание пролина в листьях пшеницы и огурца. Получены новые данные о том, что у растений пшеницы и огурца СК и МЖ в низкотемпературных условиях вызывают усиление экспрессии генов, кодирующих антиоксидантные ферменты (*FeSOD*, *MnSOD*, *Cu/ZnSOD* и *CAT*), ферменты синтеза пролина (*WP5CS* и *WP5CR*) и дегидрин (*WCS120*).

Практическая значимость работы. Совокупность полученных данных о важной роли АОС в реакции растений на действие низких температур способствует углублению и расширению знаний о механизмах низкотемпературной адаптации. Результаты работы, свидетельствующие об участии фитогормонов СК и МЖ в механизмах

адаптации растений к низким температурам, могут быть использованы для повышения их стрессоустойчивости, в частности, при разработке технологий выращивания растений в регионах с неблагоприятными природно-климатическими условиями. Материалы диссертации могут использоваться при чтении курсов лекций для студентов биологических, экологических и сельскохозяйственных специальностей.

Личное участие автора. Автор лично участвовал в планировании и проведении экспериментальной работы, в статистической обработке, анализе, обобщении и интерпретации полученных данных, а также в написании статей, опубликованных по результатам работы и представлении результатов на научных конференциях. Диссертация написана автором самостоятельно.

Связь работы с научными программами. Исследования проводились с 2014 по 2018 гг. в соответствии с планами НИР Института биологии КарНЦ РАН по темам «Механизмы адаптации и особенности жизнедеятельности растений в условиях действия низких температур» (№ г.р. 01201358737), «Роль общих и специализированных механизмов в устойчивости растений к действию неблагоприятных температур» (№ г.р. АААА-А17-117022850044-2). Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Роль непротеиновых тиолов (глутатиона и фитохелатинов) в механизмах адаптации растений к действию стресс-факторов разной природы» (№14-04-31676_мол_a).

Апробация работы. Результаты диссертационной работы доложены на Международных и Всероссийских научных конференциях и симпозиумах: «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2015, 2016), «Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты» (Москва, 2015, 2018), «Plant Growth, Nutrition & Environment Interaction» (Vienna, 2015), «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий» (Петрозаводск, 2015), III (XI) и IV (XII) Международных ботанических конференциях молодых ученых (Санкт-Петербург, 2015, 2018), «Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений» (Москва, 2015), «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования» (Петрозаводск, 2016), 4th International Symposium on Plant Signaling and Behavior (Saint Petersburg, 2016), «Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма» (Санкт-Петербург, 2016), «Ломоносов–2017» (Москва, 2017), «Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений» (Уфа, 2017), «Экспериментальная биология растений: фундаментальные и

прикладные аспекты» (Судак, 2017), Young Biologists Science Week-2017 (Петрозаводск, 2017), «Клеточная биология и биотехнология растений» (Минск, 2018), «Ботаника в современном мире» (Махачкала, 2018), SEB's Annual Meeting (Florence, 2018), 43rd FEBS Congress (Prague, 2018), «Регуляция роста, развития и продуктивности растений» (Минск, 2018).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 25 работ, из них 7 статей – в рецензируемых журналах, входящих в перечень изданий, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, изложения и обсуждения результатов, заключения, выводов, списка использованной литературы и приложения. Список литературы содержит 514 наименований, из них 335 на иностранном языке. Диссертация изложена на 191 странице, содержит 41 рисунок, 16 таблиц и 8 приложений.

Благодарности. Автор выражает глубокую сердечную признательность своему научному руководителю, д.б.н. В.В. Талановой за постоянную и неоценимую поддержку, за чуткое внимание и всестороннюю помощь на всех этапах подготовки диссертации. Автор искренне благодарит к.б.н. Н.С. Репкину, к.б.н. Ю.В. Батову, К.М. Никерову, к.б.н. Ю.В. Венжик, И.А. Нилову, к.б.н. Р.В. Игнатенко за помощь в проведении экспериментальной работы и постоянную поддержку. Теплые слова благодарности руководителю лаборатории экологической физиологии растений чл.-корр. РАН, проф., д.б.н. А.Ф. Титову и всем сотрудникам лаборатории за ценные советы и рекомендации при обсуждении результатов исследования.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Роль антиоксидантной системы в реакциях растений на действие низких температур

1.1.1. Активные формы кислорода: образование, локализация, функции

Одной из ответных реакций растений на действие неблагоприятных факторов среды является усиление генерации АФК в клетках (ApeI, Hirt, 2004; Foyer, Noctor, 2005; Креславский и др., 2012; Sharma et al., 2012). Они возникают в реакциях одно-, двух- и трехэлектронного восстановления кислорода в результате само- и ферментативного окисления соединений, в фотоиндуцируемых реакциях и обладают высокой реакционной способностью (Мерзляк, 1989; Лукаткин, 2002; Blokhina et al., 2003; Miller et al., 2010). Среди АФК выделяют **свободнорадикальные частицы** – супероксидный анион-радикал ($O_2^{\cdot-}$), гидроксильный радикал (OH^{\cdot}), перекисные радикалы (RO_2^{\cdot}) и **нейтральные молекулы**, такие как пероксид водорода (H_2O_2), синглетный кислород (1O_2), озон (O_3) и др. (Asada, 1999; Mittler, 2002; Noctor et al., 2015).

Супероксидный анион-радикал ($O_2^{\cdot-}$) – первичный продукт восстановления молекулярного кислорода, образуется, главным образом, в электрон-транспортных цепях (ЭТЦ) хлоропластов и митохондрий, а также в пероксисомах, плазмалемме и апопласте (Мерзляк, 1999; Sharma et al., 2012; Demidchik, 2015). В хлоропластах образование $O_2^{\cdot-}$ происходит при функционировании фотосистемы I (ФС I) и II (ФС II). В ФС I его появление связано с работой 4Fe-4S-кластеров, ферредоксина (Фд), ферредоксин-НАДФН-редуктазы, а в ФС II в качестве источников $O_2^{\cdot-}$ выступают P680, феофитин и пластохинон (ApeI, Hirt, 2004; Raja et al., 2017). В митохондриях $O_2^{\cdot-}$ образуется в I и III комплексах дыхательной цепи (Møller et al., 2001; Тарасенко и др., 2010; Грабельных и др., 2014а), а в пероксисомах при окислении ксантина ксантиноксидазой (Miller et al., 2010). В эндоплазматическом ретикулуме (ЭР) генерация $O_2^{\cdot-}$ обусловлена цитохромом P-40 и окислением НАДФН при участии цитохром-с-редуктазы (Мерзляк, 1999). Вклад в генерацию $O_2^{\cdot-}$ вносит ядерная мембрана за счет окисления НАДФН (Лукаткин, 2002). В плазмалемме продуцентами $O_2^{\cdot-}$ являются НАДФН-оксидазы (Mittler, 2002; Scandalios, 2002). Супероксидный радикал образуется при работе апопластных пероксидаз, глюкозооксидаз, оксидаз аминокислот, при автоокислении фенолов, хинонов, флавинов и глутатиона (Лукаткин, 2002; Demidchik, 2015; Шарова, Медведев, 2017). $O_2^{\cdot-}$ является короткоживущей АФК (около 1 мкс),

практически не проникает через биомембраны и не обладает сильными окислительными свойствами (Sharma et al., 2012). $O_2^{\cdot-}$ является источником образования более токсичных АФК – HO_2^{\cdot} и H_2O_2 (Gill, Tuteja, 2010).

Гидроперекисный радикал (HO_2^{\cdot}) – протонированная форма $O_2^{\cdot-}$, возникает при протонировании $O_2^{\cdot-}$ в кислой среде, при взаимодействии H_2O_2 с органическими радикалами или $O_2^{\cdot-}$, а также при радиолизе воды (Мерзляк, 1989; Лукаткин, 2002; Gill, Tuteja, 2010). Более сильный окислитель, чем $O_2^{\cdot-}$, способен проникать внутрь клетки и окислять органические молекулы (Мерзляк, 1999; Шарова, Медведев, 2017).

Пероксид водорода (H_2O_2) является наиболее стабильной АФК (время жизни около 1 мс) и окислителем средней силы (Лукаткин, 2002). Образуется в результате присоединения к молекулярному кислороду двух электронов или при дисмутации двух молекул $O_2^{\cdot-}$. H_2O_2 образуется в хлоропластах, митохондриях, пероксисомах, ЭР и плазмалемме (Miller et al., 2010). В хлоропластах он образуется при фотоокислении воды и при поглощении кислорода восстановленным пулом пластохинона (Креславский и др., 2012). В пероксисомах генерация H_2O_2 происходит при окислении гликолата гликолатоксидазой или с участием флавиновых оксидаз, а в глиоксисомах – в процессе β -окисления жирных кислот с участием ацетил-CoA-оксидазы (Reczek, Chandel, 2015; Raja et al., 2017). В митохондриях образование H_2O_2 обусловлено активностью митохондриальной супероксиддисмутазы (Sharma et al., 2012), а в апопласте H_2O_2 образуется с участием пероксидаз, диаминооксидаз и полиаминооксидаз (Гарифзянов и др., 2011). Продуцентами H_2O_2 также являются оксалатоксидазы, пероксидазы и НАДФН-оксидазы плазмалеммы (Apel, Hirt, 2004; Шарова, 2016). Благодаря относительно невысокой реакционной способности, стабильности и отсутствию заряда H_2O_2 может проникать через мембраны и перемещаться в клетке на значительные расстояния (Колупаев, Карпец, 2010; Ткачук и др., 2012; Шарова, Медведев, 2017).

Гидроксильный радикал (OH^{\cdot}) – продукт трехэлектронного восстановления кислорода, обладает коротким временем жизни (10^{-9} с), сильным окислительным потенциалом и реагирует со всеми биологическими макромолекулами (Gill, Tuteja, 2010; Demidchik, 2015). Его появление в клетках связывают с двумя основными реакциями: реакцией Хабера-Вейса (взаимодействие H_2O_2 и $O_2^{\cdot-}$) и реакцией Фентона (окисление ионов металлов переменной валентности) (Мерзляк, 1999; Лукаткин, 2002; Demidchik, 2015). Генерация OH^{\cdot} происходит при взаимодействии H_2O_2 с Фд, убихиноном и при

радиолизе воды (Мерзляк, 1989; Лукаткин, 2002), а также в результате оксидазной активности пероксидаз (Шарова, Медведев, 2017).

Синглетный кислород ($^1\text{O}_2$) образуется в хлоропластах (в ФС II) в фотоиндуцируемых реакциях с участием хлорофиллов, порфиринов и флавинов (Foyer, Noctor, 2005). Генерация $^1\text{O}_2$ возможна в реакциях дисмутации $\text{O}_2^{\cdot-}$, HO_2^{\cdot} , OH^{\cdot} , реакции Хабера-Вейса, при работе супероксиддисмутазы, каталазы, пероксидазы (Мерзляк, 1989, 1999; Лукаткин, 2002). Синглетный кислород является одной из наиболее реакционно-способных АФК, обладает коротким временем жизни (около 3 мкс) и может диффундировать в другие части клетки (Gill, Tuteja, 2010).

Функции АФК в растительной клетке. АФК участвуют в процессах роста, развития, фотосинтеза и дыхания, участвуют в программируемой клеточной гибели (ПКГ), сигналинге и в ответных реакциях растений на действие стресс-факторов (Guan et al., 2000; Креславский и др., 2012; Zhou et al., 2012; Прадедова и др., 2017; Mittler, 2017; Demidchik et al., 2018). При этом, поскольку радикалы ($\text{O}_2^{\cdot-}$, HO_2^{\cdot} и OH^{\cdot}) и $^1\text{O}_2$ имеют ограниченное время существования и практически не перемещаются в другие части клетки – их роль на данный момент мало исследована. Так, показано участие $\text{O}_2^{\cdot-}$ и OH^{\cdot} в ростовых процессах и защите растений от патогенов (Künstler et al., 2015; Шарова, Медведев, 2017). $^1\text{O}_2$ вовлечен в индукцию старения (Passardi et al., 2004), а OH^{\cdot} участвует в размягчении клеточных стенок при созревании плодов (Fry et al., 2001).

Пероксид водорода, обладающий более продолжительным временем жизни по сравнению с другими АФК, невысокой реакционной способностью и возможностью диффундировать через мембраны имеет бóльший потенциал для участия в клеточном сигналинге (Ткачук и др., 2012). Так, он регулирует состояние потенциалзависимых и механочувствительных кальциевых каналов, является вторичным посредником в НАДФН-оксидазной сигнальной системе и активирует одну из изоформ киназ MAP-киназного сигнального каскада (Тарчевский, 2002; Demidchik, 2015; Demidchik et al., 2018). H_2O_2 участвует в регуляции роста и дифференциации клеток (Шарова, Медведев, 2017), прорастании семян (Gomes, Garcia, 2013), гравитропических реакциях (Joо et al., 2001), закрытии устьиц (Torres, 2010), старении листьев (Полесская, 2007). H_2O_2 задействован в регуляции активности антиоксидантных ферментов и экспрессии их генов (Slesak et al., 2007; Künstler et al., 2015), а также синтеза белков холодового и теплового шока (БТШ и БХШ, соответственно) (Banzet et al., 1998; Bhattacharjee, 2005).

Пероксид водорода участвует в ответных реакциях растений на действие патогенов, задействован в процессах лигнификации и синтезе фитоалексинов (Kuzniak, Urbanek, 2000; Шишова и др., 2008). Его быстрое и избыточное накопление («окислительный взрыв») в месте внедрения патогена запускает процессы ПКГ, в результате чего происходит образование некротических пятен, что ограничивает распространение инфекции по растению (Lehmann et al., 2015). Кроме того, H_2O_2 повышает экспрессию генов патоген-индуцируемых белков (PR–pathogenesis–related proteins), что приводит к индукции системной приобретенной устойчивости (СПУ) (Torres, 2010). Действие неблагоприятных факторов среды, в том числе низких температур, также приводит к увеличению содержания пероксида водорода в клетках, что вызывает активизацию защитных механизмов и способствует повышению стрессоустойчивости растений (Prasad et al., 1994; Guan et al., 2000; Gill, Tuteja, 2010; Zhou et al., 2012; Razavi et al., 2018).

Нарушение баланса между образованием и утилизацией АФК приводит к их накоплению и усилению ПОЛ, белков, нуклеиновых кислот и др. (Креславский и др., 2012; Demidchik, 2015). Одними из главных мишеней АФК являются липиды мембран, в особенности, ненасыщенные жирные кислоты (ННЖК) (Gill, Tuteja, 2010). ПОЛ приводит к повреждению липидов, окислению SH-групп белков мембран, инактивации ферментов, нарушению структуры мембран, повышению их проницаемости и гибели клетки (Лукаткин, 2002; Sharma et al., 2012). АФК могут активировать нуклеазы, повреждать углеводные мостики между нуклеотидами, что приводит к разрушению цепей ДНК и РНК (Reczek, Chandel, 2015; Mittler, 2017). АФК нарушают структуру тилакоидных мембран, вызывают уменьшение активности хлоропластных ферментов, а также снижают эффективность работы ЭТЦ, повреждая ФС I и II (Креславский и др., 2007; Gill, Tuteja, 2010).

Таким образом, АФК в клетках растений образуются в обычных условиях и принимают участие в метаболизме. Нарушение про- и антиоксидантного равновесия при действии неблагоприятных факторов, в том числе низких температур, ведет к их избыточному накоплению, усилению процессов ПОЛ, повреждению макромолекул и гибели клетки (Gill, Tuteja, 2010). Повышение уровня АФК в клетках, в свою очередь, запускает защитные механизмы, среди которых одним их важнейших считают активизацию работы АОС (Noctor et al., 2015).

1.1.2. Антиоксидантные ферменты

АОС растений представлена антиоксидантными ферментами (каталаза, супероксиддисмутаза, различные пероксидазы и др.) и неферментными соединениями (глутатион, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, пролин, полиамины и др.) (Mittler, 2002; Noctor et al., 2015; Креславский и др., 2012; Anjum et al., 2016). К настоящему времени накоплены многочисленные данные о функционировании компонентов АОС при действии неблагоприятных факторов, таких как атака патогенов (Максимов и др., 2011a; Яруллина и др., 2011), засоление (El-Esawi et al., 2017; Шевякова и др., 2010), засуха (Anjum et al., 2011; Маевская, Николаева, 2013), высокие (Колупаев, Карпец, 2010; Wang et al., 2014) и низкие (Лукаткин, 2002; Janda et al., 2003) температуры, тяжелые металлы (Деви, Прасад, 2005; Казнина и др., 2016), УФ облучение (Ervin et al., 2004; Радюкина, 2015) и др.

Супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1) выполняет роль первичного рубежа против АФК, катализируя дисмутацию супероксидного анион-радикала до пероксида водорода (ApeI, Hirt, 2004; Gill, Tuteja, 2010). У растений СОД представлена тремя изоформами: Cu/Zn-СОД, Mn-СОД и Fe-СОД. **Cu/Zn-СОД** – гомодимер (в активном центре 2 атома Cu^{2+} и 2 Zn^{2+} , 33 кДА), ингибируется цианидом и H_2O_2 , обнаружена в хлоропластах, митохондриях, пероксисомах, цитоплазме, ядре и апопласте (Asada, 1999; Ogawa et al., 1996; Бараненко, 2006; Ван и др., 2016). **Mn-СОД** представляет собой гомодимер (46 кДА) или гомотетрамер (92 кДА) (в активном центре 2 или 4 атома Mn^{3+}), ингибируется азидом и локализована в митохондриях и пероксисомах. **Fe-СОД** – гомодимер или гомотетрамер (в активном центре 1–2 атома Fe^{3+} , 36–46 кДА), ингибируется H_2O_2 и азидом, расположена в хлоропластах, митохондриях, пероксисомах (Blokina et al., 2003; Бараненко, 2006; Sharma et al., 2012; Ван и др., 2016).

Многие авторы указывают на важную роль СОД в защите клеток растений от негативного влияния $\text{O}_2^{\cdot-}$, образуемого при действии низких температур, и отмечают повышение ее активности (Kuk et al., 2003; Cui et al., 2013; Liu et al., 2013b; Колупаев и др., 2015; Grabelnych et al., 2016). Показано также, что в ответ на действие холода происходит активизация разных изоформ СОД. Так, у растений огурца (Gao et al., 2009) и ячменя (Радюк и др., 2009) повышалась активность Cu/Zn-СОД, у пшеницы – Mn-СОД (Baek, Skinner, 2006), а у картофеля – Cu/Zn-СОД, Mn-СОД и Fe-СОД (Нарайкина, 2017). В то же время обнаружено, что активность СОД у холодостойких растений

арабидопсиса (Синькевич и др., 2016) и пшеницы (Загоскина и др., 2011) с увеличением продолжительности низкотемпературного воздействия снижается. Показано также, что степень активизации СОД в клетках растений различается в зависимости от интенсивности холодового воздействия. Так, умеренное охлаждение повышало активность СОД у эхинацеи, а сильное – вызывало ее снижение (Asadi-Sanam, 2015). Напротив, более высокая активность СОД в листьях овса была обнаружена при действии более низкой температуры (Liu et al., 2013b). В отличие от холодостойких, у теплолюбивых растений огурца (Лукаткин, 2002; Feng et al., 2003; Шибаетова и др., 2015), табака (Попов и др., 2006) и томата (Колмыкова и др., 2012) отмечено снижение активности СОД при действии низких температур. В то же время другими авторами у растений огурца (Dong et al., 2014), табака (Cui et al., 2013) и в плодах персика (Razavi et al., 2018) обнаружено ее повышение.

Каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6) – гемсодержащий тетрамерный фермент (молекулярная масса около 250 кДа), который катализирует разложение пероксида водорода с образованием молекулярного кислорода и воды (Мирошниченко, 1992; Scandalios et al., 1997). Реакция протекает с высокой скоростью, но, в то же время, КАТ имеет низкое сродство к H_2O_2 и начинает работать при достаточно высоком его содержании (Willekens, 1997; Sharma et al., 2012). При низком содержании H_2O_2 ($<10^{-6}$ М) КАТ проявляет пероксидазную активность, катализируя окисление пероксидом водорода спиртов и альдегидов (Мирошниченко, 1992; Scandalios et al., 1997). КАТ локализована, главным образом, в пероксисомах и глиоксисомах, где участвует в β -окислении жирных кислот и фотодыхании (Willekens, 1997). Также она обнаружена в митохондриях, хлоропластах и цитозоле (Sharma et al., 2012). Недавними исследованиями показано, что КАТ участвует в регуляции автофагической ПКГ (Tyutereva et al., 2018). В растениях КАТ представлены 3 классами. **КАТ I класса** обнаружена в фотосинтетических тканях и участвует в удалении H_2O_2 , образующегося при фотодыхании, **КАТ II класса** – в сосудистых тканях, где участвует в лигнификации, а **КАТ III класса** – в семенах и молодых растениях, где задействована в утилизации H_2O_2 , образующегося в глиоксилатном цикле (Sharma et al., 2012; Anjum et al., 2016).

Имеющиеся в литературе данные указывают на участие КАТ в утилизации H_2O_2 , образующегося при действии низких температур. При этом обнаружено, что подобно СОД, активность КАТ в условиях охлаждения у холодостойких растений ржи (Колупаев

и др., 2015), пшеницы (Janda et al., 2007; Джавадиан и др., 2010; Колупаев и др., 2015), овса (Liu et al., 2013b) и ячменя (Радюк и др., 2009) увеличивается. Интересно, что у растений овса активность КАТ зависела от интенсивности воздействия и была выше у проростков, подвергнутых действию более низкой температуры (Liu et al., 2013b). Показано также, что активность КАТ в начальный холодостресса была существенно выше у менее холодоустойчивого сорта картофеля по сравнению с более холодоустойчивым, тогда как при продолжительном действии температуры отмечены противоположные изменения (Синькевич и др., 2011). Напротив, у растений ячменя активность КАТ при охлаждении была выше у холодоустойчивого сорта по сравнению с холодочувствительным (Mutlu et al., 2013b). У теплолюбивых растений табака (Антипина, 2010), огурца (Лукаткин, 2002; Шибеева и др., 2015), кукурузы (Ahmad et al., 2014), риса (Kuk et al., 2003) и фасоли (Soliman et al., 2018) активность КАТ в условиях низких температур снижалась. При этом у растений табака активность КАТ уменьшалась только в корнях, тогда как в листьях повышалась (Антипина, 2010).

Пероксидаза (ПО, КФ 1.11.1.X) – фермент класса оксидоредуктаз, который восстанавливает пероксид водорода до воды, используя в качестве доноров электронов различные субстраты (фенолы, амины, органические кислоты, глутатион и др.). Подразделяются на три суперсемейства: первое включает ПО животных, второе – КАТ животных, растений, бактерий и грибов, а третье – растений, микроорганизмов и грибов. Последнее делится на три класса (Газарян и др., 2006; Максимов и др., 2011b). **I класс** включает в себя растительные аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.11), каталазо-ПО микроорганизмов (КФ 1.11.1.6) и цитохром-с-ПО (КФ 1.11.1.5), **II класс** объединяет марганец-ПО (КФ 1.11.1.13) и лигнин-ПО (КФ 1.11.1.14) грибов, а также подвижные (КФ 1.11.1.16), к **III классу** относят классические пероксидазы растений, локализованные, главным образом, в апопласте, вакуоли и клеточной стенке (Passardi et al., 2005; Максимов и др., 2011b). Пероксидазы растений являются мультифункциональными ферментами, представленными широким набором изоформ (Passardi et al., 2005; Gill, Tuteja, 2010). Так, они участвуют в процессах роста, развития, дыхания, азотного обмена, микоризообразования, детоксикации ксенобиотиков, синтеза фитоалексинов, биосинтеза лигнина и суберина (Passardi et al., 2004; Максимов и др., 2011b; Медведев, Шарова, 2017). Наряду с этим, ПО могут проявлять оксидазную активность, генерируя $O_2^{\cdot -}$, H_2O_2 и OH^{\cdot} (Minibayeva et al., 2009).

Аскорбатпероксидаза – гемсодержащий фермент, который восстанавливает H_2O_2 , используя в качестве доноров электронов аскорбиновую кислоту (Asada, 1999; Gill, Tuteja, 2010). АПО локализована, главным образом, в хлоропластах (также обнаружена в митохондриях, цитоплазме, пероксисомах и апопласте), обладает высоким сродством к пероксиду водорода и нейтрализует его даже в очень низких концентрациях (Полесская, 2007; Sharma et al., 2012). Участвуя в аскорбат-глутатионовом цикле, АПО снижает содержание H_2O_2 , поддерживает окислительно-восстановительный баланс клетки, уровень глутатиона и аскорбиновой кислоты (Mittler, 2002; Noctor et al., 2011; Foyer, Noctor, 2015; Прадедова и др., 2017).

Пероксидазы III класса (классические пероксидазы, КФ 1.11.1.7) – гемсодержащие гликопротеины, кодируемые большим количеством генов (Колупаев, 2016) и играющие важную роль в укреплении клеточной стенки за счет участия в биосинтезе лигнина и суберина (Максимов и др., 2011b; Шарова, Медведев, 2017). **Гваяколовая пероксидаза (ГвПО, КФ 1.11.1.7)** восстанавливает пероксид водорода за счет окисления фенольных соединений (гваякол/пирогаллол) (Asada, 1999). Обнаружена в вакуолях и цитоплазме (растворимые формы), клеточных стенках (ионно- и ковалентносвязанные формы) и в мембране (ионно-связанные формы) (Cosio, Dunand, 2009). Содержит дисульфидные мостики, связанные с остатками цистеина и остатками для связывания углеводов и Ca^{2+} (Asada, 1999). Задействована в разложении индолил-3-уксусной кислоты (ИУК), образовании этилена, участвует в биосинтезе лигнина, катализируя образование сшивок между фенольными компонентами (полимеризация п-кумарового, кониферилового, синапового спиртов) (Полесская, 2007; Gill, Tuteja, 2010).

ПО, наряду с КАТ, активно участвуют в ответе растений на действие низких температур. Так, их активизация под влиянием холода выявлена у растений пшеницы и ржи (Janda, 2003; Колупаев и др., 2015), арабидопсиса (Grabelnych et al., 2016), ячменя (Радюк и др., 2009), картофеля (Нарайкина, 2017) и кукурузы (Fargoq et al., 2008). При этом показано, что динамика активности АПО различается у разных видов растений. Так, в листьях ячменя в начальный период действия низкой температуры обнаружено повышение активности АПО (Радюк и др., 2009), тогда как у картофеля, напротив, выявлено ее снижение (Нарайкина, 2017). С увеличением продолжительности воздействия в листьях ячменя активность АПО уменьшалась, а у растений картофеля – продолжала расти (Радюк и др., 2009; Нарайкина, 2017). Также обнаружены различия в

активизации ГвПО в растениях в условиях низких температур. Так, активность ГвПО у картофеля с увеличением холодовой экспозиции снижалась (Синькевич и др., 2011; Нарайкина, 2017), тогда как у арабидопсиса (Синькевич и др., 2016) и пшеницы (Джавадиан и др., 2010) повышалась в течение всего опыта. Показано, что активность ГвПО в плодах лимона зависела от интенсивности низкотемпературного воздействия: не изменялась при температуре 0,5°C, повышалась при 2°C и, в большей степени, при 4,5°C (Siboza et al., 2014). Отмечено, что в условиях низких температур активность ГвПО у растений огурца повышалась только в листьях, тогда как в корнях – снижалась (Kang, Saltveit, 2002). Уменьшение активности ГвПО при охлаждении также выявлено у других теплолюбивых растений (Aazami et al., 2014; Tareen et al., 2017).

Глутатионпероксидаза (ГПО, КФ 1.11.1.9) – негемовая тиольная ПО (в активном центре – селено-цистеин), использующая глутатион для восстановления H_2O_2 и разрушения гидропероксидов свободных жирных кислот, белков, нуклеиновых кислот и др. (Чупахина и др., 2011). ГПО может утилизировать H_2O_2 , используя в качестве восстановителя тиоредоксины (Navrot et al., 2006). Не обладает высоким сродством к H_2O_2 и обнаружена в цитозоле, хлоропластах, пероксисомах, митохондриях, клеточных стенках растений (Колупаев, 2016). Активизация ГПО при действии низких температур обнаружена у растений табака и петунии (Roxas et al., 1997; Zhang et al., 2016).

Глутатионредуктаза (ГР, КФ 1.6.4.2) – гомодимерный ФАД-содержащий фермент, относящийся к НАФДН-зависимым оксидоредуктазам и играющий важную роль в аскорбат-глутатионовом цикле (Foyer, Noctor, 2009; Sharma et al., 2012). Катализирует НАДФН-зависимое (или НАДН-зависимое) восстановление окисленного глутатиона и поддерживает, тем самым, пул восстановленного глутатиона (Мерзляк, 1999; Pradedova et al., 2016). В клетках растений этот фермент локализован, главным образом, в хлоропластах, а также в митохондриях, пероксисомах, вакуоли, цитозоле и апопласте (Kubo et al., 1993; Foyer, Noctor, 2009). ГР участвует в реакции растений на действие низких температур. Так, повышение ее активности обнаружено у растений ячменя (Радюк и др., 2009), риса (Leipner et al., 1999; Wang et al., 2009), огурца (Kang, Saltveit, 2002), и винограда (Aazami et al., 2014). При этом у проростков огурца активность фермента повышалась только в листьях, а в корнях обнаружено ее снижение (Kang, Saltveit, 2002), тогда как у растений риса, напротив, при действии низкой

температуры увеличение активности ГР выявлено в корнях, а в листьях отмечено ее уменьшение (Wang et al., 2009).

Глутатион-S-трансфераза (ГТ, КФ 2.5.1.18) – многофункциональный фермент, функционирующий в виде гомодимеров, гетеродимеров или мономеров (Liu et al., 2013a). ГТ катализирует конъюгацию GSH с неполярными соединениями (АФК, продукты ПОЛ, ксенобиотики, гербициды и др.), которые затем поступают в вакуоль или выводятся из клетки (Foyer, Noctor, 2005; Калинина, 2014). Локализована, главным образом, в цитозоле, но также обнаружена в пластидах, митохондриях и апопласте (Прадедова и др., 2010). Об участии ГТ в ответной реакции растений на действие низких температур сообщается в исследованиях Roxas et al. (1997) и Toshikazu et al. (2002), которыми показано, что у трансгенных растений табака и риса со сверхэкспрессией гена *GST* повышалась устойчивость к холоду.

Альтернативная оксидаза (АО) – убихинол-кислород-оксидоредуктаза, локализована на внутренней мембране митохондрий в форме мономера или димера (Гармаш, 2010; Vanlerberghe, 2013). Известно, что в каталитическом центре АО есть два атома железа, связанных остатками глутамата, аспартата и гистидина (Алехина и др., 2005). АО катализирует четырехэлектронное окисление кислородом восстановленного убихинола до воды (Рогов и др., 2014). АО участвует в термогенезе растений, предотвращении перевосстановленности компонентов ЭТЦ хлоропластов и поддержании фотосинтетической активности, снижении уровня окислительного стресса и др. (Алехина и др., 2005; Гармаш, 2010; Vanlerberghe, 2013; Рогов и др., 2014).

Показано, что АО участвует в процессах адаптации растений к низким температурам. Так, установлено, что действие низкой температуры приводит к ингибированию цитохромного пути транспорта электронов в митохондриях пшеницы, активизации АО и усилению экспрессии ее гена, что способствует повышению холодоустойчивости растений (Грабельных и др., 2011, 2014b). У растений арабидопсиса со сверхэкспрессией гена *AOX1a* также выявлена более высокая конститутивная устойчивость к низкой температуре (Grabelnych et al., 2016). Активизация АО и повышение уровня транскриптов ее гена также обнаружено у теплолюбивых растений огурца при охлаждении (Lei et al., 2010).

1.1.3. Неферментативные соединения

Наряду с антиоксидантными ферментами в утилизации АФК в клетках растений принимают участие неферментативные соединения. В ряде случаев они более эффективны, чем ферменты, поскольку ферменты имеют разную субстратную специфичность, различаются сродством к АФК и локализацией в компартментах клетки (Blokchina et al., 2003). Традиционно неферментативные антиоксиданты разделяют на две группы: водорастворимые (глутатион, аскорбиновая кислота, фенольные соединения) и антиоксиданты липидной фазы (токоферолы, убихиноны, каротиноиды, витамин К, ретинол). В защите клеток от АФК участвуют и другие соединения (пролин, сахара, дегидрины), для которых антиоксидантная функция не является основной.

Аскорбиновая кислота (АК) – полифункциональное соединение, обнаружено практически во всех компартментах клетки, но основной пул находится в хлоропластах (Чупахина, 1997; Noctor et al., 2015; Akram et al., 2017). В клетках находится в восстановленной, окисленной форме и в виде нестабильного монодегидроаскорбата (Войтехович и др., 2018). АК задействована в поддержании окислительно-восстановительного потенциала клетки, восстановлении токоферола и глутатиона (Khan et al., 2011). Участвует в аскорбат-глутатионовом цикле, а также непосредственно утилизирует АФК (Blokchina et al., 2003; Khan et al., 2011). Регулирует клеточное деление, задействована в процессах фотосинтеза, дыхания, роста и водного обмена (Чупахина, 1997; Smirnoff, 2000; Noctor et al., 2015). АК рассматривают в качестве сигнальной молекулы, поскольку она может регулировать уровень Ca^{2+} в цитоплазме клеток (Makavitskaya et al., 2018; Войтехович и др., 2018). В хлоропластах выступает в роли кофактора виолоксантин-де-эпоксидазы, участвуя в рассеивании избыточной энергии возбуждения (Smirnoff, 2000). Имеющиеся в литературе сведения указывают на участие АК в ответных реакциях растений на действие низких температур. Так, при охлаждении ее содержание повышалось в клетках ячменя (Радюк и др., 2009), пшеницы (Абдрахимова и др., 2011) и огурца (Cao et al., 2014), однако при действии отрицательных температур уровень АК у растений пшеницы снижался (Yu et al., 2016).

Глутатион – низкомолекулярный линейный трипептид, который состоит из остатков трех аминокислот (глутамина, цистеина и глицина) и существует в двух основных формах – восстановленной (GSH) и окисленной (GSSG) (Foyer, Noctor, 2005; Gill, Tuteja, 2010). Локализован в цитозоле, ЭР, вакуоли, митохондриях, хлоропластах,

пероксисомах и в апопласте, где участвует в поддержании внутриклеточного окислительно-восстановительного потенциала, процессах синтеза и фолдинга белка, делении клетки, сигналинге, апоптозе, детоксикации АФК ($O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 , OH^{\cdot} , 1O_2), тяжелых металлов и ксенобиотиков (Noctor et al., 2012; Sharma et al., 2012; Zhang et al., 2012a; Калинина и др., 2014; Титов и др., 2014; Прадедова и др., 2017). Накопление GSH при действии низких температур обнаружено в клетках холодостойких культур – ячменя (Радюк и др., 2009) и пшеницы (Репкина, 2014), а также у теплолюбивых растений табака (Cui et al., 2013). Причем повышение уровня GSH было обусловлено синтезом новых молекул и его восстановлением из GSSG (Радюк и др., 2009; Репкина, 2014).

Токоферолы – биологически активные жирорастворимые соединения, которые представляют собой производные хромана и присутствуют в липидном бислое мембран хлоропластов и митохондрий, а также обнаружены в вакуоли и цитозоле (Blokina et al., 2003; Lushchak, Semchuk, 2012). Токоферолы взаимодействуют с алкоксильными и пероксильными радикалами, препятствуя развитию свободнорадикальных реакций (Gill, Tuteja, 2010). Повышение их уровня в условиях низкотемпературного стресса обнаружено у растений арабидопсиса (Maeda et al., 2006) и риса (Leipner et al., 1999).

Каротиноиды – полиеновые углеводороды, производные изопрена, содержащие двойные связи и локализованные в хлоропластах и хромопластах растений (Кузнецов, Дмитриева, 2016а). Их подразделяют на каротины (α - и β - каротины) и ксантофиллы (лютеин, зеаксантин, виолоксантин, антероксантин). Синтезируются из ацетил-КоА (DellaPenna, Pogson, 2006), входят в состав светособирающих комплексов и передают поглощенную ими энергию хлорофиллам, участвуют в поглощении 1O_2 и рассеивании избыточной энергии в виде тепла (Мерзляк, 1999; Gill, Tuteja, 2010). При высокой интенсивности света защищают фотосинтетический аппарат (ФСА) от фотоингибирования (Медведев, 2012). В условиях низкой температуры зафиксировано повышение уровня каротиноидов в листьях арабидопсиса (Maeda et al., 2006), ячменя (Радюк и др., 2009), пшеницы (Нохсоров и др., 2014) и огурца (Марковская и др., 2013).

Фенольные соединения представляют собой вещества ароматической природы, содержащие одну или несколько гидроксильных групп, связанных с атомами углерода ароматического кольца. Выделяют пять групп фенольных соединений: флавоноиды, фенилпропаноиды, фенилпропаноидные спирты, бензойная кислота и ее дериваты, и кумарины (Медведев, 2012). Образуются, главным образом, в хлоропластах и цитозоле

из шикимовой кислоты, а также из ацетил-СоА и встречаются в форме гликозидов, эфиров и в свободной форме (Запрометов, 1996). Фенолы накапливаются, главным образом, в вакуолях и пластидах и задействованы в процессах фотосинтеза, дыхания, роста и развития, выполняют механические, структурные и сигнальные функции, участвуют в защитных реакциях растений на действие стресс-факторов, в том числе низких температур (Запрометов, 1996; Олениченко и др., 2008; Загоскина, Назаренко, 2016). Антиокислительные свойства фенолов обусловлены их способностью выступать в качестве доноров электронов, участвовать в стабилизации непарных электронов и хелатировании ионов переходных металлов (Blokina et al., 2003). Аккумуляция фенольных соединений была обнаружена в клетках холодостойких растений пшеницы (Олениченко и др., 2008; Загоскина и др., 2011), а также при низкотемпературном хранении плодов граната (Sayyari et al., 2011) и персика (Razavi et al., 2018).

Свободный пролин – иминокислота, синтезируется из глутамата или орнитина в хлоропластах, митохондриях и цитозоле (Liang et al., 2013). Основным путем синтеза считается глутаматный, в ходе которого с участием Δ^1 -пирролин-5-карбоксилат-синтазы (П5КС) образуется γ -полуальдегид глутаминовой кислоты, спонтанно преобразующийся в Δ^1 -пирролин-5-карбоновую кислоту (П5К), которая затем восстанавливается с участием Δ^1 -пирролин-5-карбоксилат-редуктазы (П5КР) до пролина. Дегградация пролина происходит в митохондриях путем его окисления пролиндегидрогеназой (ПДГ) до П5К и затем пирролин-5-карбоксилатдегидрогеназой до глутамата (Verbruggen, Hermans, 2008; Szabados, Savoure, 2009; Колупаев, Карпец, 2010). В орнитиновом пути предшественники пролина образуются в митохондриях из орнитина с помощью орнитин- δ -аминотрансферазы (ОАТ) (Колупаев, Карпец, 2010).

Пролин выполняет осморегуляторную роль, которая заключается в способности увеличивать осмотическое давление клеточного сока при снижении водного потенциала (Huang, Cavalieri, 1979; Шевякова и др., 2009). Он также участвует в процессах фотосинтеза, дыхания, роста и развития растений. Пролин предотвращает образование агрегатов белковых молекул, служит источником углерода для цикла трикарбоновых кислот, регулирует соотношение НАДФН/НАДФ⁺ (снижение фотоингибирования и повреждения ФСА), рН цитоплазмы, синтез белка, задействован в связывании ионов металлов с переменной валентностью (Кузнецов, Шевякова, 1999; Кузнецов, 2009; Szabados, Savoure, 2009; Сошинкова и др., 2013). Показано также, что пролин обладает

антиоксидантными свойствами и может стабилизировать структуры белков и мембран за счет образования гидрофильных оболочек и инактивации гидроксильных радикалов путем формирования с ними долгоживущих соединений (Saradhi et al., 1995; Радюкина и др., 2008). В то же время значительное накопление пролина в клетках может оказывать токсическое действие (Verbruggen, Hermans, 2008), а его катаболизм в митохондриях приводит к повышению уровня АФК (Сошинкова и др., 2013).

Показано, что при действии низких температур уровень пролина повышается у морозостойких и холодостойких культур – ржи (Колупаев и др., 2015), пшеницы (Джавадиан и др., 2010; Репкина, 2014), овса (Liu et al., 2013b) и ячменя (Колупаев и др., 2015), а также у ряда теплолюбивых растений – томата (Zhang et al., 2012b), табака (Konstantinova et al., 2002), огурца (Марковская и др., 2013), перца и баклажана (Shibaeva et al., 2016). Наряду с повышением содержания пролина в клетках растений в условиях охлаждения выявлено увеличение активности ферментов его синтеза (Li et al., 2014a; Liu et al., 2016b) и накопление транскриптов кодирующих их генов (Konstantinova et al., 2002; Zhang et al., 2012b; Репкина, 2014).

Полиамины – низкомолекулярные полимеры, синтезируются из аргинина или орнитина, встречаются в свободной форме или в виде конъюгатов (Gupta et al., 2013). Полиамины локализованы в хлоропластах, митохондриях, клеточной стенке, вакуоли и ядре, участвуют в регуляции клеточного деления, эмбриогенеза, роста корня, опыления и инициации цветения, образования и созревания плодов, старении и др. (Кузнецов и др., 2006; Шевякова и др., 2010; Радюкина, 2015). Показано также участие полиаминов в защите клеток от АФК и в регуляции активности АФК-утилизирующих ферментов (Kuznetsov, Shevyakova, 2007; Gupta et al., 2013). Выявлено, что низкие температуры вызывают накопление полиаминов в клетках растений (Kim et al., 2002; Theocharis et al., 2012) и в плодах при их низкотемпературном хранении (Luo et al., 2011).

Сахара – полифункциональные соединения, выполняющие энергетическую, осморегуляторную, криопротекторную и сигнальную функции (Трунова, 2007). Их накопление в растениях в условиях низких температур показано многочисленными исследованиями (Олениченко и др., 2008; Колупаев, Карпец, 2010; Боровик и др., 2013; Астахова и др., 2014; Грабельных и др., 2014b; Нарайкина, 2017). Также обнаружено, что сахара могут проявлять антиоксидантные свойства. В частности, с использованием модельных систем показано, что они могут перехватывать свободные радикалы (Morelli

et al., 2003; Колупаев, 2018). Также, у мутантных растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей, выявлена более высокая активность инвертазы, содержание сахаров, и как следствие, низкий уровень ПОЛ в условиях низких температур по сравнению с проростками дикого типа (Дерябин и др., 2007; Синькевич и др., 2009).

Дегидрины – гидрофильные и осмопротекторные белки, играющие важную роль в механизмах адаптации растений к действию стресс-факторов (Аллагулова и др., 2003; Battaglia et al., 2008; Kosov et al., 2010). Дегидрины принадлежат к LEA (Late Embryogenesis Abundant) белкам II класса, локализованы в различных компартментах клетки (хлоропластах, митохондриях, вакуоли, ядре и др.) и участвуют в сохранении целостности клеточных структур и защите биополимеров (Аллагулова и др., 2003; Шакирова и др., 2009; Naga, 2010). Так, они могут предотвращать денатурацию и коагуляцию белков при обезвоживании (Аллагулова и др., 2003). Кроме того, дегидрины способны связывать значительное количество воды, препятствуя ее потере (Battaglia et al., 2008; Ключникова, 2013). Наряду с этим, дегидрины защищают клетки растений от окислительного стресса, участвуя в нейтрализации радикалов (Kosov et al., 2010; Грабельных и др., 2014a; Аллагулова, Шакирова, 2017). Накопление дегидринов и их участие в защите клеток от негативного действия низких температур отмечено у растений арабидопсиса (Гамбург и др., 2014), пшеницы (Боровик и др., 2013; Kosov et al., 2013; Грабельных и др., 2014b), ячменя (Kosov et al., 2013), теллунгиеллы (Гамбург и др., 2014) и гороха (Кондакова и др., 2013), а также обнаружено повышение экспрессии генов, кодирующих дегидрины (Шакирова и др., 2005, 2009; Chen et al., 2007; Kosov et al., 2011; Репкина и др., 2016).

Таким образом, АОС играет важную роль в ответных реакциях растений на действие низких температур. В то же время, несмотря на имеющуюся литературу об участии компонентов АОС в повышении холодоустойчивости растений, некоторые особенности ее функционирования остаются не до конца раскрытыми. Так, немногочисленны данные о корреляции активности антиоксидантных ферментов и холодоустойчивости растений и вкладе различных компонентов АОС в формирование устойчивости к низким температурам.

1.2. Салициловая кислота и ее роль в регуляции физиолого-биохимических процессов в растениях

1.2.1. Синтез, сигналинг, физиологическая роль

Салициловая кислота (СК, 2-гидроксибензойная кислота) – фитогормон фенольной природы, сочетающий в себе свойства стрессового гормона и сигнальной молекулы (Raskin, 1992; Willekens et al., 1995; Klessig et al., 1998; Шакирова, 2000, 2001; Metraux, 2001; Тарчевский, 2001, 2002; Яковлева, Егорова, 2010; Kumar, 2014; Janda, Ruelland, 2015). СК обнаружена в листьях, корнях, цветках и плодах растений (Медведев, Шарова, 2011), где существует в свободной и конъюгированной (метилсалицилат, эфиры гликозидов, конъюгаты с аминокислотами) форме (Chen et al., 1995; Lee et al., 1995; Dempsey et al., 2011; Kumar, 2014).

Синтез. Исходным соединением в синтезе СК является шикимовая кислота. Она превращается в фенилаланин, который с участием фенилаланинаммонийлиазы (ФАЛ) преобразуется в транс-коричную кислоту, а она декарбоксилируется в бензойную (Miura, Tada, 2014; Janda, Ruelland, 2015) (рис. 1). Финальным этапом биосинтеза СК является гидроксилирование бензоата бензоат-2-гидроксилазой с образованием в цитозоле СК (Klessig et al., 1998; Васюкова, Озерецковская, 2007; Khan et al., 2015). Кроме того, транс-коричная кислота может превращаться в *O*-кумаровую (рис. 1), которая в результате декарбоксилирования превращается в СК (Шакирова, 2001; Vlot et al., 2009; Per et al., 2017). В хлоропластах обнаружено наличие второго пути биосинтеза СК, в котором СК образуется из хоризмовой кислоты (An, Mou, 2014) (рис. 1). С участием изохоризматсинтазы она преобразуется в изохоризмовую кислоту, из которой при участии изохоризматпируватлиазы образуется СК (Horvath et al., 2007; Dempsey et al., 2011; Janda et al., 2014). Предполагают, что фенилпропаноидный путь синтеза СК активируется для быстрого синтеза СК при индукции реакции сверхчувствительности (СВЧ), в то же время изохоризматный путь поддерживает образование СК при развитии системного иммунитета (Тарчевский и др., 2010b; Яковлева, Егорова, 2010). Из мест синтеза (цитозоль, хлоропласты) СК транспортируется по ситовидным трубкам флоэмы, а ее летучий эфир (метилсалицилат) – по воздуху.

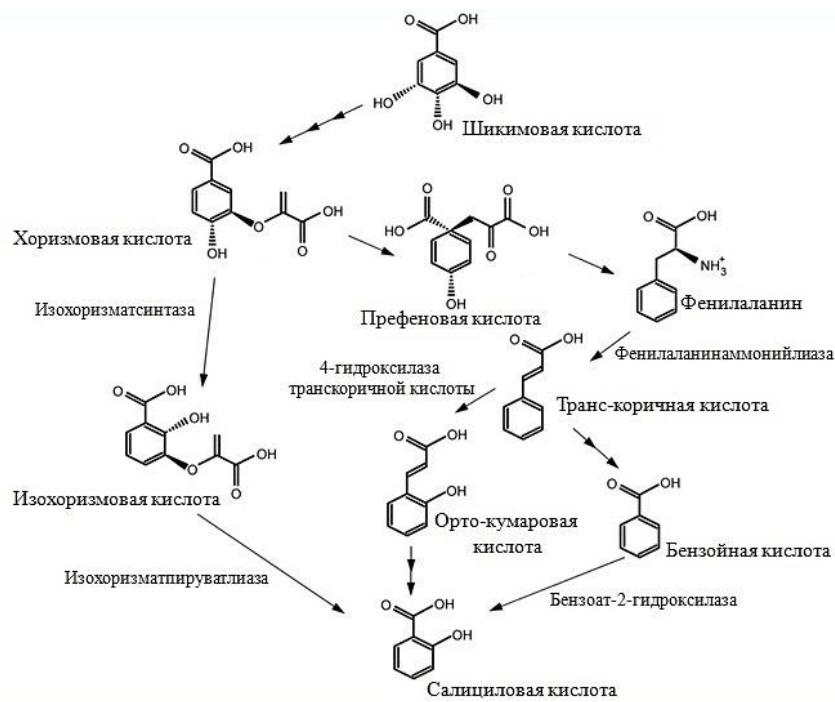


Рис. 1. Синтез СК (по: Miura, Tada, 2014).

Увеличение содержания СК в тканях растений связано с активацией ее синтеза и с гидролизом связанных форм (Lee et al., 1995; Шакирова, 2001; Тарчевский, 2002). Так, в ответ на действие стресс-факторов происходит высвобождение β -гликозидаз клеточной стенки, расщепление гликозида СК и высвобождение свободной СК в апопласт (Chen et al., 1995). Быстрое повышение содержания СК («салициловый взрыв») может быть обусловлено активацией ферментов ее синтеза (Тарчевский и др., 2010b). Снижение ее уровня в клетках опосредуется выходом СК в апопласт и проводящие пути растений, образованием глюкозильного эфира и его отложением в клеточные стенки и деградацией СК. Кроме того, СК может превращаться в метилсалицилат, который диффундирует в окружающее воздушное пространство и участвует в аллелопатических взаимодействиях в фитоценозах (Шакирова, 2001; Тарчевский, 2002; Kumar, 2014).

Сигналинг. Рецепторы СК до сих пор окончательно не идентифицированы, но обнаружены салицилатсвязанные белки (SABPs – Salicylic Acid Binding Proteins) (Яковлева, Егорова, 2010). К ним относятся метилсалицилатная эстераза (высвобождает СК из ее метильной формы и обладает самым высоким сродством к СК по сравнению с другими белками), КАТ, цитозольная АПО и хлоропластная карбоангидраза (Vlot et al., 2009; An, Mou, 2014). Однако поскольку SABPs-белки не обладают функциональной ролью в иммунной сигнализации растений, считают, что ни один из них не отвечает всем критериям рецептора СК (An, Mou, 2014; Janda, Ruelland, 2015).

В настоящее время предполагают, что рецепторами и важными участниками сигналинга СК являются NPR1-белки (NON-EXPRESSOR of PR1) и белки NPR3 и NPR4 (Miura, Tada, 2004; Horvath et al., 2007; Тарчевский и др., 2010b; Kumar, 2014; Janda, Ruelland, 2015). В тканях растений NPR1 экспрессируется в незначительных количествах, однако его уровень повышается, например, после инфицирования патогенами или обработкой СК (Васюкова, Озерецковская, 2007). Белок NPR1 содержит домен, который обеспечивает белок-белковые взаимодействия и трансдукцию салицилатного сигнала в геном (Медведев, Шарова, 2011). У растений он представлен в виде мономерной формы и высокомолекулярного комплекса (Vlot et al., 2009). Активной формой NPR1-белка является мономер. В нормальных условиях белки NPR1 в цитоплазме находятся в неактивном (окисленном) состоянии. При действии стресс-фактора активируется синтез СК, что приводит к ее накоплению, а это, в свою очередь вызывает изменение редокс-статуса клетки, в результате чего олигомерная форма NPR1 распадается на мономеры (Яковлева, Егорова, 2010; An, Mou, 2011) (рис. 2).

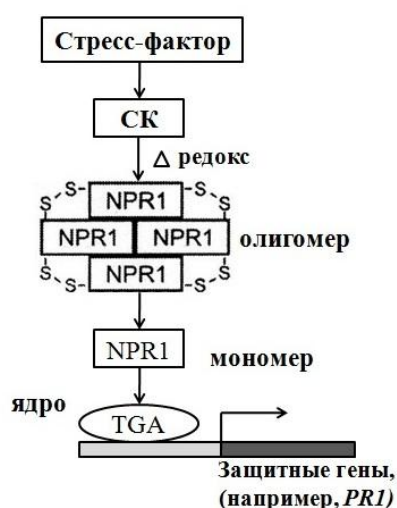


Рис. 2. Сигналинг СК (по: Яковлева, Егорова, 2010; Janda, Ruelland, 2015).

Примечание. СК – салициловая кислота; белок NPR1 (NON-EXPRESSOR of PR1) – фактор активации транскрипции; TGA – факторы транскрипции; *PR1*-ген (*Pathogenesis Related gene*).

В дальнейшем мономеры NPR1 перемещаются в ядро и взаимодействуют с факторами транскрипции TGA, которые запускают транскрипцию защитных генов, например, *PR*-генов (*Pathogenesis Related genes*) (Janda, Ruelland, 2015) (рис. 2). При этом показано, что NPR1 непосредственно не связывается с СК. В зависимости от концентрации СК с ней связывается белок NPR3 (при наномолярных концентрациях СК) и NPR4 (при микромолярных концентрациях СК), которые обладают способностью

регулировать убиквитинзависимую деградацию NPR1 (Moreau et al., 2012; Колупаев, Ястреб, 2013). В сигнальном пути СК важную роль может играть глутатион через его влияние на окислительно-восстановительное состояние белка NPR1 (Foyer, Noctor, 2005; Mullineaux et al., 2008). Смещение баланса GSH/GSSG в сторону GSH ведет к активации NPR1 (Janda, Ruelland, 2015). Восстановление NPR1 может также происходить в результате вызываемого СК «окислительного взрыва» и следующего за ним повышения уровня восстановителей (в частности, тиоредоксина) (Колупаев, Карпец, 2013b).

Некоторые СК-индуцируемые защитные реакции независимы от гена *NPR1*. Так, СК-регулируемыми, но *NPR1*-независимыми являются факторы транскрипции WHIRLY (WHY) и MYB (An, Mou, 2011). Показано также, что в регуляции транскриптомных изменений, вызываемых СК, участвует фосфолипаза D, а *PR1*-гены являются фосфолипаза D-зависимыми генами. СК вызывает активацию этого фермента, что приводит к появлению важной сигнальной молекулы – фосфатидной кислоты (Janda, Ruelland, 2015). Установлено, что мембранные белки с липазной активностью (EDS1, PAD4, EDS4, EDS5, NDR1) (Калачева и др., 2012) и MAP-киназы (Mitogen Activated Protein Kinase) (Vlot et al., 2009) также задействованы в сигнальных каскадах СК. Накопление СК также индуцируется донорами NO, а участие NO в защите растений, например от патогенов, происходит с участием СК (Janda, Ruelland, 2015).

Физиологическая роль. СК регулирует многие физиологические процессы у растений, такие как рост и развитие (проращивание семян, цветение, старение и др.), фотосинтез, транспирацию, транспорт органических веществ, баланс фитогормонов, термогенез, гравитропизм и бобово-ризобиальный симбиоз (Lee et al., 1995; Klessig et al., 1998; Metraux, 2001; Janda et al., 2014; Khan et al., 2015; Цыганов, Цыганова, 2018). СК также влияет на дыхательный метаболизм, индуцируя активацию АО митохондрий, которая переносит электроны от дыхательных субстратов к кислороду, в результате чего снижается уровень восстановленности переносчиков ЭТЦ и снижается генерация АФК (Шугаев и др., 2014). С работой АО связано участие СК в регуляции цветения термогенных растений (Молодченкова, 2001; Vlot et al., 2009). СК играет важную роль в функционировании НАДФН-оксидазной, NO-сигнальной и MAP-киназной сигнальных систем (Тарчевский, 2002; Васюкова, Озерецковская, 2007; Шишова и др., 2008; Молодченкова, 2009; Kumar, 2014).

1.2.2. Антистрессовое действие

Наряду с участием СК в ростовых и морфогенетических процессах, обнаружено, что она повышает устойчивость растений к неблагоприятным факторам биотической и абиотической природы, таким как атака патогенов (в особенности, биотрофных), засоление, засуха, высокие и низкие температуры, действие тяжелых металлов, аноксия, воздействие УФ и др. (Шакирова, 2000; Максимов и др., 2011a; Horvath et al., 2007; Vlot et al., 2009; Колупаев, Ястреб, 2013; Pal et al., 2013; Khan et al., 2015; Sing et al., 2015; Рудиковская и др., 2017; Яруллина и др., 2018a,b).

Биотический стресс. Общеизвестно, что СК является одним из ключевых компонентов в защитной сигнальной трансдукции, приводящей к развитию системной приобретенной устойчивости (СПУ) и индукции СПУ-генов (Raskin, 1992; Тарчевский, 2001; Шакирова, 2001; Васюкова, Озерецковская, 2007; Dempsey et al., 2011; Janda et al., 2014; Miura, Tada, 2014). Одним из ключевых компонентов СПУ является способность СК ингибировать активность антиоксидантных ферментов, в частности, КАТ (Chen et al., 1993; Тарчевский, 2002). Это, в свою очередь, приводит к избыточному накоплению АФК и локальной гибели части инфицированных клеток вместе с проникшим в них патогеном (реакция СВЧ). Так, например, выявлено, что способность СК повышать устойчивость растений картофеля к фитофорозу, а пшеницы к септориозу обусловлена активацией ПО и снижением активности КАТ (Максимов и др., 2011a; Яруллина и др., 2011). Кроме того показано, что СК индуцирует синтез ряда защитных соединений – фитоалексинов, фенолов, лигнина и вызывает активизацию хитиназы и глюканазы (Молодченкова, 2001; Тарчевский и др., 2010a,b; Максимов и др., 2011a; Falcioni et al., 2014).

Засоление. Одной из защитных реакций, индуцируемых СК, в условиях засоления считают ее способность поддерживать ростовые процессы растений (Shakirova et al., 2003), фотосинтез (Stevens et al., 2006; Ma et al., 2017) и водный баланс (Li et al., 2014b). Наряду с этим, при действии засоления СК участвует в регуляции содержания ионов Na^+ и K^+ в растениях (Jayakannan et al., 2013). Важным механизмом действия СК на растения, подвергнутые солевому стрессу, является ее участие в регуляции гормонального баланса – предотвращении снижения уровня ИУК и цитокининов и поддержании высокого уровня абсцизовой кислоты (АБК) (Shakirova et al., 2003). Показано также, что СК повышает активность антиоксидантных ферментов и

уровень транскриптов их генов (El-Esawi et al., 2017; Масленникова, Шакирова, 2018), а также усиливает аккумуляцию пролина (Ma et al., 2017), глицин-бетаина и глутатиона (Mishra, Saxena, 2009), АК (Ardebili et al., 2014) и сахаров (Agami et al., 2013). Активизация АОС, индуцируемая СК, в свою очередь, приводит к снижению уровня окислительного стресса (Ma et al., 2017; Масленникова, Шакирова, 2018), ПОЛ (Li et al., 2014b) и выхода электролитов (Stevens et al., 2006). Установлено также, что СК увеличивает экспрессию большого числа генов, участвующих в повышении солеустойчивости растений (El-Esawi et al., 2017).

Аноксия и гипоксия. В условиях аноксии обнаружено повышение уровня СК в растениях и накопление мРНК генов ферментов ее синтеза (Емельянов и др., 2017). При этом показано, что при аноксии (Емельянов и др., 2017) и гипоксии (Vai et al., 2009) СК оказывает на растения защитное действие, снижая уровень окислительного стресса и проницаемость мембран. Интересно, что на растения риса экзогенная СК не оказывала положительного эффекта, что авторы связывают с ее высоким эндогенным уровнем (Кирчихина и др., 2005; Емельянов и др., 2017). Показано также, что СК повышает активность антиоксидантных ферментов и уровень АК и GSH, что способствует уменьшению торможения роста, вызванного гипоксией (Vai et al., 2009).

Засуха. Обнаружено, что при действии засухи содержание СК в клетках растений повышается (Kadioglu et al., 2011). При этом СК оказывает положительное влияние на фотосинтез, повышая его интенсивность и увеличивая активность рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РУБИСКО) (Nazar et al., 2015). Кроме того, СК вызывает закрытие устьиц, что снижает потерю воды растениями (Miura et al., 2013), а также участвует в поддержании роста в условиях засухи (Chen et al., 2014b). Обработка растений СК уменьшает уровень ПОЛ при водном дефиците, что обусловлено активизацией антиоксидантных ферментов (Kadioglu et al., 2011) и накоплением пролина (Nazar et al., 2015), глутатиона (Kadioglu et al., 2011), АК (Umebese, Bankole, 2013). Показано также, что при действии засухи СК индуцирует накопление стрессовых белков дегидринов и увеличивает экспрессию кодирующих их генов (Сан и др., 2009; Ключникова и др., 2012).

Высокие температуры. Установлено, что при действии высоких температур на растения СК положительно влияет на интенсивность фотосинтеза и активность РУБИСКО (Shi et al., 2006; Wang et al., 2010). Наряду с этим, защитное действие СК на

растения при высоких температурах связано с активизацией работы АОС и снижением интенсивности ПОЛ. Так, показано, что СК уменьшала содержание АФК и МДА в листьях, повышая активность антиоксидантных ферментов (Wang et al., 2014) и индуцируя накопление пролина (Khan et al., 2013). Установлено также, что СК снижает активность 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-синтетазы, ответственной за синтез этилена, и, как следствие, уменьшает содержание этилена, усиливающего интенсивность окислительного стресса (Khan et al., 2013). Важно, что при действии высоких температур СК индуцирует накопление транскриптов генов *HSP17*, *HSP70* и *DREB*, кодирующих БТШ и дегидрины (Kumar et al., 2015).

Тяжелые металлы. В настоящее время имеются сведения о том, что СК уменьшает содержание кадмия (Gondor et al., 2016; Shakirova et al., 2016) и свинца (Kasim et al., 2014) в растениях, а также оказывает протекторное действие на мембраны клеток (Shakirova et al., 2016). Показано, что СК снижает негативное действие тяжелых металлов на рост растений (Масленникова и др., 2013; Шакирова и др., 2013b; Kalai et al., 2016), при этом происходят изменения в балансе ИУК, АБК и цитокининов (Масленникова и др., 2013; Шакирова и др., 2013b; Shakirova et al., 2016). Отметим, что СК повышает активность фосфоенолпируваткарбоксилазы (ФЕП-карбоксилаза) и РУБИСКО (Moussa, El-Gamal, 2010), содержание фотосинтетических пигментов (Siddiqui et al., 2013), а также увеличивает ассимиляцию CO_2 (Kratnev et al., 2008) в условиях кадмиевого стресса. СК также положительно влияет на водный баланс, повышая относительное содержание воды (Moussa, El-Gamal, 2010). Выявлено, что обработка растений СК снижает накопление АФК и уровень ПОЛ при действии свинца (Kohli et al., 2018), кадмия (Zhang et al., 2011) и никеля (Siddiqui et al., 2013). Проявление этого эффекта СК обусловлено повышением активности антиоксидантных ферментов (Li et al., 2014c) и накоплением глутатиона (Масленникова, Шакирова, 2015), АК (Al-Mureish et al., 2014), токоферола (Kohli et al., 2018), а также фитохелатинов, участвующих в детоксикации тяжелых металлов (Gondor et al., 2016).

УФ-облучение. Защитное действие СК на растения, подвергнутые UV-облучению, связано с активизацией антиоксидантных ферментов и накоплением низкомолекулярных антиоксидантов (Ervin et al., 2004), что способствует уменьшению уровня АФК и ПОЛ (Li et al., 2014c) и снижает повреждения, инициируемые облучением. Показано также, что в условиях облучения СК повышает интенсивность

фотосинтеза (Li et al., 2014c) и поддерживает уровень фотосинтетических пигментов (Mahdavian et al., 2008), что положительно влияет на рост растений (Li et al., 2014c).

Низкие температуры. Участие экзогенной СК в повышении холодоустойчивости выявлено у холодостойких (пшеница, ячмень) (Tasgin et al., 2003, 2006; Mutlu et al., 2013a,b; Yu et al., 2016) и теплолюбивых (кукуруза, огурец, томат, рис, банан) растений (Janda et al., 1999; Senaratna et al., 2000; Ding et al., 2002; Kang, Saltveit, 2002; Kang et al., 2003a,b; Sayyari, 2012). Показано также, что в условиях низких температур содержание СК в клетках растений возрастает (Scott et al., 2004; Cai et al., 2006; Janda et al., 2007; Kosová et al., 2012; Dong et al., 2014; Wang et al., 2018b), а также повышается активность ферментов, участвующих в ее биосинтезе (Dong et al., 2014; Wang et al., 2018b).

Известно, что фотосинтез является одним из наиболее чувствительных к холоду физиологических процессов. Установлено, что СК предотвращает индуцируемое холодом снижение интенсивности фотосинтеза, максимального квантового выхода ФС II, устьичной проводимости (Janda et al., 1999; Liu et al., 2009) и содержания фотосинтетических пигментов (Cai et al., 2015). Наряду с этим показано, что СК повышает активность РУБИСКО (Yordanova, Popova, 2007). Увеличение интенсивности фотосинтеза под влиянием СК, в свою очередь, способствует восстановлению ростовых процессов (Ahmad et al., 2014). При низкотемпературном воздействии СК способна увеличивать активность фермента фотодыхания – гликолатоксидазы (Yordanova, Popova, 2007) и поддерживать водный обмен растений, повышая относительное содержание воды (Lei et al., 2010). Обработка растений СК способна снижать уровень окислительного стресса (Sayyari, 2012; Wang et al., 2018b), и оказывать, тем самым, защитное действие на мембраны клеток, снижая их проницаемость (Janda et al., 1999; Lei et al., 2010) в условиях низких температур. Выявлено также, что участие СК в поддержании целостности клеточных мембран при охлаждении связано с накоплением Ca^{2+} в цитозоле (Wang, Li, 2006), поскольку он играет важную роль в сохранении целостности мембран клеток и прочности клеточных стенок (Aghdam et al., 2012). В то же время увеличение уровня Ca^{2+} в цитозоле может привести к повреждению клеток, поэтому в обработанных СК растениях происходит активизация плазматических и вакуолярных Ca^{2+} -АТФаз для выведения Ca^{2+} из цитозоля (Wang, Li, 2006).

Предполагают, что важным защитным эффектом СК является ее участие в регуляции работы АОС. Так, например, в ряде исследований показано, что при низких

температурах СК повышает активность СОД (Siboza et al., 2017), КАТ (Колупаев и др., 2015; Wang et al., 2018b), АПО (Kang et al., 2003b; Farooq et al., 2008), ГвПО (Mutlu et al., 2013b; Aazami et al., 2014), монодегидроаскорбатредуктазы и дегидроаскорбатредуктазы (Chen et al., 2011; Yu et al., 2016), ГР (Janda et al., 1999; Kang, Saltveit, 2002). Наряду с этим, обработка растений СК приводит к увеличению мРНК генов (*APX*, *GPX*, *MDHAR*, *DHAR*, *GST*, *GR*), кодирующих антиоксидантные ферменты (Chen et al., 2011; Yu et al., 2016). В то же время обнаружено, что СК повышает холодоустойчивость растений, но при этом активность антиоксидантных ферментов снижается (Tasgin et al., 2006; Sibozza et al., 2014; Razavi et al., 2018). Так, например, обработка плодов абрикоса СК уменьшала активность КАТ, что приводило к накоплению H_2O_2 (Razavi et al., 2018). Увеличение содержания H_2O_2 , в свою очередь, активизировало ФАЛ и вызвало аккумуляцию фенольных соединений и флавоноидов, защищающих клетки от холодного стресса (Razavi et al., 2018). В механизмах снижения низкотемпературных повреждений, индуцированных СК, также участвует АО, повышение активности которой наряду с накоплением транскриптов ее гена выявлено при обработке растений СК (Fung et al., 2004; Lei et al., 2010). Не менее важную роль в защите клеток растений от негативного действия низких температур играют ферментативные соединения. Так, показано, что при охлаждении СК вызывает повышение содержания АК (Soliman et al., 2018), глутатиона (Chen et al., 2011), пролина (Sayuagi, 2012), полиаминов (Luo et al., 2011) и сахаров (Farooq et al., 2008).

Наряду с этим, участие СК в повышении холодоустойчивости растений связывают с ее способностью оказывать влияние на апопластные белки, вызывая их накопление и синтез *de novo* (Mutlu et al., 2013b). Выявлено также, что в присутствии СК благодаря аккумуляции апопластных белков образование кристаллов льда в клетках происходит при более низкой отрицательной температуре, что способствует повышению холодоустойчивости растений пшеницы (Tasgin et al., 2003) и ячменя (Mutlu et al., 2013a,b). Показано, что в механизмах повышения устойчивости растений к низким температурам, вызываемой экзогенной СК, участвуют PR-белки, содержание транскриптов генов которых увеличивается под влиянием СК (Ding et al., 2002). При этом авторы предполагают, что активизация транскрипции PR-генов обусловлена накоплением H_2O_2 (Ding et al., 2002). Интересно, что при действии холода СК также повышает экспрессию генов *HSP101*, *HSP73* (Wang et al., 2006) и *HSP70* (Siboza et al.,

2017), кодирующих БТШ. Недавними исследованиями продемонстрировано, что протекторное действие СК в условиях низких температур связано с индукцией ICE-CBF/DREB1 ((ICE)-C-Repeat Binding Factor/Dehydration Responsive Element Binding Factor1) сигнального пути (Aazami, Mahna, 2017; Soliman et al., 2018). В частности, в листьях обработанных СК растений фасоли и винограда выявлено значительное повышение экспрессии генов *CBF3* и *COR47* (Soliman et al., 2018) и *CBF4* (Aazami, Mahna, 2017), участвующих в повышении холодоустойчивости.

Рядом исследований показано, что при низкотемпературном хранения плодов СК оказывает положительное влияние на их состояние, замедляя потерю массы, побурение и др. Так, СК уменьшала индекс холодового повреждения у плодов томата (Ding et al., 2002), перца (Fung et al., 2004), персика (Wang et al., 2006) и лимона (Siboza et al., 2017). При этом ее защитное действие было обусловлено способностью активизировать работу АОС, снижать уровень окислительного стресса и поддерживать стабильность клеточных мембран (Sayuari, 2012; Sibozza et al., 2017). Установлено, что при низкотемпературном хранении СК снижает интенсивность дыхания (Tareen et al., 2017), активность ФАЛ (Cai et al., 2006), полифенолоксидазы (ПФО) (Sibozza et al., 2014), ЛО (Promyou et al., 2012), 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-синтетазы (Kazemi et al., 2011), содержание этилена (Barman, Asrey, 2014), что способствует сохранению качества плодов. Торможение созревания плодов под влиянием СК при охлаждении также обусловлено уменьшением активности сахарозофосфатсинтазы и инвертазы и, как следствие, содержания редуцированных сахаров (Srivastava, Dwivedi, 2000).

Участие СК в повышении холодоустойчивости растений подтверждено экспериментами с использованием ингибиторов биосинтеза СК. Так, ингибирование ее биосинтеза 1-аминобензотиазолом приводило к повышению уровня ПОЛ, снижению активности антиоксидантных ферментов и замедлению роста растений (Wang et al., 2018b). Использование других ингибиторов (паклобутразол и L- α -аминоокси- β -фенилпропионовая кислота) вызывало уменьшение уровня СК, что приводило к снижению активности антиоксидантных ферментов и усилению окислительного стресса (Dong et al., 2014). Важно, что совместное использование паклобутразола и экзогенной СК снижало интенсивность ПОЛ и способствовало повышению вышеперечисленных показателей.

1.3. Жасмонаты и их роль в регуляции физиолого-биохимических процессов в растениях

1.3.1. Синтез, сигналинг, физиологическая роль

Жасмоновую кислоту (ЖК) и ее производные относят к физиологически активным соединениям и эндогенным регуляторам роста и развития растений (Тарчевский, 2002; Васюкова, Озерецковская, 2009; Шакирова и др., 2013a; Wasternack, 2014a; Dar et al., 2015; Kazan, 2015; Ahmad et al., 2016; Huang et al., 2017; Per et al., 2018). Жасмонаты обнаружены практически во всех органах растений (Медведев, Шарова, 2011) и включают ЖК и ее производные – конъюгаты ЖК с аминокислотами (например, изолейцинжасмонат), метиловый эфир ЖК (МЖ), гликозильный эфир ЖК, кукурбиновая и тубероновая кислоты и др. (Васюкова, Озерецковская, 2009; Wasternack, 2014b; Dar et al., 2015).

Синтез. Биосинтез жасмонатов пространственно разделен: процесс начинается в хлоропластах, где образуется 12-оксофитодиеновая кислота (12-ОФДК), а заканчивается в пероксисомах, с участием ферментов которых происходят реакции β -окисления (Wasternack, 2014b) (рис. 3). Жасмонаты синтезируются по оксипиноловому пути, первичным субстратом которого является α -линоленовая кислота (ЛК), образующаяся в результате десатурации входящей в состав липидов линолевой кислоты под действием десатуразы жирных кислот (Dar et al., 2015; Per et al., 2018). ЛК высвобождается из фосфолипидов мембран при участии фосфолипаз, затем она окисляется 13-липоксигеназой (ЛО) до 13-гидропероксиоктадекатриеновой кислоты, которая с помощью алленоксидсинтазы дегидрирует до нестабильного алленоксида с последующей циклизацией под действием алленоксидциклазы (АОЦ) до 12-ОФДК (Гречкин, Тарчевский, 1999; Шишова и др., 2008; Васюкова, Озерецковская, 2009; Колупаев, Карпец, 2010; Медведев, Шарова, 2011; Wasternack, 2014a; Dar et al., 2015). 12-ОФДК – активный C_{18} -жасмонат, который перемещается в пероксисомы и с участием 12-ОФДК-редуктазы 3 превращается в 10,11-дигидро-12-ОФДК. После этого происходит укорачивание боковой цепи за счет трех реакций β -окисления с образованием в 7-изо-ЖК, которая выходит в цитозоль и эпимиризуется в ЖК (рис. 3) (Васюкова, Озерецковская, 2009; Колупаев, Карпец, 2010; Wasternack, 2014a; Dar et al., 2015). β -окисление катализируется ацил-СоА-оксидазой, мультифункциональным белком и 3-кетоацил-соА-тиолазой (Васюкова, Озерецковская, 2009).

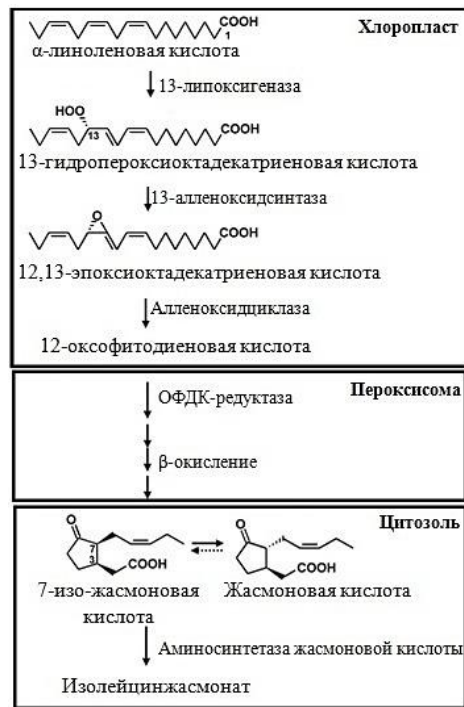


Рис. 3. Синтез ЖК (по: Khan et al., 2012; Wasternack, 2014a).

В дальнейшем ЖК может превращаться в МЖ с помощью ЖК-карбоксиметилтрансферазы. Критической стадией биосинтеза ЖК является реакция, катализируемая алленоксидсинтазой, поскольку субстратом для синтеза 7-изо-ЖК является только 12-ОФДК. Нестабильный алленоксид может также подвергаться неферментативному гидролизу с образованием α -кетола, γ -кетола и рацемата ОФДК (Jiang et al., 2008). Субстратом для синтеза ЖК может быть и гексадекатриеновая кислота, в результате окисления которой с участием ЛО образуется 11-гидропероксигексадекатриеновая кислота, которая циклизуется АОЦ в *dinor*-ОФДК кислоту, а последняя превращается в *dinor*-оксофитоеновую кислоту. Она в результате двух реакций β -окисления образует ЖК (Колупаев, Карпец, 2010; Babenko et al., 2015). Экспрессия многих генов биосинтеза жасмонатов регулируется по типу положительной обратной связи, т.е. увеличение уровня жасмонатов вызывает повышение экспрессии генов ферментов, участвующих в их синтезе (Wasternack, 2007; Савченко и др., 2014). Из мест синтеза ЖК перемещается по ситовидным трубкам флоэмы, а ее летучий эфир (МЖ) может диффундировать в воздушное пространство и служить сигналом тревоги для соседних растений. Попав в клетку, он гидролизуется до ЖК, которая активирует защитные механизмы растений (Васюкова, Озерецковская, 2009).

Сигналинг. Одним из участников передачи жасмонатного сигнала является белок JAR1, которой обладает аминсинтазной активностью и участвует в конъюгировании

ЖК с аминокислотами. Так, конъюгат ЖК с изолейцином (изолейцинжасмонат) в клетках растений является биологически активной молекулой и играет важную роль в ЖК-зависимом сигналинге (Яковлева, Егорова, 2010; Wasternack, Song, 2017). Предполагается, что изолейцинжасмонат поступает в ядро и связывается с рецепторным комплексом COI1-JAZ (Huang et al., 2017) (рис. 4).

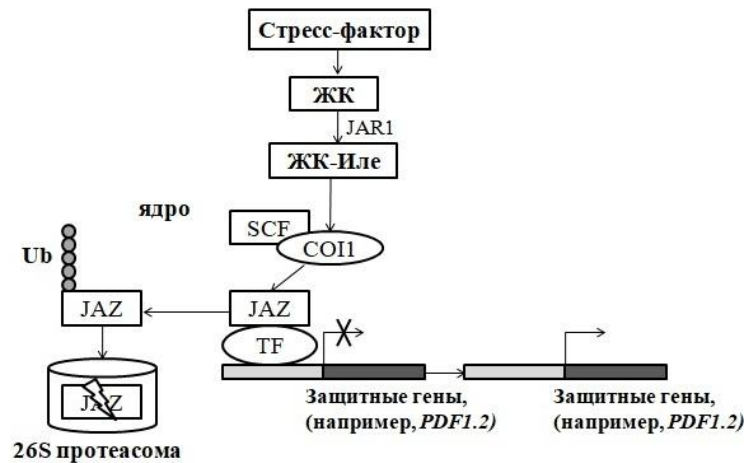


Рис. 4. Сигналинг ЖК (по: Яковлева, Егорова, 2010; Wasternack, 2014a,b).

Примечание. ЖК – жасмоновая кислота; ЖК-Иле – изолейцинжасмонат; JAR1 – белок с аминосинтазной активностью; SCF^{COI1} комплекс – убиквитинлигазный комплекс; JAZ – репрессорные белки JAZ; TF – транскрипционные факторы, активирующие экспрессию ЖК-активируемых генов; JAZub – убиквитинирование JAZ белков; 26S протеасома – протеасома, в которой происходит убиквитинирование JAZ белков; *PDF1.2* – ЖК-активируемый ген *PDF1.2*.

Белок COI1 (Coronatine Intensitive1) является частью комплекса SCF^{COI1} (Skp1/Cullin/F-box-protein) с E3 убиквитинлигазной активностью, где SKP1 – S-phase Kinase-associated Protein 1 (Яковлева, Егорова, 2010; Dar et al., 2015; Wasternack, Song, 2017). Регуляторными белками и мишенью для SCF^{COI1} – комплекса служат JAZ-белки (Jasmonate Zim Domain) (Huang et al., 2017; Per et al., 2018). Они ингибируют активность транскрипционных факторов (семейства MYC, MYB, ERF и др.), что препятствует их соединению с ЖК-зависимыми элементами (G-боксами) в промоторах ЖК-регулируемых генов и подавляет жасмонатный сигналинг (Sharma, Laxmi, 2016). При связывании изолейцинжасмоната с белком COI1 SCF^{COI1} – комплекса происходит удаление JAZ-белков и их деградация с участием убиквитина в 26S протеасоме (Васюкова, Озерецковская, 2009; Dar et al., 2015; Wasternack, Song, 2017) (рис. 4). После протеолиза JAZ-белков снимается ингибирование жасмонат-зависимых

транскрипционных факторов и запускается транскрипция генов, контролируемых ЖК (Медведев, Шарова, 2011; Dar et al., 2015; Wasternack, Strand, 2016) (рис. 4).

Установлено, что в передаче жасмонатного сигнала также участвуют G-белки поскольку у G β -дефицитных мутантов выявлено снижение чувствительности к МЖ и вызываемым им реакциям (активация гена дефензина *PDF1.2* и ингибирование роста корня) (Trusov et al., 2006). Имеются данные, указывающие на участие АФК в сигналинге ЖК. Так, обработка растений ЖК вызывала усиление генерации O₂⁻ (активизация НАДФН-оксидазы) и повышение теплоустойчивости, а ингибирование фермента имидазолом угнетало эти эффекты (Колупаев и др., 2013). Жасмонаты участвуют в функционировании липоксигеназной системы. Так, они могут индуцировать экспрессию генов ЛО и повышать скорость окисгенирования линоленовой и линолевой кислот, а также увеличивать экспрессию генов десатураз, катализирующих превращение линолевой кислоты в ЛК (Тарчевский, 2002). NO также является участником реализации эффектов ЖК. Он активирует экспрессию генов, кодирующих ферменты биосинтеза ЖК – алленоксидсинтазу и ЛО, что приводит к увеличению ее уровня (Mira et al., 2016).

Физиологическая роль. Жасмонаты участвуют в регуляции пола, цветении и созревании плодов, формировании луковиц, клубней и корнеклубней, росте корней, гравитропизме и движении листьев, образовании трихом, накоплении антоцианов, синтезе вегетативных запасных белков, образовании этилена, запуске программы старения, а также ответных реакциях на действие биотических и абиотических стресс-факторов (Шишова и др., 2008; Васюкова, Озерецковская, 2009; Zhyb et al., 2010; Wasternack, 2014a,b; Dar et al., 2015; Ahmad et al., 2016; Huang et al., 2017; Per et al., 2018). Выявлено, что ЖК может подавлять экспрессию генов, продукты которых необходимы для фотосинтеза, что снижает содержание хлорофиллов и вызывает хлороз листьев (Медведев, Шарова, 2011). Наряду с этим, недавними исследованиями продемонстрировано, что МЖ вызывает протеомные перестройки, повышая содержание ряда белков, участвующих в фотосинтезе (субъединицы РУБИСКО, активизатора РУБИСКО и др.) и регуляции роста и энергетического обмена (α -тубулин, АТФ-синтаза), а также увеличивая уровень тирозинового фосфорилирования полипептидов, задействованных в интенсификации метаболизма клеток (Авальбаев и др., 2018). Показано, что ЖК участвует в формировании бобово-ризобиального симбиоза, в частности, активирует экспрессию *nod*-генов ризобий, контролирующих синтез Nod-факторов, но также может

блокировать формирование клубеньковых примордиев и рост инфекционных нитей, по которым ризобии проникают вглубь корня (Цыганов, Цыганова, 2018). Установлено, что жасмонаты могут ингибировать ростовые процессы, приводя к остановке клеточного цикла на стадии G2 или подавляя синтез белков, инициирующих митоз в апикальной меристеме, циклина В1 и циклин-зависимой киназы (Савченко и др., 2014). Кроме того выявлено участие МЖ в процессе закрытия устьиц через регуляцию H^+ -АТФазы плазматической мембраны и активацию выходящих K^+ -каналов, а также через протеинкиназу OPEN STOMATA1 (Huang et al., 2017).

1.3.2. Антистрессовое действие

В последние годы обнаружено повышение эндогенного уровня жасмонатов в растениях при действии стресс-факторов и положительное влияние экзогенных жасмонатов на устойчивость к атаке патогенов, засолению, засухе, низким и высоким температурам, тяжелым металлам, УФ-облучению и др. (Шакирова, Сахабутдинова, 2003; Васюкова, Озерецковская, 2009; Колупаев, Карпец, 2010; Du et al., 2013; Wasternack, 2014a; Dar et al., 2015; Samota et al., 2017; Per et al., 2018).

Биотический стресс. ЖК и ее производные играют важную роль в запуске индуцированной системной устойчивости (ИСУ) растений на действие некротрофных патогенов, а также вредителей, которые вызывают механические повреждения растительных тканей (Васюкова и др., 2009; Васюкова, Озерецковская, 2009; Wasternack, 2014a; Dar et al., 2015; Wasternack, Strnad, 2016; Рудиковская и др., 2017). При этом их протекторное действие обусловлено синтезом ряда защитных соединений, таких как ингибиторы протеиназ и трипсина, PR-белки, дефензины, лектины, тионины, фитоалексины, экстенсины, алкалоиды, флавоноиды и фенольные соединения, эфирные масла и др. (Тарчевский, 2002; Яковлева и др., 2013; Samota et al., 2017; Wasternack, Song, 2017). В ряде исследований показано, что жасмонаты участвуют в повышении устойчивости растений к патогенам, снижая активность КАТ (Максимов и др., 2011a; Яруллина и др., 2011; Ketabchi, Shahrtash, 2011) и повышая активность оксалатоксидазы (Яруллина и др., 2011), что приводит к накоплению H_2O_2 (Максимов и др., 2011a; Яруллина и др., 2015). Кроме того обнаружено, что при атаке патогенов экзогенная ЖК повышает активность ПО (Максимов и др., 2011a; Яруллина и др., 2015), ФАЛ (Walters et al., 2002) и ПФО (Mandal et al., 2013), а также усиливает экспрессию PR-генов (Duan et al., 2014) и генов ингибиторов протеиназ (Mandal et al., 2006).

Засоление. Рядом исследователей зафиксировано снижение негативных эффектов засоления на растения под влиянием экзогенных жасмонатов, в частности, уменьшение ингибирования ростовых процессов (Yoon et al., 2009; Шакирова и др., 2013a), а также снижение аккумуляции Na^+ (Farhangi-Abriz, Ghassemi-Golezani, 2018), Cl^- (Fedina, Tsonev, 1997) и повышение – Ca^{2+} , Mg^{2+} и K^+ (Kang et al., 2005). Показано, что жасмонаты положительно влияют на фотосинтез растений (Yoon et al., 2009), а также препятствуют потере воды листьями (Fedina, Tsonev, 1997; Ahmadi et al., 2018). Установлено, что МЖ снижает уровень АФК (Qui et al., 2014) и МДА (Шакирова и др., 2013a), что приводит к уменьшению проницаемости клеточных мембран (Шакирова и др., 2010). Продемонстрирована способность экзогенных жасмонатов усиливать активность антиоксидатных ферментов (Qui et al., 2014; Talebi et al., 2018), а также вызывать накопление пролина (Manan et al., 2016) и сахаров (Kaur et al., 2013), участвующих в поддержании осмотического потенциала в условиях засоления. Установлено также, что при засолении МЖ участвует в регуляции гормонального баланса, предотвращая снижение содержания цитокининов (Шакирова и др., 2010; Avalbaev et al., 2016) и повышая уровень АБК (Yoon et al., 2009).

Засуха. Имеющиеся в литературе сведения указывают на участие ЖК и ее производных в повышении устойчивости растений к засухе. В частности, в условиях дефицита влаги экзогенные жасмонаты оказывают положительное влияние на ростовые процессы (Луговая и др., 2014; Ma et al., 2014) и способствуют поддержанию интенсивности фотосинтеза и устьичной проводимости (Ma et al., 2014). Протекторное действие жасмонатов на растения в условиях засухи также связывают с регуляцией гормонального баланса: повышением уровня АБК (Pazirandeh et al., 2015) и увеличением содержания ауксинов (Abdelgawad et al., 2014). Накопление АБК, индуцируемое МЖ, в свою очередь, приводит к закрытию устьиц и повышает содержание воды в листьях при водном дефиците (Pazirandeh et al., 2015). Увеличение содержания воды в листьях под влиянием жасмонатов может быть также опосредовано накоплением пролина (Miranshahi, Sayyari, 2016) и увеличением гидравлической проводимости корней растений (Sánchez-Romera et al., 2014). Рядом исследователей выявлена активизация антиоксидантных ферментов в условиях засухи под влиянием жасмонатов (Anjum et al., 2011; Miranshahi, Sayyari, 2016), а также аккумуляция бетаина (Gao et al., 2004) и сахаров (Abdelgawad et al., 2014) в клетках растений. Активизация АОС, индуцируемая

жасмонатами, в свою очередь, способствует снижению уровня окислительного стресса (Anjum et al., 2011; Аллагулова и др., 2018) и сохранению барьерных свойств мембран клеток (Bandurska et al., 2003). Аллагуловой с соавт. (2018) установлено, что важный вклад в проявление преадаптирующего действия МЖ на растения к последующему действию засухи вносит повышение содержания транскриптов гена *TADHN*, кодирующего дегидрины.

Высокая температура. Повышение устойчивости растений к высоким температурам под влиянием экзогенных жасмонатов показано в ряде исследований (Карпец и др., 2014; Вайнер и др., 2015). Кроме того выявлено, что действие высоких температур вызывает увеличение содержания ЖК, ОФДК и изолейцинжасмоната, а также повышает экспрессию жасмонат-зависимых генов *PDF1* (Clarke et al., 2009). Показано, что экзогенный МЖ участвует в регуляции гормонального баланса, снижая содержание АБК и СК (Shahzad et al., 2015). По данным одних авторов, экзогенная ЖК оказывает положительное влияние на ФСА растений, увеличивая уровень фотосинтетических пигментов (Вайнер и др., 2015). Однако другими авторами установлено, что МЖ в высоких концентрациях снижает интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость, индуцируя закрытие устьиц (Shahzad et al., 2015). Показано также, что под влиянием ЖК в листьях растений повышается активность антиоксидантных ферментов и уровень низкомолекулярных антиоксидантов (Карпец и др., 2014) и снижается проницаемость клеточных мембран (Clarke et al., 2009).

Тяжелые металлы. Жасмонаты участвуют в ответе растений на действие тяжелых металлов, о чем свидетельствует уменьшение поступления тяжелых металлов в побеги растений под влиянием экзогенных жасмонатов (Chen et al., 2014a; Mir et al., 2018). Наряду с этим, положительное действие жасмонатов на растения связано со снижением ингибирующего действия тяжелых металлов на процессы роста (Per et al., 2016; Sirhindi et al., 2016) и фотосинтеза (Sharma et al., 2013). При этом показано, что в условиях действия тяжелых металлов жасмонаты вызывают повышение активности антиоксидантных ферментов (Sirhindi et al., 2016), увеличивают содержание АК (Chen et al., 2014a), глутатиона (Mir et al., 2018), фитохелатинов (Maksymiec et al., 2007), пролина и глицин-бетаина (Sirhindi et al., 2016), что приводит к снижению интенсивности окислительного стресса (Per et al., 2016) и способствует поддержанию целостности мембран клеток (Mir et al., 2018).

УФ-облучение. Обнаружено, что предобработка растений ЖК снижает негативное действие УФ-облучения на содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений и оказывает положительное влияние на процесс фотосинтеза (Liu et al., 2012). Установлено также, что в условиях действия на растения УФ-облучения жасмонаты снижают уровень окислительного стресса в клетках, способствуя увеличению активности антиоксидантных ферментов (Liu et al., 2012) и повышая содержание ряда защитных соединений, таких как свободный пролин (Fedina et al., 2009), флавоноиды и антоцианы (Liu et al., 2012).

Низкая температура. Имеющиеся в литературе сведения указывают на то, что при действии низких температур в клетках растений повышается содержание ЖК (Kosová et al., 2012; Du et al., 2013; Hu et al., 2013) и мРНК генов ферментов, участвующих в ее биосинтезе (Zhao et al., 2013; Hu et al., 2013; Du et al., 2013). Наряду с этим, под влиянием экзогенного МЖ выявлено увеличение содержания ЖК (Zhao et al., 2013; Shahzad et al., 2015) и содержания транскриптов генов ферментов ее биосинтеза (Zhao et al., 2013) в условиях низкотемпературного стресса.

В настоящее время низкотемпературное хранение широко используется для увеличения срока годности и поддержания качества плодов фруктов и овощей (Aghdam, Vodbodak, 2013). В последние годы получено немало сведений о положительном действии жасмонатов на состояние плодов при их низкотемпературном хранении. В частности показано, что экзогенные жасмонаты препятствуют развитию симптомов холодового повреждения и способствуют поддержанию качества плодов томата (Zhang et al., 2012b; Min et al., 2018), лимона (Siboza et al., 2014), манго (Junmatong et al., 2012), гуавы (González-Aguilar et al., 2004), граната (Sayyari et al., 2011), абрикоса (Ezzat et al., 2017), локвы (Cao et al., 2012), сливы (Martínez-Esplá et al., 2014), банана (Zhao et al., 2013) и др. Установлено, что послеуборочное хранение плодов сопровождается снижением целостности клеточных стенок, что приводит к повышению содержания растворимых пектинов и снижению твердости плодов, в то время как жасмонаты замедляют эти процессы (Sayyari et al., 2011; Ezzat et al., 2017). Одним из механизмов поддержания твердости плодов под влиянием жасмонатов является снижение активности ферментов, участвующих в размягчении клеточной стенки – полигалактуроназы и пектин-метилэстеразы (Venkatachalam, Meenune, 2015). Показано также, что в условиях длительного холодового хранения жасмонаты снижают индекс

побурения перикарпа плодов, уменьшая активность задействованных в этом процессе ферментов фенольного метаболизма – ФАЛ и ПФО (Venkatachalam, Meenune, 2015) и ПО (Siboza et al., 2014). Наряду с этим важная роль жасмонатов в сохранении качеств (в особенности, вкусовых) плодов заключается в поддержании общего содержания твердых растворимых веществ (Ezzat et al., 2017), общей кислотности (Martínez-Esplá et al., 2014) и др.

Установлено, что уменьшение холодовых повреждений плодов под влиянием экзогенных жасмонатов обусловлено снижением уровня окислительного стресса (Junmatong et al., 2012; Saydpor, Sayyari, 2016), что способствует поддержанию целостности клеточных мембран (Zhao et al., 2013; Wang et al., 2016). При этом уменьшение интенсивности ПОЛ, индуцируемое жасмонатами, может быть связано с уменьшением активности ЛО, катализирующей окисление ННЖК, а повышение стабильности мембран – с увеличением соотношения ненасыщенных/насыщенных жирных кислот (Cao et al., 2009). В то же время в результате активизации ЛО запускается каскад реакций, приводящий к образованию оксипинонов, к которым, в частности, относится ЖК (Yan et al., 2013). Так, обработка плодов гуавы МЖ повышала активность ЛО и ФАЛ, что снижало холодовые повреждения (Gonzaalez-Aguilar et al., 2004). К настоящему времени показано, что жасмонаты повышают активность антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ, АПО, ГвПО, и др.) (Cao et al., 2014; Min et al., 2018), а также вызывают накопление низкомолекулярных соединений, таких как пролин (Zhao et al., 2013), полиамины (Zhang et al., 2012b), сахара (González-Aguilar et al., 2004), фенольные соединения (Siboza et al., 2014), антоцианы (Sayyari et al., 2011) и ликопины (Min et al., 2018). Выявлено также, что МЖ увеличивает содержание мРНК гена, кодирующего АО, что способствует снижению низкотемпературных повреждений (Fung et al., 2004). В проявлении протекторных эффектов жасмонатов также участвуют *PR*-гены (Zhang et al., 2012b; Venkatachalam, Meenune, 2015) и БТШ (Ding et al., 2001), накопление которых обнаружено при экзогенной обработке плодов, подвергнутых низкотемпературному воздействию.

Таким образом, участие жасмонатов в повышении холодоустойчивости, главным образом, исследовано на плодах, тогда как их влияние на ответную реакцию растений на действие низких температур менее изучено. Однако имеются данные, которые демонстрируют участие жасмонатов в снижении негативного действия охлаждения на

проростки арабидопсиса (Hu et al., 2013, 2017), гороха (Shahzad et al., 2015), кукурузы (Battal et al., 2008), риса (Lee et al., 1996), томата (Wang et al., 2016), огурца (Li et al., 2012; Saydpour, Sayyari, 2016) и перца (Moradmand et al., 2015). Так, например, Hu et al. (2013) обнаружено, что мутанты арабидопсиса с подавленной экспрессией генов ферментов, участвующих в биосинтезе ЖК и ее сигналинге, характеризовались снижением устойчивости к низким температурам по сравнению с диким типом. В ряде работ показано, что защитное действие жасмонатов обусловлено их способностью при действии низких температур поддерживать ростовые процессы растений (Li et al., 2012), регулировать баланс фитогормонов (Battal et al., 2008; Shahzad et al., 2015), повышать содержание фотосинтетических пигментов (Moradmand et al., 2015) и оказывать положительное влияние на ультраструктуру хлоропластов и митохондрий (Li et al., 2012).

Исследования последних лет позволили установить, что жасмонаты участвуют в индукции ICE-CBF/DREB1 сигнального пути, что способствует повышению холодоустойчивости арабидопсиса (Hu et al., 2013), томата (Wang et al., 2016), плодов банана (Zhao et al., 2013) и каллуса яблони (Wang et al., 2018a). Так, в условиях низких температур МЖ индуцировал накопление мРНК генов, кодирующих транскрипционные факторы ICE-CBF/DREB1 сигнального пути (Hu et al., 2013; Zhao et al., 2013; Wang et al., 2016). При этом у мутантов арабидопсиса *coil-1* с подавленной экспрессией гена, участвующего в сигналинге ЖК, уровень мРНК генов транскрипционных факторов CBF/DREB1 был существенно ниже, чем у растений дикого типа и обработанных МЖ (Hu et al., 2013).

1.4. Взаимодействие салициловой и жасмоновой кислот в растениях

К настоящему времени имеются сведения о взаимодействии СК и ЖК и их сигнальных путей при действии неблагоприятных факторов окружающей среды. Рядом исследований показано, что сигнальные пути СК и ЖК могут быть антагонистическими, т.е. индукция сигнального пути одного из гормонов приводит к блокированию сигнального пути другого (Penã-Cortes et al., 1993; Doares et al., 1995; Тарчевский, 2002; Mur et al., 2006; Шакирова, 2010; Van der Does et al., 2013; Caarls et al., 2015; Per et al., 2018). Например, выявлено, что СК может ингибировать активность ферментов (и экспрессию кодирующих их генов), участвующих в синтезе ЖК (Penã-Cortes et al., 1993; Doares et al., 1995; Spoel et al., 2003; Яковлева и др., 2007; Khan et al., 2012; Per et al., 2018), а также подавлять экспрессию ее маркерных генов *PDF1.2* и *VSP2* (Leon-Reyes et al., 2009). ЖК, в свою очередь, также может оказывать ингибирующее действие на экспрессию ряда *PR*-генов, участвующих в сигналинге СК (Niki et al., 1998).

Предполагают, что ключевым компонентом во взаимодействии сигнальных путей СК и ЖК является MAP-киназа 4 (MAPK4) (Khan et al., 2012; Per et al., 2018). Так, показано, что у растений арабидопсиса она является негативным регулятором сигналинга СК и позитивным регулятором сигналинга ЖК (Brodersen, Petersen 2006). У MAPK4-мутантных растений было обнаружено высокое содержание СК, увеличение экспрессии СК-зависимых *PR*-генов и повышение устойчивости к *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000. Напротив, экспрессия ЖК-зависимых генов (*PDF1.2*) и устойчивость к некротрофному патогену *Alternaria brassicicola* были снижены у MAPK4-мутантных растений арабидопсиса (Brodersen, Petersen 2006). Авторами этого исследования также обнаружено, что у этих мутантов не происходило повышения экспрессии гена *PDF1.2* в ответ на обработку МЖ и этиленом. Ndamukong с соавт. (2007) выявлено, что на передачу сигналов, опосредованных СК и ЖК, может оказывать влияние глутаредоксин GRX480. В частности, ими показано, что SA-индуцированный NPR1 активирует GRX480, который образует комплекс с факторами транскрипции TGA и подавляет экспрессию ЖК-зависимых генов (Ndamukong et al., 2007).

В то же время выявлено наличие синергических отношений СК и МЖ в запуске адаптивных реакций. Это играет важную роль в естественных условиях, поскольку в природе растения, как правило, подвергаются атаке патогенов с разным типом питания (некротрофы, биотрофы и гемибиотрофы) и взаимодействие сигнальных путей СК и ЖК

может минимизировать энергетические и субстратные затраты для повышения стрессоустойчивости (Шакирова, 2010; Яковлева, Егорова, 2010). При этом взаимодействие сигнальных путей СК и ЖК в значительной степени определяется их концентрациями. Так, обнаружено, что СК в низких концентрациях вызывает накопление мРНК жасмонат-зависимых генов, в частности, *PDF1.2* (Mur et al., 2006; Smith et al., 2009) и *Thi1.2* (Mur et al., 2006), а ЖК увеличивает экспрессию СК-индуцируемого гена *PR1* (Mur et al., 2006; Smith et al., 2009). Напротив, СК в высоких концентрациях снижает экспрессию генов *PDF1.2* и *Thi1.2*, а ЖК – *PR1* (Mur et al., 2006). Показано также, что их совместное использование в низких концентрациях усиливает накопление транскриптов генов, связанных с сигнальным каскадом как СК (*PR1*), так и ЖК (*PDF1.2*). Комбинированное использование низкой концентрации ЖК и высоких концентраций СК также приводит к проявлению синергического эффекта на экспрессию ЖК- и СК-зависимых генов, тогда как их совместное применение в высоких концентрациях вызывает значительное снижение экспрессии гена *PR1* (Mur et al., 2006). Важно, что при совместном использовании этих сигнальных молекул может наблюдаться взаимное усиление их физиологической активности и повышение стрессоустойчивости растений. Например, СК и ЖК в большей степени, чем СК в отдельности, вызывали генерацию пероксида водорода, увеличивали активность ПО и содержание транскриптов кодирующего ее гена, повышая, тем самым, устойчивость картофеля к возбудителю фитофтороза (Максимов и др., 2011а; Сорокань и др., 2014).

Таким образом, проведенный анализ литературы демонстрирует важную роль СК и жасмонатов в повышении устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. К настоящему времени накоплены многочисленные сведения об участии СК и ЖК в запуске защитных реакций растений в ответ на атаку патогенов и вредителей. Наряду с этим выявлено их вовлечение в процессы адаптации растений к стресс-факторам абиотической природы. В то же время, участие СК и жасмонатов в механизмах повышения устойчивости к низким температурам до сих пор остается не до конца изученным. Так, протекторное действие жасмонатов, способствующее снижению холодовых повреждений показано, главным образом, на плодах. Работ, посвященных роли салицилатов в механизмах устойчивости культурных растений значительно больше, однако имеющиеся сведения (в частности, об изменении активности работы АОС) зачастую носят противоречивый характер.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследований. В качестве модельных объектов исследований использовали растения озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39 и огурца (*Cucumis sativus* L.) гибрида F1 Зозуля.

Озимая пшеница является однолетним травянистым растением семейства Мятликовые (*Poaceae*). Относится к типичным представителям морозостойких и холодостойких растений и является основной продовольственной зерновой культурой во многих странах мира. Сорт Московская 39 выведен коллективом российских ученых (Б.И. Сандухадзе, Е.Т. Вареница, Г.В. Кочетыгов и др.) НИИСХ ЦРНЗ, Рязанского НИИПТИ АПК, Владимирского НИИСХ методом индивидуального отбора из гибридной популяции (Обрий×Янтарная 50). Московская 39 признана лучшим сортом озимой пшеницы по итогам Международного испытания в Канаде в 1998–2000 гг. Относится к среднеспелым сортам, является зимостойкой (устойчива к выпреванию, поражению снежной плесенью) и холодостойкой, устойчива к полеганию и ранневесенней засухе. Сорт предназначен для получения продовольственного зерна в Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском, Центрально-Черноземном, Средне-Волжском и Уральском регионах России (Сандухадзе, 2003).

Огурец является однолетним травянистым растением семейства Тыквенные (*Cucurbitaceae*). Относится к типичным представителям теплолюбивых растений, которые не способны выдерживать продолжительного действия низких положительных температур и повреждаются уже при температурах ниже 8–10°C. Огурец является одной из ведущих культур защищенного грунта как по занимаемым площадям, так и по объему производства (Тараканов, 2003). Гибрид F1 Зозуля выведен отечественными селекционерами (Г.И. Таракановым, Н.В. Борисовым, Г.П. Додоновым и М.Д. Пановой) в результате скрещивания европейского и китайского сортов на Овощной опытной станции им. В. И. Эдельштейна (Москва) совместно с фирмой «Манул». Является раннеспелым и используется для выращивания в теплицах, парниках и в открытом грунте. Характеризуется длительным плодоношением и высокой урожайностью. Районирован в Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском, Центрально-Черноземном, Северо-Кавказском и Средне-Волжском регионах России.

Растения выращивали в течение 7 сут в рулонах фильтровальной бумаги на модифицированном питательном растворе Кнопа, содержащем 3.15 мМ NH₄NO₃, 1.55

мМ KH_2PO_4 , 1.55 мМ MgSO_4 , 24 мкМ H_3BO_3 , 21 мкМ цитрата железа ($\text{FeC}_6\text{H}_5\text{O}_7$), 10 мкМ MnSO_4 , 3.1 мкМ CuSO_4 , 2.55 мкМ $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$, 1.55 мкМ ZnSO_4 , и 5 мМ $\text{Ca}(\text{OH})_2$, рН 6.2–6.4, в климатической камере при постоянных условиях среды: температуре воздуха 22°C, его относительной влажности 60–70%, освещенности ФАР 180 мкмоль/м²·с и фотопериоде 14 ч.

Обработку растений фитогормонами проводили, помещая их на растворы СК (“Sigma-Aldrich”, США) и МЖ (“Sigma-Aldrich”, США) и через 24 ч подвергали действию низких положительных температур, сохраняя прочие условия неизменными. Выбор концентрации СК (100 мкМ) основан на результатах предварительных экспериментов, в которых анализировали влияние СК в диапазоне концентраций от 25 до 500 мкМ на холодоустойчивость и проницаемость мембран растений пшеницы и огурца, соответственно. Используемая концентрация МЖ (1 мкМ) также была выбрана на основе предварительных опытов, в которых изучали влияние МЖ в диапазоне концентраций от 0.1 до 100 мкМ на холодоустойчивость растений. Контролем служили необработанные гормонами (СК и МЖ) растения.

Действие низких положительных температур на растения осуществляли в камерах искусственного климата. При этом растения пшеницы подвергали действию низкой закаливающей температуры 4°C в течение 7 сут, а проростки огурца – низкой закаливающей (12°C) и повреждающей (4°C) температуры в течение 3 сут. Выбор температур и продолжительности их действия основан на результатах предыдущих исследований (Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009). Все измерения проводили на первом листе проростков пшеницы и семядольных листьях огурца.

Для измерения ростовых показателей использовали общепринятые методы. Расчет площади листовой пластинки производили с использованием общепринятых формул (Аникиев, Кутузов, 1961; Марковская и др., 1984).

Накопление сырой и сухой биомассы оценивали в соответствии со стандартной методикой (Рогожин, Рогожина, 2013).

Устойчивость растений пшеницы оценивали по реакции палисадных клеток высечек из листьев (площадью около 0.3 см²) на 5-минутное тестирующее промораживание в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 (“Интерм”, Россия) при последовательном изменении температуры с интервалом 0.4°C (Балагурова и др., 1982). Заданную температуру поддерживали с точностью ±0.1°C. Перед

промораживанием высечек из листа на каждую из них наносили кристаллы льда для снятия переохлаждения. Жизнеспособность клеток оценивали с помощью светового микроскопа Микмед-2 (“ЛОМО”, Россия) с объективом 40^x по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы. В качестве критерия устойчивости использовали температуру гибели 50% паренхимных клеток (ЛТ₅₀).

Проницаемость мембран клеток определяли по выходу электролитов из высечек листьев огурца кондуктометрическим методом с использованием кондуктометра (“HANNA”, Италия). Для этого навеску высечек листьев (0.3 г) тщательно промывали в дистиллированной воде для удаления со срезов клеточного сока и обсушивали фильтровальной бумагой. Затем навеску помещали в колбы и добавляли 30 мл дистиллированной воды. После взбалтывания на шейкере в течение 4 ч оценивали выход электролитов из клеток листа в дистиллированную воду по изменению электропроводности. Затем колбы с растительным материалом кипятили в течение 20 мин на водяной бане (95°C), охлаждали во льду в течение 5 мин и взбалтывали на шейкере при комнатной температуре (22°C) в течение 30 мин. Полный выход электролитов определяли по электропроводности вытяжки после разрушения мембран кипячением. Результирующий выход электролитов рассчитывали в процентах от полного выхода (Гришенкова, Лукаткин, 2005). Степень повреждения клеток анализировали по величине коэффициента повреждения (КП), рассчитанного по формуле: $KП = (L_D - L_O) / (100 - L_O) \cdot 100\%$, где L_D – выход электролитов из охлажденной ткани, в процентах от полного выхода; L_O – выход электролитов из тканей контрольных растений, в процентах от полного выхода (Лукаткин и др., 2013).

Определение содержания пероксида водорода (H₂O₂) проводили согласно методу, основанному на окислении пероксидом водорода ионов железа Fe⁺² до Fe⁺³, которые образуют окрашенные соединения с ксиленоловым оранжевым (Bellincampi et al., 2000). Навеску листьев (0.05 г) гомогенизировали в охлажденном ацетоне и центрифугировали (центрифуга “BR 4i”, Франция) в течение 10 мин при 12 000 g и температуре 4°C. Далее к 1 мл супернатанта добавляли 1 мл реактива ксиленолового оранжевого, выдерживали при комнатной температуре 45 мин и затем центрифугировали 5 мин при 10 000 g. В качестве контроля использовали смесь ацетона и реактива ксиленолового оранжевого. Оптическую плотность измеряли с использованием спектрофотометра СФ-2000 при 560 нм. Концентрацию пероксида водорода устанавливали по калибровочной кривой,

используя растворы пероксида водорода различной концентрации (от 273 до 1500 нг/мл). Содержание пероксида водорода выражали в мкмоль/г сырого веса.

Уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях оценивали согласно методу, основанному на способности малонового диальдегида (МДА) реагировать с тиобарбитуровой кислотой, образуя окрашенный комплекс (Stewart, Bewley, 1980). Навеску листьев (0.1 г) растирали в 2 мл смеси, содержащей 17% трихлоруксусную кислоту и 0.4% тиобарбитуровую кислоту. Гомогенат центрифугировали (центрифуга “BR 4i”, Франция) при 10 000 g и температуре 4°C в течение 15 мин, затем нагревали при 95°C в течение 30 мин, охлаждали во льду 5 мин и затем центрифугировали 5 мин при 10 000 g. Содержание МДА определяли с использованием спектрофотометра СФ-2000 (“Спектр”, Россия), измеряя оптическую плотность при 532 нм и неспецифическое поглощение при 600 нм. Для расчета содержания МДА использовали коэффициент молярной экстинкции, равный $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$. Содержание МДА выражали в мкмоль/г сырого веса.

Определение активностей антиоксидантных ферментов проводили с использованием спектрофотометра СФ-2000. Анализировали активность супероксиддисмутазы (СОД), гваякол-зависимой пероксидазы (ГвПО) и каталазы (КАТ). Растительный материал (0.3 г) растирали в 3 мл 0.1 М К, Na-фосфатного буфера (рН 7.8). Гомогенат центрифугировали в течение 20 мин при 14 000 g и температуре 4°C; в супернатанте определяли активность ферментов.

Общую активность СОД определяли по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия до формазана согласно методике (Beauchamp, Fridovich, 1971). Реакционная среда (2 мл) содержала 0.1 М К, Na-фосфатный буфер (рН 7.8), 9.3 мМ L-метионин, 152.3 мкМ нитросиний тетразолий, 1.1 мкМ трилон Б, 2.4 % Тритон X-100 и 100 мкл ферментативного препарата. Реакцию запускали добавлением 50 мкл 111.3 мкМ раствора рибофлавина и проводили на свету (освещенность ФАР $180 \text{ мкмоль/м}^2 \cdot \text{с}$) в течение 30 мин. Темновым контролем служила полная реакционная среда, инкубированная в темноте, а световым – полная реакционная среда, инкубированная на свету, без добавления ферментативного экстракта, вместо него использовали 100 мкл 0.1 М К, Na-фосфатного буфера (рН 7.8). Реакцию останавливали, помещая пробы в темноту. Оптическую плотность определяли при 560 нм на спектрофотометре. Активность СОД выражали в усл. ед./мг белка.

Активность КАТ в супернатанте определяли по ферментативному разложению H_2O_2 при 240 нм (Aebi, 1984). Реакционная среда содержала 2 мл 0.1 М К, Na-фосфатного буфера (рН 7.0), 50 мкл 19.4 мМ H_2O_2 . К полученной смеси добавляли 60 мкл ферментативного препарата и регистрировали динамику изменения оптической плотности на спектрофотометре в течение 1 мин. Активность КАТ выражали в мкмоль H_2O_2 /(мг белка мин) на основе коэффициента молярной экстинкции $\epsilon = 39.6 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$.

Об активности ГвПО судили по увеличению оптической плотности при 470 нм в результате окисления гваякола ($\epsilon = 26.6 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) в присутствии H_2O_2 (Maehly, Chance, 1954). Реакционная среда содержала 3 мл 0.1 М К, Na-фосфатного буфера (рН 6.2), 30 мкл 9.5 мМ H_2O_2 , 30 мкл 9 мМ гваякола. К полученной смеси добавляли 50 мкл ферментативного препарата и регистрировали динамику изменения оптической плотности на спектрофотометре в течение 1 мин. Активность ГвПО выражали в мкмоль тетрагваякола/(мг белка мин).

Общее содержание белка анализировали методом Бредфорда, используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин (Bradford, 1976).

Содержание свободного пролина определяли методом Бейтса с соавт. (Bates et al., 1973). Навеску листьев (0.5 г) растирали в ступке с 10 мл охлажденной 3%-сульфосалициловой кислоты и гомогенат центрифугировали в течение 5 мин при 5100 g и температуре 4°C. К 2 мл супернатанта добавляли 2 мл ледяной уксусной кислоты и 2 мл нингидринового реактива. Нингидриновый реактив был приготовлен последовательным растворением 1 г нингидрина в 16 мл 6М H_3PO_4 и в 24 мл ледяной уксусной кислоты. Пробирки, содержащие указанную смесь, помещали на 1 ч в кипящую водяную баню, затем пробы охлаждали во льду. Интенсивность окрашивания комплекса пролина с нингидрином определяли с использованием спектрофотометра СФ-2000 при длине волны 520 нм. Количество пролина устанавливали по калибровочной кривой, используя стандартный раствор химически чистого L-пролина (“Вектон”, Россия). Содержание пролина выражали в мкмоль/г сырого веса.

Накопление транскриптов генов анализировали методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в режиме реального времени. Навеску листьев растений (0.05 г) растирали в жидком азоте. Тотальную РНК выделяли с помощью набора ExtractRNA (“Синтол”, Россия). Количество и качество тотальной РНК проверяли спектрофотометрически на приборе SmartSpec Plus (“Био-Рад”, США) по соотношению

длин волн 260/280 и с помощью электрофореза в 1% агарозном геле. Для удаления остатков ДНК препарат РНК обрабатывали ДНКазой (“Синтол”, Россия). кДНК синтезировали, используя набор для обратной транскрипции с M-MLV обратной транскриптазой и случайными (random) гексапраймерами (“Евроген”, Россия) (табл. 1). В качестве референсного гена использовался ген актина (табл. 1).

Таблица 1. Нуклеотидная последовательность праймеров для проведения ПЦР в режиме реального времени

Ген	Прямой и обратный праймеры	Нуклеотидная последовательность праймера 5'...3'	Номер доступа в базе данных NCBI
<i>TaMnSOD</i>	прямой	ACATAACTGTAAGTCCACG	AY963808
	обратный	TTGCTCATTTCCCATCTT	
<i>TaFeSOD</i>	прямой	GGGTCTGGTTGGGTTTG	JX398977
	обратный	TCGCCTGTCATCCTTGTAATC	
<i>TaCAT</i>	прямой	TGATACCCAAAGGCACCG	X94352
	обратный	GCAGCCAGATAGAACACG	
<i>TaP5CS</i>	прямой	GGAGACAAGTCCCGTGTGGTAG	KT868850
	обратный	GCAGCAACAGCCATTTACGGAC	
<i>TaP5CR</i>	прямой	TGGCTGATGGTGGAGTTG	AY880317
	обратный	CCTGGATGTTTACCCGTCT	
<i>WCS120</i>	прямой	CACGGCACTGGCGAGAAGAAAGG	M93342
	обратный	TGATGTTCTCCATGACGCCCTTC	
<i>CsMnSOD</i>	прямой	CAATGGCGGAGGTCACATTA	EF203086
	обратный	AGAGCAAGCCACACCCATC	
<i>CsCu/ZnSOD</i>	прямой	GACTGGGCCACATTTCAACC	EF121763
	обратный	GCCTTGCCATCTTCACCAA	
<i>CsCAT</i>	прямой	AATGGCCGGAGGATGTGA	EF468517
	обратный	CCAACGACATAGAGAAAGCCAAC	
<i>CsActin</i>	прямой	GGTCGTGACCTTACTGATGC	AB010922
	обратный	CAATAGAGGAAGTCTCTTTGC	
<i>TaActin</i>	прямой	GGGACCTCACGGATAATCTAATG	AB181991
	обратный	AACCTCCACTGAGAACAACATTAC	

Количество и качество синтезированной кДНК проверяли спектрофотометрически на приборе SmartSpec Plus (“Био-Рад”, США). Амплификацию образцов проводили в приборе iCycler с оптической приставкой iQ5 (“Био-Рад”, США), используя наборы для амплификации с интеркалирующим красителем SYBR Green (“Евроген”, Россия). Смесь

для ПЦР объемом 25 мкл содержала 1 мкл кДНК (100 нг), 5 мкл реакционной смеси, по 1 мкл прямого и обратного праймеров и 17 мкл деионизованной воды, свободной от нуклеаз. Протокол ПЦР: 5 мин при 95°C, далее 45 циклов 15 с при 95°C, 30 с при 56°C. Специфичность продуктов амплификации проверяли плавлением ПЦР фрагментов: 1 мин при 95°C, 1 мин при 50°C, 10 с при 60°C (80 циклов, повышая в каждом цикле температуру на 0.5°C). Эффективность ПЦР для праймеров для референсного и целевых генов определяли путем проведения ПЦР с последовательными разбавлениями исследуемого образца кДНК (рис. 5).

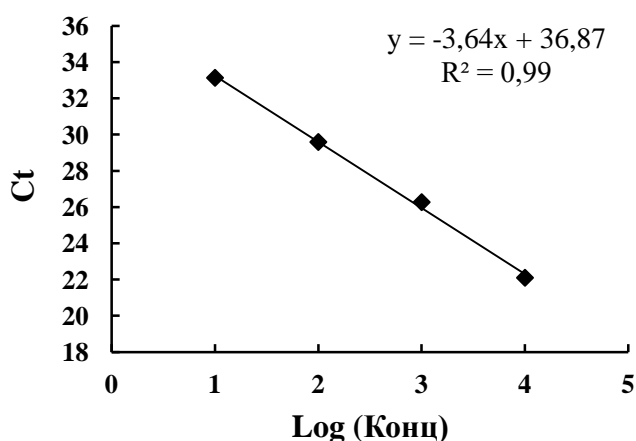


Рис. 5. График зависимости порогового цикла (Ct) референсного гена (актин) от логарифма исходной концентрации ДНК-матриц (log Конц.).

Эффективность ПЦР (E) вычисляли по формуле:

$$E = 10^{1/a},$$

где a – коэффициент уравнения зависимости порогового цикла (Ct) от логарифма исходной концентрации ДНК – матриц. ПЦР для референсного и целевых генов протекала со сходной эффективностью, примерно равной 2. Уровень транскриптов генов вычисляли по формуле $2^{-\Delta\Delta C_t}$ (Livak, Schmittgen, 2001) и выражали в относительных единицах (отн. ед.). В качестве контрольных образцов были выбраны кДНК, выделенные из растений, не подвергнутых действию низких температур и обработке фитогормонами.

Повторности и статистическая обработка результатов. Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта была 3–6-кратная (в зависимости от анализируемого показателя), при анализе ростовых показателей (сырая и сухая биомасса, линейные

параметры) – 10–40-кратная. Аналитическая повторность – 3-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 3 раз.

Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами с использованием программ Microsoft Excel и Statgraphics. Нормальность распределения проверяли с помощью критерия Шапиро-Уилки. При нормальном распределении статистическую значимость различий между средними оценивали на основании t -критерия Стьюдента или $НСР_{05}$ (наименьшая существенная разница). Если распределение отличалось от нормального для доказательства статистически значимых различий использовали непараметрические критерии Вилкоксона-Манна-Уитни и Краскела-Уоллиса. На рисунках и в таблицах представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В работе обсуждаются величины, статистически значимые при $p \leq 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН».

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Реакция растений пшеницы и огурца на низкотемпературные воздействия разной интенсивности и продолжительности

3.1.1. Холодоустойчивость

Низкая температура является одним из основных неблагоприятных природных факторов, который негативно влияет на рост, развитие и продуктивность растений, а также ограничивает их географическое распространение (Титов и др., 2006). Устойчивость к низким температурам генетически обусловлена и может варьировать в широких пределах в зависимости от вида растений, их возраста и условий окружающей среды (свет, влажность, минеральное питание и т.д.) (Дроздов и др., 1984; Коровин, 1984; Титов и др., 2006; Трунова, 2007). Кроме того, характер изменения устойчивости растений зависит от интенсивности и продолжительности низкотемпературного воздействия (Туманов, 1979; Удовенко, 1979; Дроздов, Курец, 2003; Титов и др., 2006).

Нами был изучен характер изменения холодоустойчивости растений пшеницы в ответ на низкотемпературные воздействия, различающиеся по интенсивности (12 и 4°C) и продолжительности (от 1 ч до 7 сут). Установлено, что низкие положительные температуры оказывают на проростки озимой пшеницы с. Московская 39 закаливающий эффект: в течение всего воздействия устойчивость к промораживанию постепенно повышалась, достигая максимального значения через 7 сут (рис. 6). Однако, если при температуре 12°C устойчивость растений увеличивалась только через 24 ч от начала ее действия, то при 4°C – уже через 1 ч (рис. 6). Кроме того, указанные температуры вызвали различный по величине прирост устойчивости: максимальные значения этого показателя на 7-е сут закаливания обнаружены при действии температуры 4°C.

Результаты исследований других авторов также свидетельствуют о том, что величина прироста устойчивости растений пшеницы зависит от интенсивности низкотемпературного воздействия. Например, на 3 сут действия температуры 15°C холодоустойчивость озимой пшеницы с. Мироновская 808 не изменялась, при 5°C – достигала 50% от максимального уровня, а при 0°C – около 80% (Титов и др., 2006). Кроме того, первоначальное повышение устойчивости пшеницы с. Мироновская 808 при температуре 8°C отмечено через 16 ч, тогда как при более низкой (2°C) – через 10 ч.

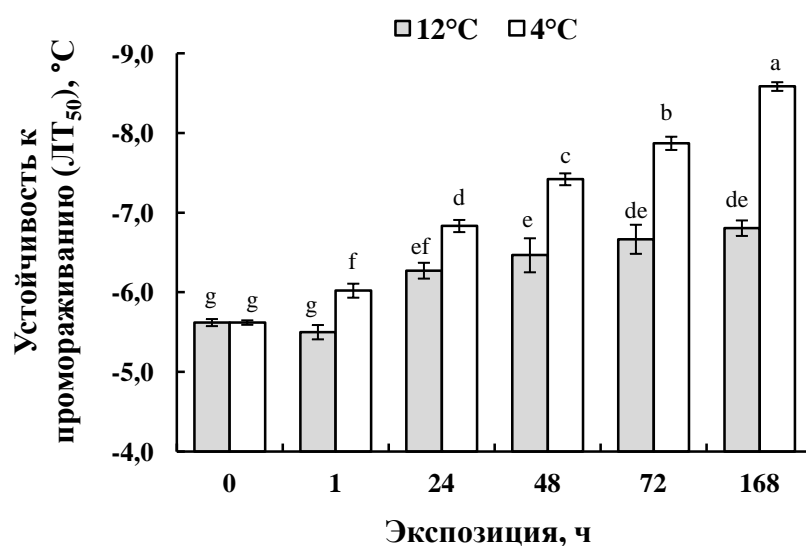


Рис. 6. Влияние температур 12 и 4°C на холодоустойчивость растений пшеницы.

Примечание. Здесь и далее разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями при $p \leq 0,05$.

Таким образом, можно заключить, что растения пшеницы адаптируются к воздействию низких положительных температур (12 и 4°C). Однако, учитывая, что при действии температуры 4°C первые достоверные изменения устойчивости наблюдались значительно быстрее, а к концу закаливания выявлен бóльший ее прирост – дальнейшие эксперименты проводили с использованием этой температуры.

Следует отметить, что озимые культуры, к которым относится изучаемый нами сорт пшеницы, при успешном прохождении холодого закаливания способны переносить действие более низких (в том числе и отрицательных) температур (Максимов, 1952; Туманов, 1979; Трунова, 2007). Так, после прохождения I фазы закаливания (среднесуточная температура около 0,5–2°C, продолжительность – 6–9 дней) морозоустойчивость растений пшеницы повышается с –5 до –12°C (Туманов, 1979), а после II фазы (температура ниже 0°C, продолжительность – 14 дней) – до –18...–20°C (Касперска-Палач, 1983). Закаливание ряда морозостойких, а также холодостойких растений – ржи (Колупаев и др., 2015), озимой пшеницы (Абдрахимова и др., 2011; Грабельных и др., 2014а), арабидопсиса (Гамбург и др., 2014; Синькевич и др., 2016; Grabelnych et al., 2016), теллунгиеллы (Гамбург и др., 2014), гороха (Кондакова и др., 2013), картофеля (Синькевич и др., 2011) в течение 3–7 сут при температурах 2–7°C повышало их устойчивость к последующему действию отрицательных температур.

В отличие от морозостойких и холодостойких растений, адаптивные возможности теплолюбивых видов, к которым относятся растения тропического и субтропического происхождения, крайне ограничены и большинство из них повреждаются уже при температурах ниже 8–10°C (Кислюк, 1964; Коровин, 1984; Лукаткин, 2002; Титов и др., 2006; Попов и др., 2010). Однако теплолюбивые виды, подобно холодостойким, способны адаптироваться к определенному диапазону температур (Титов и др., 2006; Таланова, 2009; Титов, Таланова, 2009). Например, действие пониженных температур от 8 до 17°C вызывало повышение холодоустойчивости растений огурца с. Алма-Атинский, а температур ниже 7°C – их повреждение и гибель (Дроздов и др., 1984). Одной из главных причин повреждения теплолюбивых растений при действии низких температур является нарушение структуры клеточных мембран вследствие понижения текучести липидов и фазового перехода мембран из жидко-кристаллической в твердо-гелевую структуру, что изменяет их свойства, нарушает ионные градиенты и активность мембраносвязанных ферментов (Лукаткин, 2002; Чиркова, 2002; Лось, 2005; Попов и др., 2017; Колупаев и др., 2018). В результате этого происходит нарушение избирательной проницаемости мембран и усиление выхода ионов и органических веществ из клеток (Лукаткин, 2002). Учитывая вышеизложенное, устойчивость теплолюбивых растений к низким температурам обычно оценивают по степени повреждения клеточных мембран при анализе выхода электролитов из тканей (Грищенкова, Лукаткин, 2005).

В связи с этим нами был изучен уровень выхода электролитов из семядольных листьев растений огурца гибрида F1 Зозуля при низкотемпературных воздействиях, различающихся по интенсивности (12 и 4°C) и продолжительности (от 1 ч до 3 сут). Установлено, что температура 12°C не вызывает существенных изменений выхода электролитов из листьев огурца и величины коэффициента повреждения (КП) клеток: некоторое повышение этих показателей отмечено в течение 24 ч, что, вероятно, являлось неспецифической ответной реакцией на действие температуры (рис. 7, а, б). Однако в дальнейшем они снижались и к концу опыта (72 ч) возвращались к исходным значениям. Зафиксированные нами уменьшение выхода электролитов и величины КП при температуре 12°C может свидетельствовать об отсутствии нарушения целостности клеточных мембран и указывать на формирование холодоустойчивости. Это согласуется с результатами других исследований, в которых обнаружено повышение

холодоустойчивости растений огурца при действии низких положительных температур с использованием других методов оценки устойчивости (Титов и др., 2006; Таланова, 2009; Марковская и др., 2013). В частности, в исследованиях Марковской с соавт. (2013) увеличение холодоустойчивости семядольных листьев огурца начиналось через 2 сут действия температуры 12°C и достигало максимума на 3 сут.

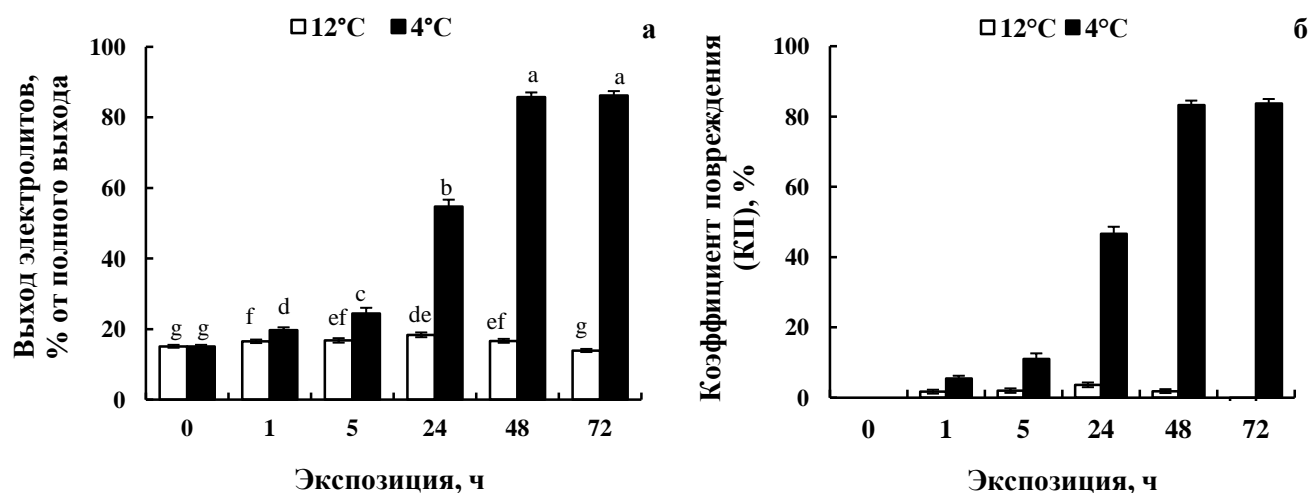


Рис. 7. Влияние температур 12 и 4°C на выход электролитов (а) и коэффициент повреждения (б) клеток семядольных листьев огурца.

Как показывают исследования, повышение холодоустойчивости теплолюбивых растений при низких положительных температурах связано с различными биохимическими перестройками клеток (Титов и др., 2006; Попов и др., 2017; Марковская и др., 2013). Так, Марковской с соавт. (2010, 2013) показано, что в условиях охлаждения (6 сут при 12°C) в семядольных листьях огурца происходило повышение содержания общих липидов и жирных кислот. У растений табака, подвергнутых холодovому закаливанию (6 сут при 8°C), выявлено изменение жирнокислотного состава липидов хлоропластов (увеличение доли ННЖК, в особенности α -линоленовой), что поддерживало текучесть мембран на уровне, достаточном для функционирования ФСА, способствовало сохранению фотосинтеза и позволяло закаленным растениям выживать в условиях низкой температуры (Попов и др., 2017). Повышение содержания линолевой и α -линоленовой кислот также обнаружено в корнях растений кукурузы при действии низкой температуры (5 сут при 4°C) (Макаренко и др., 2010).

В наших исследованиях показано, что при более низкой температуре (4°C) выход электролитов из клеток семядольных листьев огурца и величина КП возрастали уже

через 1 ч и продолжали увеличиваться в течение всего периода холодого воздействия (рис. 7, а, б). Резкое (примерно в 9 раз) повышение выхода электролитов и увеличение КП при 4°C указывают на необратимое повреждение клеточных мембран, в результате которого они утрачивали способность удерживать вещества, находящиеся в клетке. Это, в конечном итоге, приводило к снижению устойчивости растений и к их гибели. Отметим, что ранее у растений огурца другого сорта (Вязниковский 37) при действии температур 2 и 3°C также обнаружено значительное увеличение проницаемости мембран (Лукаткин, 2002; Lukatkin, Anjum, 2014) и максимальная величина КП (Лукаткин, 2002). При возвращении охлажденных растений в условия нормальной температуры (22–25°C) выход электролитов и величина КП несколько снижались, но всё равно существенно превышали уровень неохлажденного контроля (Лукаткин, 2002).

Отметим, что нами обнаружены значительные визуальные отличия между состоянием растений огурца в контрольном варианте (22°C) и при действии низких температур (12 и 4°C) в течение 3 сут (рис. 8). Так, оба низкотемпературных воздействия приводили к снижению ростовых процессов проростков, в то время как растения в нормальных температурных условиях характеризовались бóльшим размером семядольных листьев и появлением первого настоящего листа (рис. 8).

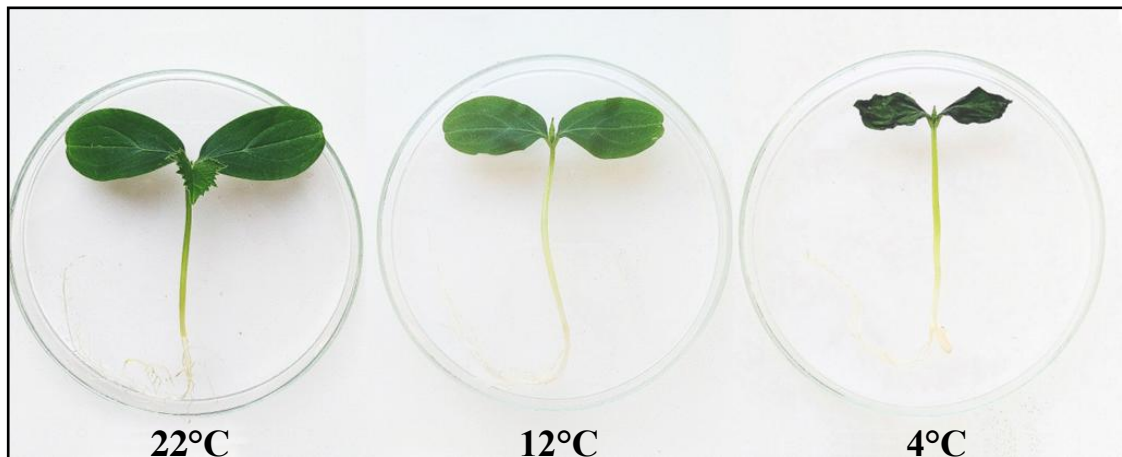


Рис. 8. Внешний вид проростков огурца, подвергнутых действию оптимальной (22°C), низкой закаливающей (12°C) и повреждающей (4°C) температуры в течение 3 сут.

Кроме того, при действии повреждающей температуры 4°C вследствие резкого повышения проницаемости мембран и усиленного выхода растворенных веществ из клеток (рис. 7, б), а также, вероятно, ввиду снижения способности корней поглощать и транспортировать воду в побеги и нарушения способности устьиц закрываться для удержания воды (Лукаткин, 2002), происходило снижение водного и осмотического

потенциала и падение тургора. Все это приводило к завяданию семядольных листьев и гибели растений огурца (рис. 8). В отличие от этого, у растений, подвергнутых действию закаливающей температуры (12°C) падения тургора в семядольных листьях обнаружено не было (рис. 8).

3.1.2. Рост

Одной из ответных неспецифических реакций растений на действие низких температур является торможение ростовых процессов (Леопольд, 1968; Шевелуха, 1980; Коровин, 1984; Чиркова, 2002). Нами было изучено влияние температуры 4°C на рост растений пшеницы (линейные размеры и накопление биомассы). Выявлено, что наибольшее негативное влияние низкая температура оказывала на рост корня, увеличение длины которого в течение всего эксперимента не наблюдалось (табл. 2). Показано, что уже в начальный период (1 сут) низкотемпературного воздействия происходит торможение роста побега пшеницы (табл. 2). К концу опыта (на 7 сут) высота побега увеличивалась всего на 9% от исходного уровня, тогда как в контрольных условиях (при 22°C) – на 77% (табл. 2).

Таблица 2. Влияние температуры 4°C на рост растений пшеницы

Вариант	Экспозиция, сут				
	0	1	2	3	7
Длина корня, см					
22°C	9,36±0,10	9,48±0,15	9,50±0,14	9,75±0,14*	10,27±0,08*
4°C	9,36±0,10	9,42±0,12	9,49±0,14	9,51±0,11	9,61±0,13
Высота побега, см					
22°C	17,50±0,11	19,22±0,16*	20,35±0,17*	22,64±0,27*	30,94±0,39*
4°C	17,50±0,11	17,53±0,23	18,09±0,11*	18,37±0,12*	19,17±0,14*
Длина 1-го листа, см					
22°C	13,61±0,09	14,29±0,13*	14,31±0,14*	14,39±0,16*	14,75±0,15*
4°C	13,61±0,09	13,66±0,12	13,81±0,13	13,90±0,14	13,99±0,15*
Площадь 1-го листа, см²					
22°C	3,28±0,004	3,53±0,01*	3,56±0,01*	3,70±0,01*	3,87±0,01*
4°C	3,28±0,004	3,30±0,01	3,41±0,005*	3,44±0,01*	3,43±0,01*

Примечание. *Здесь и далее различия с исходным уровнем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Длина и площадь 1-го листа в течение всего воздействия также практически не изменялись и на 7 сут опыта относительно исходного уровня увеличились на 3 и 5%, соответственно, тогда как в контрольных условиях (22°C) – на 8 и 18% (табл. 2).

Изучение влияния температуры 4°C на накопление сырой и сухой биомассы побега и корня пшеницы показало, что оно значительно снижалось по сравнению с контролем (22°C) (табл. 3, 4). Так, при 4°C сырая биомасса побега и корня за 7 сут опыта увеличивалась относительно исходного уровня на 17 и 15%, тогда как при 22°C на 85 и 57%, соответственно (табл. 3, 4).

Таблица 3. Влияние температуры 4°C на биомассу и оводненность побегов пшеницы

Экспозиция, сут	Сырая биомасса побега, мг		Сухая биомасса побега, мг		Оводненность побега, %	
	22°C	4°C	22°C	4°C	22°C	4°C
0	140,6±3,3	140,6±3,3	14,0±0,4	14,0±0,4	89,6±0,1	89,6±0,1
1	158,3±6,2*	144,9±3,2	14,9±0,6	15,0±0,4	90,5±0,1*	89,3±0,2
2	183,9±5,5*	145,9±3,0	17,8±0,1*	15,6±0,4*	90,2±0,1*	89,2±0,1*
3	200,7±6,2*	152,0±3,0*	18,8±0,3*	16,3±0,6*	90,2±0,2*	88,6±0,1*
7	259,7±6,2*	164,4±3,6*	26,7±0,1*	19,9±0,5*	90,1±0,2*	87,4±0,1*

Таблица 4. Влияние температуры 4°C на биомассу и оводненность корней пшеницы

Экспозиция, сут	Сырая биомасса корня, мг		Сухая биомасса корня, мг		Оводненность корня, %	
	22°C	4°C	22°C	4°C	22°C	4°C
0	51,7±2,0	51,7±2,0	4,9±0,3	4,9±0,3	89,2±0,4	89,2±0,4
1	57,5±3,2	53,8±2,0	5,2±0,5	5,0±0,3	91,9±0,3*	90,7±0,2*
2	63,3±3,9*	55,3±2,0	5,7±0,2*	5,2±0,2	90,1±0,3	90,4±0,4*
3	71,5±2,9*	57,9±2,0*	6,5±0,1*	5,8±0,2*	90,3±0,3*	89,8±0,7
7	81,0±2,9*	59,5±1,9*	7,9±0,3*	6,3±0,1*	91,3±0,3*	89,4±0,2

В меньшей степени при 4°C тормозилось накопление сухой биомассы побега и корня растений: к концу воздействия она увеличилась по сравнению с исходным уровнем на 42 и 29%, соответственно (табл. 3, 4). В этом же варианте опыта зафиксировано некоторое снижение оводненности побега на 7 сут опыта (табл. 3).

Таким образом, проведенные исследования показали, что низкая закаливающая температура вызывает замедление ростовых процессов у растений пшеницы, однако их полной остановки не происходит. Как известно, у озимых злаков повышение холодоустойчивости при действии низких температур осуществляется на фоне торможения роста (Климов, 2008а). Это позволяет растениям активно накапливать резервные соединения (например, углеводы), выполняющие энергетическую, криопротекторную и сигнальную функции и необходимые для формирования устойчивости к низким температурам (Туманов, 1979; Чиркова, 2002; Трунова, 2007; Климов, 2008а, 2009; Марковская и др., 2013; Grabelnych et al., 2016). В результате наблюдается преобладание донорной функции (фотосинтез) над акцепторной (рост) (Трунова, 2007; Климов, 2008а). Так, Венжик с соавт. (2012) показано, что при действии низкой температуры в течение 1-х сут также, как и в наших опытах, наблюдалось полное ингибирование роста листьев пшеницы, тогда как интенсивность фотосинтеза снизилась только примерно на 20%. При увеличении продолжительности холодового закаливания благодаря структурной и функциональной перестройке (увеличения содержания хлорофиллов и каротиноидов, стабилизации пигмент-белковых комплексов, повышения нефотохимического тушения избыточной и неиспользованной при фотосинтезе энергии, реорганизации ФСА) происходила стабилизация скорости фотосинтеза и частичное возобновление роста листьев (Венжик и др., 2012). Климовым с соавт. (2008b) также показано, что морозостойкость растений пшеницы зависела от степени торможения ростовых процессов. Кроме того, увеличение устойчивости к холоду у проростков пшеницы и арабидопсиса сопровождалось накоплением сахаров, необходимых растениям для адаптации к низким температурам (Климов и др., 2010; Боровик и др., 2013; Астахова и др., 2014; Грабельных и др., 2014b; Grabelnych et al., 2016). У растений пшеницы при торможении роста в процессе холодового закаливания происходило накопление фенольных соединений (Загоскина и др., 2005).

У теплолюбивых растений, как и у холодостойких, при действии низких положительных температур происходит замедление ростовых процессов (Лукаткин, 2002). Нами установлено, что при действии низких температур (12 и 4°C) рост корня и гипокотыля растений огурца прекращался, тогда как в условиях нормальной температуры (22°C) их длина увеличилась на 14 и 19%, соответственно (табл. 5).

Таблица 5. Влияние температур 12 и 4°С на рост растений огурца

Вариант	Экспозиция, сут			
	0	1	2	3
Длина корня, см				
22°С	8,98±0,08	9,29±0,11*	9,44±0,12*	10,26±0,17*
12°С	8,98±0,08	8,98±0,12	8,92±0,13	9,08±0,10
4°С	8,98±0,08	8,98±0,14	8,91±0,11	8,89±0,10
Длина гипокотыля, см				
22°С	6,94±0,15	7,71±0,11*	8,11±0,16*	8,23±0,10*
12°С	6,94±0,15	7,06±0,15	7,01±0,13	7,07±0,13
4°С	6,94±0,15	6,99±0,17	7,03±0,14	6,94±0,23
Длина семядольного листа, см				
22°С	3,16±0,02	3,28±0,03*	3,39±0,03*	3,80±0,03*
12°С	3,16±0,02	3,18±0,02	3,20±0,02	3,26±0,03*
4°С	3,16±0,02	2,89±0,03*	2,84±0,02*	2,70±0,06*
Ширина семядольного листа, см				
22°С	1,81±0,01	1,84±0,02	1,90±0,02*	1,99±0,02*
12°С	1,81±0,01	1,79±0,02	1,76±0,01*	1,77±0,02
4°С	1,81±0,01	1,66±0,03*	1,52±0,02*	1,44±0,02*
Площадь семядольного листа, см²				
22°С	4,01±0,05	4,21±0,06*	4,52±0,08*	5,21±0,08*
12°С	4,01±0,05	4,09±0,05	4,03±0,04	4,16±0,06*
4°С	4,01±0,05	3,46±0,10*	3,05±0,06*	2,76±0,06*

Закаливающая температура 12°С вызывала слабое увеличение (примерно на 3% относительно исходного уровня) длины и площади листа, в то время как при 22°С эти показатели возросли на 20 и 30%, соответственно (табл. 5). С увеличением продолжительности действия температуры 4°С наблюдалось снижение линейных размеров (длина, ширина и площадь) семядольных листьев огурца по сравнению с исходным уровнем (табл. 5).

В ходе наших исследований обнаружено, что при действии температуры 12°С на проростки огурца происходило первоначальное снижение сырой биомассы листа, однако на 3 сут ее накопление возобновлялось (табл. 6). Сырая биомасса гипокотыля в условиях этой температуры не изменялась, а корня – увеличивалась на 3 сут опыта (табл. 6).

Таблица 6. Влияние температур 12 и 4°C на биомассу и оводненность растений огурца

Вариант	Экспозиция, сут			
	0	1	2	3
Сырая биомасса семядольного листа, мг				
22°C	259,7±4,1	283,5±10,7*	328,5±9,8*	353,8±11,8*
12°C	259,7±4,1	251,7±6,9	242,3±4,2*	260,4±5,6
4°C	259,7±4,1	213,0±5,0*	129,1±6,2*	85,4±4,1*
Сырая биомасса гипокотыля, мг				
22°C	163,2±3,1	172,3±4,5	192,5±6,6*	207,6±6,1*
12°C	163,2±3,1	167,3±6,4	171,8±5,2	168,2±6,0
4°C	163,2±3,1	168,3±3,9	166,5±8,3	160,5±4,7
Сырая биомасса корня, мг				
22°C	94,9±1,6	103,4±5,9	116,1±4,9*	124,4±5,8*
12°C	94,9±1,6	93,0±2,8	92,1±3,6	100,4±2,1*
4°C	94,9±1,6	86,1±3,3*	82,4±4,2*	79,3±2,4*
Сухая биомасса семядольного листа, мг				
22°C	16,9±0,2	19,1±0,7*	21,1±0,8*	25,1±1,0*
12°C	16,9±0,2	17,9±0,5	18,3±0,4*	19,4±0,7*
4°C	16,9±0,2	17,4±0,3	17,6±0,7	17,2±0,4
Сухая биомасса гипокотыля, мг				
22°C	5,4±0,1	6,2±0,5	6,9±0,2*	7,2±0,3*
12°C	5,4±0,1	5,7±0,2	5,5±0,2	6,0±0,3*
4°C	5,4±0,1	5,5±0,3	5,5±0,3	5,4±0,2
Сухая биомасса корня, мг				
22°C	5,7±0,2	6,0±0,3	6,9±0,3*	7,7±0,5*
12°C	5,7±0,2	5,6±0,2	5,9±0,3	6,5±0,3*
4°C	5,7±0,2	5,3±0,3	5,2±0,2	5,0±0,2
Оводненность семядольного листа, %				
22°C	93,6±0,07	93,7±0,08	93,8±0,2	93,8±0,1
12°C	93,6±0,07	92,8±0,1*	92,5±0,1*	92,5±0,2*
4°C	93,6±0,07	91,9±0,4*	83,7±1,4*	77,2±1,3*
Оводненность гипокотыля, %				
22°C	96,7±0,05	96,6±0,2	96,4±0,1*	96,9±0,2
12°C	96,7±0,05	96,1±0,1*	96,1±0,1*	96,0±0,1*
4°C	96,7±0,05	96,6±0,07	96,9±0,09	96,1±0,2*
Оводненность корня, %				
22°C	94,2±0,2	94,6±0,3	93,2±0,3*	94,1±0,4
12°C	94,2±0,2	93,7±0,2	93,8±0,2	93,5±0,2*
4°C	94,2±0,2	94,3±0,6	93,5±0,5	93,1±0,2*

Прирост сухой биомассы листа, гипокотыля и корня отмечен на 2–3 сут эксперимента, что свидетельствует о том, что в условиях закалывающей температуры ростовые процессы частично восстанавливались, хотя в этом случае прирост биомассы значительно отличался от контрольного варианта (22°C). В течение всего

низкотемпературного закаливания также выявлено некоторое снижение оводненности семядольных листьев, гипокотилия и корня проростков огурца (табл. 6).

Действие температуры 4°C приводило к необратимому подавлению ростовых процессов, о чем свидетельствует значительное снижение сырой биомассы листа и корня растений огурца (табл. 6). Накопления сырой биомассы гипокотилия при 4°C также не происходило. Показано, что в течение всего периода действия низкой повреждающей температуры сухая биомасса листа, гипокотилия и корня не изменялась (табл. 6). В то же время, в оптимальных температурных условиях (22°C) сырая и сухая биомасса растений огурца к концу опыта (3 сут) увеличилась примерно на 30% от исходного уровня (табл. 6). Обнаружено также значительное снижение (на 17%) оводненности листа на 3 сут действия температуры 4°C (табл. 6). Отметим, что полученные нами результаты согласуются с данными других авторов об ингибировании накопления биомассы в условиях низких повреждающих температур у растений огурца (Fariduddin et al., 2011) и кукурузы (Лукаткин, Нарайкина, 2011; Лукаткин и др., 2013).

3.1.3. Содержание пероксида водорода и малонового диальдегида

Воздействие низких температур нарушает баланс между образованием и утилизацией АФК в клетках, что приводит к их накоплению, увеличению интенсивности ПОЛ мембран и является одной из основных причин повреждения и гибели растений (Климов, 2008а; Синькевич и др., 2011; Колупаев и др., 2018). Маркером интенсивности окислительных процессов и показателем степени повреждающего действия стресс-фактора служит накопление одного из продуктов ПОЛ – МДА (Синькевич и др., 2016).

В связи с этим, нами было проанализировано содержание в листьях пшеницы одной из стабильных форм АФК – пероксида водорода и МДА. В результате исследований было установлено, что у проростков пшеницы при 4°C происходит повышение содержания пероксида водорода (рис. 9, а) и МДА (рис. 9, б), что свидетельствует об увеличении уровня окислительного стресса.

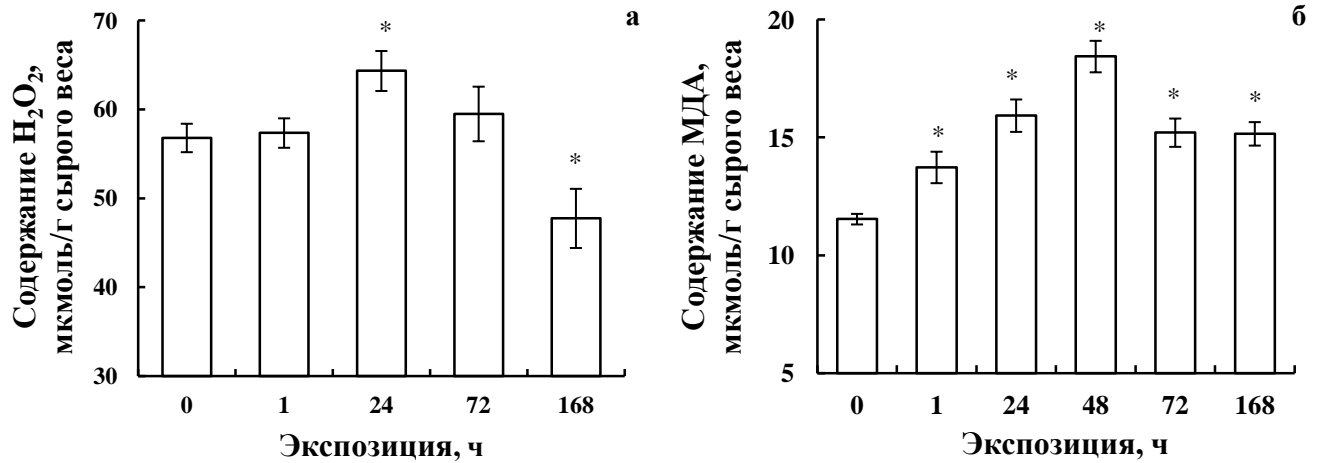


Рис. 9. Влияние температуры 4°C на содержание пероксида водорода (а) и МДА (б) в листьях пшеницы.

При этом накопление H₂O₂ отмечено через 1 сут, тогда как уровень МДА в листьях возрастал уже через 1 ч (рис. 9, а, б). Отсутствие накопления пероксида водорода в начальный период (1 ч) действия низкой температуры, вероятно, было связано с эффективной работой пероксид-утилизирующих ферментов, а некоторое повышение уровня ПОЛ было вызвано увеличением уровня других АФК. К концу закаливания (168 ч) обнаружено снижение содержания H₂O₂ и МДА в клетках пшеницы, а соответственно, и уровня окислительного стресса. Причем, содержание H₂O₂ на 7 сут холодового воздействия было даже ниже исходного уровня на 16% (рис. 9, а). Отметим, что отсутствие повышения интенсивности окислительного стресса в процессе холодового закаливания ранее показано другими исследователями на холодостойких растениях арабидопсиса, картофеля и пшеницы (Синькевич и др., 2011, 2016; Грабельных и др., 2014а).

Одним из основных отличий в реакции холодостойких и теплолюбивых растений на действие низких положительных температур является то, что у первых в этом случае за счет эффективной работы АОС не развивается выраженный окислительный стресс и отсутствуют необратимые нарушения структуры клеточных мембран (Лукаткин, 2002). Напротив, у теплолюбивых видов обнаружено быстрое повышение уровня ПОЛ, коррелирующее с увеличением проницаемости мембран (Лукаткин, 2002). Так, при охлаждении (2–3°C) растений кукурузы и огурца уже через 1 ч отмечено повышение содержания общих перекисей, МДА и выхода электролитов, а с увеличением продолжительности воздействия величина этих показателей возрастала.

В наших экспериментах выявлена значительная разница между содержанием пероксида водорода и МДА в листьях огурца при действии закаливающей (12°C) и повреждающей (4°C) температуры. Так, температура 12°C вызывала увеличение содержания H_2O_2 только через 1 сут, в то время как при 4°C уже через 5 ч ее уровень повышался на 35% (рис. 10, а). К концу опыта (72 ч) содержание H_2O_2 при 12°C повысилось относительно исходного уровня на 55%, тогда как при 4°C – на 340% (рис. 10, а). Избыточное накопление H_2O_2 опасно для клеток в связи с тем, что из-за относительно невысокой реакционной способности, стабильности и отсутствия заряда пероксид может проникать через мембраны и транспортироваться на значительные расстояния, а также служить источником более токсичных АФК (Колупаев, Карпец, 2010; Ткачук и др., 2012; Reczek, Chandel, 2015). Усиленное накопление H_2O_2 при 4°C, по-видимому, приводило к повышению интенсивности ПОЛ, о чем свидетельствует значительное увеличение содержания МДА в клетках огурца, которое на 3 сут опыта составило примерно 370% относительно исходного уровня (рис. 10, б).

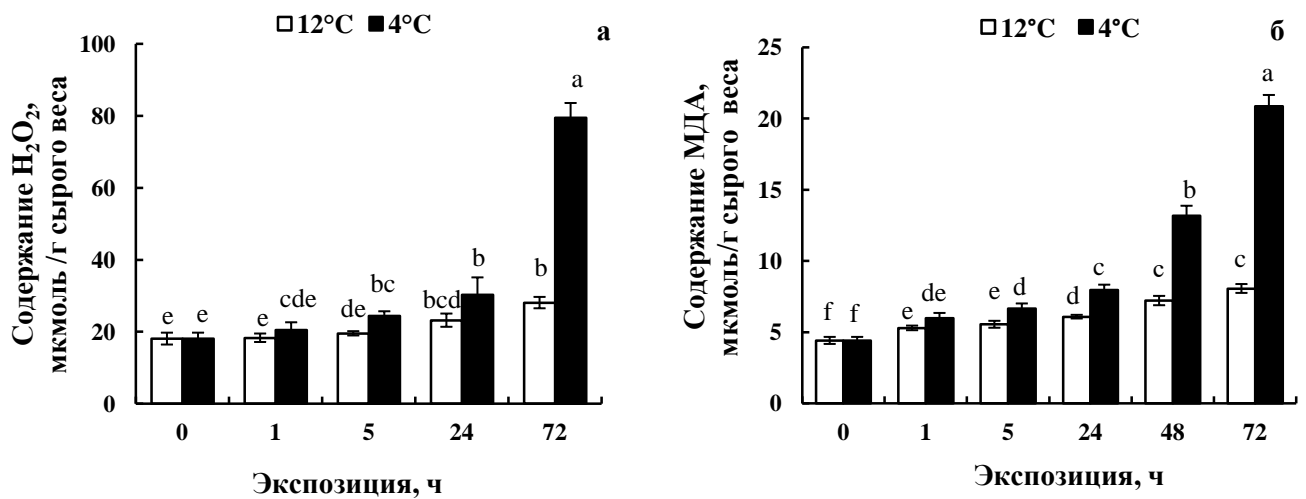


Рис. 10. Влияние температур 12 и 4°C на содержание пероксида водорода (а) и МДА (б) в листьях огурца.

Таким образом, с увеличением продолжительности действия температуры 12°C в листьях огурца не происходило значительного накопления (по сравнению с 4°C) H_2O_2 и МДА, а, следовательно, нарушения целостности клеточных мембран. В пользу этого указывает снижение выхода электролитов и величины КП при действии температуры 12°C (рис. 7, а, б). Коэффициенты корреляции между выходом электролитов и содержанием пероксида водорода и МДА составили $-0,36$ и $-0,28$, соответственно. В

отличие от этого, резкое повышение уровня пероксида водорода и МДА, а также существенное увеличение выхода электролитов и величины КП к концу действия температуры 4°C указывает на интенсивное развитие окислительного стресса в клетках листьев. Это, очевидно, явилось одной из причин повреждения клеточных мембран, в результате которого они утрачивали избирательную проницаемость, о чем свидетельствует высокая корреляция между выходом электролитов и содержанием пероксида водорода и МДА при 4°C ($r=0,93$ и $0,89$, соответственно).

3.1.4. Активность антиоксидантных ферментов

3.1.4.1. Супероксиддисмутаза

СОД играет важную роль в защите клеток растений от АФК, она обнаружена практически во всех компартментах клетки, где осуществляет дисмутацию реакционно активного супероксидного анион-радикала до более стабильного пероксида водорода (Blokhina et al., 2003; Gill, Tuteja, 2010; Ван и др., 2016). Влияние низких температур на активность СОД неоднозначно и зависит от вида растений, сортовых различий, возраста и стадии их развития, а также от интенсивности и продолжительности стрессового воздействия. Так, охлаждение (2°C) ячменя в течение 1 сут повышало активность СОД (Радюк и др., 2009), тогда как при такой же температуре у табака активность фермента уже через 30 мин снижалась (Попов и др., 2006). У арабидопсиса активность СОД повышалась на 3 сут действия температуры 2°C и затем снижалась (Синькевич и др., 2016), а у озимой пшеницы – заметно уменьшалась при кратковременном действии (2–6 ч) отрицательной температуры (-9 °C) (Загоскина и др., 2011).

В нашей работе установлено, что действие закаливающей температуры (4°C) уже через 1 ч приводит к повышению активности СОД в листьях пшеницы (рис. 11, а). С увеличением продолжительности закаливания активность СОД продолжала возрастать, достигая максимума через 168 ч. Нами также выявлена высокая положительная корреляция ($r=0,99$) между активностью СОД и уровнем холодоустойчивости.

Наряду с повышением активности СОД в листьях проростков в течение всего процесса закаливания происходило накопление транскриптов генов *TaFeSOD* и *TaMnSOD*, кодирующих железо-содержащую и марганец-содержащую изоформы фермента (рис. 11, б). При этом выявлены высокие значения корреляционных коэффициентов между активностью СОД и содержанием транскриптов генов *TaFeSOD* и

TaMnSOD ($r=0,77$ и $0,92$, соответственно). Важно отметить, что уровень мРНК гена *TaFeSOD* в условиях действия низкой температуры был выше, чем *TaMnSOD* (рис. 11, б). Вероятно, это связано с разным вкладом кодируемых этими генами изоформ фермента в общую активность СОД. Поскольку Fe-СОД, главным образом, локализована в хлоропластах (Бараненко, 2006), большее накопление транскриптов ее гена может быть обусловлено необходимостью активизации данной изоформы для защиты от окислительных повреждений одного из главных источников АФК – хлоропластов. Обнаруженное накопление транскриптов гена, кодирующего Mn-СОД, в листьях пшеницы при действии низкой температуры не менее важно, поскольку предполагается, что эта изоформа СОД участвует в защите ДНК митохондрий от негативного действия АФК (Катышев и др., 2013).

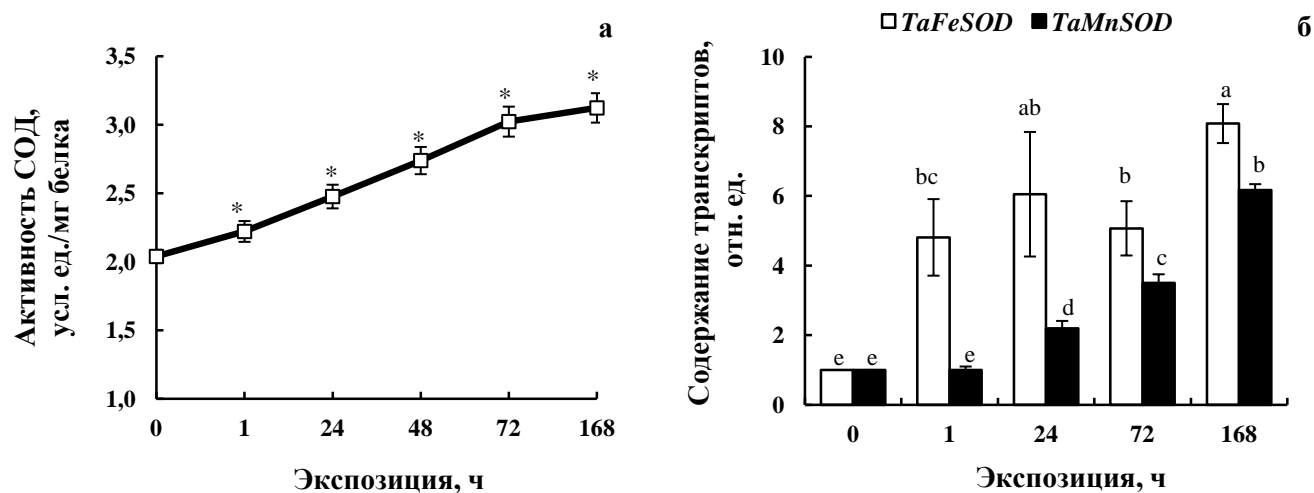


Рис. 11. Влияние температуры 4°C на общую активность СОД (а) и содержание транскриптов генов *TaFeSOD* и *TaMnSOD* (б) в листьях пшеницы.

Наше предположение подтверждается результатами исследований других авторов, в которых показано, что у растений картофеля при 22°C и во время закаливания при 5°C Fe-содержащие изоформы СОД имели высокую активность, что также связывают с необходимостью защиты клетки от генерации АФК при активном функционировании ЭТЦ хлоропластов (Нарайкина, 2017).

В настоящее время существуют представления о том, что чувствительные к низким температурам виды растений характеризуются более низкой активностью антиоксидантных ферментов по сравнению с устойчивыми (Wise, Naylor, 1987a; Лукаткин, 2002; Синькевич и др., 2011; Чупахина и др., 2011). Однако имеющиеся в литературе сведения в отношении теплолюбивых растений противоречивы. Так,

например, при температуре 2°C активность цитозольной СОД в листьях кукурузы, огурца и проса снижалась в 2–6 раз в зависимости от вида растения (Лукаткин, 2002). В листьях томата при температуре 10°C активность фермента снижалась в 1,5 раза, а при 3°C – в 2–3 раза по сравнению с контролем (22°C) (Колмыкова и др., 2012). В то же время, при действии температур 2,5, 5, 8, 10°C было отмечено повышение активности СОД у растений огурца (Kang, Saltveit, 2002; Fariduddin et al., 2011; Dong et al., 2014) и кукурузы (Kang, Saltveit, 2002), а при 6–7°C – у табака (Cui et al., 2013).

Результаты наших исследований подтверждают, что холодочувствительные растения огурца имеют более низкую активность СОД по сравнению с устойчивыми растениями пшеницы. Так, если конститутивная активность СОД у растений пшеницы составляла 2,04 усл. ед./мг белка (рис. 11, а), то у огурца – 1,50 усл. ед./мг белка (рис. 12). К концу холодового закаливания (168 и 72 ч – для пшеницы и огурца, соответственно) у пшеницы активность СОД повысилась до 3,12 усл. ед./мг белка (на 53%), а огурца до – 2,20 усл. ед./мг белка (на 47%).

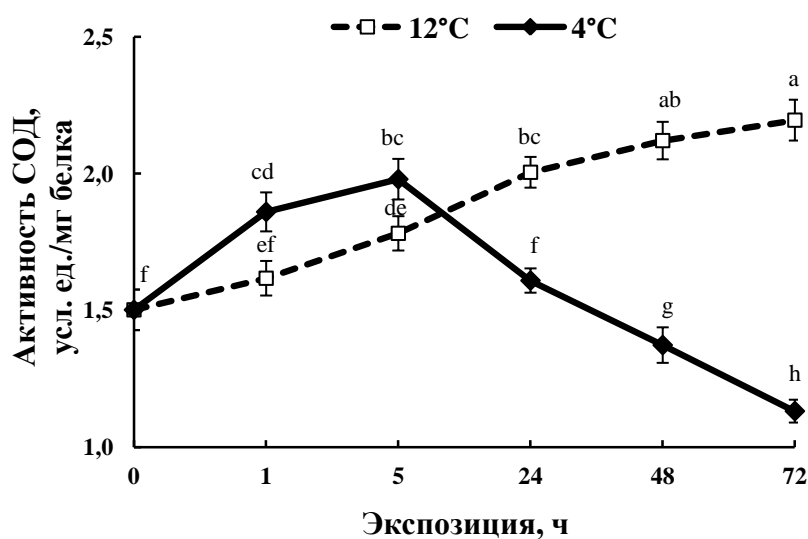


Рис. 12. Влияние температур 12 и 4°C на общую активность СОД в листьях огурца.

В наших опытах выявлена также разная реакция СОД в листьях огурца в зависимости от интенсивности и продолжительности холодового воздействия. В частности, при закалывающей температуре 12°C активность СОД в листьях повышалась через 5 ч и в дальнейшем продолжала увеличиваться, достигая максимума на 3 сут (рис. 12). В условиях температуры 4°C активность СОД увеличивалась уже через 1 ч и в начальный период (1–5 ч) воздействия была выше, чем при 12°C, что, вероятно, обусловлено бóльшим содержанием супероксидного радикала (рис. 12). Однако более

продолжительное действие (48 и 72 ч) температуры 4°C приводило к снижению (относительно исходного уровня на 9 и 25%, соответственно) ее активности (рис. 12).

Повышение активности СОД может осуществляться за счет активации ее латентных форм или в результате синтеза новых молекул фермента (Бараненко, 2006). Так, например, активизация СОД у растений сои, капусты, нута и розмарина при действии мышьяка (Farooq et al., 2016), никеля (Sirhindi et al., 2016) и засоления (Rasool et al., 2013; El-Esawi et al., 2017) была обусловлена накоплением транскриптов кодирующих ее генов. В условиях низких температур (5 и 8°C) также выявлено повышение экспрессии генов, кодирующих СОД, и увеличение ее активности у растений огурца (Dong et al., 2014) и в плодах манго (Junmatong et al., 2015). Это подтверждается результатами наших исследований. При 12°C в листьях огурца в течение всего периода охлаждения происходило накопление транскриптов генов *CsCu/ZnSOD* (рис. 13, а) и *CsMnSOD* (рис. 13, б), кодирующих медь/цинк-содержащую и марганец-содержащую изоформы СОД. Коэффициенты корреляции между активностью фермента и содержанием транскриптов генов *CsCu/ZnSOD* и *CsMnSOD* были довольно высокие ($r=0,97$), что может указывать на то, что повышение активности СОД при 12°C было связано, в том числе, и с синтезом новых молекул фермента.

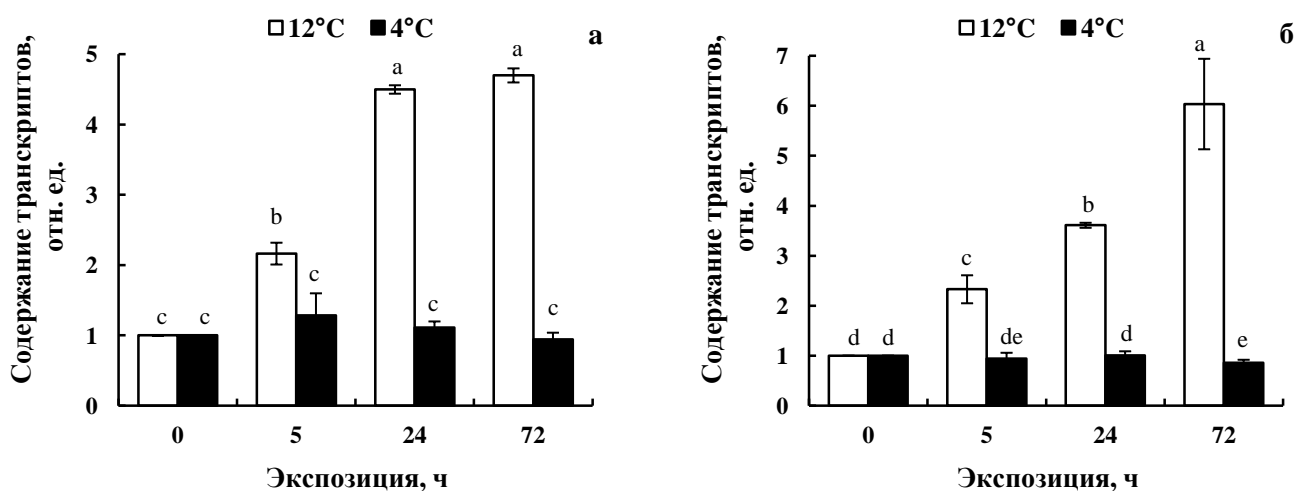


Рис. 13. Влияние температур 12 и 4°C на содержание транскриптов генов *CsCu/ZnSOD* (а) и *CsMnSOD* (б) в листьях огурца.

В отличие от этого, при действии температуры 4°C уровень транскриптов гена *CsCu/ZnSOD* не изменялся (рис. 13, а), а *CsMnSOD* – немного снижался (рис. 13, б), что указывает на то, что синтеза новых молекул СОД в данных условиях не происходило. Следовательно, отмеченное ранее (рис. 12) повышение активности СОД в начальный

период (1–5 ч) действия температуры 4°C, вероятно, происходило за счет активизации уже существующих в клетках молекул фермента. С увеличением продолжительности воздействия, очевидно, происходило истощение пула фермента при его усиленном расходовании на утилизацию образующихся супероксидных радикалов. В результате этого, а также из-за отсутствия синтеза новых молекул – активность СОД постепенно снижалась (рис. 12). Уменьшение активности фермента могло быть вызвано также и деградацией его молекул. Например, известно, что OH^\bullet и H_2O_2 способны инактивировать СОД (Бараненко, 2006). Так, H_2O_2 может восстанавливать металл активного центра Cu/Zn-СОД, который при взаимодействии с новой молекулой H_2O_2 образует радикал, вызывающий окислительную модификацию аминокислотных последовательностей в активном центре СОД и его инактивацию (Бараненко, 2006). Нами выше представлены данные о значительном накоплении H_2O_2 в листьях огурца при температуре 4°C (рис. 10, а), что, вероятно, и послужило причиной повреждения молекул СОД и привело к снижению ее активности. Отметим также, что выявленные нами закономерности подтверждаются исследованиями других авторов. В частности, действие низкой температуры (6/3°C) на растения огурца приводило к значительному снижению (примерно в 2 раза относительно исходного уровня) активности СОД, повышению содержания H_2O_2 и уровня МДА (Feng et al., 2003).

3.1.4.2. Каталаза

В утилизации образующегося в клетках растений пероксида водорода активно участвует КАТ. Важно, что КАТ утилизирует пероксид водорода энергосберегающим образом, что способствует сохранению восстановленных эквивалентов и энергии в клетках (Scandalios et al., 1997; Нарайкина, 2017). На сегодняшний день существуют представления о сигнальной роли H_2O_2 в ростовых, морфогенетических и адаптивных реакциях растений (Kuzniak, Urbanek, 2000; Тарчевский, 2002; Demidchik, 2015). В то же время, избыточное накопление этой АФК опасно для клеток растений из-за ее продолжительного (по сравнению с другими АФК) времени жизни и возможности проникновения через биомембраны клетки (Reczek, Chandel, 2015).

В ходе наших исследований установлено, что температура 4°C вызывает активизацию КАТ в листьях пшеницы. Активность фермента повышалась в течение первых 2 сут действия низкой температуры, а в дальнейшем – снижалась (рис. 14, а).

Увеличение активности КАТ только через 24 ч и ее уменьшение к концу закаливания, вероятно, было связано с небольшим содержанием ее субстрата (H_2O_2). КАТ обладают низким сродством к пероксиду водорода и активизируются лишь при его высоком содержании (Willekens, 1997; Гарифзянов и др., 2011). Ранее нами показано, что уровень пероксида в листьях пшеницы повышался только через 24 ч и к концу опыта снижался (рис. 9, а). Выявленная зависимость между содержанием H_2O_2 и активностью КАТ подтверждается высокой корреляцией между этими показателями ($r=0,88$).

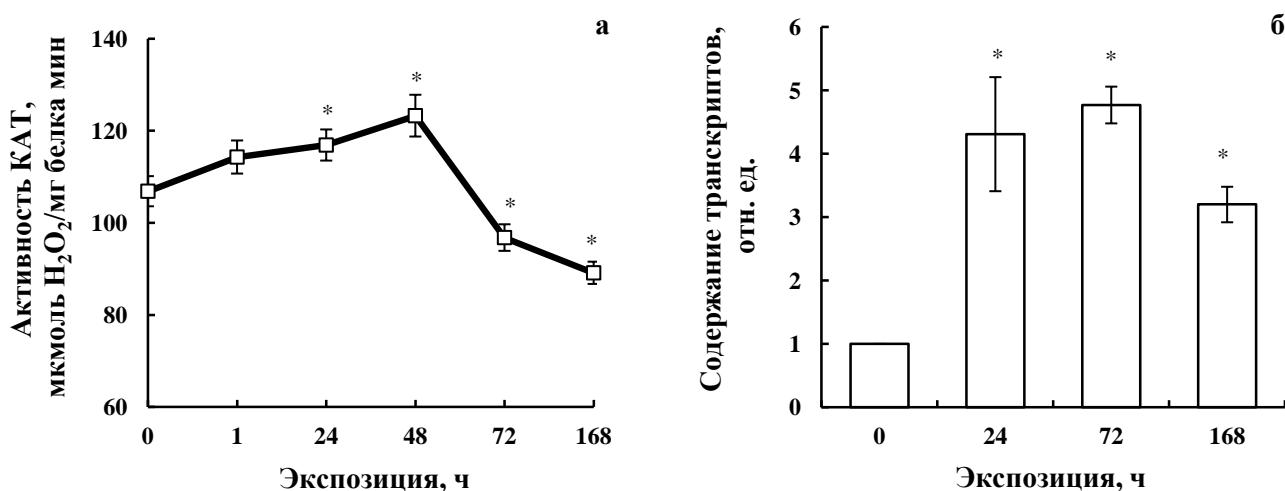


Рис. 14. Влияние температуры $4^{\circ}C$ на активность КАТ (а) и содержание транскриптов гена *TaCAT* (б) в листьях пшеницы.

Отметим, что в целом наши данные согласуются с результатами других авторов, которыми обнаружена активизация КАТ в условиях действия низких температур у некоторых морозостойких и холодостойких растений – ржи (Колупаев и др., 2015), пшеницы (Джавадиан и др., 2010; Колупаев и др., 2015), ячменя (Радюк и др., 2009) и картофеля (Синькевич и др., 2011; Нарайкина, 2017). Причем, в исследовании Нарайкиной (2017) также показано, что динамика активности КАТ соответствовала изменениям уровня H_2O_2 (первоначальное повышение и последующее снижение).

Повышение активности КАТ в стрессовых условиях может быть обусловлено увеличением экспрессии кодирующих ее генов. В частности, засоление (Rasool et al., 2013), обработка растений мышьяком (Faroq et al., 2016) и никелем (Sirhindi et al., 2016) вызывала накопление мРНК гена *Cat* и увеличение активности КАТ. В результате наших исследований также показано, что в условиях низкой температуры в листьях пшеницы наряду с повышением активности КАТ происходило увеличение мРНК гена

TaCAT (рис. 14, б). При этом некоторое снижение уровня транскриптов гена *TaCAT* происходило только на 7 сут, тогда как активность КАТ уже через 3 сут уменьшалась (рис. 14, а, б). Вероятно, накопление мРНК гена *TaCAT* было направлено на синтез новых молекул КАТ для поддержания ее активности. Отметим также, что снижение активности КАТ в листьях при действии низкой температуры и в ее последствии может быть связано с возрастными изменениями растений (Радюк и др., 2009).

В семядольных листьях огурца при низких температурах (12 и 4°C) нами также обнаружена активизация КАТ (рис. 15, а) и усиление экспрессии ее гена (рис. 15, б). Интересно, что конститутивная активность КАТ у растений огурца (142,4 мкмоль $\text{H}_2\text{O}_2/\text{мг}$ белка мин, рис. 15, а) была выше, чем у растений пшеницы (106,8 мкмоль $\text{H}_2\text{O}_2/\text{мг}$ белка мин, рис. 14, а).

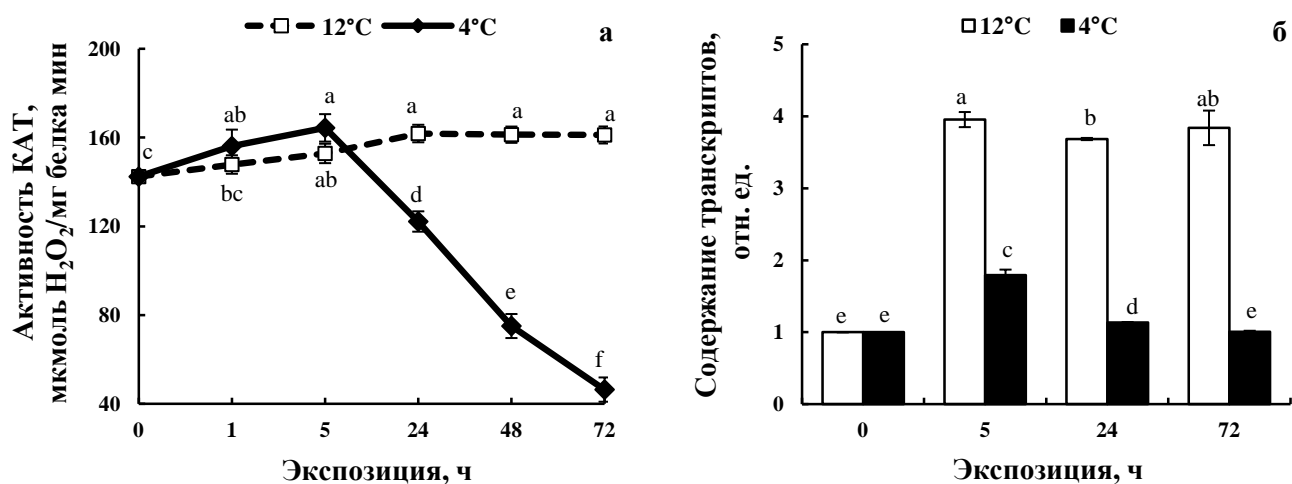


Рис. 15. Влияние температур 12 и 4°C на активность КАТ (а) и содержание транскриптов гена *CsCAT* (б) в листьях огурца.

При температуре 12°C активность фермента (рис. 15, а) и содержание транскриптов гена *CsCAT* (рис. 15, б) повышались через 5 ч, а в дальнейшем (24–72 ч) оставались на достигнутом уровне. Содержание субстрата КАТ (H_2O_2) в семядольных листьях растений к концу закаливания также не изменялось (рис. 10, а), что, вероятно и обуславливало отсутствие дальнейшего повышения активности фермента и синтеза ее новых молекул. Корреляция между активностью КАТ и изменением уровня мРНК гена *CsCAT* и пероксида водорода была достаточно высокой ($r=0,86$ и $0,85$, соответственно).

В начальный период (1–5 ч) действия температуры 4°C нами также обнаружено увеличение активности КАТ (рис. 15, а) и накопление транскриптов ее гена (рис. 15, б) в листьях огурца. Однако уже через 24 ч активность фермента начинала уменьшаться и к

концу опыта была значительно (в 3 раза) ниже исходного уровня (рис. 15, а). Содержание мРНК гена *CsCAT* также снижалось через 24 ч и в последующем не изменялось (рис. 15, б). Резкое уменьшение активности КАТ, по-видимому, и вызывало описанное выше накопление пероксида водорода (рис. 10, а), поскольку между этими показателями существует высокая отрицательная корреляция ($r=-0,96$). Отметим также, что полученные нами результаты согласуются с литературными данными. В частности, охлаждение (5°C) плодов манго приводило к первоначальному увеличению активности КАТ и содержания мРНК гена *Cat*, однако затем эти показатели снижались, что вызывало значительное повышение уровня H_2O_2 (Junmatong et al., 2015). Уменьшение мРНК гена, кодирующего КАТ, обнаружено и в плодах томата при продолжительном действии температуры 5°C (Ding et al., 2002). Отметим, что снижение активности КАТ при охлаждении отмечено и в листьях растений огурца (Лукаткин, 2002; Feng et al., 2003), кукурузы (Лукаткин, 2002; Ahmad et al., 2014) и томата (Колмыкова и др., 2015).

Таким образом, характер изменения активности КАТ в листьях растений пшеницы и огурца при действии закаливающих и повреждающих температур различается. В первом случае происходит постепенное повышение (пшеница, огурец) с последующим снижением (пшеница), тогда как во втором случае активность КАТ первоначально увеличивается, а в дальнейшем значительно уменьшается (огурец).

3.1.4.3. Пероксидаза

Поскольку КАТ локализована, главным образом, в пероксисомах и глиоксисомах (Willekens et al., 1995; Willekens, 1997) и обладает низким сродством к пероксиду водорода (Willekens, 1997) – существует необходимость функционирования других пероксид-утилизирующих ферментов. Пероксидазы отличаются высоким сродством к H_2O_2 и участвуют в его утилизации в органеллах растительной клетки, которые являются основными источниками АФК – хлоропластах и митохондриях, а также в цитоплазме, вакуоли, клеточной стенке (Passardi et al., 2005; Sharma et al., 2012).

В связи с этим, нами было проведено исследование влияния низкой закаливающей температуры (4°C) на активность ГВПО в листьях пшеницы. Показано, что активность ГВПО, в отличие от КАТ, повышается уже через 1 ч (примерно на 16%) от начала действия температуры (рис. 16). Вероятно, это было обусловлено небольшим содержанием пероксида водорода в листьях пшеницы в начальный (1 ч) период

действия низкой температуры. Как известно, ПО обладают высоким средством к H_2O_2 и способны нейтрализовывать пероксид водорода даже при его низком уровне в клетках (Полесская, 2007).

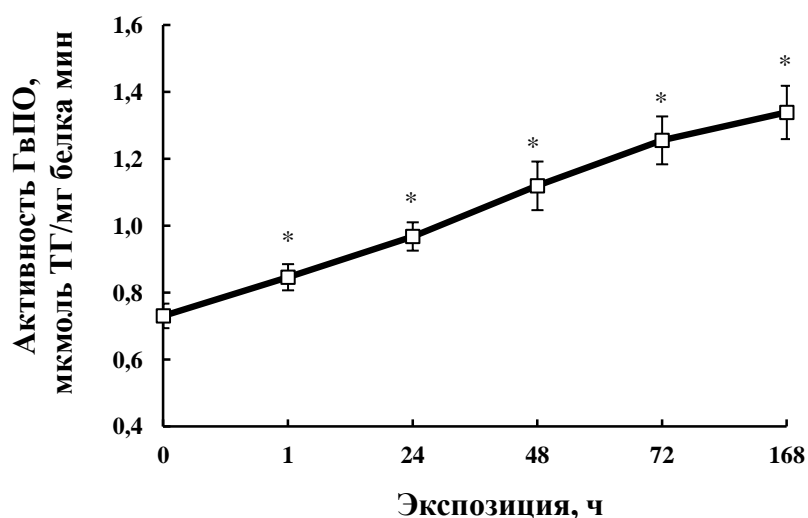


Рис. 16. Влияние температуры 4°C на активность ГвПО в листьях пшеницы.

Примечание. ТГ – тетрагваякол.

С увеличением продолжительности низкотемпературного закаливания активность ГвПО в листьях пшеницы продолжала расти, достигая максимума на 7 сут (рис. 16). Отметим, что к концу закаливания (3–7 сут) образующийся пероксид водорода, главным образом, утилизировался за счет ГвПО, поскольку активность КАТ снижалась. Таким образом, совокупность полученных данных и обнаруженная нами высокая корреляция между активностью ГвПО и холодоустойчивостью ($r=0,99$) позволяет заключить, что активизация этого фермента обеспечивает нейтрализацию H_2O_2 в течение всего процесса закаливания и, тем самым, обеспечивает повышение устойчивости растений.

О важной роли ГвПО в механизмах повышения устойчивости растений к низким температурам сообщалось ранее другими авторами (Колупаев и др., 2015). Так, конститутивная морозоустойчивость ржи была обусловлена высоким содержанием сахаров, пролина и повышенной активностью ГвПО, что способствовало увеличению устойчивости к окислительным повреждениям, вызванным действием низкой отрицательной температуры. Отметим, что данные других авторов также свидетельствуют о том, что в условиях низких температур вклад ПО в детоксикацию H_2O_2 является определяющим. Так, при низкой температуры 2°C активность ГвПО увеличивалась в течение всего опыта, тогда как активность КАТ или не изменялась (у

арабидопсиса) или снижалась (у картофеля) (Синькевич и др., 2011, 2016). У яровой пшеницы (с. Керба) активность АПО повышалась уже через 30 мин от начала действия низкой температуры (4–5°C), а активность КАТ – не изменялась (Абдрахимова и др., 2011). Активность КАТ в листьях картофеля к концу холодового закаливания (5°C) снижалась, тогда как активность ГвПО оставалась на повышенном по сравнению с исходным уровне (Нарайкина, 2017).

В ходе наших исследований у растений огурца, также как и у пшеницы, выявлено повышение активности ГвПО уже через 1 ч от начала действия низкой закалывающей температуры (12°C). В дальнейшем она продолжала увеличиваться и достигала максимального значения на 3 сут (рис. 17).

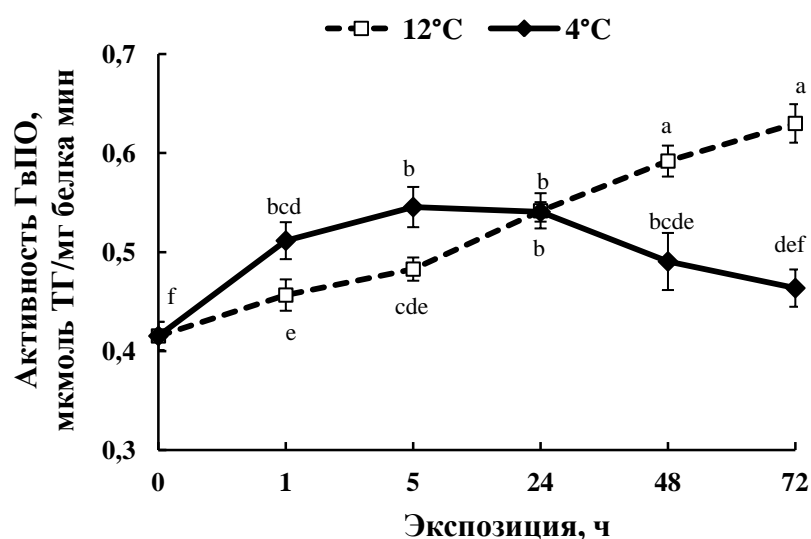


Рис. 17. Влияние температур 12 и 4°C на активность ГвПО в листьях огурца.

Примечание. ТГ – тетрагваякол.

Увеличение активности ГвПО в листьях огурца также обнаружено в начальный период (1–5 ч) действия повреждающей температуры (4°C) (рис. 17). Отметим, что в указанный промежуток времени активность ГвПО при 4°C была выше, чем при 12°C, что, возможно, связано с более высоким уровнем H_2O_2 в листьях (рис. 10, а). Однако через 24 ч происходило некоторое снижение активности ГвПО (рис. 17). Важно, что, в отличие от СОД и КАТ, активность которых на 3 сут опыта была значительно ниже (в 1,3 и 3 раза, соответственно) исходного уровня – активность ГвПО снижалась до исходных значений. Отметим, что полученные нами результаты согласуются с литературными данными. Так, например, в отличие от активности СОД и КАТ в листьях

огурца, которые снижались уже через 1 ч от начала действия температуры 2°C и к концу опыта (через 24 ч) были в 1,5 и 1,8 раза ниже исходного уровня – активность АПО в сходных условиях уменьшалась только в первый час охлаждения, а в дальнейшем даже повышалась (Лукаткин, 2002), что, вероятно, было необходимо, учитывая полифункциональность АПО (Foyer, Noctor, 2015).

Важно также отметить, что как и в случае с СОД, конститутивная активность ГвПО у холодоустойчивого вида была выше по сравнению с теплолюбивым (рис. 16; рис. 17). При холодном закаливании ГвПО также в большей степени активизировалась в листьях пшеницы. Например, через 1 ч действия низкой температуры активность фермента в листьях пшеницы увеличилась на 16%, тогда как у огурца – на 10%. К концу воздействия (7 и 3 сут – для пшеницы и огурца, соответственно) активность ГвПО у пшеницы превышала исходный уровень в 1,8 раза, а у растений огурца – в 1,5 раза.

3.1.5. Содержание пролина

Наряду с антиоксидантными ферментами в защите клеток растений от АФК участвуют неферментативные соединения, в том числе, многофункциональный стрессовый метаболит – свободный пролин. Его накопление в клетках является неспецифической защитной реакцией растений на действие различных стресс-факторов, в том числе и низких температур (Hare et al., 1998; Verbruggen, Hermans, 2008; Шевякова и др., 2009; Джавадиан и др., 2010) и обусловлено его мембранопротекторной, осморегуляторной, шаперонной и антиоксидантной функциями (Кузнецов, 2009; Szabados, Savoure, 2009; Колупаев, Карпец, 2010; Kavi Kishor et al., 2015).

В связи с этим, нами было изучено влияние закалывающей температуры (4°C) на содержание свободного пролина и накопление транскриптов генов *TaP5CS* и *TaP5CR*, кодирующих ферменты его синтеза, в листьях пшеницы. Установлено, что как кратковременное (1 ч), так и продолжительное (24–168 ч) закаливание вызывает повышение уровня пролина в листьях (рис. 18, а). Максимальное содержание пролина, которое превышало исходный уровень примерно в 1,8 раза обнаружено через 168 ч (рис. 18, а). Наряду с этим, в течение всего периода действия низкой температуры происходило увеличение мРНК гена *TaP5CS*, кодирующего ключевой фермент синтеза пролина по глутаматному пути – П5КС (рис. 18, б). Отметим, что между содержанием пролина и уровнем мРНК гена *TaP5CS* выявлена высокая корреляция ($r=0,89$).

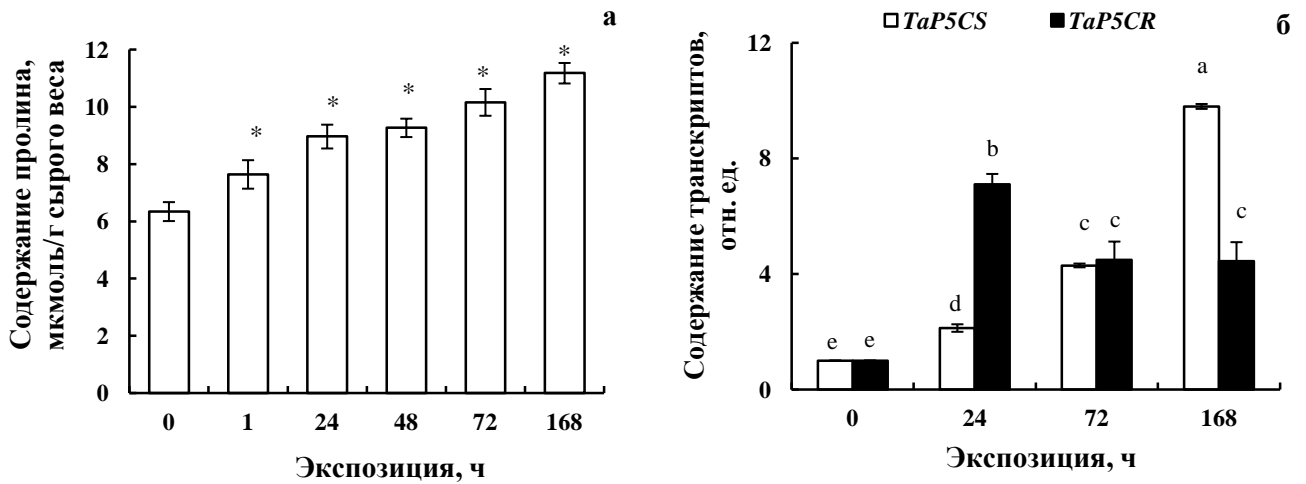


Рис. 18. Влияние температуры 4°C на содержание свободного пролина (а) и содержание транскриптов генов *TaP5CS* (б) и *TaP5CR* (б) в листьях пшеницы.

Кроме того, через 1 сут действия низкой температуры отмечено значительное накопление транскриптов гена *TaP5CR*, кодирующего фермент П5КР, который катализирует вторую стадию синтеза пролина (рис. 18, б). В дальнейшем, содержание мРНК этого гена несколько снижалось, но все равно значительно превышало исходный уровень. Выявленное нами повышение содержания мРНК генов ферментов синтеза пролина (*TaP5CS* и *TaP5CR*) наряду с его накоплением в условиях действия низкой температуры может свидетельствовать о том, что увеличение уровня пролина было обусловлено синтезом его новых молекул.

Отметим, что полученные другими авторами данные также указывают на важную роль свободного пролина в процессе холодовой адаптации. Так, действие температуры 4°C приводило к накоплению пролина в листьях пшеницы, более выраженному у озимого сорта (Norstar) по сравнению с яровым (Kohdasht) (Джавадиан и др., 2010). У проростков овса увеличение уровня пролина способствовало их адаптации к низкой температуре (1°C) (Liu et al., 2013b). Трансформанты табака с повышенной экспрессией гена, кодирующего П5КС, отличались высоким содержанием пролина и устойчивостью к низкой положительной (2°C) и отрицательной (-2°C) температуре (Konstantinova et al., 2002). Повышение холодоустойчивости плодов томата было обусловлено увеличением экспрессии гена *OAT*, кодирующего фермент синтеза пролина – ОАТ, что приводило к повышению его активности и накоплению пролина (Zhang et al., 2012b). Аккумуляция пролина у растений бамбука (Liu et al., 2016b), а также в плодах локвы (Cao et al., 2012) и манго (Li et al., 2014a), способствующая снижению негативного действия низкой

температуры, была связана с увеличением активности ферментов его синтеза – П5КС и ОАТ (Cao et al., 2012; Li et al., 2014a; Liu et al., 2016b) и снижением активности фермента его катаболизма – ПДГ (Cao et al., 2012; Li et al., 2014a).

Кроме того, по имеющимся в литературе сведениям, пролин может участвовать в регуляции активности антиоксидантных ферментов. В частности, экзогенный пролин увеличивал активность СОД и АПО у растений *Thellungiella salsuginea* в присутствии пероксида водорода (Сошникова и др., 2013), повышал активность КАТ, АПО и ГвПО у проростков риса, подвергнутых действию засоления (Nounjan, Theerakulpisut, 2012), и поддерживал высокую активность ГТ у растений чечевицы в условиях засухи (Molla et al., 2014). Интересно, что у ряда дикорастущих растений в условиях солевого стресса между уровнем пролина и активностью СОД выявлена обратно-корреляционная зависимость: у растений с высокой пролинаккумуляционной способностью была обнаружена низкая активность СОД и наоборот (Карташов и др., 2008). В оптимальных условиях экзогенный пролин снижал активность СОД, а при действии UV-B облучения снимал ингибирующий эффект стресс-фактора на общую активность фермента (Радюкина и др., 2011). Таким образом, уменьшая уровень АФК в клетках, пролин может снижать экспрессию генов антиоксидантных ферментов и их активность, а с другой стороны, может выступать в роли шаперона, сохраняя нативную структуру антиоксидантных ферментов и поддерживая, тем самым, их активность в неблагоприятных условиях (Джавадиан и др., 2010; Колупаев и др., 2018).

В нашей работе не выявлено реципрокных отношений между уровнем свободного пролина и активностью антиоксидантных ферментов в листьях пшеницы при действии низкой температуры 4°C (табл. 7). Только в отношении КАТ выявлена отрицательная корреляция, что обусловлено снижением ее активности через 2 сут охлаждения. Однако в начальный период (1–24 ч) действия низкой температуры как содержание пролина, так и активность КАТ увеличивались. С другими антиоксидантными ферментами (СОД и ГвПО) выявлена высокая положительная корреляция (табл. 7), что свидетельствует о согласованной работе компонентов АОС в условиях низкотемпературного закаливания.

Кроме того, увеличение содержания пролина коррелировало с повышением холодоустойчивости растений (табл. 7), что свидетельствует об его участии в механизмах адаптации пшеницы к низкой температуре.

Таблица 7. Коэффициенты корреляции между содержанием пролина и холодоустойчивостью, активностью антиоксидантных ферментов у растений пшеницы, подвергнутых действию температуры 4°C

Показатель	Холодоустойчивость	Активность антиоксидантных ферментов		
		СОД	КАТ	ГВПО
Содержание пролина	0,99*	0,98*	-0,50*	0,98*

Примечание. *Здесь и далее коэффициенты корреляции статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Вовлечение пролина в повышение холодоустойчивости выявлено нами и у растений огурца. В частности, уровень пролина в клетках повышался уже через 1 ч от начала действия закаливающей (12°C) и повреждающей (4°C) температур (рис. 19).

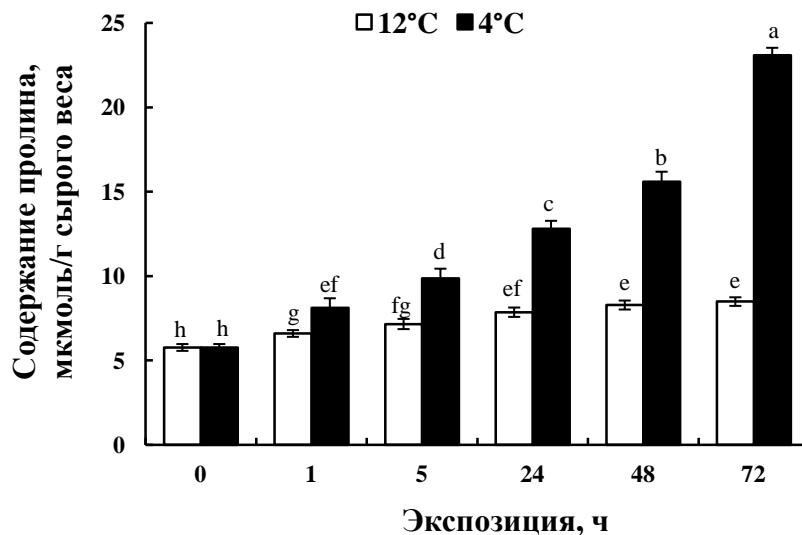


Рис. 19. Влияние температур 12 и 4°C на содержание свободного пролина в листьях огурца.

Важно отметить, что на протяжении всего эксперимента уровень пролина был значительно выше в листьях растений, подвергнутых действию низкой повреждающей температуры 4°C (рис. 19). Повышение уровня пролина в листьях в этих условиях, по нашему мнению, играет важное значение для защиты клеток растений от повреждения. Ранее нами показано, что продолжительное холодное воздействие (4°C, 3 сут) приводит к снижению оводненности листьев (табл. 6). В результате интенсивной потери воды листьями и снижения поглотительной способности корневой системой клетки листьев теряют тургор, в результате чего растения увядают и гибнут. Поскольку пролин является осмотически активным веществом и обладает способностью увеличивать

осмотическое давление клеточного сока, его накопление препятствует обезвоживанию клеток. Кроме того, пролин в данных условиях может участвовать в защите от АФК, непосредственно утилизируя АФК или выступая в качестве конечного акцептора электронов в ЭТЦ хлоропластов вместо O_2 и снижая, тем самым, их генерацию (Nage et al., 1998). Немаловажно и то, что пролин может выполнять функцию редокс-переносчика и увеличение его синтеза является частью механизма, поддерживающего редокс-потенциал клетки. Как известно, действие низких температур вызывает ингибирование работы цикла Кальвина, в результате чего происходит снижение транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов и уменьшается потребление восстановленных эквивалентов (НАДФН и АТФ) (Климов, 2008а). Использование НАДФН для синтеза пролина увеличивает соотношение НАДФ/НАДФН в клетке, что предотвращает фотоингибирование и снижает генерацию АФК в хлоропластах (Rejeb et al., 2014). Кроме того, пролин может являться источником азота и углерода, благоприятствуя росту растений при низких температурах (Hayat et al., 2012).

Таким образом, повышение содержания свободного пролина играет важную роль в защите растений огурца от низкотемпературных воздействий. Отметим, что это согласуется с результатами других исследований, в которых было обнаружено накопление пролина у растений огурца при действии низких температур (Feng et al., 2003; Fariduddin et al., 2011; Марковская и др., 2013; Cao et al., 2014).

Нами также выявлено, что при действии температуры 12°C накопление пролина коррелировало с повышением активности антиоксидантных ферментов, что, вероятно, способствовало снижению интенсивности ПОЛ и препятствовало нарушению избирательной проницаемости клеточных мембран (табл. 8). В отличие от этого, при действии повреждающей температуры (4°C) не выявлено положительной корреляции между содержанием пролина и активностью антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ и ГвПО). Учитывая снижение активности антиоксидантных ферментов с увеличением продолжительности действия температуры 4°C , можно предположить ведущую роль пролина в защите клеток растений огурца от АФК. Тем не менее, увеличения содержания пролина было недостаточно, чтобы компенсировать пониженную активность антиоксидантных ферментов, в результате чего происходило значительное повышение интенсивности окислительного стресса, нарушение структуры мембран и снижение их избирательной проницаемости (табл. 8).

Таблица 8. Коэффициенты корреляции между содержанием пролина и выходом электролитов, активностью антиоксидантных ферментов у растений огурца, подвергнутых действию температуры 12 и 4°С

	Температура 12°С	Температура 4°С
Выход электролитов	0,03	0,91*
Активность СОД	0,99*	-0,73*
Активность КАТ	0,97*	-0,90*
Активность ГВП	0,98*	0,06

Немаловажен и тот факт, что, согласно имеющимся в литературе данным, значительное накопление пролина (и П5К) может оказывать токсическое действие на растения (Verbruggen, Hermans, 2008). Кроме того, значительное повышение содержания пролина может быть обусловлено распадом белков и/или ингибированием их синтеза (Feng et al., 2003). Соответственно, нельзя исключить, что повышение уровня пролина в листьях огурца в условиях повреждающей температуры могло оказывать негативное действие на растения и приводить к снижению их устойчивости. Однако, для подтверждения данного предположения необходимы дальнейшие исследования.

Таким образом, проведенное исследование влияния низких температур на реакцию растений, контрастных по холодоустойчивости (пшеница и огурец), показало ее зависимость от интенсивности и продолжительности воздействия. Так, закаливающие температуры вызывали временное торможение ростовых процессов, которое сменялось их возобновлением, и приводили к формированию холодоустойчивости. Напротив, действие повреждающей температуры вызывало необратимое подавление роста, нарушение проницаемости мембран и снижение устойчивости растений. Важную роль в формировании устойчивости растений к низким закаливающим температурам играет АОС. Об этом свидетельствует тот факт, что активизация работы АОС в течение всего процесса закаливания способствовала снижению (пшеница) или поддержанию на низком уровне (огурец) окислительного стресса. Активизация работы АОС являлась защитной реакцией растений (огурец) и на действие повреждающей температуры. Однако первоначальное повышение активности антиоксидантных ферментов сменялось их последующим снижением, что приводило к усилению интенсивности окислительного стресса и уменьшению холодоустойчивости растений.

3.2. Участие салициловой кислоты и метилжасмоната в реакциях растений пшеницы и огурца на низкотемпературные воздействия

3.2.1. Холодоустойчивость растений

К настоящему времени известно, что фитогормоны СК и жасмонаты участвуют в ответных реакциях растений на действие низких температур. При этом считается, что положительное влияние СК на растения связано с их способностью поддерживать фотосинтез (Cai et al., 2015) и ростовые процессы (Farooq et al., 2008), снижать проницаемость клеточных мембран (Janda et al., 1999), уменьшать уровень ПОЛ (Mutlu et al., 2013b), регулировать активность антиоксидантных ферментов (Kang, Saltveit, 2002) и накопление протекторных соединений (Soliman et al., 2018), а также повышать содержание апопластных белков (Tasgin et al., 2003; Mutlu et al., 2013b). Защитную роль жасмонатов связывают с их способностью оказывать протекторное действие на ультраструктуру органелл клеток (Li et al., 2012), поддерживать рост (Saydpor, Sayyari, 2016), снижать выход электролитов (Zhao et al., 2013) и уровень ПОЛ (Cao et al., 2009), регулировать антиоксидантную активность (Jin et al., 2009) и баланс фитогормонов (Hu et al., 2017), а также повышать содержание сахаров (Moradmand et al., 2015) и полиаминов (Zhang et al., 2012b). Кроме того недавно обнаружено, что СК (Aazami, Mahna, 2017; Soliman et al., 2018) и МЖ (Hu et al., 2013; Wang et al., 2016, 2018a; Таланова и др., 2018) повышают экспрессию генов, кодирующих транскрипционные факторы CBF/DREB1 и COR-белки. Однако, несмотря на накопленный к настоящему времени материал, роль СК и, в особенности жасмонатов, в механизмах повышения холодоустойчивости растений, остается не до конца исследованной.

В связи с этим, нами было изучено влияние экзогенных фитогормонов СК и МЖ на холодоустойчивость растений пшеницы при действии низкой положительной температуры. Поскольку известно, что влияние фитогормонов на устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды зависит от их концентрации (Yan et al., 2015; Chen et al., 2016), нами предварительно было изучено влияние разных концентраций СК (25–200 мкМ) и МЖ (0,1 – 100 мкМ) на холодоустойчивость проростков. Установлено, что в условиях оптимальной температуры (22°C) положительное влияние на холодоустойчивость растений пшеницы оказывала СК в концентрации 100 мкМ (рис. 20, а). При продолжительном (7 сут) действии низкой закаливающей температуры (4°C) СК в концентрациях 25 и 50 мкМ не изменяла холодоустойчивость растений по

сравнению с контролем, в концентрации 100 мкМ – вызывала ее повышение, а при увеличении концентрации до 200 мкМ – снижала ее (рис. 20, а). В связи с тем, что СК в концентрации 100 мкМ способствовала увеличению холодоустойчивости растений как в оптимальных, так и в низкотемпературных условиях – она была выбрана для проведения дальнейших исследований.

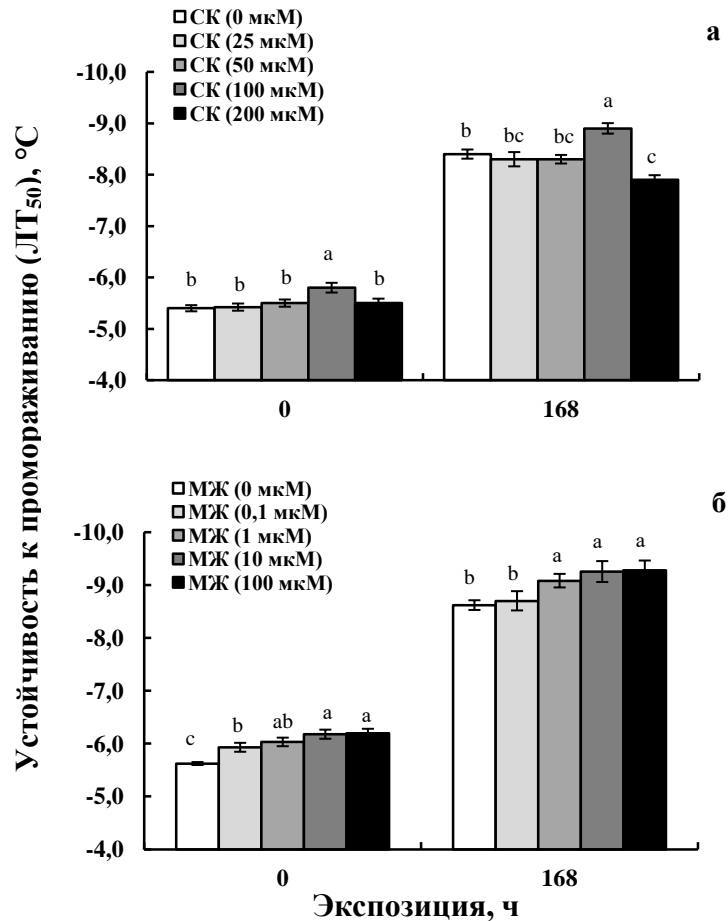


Рис. 20. Влияние СК (а) и МЖ (б) в разных концентрациях на холодоустойчивость пшеницы при действии температуры 4°C.

МЖ также оказывал положительное влияние на холодоустойчивость растений пшеницы (рис. 20, б). Так, еще до начала действия низкой температуры он во всех использованных концентрациях (0,1–100 мкМ) вызывал повышение устойчивости клеток к промораживанию (рис. 20, б). В условиях низкотемпературного закаливания (4°C) МЖ в концентрации 0,1 мкМ не оказывал влияния на холодоустойчивость проростков, тогда как в концентрациях 1, 10 и 100 мкМ – способствовал ее увеличению (рис. 20, б). Основываясь на полученных нами данных, а также на том, что жасмонаты в высоких концентрациях замедляют (Swiatek et al., 2003; Shahzad et al., 2015; Yan et al.,

2015), а в низких – стимулируют ростовые процессы (Шакирова и др., 2013а) – для дальнейших исследований нами была выбрана концентрация МЖ – 1 мкМ.

В предварительном опыте нами также было изучено влияние СК в диапазоне концентраций от 50 до 500 мкМ на проницаемость мембран клеток листьев огурца, о которой судили по выходу электролитов. Установлено, что обработка растений огурца СК в течение 1 сут в оптимальных температурных условиях (22°C) не вызывала повышение экзоосмоса электролитов, что свидетельствует о том, что она не оказывала негативного действия на растения (рис. 21). При этом СК в концентрациях 50 и 100 мкМ способствовала снижению выхода электролитов, а концентрации 200–500 мкМ не влияла на проницаемость клеточных мембран листьев огурца (рис. 21). В условиях действия низкой закаливающей температуры (12°C) СК в концентрациях 50 и 100 мкМ уменьшала экзоосмос электролитов, в концентрациях 200 и 300 мкМ вызывала его небольшое повышение, а при увеличении концентрации до 400 и 500 мкМ значительно увеличивала проницаемость мембран клеток (рис. 21).

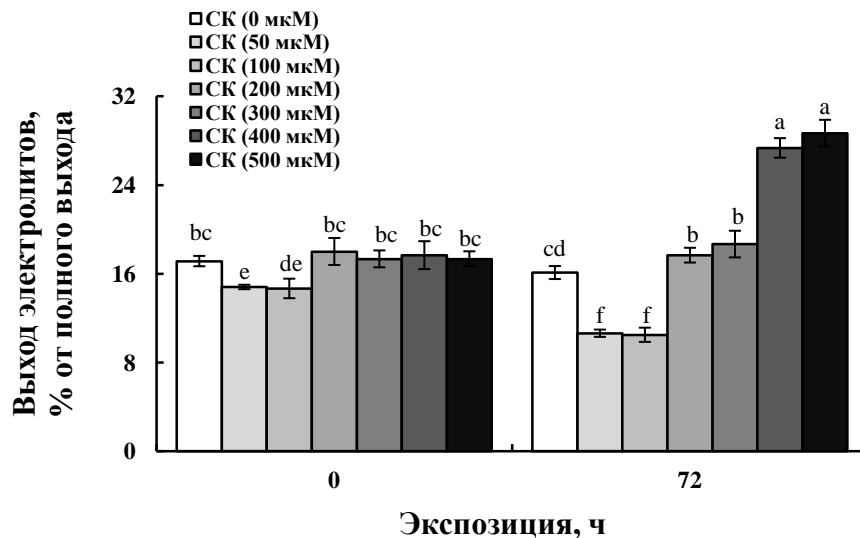


Рис. 21. Влияние СК в разных концентрациях на выход электролитов из семядольных листьев огурца при действии температуры 12°C.

Таким образом, СК в низких концентрациях (50 и 100 мкМ) повышала стабильность мембран клеток огурца в условиях низкой температуры, что проявлялось в снижении экзосмоса электролитов. Тогда как в высоких концентрациях (200–500 мкМ) СК вызывала повреждение клеточных мембран, повышая их проницаемость. Учитывая это, для последующих экспериментов нами была выбрана концентрация СК 100 мкМ.

Полученные нами результаты согласуются с данными литературы о том, что ответная реакция растений может различаться в зависимости от концентрации фитогормонов. В низких концентрациях СК и МЖ способствуют повышению устойчивости к стресс-факторам, а в высоких – приводят к ее снижению (Lee et al., 1996; Janda et al., 1999; Tasgin et al., 2003; Тарчевский и др., 2010а; Vabenko et al., 2015; Per et al., 2016). Так, СК в концентрации 0,25 мМ снижала выход электролитов и содержание МДА в листьях пшеницы и повышала антиоксидантную активность, но при увеличении концентрации до 2,5 мМ вызывала снижение активности ферментов, увеличение уровня ПОЛ и выхода электролитов (Chen et al., 2016). МЖ в низкой концентрации (0,1 мкМ) снижал поступление кадмия в корни паслена, тогда как при концентрации 1000 мкМ этот протекторный эффект не был выявлен, кроме того, значительно повышалось содержание МДА в листьях (Yan et al., 2015).

В дальнейшем нами было изучено влияние СК и МЖ в выбранных концентрациях на холодоустойчивость растений пшеницы и огурца при низкотемпературных воздействиях, различающихся по продолжительности и интенсивности. Показано, что предобработка пшеницы СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) за 1 сут до начала действия низкой температуры повышает устойчивость клеток к промораживанию (рис. 22).

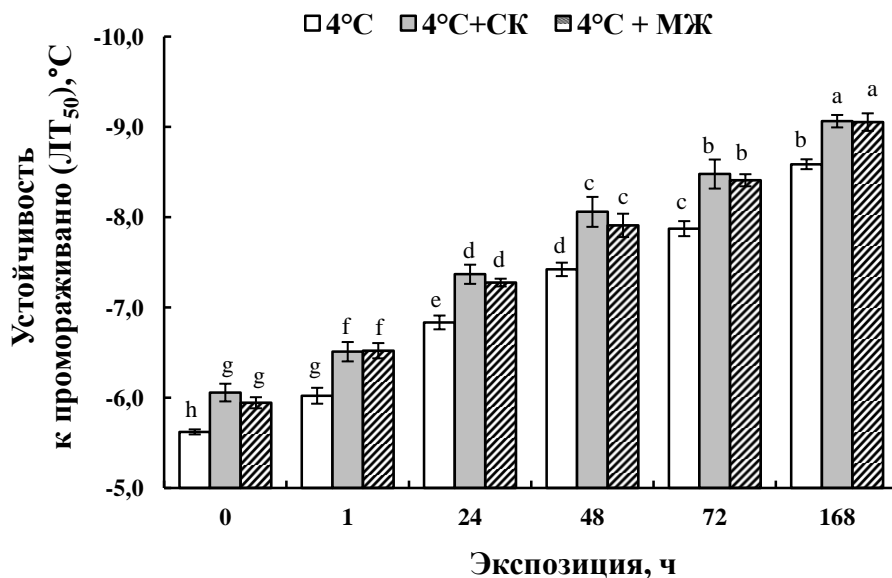


Рис. 22. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на устойчивость клеток пшеницы к промораживанию при действии температуры 4°C.

Вероятно, это связано с тем, что СК и МЖ уже в оптимальных температурных условиях (при 22°C) активизируют адаптивные механизмы, которые способствуют

увеличению холодоустойчивости растений. В дальнейшем, при действии низкой закаливающей температуры (4°C) устойчивость обработанных СК и МЖ растений продолжала возрастать и была заметно выше по сравнению с устойчивостью необработанных проростков в течение всего периода охлаждения (рис. 22).

Следует отметить, что участие СК и МЖ в формировании устойчивости растений к низким температурам ранее было продемонстрировано на ряде холодостойких культур. Так, СК повышала холодоустойчивость ячменя (Mutlu et al., 2013a,b), пшеницы (Tasgin et al., 2003, 2006) и бобов (Senaratna et al., 2000). В отличие от этого, данные о снижении негативного действия низких температур под влиянием жасмонатов на холодостойкие растения в настоящее время единичны и получены на таких растениях как арабидопсис (Hu et al., 2013, 2017) и горох (Shahzad et al., 2015).

В ходе наших исследований установлено, что СК и МЖ оказывают защитный эффект и на растения огурца, снижая проницаемость мембран клеток. При этом обработка растений СК и МЖ вызывала уменьшение выхода электролитов ещё до начала действия низких температур (рис. 23, а, б). В условиях закаливающей температуры (12°C) СК и, в большей степени МЖ, также способствовали снижению экзосмоса электролитов из листьев огурца по сравнению с контрольными растениями (без обработки) (рис. 23, а).

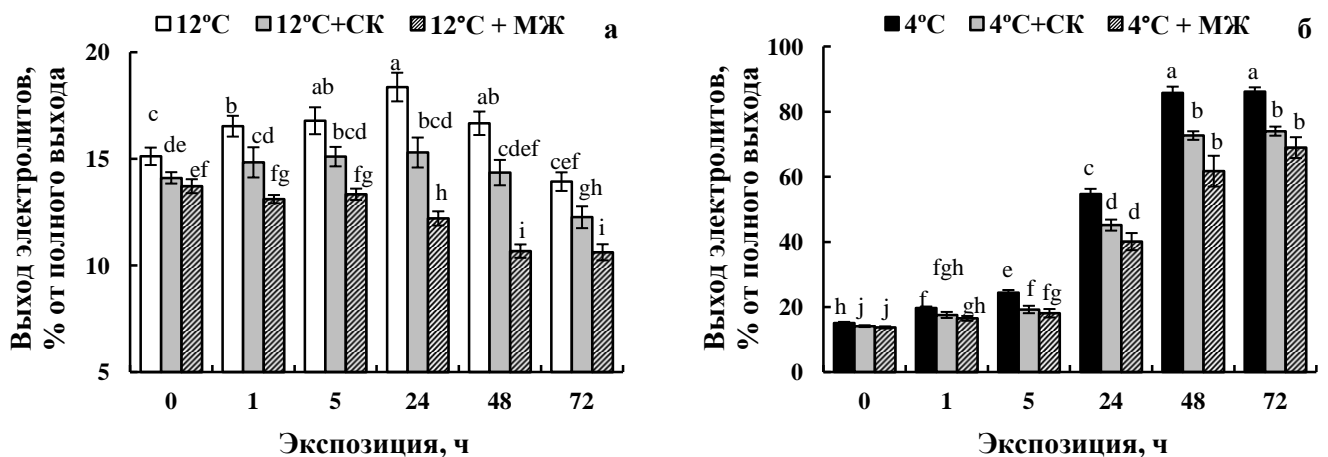


Рис. 23. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на выход электролитов из листьев огурца при действии закаливающей (а) и повреждающей (б) температуры.

Отметим также, что если у необработанных растений выявлено первоначальное (1–24 ч) повышение выхода электролитов, то у обработанных СК и МЖ растений этого увеличения не было обнаружено (рис. 23, а). Из этого следует, что при действии

температуры 12°C СК и МЖ повышали устойчивость растений огурца, сохраняя целостность и избирательную проницаемость мембран клеток. Полученные нами результаты согласуются с данными литературы. Так, СК и МЖ в условиях гипотермии оказывали протекторное действие на теплолюбивые растения кукурузы (Janda et al., 1999), риса (Lee et al., 1996; Kang, Saltveit, 2002), томата (Wang et al., 2016), перца (Moradmand et al., 2015) и огурца (Liu et al., 2009; Saydpor, Sayyari, 2016).

В результате наших исследований показано, что в условиях повреждающей температуры (4°C) фитогормоны также уменьшали проницаемость клеточных мембран, снижая, тем самым, негативное действие этой температуры (рис. 23, б). Однако СК и МЖ лишь частично нивелировали негативные эффекты температуры. В пользу этого свидетельствуют результаты визуальной оценки влияния СК и МЖ на состояние растений, подвергнутых действию температуры 4°C (рис. 24). Так, СК и МЖ в некоторой степени уменьшали повреждения, вызванные действием низкой температуры в течение 1–2 сут, и способствовали поддержанию тургорного давления в семядольных листьях (рис. 24). Тем не менее, на 3 сут опыта изменения, вызванные действием холода, приобретали необратимый характер. Из-за усиленного выхода электролитов из клеток (даже в присутствии гормонов) и снижения поглотительной способности корней, происходило уменьшение тургорного давления в листьях, что приводило к завяданию и гибели как необработанных, так и обработанных СК и МЖ растений (рис. 23, б; рис. 24).

Известно, что выдерживание растений огурца при низких (повреждающих) температурах приводит к нарушениям всех физиологических процессов (фотосинтез, дыхание, водный обмен, минеральное питание и др.), однако эти нарушения могут носить обратимый характер. Так, было показано, при перенесении растений после охлаждения (2°C) в условия оптимальной температуры (22°C) происходило снижение выхода электролитов, восстановление антиоксидантной активности и уменьшение интенсивности окислительных процессов (Лукаткин, 2002).

В связи с этим, нами была проведена оценка состояния растений огурца в последствии температуры 4°C. При этом проростки выдерживали при 4°C в течение 1–3 сут, а затем помещали в оптимальные температурные условия (22°C) на 7 сут. Показано, что у растений, подвергнутых действию температуры 4°C в течение 1 сут, в последствии в оптимальных условиях восстанавливается тургор семядольных листьев и возобновляются ростовые процессы (появляется настоящий лист) (рис. 25).

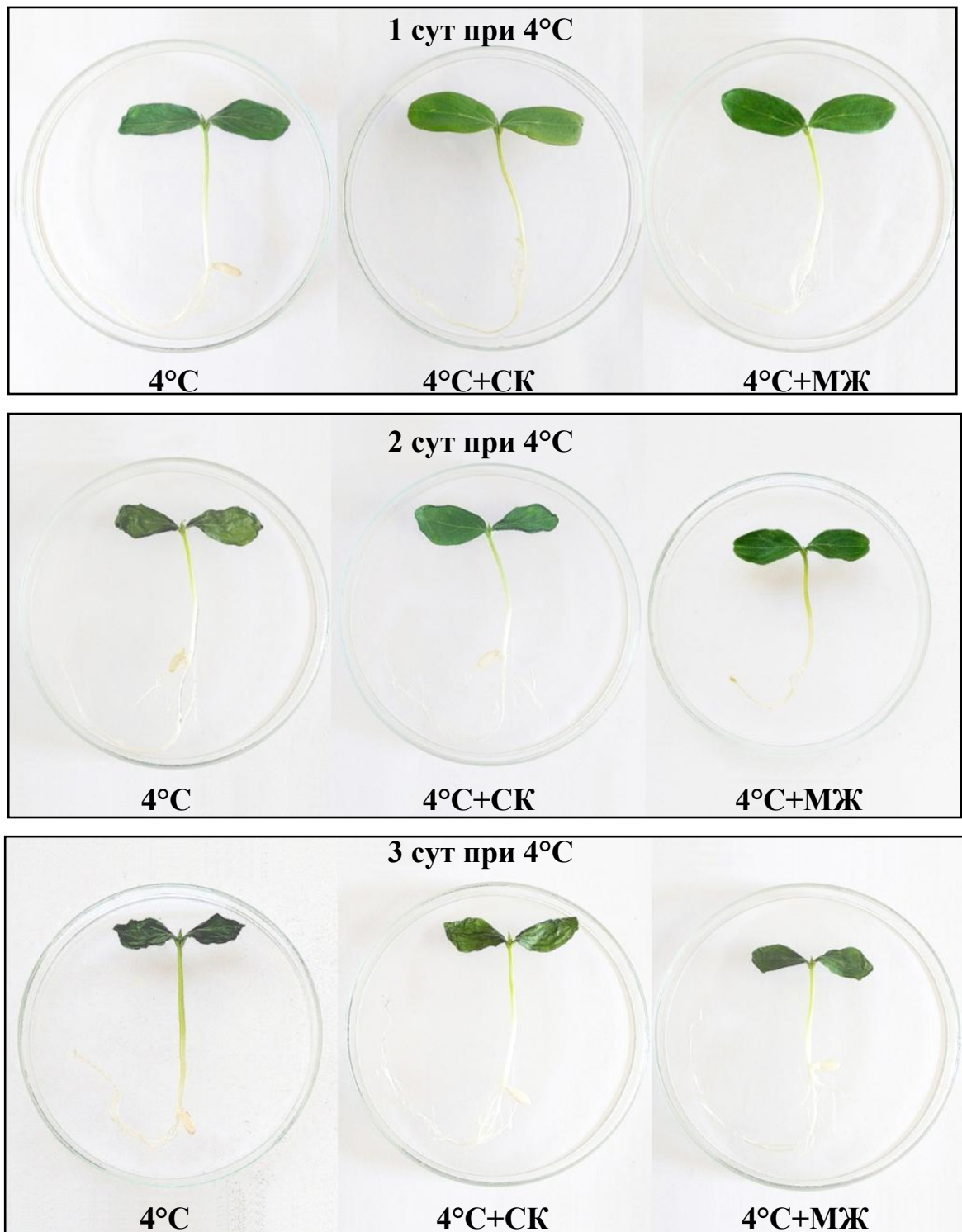


Рис. 24. Внешний вид проростков огурца, подвергнутых действию повреждающей температуры 4°C течение 1–3 сут.

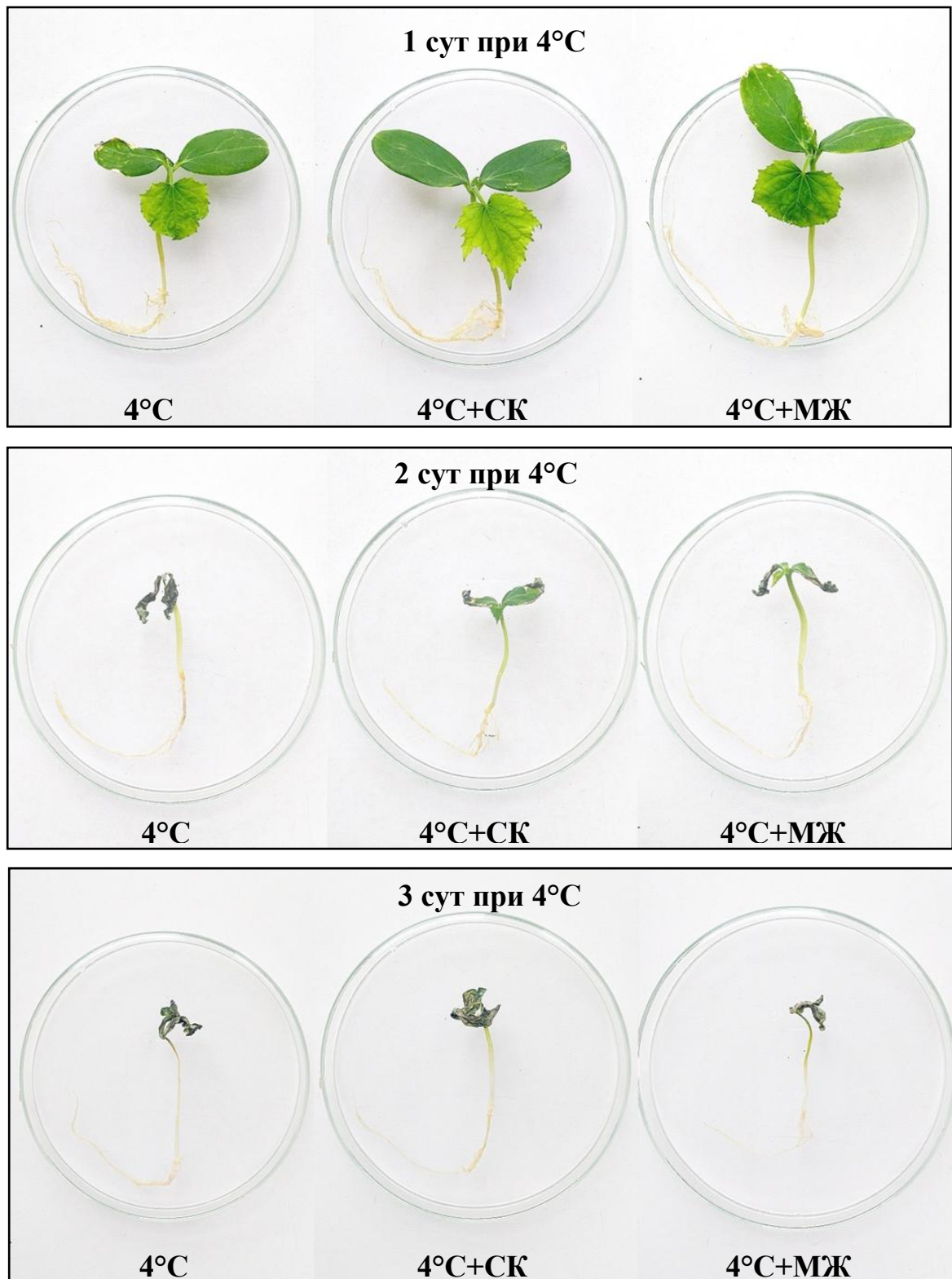


Рис. 25. Внешний вид проростков огурца, подвергнутых действию повреждающей температуры (4°C) течение 1–3 сут и затем перенесенных в оптимальные температурные условия (22°C) на 7 сут.

Отметим, что возобновление роста происходило как у необработанных, так и у обработанных СК и МЖ растений (рис. 25). В последствии более длительного (2 сут) охлаждения у необработанных проростков отмечено засыхание семядольных листьев и гибель проростков, а у обработанных СК и МЖ растений – значительное повреждение листовой пластины (потеря тургора, сворачивание, частичное засыхание), однако полного засыхания листьев и гибели проростков не происходило (рис. 25). Воздействие температуры 4°C в течение 3 сут вызывало необратимое повреждение как необработанных, так и обработанных СК и МЖ растений и после перенесения их в оптимальные температурные условия они полностью засыхали (рис. 25).

Таким образом, из полученных данных следует, что СК и МЖ способны повышать выживаемость растений огурца в условиях действия повреждающей температуры (4°C), однако длительное (3 сут) охлаждение вызывает необратимые повреждения, в результате чего растения погибают. Мы предполагаем, что гибель растений при продолжительном низкотемпературном воздействии могла быть обусловлена, прежде всего, повреждением корневой системы. Подтверждением этому служат данные, которые демонстрируют, что холодоустойчивость теплолюбивых растений в значительной мере определяется высокой чувствительностью к низким температурам корневой системы (Балагурова и др., 2001; Антипина, 2010; Попов и др., 2010; Титов, Таланова, 2011). Так, охлаждение (10°C , 1 ч) побега огурца вызывало повышение холодоустойчивости листьев, тогда как локальное действие низкой температуры на корень – снижало их устойчивость (Балагурова и др., 2001; Титов, Таланова, 2011). У растений табака закаливание при 8°C в течение 6 сут вызывало повреждение мембран клеток корня, в результате которого значительно увеличивался выход электролитов, тогда как в листьях этот показатель практически не изменялся (Антипина, 2010; Попов и др., 2010). Кроме того, промораживание (-3°C , 1 сут) закаленных проростков не вызывало видимых повреждений надземной части, однако в дальнейшем, через 3 сут их выращивания при оптимальной температуре (22°C) происходило засыхание растений, которое авторы связывают с гибелью корневой системы (Попов и др., 2010).

Таким образом, экзогенные СК и МЖ усиливают положительное влияние закаливающих температур на устойчивость растений пшеницы и огурца и частично нивелируют негативное действие повреждающей температуры на проростки огурца.

3.2.2. Рост растений

К настоящему времени получены данные о снижении негативного действия неблагоприятных факторов на рост растений под влиянием экзогенных СК и МЖ. Так, обработка СК способствовала поддержанию ростовых процессов растений при действии засоления (Shakirova et al., 2003; Ardebili et al., 2014), низких (Liu et al., 2016a; Wang et al., 2018b) и высоких (Khanna et al., 2016) температур, кадмия (Moussa, El-Gamal, 2010; Shakirova et al., 2016). Экзогенный МЖ также снижал негативное действие засоления (Ahmadi et al., 2018), тяжелых металлов (Yan et al., 2015; Mir et al., 2018), засухи (Луговая и др., 2014) и низких температур (Li et al., 2012; Saydpour, Sayyari, 2016) на рост растений. В то же время установлено, что экзогенные СК и МЖ могут оказывать ингибирующее действие на ростовые процессы (Kumari et al., 2003; Дмитриева и др., 2008; Sharma et al., 2013; Shahzad et al., 2015; Yan et al., 2015; Per et al., 2018).

В связи с этим, нами было изучено влияние экзогенных СК и МЖ на рост (линейные размеры, сырая и сухая биомасса) растений пшеницы и огурца при действии низких положительных температур. Проведенное исследование показало, что СК и МЖ в использованных нами концентрациях способствуют увеличению длины листовой пластинки в условиях низкотемпературного закаливания (табл. 9).

Таблица 9. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на длину 1-го листа пшеницы при действии температуры 4°C

Экспозиция, сут	Длина 1-го листа, см		
	4°C	4°C+СК	4°C+МЖ
0	13,61±0,09 _b	14,17±0,06_a	13,76±0,08 _b
1	13,66±0,12 _b	14,39±0,08_a*	13,77±0,11 _b
2	13,81±0,13 _b	14,58±0,09_a*	14,06±0,1 _b *
3	13,90±0,14 _c	14,90±0,09_a*	14,38±0,11_b*
7	13,99±0,15 _c *	15,10±0,11_a*	14,80±0,13_b*

Примечание. Здесь и в таблицах 10–14 разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями в пределах каждой экспозиции при $p \leq 0,05$.

*Различия с исходным уровнем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Отметим, что у растений, обработанных СК, этот показатель был выше по сравнению с необработанными растениями в течение всего опыта (табл. 9). Наряду с этим, СК оказывала большее положительное влияние на площадь 1-го листа пшеницы: этот показатель увеличивался ещё до начала действия низкой температуры (при 22°C) и в дальнейшем, в течение всего опыта был выше у обработанных растений по сравнению с необработанными (табл. 10). МЖ также оказывал положительное влияние на площадь 1-го листа растений пшеницы в оптимальных температурных условиях (22°C) и к концу холодового закаливания (7 сут) этот показатель у обработанных МЖ увеличился на 10%, тогда как у необработанных растений – на 5% (табл. 10). Отметим также, что у проростков, предобработанных МЖ, в течение всего закаливания длина корня была больше, чем у необработанных (прил. 1). При действии температуры 4°C длина корня и высота побега у проростков пшеницы, предобработанных СК, не отличалась от контрольного варианта (без обработки), тогда как у растений, обработанных МЖ, на 7 сут опыта высота побега была несколько ниже, чем у контрольных (прил. 1).

Таблица 10. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на площадь 1-го листа пшеницы при действии температуры 4°C

Экспозиция, сут	Площадь 1-го листа, см ²		
	4°C	4°C+СК	4°C+МЖ
0	3,28±0,004 _c	3,64±0,004_a	3,39±0,003_b
1	3,30±0,01 _b	3,65±0,01_a	3,37±0,01 _b
2	3,41±0,005 _{b*}	3,69±0,01_{a*}	3,47±0,005 _{b*}
3	3,44±0,01 _{b*}	3,72±0,01_{a*}	3,55±0,005 _{b*}
7	3,43±0,01 _{c*}	3,87±0,01_{a*}	3,73±0,004_{b*}

В ходе наших исследований установлено, что СК и МЖ усиливают накопление сухой биомассы побега пшеницы при действии низкой температуры. Так, этот показатель на 7 сут опыта увеличился примерно на 45% относительно исходного уровня (прил. 2). У обработанных МЖ растений в условиях закаливания также повышалось накопление биомассы корня. В частности, к концу воздействия (7 сут) сырая и сухая биомасса корня у необработанных растений увеличилась на 15 и 29% относительно исходного уровня, а у обработанных МЖ – на 24 и 47%, соответственно (прил. 2). Необходимо подчеркнуть, что в нормальных температурных условиях (22°C) СК и МЖ

также способствовали увеличению размеров (длина и площадь) листа, а под влиянием МЖ обнаружено увеличение и длины корня (прил. 7). Кроме того, фитогормоны усиливали накопление сырой и сухой биомассы побега и корня (прил. 7).

Экзогенные СК и МЖ ещё до начала действия закаливающей температуры (при 22°C) увеличивали длину семядольных листьев огурца (табл. 11), а в присутствии МЖ также повышалась ширина (прил. 3) и площадь листа (табл. 12). В условиях холодого закаливания (12°C) положительное действие на длину (табл. 11), ширину (прил. 3) и площадь (табл. 12) семядольных листьев оказывал, главным образом, МЖ (прил. 3).

Таблица 11. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на длину семядольных листьев огурца при действии температуры 12°C

Экспозиция, сут	Длина семядольного листа, см		
	12°C	12°C+СК	12°C+МЖ
0	3,16±0,02 _b	3,23±0,02_a	3,22±0,02_a
1	3,18±0,02 _b	3,21±0,03 _{ab}	3,26±0,03_a
2	3,20±0,02 _b	3,29±0,03_a	3,30±0,03_a*
3	3,26±0,03 _b *	3,27±0,02 _b	3,35±0,03_a*

При действии температуры 12°C МЖ оказывал положительное влияние на рост корня проростков огурца, увеличивая его длину к концу низкотемпературного воздействия (прил. 3). В то же время, длина гипокотилия в присутствии СК и МЖ в условиях охлаждения не изменялась (прил. 3).

Таблица 12. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на площадь семядольных листьев огурца при действии температуры 12°C

Экспозиция, сут	Площадь семядольного листа, см ²		
	12°C	12°C+СК	12°C+МЖ
0	4,01±0,05 _b	4,02±0,07 _{ab}	4,15±0,05_a
1	4,09±0,05 _a	4,10±0,07 _a	4,14±0,05 _a
2	4,03±0,04 _b	4,11±0,08 _{ab}	4,19±0,06_a
3	4,16±0,06 _b *	4,19±0,06 _{ab} *	4,33±0,06_a*

В условиях действия температуры 12°C экзогенный МЖ также усиливал накопление сырой биомассы проростков огурца (прил. 4). В частности, к концу опыта (3 сут) сырая биомасса листа, гипокотилия и корня под влиянием МЖ увеличилась относительно исходного уровня на 10, 11 и 15%, соответственно (прил. 4). Кроме того, в присутствии МЖ до начала действия низкой температуры (при 22°C) и к концу холодого закаливания отмечено накопление сухой биомассы листа (прил. 4). МЖ также препятствовал снижению оводненности листьев (прил. 4).

При действии повреждающей температуры (4°C) экзогенные СК и МЖ также оказывали защитный эффект на ростовые процессы растений огурца. В частности, под влиянием фитогормонов в меньшей степени снижалась длина (табл. 13) и площадь (табл. 14) семядольных листьев.

Таблица 13. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на длину семядольных листьев огурца при действии температуры 4°C

Экспозиция, сут	Длина семядольного листа, см		
	4°C	4°C+СК	4°C+МЖ
0	3,16±0,02b	3,23±0,02a	3,22±0,02a
1	2,89±0,03b*	3,00±0,04ab*	3,03±0,03a*
2	2,84±0,02b*	2,98±0,03a*	2,92±0,04a*
3	2,70±0,06b*	2,88±0,04a*	2,86±0,05a*

Таблица 14. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на площадь семядольных листьев огурца при действии температуры 4°C

Экспозиция, сут	Площадь семядольного листа, см ²		
	4°C	4°C+СК	4°C+МЖ
0	4,01±0,05b	4,02±0,07ab	4,15±0,05a
1	3,46±0,10b*	3,54±0,07ab*	3,70±0,07a*
2	3,05±0,06b*	3,22±0,06a*	3,20±0,05a*
3	2,76±0,06b*	3,05±0,07a*	3,03±0,06a*

Другие ростовые показатели (ширина листа, длина корня и гипокотыля) у обработанных СК и МЖ растений огурца при действии повреждающей температуры 4°C не отличались от необработанных растений (прил. 5).

Выявлено также, что в условиях повреждающей температуры (4°C) под влиянием СК и МЖ в меньшей степени снижалась сырая биомасса листьев (прил. 6). Отметим, что СК и МЖ способствовали поддержанию оводненности листьев в условиях охлаждения (прил. 6). По-видимому, фитогормоны вызывали закрытие устьиц, тем самым, снижая потерю воды семядольными листьями и способствуя поддержанию тургорного давления. Это согласуется с результатами других исследований, в которых показано, что обработка растений кукурузы СК в течение 1 сут вызывала значительное снижение устьичной проводимости (Janda et al., 1999). В проявлении этого протекторного эффекта, индуцируемого СК и МЖ, могла участвовать АБК. Об этом свидетельствуют результаты исследований, в которых выявлено накопление АБК, индуцируемое СК, как в оптимальных условиях, так и при засолении (Шакирова, 2001; Shakirova et al., 2003). Показано также, что ЖК может оказывать влияние на состояние устьиц независимо от АБК путями (Suhita et al., 2004; Савченко и др., 2014).

Необходимо отметить, что в нормальных температурных условиях (22°C) СК и МЖ также увеличивали размеры (длина, ширина и площадь) семядольных листьев (прил. 7). Кроме того, в присутствии фитогормонов усиливалось накопление сырой биомассы листа, а под влиянием МЖ – сырой биомассы корня (прил. 7).

Таким образом, предобработка СК и МЖ пшеницы и огурца оказывала защитное действие на рост растений, подвергнутых действию низких положительных температур. При закаливающих воздействиях (4°C – для пшеницы; 12°C – для огурца) фитогормоны увеличивали линейные размеры и способствовали большему накоплению биомассы растений, а при повреждающем (4°C – для огурца) – снижали негативное действие температуры на ростовые процессы. Протекторный эффект СК и МЖ на рост растений мог быть обусловлен их влиянием на гормональный баланс (Шакирова и др., 2013а). Так, показано, что, экзогенные СК (50 мкМ) и МЖ (100 нМ) способствовали поддержанию ростовых процессов у растений пшеницы, что, по мнению авторов, было связано с их способностью предотвращать снижение уровня цитокининов, вызванное засолением (Shakirova et al., 2003; Шакирова и др., 2013а). Важно, что СК и МЖ в выбранных нами концентрациях не ингибировали рост растений пшеницы и огурца как

в нормальных, так и в низкотемпературных условиях. Отметим однако, что как показывают исследования других авторов, СК и МЖ могут снижать ростовые процессы. Например, СК и МЖ оказывали ингибирующее действие на рост растений в оптимальных условиях (Дмитриева и др., 2008; Shahzad et al., 2015) и при действии неблагоприятных температур (Shahzad et al., 2015). Причем ингибирование роста было тем сильнее, чем выше была концентрация фитогормонов.

Интересно, что в оптимальных условиях (22°C) МЖ оказывал стимулирующий эффект на рост корня пшеницы (прил. 7), а длина корня проростков огурца увеличивалась в присутствии СК и МЖ (прил. 8). Положительное действие СК и МЖ в этом случае могло быть связано с накоплением под их влиянием ростстимулирующих гормонов. В пользу этого свидетельствуют данные, полученные в лаборатории Ф.М. Шакировой: обработка растений пшеницы СК повышала митотическую активность клеток меристемы корня и увеличивала размеры клеток в зоне растяжения, что авторы связывают с накоплением ИУК. В то же время стимулирующий эффект МЖ на рост корней пшеницы они объясняют накоплением гормонов цитокининовой природы (Сахабутдинова и др., 2009; Шакирова и др., 2013а). Положительное действие гормонов на рост корней может также быть связано с их участием в регуляции процессов транспорта и распределения ассимилятов (активация/ингибирование флоэмной разгрузки), в частности, сахарозы в клетках корней кукурузы (Бурмистрова и др., 2009).

3.3. Влияние салициловой кислоты и метилжасмоната на уровень окислительного стресса и работу антиоксидантной системы у пшеницы и огурца при низкотемпературных воздействиях

3.3.1. Содержание пероксида водорода и малонового диальдегида

Известно, что СК является естественным прооксидантом и вызывает усиление генерации АФК (Yu et al., 1999). Резкое повышение их уровня в клетках («окислительный взрыв») под влиянием СК считается одним из ключевых компонентов СПУ, в результате которого в месте внедрения патогена развивается реакция СВЧ и происходит локальная гибель части инфицированных клеток вместе с патогеном (Молодченкова, 2001). В реализации протекторных эффектов МЖ H_2O_2 также играет важное значение. Так, показано, что обработка растений пшеницы МЖ вызывала накопление пероксида водорода, что способствовало повышению устойчивости к

возбудителю фузариоза и септориоза (Яруллина и др., 2015). Отметим также, что СК и МЖ участвуют в регуляции уровня H_2O_2 в клетках растений при действии абиотических факторов, таких как засоление (Сахабутдинова и др., 2004; Qiu et al., 2014), засуха (Nazar et al., 2015), низкие и высокие температуры (Lei et al., 2010; Li et al., 2012; Khanna et al., 2016), тяжелые металлы (Moussa, El-Gamal, 2010; Sirhindi et al., 2016) и др.

В связи с этим, нами было проведено исследование влияния СК и МЖ на содержание H_2O_2 в листьях пшеницы и огурца при действии низких положительных температур. Установлено, что при обработке растений СК ещё до начала действия низкой закалывающей температуры ($4^{\circ}C$) происходило небольшое повышение уровня пероксида в листьях пшеницы (рис. 26). Это согласуется с имеющимися в литературе данными об усилении генерации пероксида водорода под влиянием СК (Сахабутдинова и др., 2004; Молодченкова, 2009; Максимов и др., 2011а; Масленникова, Шакирова, 2018). При этом предполагается, что увеличение содержания АФК, индуцируемое СК, необходимо для реализации ее протекторного эффекта. Это предположение подтверждается результатами экспериментов, в которых показано, что антиоксидант ионол снимал вызываемые СК усиление генерации АФК и повышение теплоустойчивости растений (Колупаев и др., 2007).

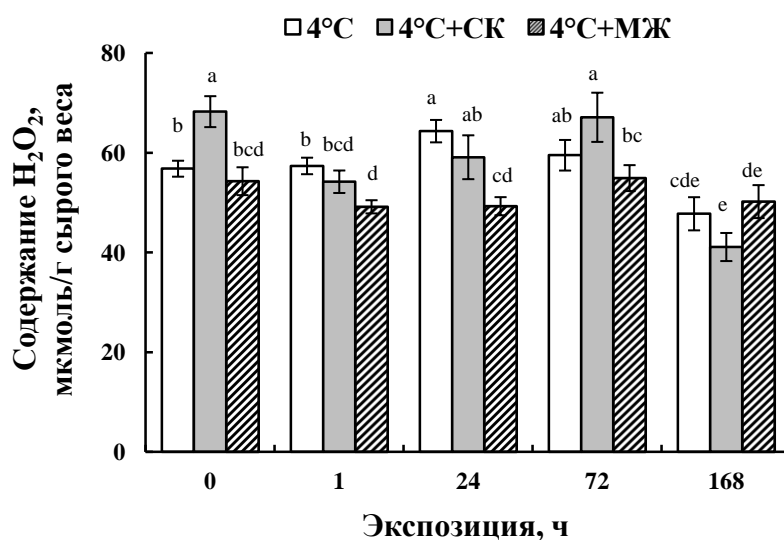


Рис. 26. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на содержание пероксида водорода в листьях пшеницы при действии температуры $4^{\circ}C$.

Одной из причин накопления H_2O_2 , индуцируемого СК, является ее способность ингибировать АФК-утилизирующие ферменты (например, КАТ и ПО) и/или активизировать ферменты, участвующие в регулировании про-/антиоксидантного

равновесия (в частности, НАДФН-оксидазы, СОД, ПО) (Тарчевский, 2002; Колупаев и др., 2010b; Kumar, 2014). Увеличение уровня АФК в клетках имеет важное значение для реализации преадаптирующего действия СК на растения пшеницы к последующему охлаждению, поскольку АФК могут выступать в качестве сигнальных молекул и активизировать защитные реакции. В дальнейшем, при действии низкой температуры 4°C нами обнаружено первоначальное (в течение 1 ч) снижение уровня пероксида водорода, который затем несколько повышался, однако к концу опыта (168 ч) уменьшался и был ниже исходного уровня (рис. 26). В отличие от СК, при обработке проростков пшеницы МЖ не происходило накопления H_2O_2 в листьях в оптимальных температурных условиях (22°C) и в течение всего процесса низкотемпературного закаливания (4°C) МЖ препятствовал повышению его содержания в клетках (рис. 26). Учитывая это, мы предполагаем, что активизация защитных механизмов, индуцируемая МЖ, и способствующая повышению холодоустойчивости растений, осуществлялась через другие АФК. Возможно, что в реализации протекторных эффектов жасмонатов участвует НАДФН-оксидаза и образующийся в результате ее работы супероксидный радикал. Так, увеличение теплоустойчивости растений пшеницы под влиянием экзогенной ЖК было обусловлено усилением генерации $O_2^{\cdot-}$, связанной с активацией НАДФН-оксидазы (Колупаев и др., 2013).

На растениях огурца в ходе наших исследований выявлены сходные закономерности. В частности, обработка проростков СК ещё до начала низкотемпературных воздействий вызывала резкое повышение (примерно в 2,6 раза) содержания пероксида водорода в листьях, в то время как МЖ не оказывал на него влияния (рис. 27, а, б). В условиях закаливающей температуры (12°C) в листьях проростков, обработанных СК, уровень H_2O_2 постепенно уменьшался и к концу опыта (72 ч) был ниже, чем у необработанных растений (рис. 27, а). У растений, предобработанных МЖ, содержание пероксида водорода в течение процесса холодого закаливания не изменялось и через 72 ч было существенно ниже, чем у необработанных проростков (рис. 27, а). Таким образом, СК вызывала усиление генерации H_2O_2 , что, вероятно, являлось одним из механизмов ее преадаптирующего действия к последующему охлаждению и способствовало активизации защитных механизмов. МЖ также оказывал протекторное действие на растения огурца, препятствуя повышению содержания пероксида водорода, вызываемого охлаждением (12°C).

В условиях действия повреждающей температуры (4°C) СК и, в большей степени МЖ, сдерживали усиление генерации пероксида водорода, индуцируемое холодом (рис. 27, б). Тем не менее, к концу холодового воздействия (72 ч) в листьях растений даже в присутствии фитогормонов происходило значительное накопление H_2O_2 , свидетельствующее о развитии окислительного стресса. Отметим однако, что содержание пероксида водорода в листьях обработанных СК и МЖ растений на 3 сут опыта было ниже, чем у необработанных (рис. 27, б).

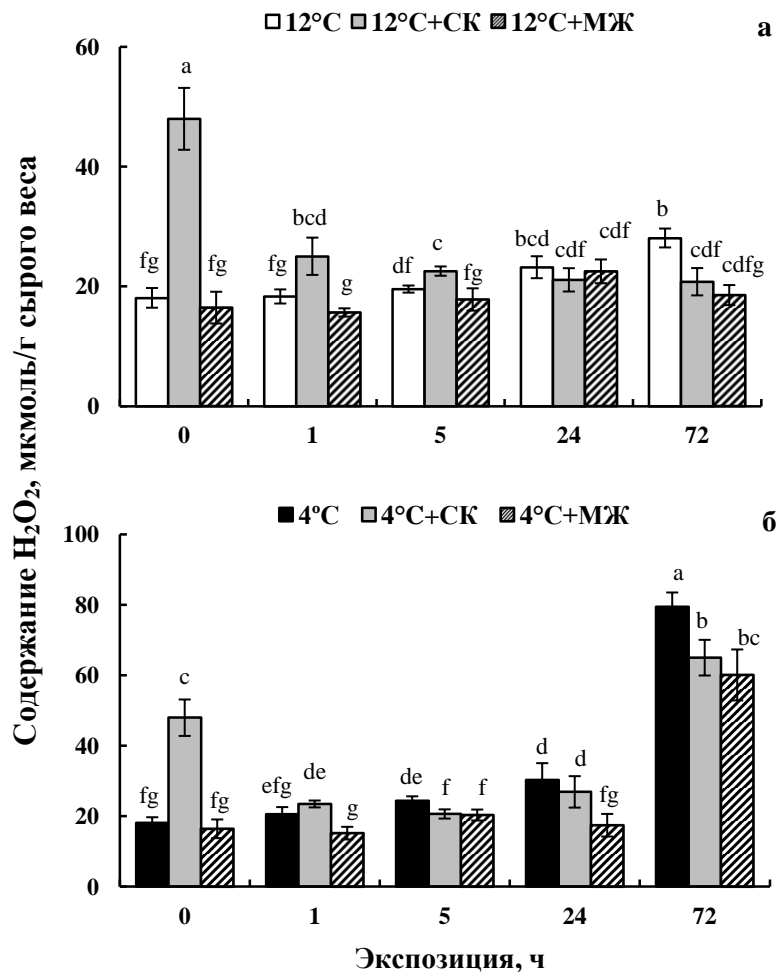


Рис. 27. Влияние СК (100 μM) и МЖ (1 μM) на содержание пероксида водорода в листьях огурца при действии закалывающей (12°C) и повреждающей (4°C) температуры.

Известно, что экзогенные фитогормоны СК и МЖ могут вызывать повышение интенсивности ПОЛ в клетках растений (Fedina, Benderliev, 2000; Kumari et al., 2006; Пестова, 2007; Дмитриева и др., 2008; Liu et al., 2012). При этом продукты ПОЛ, наряду с АФК, могут выступать в качестве сигнала, активизирующего адаптивные реакции растений при действии неблагоприятных факторов среды. Так, обработка СК растений гороха в оптимальных условиях вызывала накопление МДА, что, в свою очередь,

увеличивало антиоксидантную активность и снижало его уровень при действии высокой температуры (Пестова, 2007). Экзогенная ЖК повышала уровень ПОЛ в листьях и корнях финиковой пальмы, что активизировало ГвПО и увеличивало устойчивость растений к возбудителю фузариоза (Jaiti et al., 2004).

В связи с этим, нами было изучено влияние СК и МЖ на содержание МДА в листьях пшеницы и огурца при действии низких температур. В ходе работы обнаружено, что экзогенные СК и МЖ в оптимальных температурных условиях (22°C) вызывают некоторое повышение содержания МДА в листьях пшеницы (табл. 15). Можно предположить, что усиление интенсивности ПОЛ у растений, обработанных СК, было вызвано обнаруженным нами накоплением H_2O_2 (табл. 15; рис. 26). У растений, обработанных МЖ, повышение уровня ПОЛ, вероятно, было связано с аккумуляцией других АФК, поскольку в оптимальных условиях МЖ не оказывал влияния на содержание H_2O_2 (табл. 15; рис. 26). При действии низкой температуры 4°C в листьях обработанных СК и МЖ растений пшеницы, содержание МДА было ниже, чем у необработанных проростков (табл. 15).

Таблица 15. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на содержание МДА в листьях пшеницы при действии температуры 4°C

Экспозиция, ч	Содержание МДА, мкмоль/г сырого веса		
	4°C	4°C + СК	4°C + МЖ
0	11,5±0,2g	12,8±0,4f	13,0±0,4ef
1	13,7±0,7cdef	12,8±0,4f	12,9±0,5ef
24	15,9±0,7b	14,1±0,6cdf	14,0±0,5cdef
48	18,4±0,7a	16,0±0,7b	15,6±0,6b
72	15,2±0,6bc	14,2±0,6cdef	14,1±0,3de
168	15,2±0,5bc	14,1±0,7cdef	14,2±0,3d

Обработка растений огурца СК и МЖ также вызывала повышение содержания МДА в листьях до начала низкотемпературного воздействия (табл. 16). Можно предположить, что как и у пшеницы, увеличение интенсивности ПОЛ под влиянием СК было обусловлено значительным накоплением пероксида водорода (табл. 16; рис. 27). Отметим, что СК и МЖ вызывали увеличение интенсивности ПОЛ в листьях огурца и

пшеницы только в течение 1-х сут после обработки. Через 3 (огурец) и 7 сут (пшеница) в оптимальных условиях (22°C) уровень МДА в клетках обработанных растений был ниже (пшеница) или не отличался (огурец) от уровня МДА у необработанных проростков (прил. 7, 8), что указывает не только на отсутствие повреждающего действия фитогормонов, но и свидетельствует об их защитном эффекте.

При низкой закаливающей (12°C) и повреждающей (4°C) температуре в присутствии СК и МЖ содержание МДА в листьях огурца было ниже, чем у необработанных растений (табл. 16). Отметим однако, что при продолжительном действии (48–72 ч) температуры 4°C, происходило значительное повышение содержания МДА в листьях даже в присутствии гормонов. При этом важно, что под влиянием СК и МЖ в условиях холода не происходило усиления интенсивности ПОЛ и уровень МДА в листьях был ниже, чем у контрольных проростков (табл. 16).

Таблица 16. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на содержание МДА в листьях огурца при действии закаливающей (12°C) и повреждающей (4°C) температуры

Экспозиция, ч	Содержание МДА, мкмоль/г сырого веса					
	12°C	12°C + СК	12°C + МЖ	4°C	4°C + СК	4°C + МЖ
0	4,4±0,2i	5,0±0,2defgh	5,0±0,1fh	4,4±0,2j	5,0±0,2hi	5,0±0,1hi
1	5,3±0,2defg	4,9±0,3gfhi	4,8±0,1hi	6,0±0,3fg	4,8±0,2ij	4,8±0,3ij
5	5,5±0,2deg	5,0±0,3hdi	5,1±0,2efg	6,7±0,3f	5,3±0,3ghi	5,0±0,3ij
24	6,0±0,1c	5,5±0,2de	5,5±0,1d	8,0±0,4e	6,4±0,6fg	5,9±0,3fgh
48	7,2±0,3ab	6,5±0,2bc	6,4±0,2c	13,2±0,7c	10,0±0,7d	9,4±0,7de
72	8,1±0,3a	6,4±0,3bc	6,7±0,3bc	20,9±0,8a	17,5±0,8b	15,7±1,2bc

Наши данные согласуются с результатами других исследований, в которых показано, что один из протекторных эффектов экзогенных СК и МЖ обусловлен их способностью уменьшать интенсивность окислительного стресса. В частности, такие данные получены на растениях огурца (Li et al., 2012; Sayyari et al., 2012; Saydpour, Sayyari, 2016) при действии низких температур, пшеницы и горчицы – в условиях засоления (Шакирова и др., 2013а; Husen et al., 2018) и засухи (Nazar et al., 2015; Sedaghat et al., 2017), а также сои – при обработке никелем (Sirhindi et al., 2016).

Таким образом, СК и МЖ вызывают некоторое повышение уровня МДА в листьях растений еще до начала действия низких температур, что, в свою очередь, приводит к активизации защитных механизмов. При закаливающих температурах это способствует снижению содержания МДА и формированию холодоустойчивости, а при повреждающей – активизация защитных механизмов, запускаемая фитогормонами, уменьшает интенсивность ПОЛ, но не останавливает его развитие.

3.3.2. Активность антиоксидантных ферментов

3.3.2.1. Супероксиддисмутаза и содержание мРНК ее генов

Один из защитных механизмов, который способствует повышению устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды под влиянием экзогенных фитогормонов, обусловлен их способностью регулировать антиоксидантную активность. Рядом исследований показано участие СК и МЖ в активизации антиоксидантных ферментов при действии засухи (Anjum et al., 2011; Sedaghat et al., 2017), засоления (Husen et al., 2018; Talebi et al., 2018), низких (Li et al., 2012; Mutlu et al., 2013a,b) и высоких (Shi et al., 2006; Ястреб и др., 2012; Колупаев и др., 2013) температур, тяжелых металлов (Zhang et al., 2011; Sharma et al., 2013). Кроме того, установлено их влияние на экспрессию генов, кодирующих антиоксидантные ферменты и ферменты синтеза низкомолекулярных протекторных соединений (Guan, Scandalios, 1995; Misra, Saxena, 2009).

Учитывая это, нами проведено изучение влияния экзогенных СК и МЖ на активность некоторых антиоксидантных ферментов в листьях контрастных по холодоустойчивости растений. В ходе исследований установлено, что СК и МЖ вызывают повышение (на 21 и 37%, соответственно) общей активности СОД в листьях проростков пшеницы ещё до начала действия температуры 4°C (рис. 28). Отметим, что это согласуется с результатами других исследований, в которых показано, что экзогенные СК (Dong et al., 2010; Chen et al., 2014b) и МЖ (Anjum et al., 2011; Qui et al., 2014) активизируют СОД в оптимальных условиях. При температуре 4°C в листьях пшеницы, обработанных СК, и в особенности МЖ, в течение всего опыта активность СОД была существенно выше, чем у необработанных проростков (рис. 28).

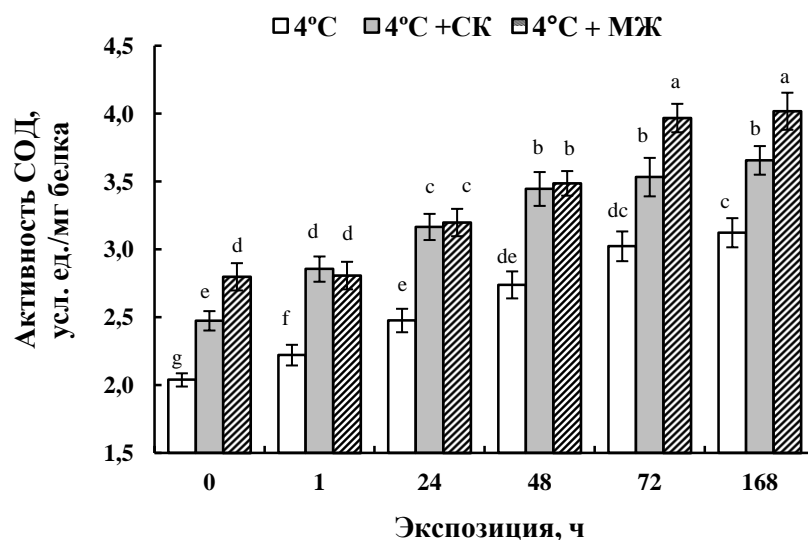


Рис. 28. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на общую активность СОД в листьях пшеницы при действии температуры 4°C.

Активизация СОД под влиянием фитогормонов может быть обусловлена как изменением активности ее латентных изоформ, так и образованием фермента *de novo*. Так, например, СК и МЖ повышали активность СОД и индуцировали накопление транскриптов ее генов при действии низкой температуры (Li et al., 2012; Dong et al., 2014), засоления (Qui et al., 2014; El-Esavi et al., 2017), никеля (Sirhindi et al., 2016) и мышьяка (Faroq et al., 2016).

Результаты наших исследований показывают, что СК и МЖ участвуют в регуляции уровня мРНК генов *TaFeSOD* и *TaMnSOD*, кодирующих железо-содержащую и марганец-содержащую изоформы СОД в листьях пшеницы. Так, уже в оптимальных температурных условиях (22°C) СК вызывала значительное повышение содержания транскриптов гена *TaFeSOD*, а экзогенный МЖ индуцировал накопление мРНК генов *TaFeSOD* (рис. 29, а) и *TaMnSOD* (рис. 29, б). При 4°C содержание мРНК гена *TaFeSOD* в листьях растений, обработанных СК, оставалось на повышенном уровне на протяжении всего опыта (рис. 29, а), тогда как содержание мРНК гена *TaMnSOD* к концу воздействия снижалось (рис. 29, б). МЖ способствовал поддержанию повышенной экспрессии генов *TaFeSOD* и *TaMnSOD* в течение всего процесса закаливания (рис. 29, а, б), что, вероятно, обуславливало более высокую активность СОД в листьях по сравнению с активностью контрольных и обработанных СК растений (рис. 28).

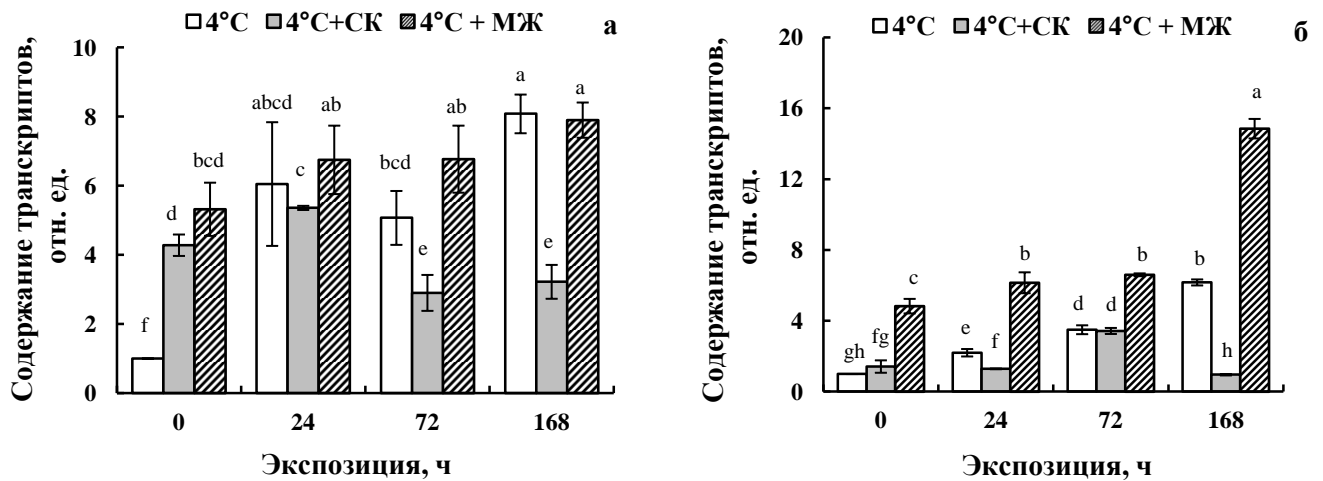


Рис. 29. Влияние СК и МЖ на содержание транскриптов генов *TaFeSOD* (а) и *TaMnSOD* (б) в листьях пшеницы при действии температуры 4°C.

Отметим, что значительное повышение (в 3 раза относительно исходного уровня) содержания транскриптов гена *TaMnSOD* на 7 сут закаливания под влиянием МЖ, вероятно, было направлено на увеличение ферментативной активности продуктов этого гена – изоформы Mn-SOD. Mn-SOD локализована, главным образом, в митохондриях, которые являются одними из основных источников АФК. Поскольку другие изоформы СОД в этих органеллах практически отсутствуют, она выполняет важную роль в защите митохондрий от окислительных повреждений (Бараненко, 2006; Катышев и др., 2013). Кроме того, Mn-SOD может связываться с митохондриальной ДНК (Descheneau, Newton, 2005) и защищать ее от негативного действия АФК. Таким образом, на основании полученных результатов о влиянии СК и МЖ на накопление мРНК генов, кодирующих СОД, можно предположить, что в условиях холодого закаливания увеличение активности СОД в листьях пшеницы обусловлено не только расходом имеющихся молекул фермента, посттранскрипционной и посттрансляционной активацией ранее синтезированных молекул, но и синтезом фермента *de novo*.

Сходные данные получены нами при изучении влияния экзогенных СК и МЖ на активность СОД в листьях огурца. В частности, предварительная обработка этими фитогормонами повышала (примерно на 30% относительно исходного уровня) активность СОД еще до начала действия низких температур (рис. 30, а, б).

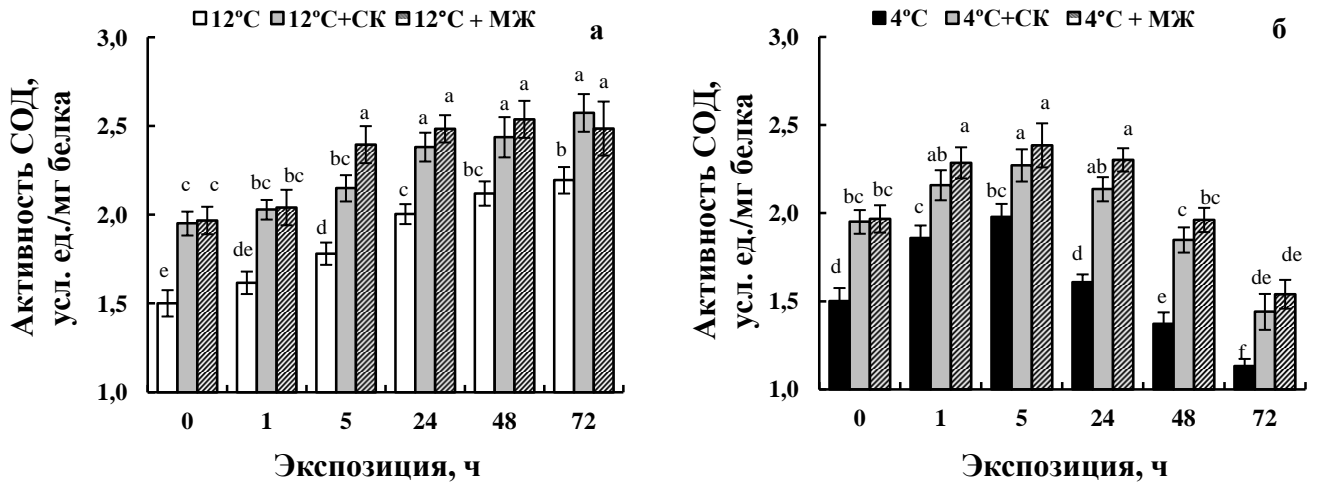


Рис. 30. Влияние СК и МЖ на общую активность СОД в листьях огурца при действии низкой закалывающей (а) и повреждающей (б) температуры.

В течение всего периода действия закалывающей (рис. 30, а) и повреждающей (рис. 30, б) температуры активность СОД в листьях обработанных растений была существенно выше по сравнению с активностью в листьях необработанных растений. При этом при температуре 12°C активность СОД увеличивалась в течение всего опыта (рис. 30, а), а при 4°C через 2 сут снижалась (рис. 30, б). Отметим однако, что в отличие от обработанных, у контрольных растений активность СОД уменьшалась уже через 1 сут действия температуры 4°C, а через 2 сут была ниже исходного уровня (рис. 30, б). Соответственно, экзогенные СК и МЖ оказывали протекторное действие на СОД, поддерживая ее активность на более высоком уровне.

Наряду с положительным влиянием на активность СОД в условиях низких температур, СК и МЖ повышали содержание транскриптов генов *CsCu/ZnSOD* и *CsMnSOD*, кодирующих медь/цинк-содержащую и марганец-содержащую изоформы фермента (рис. 31, а–г). Так, их экспрессия была выше в листьях обработанных растений как до начала холодового воздействия, так и при температуре 12°C (рис. 31, а, в). Это, вероятно, и обуславливало более высокую активность СОД в листьях обработанных СК и МЖ растений (рис. 30, а).

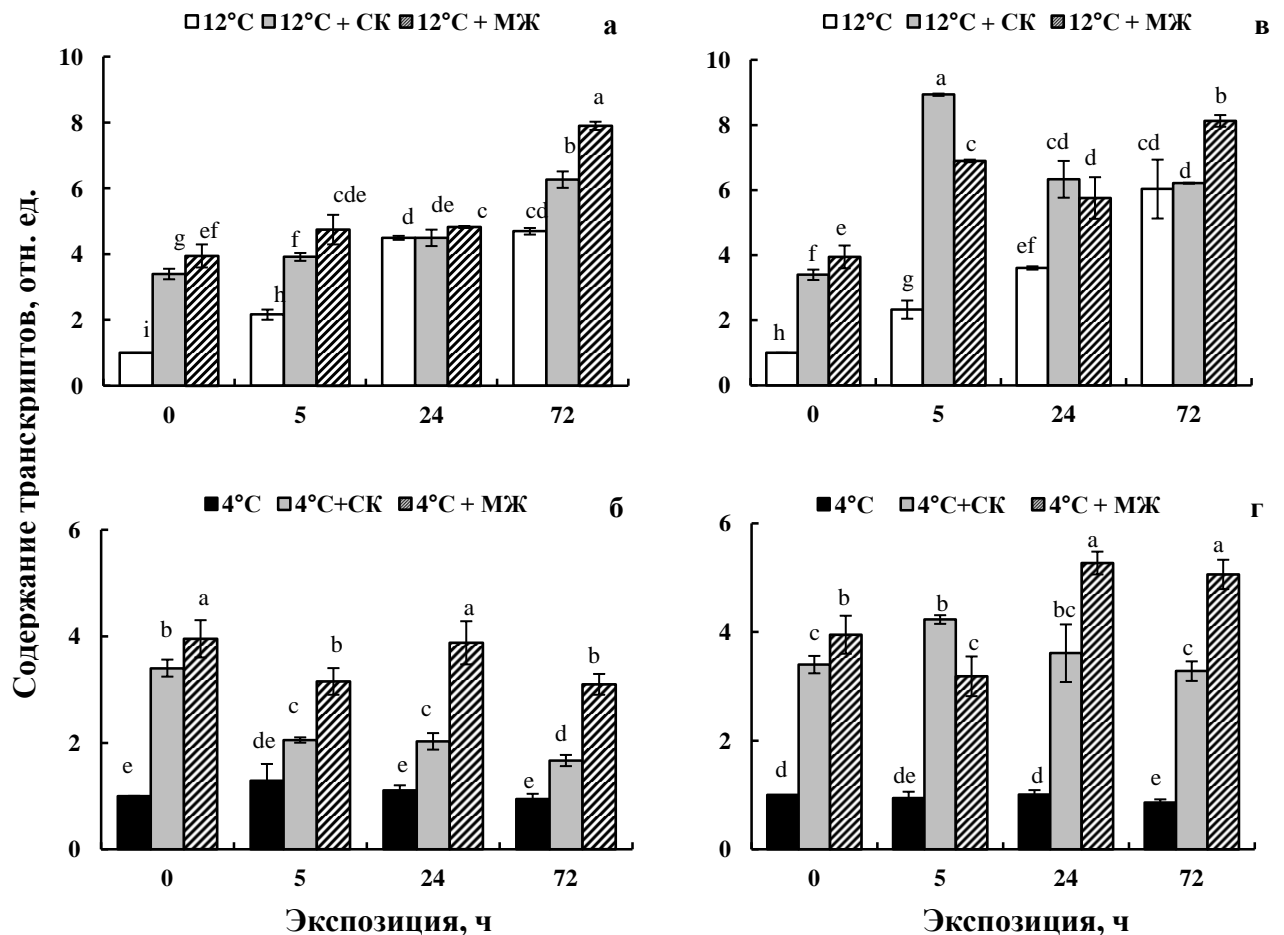


Рис. 31. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на содержание транскриптов генов *CsCu/ZnSOD* (а, б) и *CsMnSOD* (в, г) в листьях огурца при действии закалывающей (а, в) и повреждающей (б, г) температуры.

Существенное повышение уровня мРНК генов *CsCu/ZnSOD* и *CsMnSOD* в листьях огурца обнаружено нами под влиянием СК и МЖ и при температуре 4°C (рис. 31, б, г). При этом с увеличением продолжительности низкотемпературного воздействия в листьях растений, обработанных СК, содержание транскриптов гена *CsCu/ZnSOD* несколько снижалось (рис. 31, б), а *CsMnSOD* – оставалось на повышенном уровне в течение всего опыта (рис. 31, г). У растений, предобработанных МЖ, высокое содержание мРНК гена *CsCu/ZnSOD* (рис. 31, б) и *CsMnSOD* (рис. 31, г) отмечено нами на протяжении всего периода действия температуры 4°C. Таким образом, в отличие от необработанных растений, у которых в условиях повреждающей температуры не происходило изменения экспрессии генов, кодирующих СОД, у обработанных СК и МЖ растений наблюдалось накопление мРНК генов *CsCu/ZnSOD* и *CsMnSOD* (рис. 31, а–г), что, вероятно и обуславливало более высокую активность СОД (рис. 30, б). Отметим,

что экспрессия изучаемых генов у обработанных растений при действии повреждающей температуры (4°C) была ниже, чем при закалывающей (12°C) (рис. 31, б–г).

На основании полученных результатов можно заключить, что проявление защитного эффекта экзогенных СК и МЖ на растения пшеницы и огурца связано с их способностью в оптимальных и низкотемпературных условиях повышать активность СОД. Как известно, СОД участвует в утилизации супероксидного радикала, который является предшественником более реакционноспособных АФК (Apel, Hirt, 2004; Gill, Tuteja, 2010). Следовательно, увеличение ее активности, индуцируемое фитогормонами, может способствовать снижению интенсивности окислительного стресса и вносить существенный вклад в сохранение целостности клеточных мембран.

Кроме того, полученные нами данные указывают на участие СОД в преадаптирующем эффекте СК и МЖ на растения пшеницы и огурца. В результате работы СОД происходит образование H_2O_2 , обладающего способностью проникать через мембраны клеток и участвовать в передаче сигналов, запускающих защитные реакции (Креславский и др., 2012). Предобработка пшеницы СК и МЖ повышала активность СОД (рис. 28; рис. 30), что способствовало активизации адаптивных механизмов, повышающих устойчивость к последующему действию закалывающих температур и снижающих негативное действие повреждающей температуры. Наши результаты согласуются с имеющимися в литературе данными. Так, обработка растений СК и МЖ увеличивала активность СОД и повышала устойчивость к последующему действию низкой (Li et al., 2012; Keshavarz et al., 2016) и высокой (Shi et al., 2006; Ястреб и др., 2012) температуры, засухи (Anjum et al., 2011), засоления (Qui et al., 2014) и тяжелых металлов (Al-Mureish et al., 2014). Однако, необходимо подчеркнуть, что в известной нам литературе имеются единичные сведения о влиянии экзогенных МЖ (Fung et al., 2004) и СК (Fung et al., 2004; Dong et al., 2014; Junmatong et al., 2015) на содержание транскриптов генов, кодирующих СОД, при действии низких температур.

3.3.2.2. Каталаза и содержание мРНК ее гена

КАТ является основным ферментом, утилизирующим пероксид водорода в пероксисомах и глиоксисомах растений (Willekens et al., 1995). К настоящему времени рядом исследований показано, что СК и МЖ участвуют в регуляции активности КАТ при действии неблагоприятных факторов среды. При этом имеющиеся в литературе

сведения протеворечивы. Так, предполагают, что ингибирование КАТ является одним из основных механизмов действия СК (Chen et al., 1993), который направлен на повышение уровня H_2O_2 , необходимого, например, для обезвреживания патогенов в тканях растений (Willekens et al., 1995; Тарчевский и др., 2010а). Ингибирующее действие на активность КАТ при биотическом стрессе может оказывать и ЖК (Максимов и др., 2011а). В то же время, при действии абиотических факторов под влиянием СК и МЖ выявлено как ингибирование (Asghari, Hasanlooe, 2015; Huang et al., 2016), так и активизация КАТ (Anjum et al., 2011; Mutlu et al., 2013b; Al-Mureish et al., 2014).

В связи с этим, нами было изучено влияние СК и МЖ на активность КАТ и содержание транскриптов ее гена в листьях пшеницы и огурца при действии низких положительных температур. Установлено, что в оптимальных температурных условиях ($22^\circ C$) как СК, так и МЖ вызывают повышение активности КАТ (на 15% и 32%, соответственно) (рис. 32, а) и увеличивают содержание транскриптов гена *TaCAT* (рис. 32, б) в листьях пшеницы.

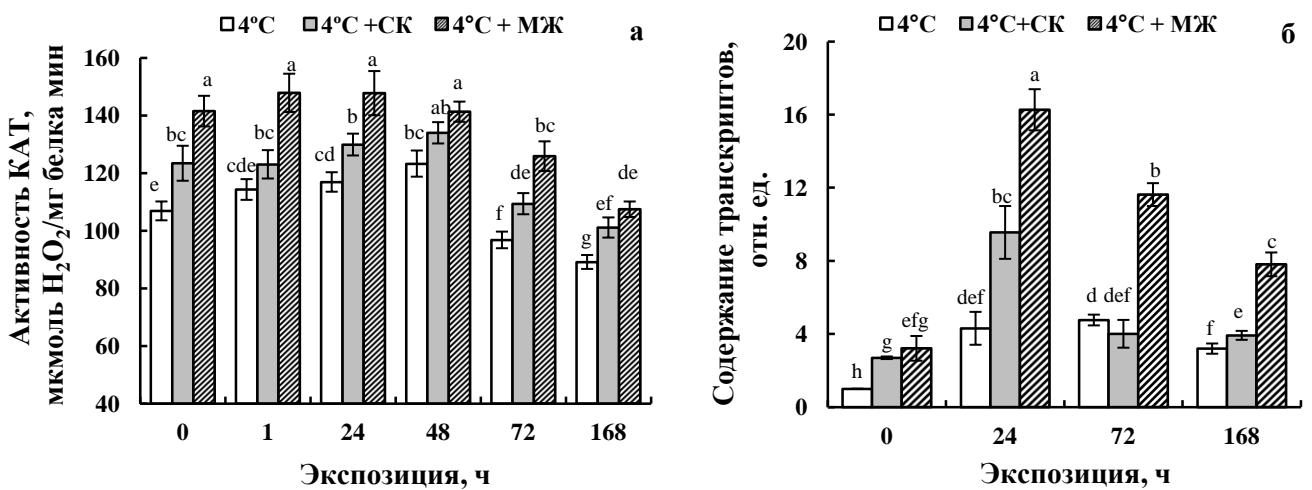


Рис. 32. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на активность КАТ (а) и содержание транскриптов гена *TaCAT* (б) в листьях пшеницы при действии температуры $4^\circ C$.

Мы предполагаем, что увеличение активности КАТ при $22^\circ C$ было обусловлено накоплением H_2O_2 в результате активизации СОД (рис. 28) под влиянием фитогормонов. Это подтверждается результатами других исследований, в которых показано, что СК (Dong et al., 2010; Kohli et al., 2018) и ЖК (Колупаев и др., 2013; Карпец и др., 2014) активизируют СОД и КАТ в контрольных условиях. При температуре $4^\circ C$ активность КАТ (рис. 32, а) и уровень мРНК ее гена (рис. 32, б) были выше в листьях обработанных

СК и МЖ растений. При этом у проростков, обработанных СК, активность КАТ слабо повышалась в течение 2 сут, а в дальнейшем снижалась (рис. 32, а). Содержание транскриптов гена *TaCAT* под влиянием СК значительно увеличивалось в течение 1-х сут охлаждения, а затем возвращалось к исходному уровню (рис. 32, б). МЖ оказывал более выраженное действие на содержание мРНК гена *TaCAT*, что, вероятно, и обуславливало более высокую активность КАТ в листьях пшеницы (рис. 32, а, б). Отметим, что, учитывая высокий уровень экспрессии гена, кодирующего КАТ, повышение ее активности в условиях охлаждения было, в том числе, обусловлено синтезом фермента *de novo* (рис. 32, а, б). Снижение активности КАТ в листьях обработанных СК и МЖ растений с увеличением продолжительности закаливания, вероятно, было связано с уменьшением содержания ее субстрата – H_2O_2 (рис. 26).

Таким образом, под действием СК и, в особенности МЖ в листьях пшеницы повышалась активность КАТ и содержание мРНК ее гена, что приводило к снижению содержания пероксида водорода (рис. 26) и интенсивности ПОЛ (табл. 15), вызываемого охлаждением. О сходном протекторном эффекте СК и МЖ сообщается другими авторами. Так, СК увеличивала активность КАТ и экспрессию ее гена в плодах манго, что способствовало уменьшению уровня $O_2^{\cdot-}$, H_2O_2 и $\cdot OH$ в условиях низкой температуры (Junmatong et al., 2015). В то же время в плодах томата метилсалицилат снижал содержание мРНК гена, кодирующего КАТ, в течение первых 3 сут охлаждения, что, по мнению авторов, могло приводить к накоплению H_2O_2 и вызывать повышение экспрессии *PR*-генов, однако при увеличении продолжительности воздействия он индуцировал увеличение уровня мРНК гена *Cat* (Ding et al., 2002). В отличие от этого, МЖ индуцировал накопление мРНК этого гена в течение всего периода действия низкой температуры (Ding et al., 2002). В плодах перца, предварительно обработанных МЖ и метилсалицилатом, выявлено повышение содержания транскриптов гена *Cat*, что способствовало росту их холодоустойчивости (Fung et al., 2004).

Положительное действие СК и МЖ оказывали на активность КАТ и в листьях огурца. Так, уже в оптимальных температурных условиях они повышали активность фермента (рис. 33, а) и вызывали значительное накопление транскриптов кодирующего ее гена *CsCAT* (рис. 33, б), что, вероятно, также было обусловлено активизацией СОД (рис. 30) и образующегося в результате ее работы H_2O_2 . При последующем действии температуры 12°C активность КАТ (рис. 33, а) и содержание мРНК гена *CsCAT* (рис. 33,

б) в листьях обработанных растений оставались на повышенном (по сравнению с контрольными) уровне в течение всего опыта (рис. 33, а, б).

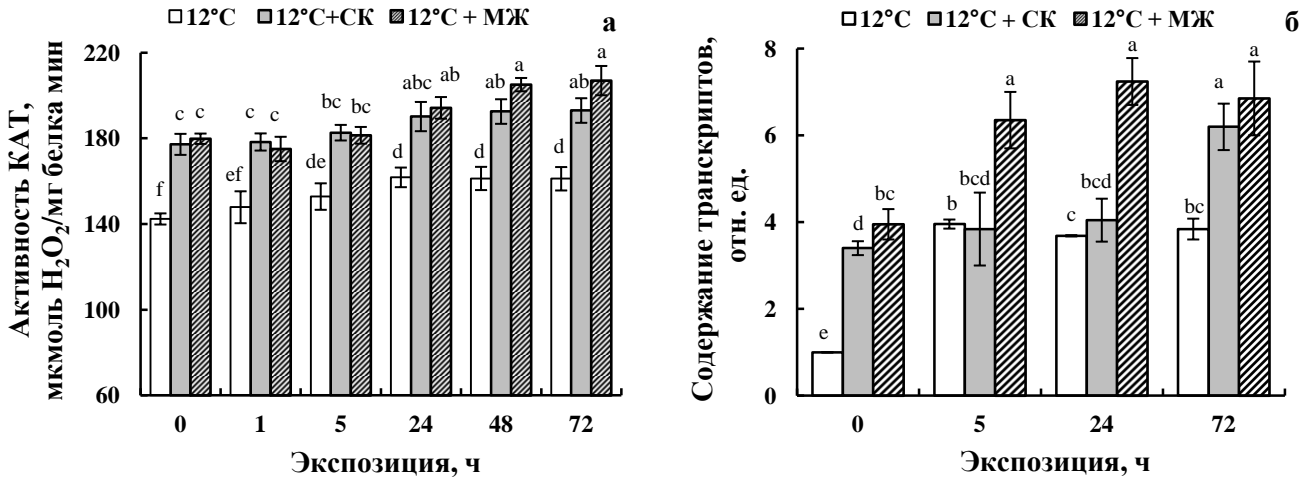


Рис. 33. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на активность КАТ (а) и содержание транскриптов гена *CsCAT* (б) в листьях огурца при действии температуры 12°C.

На протяжении всего периода действия температуры 4°C активность КАТ в листьях обработанных фитогормонами растений была также существенно выше по сравнению с активностью у необработанных проростков (рис. 34, а). Вероятно, это было обусловлено синтезом новых молекул фермента, поскольку СК и МЖ значительно повышали содержание транскриптов гена *CsCAT* (рис. 34, б).

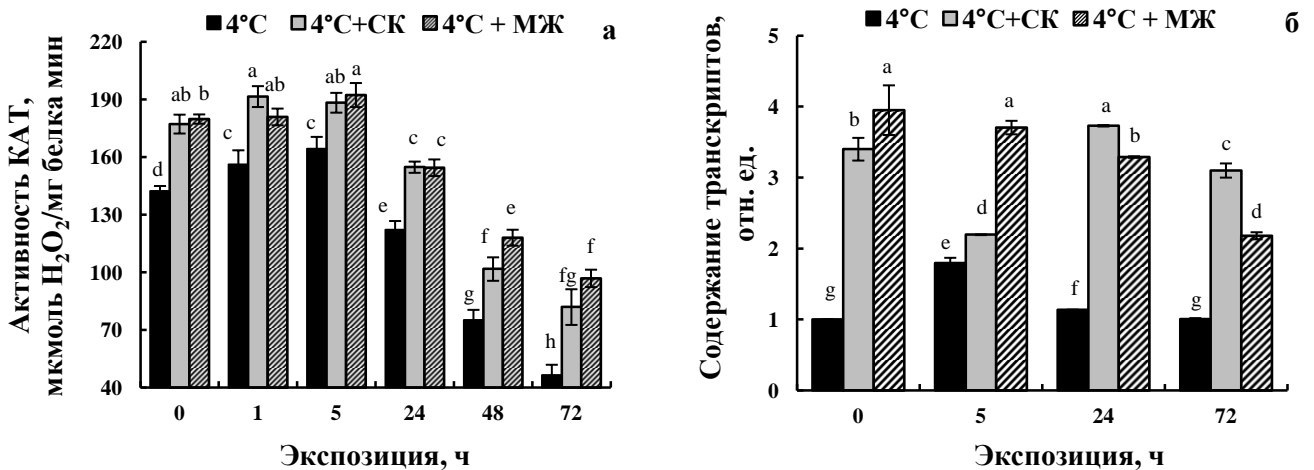


Рис. 34. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на активность КАТ (а) и содержание транскриптов гена *CsCAT* (б) в листьях огурца при действии температуры 4°C.

Таким образом, в условиях действия низких температур СК и МЖ индуцировали повышение активности КАТ и мРНК ее гена. Благодаря этому в листьях обработанных

фитогормонами растений огурца было обнаружено более низкое содержание пероксида водорода (рис. 27) и МДА (табл. 16). Тем не менее, продолжительное действие повреждающей температуры даже в присутствии СК и МЖ вызывало снижение активности КАТ, в результате которого происходило значительное накопление пероксида водорода (рис. 27) и усиление ПОЛ (табл. 16).

Следовательно, можно заключить, что в условиях действия низких температур как СК, так и МЖ вызывают повышение активности КАТ в листьях пшеницы и огурца, что способствует защите клеток растений от избыточного накопления пероксида водорода. Полученные нами данные согласуются с результатами других исследований, в которых показано, что СК (Mutlu et al., 2013b; Yu et al., 2016) и МЖ (Cao et al., 2009; Jin et al., 2014) увеличивают активность КАТ, при этом происходит повышение холодоустойчивости растений или их плодов. С другой стороны, есть данные, свидетельствующие о снижении активности КАТ под влиянием СК (Wang et al., 2009) и МЖ (Asghari, Hasanlooe, 2015) в условиях гипотермии. На основании полученных и литературных данных можно сделать вывод, что влияние СК и МЖ на активность КАТ зависит от вида растений, условий выращивания, особенностей обработки, а также интенсивности и продолжительности низкотемпературного воздействия.

3.3.2.3. Пероксидаза

Пероксидазы являются полифункциональными ферментами, участвующими как в утилизации, так и в генерации АФК (Minibayeva et al., 2009; Gill, Tuteja, 2010). В ряде исследований показано, что СК и ЖК вызывают увеличение активности пероксидаз, что способствует повышению устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов биотической природы. Например, совместное использование СК и ЖК увеличивало активность растворимой изопероксидазы, связывающейся с мицелием возбудителя фитофтороза (*Phytophthora infestans*), что повышало устойчивость растений к патогену (Масимов и др., 2011a). В то же время при заражении растений пшеницы фитопатогеном *Septoria nodorum* СК оказывала более значительное влияние на экспрессию генов анионной пероксидазы по сравнению с ЖК (Яруллина и др., 2015). У растений картофеля, инфицированных *Phytophthora infestans*, высокая чувствительность гена пероксидазы M21334 к ЖК, по мнению авторов, предполагает ведущую роль ЖК в регуляции активности анионных пероксидаз (Сорокань и др., 2014). В отличие от этого,

данные о влиянии СК и МЖ на активность ПО при действии абиотических факторов неоднозначны. Так, при низкой температуре СК и МЖ снижали активность ГвПО в плодах лимона, при этом их комбинированное применение оказывало более значительное ингибирующее действие на активность фермента (Shiboza et al., 2014). Тогда как в условиях засоления экзогенный МЖ снижал активность ГвПО у растений рапса (Ahmadi et al., 2018), а СК, напротив, вызывала повышение ее активности у проростков пшеницы (Abedini, Daie-Hassani, 2015).

Учитывая вышеизложенное, нами был проведен анализ изменения активности ГвПО в листьях растений пшеницы и огурца под влиянием экзогенных СК и МЖ в условиях действия низких температур. Результаты опытов показали, что предобработка проростков пшеницы СК и МЖ в равной степени способствовала активизации ГвПО в листьях при оптимальных температурных условиях (рис. 35). Это согласуется с результатами других исследований, в которых выявлено, что СК (Shi et al., 2006; Dong et al., 2010) и МЖ (Ястреб и др., 2015; Keshavarz et al., 2016) еще до начала действия стресс-факторов вызывают активизацию ГвПО.

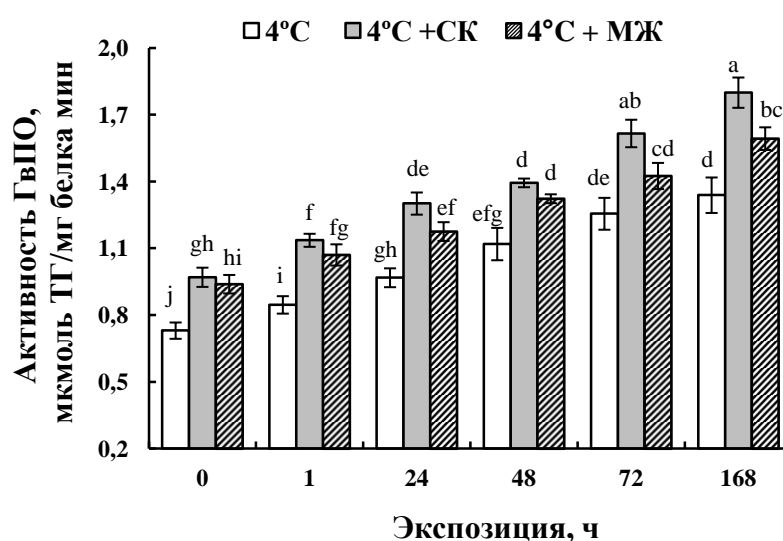


Рис. 35. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на активность ГвПО в листьях пшеницы при действии температуры 4°C.

Примечание. ТГ – тетрагваякол.

При действии температуры 4°C СК и МЖ повышали активность ГвПО в течение всего опыта. При этом к концу холодового закаливания (72–168 ч) в листьях растений, обработанных СК, активность ГвПО была выше, чем у контрольных и обработанных МЖ проростков (рис. 35). Так, на 7 сут активность ГвПО под влиянием СК увеличилась

на 86%, а МЖ – на 69%. В то же время, активность КАТ у обработанных СК растений в условиях охлаждения (особенно в начальный период) была ниже, чем у обработанных МЖ (рис. 32). Следовательно, обработка пшеницы СК и МЖ в разной степени активизировала пероксид-утилизирующие ферменты. В частности, под влиянием СК утилизация образующегося H_2O_2 , вероятно, преимущественно происходила за счет увеличения активности ГвПО, а при обработке МЖ она была обусловлена, главным образом, активизацией КАТ и, в меньшей степени, ГвПО.

Интересно, что в нормальных температурных условиях у проростков того же возраста нами были обнаружены противоположные изменения активности ферментов (прил. 7). Так, у растений, обработанных СК, активность КАТ была выше, чем у обработанных МЖ. В то же время, под влиянием МЖ в большей степени увеличивалась активность ГвПО, чем при СК (прил. 7). По нашему мнению, в условиях холода под действием СК и МЖ происходило изменение в соотношении между активностями КАТ и ГвПО. Повышенная активность КАТ, по сравнению с ПО, в присутствии СК при 22°C могла быть также обусловлена более высоким содержанием H_2O_2 (прил. 7). В то время как у проростков, обработанных МЖ, уровень H_2O_2 был ниже, в результате чего в его утилизации участвовала ГвПО, обладающая более высоким сродством к этой АФК (прил. 7). В качестве подтверждения наших предположений о различии в активизации ферментов под влиянием гормонов в оптимальных и стрессовых условиях служат данные о том, что ЖК в условиях нормального увлажнения ингибировала активность КАТ и повышала активность ГвПО у ячменя, а при засухе – увеличивала активность как КАТ, так и ГвПО (Луговая и др., 2014).

Сходные данные о влиянии экзогенных гормонов на активность ГвПО получены нами на растениях огурца. Так, ещё до начала действия низких температур как СК, так и МЖ, повышали активность фермента в листьях (рис. 36, а, б). При температуре 12°C активность ГвПО в листьях обработанных СК и МЖ растений возрастала с увеличением продолжительности опыта и была выше по сравнению с активностью у необработанных растений (рис. 36, а). Отметим также, что в начальный период (1–5 ч) действия температуры 12°C обнаружена более высокая активность ГвПО под влиянием СК (рис. 36, а).

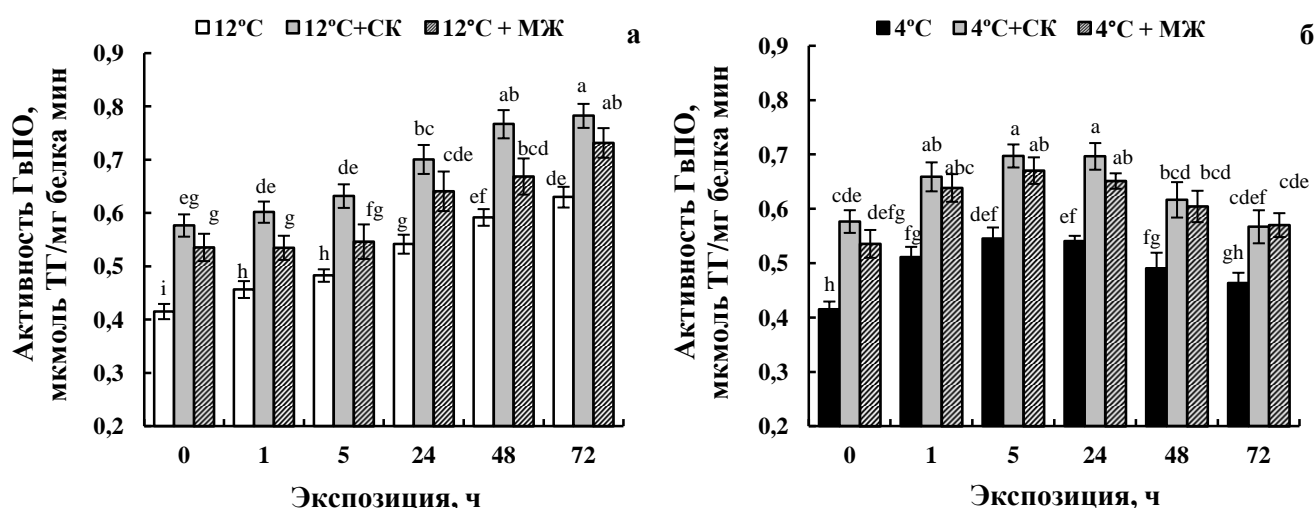


Рис. 36. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на активность ГвПО в листьях огурца при действии закаливающей (а) и повреждающей (б) температуры.

Примечание. ТГ – тетрагваякол.

В условиях действия повреждающей температуры 4°C СК и МЖ также способствовали существенному повышению активности ГвПО в течение всего опыта по сравнению с ее активностью у необработанных растений (рис. 36, б). Отметим также, что активность ГвПО (рис. 36, б), в отличие от КАТ (рис. 34, а), в меньшей степени ингибировалась действием низкой повреждающей температуры.

Таким образом, СК и МЖ активизировали ГвПО в листьях пшеницы (рис. 35) и огурца (рис. 36) ещё до начала действия низких температур. Благодаря этому, в условиях охлаждения активность фермента у обработанных СК и МЖ растений поддерживалась на более высоком уровне по сравнению с контрольными растениями, что способствовало снижению уровня H_2O_2 (рис. 26; рис. 27) и МДА (табл. 15; табл. 16). Отметим также, что наши данные подтверждаются результатами других исследований, в которых показано, что один из протекторных эффектов экзогенных СК и МЖ обусловлен их способностью повышать активность ГвПО в условиях действия низких температур. В частности, СК в условиях гипотермии увеличивала активность ГвПО (Kang, Saltveit, 2002; Dong et al., 2010; Ahmad et al., 2014). Экзогенный МЖ также повышал активность ГвПО (Asghari, Hasanlooe, 2015; Min et al., 2018) в плодах при их низкотемпературном хранении. Кроме того обнаружено, что при охлаждении СК и МЖ активизируют экспрессию генов, кодирующих ПО, в плодах перца (Fung et al., 2004) и в проростках огурца (Dong et al., 2014).

3.3.3. Содержание пролина и транскриптов генов, кодирующих ферменты его синтеза

На основании анализа литературы нами высказано предположение, что одним из важных защитных эффектов, оказываемых фитогормонами СК и МЖ, связан с их способностью индуцировать накопление свободного пролина в клетках, что повышает устойчивость растений к абиотическим факторам. В частности, предобработка растений СК увеличивала содержание пролина, что способствовало повышению устойчивости к засухе (Misra, Saxena, 2009), засолению (Shakirova et al., 2003), низким (Soliman et al., 2018) и высоким (Khanna et al., 2016) температурам. Экзогенный МЖ также увеличивал уровень пролина, что приводило к снижению повреждений, вызванных действием засухи (Abdelgawad et al., 2014), засоления (Manan et al., 2016), низких температур (Saydpour, Sayyari, 2016), УФ (Fedina et al., 2009) и тяжелых металлов (Yan et al., 2015).

На основании этого, нами была поставлена задача изучить влияние фитогормонов СК и МЖ на содержание пролина и транскриптов генов *WP5CS* и *WP5CR*, кодирующих ферменты его синтеза, у растений пшеницы при действии низкой температуры 4°C. Установлено, что СК и МЖ уже в оптимальных температурных условиях повышают (на 46 и 40% относительно исходного уровня, соответственно) уровень пролина в клетках (рис. 37), что согласуется с приведенными выше литературными данными.

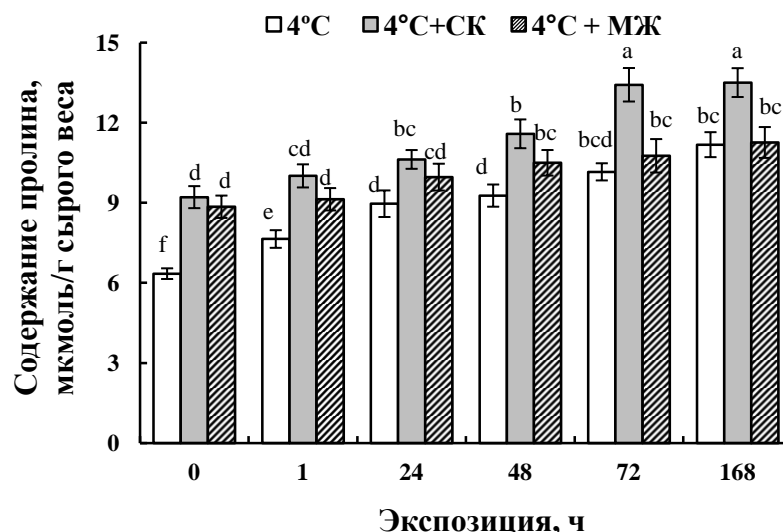


Рис. 37. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на содержание свободного пролина в листьях пшеницы при действии температуры 4°C.

При температуре 4°C СК и МЖ также индуцировали накопление пролина в листьях пшеницы (рис. 37). Отметим, что более выраженное действие на уровень пролина оказывала СК. Так, к концу опыта (7 сут) его содержание в клетках растений, обработанных СК, повышалось относительно исходного уровня на 47%, а под влиянием МЖ – на 28%. Кроме того, при продолжительном (72–168 ч) действии низкой температуры в листьях контрольных и обработанных МЖ растений содержание пролина достоверно не отличалось (рис. 37).

Наряду с влиянием на уровень пролина в листьях, СК и МЖ вызывали накопление мРНК генов *TaP5CS* (рис. 38, а) и *TaP5CR* (рис. 38, б), кодирующих ферменты его синтеза (П5КС и П5КР) как в оптимальных, так и в низкотемпературных условиях. При этом обнаружено, что в течение первых 3 сут СК в большей степени увеличивала уровень транскриптов гена *TaP5CS* (рис. 38, а), что, вероятно, обуславливало более интенсивное накопление пролина (рис. 37). Отметим также, что повышение содержания АФК, вызываемое СК, может приводить к активизации гена *P5CS* (Szabados, Savoure, 2009). Например, действие патогена (*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*) на растения арабидопсиса вызывало повышение уровня СК и АФК, что приводило к повышению экспрессии гена *P5CS2* и накоплению пролина (Fabro et al., 2004). Соответственно, мы предполагаем, что накопление пероксида водорода, индуцируемое СК (рис. 26), в оптимальных температурных условиях могло приводить к активизации гена *TaP5CS* (рис. 38, а) и аккумуляции пролина в листьях (рис. 37).

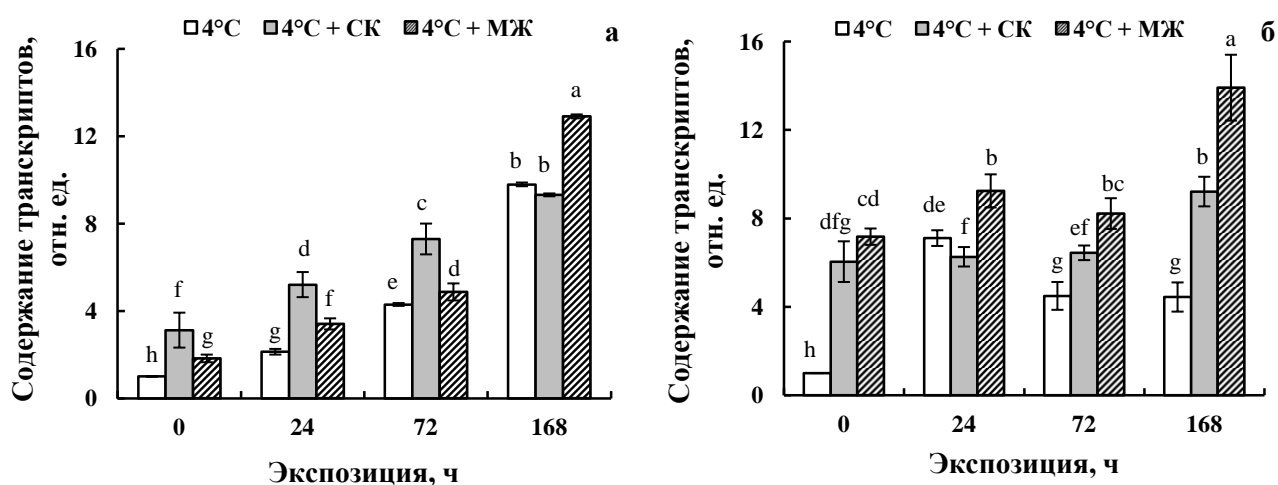


Рис. 38. Влияние СК и МЖ на содержание транскриптов гена *TaP5CS* (а) и *TaP5CR* (б) в листьях пшеницы при действии температуры 4°C.

В ходе наших исследований установлено, что на 7 сут закаливания у растений, предобработанных МЖ, происходит более значительное повышение мРНК генов *TaP5CS* (рис. 38, а) и *TaP5CR* (рис. 38, б), которое, по нашему мнению, направлено на увеличение синтеза новых молекул пролина для поддержания его уровня в клетках.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях действия низкой температуры повышение содержания пролина в листьях пшеницы, индуцируемое СК и МЖ, обусловлено, в том числе, активизацией его синтеза *de novo*. Это, в свою очередь, способствовало снижению содержания пероксида водорода (рис. 26) и МДА (табл. 15) и повышало холодоустойчивость (рис. 22) проростков. Отметим, что полученные нами данные согласуются с результатами других исследований. В частности, экзогенная СК (Misra, Saxena, 2009; Nazar et al., 2015) и МЖ (Cao et al., 2012; Zhang et al., 2012b) вызывали накопление пролина, которое было обусловлено увеличением активности П5КР и ОАТ и снижением активности ПДГ (Misra, Saxena, 2009; Cao et al., 2012; Zhang et al., 2012b; Nazar et al., 2015). В листьях томата МЖ также активизировал экспрессию гена *OAT* (Zhang et al., 2012b). Это благоприятствовало повышению устойчивости растений горчицы (Nazar et al., 2015) и чечевицы (Misra, Saxena, 2009) к засухе, а плодов локвы (Cao et al., 2012) и томата (Zhang et al., 2012b) – к низкой температуре.

Сходные данные получены нами при изучении влияния СК и МЖ на содержание пролина в листьях огурца. Так, при 22°C как СК, так и МЖ, увеличивали его содержание относительно исходного уровня на 53 и 43%, соответственно (рис. 39).

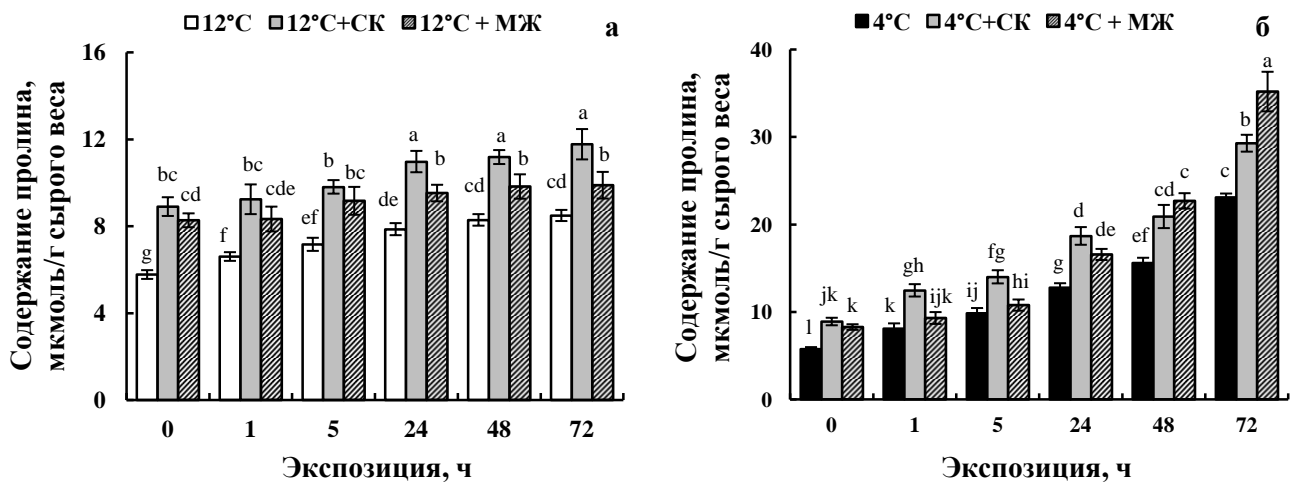


Рис. 39. Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на содержание свободного пролина в листьях огурца при действии закаливающей (а) и повреждающей (б) температуры.

В течение всего периода действия температуры 12°C у растений, обработанных СК, обнаружен более высокий уровень пролина (рис. 39, а). МЖ также повышал его содержание, но в меньшей степени (рис. 39, а). Так, через 72 ч уровень пролина у обработанных СК растений увеличился на 33% относительно исходного уровня, а под влиянием МЖ – на 19% (рис. 39, а). В условиях повреждающей температуры 4°C в листьях растений, обработанных СК и МЖ, содержание пролина было выше, чем у необработанных (рис. 39, б). Однако, если СК индуцировала его большее накопление в течение всего опыта, то МЖ повышал его содержание только через 24 ч (рис. 39, б). В то же время, к концу опыта (72 ч) в варианте с МЖ нами был обнаружен самый высокий уровень пролина (рис. 39, б).

Накопление пролина в листьях огурца, индуцируемое фитогормонами, в условиях действия низких (в особенности, повреждающих) температур играет важное значение для поддержания тургорного давления. Известно, что пролин обладает осморегуляторной функцией и повышение его содержания в клетках может способствовать поддержанию тургора при снижении водного потенциала, вызванного действием низкой температуры (Huang, Cavalieri, 1979). Кроме того, пролин стабилизирует мембранные структуры и защищает их от негативного действия АФК, осуществляя антиоксидантную функцию (Verbruggen, Hermans, 2008; Szabados, Savoure, 2009; Kavi Kishor et al., 2015). Ранее нами показано, что СК и МЖ снижали проницаемость мембран у растений огурца в условиях действия низких температур (рис 23, а, б), поэтому мы предполагаем, что проявление этого протекторного эффекта, оказываемого фитогормонами, было связано с их способностью повышать аккумуляцию пролина в течение всего низкотемпературного воздействия. Отметим, что полученные нами данные подтверждаются недавними исследованиями. Так, экзогенный МЖ при действии низких температур вызывал увеличение содержания пролина у теплолюбивых растений перца (Moradmand et al., 2015) и огурца (Saydpour, Sayyari, 2016), что способствовало снижению экзосмоса электролитов (Saydpour, Sayyari, 2016) и индекса холодового повреждения (Moradmand et al., 2015). Необходимо подчеркнуть, что в известной нам литературе имеются лишь единичные сведения о влиянии экзогенной СК на содержание пролина у теплолюбивых растений при действии низких температур. В частности, СК повышала содержание пролина в листьях фасоли (Soliman et al., 2018) и огурца (Sayyari, 2012), что способствовало повышению холодоустойчивости растений.

3.3.4. Содержание транскриптов гена *WCS120* дегидрина

Исследованиями последних лет выявлено, что СК (Aazami, Mahna, 2017; Soliman et al., 2018) и МЖ (Hu et al., 2013; Zhao et al., 2013; Wang et al., 2016; Wang et al., 2018a) в условиях низкотемпературного стресса вызывают индукцию ICE-CBF/DREB1 ((ICE)-C-Repeat Binding Factor/Dehydration Responsive Element Binding Factor1) сигнального пути, что вносит важный вклад в повышение холодоустойчивости растений. Так, например, при действии низких температур СК и МЖ повышали уровень мРНК генов транскрипционных факторов *CBF4* (Aazami, Mahna, 2017) и *CBF1* (Wang et al., 2016). Известно, что транскрипционные факторы CBF/DREB1 активируют экспрессию генов холодового ответа, к которым, в том числе, относят гены, кодирующие COR/LEA белки (Cold Regulated/Late Embryogenesis Abundant). Они включают гены семейства *WCS* (Wheat Cold Specific), которые специфичны для злаковых растений и участвуют в процессе низкотемпературной адаптации (Колесниченко, Войников, 2003; Vitámvás et al., 2007, 2010; Winfield et al., 2010).

В связи с этим, нами было изучено влияние экзогенных фитогормонов СК и МЖ на содержание транскриптов гена *WCS120* в листьях пшеницы при действии низкой температуры 4°C. Установлено, что уровень мРНК этого гена в листьях контрольных (необработанных) растений повышался в течение всего опыта (рис. 40). Белки семейства *WCS* являются дегидринами – белками II группы класса LEA и выполняют в растениях ряд важнейших функций: препятствуют обезвоживанию клеток, агрегации белков, стабилизируют мембраны и участвуют в защите от АФК (Аллагулова и др., 2003; Nara, 2010; Kosova et al., 2010; Аллагулова, Шакирова, 2017). Необходимо подчеркнуть, что согласно имеющимся в литературе сведениям, экспрессия гена *WCS120* у пшеницы специфически индуцируется действием низких температур (Vitámvas et al., 2007; Репкина, 2014). Таким образом, повышение уровня транскриптов гена *WCS120* (рис. 40) наряду с увеличением холодоустойчивости (рис. 6) проростков пшеницы указывает на его участие в адаптации растений к низкой температуре. Полученные нами данные согласуются с результатами других исследований, которыми обнаружено накопление транскриптов гена *WCS120* у пшеницы (Vitámvas et al., 2007, 2010; Таланова и др., 2011; Kosova et al., 2011, 2013; Репкина, 2014).

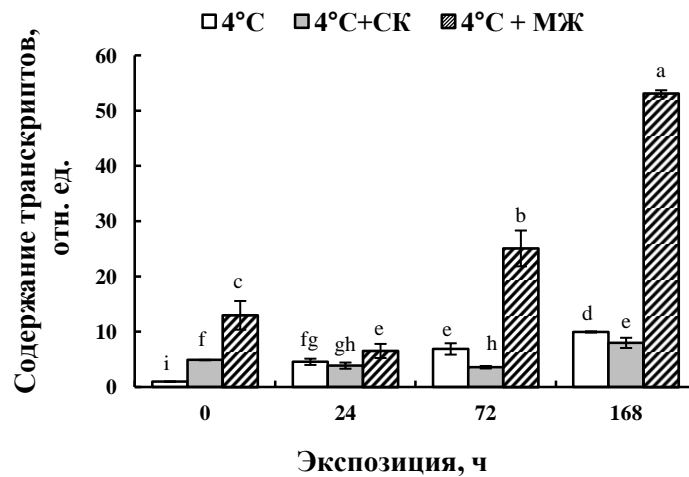


Рис. 40. Влияние СК и МЖ на содержание транскриптов гена *WCS120* в листьях пшеницы при действии температуры 4°C.

Результатами наших исследований также продемонстрировано, что экзогенные СК и, в бóльшей степени МЖ, индуцируют повышение экспрессии гена *WCS120* в оптимальных температурных условиях (рис. 40). При действии низкой температуры 4°C содержание транскриптов этого гена в листьях растений, обработанных СК, повышалось только к концу опыта и было ниже, чем у контрольного варианта (без обработки) (рис. 40). В отличие от этого, нами впервые показано, что МЖ в условиях охлаждения вызывал значительное накопление мРНК гена *WCS120*, которое усиливалось с увеличением продолжительности воздействия (рис. 40). Мы предполагаем, что МЖ оказывал на проростки пшеницы преадаптирующее действие, повышая экспрессию гена *WCS120* уже в обычных условиях (22°C), что увеличивало уровень мРНК этого гена при последующем действии низкой температуры и обеспечивало формирование повышенной холодоустойчивости (рис. 22). Известно, что повышение экспрессии генов, кодирующих дегидрины и накопление их белковых продуктов имеет важное значение для адаптации растений к низким температурам (Thomashow, 1999; Таланова и др., 2011). Кроме того, обнаружено присутствие белков *WCS120* в нуклеоплазме клеток растений, что может указывать на их участие в защите процессов транскрипции (Колесниченко, Войников, 2003).

Отметим, что положительное влияние жасмонатов на содержание генов транскрипционных факторов CBF/DREB1, активизирующих экспрессию генов холодвого ответа, выявлено в более ранних исследованиях. В частности, экзогенный МЖ вызывал увеличение экспрессии генов, кодирующих транскрипционные факторы и

COR-белки в плодах банана при их низкотемпературном хранении (Zhao et al., 2013). Обнаружено также, что в условиях действия низкой температуры МЖ повышал содержание мРНК генов транскрипционных факторов (*CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *CBF5*) в каллусах яблони (Wang et al., 2018a). Авторами отмечается, что увеличение уровня этих генов было тем больше, чем выше была концентрация МЖ. Участие жасмонатов в регуляции экспрессии генов холодового ответа также подтверждается экспериментами с использованием мутантных растений. Так, у мутантов арабидопсиса с подавленной экспрессией гена, участвующего в сигналинге ЖК, содержание транскриптов генов, кодирующих транскрипционные факторы CBF/DREB1, было существенно меньшим, чем у растений дикого типа и обработанных МЖ (Hu et al., 2013). Более низкий уровень (по сравнению с диким типом и обработанными МЖ) мРНК гена, кодирующего транскрипционный фактор CBF1, также был выявлен у мутантных растений томата с подавленным синтезом ЖК при действии холода (Wang et al., 2016).

Отметим, что отсутствие значительного накопления транскриптов гена *WCS120* в обработанных СК растениях пшеницы в условия действия низкой температуры, обнаруженное в наших опытах (рис. 40), вероятно, было обусловлено взаимодействием СК и МЖ. Известно, что повышение содержания СК в тканях растений приводит к накоплению NPR1-белков, которые, в свою очередь, блокируют экспрессию генов, запускаемую ЖК и ее производными (Яковлева, Егорова, 2010; Janda, Ruelland, 2015). Мы предполагаем, что при действии низкой температуры у проростков пшеницы, предобработанных СК, происходило увеличение эндогенного уровня СК, что приводило к накоплению и активации NPR1-белков, ингибирующих повышение содержания гена *WCS120*, индуцируемого МЖ. В пользу нашего предположения об увеличении уровня СК свидетельствуют данные, демонстрирующие ее накопление в клетках пшеницы (Janda et al., 2007; Kosová et al., 2012), риса (Wang et al., 2009), огурца (Dong et al., 2014) и кукурузы (Wang et al., 2018b) при действии низких температур.

Таким образом, в условиях низкой температуры экзогенный МЖ вызывал накопление транскриптов гена *WCS120* дегидрина в листьях пшеницы. Мы предполагаем, что это способствовало снижению интенсивности окислительного стресса и вносило важный вклад в повышение холодоустойчивости растений.

Совокупность полученных результатов позволяет заключить, что экзогенные фитогормоны СК и МЖ принимают участие в защитных реакциях контрастных по

холодоустойчивости растений на действие низких температур. Важно отметить, что при закаливающих температурах они способствуют повышению устойчивости, а при повреждающей – снижают ее негативное действие. При этом в низкотемпературных условиях СК и МЖ увеличивают активность антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ и ГвПО), усиливают накопление транскриптов кодирующих их генов, а также индуцируют аккумуляцию пролина и мРНК генов ферментов его синтеза. Важно, что под влиянием МЖ в листьях пшеницы происходит накопление мРНК гена дегидрина, участвующего в повышении холодоустойчивости злаковых растений. Это позволяет заключить, что протекторная роль СК и МЖ в условиях гипотермии связана с их участием в регуляции работы АОС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В природных условиях низкие температуры являются одним из основных факторов, оказывающих негативное влияние на жизнедеятельность растений (Levitt, 1980; Коровин, 1984; Титов и др., 2006; Трунова, 2007; Марковская и др., 2013). Формирование устойчивости к ним представляет собой сложный процесс, заключающийся в комплексной перестройке метаболизма и затрагивающий многие процессы растительного организма (Туманов, 1979; Levitt, 1980; Kratsch, Wise, 2000; Колесниченко, Войников, 2003; Лось, 2005; Титов и др., 2006; Трунова, 2007; Theocharis et al., 2012; Войников, 2013). При этом характер ответной реакции растений на действие низких температур может существенно различаться в зависимости от интенсивности (повреждающее или субповреждающее) и продолжительности (длительное или кратковременное) температурного воздействия (Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Титов и др., 2006 и др.).

Необходимо отметить, что при изучении влияния низких температур на растения внимание исследователей сосредоточено, главным образом, на механизмах адаптации растений, относящихся к одной из групп: морозостойкие, холодостойкие или теплолюбивые. Но особый интерес вызывают работы, в которых рассматриваются адаптивные возможности контрастных по холодоустойчивости растений (Дроздов и др., 1984; Wise, Naylor, 1987a,b; Peeler, Naylor, 1988; Титов, 1989; Климов и др., 1997; Tewari, Tripathy, 1998; Титов и др., 2006; Титов, Таланова 2009; Макаренко и др., 2010; Марковская и др., 2013; Антипина и др., 2016).

Проведенное нами комплексное изучение влияния низких положительных закаливающих температур на растения, контрастные по холодоустойчивости (пшеница и огурец), позволило выявить сходство в их ответной реакции. Так, установлено, что у растений пшеницы и огурца в условиях действия низких температур происходит формирование холодоустойчивости, о чем свидетельствуют полученные данные о повышении устойчивости клеток листьев пшеницы к промораживанию и об отсутствии нарушения проницаемости клеточных мембран листьев огурца. Кроме того, в условиях холодого закаливания не происходило полного подавления ростовых процессов.

Предполагается, что одним из важных отличий теплолюбивых растений от холодостойких является то, что у последних при действии низких температур не развивается выраженный окислительный стресс (Лукаткин, 2002). Это подтверждается

результатами наших исследований. Так, в начальный период низкотемпературного закаливания в листьях пшеницы и огурца повышался уровень H_2O_2 и МДА, но к концу воздействия содержание этих соединений у пшеницы снижалось, тогда как у огурца продолжало расти. Однако отметим, что накопление H_2O_2 и МДА в листьях огурца не приводило к повреждению клеточных мембран, о чем свидетельствует снижение их проницаемости к моменту завершения опыта.

Как показывают исследования, одним из важнейших механизмов адаптации растений к неблагоприятным факторам, в том числе и к низким температурам, является активизация работы АОС, включающей антиоксидантные ферменты и неферментативные соединения (Лукаткин, 2002; Mittler, 2002; Noctor et al., 2012; Sharma et al., 2012). При этом многими авторами выявлены разнонаправленные изменения активности антиоксидантных ферментов, что не позволяет делать однозначные выводы об их участии в повышении холодоустойчивости растений (Колупаев и др., 2015, 2018). Нами показано, что антиоксидантные ферменты (СОД, КАТ и ГвПО) участвуют в адаптации как устойчивого, так и чувствительного к низким температурам видов растений. Об этом свидетельствует повышение их активности (и накопление мРНК их генов *FeSOD*, *MnSOD*, *Cu/ZnSOD* и *CAT*) в листьях пшеницы и огурца в течение всего периода действия закаливающих температур. Отметим также, что полученные результаты согласуются с данными других авторов о том, что теплолюбивые растения обладают более низкой антиоксидантной активностью по сравнению с холодостойкими (Wise, Naylor, 1987a; Лукаткин, 2002; Синькевич и др., 2011). Так, активность СОД и ГвПО до начала действия низких температур и уровень активности этих ферментов при охлаждении были выше у растений пшеницы. В отличие от этого, исходная активность КАТ в листьях огурца значительно превышала активность фермента у пшеницы. Кроме того, в течение холодого закаливания активность КАТ и содержание мРНК ее гена в листьях огурца увеличивались, тогда как у растений пшеницы – снижались.

Важную роль в механизмах повышения стрессоустойчивости растений играет свободный пролин (Verbruggen, Hermans, 2008; Szabados, Savoure, 2009), который наряду с осмопротекторной и шаперонной ролью, обладает и антиоксидантным действием (Кузнецов, Шевякова, 1999; Радюкина и др., 2008; Nayat et al., 2012). В нашей работе показано, что под влиянием низких закаливающих температур происходило накопление пролина (пшеница, огурец) и повышение содержания мРНК генов *WP5CS* и

WP5CR, кодирующих ферменты его синтеза – П5КС и П5КР (пшеница), что позволило заключить, что пролин участвует в адаптации растений к низким температурам.

В ходе наших исследований также установлено, что реакция чувствительных к низким температурам растений огурца различается в зависимости от интенсивности и продолжительности холодового воздействия. Так, если низкая закаливающая температура (12°C) вызывала замедление ростовых процессов и кратковременное (часы) повышение проницаемости мембран, то при повреждающей (4°C) – происходило необратимое подавление роста и значительное увеличение выхода электролитов из клеток листьев. Уровень окислительного стресса был также существенно выше в листьях проростков, подвергнутых повреждающему воздействию. Вместе с тем показано, что активизация АОС является неспецифической реакцией растений огурца на кратковременное действие как закаливающей, так и повреждающей температур. Однако с увеличением продолжительности повреждающего воздействия происходило снижение активности антиоксидантных ферментов (в особенности СОД и КАТ), что вело к усилению окислительного стресса, нарушению проницаемости клеточных мембран, снижению холодоустойчивости и гибели растений огурца.

В последние годы при изучении механизмов устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов среды внимание исследователей всё чаще обращается к фитогормонам салициловой и жасмоновой кислоте. Известно, что природа, сигналинг, физиологическое действие и стресс-протекторные эффекты этих гормонов различаются (Яруллина и др., 2011). СК – соединение фенольной природы, играющее важную роль в индукции СПУ и стимулирующее генерацию АФК, проявление реакции СВЧ, накопление PR-белков (Metraux, 2001; Тарчевский, 2002; Vlot et al., 2009; Kumar, 2014). ЖК является соединением оксипириновой природы, участвует в запуске ИСУ растений, индуцируя синтез защитных соединений, таких как ингибиторы протеиназ и трипсина, дефензины, тионины и др. (Васюкова, Озерецковская, 2009; Samota et al., 2017; Wasternack, Song, 2017). Показано также, что СК и ЖК участвуют в ответных реакциях растений на действие абиотических факторов, таких как засоление, засуха, высокие температуры, тяжелые металлы и др. (Clarke et al., 2009; Miura et al., 2013; Sharma et al., 2013; Shakirova et al., 2016; Per et al., 2018; Talebi et al., 2018 и др.).

К настоящему времени установлено, что СК, ЖК и их производные участвуют в повышении устойчивости растений к низким температурам (Janda et al., 1999; Li et al.,

2012; Hu et al., 2013; Mutlu et al., 2013a,b; Per et al., 2018 и др.), хотя их роль в механизмах повышения холодоустойчивости не до конца ясна. В связи с этим, нами было изучено влияние экзогенных салициловой кислоты и метилжасмоната на ответную реакцию растений пшеницы и огурца на действие низких положительных температур.

В ходе исследования показано, что повышение холодоустойчивости растений, индуцируемое СК и МЖ, обусловлено их участием в регуляции функционирования компонентов АОС. Так, под влиянием этих фитогормонов уже в оптимальных температурных условиях (22°C) в листьях растений увеличивалась активность антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ и ГвПО), а также происходило накопление пролина (рис. 41). Наряду с этим, в присутствии СК и МЖ повышался уровень мРНК генов *FeSOD*, *MnSOD*, *Cu/ZnSOD* и *CAT*, кодирующих антиоксидантные ферменты (пшеница, огурец) и генов *WP5CS* и *WP5CR*, кодирующих ферменты синтеза пролина (пшеница) (рис. 41). Особо отметим, что у растений пшеницы МЖ вызывал повышение содержания мРНК гена *WCS120* дегидрина, который участвует в механизмах холодовой адаптации злаковых растений благодаря его осмопротекторной и шаперонной роли, а также участию в защите клеток от АФК (рис. 41).

По нашему мнению, активизация работы АОС под влиянием СК и МЖ в оптимальных температурных условиях (22°C) была обусловлена некоторым повышением уровня окислительного стресса (рис. 41). При этом если СК вызывала увеличение содержания пероксида водорода и МДА, то под влиянием МЖ в клетках растений повышался только уровень МДА (рис. 41). Полученные нами данные об увеличении уровня H_2O_2 и МДА в присутствии СК и МЖ согласуются с имеющимися в литературе представлениями, согласно которым, усиление окислительного стресса является важным звеном в реализации их протекторных эффектов при действии неблагоприятных факторов среды (Fedina, Benderliev, 2000; Сахабутдинова и др., 2004; Kumari et al., 2006; Пестова, 2007; Максимов и др., 2011a; Liu et al., 2012; Колупаев и др., 2013; Масленникова, Шакирова, 2018).

Важно, что при последующем действии низких температур благодаря активизации работы АОС ввиду увеличения уровня окислительного стресса под влиянием СК и МЖ в клетках обработанных растений была обнаружена повышенная (по сравнению с контрольными растениями) активность антиоксидантных ферментов, более высокий уровень пролина и мРНК генов, кодирующих антиоксидантные ферменты

и ферменты синтеза пролина (рис. 41). В присутствии МЖ в листьях пшеницы значительно увеличивался уровень мРНК гена дегидрина (рис. 41). Активизация работы АОС под влиянием фитогормонов, в свою очередь, приводила к снижению интенсивности окислительного стресса в клетках пшеницы и огурца и способствовала формированию повышенной устойчивости в условиях действия низких закаливающих температур (рис. 41). Важно, что СК и МЖ также частично нивелировали негативное действие повреждающей температуры на растения огурца (рис. 41).



Рис. 41. Влияние СК и МЖ на реакцию растений при оптимальной и низкой температуре.

Примечание: ↑ – повышение.

Укажем, что действие СК и МЖ на работу АОС растений в условиях действия холода, в целом, было сходным. Однако можно отметить некоторые особенности. Так, снижение интенсивности окислительного стресса, вызванного действием низких температур, под влиянием СК было, по-видимому, главным образом обусловлено повышением активности антиоксидантных ферментов и уровня пролина. В то же время, МЖ оказывал менее выраженное действие на содержание пролина, и, соответственно, утилизация образующихся АФК, вероятно, была связана с увеличением активности антиоксидантных ферментов и накоплением дегидрина.

Таким образом, полученные данные позволяют заключить, что устойчивость растений пшеницы и огурца к низким температурам обусловлена различными физиолого-биохимическими и молекулярно-генетическими механизмами, важное место среди которых занимает активизация работы АОС. При этом фитогормоны СК и МЖ участвуют в формировании повышенной устойчивости растений пшеницы и огурца к низким температурам посредством регуляции работы АОС.

ВЫВОДЫ

1. Ответная реакция контрастных по холодоустойчивости растений (пшеница и огурец) на воздействие низких положительных температур имеет сходный характер, но зависит от его интенсивности и продолжительности. Действие закаливающих температур (пшеница – 4°C в течение 7 сут; огурец – 12°C в течение 3 сут) приводит к замедлению ростовых процессов и формированию холодоустойчивости, тогда как продолжительное повреждающее воздействие (огурец – 4°C, 1 сут и более) вызывает необратимое подавление роста и снижение холодоустойчивости.

2. Активизация антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ, ГвПО) и повышение содержания свободного пролина в листьях пшеницы и огурца обнаружено в течение всего периода действия закаливающих температур и в начальный (1–5 ч) период действия повреждающей температуры на проростки огурца. В условиях закаливающих температур это способствует снижению (пшеница) или поддержанию на низком уровне (огурец) содержания H_2O_2 и МДА. Длительное (3 сут) действие повреждающей температуры вызывает снижение активности СОД (в 1,3 раза) и КАТ (в 3 раза) в листьях огурца, что приводит к повышению содержания H_2O_2 и МДА.

3. Экзогенные фитогормоны СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) повышают устойчивость пшеницы к промораживанию, снижают выход электролитов из клеток листьев огурца и способствуют поддержанию ростовых процессов у этих растений в условиях действия низких положительных температур.

4. Обработка СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) вызывает снижение содержания H_2O_2 и МДА в листьях растений пшеницы и огурца, подвергнутых действию низких положительных температур.

5. Защитное действие фитогормонов СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на контрастные по холодоустойчивости растения (пшеница и огурец) обусловлено их способностью в низкотемпературных условиях (4 и 12°C) повышать активность СОД, КАТ и ГвПО и уровень транскриптов кодирующих их генов (*FeSOD*, *MnSOD*, *Cu/ZnSOD* и *CAT*), увеличивать содержание пролина и мРНК генов *P5CS* и *P5CR* ферментов его синтеза, а также усиливать экспрессию гена *WCS120* дегидрина. Это способствует формированию повышенной холодоустойчивости при действии низких закаливающих температур и снижает негативное действие повреждающей температуры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдрахимова, Й.Р. Холод-индуцированная динамика активности антиоксидантных систем проростков различающихся по морозоустойчивости сортов пшеницы / Й.Р. Абдрахимова, М.Г. Тимофеева, А.Р. Вильданова, И.Д. Фадеева, А.Д. Анвар, Ф.А. Абдрахимов, Т.В. Багаева // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2001. – Т. 153, кн. 2. – С. 126–138.
2. Авальбаев, А.М. Вклад изменений в протеоме и тирозиновом фосфопротеоме в реализацию ростстимулирующего действия метилжасмоната на проростки пшеницы / А.М. Авальбаев, Р.А. Юлдашев, К.А. Федорова, Ч.Р. Аллагулова, Р.И. Гильманова, Е.О. Федина, Н.В. Петрова, Ф.Г. Каримова, Ф.М. Шакирова // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2018. – №3 (1). – С. 5–10.
3. Алехина, Н.Д. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова, Н.Р. Мейчик, А.М. Носов, О.Г. Полесская, Е.В. Харитонашвили, В.В. Чуб; Под ред. И.П. Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 640 с.
4. Аллагулова, Ч.Р. Вклад дегидринов в антиоксидантную защиту растений / Ч.Р. Аллагулова, Ф.М. Шакирова // Материалы II международного симпозиума «Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений» и международной научной школы «Роль активных форм кислорода в жизни растений» (Уфа, 26 июня–1 июля, 2017 г.) / ред. И.В. Максимов и др. Уфа: ООО «Первая типография», 2017. С. 48–51.
5. Аллагулова, Ч.Р. Дегидрины растений: их структура и предполагаемые функции / Ч.Р. Аллагулова, Ф.Р. Гималов, Ф.М. Шакирова, В.А. Вахитов // Биохимия. – 2003. – Т. 68, Вып. 9. – С. 1157–1165.
6. Аллагулова, Ч.Р. Сравнительный анализ защитного действия 6-бензиламинопурина и метилжасмоната на проростки пшеницы в условиях дефицита влаги / Ч.Р. Аллагулова, А.М. Авальбаев, Р.А. Юлдашев, Ф.М. Шакирова // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2018. – № 3 (1). – С. 11–15.
7. Аникиев, В.В. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков / В.В. Аникиев, Ф.Ф. Кутузов // Физиология растений. – 1961. – Т. 8 (3). – С. 375–377.
8. Антипина, О.В. Изменение содержания фотосинтетических пигментов при адаптации холодостойких и теплолюбивых растений к низкой температуре / О.В.

Антипина, А.Н Дерябин, В.Н. Попов // Международный научный журнал «Символ науки». – 2016. – №1. – С. 13–15.

9. Антипина, О.В. Способность листьев и корней теплолюбивых растений табака к формированию устойчивости к гипотермии / Антипина Ольга Валерьевна: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05. – Москва, 2010. – 24 с.

10. Астахова, Н.В. Реорганизация ультраструктуры хлоропластов при низкотемпературном закаливании растений арабидопсиса / Н.В. Астахова, В.Н. Попов, А.А. Селиванов, Е.А. Бураханова, Г.П. Алиева, И.Е. Мошков // Физиология растений. – 2014. – Т. 61. – С. 790–797.

11. Балагурова, Н.И. Влияние локального охлаждения проростков огурца и пшеницы на различные виды устойчивости листа и корня / Н.И. Балагурова, Т.В. Акимова, А.Ф. Титов // Физиология растений. – 2001. – Т. 48. – С. 113–118.

12. Балагурова, Н.И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию / Н.И. Балагурова, С.Н. Дроздов, Н.И. Хилков. – Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. – 6 с.

13. Бараненко, В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений / В.В. Бараненко // Цитология. – 2006. – Т. 48. – С. 465–473.

14. Боровик, О.А. Связь между активностью альтернативного пути дыхания, содержанием сахаров и морозоустойчивостью озимой пшеницы / О.А. Боровик, О.И. Грабельных, Н.А. Королева, Т.П. Побежимова, В.К. Войников // J. Stress Physiol. Biochem. – 2013. – Vol. 9 (4). – P. 241–250.

15. Бурмистрова, Н.А. Салициловая кислота может регулировать разгрузку флоэмы в кончике корня / Н.А. Бурмистрова, М.С. Красавина, Э.Н. Аканов // Физиология растений. – 2009. – Т. 56 (5). – С. 695–703.

16. Вайнер, А.А. Влияние жасмоновой кислоты на продуктивность и устойчивость растений проса к неблагоприятным абиотическим факторам / А.А. Вайнер, А.А. Луговая, Ю.Е. Колупаев, Н.Н. Мирошниченко // Агрохимия. – 2015. – № 4. – С. 62–67.

17. Ван, В. Особенности генной экспрессии и механизмы регуляции супероксиддисмутазы, ее физиологическая роль в растениях при стрессе. Обзор / В. Ван, М.К. Ся, Дж. Чэнь, Р. Юань, Ф.Н. Дэн, Ф.Ф. Шэнь // Биохимия. – 2016. – Т. 81, Вып. 5. – С. 625–643.

18. Васюкова, Н.И. Жасмонатзависимая защитная сигнализация в тканях растений / Н.И. Васюкова, О.Л. Озерецковская // Физиология растений. – 2009. – Т. 56 (5). – С. 643–653.
19. Васюкова, Н.И. Жасмоновая кислота и устойчивость томатов к галловой нематоды / Н.И. Васюкова, С.В. Зиновьева, Ж.В. Удалова, Н.Г. Герасимова, О.Л. Озерецковская, М.Д. Сонин // Доклады Академии наук. – 2009. – Т. 428 (3). – С. 420–422.
20. Васюкова, Н.И. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота / Н.И. Васюкова, О.Л. Озерецковская // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43 (4). – С. 405–411.
21. Венжик, Ю.В. Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодной адаптации / Ю.В. Венжик, А.Ф. Титов, В.В. Таланова, Е.А. Мирославов, Н.К. Котеева // Цитология. – 2012. – Т. 54 (12). – С. 916–924.
22. Войников, В.К. Энергетическая и информационная системы растительных клеток при гипотермии / В.К. Войников // Новосибирск: Наука, 2013. – 212 с.
23. Войтехович, М.А. L-аскорбиновая кислота как антиоксидант и сигнально-регуляторный агент в клетках высших растений / М.А. Войтехович, В.А. Кучинская, И.Ю. Новосельский, П.В. Гриусевич, В.В. Самохина, В.С. Мацкевич, А.И. Соколик, В.В. Демидчик // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2018. – Т. 2. – С. 27–38.
24. Газарян, И.Г. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растений / И.Г. Газарян, Д.М. Хушпульян, В.И. Тишков // Успехи биол. химии. – 2006. – Т. 46. – С. 303–322.
25. Гамбург, К.З. Взаимосвязь различий в устойчивости к заморозкам арабидопсиса и теллунгиеллы с содержанием белков теплового шока и дегидринов / К.З. Гамбург, Н.Е. Коротаева, Б.К. Бадугев, Г.Б. Боровский, В.К. Войников // Физиология растений. – 2014. – Т. 61 (3). – С. 343–349.
26. Гарифзянов, А.Р. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений / А.Р. Гарифзянов, Н.Н. Жуков, В.В. Иванищев // Современные проблемы науки и образования. – 2011. – № 2. – С. 1–21.
27. Гармаш, Е.В. Альтернативный путь дыхания в растениях: регуляция и функции / Е.В. Гармаш // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2010. – Вып. 3. – С. 26–31.

28. Грабельных, О.И. Антиоксидантная функция альтернативной оксидазы в митохондриях озимой пшеницы при холодовом закаливании / О.И. Грабельных, Т.П. Побежимова, Н.С. Павловская, Н.А. Королева, О.А. Боровик, И.В. Любушкина, В.К. Войников // Биол. мембраны. – 2011. – Т. 28 (4). – С. 274–283.

29. Грабельных, О.И. Влияние холодового шока на жирнокислотный состав и функциональное состояние митохондрий закаленных и незакаленных проростков озимой пшеницы / О.И. Грабельных, К.А. Кириченко, Т.П. Побежимова, О.А. Боровик, Н.С. Павловская, И.В. Любушкина, Н.А. Королева, В.К. Войников // Биологические мембраны. – 2014а. – Т. 31, № 3. – С. 204–217.

30. Грабельных, О.И. Митохондриальные энергорассеивающие системы (альтернативная оксидаза, разобщающие белки и «внешняя» NADH-дегидрогеназа) вовлечены в развитие морозоустойчивости проростков озимой пшеницы / О.И. Грабельных, О.А. Боровик, Е.Л. Таусон, Т.П. Побежимова, А.И. Катышев, Н.С. Павловская, Н.А. Королева, И.В. Любушкина, В.Ю. Башмаков, В.Н. Попов, Г.Б. Боровский, В.К. Войников // Биохимия. – 2014б. – Т. 79. – С. 645–660.

31. Гречкин, А.Н. Липоксигеназная сигнальная система / А.Н. Гречкин, И.А. Тарчевский // Физиология растений. – 1999. – Т. 46 (1). – С.132 – 142.

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

33. Деви, С.Р. Антиокислительная активность растений *Brassica juncea*, подвергнутых действию высоких концентраций меди / С.Р. Деви, М.Н.В. Прасад // Физиология растений. – 2005. – № 3. – С. 233–237.

34. Дерябин, А.Н. Особенности CO₂-газообмена и структурной организации хлоропластов растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, в условиях гипотермии / А.Н. Дерябин, М.С. Синькевич, С.В. Климов, Н.В. Астахова, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2007. – Т. 54 (4). – С. 511–516.

35. Джавадиан, Н. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы / Н. Джавадиан, Г. Каримзаде, С. Мафузи, Ф. Ганати // Физиология растений. – 2010. – Т. 57 (4). – С. 580–588.

36. Дмитриева, С.А. АФК и протон-опосредованное действие салициловой кислоты на рост и ультраструктуру клеток корней пшеницы / С.А. Дмитриева, А.А. Пономарева, Ф.В. Минибаева, Л.Х. Гордон // Ученые записки Казанского государственного университета. – 2008. – Т. 150, кн. 3. С. 123–135.
37. Дроздов, С.Н. Некоторые аспекты экологической физиологии растений / С.Н. Дроздов, В. К. Курец. – Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. – 172 с.
38. Дроздов, С.Н. Терморезистентность активно вегетирующих растений / С.Н. Дроздов, В.К. Курец, А.Ф. Титов. – Л.: Наука, 1984. – 168 с.
39. Емельянов, В.В. Салициловая кислота и адаптация растений к недостатку кислорода и последующему окислительному стрессу / В.В. Емельянов, В.В. Ласточкин, А.Д. Бертова, Т.В. Чиркова // Сб. мат. докл. Научной конференции «Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты» (Судак, 18–24 сентября, 2017 г.) / Отв. ред. Вл.В. Кузнецов – М: Изд-во АНО «Центр содействия научной, образовательной и просветительской деятельности «Соцветие», 2017.– С. 40.
40. Загоскина, Н.В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений / Н.В. Загоскина, Л.В. Назаренко // Вестник Московского городского педагогического университета. Серия: Естественные науки. – 2016. – № 2 (22). – С. 9–23.
41. Загоскина, Н.В. Влияние кратковременного действия гипотермии на активность антиоксидантных ферментов и содержание фенольных соединений в листьях проростков яровой и озимой пшеницы / Н.В. Загоскина, Н.А. Олениченко, Л.В. Назаренко // Вест. Харьк. нац. аграр. универ. – 2011. – Вып. 3 (24). – С. 25–34.
42. Загоскина, Н.В. Изменения в CO_2 -газообмене и образовании фенольных соединений у растений озимой пшеницы как следствие холодового закаливания / Н.В. Загоскина, Н.А. Олениченко, С.В. Климов, Н.В. Астахова, Е.А. Живухина, Т.Н. Трунова // Физиология растений. – 2005. – Т. 52. – С. 366–371.
43. Запрометов, М.Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения: 56-е Тимирязевское чтение / М.Н. Запрометов. – М.: Наука, 1996. – 45 с.
44. Казнина, Н.М. Роль отдельных компонентов антиоксидантной системы в адаптации растений *Elytrigia repens* (L.) Nevski к кадмию / Н.М. Казнина, Ю.В. Батова, А.Ф. Титов, Г.Ф. Лайдинен // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Экспериментальная биология». – № 11. – 2016. – С. 17–26.

45. Калачёва, Т.А. Действие салициловой и жасмоновой кислот на активность фосфолипазы D и уровень активных форм кислорода в проростках сои // Т.А. Калачёва, О.Н. Яковенко, С.В. Кретинин, В.С. Кравец // Биологические мембраны. – 2012. – Т. 29 (3). – С. 169–176.

46. Калинина, Е.В. Роль глутатиона, глутатионтрансферазы и глутаредоксина в регуляции редокс-зависимых процессов / Е.В. Калинина, Н.Н. Чернов, М.Д. Новичкова // Успехи биологической химии. – 2014. – Т. 54. – С. 316–324.

47. Карпец, Ю.В. Влияние экзогенной жасмоновой кислоты на про/антиоксидантную систему колеоптилей пшеницы в связи с устойчивостью к гипертермии / Ю.В. Карпец, Ю.Е. Колупаев, А.А. Луговая, А.И. Обозный // Физиология растений. – 2014. – Т. 61 (3). – С. 367–375.

48. Карташов, А.В. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу / А.В. Карташов, Н.Л. Радюкина, Ю.В. Иванов, П.П. Пашковский, Н.И. Шевякова, Вл.В. Кузнецов // Физиология растений. – 2008. – Т. 55 (4). – С. 516–522.

49. Касперска-Палач, А. Механизм закаливания травянистых растений / А. Касперска-Палач // Холодостойкость растений / Пер. с англ. Г.Н. Зверевой, М.М. Тюриной; Под ред. и с предисл. Г.А. Самыгина. – М.: Колос, 1983. – 318 с.

50. Катышев, А.И. Характеристика семейства генов супероксиддисмутазы кукурузы (*Zea mays* L.): выявление транскриптов двух хлоропластных СОД и изучение потенциальной ДНК-защитной функции митохондриальной Mn-СОД / А.И. Катышев, В.В. Черникова, И.Ю. Субота, В.И. Тарасенко, Е.С. Клименко, В.Н. Шмаков, П.А. Гребнев, Ю.М. Константинов // J. Stress Physiol. Biochem. – 2013. – Vol. 9 (4). – P. 352–361.

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

52. Кислюк, И.М. Цитофизиологический анализ повреждающего действия низких положительных температур на листья теплолюбивых растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ирина Марковна Кислюк. – Ленинград: Ботанический Институт имени В.Л. Комарова, 1964. – 22 с.

53. Климов, С.В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации / С.В. Климов // Успехи современной биологии. – 2008а. – Т. 128 (3). – С. 281–299.
54. Климов, С.В. Морозостойкость растений озимой пшеницы зависит от адаптации фотосинтеза и дыхания в разных временных интервалах / С.В. Климов // Изв. РАН. Сер. Биол. – 2009. – № 3. – С. 313–322.
55. Климов, С.В. Подавление донорной функции влияет на распределение углерода и морозостойкость вегетирующих растений озимой пшеницы / С.В. Климов, Е.А. Бураханова, И.М. Дубинина, Г.П. Алиева, Е.Б. Сальникова, Н.А. Олениченко, Н.В. Загоскина, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2008b. – Т. 55 (3). – С. 340–347.
56. Климов, С.В. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом и ультраструктурой хлоропластов и клеток / С.В. Климов, Н.В. Астахова, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 1997. – Т. 44 (6). – С. 879–886.
57. Климов, С.В. Способность растений озимой пшеницы закаливаться к морозу связана с особенностями CO_2 газообмена, синтезом биомассы и различных форм водорастворимых углеводов / С.В. Климов, Е.А. Бураханова, Г.П. Алиева, Т.А. Суворова // Известия РАН. Серия Биологическая. – 2010. – № 2. – С. 210–216.
58. Ключникова, Е.О. Гормональная регуляция транскрипции *TADHN* гена дегидрина в растениях пшеницы / Е.О. Ключникова, Ч.Р. Аллагулова, А.М. Авальбаев, Ф.Р. Гималов, Ф.М. Шакирова // Вестник Башкирского университета. – 2012. – Т. 17 (3). – С. 1272–1277.
59. Ключникова, Е.О. Гормональная регуляция уровня дегидринов в растениях пшеницы в условиях обезвоживания: дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Ключникова Екатерина Олеговна. – УФА, 2013. – 134 с.
60. Колесниченко, А.В. Белки низкотемпературного стресса у растений / А. В. Колесниченко, В. К. Войников – Иркутск: Арт-пресс, 2003. – 196 с.
61. Колмыкова, Т.С. Активность супероксидисмутазы растений томата при изменении температурных режимов/ Т.С. Колмыкова, Е.В. Клокова, Э.Ш. Шаркаева // Сб. науч. тр. SWorld: мат. Международной научно-практической конференции «Научные исследования и их практическое применение. Современное состояние и пути развития». Одесса. – 2012. – Т. 31. – С. 68–70.

62. Колмыкова, Т.С. Влияние 6-БАП на активность каталазы растений томата в условиях температурного стресса / Т.С. Колмыкова, Е.В. Клокова, Э.Ш. Шаркаева // Самарский научный вестник. – 2015. – № 2 (11). – С. 96–98.
63. Колупаев, Ю.Е. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе / Ю.Е. Колупаев, Н.И. Рябчун, А.А. Вайнер, Т.О. Ястреб, А.И. Обозный // Физиология растений. – 2015. – Т. 62 (4). – С. 533–541.
64. Колупаев, Ю.Е. Антиоксиданты растительной клетки, и их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений / Ю.Е. Колупаев // Успехи соврем. биол. – 2016. – Т. 136. – С. 181–198.
65. Колупаев, Ю.Е. Механизмы адаптации растений к гипотермии: роль антиоксидантной системы / Ю.Е. Колупаев, Е.И. Горелова, Т.О. Ястреб // Вісник Харківського Національного Аграрного Університету. Серія Біологія. – 2018. – Вип.1 (43). – С. 6–33.
66. Колупаев, Ю.Е. Сигнальные посредники при индуцировании антиоксидантных ферментов растительных клеток жасмоновой кислотой / Ю.Е. Колупаев, А.А. Луговая, А.И. Обозный, Т.О. Ястреб, Ю.В. Карпец, Л.И. Мусатенко // Доповіді Національної академії наук України. – 2013. – № 10. – С. 159–164.
67. Колупаев, Ю.Е. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и её структурных аналогов / Ю.Е. Колупаев, Т.О. Ястреб // Физиология и биохимия культ. растений. – 2013. – Т. 45 (2). – С. 113–126.
68. Колупаев, Ю.Е. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров / Ю.Е. Колупаев, Ю.В. Карпец. – К.: Основа, 2010. – 352 с.
69. Кондакова, М.А. Ассоциация дегидринов проростков гороха с суперкомплексами дыхательной цепи митохондрий в период гипотермии / М.А. Кондакова, И.В. Уколова, В.К. Войников, Г.Б. Боровский // J. Stress Physiol. Biochem. – 2013. – Vol. 9 (4). – 279–288.
70. Коровин, А.И. Растения и экстремальные температуры / А.И. Коровин. – Л.: Гидрометеоиздат, 1984. – 271 с.
71. Креславский, В. Д. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений / В.Д. Креславский, Д.А. Лось, С.И. Аллахвердиев, Вл.В. Кузнецов // Физиология растений. – 2012. – Т. 59 (2). – С. 163–178.

72. Креславский, В.Д. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу / В.Д. Креславский, Р. Карпентьер, В.В. Климов, Н. Мурата, С.И. Аллахвердиев // Биологические мембраны. – 2007. – Т. 24 (3). – С. 195–217.
73. Кузнецов, Вл.В. Физиологические механизмы адаптации и создание стресс-толерантных трансгенных растений / Вл.В. Кузнецов. – Купревичские чтения VII. Проблемы современной ботаники. Минск; «Тэхналогія», 2009. С. 5–78.
74. Кузнецов, Вл.В. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция / Вл.В. Кузнецов, Н.Л. Радюкина, Н.И. Шевякова // Физиология растений. – 2006. – Т. 53. – С. 658–683.
75. Кузнецов, Вл.В. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / Вл.В. Кузнецов, Н.И. Шевякова // Физиология растений. – 1999. – Т. 46. – С. 321–336.
76. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений в 2 т. Т. 1: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Издательство Юрайт, 2016а. – 437 с.
77. Кузнецов, Вл.В. Физиология растений в 2 т. Т. 2: учебник для академического бакалавриата / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Издательство Юрайт, 2016б. – 459 с.
78. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Изд-во «Мир». – 1978. – 384 с.
79. Леопольд, А.К. Рост и развитие растений / А.К. Леопольд; пер. с англ. А.А. Бундель [и др.]; под ред. и с предисл. проф. И.И. Гунара. – М.: Мир. – 1968. – 494 с.
80. Лось, Д.А. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений / Д.А. Лось // Вестник РАН. – 2005. – Т. 75 (4). – С. 338–345.
81. Луговая, А.А. Стресспротекторное действие жасмоновой и янтарной кислот на растения ячменя в условиях почвенной засухи / А.А. Луговая, Ю.В. Карпец, А.И. Обозный, Ю.Е. Колупаев // Агрехимия. – 2014. – № 4. – С. 48–55.
82. Лукаткин, А.С. Оценка воздействия температурных стрессоров на растения кукурузы по изменению антиоксидантной активности / А.С. Лукаткин, Н.В. Нарайкина // Доклады Российской Академии сельскохозяйственных наук. – 2011. – Т. 5. – С. 8–10.

83. Лукаткин, А.С. Влияние эпибрассинолида на термоустойчивость проростков кукурузы / А.С. Лукаткин, Н.Н. Каштанова, П. Духовскис // *Агрехимия*. – 2013. – № 6. – С. 24–31.
84. Лукаткин, А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс / А.С. Лукаткин. – Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та, 2002. – 208 с.
85. Маевская, С.Н. Реакция антиоксидантной и осмопротекторной систем проростков пшеницы на засуху и дегидратацию / С.Н. Маевская, М.К. Николаева // *Физиология растений*. – 2013. – Т. 60 (3). – С. 351–359.
86. Макаренко, С.П. Влияние низких температур на жирнокислотный состав контрастных по холодоустойчивости видов злаков / С.П. Макаренко, Л.В. Дударева, А.И. Катышев, Т.А. Коненкина, А.В. Назарова, Е.Г. Рудиковская, Н.А. Соколова, В.В. Черникова, Ю.М. Константинов // *Биологические мембраны*. – 2010. – Т. 27 (6). – С. 482–488.
87. Максимов, И.В. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на компоненты про-/антиоксидантной системы в растениях картофеля при фитофторозе / И.В. Максимов, А.В. Сорокань, Е.А. Черепанова, О.Б. Сурина, Н.Б. Трошина, Л.Г. Яруллина // *Физиология растений*. – 2011а. – Т. 58 (2). – С. 243–251.
88. Максимов, И.В. Структурно-функциональные особенности изопероксидаз растений / И.В. Максимов, Е.А. Черепанова, Г.Ф. Бурханова, А.В. Сорокань, О.И. Кузьмина // *Биохимия*. – 2011б. – Т. 76 (6). – С. 749–763.
89. Максимов, Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 2: Зимостойкость растений / Н.А. Максимов; Отв. ред. проф. П.А. Генкель. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 294 с.
90. Марковская, Е.Ф. Кратковременная гипотермия и растение / Е.Ф. Марковская, М.И. Сысоева, Е.Г. Шерудило. – Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2013. – 194 с.
91. Марковская, Е.Ф. Оценка влияния гетерогенности исходного материала на результаты многофакторного эксперимента при изучении газообмена интактных растений / Е.Ф. Марковская, Л.А. Кучко, М.И. Сысоева // *Терморезистентность и продуктивность сельскохозяйственных растений*. – 1984. Карельский филиал АН СССР, 1984. – С.138–138.

92. Марковская, Е.Ф. Роль углеводов в реакции теплолюбивых растений на кратковременные и длительные низкотемпературные воздействия / Е.Ф. Марковская, Е.Г. Шерудило, Н.А. Галибина, М.И. Сысоева // Физиология растений. – 2010. – Т. 57. – С. 687–694.

93. Масленникова, Д.Р. Вклад NO и АФК в реализации защитного действия салициловой кислоты в условиях засоления / Д.Р. Масленникова, Ф.М. Шакирова // Фенольные соединения: функциональная роль в растениях: сб. науч. статей по материалам X Межд. симпозиума «Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты» (Москва, 14–19 мая 2018 г.). / отв. ред. Н.В. Загоскина – М.: ИФР РАН, – 2018. – С. 282–285.

94. Масленникова, Д.Р. Механизмы протекторного действия салициловой кислоты на растения пшеницы в условиях кадмиевого стресса / Д.Р. Масленникова, Р.А. Фатхутдинова, М.В. Безрукова, Ч.Р. Аллагулова, Е.О. Ключникова, Ф.М. Шакирова // Агрехимия. – 2013. – № 3. – С. 72–79.

95. Масленникова, Д.Р. Роль компонентов глутатионового цикла в проявлении защитного действия салициловой кислоты на растения пшеницы при воздействии токсических ионов / Д.Р. Масленникова, Ф.М. Шакирова // Вестник Башкирского университета. – 2015. – Т. 20 (1). – С. 127–130.

96. Медведев, С.С. Биология развития растений. В 2-х т. Том 1. Начала биологии развития растений. Фитогормоны: Учебник / С.С. Медведев, Е.И. Шарова. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. Ун-та, 2011. – 253 с.

97. Медведев, С.С. Физиология растений: учебник / Медведев, С.С. – СПб.: БХВ-Петербург, 2012. – 512 с.

98. Мерзляк, М.Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений / М.Н. Мерзляк // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – №9. С. 20–26.

99. Мерзляк, М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки / М.Н. Мерзляк // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Физиология растений. – М., 1989. – Т. 6. – 168 с.

100. Мирошниченко, О.С. Биогенез, физиологическая роль и свойства каталазы / О.С. Мирошниченко // Биополимеры и клетка. – 1992. – Т. 8. – С. 2–25.

101. Молодченкова, О.О. Активность НАДФН-оксидазы, содержание пероксида водорода и салициловой кислоты в проростках ярового ячменя при фузариозной

инфекции и действию салициловой кислоты / О.О. Молодченкова // Физиология и биохимия культ. растений. – 2009. – Т. 41 (4). – С. 321–327.

102. Молодченкова, О.О. Предполагаемые функции салициловой кислоты в растениях / О.О. Молодченкова // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001. – Т. 3(6). – С. 463–473.

103. Нарайкина, Н.В. Особенности закаливания холодостойких растений картофеля к гипотермии и роль $\Delta 12$ -ацил-липидной десатуразы: дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Наталья Владимировна Нарайкина. – Москва, 2017. – 127 с.

104. Нохсоров, В.В. Роль липидов и каротиноидов в адаптации проростков пшеницы к холодовому шоку / В.В. Нохсоров, Л.В. Дудурева, А.А. Перк, В.А. Чепалов, В.Е. Софронова, В.В. Верхотуров, К.А. Петров // Технология и товароведение инновационных пищевых продуктов. – 2014. – №5 (28). – С. 79–86.

105. Олениченко, Н.А. Первичный и вторичный метаболизм озимой пшеницы при холодовом закаливании и действии антиоксидантов / Н.А. Олениченко, Н.В. Загоскина, Н.В. Астахова, Т.И. Трунова, Ю.В. Кузнецов // Прикл. биохимия и микробиология. – 2008. – Т. 44 (5). – С. 589-594.

106. Пестова, Е.Л. Влияние салициловой кислоты на состояние перекисного гомеостаза растений гороха при преадаптации к тепловому шоку: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.00.12 / Пестова Елена Леонидовна. – Нижний Новгород, 2007. – 23 с.

107. Полесская, О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода / О.Г. Полесская. – М.: КДУ, 2007. – 140 с.

108. Попов, В.Н. Изменение жирнокислотного состава липидов хлоропластных мембран растений табака при низкотемпературном закаливании / В.Н. Попов, О.В. Антипина, В.П. Пчёлкин, В.Д. Цыдендамбаев // Физиология растений. – 2017. – Т. 64 (2). – С. 109–115.

109. Попов, В.Н. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака / В.Н. Попов, О.В. Антипина, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2010. – Т. 57 (1). – С. 153–156.

110. Попов, В.Н. Участие $\Delta 9$ -ацил-липидной десатуразы в формировании устойчивости теплолюбивых растений к гипотермии / В.Н. Попов, Н.В. Кипайкина, Н.В. Меркулова, И.В. Орлова, Т.С. Серебрянская, Д.А. Лось, Т.И. Трунова, В.Д. Цыдендамбаев // Доклады Академии наук. – 2006. – Т. 407. – С. 138–141.

111. Прадедова, Е.В. Глутатион и глутатион-трансферазная активность вакуолей корнеплодов столовой свеклы (*Beta Vulgaris* L.) / Е.В. Прадедова, О.А. Толпыгина, О.Д. Ишеева, Т.Е. Путилина, Р.К. Саляев // Доклады Академии Наук. – 2010. – Т. 433 (4). – С. 570–573.

112. Прадедова, Е.В. Редокс-процессы биологических систем (Обзор) / Е.В. Прадедова, О.Д. Нимаева, Р.К. Саляев // Физиология растений. – 2017. – Т. 64, № 6. – С. 433–445.

113. Радюк, М.С. Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в зеленых листьях ячменя / М.С. Радюк, И.Н. Доманская, Р.А. Щербаков, Н.В. Шалыго // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – С. 193–199.

114. Радюкина, Н.Л. Функционирование антиоксидантной системы дикорастущих видов растений при кратковременном действии стрессоров: дис. ... докт. биол. наук: 03.01.05 / Наталия Львовна Радюкина. – Москва, 2015. – 207 с.

115. Радюкина, Н.Л. Участие пролина в антиоксидантной защитной системе шалфея при действии NaCl и параквата / Н.Л. Радюкина, А.В. Шашукова, Н.И. Шевякова, Вл.В. Кузнецов // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – С. 721–730.

116. Радюкина, Н.Л. Экзогенный пролин модифицирует дифференциальную экспрессию генов супероксиддисмутазы в растениях шалфея при UV-B облучении / Н.Л. Радюкина, А.В. Шашукова, С.С. Макарова, Вл.В. Кузнецов // Физиология растений. – 2011. – Т. 58 (1). – С. 49–57.

117. Репкина, Н.С. Влияние низкой температуры и кадмия на экспрессию гена дегидрина *WCS120* в листьях пшеницы / Н.С. Репкина, А.Ф. Титов, В.В. Таланова // Труды Карельского научного центра РАН. – 2016. – № 6. – С. 65–73.

118. Репкина, Н.С. Эколого-физиологическое исследование механизмов адаптации растений пшеницы к раздельному и совместному действию низкой температуры и кадмия: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08, 03.01.05 / Репкина Наталья Сергеевна. – Петрозаводск, 2014. – 158 с.

119. Рогов, А.Г. Альтернативная оксидаза: распространение, индукция, свойства, структура, регуляция, функции / А.Г. Рогов, Е.И. Суханова, Л.А. Уральская, Д.А. Аливердиева, Р.А. Звягильская // Успехи биологической химии. – 2014. – Т. 54. – С. 413–456.

120. Рогожин, В.В. Практикум по физиологии и биохимии растений: учеб. пособие / В.В. Рогожин, Т. В. Рогожина. – СПб.: ГИОРД, 2013. – 352 с.
121. Рудиковская, Е.Г. Содержание салициловой и жасмоновой кислот в корнях гороха (*Pisum sativum* L.) на начальном этапе симбиотического или патогенного взаимодействия с бактериями семейства *Rhizobiaceae* / Е.Г. Рудиковская, Г.П. Акимова, А.В. Рудиковский, Н.Б. Катышева, Л.В. Дударева // Прикладная биохимия и микробиология. – 2017. – Т. 53, № 2. – С. 219–224.
122. Савченко, Т.В. Оксипирины и устойчивость растений к абиотическим стрессам. Обзор / Т.В. Савченко, О.М. Застрижная, В.В. Климов // Биохимия. – 2014. – Т. 79, Вып. 4. – С. 458–475.
123. Сан, С. Двойственное действие салициловой кислоты на накопление дегидринов в проростках ячменя, подвергнутых водному стрессу / С. Сан, Д. Х. Си, Х. Фен, Ц. Б. Ду, Т. Лей, Х. Г. Лиан, Х. Х. Лин // Физиология растений. – 2009. – Т. 56 (3). – С. 388–394.
124. Сандухадзе, Б.И. Научные основы селекции озимой пшеницы в нечерноземной зоне России / Б.И. Сандухадзе, М.И. Рыбакова, З.А. Морозова. – М., РАСХН, 2003. – 426 с.
125. Сахабутдинова, А.Р. Влияние метилжасмоната на рост и гормональный статус проростков пшеницы / А.Р. Сахабутдинова, О.В. Ласточкина, Ф.М. Шакирова // Агробиохимия. – 2009. – № 7. – С. 48–53.
126. Сахабутдинова, А.Р. Влияние салициловой кислоты на активность антиоксидантных ферментов у пшеницы в условиях засоления / А.Р. Сахабутдинова, Д.Р. Фатхутдинова, Ф.М. Шакирова // Прикладная биохимия и микробиология. – 2004. – Т. 40 (5). – С. 579–583.
127. Синькевич, М.С. Активность антиоксидантных ферментов у растений *Arabidopsis thaliana* при закаливании к гипотермии / М.С. Синькевич, А.А. Селиванов, О.В. Антипина, Е.В. Кропачева, Г.П. Алиева, Т.А. Суворова, Н.В. Астахова, И.Е. Мошков // Физиология растений. – 2016. – Т. 63 (6). – С. 777–782.
128. Синькевич, М.С. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом / М.С. Синькевич, А.Н. Дерябин, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2009. – Т. 56 (2). – С. 186–192.

129. Синькевич, М.С. Процессы, препятствующие повышению интенсивности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии / М.С. Синькевич, Н.В. Нарайкина, Т.И. Трунова // Физиология растений. – 2011. – Т. 58 (6). – С. 875–882.

130. Сорокань, А.В. Взаимодействие салицилат- и жасмонат-индуцируемых сигнальных путей в развитии устойчивости картофеля к фитофторозу с участием гена пероксидазы *M21334* / А.В. Сорокань, Г.Ф. Бурханова, И.В. Максимов // Физиология растений. – 2014. – Т. 61 (4). – С. 522–528.

131. Сошинкова, Т.Н. Пролин и функционирование антиоксидантной системы растений и культивируемых клеток *Thellungiella salsuginea* при окислительном стрессе / Т.Н. Сошинкова, Н.Л. Радюкина, Д.В. Королькова, А.В. Носов // Физиология растений. – 2013. – Т. 60 (1). – С. 47–60.

132. Таланова, В.В. Влияние метилжасмоната на экспрессию генов *WCS* и активность антиоксидантных ферментов при холодовой адаптации пшеницы / В.В. Таланова, А.Ф. Титов, Н.С. Репкина, А.А. Игнатенко // Доклады РАН. – 2018. – Т. 482, №1. – С. 101–104.

133. Таланова, В.В. Особенности экспрессии АБК-зависимых и АБК-независимых генов при холодовой адаптации растений пшеницы / В.В. Таланова, А.Ф. Титов, Л.В. Топчиева, Н.С. Репкина // Физиология растений. – 2011. – Т. 58 (6). – С. 859–865.

134. Таланова, В.В. Фитогормоны как регуляторы устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.04, 03.00.12 / Таланова Вера Викторовна. – Петрозаводск, 2009. – 377 с.

135. Тараканов, Г.И. Овощеводство / Г.И. Тараканов, Д.В. Мухин, К.А. Шуин и др. – М.: Колос, 2003. – 472 с.

136. Тарасенко, В.И. Влияние нарушений в функционировании дыхательного комплекса I на уровень активных форм кислорода в клетках арабидопсиса / В.И. Тарасенко, Е.Ю. Гарник, В.Н. Шмаков, Г.А. Невинский, Ю.М. Константинов // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2010. – Т. 3 (2). – С. 9–13.

137. Тарчевский, И.А. Метаболизм растений при стрессе / И.А. Тарчевский. – Казань: ФЭН, 2001. – 448 с.

138. Тарчевский, И.А. Протеомный анализ салицилатиндуцированных белков листьев гороха (*Pisum sativum* L.) / И.А. Тарчевский, В.Г. Яковлева, А.М. Егорова // Биохимия. – 2010а. – Т. 75, Вып. 5. – С. 689–697.
139. Тарчевский, И.А. Салицилатиндуцированная модификация протеомов у растений / И.А. Тарчевский, В.Г. Яковлева, А.М. Егорова // Прикл. биохимия и микробиология. – 2010б. – Т. 46 (3). – С. 263–275.
140. Тарчевский, И.А. Сигнальные системы клеток растений / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
141. Титов, А.Ф. Локальное действие высоких и низких температур на растения / А.Ф. Титов, В.В. Таланова. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. – 166 с.
142. Титов, А.Ф. Тяжелые металлы и растения / А.Ф. Титов, Н.М. Казнина, В.В. Таланова. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. – 196 с.
143. Титов, А.Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: Закономерности варьирования и механизмы: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.12 / Александр Федорович Титов. – М., 1989. – 494 с.
144. Титов, А.Ф. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур / А.Ф. Титов, Т.В. Акимова, В.В. Таланова, Л.В. Топчиева. – М.: Наука, 2006. – 143 с.
145. Титов, А.Ф. Устойчивость растений и фитогормоны / А.Ф. Титов, В.В. Таланова. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. – 206 с.
146. Ткачук, В.А. Пероксид водорода как новый вторичный посредник / В.А. Ткачук, П.А. Тюрин-Кузьмин, В.В. Белоусов, А.В. Воротников // Биологические мембраны. – 2012. – Т. 29, № 1–2. – С. 21–37.
147. Трунова, Т.И. Растение и низкотемпературный стресс / Т.И. Трунова; Отв. ред. Вл.В. Кузнецов. – М.: Наука, 2007. – 54 с.
148. Туманов, И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений / И.И. Туманов. – М.: Наука, 1979. – 352 с.
149. Удовенко, Г.В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям / Г.В. Удовенко // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1979. – Т. 64 (3). – С. 5–22.

150. Цыганова, А.В. Негативная гормональная регуляция развития симбиотических клубеньков. II. Салициловая, жасмоновая и абсцизовая кислоты (обзор) / А.В. Цыганова, В.Е. Цыганов // Сельскохозяйственная биология. – 2018. – Т. 53 (1). – С. 3–14.
151. Чиркова, Т.Ф. Физиологические основы устойчивости растений / Т.Ф. Чиркова. – СПб: Изд-во СПб. ун-та, 2002. – 244 с.
152. Чупахина, Г.Н. Природные антиоксиданты (экологический аспект): монография / Г.Н. Чупахина, П.В. Масленников, Л.Н. Скрыпник. – Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта, 2011. – 111 с.
153. Чупахина, Г.Н. Система аскорбиновой кислоты растений: монография / Г.Н. Чупахина. Калинингр. ун-т. – Калининград, 1997. – 120 с.
154. Шакирова, Ф.М. Сравнительный анализ физиологического действия метилжасмоната и цитокинина на растения пшеницы / Ф.М. Шакирова, Д.Р. Масленникова, Р.А. Фатхутдинова, А.М. Авальбаев, Р.А. Юлдашев, К.А. Сомов // Агрехимия. – 2013а. – № 2. – С. 49–55.
155. Шакирова, Ф.М. Влияние предобработки метилжасмонатом на устойчивость проростков пшеницы к солевому стрессу / Ф.М. Шакирова, А.Р. Сахабутдинова, Р.С. Ишдавлетова, О.В. Ласточкина // Агрехимия. – 2010. – № 7. – С. 26–32.
156. Шакирова, Ф.М. Индукция экспрессии гена дегидрина *TADHN* и накопление абсцизовой кислоты в растениях пшеницы при гипотермии / Ф.М. Шакирова, Ч.Р. Аллагулова, М.В. Безрукова, Ф.Р. Гималов // Доклады РАН. – 2005. – Т. 400. – С. 550–552.
157. Шакирова, Ф.М. Роль эндогенной АБК в индуцируемой холодом экспрессии *TADHN* гена дегидрина в проростках пшеницы / Ф.М. Шакирова, Ч.Р. Аллагулова, М.В. Безрукова, А.М. Авальбаев, Ф.Р. Гималов // Физиология растения. – 2009. – Т. 56 (5). – С.796–800.
158. Шакирова, Ф.М. Салициловая кислота – индуктор устойчивости растений к неблагоприятным факторам / Ф.М. Шакирова // Агрехимия. – 2000. – № 11. – С. 87–94.
159. Шакирова, Ф.М. Сигналинг фитогормонов / Ф.М. Шакирова // Клеточная сигнализация. – Казань: Изд-во «Фэн», 2010. – С. 56–67.
160. Шакирова, Ф.М. Сигнальная регуляция устойчивости растений к патогенам / Ф.М. Шакирова, А. Р. Сахабутдинова // Успехи современной биологии. – 2003. – Т. 123 (6). – С. 563–572.

161. Шакирова, Ф.М. Участие лектина в индуцированной салициловой кислотой устойчивости пшеницы к кадмию и роль эндогенной АБК в регуляции его уровня / Ф.М. Шакирова, М.В. Безрукова, Р.А. Юлдашев, Р.А. Фатхутдинова, А.Р. Мурзабаев // Доклады Академии Наук. – 2013b. – Т. 448 (5). – С. 618–620.
162. Шакирова, Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф.М. Шакирова. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
163. Шарова, Е.И. Антиоксиданты растений: учеб. пособие / Е.И. Шарова. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2016. – 140 с.
164. Шарова, Е.И. Редокс-реакции в апопласте растущих клеток / Е.И. Шарова, С.С. Медведев // Физиология растений. – 2017. – Т. 64 (1). – С. 3–18.
165. Шевелуха, В.С. Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования / В.С. Шевелуха. – 2-е доп. изд. – М.: Колос, 1980. – 455 с.
166. Шевякова, Н.И. Антиоксидантная роль пролина у галофита *Mesembryanthemum crystallinum* в ответ на краткосрочный супероксидный стресс, генерируемый паракватом / Н.И. Шевякова, Е.А. Бакулина, Вл.В. Кузнецов // Физиология растений. – 2009. – Т. 56 (5). – С. 1–7.
167. Шевякова, Н.И. Влияние засоления на ростовые показатели растений *Phaseolus vulgaris* L., содержание фитогормонов и полиаминов / Н.И. Шевякова, Л.И. Мусатенко, Л.А. Стеценко, В.Ю. Ракитин, Н.П. Веденичева, Л.В. Войтенко, Вл.В. Кузнецов, К.М. Сытник // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42 (6). – С. 483–90
168. Шibaева, Т.Г. Влияние кратковременных ежедневных понижений температуры на активность антиоксидантных ферментов в листьях огурца разного возраста / Т.Г. Шibaева, Е.Г. Шерудило, Е.Н. Икконен, А.Ф. Титов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2015. – № 12. – С. 107–115.
169. Шишова, М.Ф. Рецепция и трансдукция сигналов у растений / М.Ф. Шишова, О.В. Танкелюн, В.В. Емельянов, В.В. Полевой. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2008. – 263 с.
170. Шугаев, А.Г. Влияние салициловой кислоты на метаболическую активность митохондрий растений / А.Г. Шугаев, П.А. Буцанец, И.М. Андреев, Н.А. Шугаева // Физиология растений. – 2014. – Т. 61. – С. 555–564.

171. Яковлева, В.Г. Взаимоотношения между салицилатным и жасмонатным сигнальными путями / В.Г. Яковлева, А.М. Егорова // Клеточная сигнализация. – Казань: Изд-во «Фэн», 2010. – С. 68–80.

172. Яковлева, В.Г. Протеомный анализ влияния метилжасмоната на корни проростков гороха / В.Г. Яковлева, А.М. Егорова, И.А. Тарчевский // Доклады Академии Наук. – 2013. – Т. 449 (2). – С. 236–239.

173. Яковлева, В.Г. Салицилатиндуцированное изменение набора и содержания белков в корнях гороха / В.Г. Яковлева, И.А. Тарчевский, А.М. Егорова // Доклады Академии наук. – 2007. – Т. 415 (6). – С. 832–836.

174. Яруллина, Л.Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на активность ингибиторов гидролитических ферментов в растениях картофеля при инфицировании *Phytophthora Infestans* / Л.Г. Яруллина, Г.Ф. Бурханова, А.В. Сорокань, В.О. Цветков, Р.И. Ибрагимов, И.В. Максимов // Известия Уфимского Научного Центра РАН. – 2018a. – № 3 (5). – С. 117–122.

175. Яруллина, Л.Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на активность и спектр защитных белков пшеницы при заражении возбудителем септориоза / Л.Г. Яруллина, Р.И. Касимова, Г.Ф. Бурханова, А.Р. Ахатова // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2015. – № 1. – С. 34–41.

176. Яруллина, Л.Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на содержание пероксида водорода и транскрипционную активность генов защитных белков в растениях пшеницы при инфицировании *Tilletia Caries* (DC.) Tull / Л.Г. Яруллина, А.Р. Ахатова, Л.М. Яруллина, Р.И. Касимова // Физиология растений. – 2018b. – Т. 65 (3). – С. 207–214.

177. Яруллина, Л.Г. Салициловая и жасмоновая кислоты в регуляции про-антиоксидантного статуса листьев пшеницы при инфицировании *Septoria nodorum* Berk. // Л.Г. Яруллина, Н.Б. Трошина, Е.А. Черепанова, Е.А. Заикина, И.В. Максимов // Прикладная биохимия и микробиология. – 2011. – Том 47 (5). – С. 602–608.

178. Ястреб, Т.О. Влияние микроудобрения реаком, салициловой и янтарной кислот на адаптацию растений проса к неблагоприятным условиям среды / Т.О. Ястреб, Н.Н. Мирошниченко, Ю.Е. Колупаев, Г.П. Коц // Агрехимия. – 2012. – № 4. – с. 60–67.

179. Ястреб, Т.О. Реакция растений *Arabidopsis thaliana*, дефектных по жасмонатному сигналингу, на солевой стресс / Т.О. Ястреб, Ю.Е. Колупаев, Н.В.

Швиденко, А.А. Луговая, А.П. Дмитриев // Прикладная биохимия и микробиология. – 2015. – Т 51, № 4. – С. 412–416.

180. Aazami, M.A. Salicylic acid affects antioxidant system of some grape cultivar under cold stress conditions / M.A. Aazami, N. Mahna, R.N. Hasani // J. Bio. Env. Sci. – 2014. – Vol. 5 (5). P. 280–290.

181. Aazami, M.A. Salicylic acid affects the expression of *VvCBF4* gene in grapes subjected to low temperature / M.A. Aazami, N. Mahna / Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. – 2017. – Vol. 15 (1). – P. 257–261.

182. Abdelgawad, A.A. Impact of methyl jasmonate on antioxidant activity and some biochemical aspects of maize plant grown under water stress condition / Z.A. Abdelgawad, A.A. Khalafaallah, M.M. Abdallah // Agricul. Sci. – 2014. – Vol. 5. – P. 1077–1088.

183. Abedini, M. Salicylic acid affects wheat cultivars antioxidant system under saline and non-saline condition / M. Abedini, B.D. Hassan // Russ. J. Plant Physiol. – 2015. – Vol. 62 (5). – P. 604–610.

187. Aebi, H. Catalase in vitro / H. Aebi // Methods in Enzymol. – 1984. – Vol. 105. – P. 121–126.

188. Agami, R.A. Alleviating the adverse effects of NaCl stress in maize seedlings by pretreating seeds with salicylic acid and 24-epibrassinolide / R.A. Agami // South Afr. J. Bot. – 2013. – Vol. 88. – P. 171–177.

189. Aghdam, M.S. Physiological and biochemical mechanisms regulating chilling tolerance in fruits and vegetables under postharvest salicylates and jasmonates treatments / M.S. Aghdam, S. Bodbodak // Sci. Hortic. – 2013. – Vol. 156. – P. 73–85.

190. Aghdam, M.S. The language of calcium in postharvest life of fruits vegetables and flowers / M.S. Aghdam, M.B. Hassanpouraghdam, G. Paliyath, B. Farmani // Sci. Hortic. – 2012. – Vol. 144. – P. 102–115.

191. Ahmad, I. Exogenous application of ascorbic acid, salicylic acid and hydrogen peroxide improves the productivity of hybrid maize at low temperature stress / I. Ahmad, S.M.A. Basra, A. Wahid // Int. J. Agric. Biol. – 2014. – Vol. 16 (4). – P. 825–830.

192. Ahmad, P. Jasmonates: multifunctional roles in stress tolerance / P. Ahmad, S. Rasool, A. Gul, S.A. Sheikh, N.A. Akram, M. Ashram, A.M. Kazi, S. Gucl // Front Plant Sci. – 2016. – Vol. 7. Article 813. Doi: 10.3389/fpls.2016.00813.

193. Ahmadi, F.I. Effect of exogenous application of methyl jasmonate on physiological and biochemical characteristics of *Brassica napus* L. cv. Talaye under salinity stress / F.I. Ahmadi, K. Karimi, P.C. Struik // *South Afr. J. Bot.* – 2018. – Vol. 115. – P. 5–11.
194. Akram, N.A. Ascorbic acid—a potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance / N.A. Akram, F. Shafiq, M. Ashraf // *Front Plant Sci.* – 2017. – Vol. 8. – P. 613. – Article 613. Doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00613>.
195. Al-Mureish, K. Salicylic acid-mediated alleviation of cadmium toxicity in maize leaves / K. Al-Mureish, N.A.R.M. Othman, A.M.A. Al-Hakimi // *J. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 2 (6). – P. 276–281.
196. An, C. Salicylic acid and its function in plant immunity / C. An, Z. Mou // *J. Int. Plant Biol.* – 2011. – Vol. 53. – P. 412–428.
197. An, C. Salicylic acid and defense responses in plants / C. An, Z. Mou. – In: *Phytohormones: A window to metabolism, signaling and biotechnological applications.* – New York, Springer, 2014. – P. 191–219.
198. Anjum, S.A. Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought / S.A. Anjum, L. Wang, M. Farooq, I. Khan, L. Xue // *J. Agron. Crop Sci.* – 2011. – 197 (4). – P. 296–301.
199. Anjum, N.A. Catalase and ascorbate peroxidase—representative H₂O₂-detoxifying heme enzymes in plants / N.A. Anjum, P. Sharma, S.S. Gill, M. Hasanuzzaman, E.A. Khan, K. Kachhap, A.A. Mohamed, P. Thangavel, G.D. Devi, P. Vasudhevan, A. Sofo, N.A. Khan, A.N. Misra, A.S. Lukatkin, H.P. Singh, E. Pereira, N. Tuteja // *Environ. Sci. Pollut. Res.* – 2016. – Vol. 23. – P. 19002–19029.
200. Apel, K. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction / K. Apel, H. Hirt // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2004. – Vol. 55. – P. 373–399.
201. Ardebili, N.O. The alleviating effects of selenium and salicylic acid in salinity exposed soybean / N.O. Ardebili, S. Saadatmand, V. Niknam, R.A. Khavari-Nejad // *Acta Physiol. Plant.* – 2014. – Vol. 36. – P. 3199–3205.
202. Asada, K. The water–water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons / K. Asada // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 1999. – Vol. 50 (1). – P. 601–639.

203. Asadi-Sanam, S. The physiological and biochemical responses of eastern purple coneflower to freezing stress / S. Asadi-Sanam, H. Pirdashti, A. Hashempour, M. Zavareh, G.A. Nematzadeh, Y. Yaghoobian // *Rus. J. Plant Physiol.* – 2015. – Vol. 62. – P. 515–523.
204. Asghari, M. Methyl jasmonate effectively enhanced some defense enzymes activity and total antioxidant content in harvested “Sabrosa” strawberry fruit / M. Asghari, A.R. Hasanlooe // *Food Science & Nutrition.* – 2015. – Vol. 4. – P. 377–383.
205. Avalbaev, A. Exogenous methyl jasmonate regulates cytokinin content by modulating cytokinin oxidase activity in wheat seedlings under salinity / A. Avalbaev, R. Yuldashev, K. Fedorova, K. Somov, L. Vysotskaya, C. Allagulova, F. Shakirova // *J. Plant Physiol.* – 2016. – Vol. 191. – P. 101–110.
206. Babenko, L.M. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes / L.M. Babenko, I.V. Kosakivska, T.D. Skaterna // *Acta Biotechnologia.* – 2015. – Vol. 8 (2). – P. 36–51.
207. Baek, K.H. Differential expression of manganese superoxide dismutase sequence variants in near isogenic lines of wheat during cold acclimation / K.H. Baek, D. Z. Skinner // *Plant Cell Rep.* – 2006. – Vol. 25. – P. 223–230.
208. Bai, T. Exogenous salicylic acid alleviates growth inhibition and oxidative stress induced by hypoxia stress in *Malus robusta* Rehd / T. Bai, C. Li, F. Ma, H. Shu, M. Han // *J. Plant Growth Regul.* – 2009. – Vol. 28. – P. 358–366.
209. Bandurska, H. The effect of salicylic acid on barley response to water deficit / H. Bandurska, A. Stroinski // *Acta Physiol. Plant.* – 2005. – Vol. 27. – P. 379–386.
210. Banzet, N. Accumulation of small heat shock proteins, including mitochondrial HSP22, induced by oxidative stress and adaptive response in tomato cell / N. Banzet, C. Richand, Y. Deveaux, M. Kazmaier, J. Gagnon, C. Triantaphylides // *Plant J.* – 1998. – Vol. 13. – P. 519–527.
211. Barman, K. Salicylic acid pre-treatment alleviates chilling injury, preserves bioactive compounds and enhances shelf life of mango fruit during cold storage / K. Barman, R. Asrey // *J. Sci. Ind. Res.* – 2014. – Vol. 73. – P. 713–718.
212. Bates, L.S. Rapid determination of free proline for water stress studies / L.S. Bates, R.P. Waldeen, I.D. Teare // *Plant Soil.* – 1973. – 39 (1). – P. 205–207.

213. Battaglia, M. The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins / M. Battaglia, Y. Olvera-Carrillo, A. Garcarrubio, F. Campos, A. A. Covarrubias // *Plant Physiol.* – 2008. – Vol. 148. – P. 6–24.
214. Battal, P. Molecular and physiological changes in maize (*Zea mays*) induced by exogenous NAA, ABA and MeJa during cold stress / P. Battal, M.E. Erez, M. Turker, I. Berber // *Ann. Bot. Fennici.* – 2008. – Vol. 45. – P. 173–185.
215. Beauchamp, Ch. Superoxide dismutase improved assays and an assay applicable to acrylamide gels / Ch. Beauchamp, I. Fridovich // *Anal. Biochem.* – 1971. – Vol. 44 (1). – P. 276–287.
216. Bellincampi, D. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *roIB* gene expression in tobacco leaf explants / D. Bellincampi, N. Dipperro, G. Salvi, F. Cervcone, G. De Lorenzo // *Plant Physiology.* – 2000. – Vol. 122. – P. 1379–1385.
217. Bhattacharjee, S. Reactive oxygen species and oxidative burst: roles in stress, senescence and signal transduction in plants / S. Bhattacharjee // *Curr. Sci.* – 2005. – Vol. 89 (7). – P. 1113–1121.
218. Blokhina, O. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review / O. Blokhina, E. Virolainen, K.V. Fagerstedt // *Ann. Bot.* – 2003. – Vol. 91. – P. 179–194.
219. Bradford, M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding / M.M. Bradford // *Anal. Biochem.* – 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.
220. Brodersen, P. Arabidopsis MAP kinase 4 regulates salicylic acid- and jasmonic acid/ethylene-dependent responses via EDS1 and PAD4 / P. Brodersen, M. Petersen // *Plant J.* – 2006. – Vol. 47. – P. 532–546.
221. Caarls, L. How salicylic acid takes transcriptional control over jasmonic acid signaling / L. Caarls, C. M.J. Pieterse, S.C.M. Van Wees // *Front Plant Sci.* – 2015. – Vol. 6. Article 170. Doi: 10.3389/fpls.2015.00170.
222. Cai, C. Acetylsalicylic acid alleviates chilling injury of postharvest loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) fruit / C. Cai, X. Li, K. Chen // *Eur. Food Res. Technol.* – 2006. – Vol. 223. – P. 533–539.

223. Cai, H. Salicylic acid alleviates cold-induced photosynthesis inhibition and oxidative stress in *Jasminum sambac* / H. Cai, M. He, K. Ma, Y. Huang, Y. Wang // *Turk. J. Biol.* – 2015. – Vol. 39. – P. 241–247.
224. Cao, S. Methyl jasmonate reduces chilling injury and enhances antioxidant enzyme activity in postharvest loquat fruit / S. Cao, Y. Zheng, K. Wang, P. Jin, H. Rui // *Food Chem.* – 2009. – Vol. 115. – P. 1458–1463.
225. Cao, Y.-Y. Exogenous sucrose increases chilling tolerance in cucumber seedlings by modulating antioxidant enzyme activity and regulating proline and soluble sugar contents / Y.-Y. Cao, M.-T. Yang, X. Li, Z.-Q. Zhou, X.-J. Wang, J.-G. Bai // *Sci. Horti.* – 2014. – Vol. 179. – P. 67–77.
226. Cao, S. MeJA induces chilling tolerance in loquat fruit by regulating proline and γ -aminobutyric acid contents / S. Cao, Z. Yang, Y. Cai, Y. Zheng // *Food Chem.* – 2012. – Vol. 133. – P. 1466–1470.
227. Chen, J. Effect of methyl jasmonate on cadmium uptake and antioxidative capacity in *Kandelia obovata* seedlings under cadmium stress / J. Chen, Z. Yan, X. Li // *Ecotoxicol. Environ. safety.* – 2014a. – Vol. 104. – P. 349–356.
228. Chen, J.Q. *GmDREb2*, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants / J.Q. Chen, Y.J. Wang, Z.S. Cheng, Z.S. Xu, L.C. Li, X.G. Ye, L.Q. Xia, Y.Z. Ma // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2007. – Vol. 353. – P. 299–305.
229. Chen, S. Alleviation of chilling-induced oxidative damage by salicylic acid pretreatment and related gene expression in eggplant seedlings / S. Chen, Z. Liu, J. Cui, J. Ding, X. Xia, D. Liu, J. Yu // *Plant Growth Regul.* – 2011. – Vol. 65. – P. 101–108.
230. Chen, Y.E. Effect of salicylic acid on the antioxidant system and photosystem II in wheat seedlings / Y.E. Chen, J.M. Cui, G.X. Li, M. Yuan, Z.W. Zhang, S. Yuan, H.Y. Zhang // *Biologia Plantarum.* – 2016. – Vol. 60 (1). – P. 139–147.
231. Chen, Z. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid / Z. Chen, H. Silva, D. F. Klessig // *Science.* – 1993. – Vol. 262 (5141). – P. 1883–1886.
232. Chen, Z. Induction, modification and transduction of the salicylic acid signal in plant defense responses / Z. Chen, J. Malamy, J. Henning, U. Conrath, P. Sanchez-Casas, H. Silva, J. Ricigliano, D.K. Klessig // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 1995. – Vol. 92. – P. 4134–4137.

233. Chen, Z.L. Effect of salicylic acid pretreatment on drought stress responses of zoysiagrass (*Zoysia japonica*) / Z.L. Chen, X.M. Li, L.H. Zhang // Russ. J. Plant Physiol. – 2014b. – Vol. 61 (5). – P. 619–625.
234. Clarke, S.M. Jasmonates act with salicylic acid to confer basal thermotolerance in *Arabidopsis thaliana* / S.M. Clarke, S.M. Cristescu, O. Miersch, F.J.M. Harren, C. Wasternack, L.A.J. Mur // New Phytol. – 2009. – Vol. 182. – P. 175–187.
235. Cosio, C. Specific function of individual class III peroxidase genes / C. Cosio, C. Dunand // J. Exp. Botany. – 2009. – Vol. 60. – P. 391–408.
236. Cui, C. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of *Nicotiana tabacum* L. seedling / C. Cui, Q.Y. Zhou, C.B. Zhang, L.J. Wang, Z.F. Tan // Afr. J. Agric. Res. – 2013. – Vol. 8 (47). – P. 6079–6085.
237. Dar, T.A. Jasmonates counter plant stress: a review / T.A. Dar, M. Uddin, M.M.A. Khan, K.R. Hakeem, H. Jaleel // Environ. Exp. Bot. – 2015. – Vol. 115. – P. 49–57.
238. DellaPenna, D. Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids / D. DellaPenna, B.J. Pogson // Annu. Rev. Plant Biol. – 2006. – Vol. 57 (1). – P. 711–738.
239. Demidchik, V. Unravelling the plant signalling machinery: an update on the cellular and genetic basis of plant signal transduction / V. Demidchik, F. Maathuis, O. Voitsekhovskaja // Functional Plant Biology. – 2018. – Vol. 45 (2). – P. 1–8.
240. Demidchik, V. Reactive oxygen species, oxidative stress and plant ion channels / V. Demidchik. – In. Ion Channels and Plant Stress Responses. V. Demidchik, Fr. Maathuis (Eds). – Berlin, Heidelberg, Springer, 2015. – P. 207–232.
241. Dempsey, D'M.A. Salicylic acid biosynthesis and metabolism / D'M. A. Dempsey, A.C. Vlot, M.C. Wildermuth, D.F. Klessig // Arabidopsis Book. – 2011. doi: 10.1199/tab.0156.
242. Descheneau, A.T. Maize mitochondrial DNA-binding proteins / A.T. Descheneau, K. Newton // International Congress on Plant Mitochondrial Biology (May 28 – June 2 2005), Obernai, France, P. 23.
243. Ding, C.K. Jasmonate and salicylate induce the expression of pathogenesis-related-protein genes and increase resistance to chilling injury in tomato fruit / C.K. Ding, C.Y. Wang, K.C. Gross, D.L. Smith // Planta. – 2002. – Vol. 214. – P. 895–901.
244. Ding, C.K. Reduction of chilling injury and transcript accumulation of heat shock proteins in tomato fruit by methyl jasmonate and methyl salicylate / C.-K. Ding, C.Y. Wang, K.C. Gross, D.L. Smith // Plant Sci. – 2001. – Vol. 161. – P. 1153–1159.

245. Doares, S.H. Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid / S.H. Doares, J. Narvaez-Vasquez, A. Conconi, C.A. Ryan // *Plant Physiol.* – 1995. – Vol. 108. – P. 1741–1746.
246. Dong, C.-J. Endogenous salicylic acid accumulation is required for chilling tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings / C.-J. Dong, L. Li, Q.-M. Shang, X.-Y. Liu, Z.-G. Zhang // *Planta.* – 2014. – Vol. 240 (4). – P. 687–700.
247. Dong, J. Accumulation of salicylic acid-induced phenolic compounds and raised activities of secondary metabolic and antioxidative enzymes in *Salvia miltiorrhiza* cell culture / J. Dong, G. Wan, Z. Liang // *J. Biotechnol.* – 2010. – Vol. 148. – P. 99–104.
248. Du, H. Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice / H. Du, H. Liu, L. Xiong // *Front. Plant Sci.* – 2013. – Vol. 4. – Article 397. Doi: 10.3389/fpls.2013.00397.
249. Duan, Z. The role of jasmonic acid signalling in wheat (*Triticum aestivum* L.) powdery mildew resistance reaction / Z. Duan, G. Lv, C. Shen, Q. Li, Z. Qin, J. Niu // *Eur. J. Plant Pathol.* – 2014. – Vol. 140 (1). – P. 169–183.
250. El-Esawi, M.A. Salicylic acid-regulated antioxidant mechanisms and gene expression enhance rosemary performance under saline conditions / M.A. El-Esawi, H.O. Elansary, N.A. El-Shanhorey, A.M.E. Abdel-Hamid, H.M. Ali, M.S. Elshikh // *Front Physiol.* – 2017. – Vol. 8. Article 716. Doi: 10.3389/fphys.2017.00716.
251. Endo, T. Photosystem I and photoprotection: cyclic electron flow and water-water cycle / T. Endo, K. Asada. – In: Adams B., Adams W. W. III, Mattoo A. K. (eds). *Photoprotection, photoinhibition, gene regulation and environment. Advances in photosynthesis and respiration.* Vol. 21. – Dordrecht: Springer, 2006. – P. 205–221.
255. Ervin, E.H. Ultraviolet-B radiation damage on Kentucky Bluegrass. II. Hormone supplement effects / E.H. Ervin, X. Zhang, J.H. Fike // *Hort. Sci.* – 2004. – Vol. 39. – P. 1471–1474.
256. Ezzat, A. Postharvest treatments with methyl jasmonate and salicylic acid for maintaining physico-chemical characteristics and sensory quality properties of apricot fruit during cold storage and shelf-life / A. Ezzat, A. Ammar, Z. Szabó, J. Nyéki, I. J. Holb // *Pol. J. Food Nutr. Sci.* – 2017. – Vol. 67 (2). – P. 159–166.

257. Fabro, G. Proline accumulation and *AtP5CS2* gene activation are induced by plant-pathogen incompatible interactions in *Arabidopsis* / G. Fabro, I. Kovács, V. Pavet, L. Szabados, M.E. Alvarez // *Mol. Plant–Microbe Interact.* – 2004. – Vol. 17. – P. 343–350.
258. Falcioni, T. Effect of salicylic acid treatment on tomato plant physiology and tolerance to potato virus X infection / T. Falcioni, J.P. Ferrio, A.I. del Cueto, J. Giné, M. Ángeles Achón, V. Medina // *Eur. J. Plant Pathol.* – 2014. – Vol. 138 (2). – P. 331–345.
259. Farhangi-Abriz, S. How can salicylic acid and jasmonic acid mitigate salt toxicity in soybean plants? / S. Farhangi-Abriz, K. Ghassemi-Golezani // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2018. – Vol. 147. – P. 1010–1016.
260. Fariduddin, Q. 28-Homobrassinolide improves growth and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. through an enhanced antioxidant system in the presence of chilling stress / Q. Fariduddin, M. Yusuf, S. Chalkoo, S. Haya, A. Ahmad // *Photosynthetica.* – 2011. – Vol. 49 (1). – P. 55–64.
261. Farooq, M. Chilling tolerance in hybrid maize induced by seed priming with salicylic acid / M. Farooq, T. Aziz, S.M.A. Basra, M.A. Cheema, H. Rehman // *J. Agron. Crop Sci.* – 2008. – Vol. 194. – P. 161–168.
262. Farooq, M.A. Methyl jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *Brassica napus* L. / M.A. Farooq, R.A. Gill, F. Islam, B. Ali, H. Liu, J. Xu, S. He, W. Zhou // *Front. Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. Article 468. Doi: 10.3389/fpls.2016.00468.
263. Fedina, I. Methyl jasmonate counteracts UV-B stress in barley seedlings / I. Fedina, D. Nedeva, K. Genrgieva, M. Velitchkova // *J. Agron. Crop Sci.* – 2009. – Vol. 195. – P. 204–212.
264. Fedina, I.S. Effect of pretreatment with methyl jasmonate on the response of *Pisum sativum* to salt stress / I.S. Fedina, T.D. Tsonev // *J. Plant Physiol.* – 1997. – Vol. 151. – P. 735–740.
265. Fedina, I.S. Response of *Scenedesmus incrassatulus* to salt stress as affected by methyl jasmonate / I.S. Fedina, K.M. Benderliev // *Biol. Plant.* – 2000. – Vol. 43. – P. 625–627.
266. Feng, Z. Amelioration of chilling stress by triadimefon in cucumber seedlings / Z. Feng, A. Guo, Z. Feng // *Plant Growth Regul.* – 2003. – Vol. 39. – P. 277–283.
267. Foyer, C.H. Defining robust redox signalling within the context of the plant cell / C.H. Foyer, G. Noctor // *Plant, Cell and Environment.* – 2015. – Vol. 38. – P. 239–239.

268. Foyer, C.H. Oxidant and antioxidant signaling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context / C.H. Foyer, G. Noctor // *Plant Cell Environ.* – 2005. – Vol. 29. – P 1056–1071.
269. Foyer, C.H. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation and practical implications / C.H. Foyer, G. Noctor // *Antioxid. Redox Signal.* – 2009. – Vol. 11. – P. 861–906.
270. Fry, S.C. Fingerprinting of polysaccharides attacked by hydroxyl radicals in vitro and in the cell walls of ripening pear fruit / S.C. Fry, J.C. Dumville, J.G. Miller // *Biochem. J.* – 2001. – Vol. 357. – P. 729–735.
271. Fung, R.W.M. MeSA and MeJA increase steady-state transcript levels of alternative oxidase and resistance against chilling injury in sweet peppers (*Capsicum annuum* L.) / R.W.M. Fung, C.Y. Wang, D.L. Smith, K.C. Gross, M. Tian // *Plant Sci.* – 2004. – Vol. 166. – P. 711–719.
272. Gao, J.J. Gene expression and activities of SOD in cucumber seedlings were related with concentrations of Mn^{2+} , Cu^{2+} , or Zn^{2+} under low temperature stress / J.J. Gao, T. Li, X.C. Yu // *Agric. Sci. China.* – 2009. – Vol. 8 (6). – P. 678–684.
273. Gao, X.P. Jasmonic acid is involved in the water-stress-induced betaine accumulation in pear leaves / X.P. Gao, X.F. Wang, Y.F. Lu, L.Y. Zhang, Y.Y. Shen, Z. Liang, D.P. Zhang // *Plant Cell Environ.* – 2004. – Vol. 27. – P. 497–507.
274. Gill, S.S. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / S.S. Gill, N. Tuteja // *Plant Physiol. Biochem.* – 2010. – Vol. 48. – P. 909–930.
275. Gomes, M.P. Reactive oxygen species and seed germination / M.P. Gomes, Q.S. Garcia // *Biologia.* – 2013. – Vol. 68. – P. 351–357.
276. Gondor, O.K. Salicylic acid and sodium salicylate alleviate cadmium toxicity to different extents in maize (*Zea mays* L.) / O.K. Gondor, M. Pál, É. Darkó, T. Janda, G. Szalai // *Plos One.* 2016. – 11 (8). e0160157. Doi:10.1371/journal.pone.0160157.
277. González-Aguilar, G.A. Methyl jasmonate treatments reduce chilling injury and activate the defense response of guava fruits / G.A. González-Aguilar, M.E. Tiznado-Hernández, R. Zavaleta-Gatica, M.A. MartínezTéllez // *Biochem. Biophysiol. Res. Commun.* – 2004. – Vol. 313. – P. 694–701.

278. Grabelnych, O.I. Change of *AOX1a* expression, encoding mitochondrial alternative oxidase, influence on the frost-resistance of arabidopsis plants / O.I. Grabelnych, O.A. Borovik, T.P. Pobezhimova, N.A. Koroleva, I.V. Lyubushkina, N.S. Zabanova, V.K. Voinikov // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2016. – Vol. 12 (4). – P. 78–90.
279. Guan, L. Developmentally related responses of maize catalase genes to salicylic acid / L. Guan, J.G. Scandalios // *Proc. Natl. Acad. Sci.* – 1995. – Vol. 92. – P. 5930–5934.
280. Guan, L.M. Cis-elements and transactors that regulate expression of the maize *Cat1* antioxidant gene in response to ABA and osmotic stress: H₂O₂ is the likely intermediary signaling molecule for the response / L.M. Guan, J. Zhao, J.G. Scandalios // *Plant J.* – 2000. – Vol. 22. – P. 87–95.
281. Gupta, K. Plant polyamines in abiotic stress responses / K. Gupta, A. Dey, B. Gupta // *Acta Physiol. Plant.* – 2013. – Vol. – 35 (7). – P. 2015–2036.
282. Gusta, L.V. Understanding plant cold hardiness: an opinion / L.V. Gusta, M. Wisniewski // *Physiol. Plant.* – 2013. – Vol. 147. – P. 4–14.
283. Hara, M. The multifunctionality of dehydrins: an overview / M. Hara // *Plant Signal. Behav.* – 2010. – Vol. 5. – P. 503–508.
284. Hare, P.D. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress / P.D. Hare, W.A. Cress, J. Van Staden // *Plant Cell Environ.* – 1998. – Vol. 21. – P. 535–553.
285. Hayat, S. Role of proline under changing environments / S. Hayat, Q. Hayat, A. Ahead // *Plant Signal. Behav.* – 2012. – Vol. 7. – P. 1456–1466.
286. Horvath, E. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling / E. Horvath, G. Szalai, T. Janda // *J. Plant Growth Regul.* – 2007. – Vol. 26 (3). – P. 290–300.
287. Hu, Y. Jasmonate regulates leaf senescence and tolerance to cold stress: crosstalk with other phytohormones / Y. Hu, L. Jiang, X. Han, H. Wang, J. Pan, D. Yu // *J. Exp. Bot.* – 2017. – Vol. 68. – P. 1361–1369.
288. Hu, Y. Jasmonate regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION-C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in *Arabidopsis* / Y. Hu, L. Jiang, F. Wang, D. Yu // *Plant Cell.* – 2013. – Vol. 25. – P. 2907–2924.
289. Huang, A.H.C. Proline oxidase and water stress-induced proline accumulation in spinach leaves / A.H.C. Huang, A.J. Cavalieri // *Plant. Physiol.* – 1979. – Vol. 63. – P. 531–535.

290. Huang, C. Effects of exogenous salicylic acid on the physiological characteristics of *Dendrobium officinale* under chilling stress / C. Huang, D. Wang, L. Sun, L. Wei // *Plant Growth Regul.* – 2016. – Vol. 79 (2). – P. 199–208.
291. Huang, H. Jasmonate action in plant growth and development / H. Huang, B. Liu, L. Liu, S. Song // *J. Exp. Bot.* – 2017. – Vol. 68. – P. 1349–1359.
292. Husen, A. Salicylic acid alleviates salinity-caused damage to foliar functions, plant growth and antioxidant system in Ethiopian mustard (*Brassica carinata* A. Br.) / A. Husen, M. Iqbal, S.S. Sohrab, M.K.A. Ansari // *Agric. Food Secur.* – 2018. – Vol. 7. Article 44. Doi: 10.1186/s40066-018-0194-0.
293. Jaiti, F. Effect of exogenous application of jasmonic acid on date palm defense reaction against *Fusarium oxysporum* f. sp. *albedinis* / F. Jaiti, A. Dihazi, A. El hadrami, M. El Hassni, I. El Hadrami // *Phytopathol. Mediterr.* – 2004. – Vol. 43. – 325–331.
294. Janda, M. Magical mystery tour: Salicylic acid signaling / M. Janda, E. Ruelland // *Environ. Exper. Bot.* – 2015. – Vol. 114. – P. 117–128.
295. Janda, T. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals / T. Janda, G. Szalai, K. Rios-Gonzalez, O. Veisz, E. Paldi // *Plant Sci.* – 2003. – Vol. 164. – P. 301–306.
296. Janda, T. Factors contributing to enhanced freezing tolerance in wheat during frost hardening in the light / T. Janda, G. Szalai, K. Leskó, R. Yordanova, S. Apostol, L.P. Popova // *Phytochem.* – 2007. – Vol. 68 (12). – P. 1674–1682.
297. Janda, T. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants / T. Janda, G. Szalai, I. Tari, E. Paldi / *Planta.* – 1999. – Vol. 208. – P. 175–180.
298. Janda, T. Salicylic acid and photosynthesis: signalling and effects / T. Janda, O.K. Gondor, R. Yordanova, G. Szalai, M. Pal // *Acta Physiol. Plant.* – 2014. – Vol. 36(10). – P. 2537–2546.
299. Jayakannan, M. Salicylic acid improves salinity tolerance in Arabidopsis by restoring membrane potential and preventing salt-induced K^+ loss via a GORK channel / M. Jayakannan, J. Bose, O. Babourina, Z. Rengel, S. Shabala // *J. Exp. Bot.* – 2013. – Vol. 64. – P. 2255–2268.
300. Jiang, K. Молекулярное клонирование и профиль экспрессии гена алленоксидциклазы *Nyoscyamus niger*, вовлеченного в биосинтез жасмоната / K. Jiang, Z.

Liao, Y. Pi, Z. Huang, R. Hou, Y. Cao // Молекулярная биология. – 2008. – Т. 42 (3). – С. 434–444.

301. Jin, P. Low-temperature conditioning combined with methyl jasmonate treatment reduces chilling injury of peach fruit / P. Jin, K. Wang, H. Shang, J. Tong, Y. Zheng // J. Sci. Food Agric. – 2009. – Vol. 89. – P. 1690–1696.

302. Jin, P. Reducing chilling injury of loquat fruit by combined treatment with hot air and methyl jasmonate / P. Jin, Y. Duan, L. Wang, J. Wang, Y. Zheng // Food and Bioprocess Technology. – 2014. – Vol. 7 (8). – P. 2259–2266.

303. Joo, J.H. Role of auxin-induced reactive oxygen species in root gravitropism / J.H. Joo, Y.S. Bae, J.S. Lee // Plant Physiol. – 2001. – Vol. 126. – P. 1055–1060.

304. Junmatong, C. Cold storage in salicylic acid increases enzymatic and non-enzymatic antioxidants of Nam Dok Mai No. 4 mango fruit / C. Junmatong, B. Faiyue, S. Rotarayanont, J. Uthaibutra, D. Boonyakiat, K. Saengnil // Science Asia. – 2015. – Vol. 41. – P. 12–21.

305. Junmatong, C. Reduction of chilling injury of ‘Nam Dok Mai No. 4’ mango fruit by treatments with salicylic acid and methyl jasmonate / C. Junmatong, J. Uthaibutra, D. Boonyakiat, B. Faiyue, K. Saengnil // J. Agricul. Sci. – 2012. – Vol. 4 (10). – P. 126–136.

306. Kadioglu, A. Exogenous salicylic acid alleviates effects of long term drought stress and delays leaf rolling by inducing antioxidant system / A. Kadioglu, N. Saruhan, A. Sağlam, R. Terzi, T. Acet // Plant Growth Regul. – 2011. – Vol. 64. – P. 27–37.

307. Kalai, T. Salicylic acid alleviates the toxicity of cadmium on seedling growth, amylases and phosphatases activity in germinating barley seeds / T. Kalai, D. Bouthour, J. Manai, L.B.B. Kaab, H. Gouia // Arch. Agron. Soil Sci. – 2016. – Vol. 62 (6). – P. 892–904.

308. Kang, D.J. Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars / D.J. Kang, Y.J. Seo, J.D. Lee, R. Ishii, K.U. Kim, D.H. Shin, S.K. Park, S.W. Jang, I.J. Lee // J. Agron. Crop Sci. – 2005. – Vol. 191. – P. 273–282.

309. Kang, G.Z. Participation of H₂O₂ in enhancement of cold chilling by salicylic acid in banana seedlings / G.Z. Kang, Z.X. Wang, G.C. Sun // Acta Bot. Sin. – 2003b. – Vol. 45. – P. 567–573.

310. Kang, G.Z. Salicylic acid changes activities of H₂O₂-metabolizing enzymes and increases the chilling tolerance of banana seedlings / G.Z. Kang, C.H. Wang, G.C. Sun, Z.X. Wang // Environ. Exp. Bot. – 2003a. – Vol. 50. – P. 9–15.

311. Kang, H.M. Chilling tolerance of maize, cucumber and rice seedling leaves and roots are differentially affected by salicylic acid / H.M. Kang, M.E. Saltveit // *Physiol Plant.* – 2002. – P. 115 (4). – P. 571–576.
312. Kasim, W.A. Alleviation of lead stress toxicity in *Vigna unguiculata* by salicylic acid / W.A. Kasim, E.M. Abokassem, G.A. Ragab, N.A. Sewelam // *Egypt. J. Exp. Biol. (Bot.)*. – 2014. – Vol. 10. – P. 37–49.
313. Kaur, H. Sugar accumulation and its regulation by jasmonic acid in *Brassica napus* L. under salt stress / H. Kaur, P. Sharma, G. Sirhindi // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2013. – Vol. 9 (4). – P. 53–64.
314. Kavi Kishor, P.B. Role of proline in cell wall synthesis and plant development and its implications in plant ontogeny / P.B. Kavi Kishor, P. Hima Kumari, M.S.L. Sunita, N. Sreenivasulu // *Front. Plant Sci.* – 2015. – Vol. 6. Article 544. Doi: 10.3389/fpls.2015.00544.
315. Kazan, K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance / K. Kazan // *Trends Plant Sci.* – 2015. – Vol. 20 (4). – P. 219–229.
316. Kazemi, M. Effect of salicylic acid treatments on quality characteristics of apple fruits during storage / M. Kazemi, M. Aran, S. Zamani // *American Journal of Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 6. – P. 113–119.
317. Keshavarz, H. Impact of foliar application with salicylic acid on biochemical characters of canola plants under cold stress condition / H. Keshavarz, S.A.M.M. Sanavy, R.S.G. Moghadam // *Not. Sci. Biol.* – 2016. – Vol. 8 (1). – P. 98–105.
318. Ketabchi, S. Effects of methyl jasmonate and cytokinin on biochemical responses of maize seedlings infected by *Fusarium moniliforme* / S. Ketabchi, M. Shahrtash // *Sian J. Exp. Biol. Sci.* – 2011. – Vol 2 (2). – P. 299–305.
319. Khan, M.I.R. An insight into the role of salicylic acid and jasmonic acid in salt stress tolerance / M.I.R. Khan, S. Syeed, R. Nazar, N. A. Anjum. – In: *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. N.A. Khan, R. Nazar, N. Iqbal, N.A. Anjum (Eds.). – Berlin Heidelberg, Springer, 2012. – P. 277–300.
320. Khan, M.I.R. Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation / M.I.R. Khan, N. Iqbal, A. Masood, T.S. Per, N.A. Khan // *Plant Signaling & Behavior*. – 2013. – Vol. 8 (11). Doi: 10.4161/psb.26374

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

322. Khan, T.A. Role of ascorbic acid against pathogenesis in plants / T.A. Khan, M. Mazid, F. Mohammad // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2011. – Vol. 7 (3). – P. 222–234.

323. Khanna, P. Salicylic acid induces differential antioxidant response in spring maize under high temperature stress / P. Khanna, K. Kaur, A. K. Gupta // *Indian J. Exp. Biol.* – 2016. – Vol. 54 (6). – P. 386–93.

324. Kim, T.E. ABA and polyamines act independently in primary leaves of cold-stressed tomato (*Lycopersicon esculentum*) / T.E. Kim, S.K. Kim, T.J. Han, J.S. Lee, S.C. Chang // *Physiol. Plant.* – 2002. – Vol. 115. – P. 370–376.

325. Klessig, D.F. Salicylic acid-mediated signal transduction in plant disease resistance / D.F. Klessig, J. Durner, J. Shah, Y. Yang. – In: *Phytochemical signals and plant-microbe interactions. Recent advances in phytochemistry (Proceedings of the Phytochemical Society of North America)*. J. T. Romeo, K. R. Downum, R. Verpoorte (eds). – Vol 32. – Springer, Boston, 1998. – P. 119–137.

326. Kohli, S.K. Interaction of 24-epibrassinolide and salicylic acid regulates pigment contents, antioxidative defense responses, and gene expression in *Brassica juncea* L. seedlings under Pb stress / S.K. Kohli, N. Handa, A. Sharma, V. Gautam, S. Arora, R. Bhardwaj, L. Wijaya, M.N. Alyemeni, P. Ahmad // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* – 2018. – Vol. 25 (15). – P. 15159–15173.

327. Konstantinova, T. Freezing tolerant tobacco, transformed to accumulate osmoprotectants / T. Konstantinova, D. Parvanova, A. Atanassov, D. Dji-lianov // *Plant Sci.* – 2002. – Vol. 163. – P. 157–164.

328. Kosová, K. Accumulation of *WCS120* and *DHN5* proteins in differently frost-tolerant wheat and barley cultivars grown under a broad temperature scale / K. Kosová, P. Vítámvás, P. Prasilova, I.T. Prasil // *Biol. Plant.* – 2013. – Vol. 57. – P. 105–112.

329. Kosová, K. Complex phytohormone responses during the cold acclimation of two wheat cultivars differing in cold tolerance, winter Samanta and spring Sandra / K. Kosová, I.T. Prášil, P. Vítámvás, P. Dobrev, V. Motyka, K. Floková, O. Novák, V. Turečková, J. Rolčík, B. Pešek, A. Trávníčková, A. Gaudinová, G. Galiba, T. Janda, E. Vlasáková, P. Prášilová, R. Vanková // *J. Plant Physiol.* – 2012. – Vol. 169. – P. 567–576.

330. Kosov, K. Expression of dehydrins in wheat and barley under different temperatures / K. Kosov, P. Vitmvas, I.T. Prasil // *Plant Sci.* – 2011. – Vol. 180. – P. 46–52.
331. Kosov, K. Role of dehydrins in plant stress response / K. Kosov, I.T. Prasil, P. Vitmvs. – In: *Handbook of Plant and Crop Stress*. M. Pessarakli (Ed). – Tucson: CRC, 2010. – P. 239–285.
332. Krantev, A. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants / A. Krantev, R. Yordanova, T. Janda, G. Szalai, L. Popova // *J. Plant Physiol.* – 2008. – Vol. 165. – P. 920–931.
333. Kratsch, H.A. The ultrastructure of chilling stress / H.A. Kratsch, R.R. Wise // *Plant Cell Environ.* – 2000. – Vol. 23. – P. 337–350.
334. Kubo, A. Primary structure and properties of glutathione reductase from *Arabidopsis thaliana* / A. Kubo, T. Sano, H. Saji, K. Tanaka, N. Kondo, K. Tanaka // *Plant Cell Physiol.* – 1993. – Vol. 34. – P. 1259–1266.
335. Kuk, Y.I. Antioxidative enzymes offer protection from chilling damage in rice plants / Y.I. Kuk, J.S. Shin, N.R. Burgos, T.E. Hwang, O. Han, B.H. Cho, S. Jung, J.O. Guh // *Crop Sci.* – 2003. – Vol. 43 (6). – P. 2109–2117.
336. Kumar, D. Salicylic acid signaling in disease resistance / D. Kumar // *Plant Sci.* – 2014. – Vol. 228. – P. 127–124.
337. Kumar, R.R. Salicylic acid alleviates the heat stress-induced oxidative damage of starch biosynthesis pathway by modulating the expression of heat-stable genes and proteins in wheat (*Triticum aestivum*) / R.R. Kumar, S.K. Sharma, S. Goswami, P. Verma, K. Singh, N. Dixit, H. Pathak, C. Viswanathan, R.D. Rai // *Acta Physiol. Plant.* – 2015. – Vol. 37. – P. 143
338. Kumari, G.J. Effects of jasmonic acid on groundnut during early seedling growth / G.J. Kumari, C. Sudhakar // *Biol. Plant.* – 2003. – Vol. 47. – P. 453–456.
339. Kumari, G.J. Jasmonic acid induced changes in protein pattern, antioxidative enzyme activities and peroxidase isozymes in peanut seedlings / G.J. Kumari, A.M. Reddy, S.T. Naik, S.G. Kumar, J. Prasanthi, G. Sriranganayakulu, P.C. Reddy, C. Sudhakar // *Biologia Plantarum.* – 2006. – Vol. 50 (2). – P. 219–226.
340. Kunstler A. Reactive oxygen species and plant disease resistance / A. Kunstler, R. Bacso, Y.M. Hafez, L. Kiraly. – In: *Reactive oxygen species and oxidative damage in plants under stress*. D.K. Gupta, J.M. Palma, F.J. Corpas (eds.). – Switzerland: Springer International Publishing, 2015. – P. 269–303.

341. Kuznetsov, V.I.V. Polyamines and stress tolerance of plants / V.I.V. Kuznetsov, N.I. Shevyakova // *Plant Stress*. – 2007. – Vol. 1. – P. 50–71.
342. Kuzniak, E. The involvement of hydrogen peroxide in plant responses to stresses / E. Kuzniak, H. Urbanek // *Acta Physiologiae plantarum*. – 2000. – Vol. 22 (2). – 195–203.
343. Lee, H.-I.L. Biosynthesis and metabolism of salicylic acid / H.-I.L. Lee, J. Leon, I. Raskin // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1995. – Vol. 92. – P. 4076–4079.
344. Lee, T.M. Physiological and biochemical changes related to methyl jasmonate induced chilling tolerance of rice *Oryza sativa* L. / T.M. Lee, H.S. Lur, V.H. Lin, C. Chu // *Plant Cell Environ*. – 1996. – Vol. 19. – P.65–74.
345. Lei, T. The alternative pathway in cucumber seedlings under low temperature stress was enhanced by salicylic acid / T. Lei, H. Feng, X. Sun, Q. L. Dai, F. Zhang, H.G. Liang, H.H. Lin // *Plant Growth Regul*. – 2010. – Vol. 60. – P. 35–42.
346. Leipner, J. Effect of growing season on the photosynthetic apparatus and leaf antioxidative defenses in two maize genotypes of different chilling tolerance / J. Leipner, Y. Fracheboud, P. Stamp // *Environ. Exp. Bot*. – 1999. – Vol. 42. – P. 129–139.
347. Leon-Reyes, A. Ethylene modulates the role of NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES1 in cross talk between salicylate and jasmonate signaling / A. Leon-Reyes, S.H. Spoel, E.S. De Lange, H. Abe, M. Kobayashi, S. Tsuda // *Plant Physiol*. – 2009. – Vol. 149. – P. 1797–1809.
348. Levitt, J. Responses of plants to environmental stress / J. Levitt. Vol. 1. Chilling, freezing and high temperature stresses. New York: Acad. Press., 1980. – 497 p.
349. Li, P. Pre-storage application of oxalic acid alleviates chilling injury in mango fruit by modulating proline metabolism and energy status under chilling stress / P. Li, X. Zhen, Y. Liu, Y. Zhu // *Food Chem*. – 2014a. – Vol. 142. – P. 72–78.
350. Li, T. Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress in *Torreya grandis* cv. merrillii seedlings by activating photosynthesis and enhancing antioxidant systems / T. Li, Y. Hu, X. Du, H. Tang, C. Shen, J. Wu // *PLoS ONE*. – 2014b. – Vol. 9 (10). Doi: 10.1371/journal.pone.0109492.
351. Li, X.M. Effects of salicylic acid pre-treatment on cadmium and/or UV-B stress in soybean seedlings / X.M. Li, L.J. Ma, N. Bu, Y.Y. Li, L.H. Zhang // *Biologia Plantarum*. – 2014c. – Vol. 58 (1). – P. 195–199.

352. Li, D.M. The pretreatment of cucumber with methyl jasmonate regulates antioxidant enzyme activities and protects chloroplast and mitochondrial ultrastructure in chilling-stressed leaves / D.M. Li, Y.K. Guo, Q. Li, J. Zhang, X.J. Wang, J.G. Bai // *Sci. Hortic.* – 2012. – Vol. 143. – P. 135–143.

353. Liang, X. Proline mechanisms of stress survival / X. Liang, L. Zhang, S.K. Natarajan, D.F. Becker // *Antioxid. Redox Signal.* – 2013. – Vol. 19. – P. 998–1011.

354. Liu, D. Сверхэкспрессия гена глутатионтрансферазы из плодов *Pyrus pyrifolia* повышает устойчивость трансгенных растений табака к абиотическому стрессу / D. Liu, Y. Liu, J. Rao, G. Wang, H. Li, F. Ge, C. Chen // *Молекулярная биология.* – 2013а. – Т. 47 (4). – С. 591–601.

355. Liu, J.Y. Combined effect of ethylene- and salicylic acid-signaling insensitive mutation on *Arabidopsis* response to low temperature / J.Y. Liu, Y. Zhu, L.L. Huang, X. Xu, G.Z. Li, L. Hao // *Biologia Plantarum.* – 2016а. – Vol. 60. – P. 523–531.

356. Liu, W. Effects of salicylic acid on the leaf photosynthesis and antioxidant enzyme activities of cucumber seedlings under low temperature and light intensity / W. Liu, X.Z. Ai, W.J. Liang, H.T. Wang, S.X. Liu, N. Zheng // *Chinese J. Appl. Ecol.* – 2009. – Vol. 20. – P. 441–445.

357. Liu, X. The regulation of exogenous jasmonic acid on UV-B stress tolerance in wheat / X. Liu, H. Chi, M. Yue, X. Zhang, W. Li, E. Jia // *J. Plant Growth Regul.* – 2012. – Vol. 31 (3). P. 436–447.

358. Liu, Z. Effect of brassinolide on energy status and proline metabolism in postharvest bamboo shoot during chilling stress / Z. Liu, L. Li, Z. Luo, F. Zeng, L. Jiang, K. Tang // *Postharv. Biol. Technol.* – 2016b. – Vol. 111. – P. 240–246.

359. Liu, W. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species / W. Liu, K. Yu, T. He, F. Li, D. Zhang, J. Liu // *The Sci. World J.* – 2013b. –ID 658793. doi: 10.1155/2013/658793.

360. Livak, K.J. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_T}$ Method / K.J. Livak, T.D. Schmittgen // *Methods.* – 2001. – Vol. 25. – P. 402–408.

361. Lukatkin, A.S. Control of cucumber (*Cucumis sativus* L.) tolerance to chilling stress –evaluating the role of ascorbic acid and glutathione / A.S. Lukatkin, N.A. Anjum // *Front. Environ. Sci.* – 2014. – Vol. 2. Article 62. doi: 10.3389/fenvs.2014.00062.

362. Luo, Z. Effect of salicylic acid treatment on alleviating postharvest chilling injury of “Qingnai” plum fruit / Z. Luo, C. Chen, J. Xie // *Postharvest Biol. Technol.* – 2011. – Vol. 62. – P. 115–120.
363. Lushchak, V.I. Tocopherol biosynthesis: chemistry, regulation and effects of environmental factors / V.I. Lushchak, N.M. Semchuk // *Acta Physiol. Plant.* – 2012. – Vol. 34. – P. 1607–1628.
364. Ma, C. Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate / C. Ma, Z.Q. Wang, L.T. Zhang, M.M. Sun, T.B. Lin // *Photosynthetica.* – 2014. – Vol. 52. – P. 377–385.
365. Ma, X. Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress on *Dianthus superbis* (Caryophyllaceae) by activating photosynthesis, protecting morphological structure, and enhancing the antioxidant system / X. Ma, J. Zheng, X. Zhang, Q. Hu, R. Qian // *Front. Plant Sci.* – 2017. – Vol. 8. – Article 600. Doi: 10.3389/fpls.2017.00600.
366. Maeda, H. Tocopherols play a crucial role in low-temperature adaptation and phloem loading in *Arabidopsis* / H. Maeda, W. Song, T.L. Sage, D. DellaPenna // *The Plant Cell.* – 2006. – Vol. 18. – P. 2710–2732.
367. Maehly, A.C. The assay of catalase and peroxidase / A.C. Maehly, B. Chance // *Meth. Biochem. Anal.* – 1954. – Vol. 1. – P. 357–424.
368. Mahdavian, K. Role of salicylic acid in regulating ultraviolet radiation-induced oxidative stress in pepper leaves / K. Mahdavian, M. Ghorbanlid, Kh.M. Kalantarie // *Russ. J. Plant Physiol.* – 2008. – Vol. 55 (4). – P. 560–563.
369. Makavitskaya, M. Novel roles of ascorbate in plants: induction of cytosolic Ca²⁺ signals and efflux from cells via anion channels / M. Makavitskaya, D. Svistunenko, I. Navaselsky, P. Hryvusevich, V. Mackievic, C. Rabadanova, E. Tyutereva, V. Samokhina, D. Straltsova, A. Sokolik, O. Voitsekhovskaja, V. Demidchik // *J. Exp. Bot.* – 2018. – Vol. 69 (14). – P. 3477–3489.
370. Maksymiec, W. Variation in oxidative stress and photochemical activity in *Arabidopsis thaliana* leaves subjected to cadmium and excess copper in the presence or absence of jasmonate and ascorbate / W. Maksymiec, M. Wójcik, Z. Krupa // *Chemosphere.* 2007. – Vol. 66. – P. 421–427.
371. Manan, A. Methyl jasmonate brings about resistance against salinity stressed tomato plants by altering biochemical and physiological processes / A. Manan, C.M. Ayyub, M.A. Pervez, R. Ahmad // *Pak. J. Agri. Sci.* – 2016. – Vol. 53 (1). – P. 35–41.

372. Mandal, M.K. Influence of jasmonic acid as potential activator of induced resistance against Karnal bunt in developing spikes of wheat / M.K. Mandal, D. Pandey, S. Purwar, U.S. Singh, A. Kumar // *J. Biosciences*. – 2006. – Vol. 31. – P. 607–616.

373. Martínez-Esplá, A. Preharvest application of methyl jasmonate (MeJA) in two plum cultivars. 1. Fruit growth and quality attributes at harvest / A. Martínez-Esplá, P.J. Zapata, S. Castillo, F. Guillén, D. MartínezRomero, D. Valero, M. Serrano // *Postharvest Biology and Technology*. – 2014. – Vol. 98. – P. 98–105.

374. Metraux, J-P. Systemic acquired and salicylic acid: current state of knowledge / J-P. Metraux // *European J. Plant Pathol.* – 2001. – Vol. 107 (1). – C.13–18.

375. Miller, G. Reactive oxygen species homeostasis and signaling during drought and salinity stresses / G. Miller, N. Suzuki, S. Ciftci-Yilmaz, R. Mittler // *Plant, Cell and Environ.* – 2010. – Vol. 33. – P. 453–467.

376. Min, D. *SIMYC2* involved in methyl jasmonate-induced tomato fruit chilling tolerance // D. Min, F. Li, X. Zhang, X. Cui, P. Shu, L. Dong, C. Ren // *J. Agric. Food Chem.* – 2018. – Vol. 66 (12). – P. 3110–3117.

377. Minibayeva, F. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species / F. Minibayeva, O. Kolesnikov, A. Chasov // *Plant Cell Environ.* – 2009. – Vol. 32. – P. 497–508.

378. Mir, M. A. Jasmonic acid improves growth performance of soybean under nickel toxicity by regulating nickel uptake, redox balance, and oxidative stress metabolism / M.A. Mir, G. Sirhindi, M.N. Alyemeni, P. Alam, P. Ahmad // *J. Plant Growth Regul.* – 2018. – Vol. 37 (4). – P. 1195–1209.

379. Mira, M.M. Jasmonic acid is a downstream component in the modulation of somatic embryogenesis by Arabidopsis Class 2 phytochrome / M.M. Mira, O.S.D. Wally, M. Elhiti, A. El-Shanshory, D.S. Reddy, R.D. Hill, C. Stasoll, S. Penfield // *J. Experim. Bot.* – 2016. – Vol. 67 (8). – P. 4–16.

380. Miranshahi, B. Methyl jasmonate mitigates drought stress injuries and affects essential oil of summer savory / B. Miranshahi, M. Sayyari // *J. Agricult. Sci. Technol.* – 2016. – Vol. 18 (6). – P. 1635–1645.

381. Misra, N. Effect of salicylic acid on proline metabolism in lentil grown under salinity stress / N. Misra, P. Saxena // *Plant Sci.* – 2009. – Vol. 177. – P. 181–189.

382. Mittler, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // *Trends Plant Sci.* – 2002. – Vol. 7 (9). – P. 405–410.

383. Mittler, R. ROS are good / R. Mittler // Trends Plant Sci. – 2017. – Vol. 22. – P. 11–19.
384. Miura, K. Regulation of water, salinity and cold stress responses by salicylic acid / K. Miura, Ya. Tada // Front. Plant Sci. – 2014. – Vol. 5. – P. 1–12.
385. Miura, K. SIZ1 deficiency causes reduced stomatal aperture and enhanced drought tolerance via controlling salicylic acid-induced accumulation of reactive oxygen species in Arabidopsis / K. Miura, H. Okamoto, E. Okuma, H. Shiba, H. Kamada, P. M. Hasegawa, Y. Murata // Plant J. – 2013. – Vol. 73. – P. 91–104.
386. Molla, Md.R. Exogenous proline and betaine-induced upregulation of glutathione transferase and glyoxalase I in Lentil (*Lens culinaris*) under drought stress / Md.R. Molla, M.R. Ali, M. Hasanuzzaman, M.H. Al-Mamun, A. Ahmed, M.A.N. Nazim-Ud-Dowla, Md.M. Rohman // Not. Bot. Horti. Agrobi. – 2014. – Vol. 42 (1). – P. 73–80.
387. Møller, I.M. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species / I.M. Møller // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 2001. – Vol. 52. – P. 561–591.
388. Moradmand, Y. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on increasing cold tolerance of bell pepper (cv. Emily) seedlings / Y. Moradmand, M. Mobli, A. A. Ramin // Journal of Crop production and processing. – 2015. – Vol. 5 (16). – P. 123–133.
389. Moreau, M. Salicylic acid binds NPR3 and NPR4 to regulate NPR1-dependent defense responses / M. Moreau, M. Tian, D. F. Klessig // Cell Res. – 2012. – Vol. 22. – P. 1631–1634.
390. Morelli, R. Fenton-dependent damage to carbohydrates: free radical scavenging activity of some simple sugars / R. Morelli, S. Russo-Volpe, N. Bruno, R. Lo Scalzo // J. Agric. Food Chem. – 2003. – Vol. 51. – P. 7418–7425.
391. Moussa, H.R. Effect of salicylic acid pretreatment on cadmium toxicity in wheat / H.R. Moussa, S.M. El-Gamal // Biologia Plantarum. – 2010. – Vol. 54 (2). – P. 315–320.
392. Mullineaux, P.M. Integration of signaling in antioxidant defenses / P.M. Mullineaux, S. Karpinski, G.P. Creissen. – In. Advances in Photosynthesis and Respiration. Vol. 21. Photoprotection, Photoinhibition, gene regulation, and environment. G. Jee, B. Demmig-Adams, W.W. Adams III, A.K. Mattoo (Eds). – The Netherlands: Springer, 2008. – P. 223–239.

393. Mur, L.A.J. The outcomes of concentration specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death / L.A.J. Mur, P. Kenton, R. Atzorn, O. Miersch, C. Wasternack // *Plant Physiol.* – 2006. – Vol. 140 (1). – P. 249–262.

394. Mutlu, S. Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast / S. Mutlu, O. Karadagoglu, Ö. Atici, B. Nalbantoğlu // *Biol Plant.* – 2013b. – Vol. 57 (3). – P. 507–513.

395. Mutlu, S. Time-dependent effect of salicylic acid on alleviating cold damage in two barley cultivars differing in cold tolerance / S. Mutlu, O. Karadagoglu, O. Atici, E. Tasgin, B. Nalbantoglu // *Turk. J. Bot.* – 2013a. – Vol. 37. – P. 343–349.

396. Navrot, N. Plant glutathione peroxidases are functional peroxiredoxins distributed in several subcellular compartments and regulated during biotic and abiotic stresses / N. Navrot, V. Collin, J. Gualberto, E. Gelhaye, M. Hirasawa, P. Rey, D.B. Knaff, E. Issakidis, J.P. Jacquot, N. Rouhier // *Plant Physiol.* – 2006. – Vol. 142 (4). – P. 1364–1379.

397. Nazar, R. Salicylic acid supplementation improves photosynthesis and growth in mustard through changes in proline accumulation and ethylene formation under drought stress / R. Nazar, S. Umar, N.A. Khan, O. Sareer // *South Afr. J. Bot.* – 2015. – Vol. 98. – P. 84–94.

398. Ndamukong, I. SA-inducible Arabidopsis glutaredoxin interacts with TGA factors and suppresses JA-responsive *PDF1.2* transcription / I. Ndamukong, A. A. Abdallat, C. Thurow, B. Fode, M. Zander, R. Weigel, C. Gatz // *Plant. J.* – 2007. – Vol. 50. – P. 128–139.

399. Niki, T. Antagonistic effect of salicylic acid and jasmonic acid on the expression of pathogenesis-related (PR) protein genes in wounded mature tobacco leaves / T. Niki, I. Mitsuhashi, S. Seo, N. Ohtsubo, Y. Ohashi // *Plant Cell Physiol.* – 1998. – Vol. 39. – P. 500–507.

400. Noctor, G. Glutathione in plants: an integrated overview / G. Noctor, A. Mhamdi, S. Chaouch, Y. Han, J. Neukermans, B. Marquez-Garcia, G. Queval, C.H. Foyer // *Plant Cell Environ.* – 2012. – Vol. 35. – P. 454–484.

401. Noctor, G. The metabolomics of oxidative stress / G. Noctor, C. Lelarge-Trouverie, A. Mhamdi // *Phytochem.* – 2015. – Vol. 112. – P. 33–53.

402. Nounjan, N. Effects of exogenous proline and trehalose on physiological responses in rice seedlings during salt-stress and after recover / N. Nounjan, P. Theerakulpisut // *Plant Soil Environ.* – 2012. – Vol. 58 (7). – P. 309–315.

403. Ogawa, K. Intra and extra-cellular localization of «cytosolic» CuZn-superoxide dismutase in spinach leaf and hypocotyls / K. Ogawa, S. Kanematsu, K. Asada // *Plant Cell Physiol.* – 1996. – Vol. 37. – P. 790–799.
404. Pal, O. Role of salicylic acid in acclimation to low temperature / O. Pal, O. K. Gondor, T. Janda // *Acta Agron. Hung.* – 2013. – Vol. 61 (2). – P. 161–172.
405. Passardi, F. Peroxidases have more functions than a Swiss army knife / F. Passardi, C. Cosio, C. Penel, C. Dunand // *Plant Cell Reports.* – 2005. – Vol. 2. – P. 255–265.
406. Passardi, F. The class III peroxidase multigenic family in rice and its evolution in land plants / F. Passardi, D. Longet, C. Penel, C. Dunand // *Phytochemistry.* – 2004. – Vol. 65 (13). – P. 1879–1893.
407. Pazirandeh, M.S. Effect of methyl jasmonate in alleviating adversities of water stress in barley genotypes / M.S. Pazirandeh, T. Hasanloo, M. Shahbazi, V. Niknam, A. Moradi-Payam // *Intl. J. Farm. Alli. Sci.* – 2015. – Vol. 4 (2). – P. 111–118.
408. Peeler, T.C. A Comparison of the effects of chilling on thylakoid electron transfer in pea (*Pisum sativum* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) / T.C. Peeler, A.W. Naylor // *Plant Physiol.* – 1988. – Vol. 86 (1). – P. 147–151.
409. Penã-Cortes, H. Aspirin prevents wound-induced gene expression in tomato leaves by blocking jasmonic acid biosynthesis / H. Penã-Cortes, T. Albrecht, S. Prat, E.W. Weiler, L. Willmitzer // *Planta.* – 1993. – Vol. 191. – P. 123–128.
410. Per, T.S. Jasmonates in plants under abiotic stresses: Crosstalk with other phytohormones matters / T.S. Pera, M.I.R. Khanb, N.A. Anjuma, A. Masooda, S.J. Hussaina, N.A. Khana // *Environ. Exp.Bot.* – 2018. – Vol. 145. – P. 104–120.
411. Per, T.S. Methyl jasmonate alleviates cadmium-induced photosynthetic damages through increased S-assimilation and glutathione production in mustard / T.S. Per, N.A. Khan, A. Masood, M. Fatma // *Front. Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article 1933. Doi: 10.3389/fpls.2016.01933.
412. Per, T.S. Salicylic acid and nutrients interplay in abiotic stress tolerance / T.S. Per, M. Fatma, M. Asgher, S. Javied, N.A. Khan. – In: *Salicylic acid: a multifaceted hormone.* R. Nazar, N. Iqbal, N.A. Khan (Eds.). – Singapore, Springer, 2017. – P. 221–237.
413. Pradedova, E.V. Glutathione reductase of vacuole. comparison of glutathione reductase activity of vacuole and tissue extract of red beet root (*Beta vulgaris* L.) / E.V.

Pradedova, O. D. Nimaeva, R.K. Salyaev // *J. Stress Physiol. Biochem.* – 2016. – Vol. 12 (1). – 2016. – P. 60–73.

414. Prasad, T.K. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide / T.K. Prasad, M.D. Anderson, B.A. Martin, C.R. Stewart // *Plant Cell.* – 1994. – Vol. 6. – P. 65–74.

415. Promyou, S. Salicylic acid alleviates chilling injury in anthurium (*Anthurium andraeanum* L) flowers / S. Promyou, S. Ketsa, W.G. van Doorn // *Postharvest Biol. Technol.* – 2012. – Vol. 64. – P. 104–110.

419. Qiu, Z. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress / Z. Qiu, J. Guo, A. Zhu, L. Zhang, M. Zhang // *Eco. Environ. Safety.* – 2014. – Vol. 104. – P. 202–208.

420. Raja, V. Abiotic stress: interplay between ros, hormones and MAPKs / V. Raja, U. Majeed, H. Kang, K.I. Andrabi, R. John // *Environ. Exp. Bot.* – 2017. – Vol. 137. – P. 142–157.

421. Raskin, I. Role of salicylic acid in plants / I. Raskin // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1992. – Vol. 43. – P. 439–463.

422. Rasool, S. Changes in growth, lipid peroxidation and some key antioxidant enzymes in chickpea genotypes under salt stress / S. Rasool, A. Ahmad, T.O. Siddiqi, P. Ahmad // *Acta Physiol. Plant.* – 2013. – P. 35. – P. 1039–1050.

423. Razavi, F. Salicylic acid treatment of peach trees maintains nutritional quality of fruits during cold storage / F. Razavi, J. Hajilou, M.S. Aghdam // *Adv. Hort. Sci.* – 2018. – Vol. 32 (1). – P. 33–40.

424. Reczek, C.R. ROS-dependent signal transduction / C.R. Reczek, N.S. Chandel // *Current Opinion in Cell Biology.* – 2015. – Vol. 33. – P. 8–13.

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

426. Roxas, V.P. Overexpression of glutathione S-transferase/ glutathione peroxidase enhances the growth of transgenic tobacco seedlings during stress / V.P. Roxas, R.K. Smith, E.R. Allen, R.D. Allen // *Nat. Biotechnol.* – 1997. – Vol. 15. – P. 988–991.

427. Samota, M.K. Defense induced by jasmonic acid: a review / M.K. Samota, L. Bhatt, N. Garg, N. Geat // *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.* – 2017. – Vol. 6 (5). – P. 2467–2474.

428. Sánchez-Romera, B. Enhancement of root hydraulic conductivity by methyl jasmonate and the role of calcium and abscisic acid in this process / B. Sánchez-Romera, J.M. Ruiz-Lozano, G. Li, D.-T. Luu, M.D.C. Martínez-Ballesta, M. Carvajal, A.M. Zamarreño, J.M. García-Mina, C. Maurel, R. Aroca // *Plant Cell Environ.* – 2014. – Vol. 37. – P. 995–1008.

429. Saradhi, P.P. Proline accumulates in plants exposed to UV radiation and protects them against UV induced peroxidation / P.P. Saradhi, Alia, S. Arora, K.V.S. K. Prasad // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 1995. – Vol. 209. – P. 1–5.

430. Saydpor, F. Impact of methyl jasmonate on enhancing chilling tolerance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings / F. Saydpor, M. Sayyari // *Journal of Crop production and processing.* – 2016. – Vol. 6. – P. 47–59.

431. Sayyari, M. Improving chilling resistance of cucumber seedlings by salicylic acid / M. Sayyari // *American-Eurasian J. Agric. Environ. Sci.* – 2012. – Vol. 12 (2). – P. 204–209.

432. Sayyari, M. Vapour treatments with methyl salicylate or methyl jasmonate alleviated chilling injury and enhanced antioxidant potential during postharvest storage of pomegranates / M. Sayyari, M. Babalar, S. Kalantari, D. Martínez-Romero, F. Guillén, M. Serrano, D. Valero // *Food Chem.* – 2011. – Vol. 124. – P. 964–970.

433. Scandalios, J.G. Molecular genetics of superoxide dismutase in plants / J.G. Scandalios. – In: Scandalios J. G. (ed.) *Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defenses.* – New York: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1997. – P. 527–568.

434. Scandalios, J.G. The rise of ROS / J.G. Scandalios // *Trends Biochem. Sci.* – 2002. – Vol. 27. – P. 483–486.

435. Scott, I.M. Salicylate accumulation inhibits growth at chilling temperature in *Arabidopsis* / I. M. Scott, S.M. Clarke, J.E. Wood, L.A.J. Mur // *Plant Physiol.* – 2004. – Vol. 135. – P. 1040–1049.

436. Sedaghat, M. Physiological and antioxidant responses of winter wheat cultivars to strigolactone and salicylic acid in drought / M. Sedaghat, Z. Tahmasebi-Sarvestani, Y. Emam, A. Mokhtassi-Bidgoli // *Plant Physiol. Biochem.* – 2017. – Vol. 119. – P. 59–69.

437. Senaratna, T. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants / T. Senaratna, D. Touchell, E. Bunn, K. Dixon // *Plant Growth Regul.* – 2000. – Vol. 30. – P. 157–161.

438. Shahzad, R. Foliar application of methyl jasmonate induced physio-hormonal changes in *Pisum sativum* under diverse temperature regimes // R. Shahzad, M. Waqas, A. L.

Khan, M. Hamayun, S.-M. Kang, I.-J. Lee // *Plant Physiol. Biochem.* – 2015. – Vol. 96. – P. 406–416.

439. Shakirova, F.M. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity / F.M. Shakirova, A.R. Sakhabutdinova, M.V. Bezrukova, R.A. Fatkhutdinova, D.R. Fatkhutdinova // *Plant Sci.* – 2003. – Vol. 164 (30). – P. 317–322.

440. Shakirova, F.M. Salicylic acid-induced protection against cadmium toxicity in wheat plants / F.M. Shakirova, Ch.R. Allagulova, D.R. Maslennikova, E.O. Klyuchnikova, A.M. Avalbaev, M.V. Bezrukova // *Environ. Exp. Bot.* – 2016. – Vol. 122. – P. 19–28.

441. Sharma, M. Jasmonates: emerging players in controlling temperature stress tolerance / M. Sharma, A. Laxmi // *Front Plant Sci.* – 2016. – Vol. 6. – P. 1129.

442. Sharma, P. Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress markers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress / P. Sharma, H. Kaur, G. Sirhindi // *Am. J. Plant Sci.* – 2013. – Vol. 4. – P. 817–823.

443. Sharma, P. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions / P. Sharma, A.B. Jha, R.S. Dubey, M. Pessarakli // *J. Bot.* – 2012. – Article ID 217037. – P. 1–26. Doi: 10.1155/2012/217037.

444. Shi, Q. Effects of different treatments of salicylic acid on heat tolerance, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzyme activity in seedlings of *Cucumis sativa* L. / Q. Shi, Z. Bao, Z. Zhu, Q. Ying, Q. Qian // *Plant Growth Regul.* – 2006. – Vol. 48. – P. 127–135.

445. Shibaeva, T.G. Continuous light enhances chilling tolerance in chilling-sensitive plants / T.G. Shibaeva, E.G. Sherudilo, A.F. Titov // *World Journal of Research and Review.* – 2016. – Vol. 3 (3). – P. 58–60.

446. Sibozza, X.I. Enzymatic antioxidants in response to methyl jasmonate and salicylic acid and their effect on chilling tolerance in lemon fruit [*Citrus limon* (L.) Burm. F.] / X.I. Sibozza, I. Bertlinga, A.O. Odindob // *Sci. Hort.* – 2017. – Vol. 225 (18). – P. 659–667.

447. Sibozza, X.I. Salicylic acid and methyl jasmonate improve chilling tolerance in cold-stored lemon fruit (*Citrus limon*) / X.I. Sibozza, I. Bertlinga, A.O. Odindo // *J. Plant Physiol.* – 2014. – Vol. 171. – P. 1722–1731.

448. Siddiqui, M.H. Mitigation of nickel stress by the exogenous application of salicylic acid and nitric oxide in wheat / M.H. Siddiqui, M.H. Al-Whaibi, H.M. Ali, A.M. Sakran, M.O. Basalah, M.Y.Y. AlKhaishany // *Aust. J. Crop Sci.* – 2013. – Vol. 7. – P. 1780–1788.

449. Sing, I. Evidences for suppression of cadmium induced oxidative stress in presence of sulphosalicylic acid in rice seedlings / I. Sing, K. Shah // *Plant Growth Regul.* – 2015. – Vol. 76 (1). – P. 99–110.
450. Sirhindi, G. Jasmonic acid modulates the physio-biochemical attributes, antioxidant enzyme activity, and gene expression in *Glycine max* under nickel toxicity / G. Sirhindi, M.A. Mir, E. F. Abd-Allah, P. Ahmad, S. Gucl // *Front Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article 591. Doi: 10.3389/fpls.2016.00591.
451. Slesak, I. The role of hydrogen peroxide in regulation of plant metabolism and cellular signalling in response to environmental stresses / I. Slesak, M. Libik, B. Karpinska, S. Karpinski, Z. Miszalski // *Acta Biochimica Polonica.* – 2007. – Vol. 54 (1). – P. 39–50.
452. Smirnoff, N. Ascorbic acid: metabolism and functions of a multi-faceted molecule / N. Smirnoff // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2000. – Vol. 3. – P.229– 235.
453. Smith, J.L. Jasmonate- and salicylate-mediated plant defense responses to insect herbivores, pathogens and parasitic plants / J.L. Smith, CDe Moraes, M.C. Mescher // *Pest Management Science.* – 2009. – Vol. 65. – P. 497–512.
454. Soliman, M.H. Acetylsalicylic acid enhance tolerance of *Phaseolus vulgaris* L. to chilling stress, improving photosynthesis, antioxidants and expression of cold stress responsive genes / M.H. Soliman, A.A.M. Alayafi, A.A. Kelish, A.M. Abu-Elsaoud // *Bot. Stud.* – 2018. – Vol. 59 (1). – P. 6. Doi: 10.1186/s40529-018-0222-1.
455. Spoel, S.H. NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol / S.H. Spoel, A. Koornneef, S.M. Claessens, J.P. Korzelius, J.A. Van Pelt, M.J. Mueller, A.J. Buchala, J.P. Mettraux, R. Brown, K. Kazan // *Plant Cell.* – 2003. – Vol. 15. – P. 760–770.
456. Srivastava, M.K. Delayed ripening of banana fruit by salicylic acid / M.K. Srivastava, U.N. Dwivedi // *Plant Science.* – 2000. – Vol. 158. – P. 87–96.
457. Stevens, J. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilisation / J. Stevens, T. Senaratna, K. Sivasithamparam // *Plant Growth Regul.* – 2006. – Vol. 49 (1). – P. 77–83.
458. Stewart, R.R.C. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes / R.R.C. Stewart, J.D. Bewley // *Plant Physiol.* – 1980. – Vol. 65. – P. 245–248.

459. Suhita, D. Cytoplasmic alkalization precedes reactive oxygen species production during methyl jasmonate-and abscisic acid-induced stomatal closure / D. Suhita, A.S. Raghavendra, J.M. Kwak, A. Vavasseur // *Plant Physiol.* – 2004. – Vol. 134. – P. 1536–1545.
460. Swiatek, A. Stress messengers jasmonic acid and abscisic acid negatively regulate plant cell cycle / A. Swiatek, A. Azmi, E. Witters, H. Van Onckelen // *Bulg. J. Plant Physiol.* – 2003. – Vol. 29. – P. 172–178.
461. Szabados, L. Proline: A multifunctional amino acid / L. Szabados, A. Savoure // *Trends in Plant Sci.* – 2009. – Vol. 15. – P. 89–97.
462. Talebi, M. Methyl jasmonate effects on volatile oil compounds and antioxidant activity of leaf extract of two basil cultivars under salinity stress / M. Talebi, M. Moghaddam, A.G. Pirbalouti // *Acta Physiologiae Plantarum.* – 2018. – Vol. 40. – P. 34.
463. Tareen, M.J. Combined applications of aminoethoxyvinylglycine with salicylic acid or nitric oxide reduce oxidative stress in peach during ripening and cold storage / M.J. Tareen, Z. Singh, A.S. Khan, N.A. Abbasi, M. Naveed // *J. Plant Growth Regul.* – 2017. – Vol. 36. – P. 983–994.
464. Tasgin, E. Effects of salicylic acid and cold on freezing tolerance in winter wheat leaves / E. Tasgin, Ö. Atici, B. Nalbantoğlu // *Plant Growth Regul.* – 2003. – Vol. 41. – P. 231–236.
465. Tasgin, E. Effects of salicylic acid and cold treatments on protein levels and on the activities of antioxidant enzymes in the apoplast of winter wheat leaves / E. Taşgin, Ö. Atici, B. Nalbantoğlu, L.P. Popova // *Phytochem.* – 2006. – Vol. 67. – P. 710–715.
466. Tewari, A.K. Temperature-stress-induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat / A.K. Tewari, B.C. Tripathy // *Plant Physiol.* – 1998. – Vol. 117. – P. 851–858.
467. Theocharis, A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature / A. Theocharis, Ch. Clement, E.A. Barka // *Planta.* – 2012. – Vol. 235. – P. 1091–1105.
468. Thomashow, M.F. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms / M. F. Thomashow // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1999. – Vol. 50. – P. 571–599.
469. Torres, M.A. ROS in biotic interactions / M.A. Torres // *Physiol. Plant.* – 2010. – Vol. 138. – P. 414–429.

470. Toshikazu, T. Over-expression of δ -glutathione-S-transferase in transgenic rice enhances germination and growth at low temperature / T. Toshikazu, I. Minako, K. Hiroyuki, K. Nanako, N. Ikuo // *Mol Breed.* – 2002. – Vol. 9. – P. 93–101.

471. Trusov, Y. Heterotrimeric G proteins facilitate Arabidopsis resistance to necrotrophic pathogens and are involved in jasmonate signaling / Y. Trusov, J.E. Rookes, D. Chakravorty, D. Armour, P.M. Schenk, J.R. Botella // *Plant Physiol.* – 2006. – 140 (1). – P. 210–220.

472. Tyutereva, E.V. The levels of peroxisomal catalase protein and activity modulate the onset of cell death in tobacco BY-2 cells via reactive oxygen species levels and autophagy / E.V. Tyutereva, K.S. Dobryakova, A. Schiermeyer, M.F. Shishova, K. Pawlowski, V. Demidchik, S. Reumann, O.V. Voitsekhovskaja // *Functional Plant Biology.* – 2018. – Vol. 45 (2). – P. 247–258.

473. Umebese, C.E. Impact of salicylic acid on antioxidants, biomass and osmotic adjustments in *Vigna unguiculata* L. walp. during water deficit stress / C.E. Umebese, A.E. Bankole // *Afr. J. Biotechnol.* – 2013. – Vol. 12 (33). – P. 5200–5207.

474. Van der Does, D. Salicylic acid suppresses jasmonic acid signaling downstream of SCF^{COI1}-JAZ by targeting GCC promoter motifs via transcription factor ORA59 / D. Van der Does, A. Leon-Reyes, A. Koornneef, M.C. Van Verk, N. Rodenburg, L. Pauwels, A. Goossens, A.P. Körbes, J. Memelink, T. Ritsema, S.C.M. Van Wees, C.M.J. Pieterse // *The Plant Cell.* – 2013. – Vol. 25. – P. 744–761.

475. Vanlerberghe, G.C. Alternative oxidase: a mitochondrial respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants / G.C. Vanlerberghe // *Int. Mol. Sci.* – 2013. – Vol. 14. – P. 6805–6847.

476. Venkatachalam, K. Effect of methyl jasmonate on physiological and biochemical quality changes of longkong fruit under low temperature storage / K. Venkatachalam, M. Meenune // *Fruits.* – 2015. – Vol. 70 (2). – P. 69–75.

477. Verbruggen, N. Proline accumulation in plant: a review / N. Verbruggen, C. Hermans // *Amino Acid.* – 2008. – Vol 35 (4). – P.753–759.

478. Vitámvás, P. Accumulation of WCS120 protein in wheat cultivars grown at 9°C or 17°C in relation to their winter survival / P. Vitámvás, K. Kosová, P. Prasilova, T. Prásil // *Plant Breeding.* – 2010. – Vol. 129. – P. 611–616.

479. Vitámvás, P. WCS120 protein family and proteins soluble upon boiling in cold-acclimated winter wheat / P. Vitámvás, G. Saalbach, I. T. Prásil, V. Capková, J. Opatrná, J. Ahmed // *J. Plant Physiol.* – 2007. – Vol. 164. – P. 1197–1207.

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

481. Walters, D. Methyl jasmonate alters polyamine metabolism and induced systemic protection against powdery infection in barley seedlings / D. Walters, T. Colwey, A. Mitchell // *J. Exp. Bot.* – 2002. – Vol. 53 (269). – P. 747–756.

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

483. Wang, F. Phytochrome A and B function antagonistically to regulate cold tolerance via abscisic acid-dependent jasmonate signaling / F.Wang, Z. Guo, H. Li, M. Wang, E. Onac, J. Zhou, X. Xia, K. Shi, J. Yu, Y. Zhou // *Plant Physiology.* – 2016. – Vol. 170. – P. 459–471.

484. Wang, L. Salicylic acid pretreatment alleviates chilling injury and affects the antioxidant system and heat shock proteins of peaches during cold storage / L. Wang, S. Chena, W. Kong, S. Li, D. Archbold // *Postharv. Biol. Technol.* – 2006. – Vol. 41. – P. 244–251.

485. Wang, L.J. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves / L.J. Wang, L. Fan, W. Loescher, W. Duan, G. J. Liu, J.S. Cheng, H.B. Luo, S.H. Li // *BMC Plant Biol.* – 2010. – Vol. 10. – P. 34

486. Wang, L.-J. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca²⁺ homeostasis and antioxidant systems in young grape plants / L.-J. Wang, S.-H. Li // *Plant Sci.* – 2006. – Vol. 170. – P. 685–694.

487. Wang, Y. Foliar-applied salicylic acid alleviates heat and high light stress induced photoinhibition in wheat (*Triticum aestivum*) during the grain filling stage by modulating the psbA gene transcription and antioxidant defense / Y. Wang, H. Zhang, P. Hou, X. Su, P. Zhao, H. Zhao, S. Liu // *Plant Growth Regul.* – 2014. – Vol. 73 (3). – P. 289–297.

488. Wang, Y. Methyl jasmonate enhances apple cold tolerance through the JAZ-MYC2 pathway / Y. Wang, H. Xu, W. Liu, N. Wang, C. Qu, S. Jiang, H. Fang, Z. Zhang, X. Chen // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 2018a. – P. 1–10. Doi: 10.1007/s11240-018-1493-7.

489. Wang, Y. Salicylic acid biosynthesis inhibitors increase chilling injury to maize (*Zea mays* L.) seedlings / Y. Wang, T. Wen, Y. Huang, Y. Guan, J. Hu // *Plant Growth Regul.* – 2018b. – Vol. 86 (1). – P. 11–21.
490. Wasternack, C. Action of jasmonates in plant stress responses and development – applied aspects / C. Wasternack // *Biotechnol. Adv.* – 2014a. – Vol. 32 (1). – P. 31–39.
491. Wasternack, C. Jasmonate signaling in plant stress responses and development – active and inactive compounds / C. Wasternack, M. Strnad // *New Biotechnology.* – 2016. – Vol. 33 (5). P. 604–613.
492. Wasternack, C. Jasmonates in plant growth and stress responses. In: *Phytohormones: A Window to metabolism, signaling and biotechnological applications.* L.S. Tran, S. Pal (eds). New York: Springer, 2014b. – P. 221–263.
493. Wasternack, C. Jasmonates: biosynthesis, metabolism, and signaling by protein activating and repressing transcription / C. Wasternack, S. Song // *J. Exp. Bot.* – 2017. – Vol. 68. – P. 1303–1321.
494. Wasternack, C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development / C. Wasternack // *Ann Bot.* – 2007. – Vol. 100. – P. 681–697.
495. Willekens, H. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defense in C-3 plants / H. Willekens // *EMBO J.* – 1997. – Vol. 16. – P. 4806–4816.
496. Willekens, H. Catalases in plants / H. Willekens, D. Inze, M. Van Montagu, W. Van Camp // *Mol. Breeding.* – 1995. – Vol. 1. – P. 207–228.
497. Winfield, M.O. Plant responses to cold: transcriptome analysis of wheat / M.O. Winfield, C. Lu, I.D. Wilson, J.A. Coghill, K.J. Edwards // *Plant Biotechnol. J.* – 2010. – Vol. 8. – P. 749–771.
498. Wise, R.R. Chilling-enhanced photooxidation. Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants / R.R. Wise, A.W. Naylor // *Plant Physiol.* – 1987a. – Vol. 83. – P. 278–282.
499. Wise, R.R. Chilling-enhanced photooxidation. The peroxidative destruction of lipids during chilling injury to photosynthesis and ultrastructure / R.R. Wise, A.W. Naylor // *Plant Physiol.* – 1987b. – Vol. 83. – P. 272–277.
500. Xin, Z. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures / Z. Xin, J. Browse // *Plant Cell Environ.* – 2000. – Vol. 23 (9). – P. 893–902.

501. Xu, P.-L. Effect of long-term chilling on ultrastructure and antioxidant activity in leaves of two cucumber cultivars under low light / P.-L. Xu, Y.-K. Guo, J.-G. Bai, L. Shang, X.-J. Wang // *Physiol. Plant.* – 2008. – Vol. 132. – P. 467–478.

502. Yan, Y. Jasmonate biosynthesis, perception and function in plant development and stress response / Y. Yan, E. Borrego, M.V. Kolomiets. – In: Baez R.V. (ed) *Lipid metabolism.* – Chap. 16. (Rijeka: InTech). – 2013. – P. 393–442.

503. Yan, Z. Methyl jasmonate alleviates cadmium toxicity in *Solanum nigrum* by regulating metal uptake and antioxidative capacity / Z. Yan, W. Zhang, J. Chen, X. Li // *Biol Plant.* – 2015. – Vol. 59. – P. 373–381.

504. Yoon, J.Y. Methyl jasmonate alleviated salinity stress in soybean / J.Y. Yoon, M. Hamayun, Su-K. Lee, In-J. Lee // *J. Crop Sci. Biotechnol.* – 2009. – Vol. 12 (2). P. 63–68.

505. Yordanova, R. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity and antioxidant capacity of chilled wheat plants / R. Yordanova, L. Popova // *General and Applied Plant Physiology.* – 2007. – Vol. 33. – P. 155–170.

506. Yu, D. Expression of tobacco class II catalase gene activates the endogenous homologous gene and is associated with disease resistance in transgenic potato plants / D. Yu, Z. Xie, C. Chen, B. Fan, Z. Chen // *Plant Mol. Biol.* – 1999. – Vol. 39 (3). – P. 477–488.

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

508. Zdyb, A. Jasmonate biosynthesis in legume and actinorhizal nodules A. Zdyb, K. Demchenko, J. Heumann, C. Mrosk, P. Grzeganeck, C. Göbel, I. Feussner, K. Pawlowski, B. Hause // *New Phytologist.* – 2011. – Vol. 189. – P. 568–579.

509. Zhang, F. Exogenous application of salicylic acid alleviates cadmium toxicity and reduces hydrogen peroxide accumulation in root apoplasts of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa* / F. Zhang, H. Zhang, Y. Xia, G. Wang, L. Xu, Z. Shen // *Plant Cell Rep.* – 2011. – Vol. 30 (8). – P. 1475–1483.

510. Zhang, H. Glutathione synthesis and its role in redox signaling / H. Zhang, H. J. Forman // *Semin Cell Dev Biol.* – 2012a. – 23(7). – P. 722–728.

511. Zhang, W. Quantitative proteomic analysis provides novel insights into cold stress responses in petunia seedlings / W. Zhang, H. Zhang, L. Ning, B. Li, M. Bao // *Front Plant Sci.* – 2016. – Vol. 7. – Article. 136. Doi: 10.3389/fpls.2016.00136.

512. Zhang, X. Methyl jasmonate alters arginine catabolism and improves postharvest chilling tolerance in cherry tomato fruit / X. Zhang, J. Sheng, F. Li, D. Meng, L. Shen // *Postharvest Biol. Technol.* – 2012b. – Vol. 64. – P. 160–167.

513. Zhao, M.L. Induction of jasmonate signalling regulators MaMYC2s and their physical interactions with MaICE1 in methyl jasmonate-induced chilling tolerance in banana fruit / M.L. Zhao, J.N. Wang, W. Shan, W.J. Lu // *Plant, Cell Environ.* – 2013. – Vol. 36. – P. 30–51.

514. Zhou, J. Hydrogen peroxide is involved in the cold acclimation-induced chilling tolerance of tomato plants / J. Zhou, J. Wang, K. Shi, X.J. Xia, Y.H. Zhou, J.Q. Yu // *Plant Physiol. Biochem.* – 2012. – Vol. 60. – P. 141–149.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на рост пшеницы при температуре 4°C

Вариант	Экспозиция, сут				
	0	1	2	3	7
Длина корня, см					
4°C	9,36±0,10 _b	9,42±0,12 _b	9,49±0,14 _b	9,51±0,11 _b	9,61±0,13 _b
4°C+СК	9,34±0,07 _b	9,39±0,10 _b	9,45±0,10 _b	9,50±0,10 _b	9,61±0,09 _b *
4°C+МЖ	9,95±0,11_a	10,09±0,12_a	10,17±0,13_a	10,29±0,13_a*	10,45±0,10_a*
Высота побега, см					
4°C	17,50±0,11 _a	17,53±0,23 _a	18,09±0,11 _a *	18,37±0,12 _a *	19,17±0,14 _a *
4°C+СК	17,82±0,07 _a	18,07±0,09 _a *	18,28±0,10 _a *	18,69±0,13 _a *	19,16±0,10 _a *
4°C+МЖ	17,67±0,07 _a	17,68±0,11 _a	17,90±0,11 _a	18,22±0,12 _a *	18,80±0,12_b*

Примечание. Здесь и в приложениях 2–6 разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями в пределах каждой экспозиции при $p \leq 0,05$.

*Различия с исходным уровнем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на биомассу и оводненность пшеницы при температуре 4°C

Вариант	Экспозиция, ч				
	0	1	2	3	7
Сырая биомасса побега, мг					
4°C	140,6±3,3 _b	144,9±3,2 _a	145,9±3,0 _b	152,0±3,0 _b *	164,4±3,6 _a *
4°C+СК	143,6±2,7 _{ab}	149,3±2,5 _a	155,3±3,4_a*	160,5±3,5 _{ab} *	174,3±4,8 _a *
4°C+МЖ	149,6±2,5_a	152,9±4,4 _a	161,9±4,8_a*	164,3±4,9_a*	176,9±5,3 _a *
Сырая биомасса корня, мг					
4°C	51,7±2,0 _a	53,8±2,0 _a	55,3±2,0 _a	57,9±2,0 _a *	59,5±1,9 _b *
4°C+СК	52,9±1,8 _a	55,2±2,3 _a	58,8±2,0 _a *	60,3±2,1 _a *	64,2±2,3 _{ab} *
4°C+МЖ	52,7±1,5 _a	55,7±2,7 _a	58,1±4,4 _a	60,2±2,5 _a *	65,5±1,8_a*
Сухая биомасса побега, мг					
4°C	14,0±0,4 _a	15,0±0,4 _a	15,6±0,4 _a *	16,3±0,6 _b *	19,9±0,5 _a *
4°C+СК	14,6±0,4 _a	15,9±0,4 _a *	16,4±0,4 _a *	17,4±0,5 _{ab} *	21,4±0,1_b*
4°C+МЖ	14,7±0,3 _a	15,9±0,5 _a *	16,5±0,1 _a *	17,9±0,5_a*	21,6±0,5_b*
Сухая биомасса корня, мг					
4°C	4,9±0,3 _a	5,0±0,3 _a	5,2±0,2 _a	5,8±0,2 _a *	6,3±0,1 _b *
4°C+СК	4,8±0,2 _a	5,1±0,2 _a	5,5±0,3 _a	6,0±0,2 _{ab} *	6,6±0,3 _{ab} *
4°C+МЖ	4,9±0,2 _a	5,3±0,3 _a	5,8±0,4 _a	6,7±0,4_b*	7,2±0,4_a*
Оводненность побега, %					
4°C	89,6±0,1 _a	89,3±0,2 _a	89,2±0,1 _a *	88,6±0,1 _a *	87,4±0,1 _a *
4°C+СК	90,1±0,2 _a	89,1±0,1 _a *	88,5±0,1 _a *	88,2±0,1 _a *	87,2±0,2 _a *
4°C+МЖ	90,2±0,1 _a	88,8±0,1 _a *	88,8±0,1 _a *	89,1±0,3 _a *	87,8±0,2 _a *
Оводненность корня, %					
4°C	89,2±0,4 _a	90,7±0,2 _a *	90,4±0,4 _a *	89,8±0,7 _a	89,4±0,2 _a
4°C+СК	91,0±0,3 _a	90,5±0,2 _a	90,3±0,2 _a	89,7±0,3 _a *	89,7±0,2 _a *
4°C+МЖ	90,9±0,2 _a	90,1±0,2 _a	90,3±0,4 _a	89,5±0,2 _a *	88,9±0,3 _a *

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на рост огурца при температуре 12°C

Вариант	Экспозиция, сут			
	0	1	2	3
Длина корня, см				
12°C	8,98±0,08a	8,98±0,12b	8,92±0,13b	9,08±0,10b
12°C+СК	9,09±0,15a	9,12±0,10ab	9,13±0,13ab	9,23±0,09ab
12°C+МЖ	9,08±0,14a	9,30±0,11a	9,36±0,15a	9,60±0,11a*
Длина гипокотыля, см				
12°C	6,94±0,15a	7,06±0,15a	7,01±0,13a	7,07±0,13a
12°C+СК	7,05±0,18a	7,04±0,14a	7,09±0,15a	7,02±0,15a
12°C+МЖ	7,00±0,08a	6,95±0,07a	7,03±0,08a	7,09±0,07a
Ширина семядольного листа, см				
12°C	1,81±0,01b	1,79±0,02b	1,76±0,01b*	1,77±0,02b
12°C+СК	1,77±0,02b	1,82±0,02ab	1,81±0,02ab	1,82±0,02a
12°C+МЖ	1,87±0,02a	1,85±0,01a	1,86±0,01a	1,85±0,02a

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на биомассу и оводненность огурца при температуре 12°C

Вариант	Экспозиция, сут			
	0	1	2	3
Сырая биомасса семядольного листа, мг				
12°C	259,7±4,1a	251,7±6,9b	242,3±4,2b*	260,4±5,6b
12°C+СК	262,5±5,7a	255,9±6,2ab	256,5±6,9b	261,4±6,3b
12°C+МЖ	269,9±3,8a	276,9±6,9a	279,9±5,9a	296,2±7,3a*
Сырая биомасса гипокотилия, мг				
12°C	163,2±3,1a	167,4±6,4a	171,8±5,2a	168,2±6,0b
12°C+СК	162,3±3,9a	166,8±7,6a	168,6±6,0a	163,6±5,6b
12°C+МЖ	167,4±2,9a	173,9±4,0a	179,3±4,0a*	185,9±3,9a*
Сырая биомасса корня, мг				
12°C	94,9±1,6a	93,0±2,8a	92,1±3,6a	100,4±2,1b*
12°C+СК	98,5±3,1a	99,6±7,6a	101,6±7,0a	103,3±7,4ab
12°C+МЖ	96,2±3,4a	97,0±3,8a	99,5±3,2a	110,7±3,6a*
Сухая биомасса семядольного листа, мг				
12°C	16,9±0,2b	17,9±0,5a	18,3±0,4a*	19,4±0,7b*
12°C+СК	17,3±0,4ab	18,1±0,6a	18,7±0,8a	20,1±0,8ab*
12°C+МЖ	17,7±0,3a	18,1±0,5a	18,6±0,5a	21,1±0,6a*
Сухая биомасса гипокотилия, мг				
12°C	5,4±0,1a	5,7±0,2a	5,5±0,2a	6,0±0,3a*
12°C+СК	5,8±0,2a	6,0±0,5a	5,8±0,4a	6,3±0,3a
12°C+МЖ	5,4±0,2a	5,7±0,3a	6,0±0,3a	6,3±0,3a*
Сухая биомасса корня, мг				
12°C	5,7±0,2a	5,6±0,2a	5,9±0,3a	6,5±0,3a*
12°C+СК	5,8±0,2a	6,0±0,5a	6,2±0,5a	6,6±0,5a
12°C+МЖ	6,0±0,9a	5,9±0,3a	5,9±0,2a	6,5±0,4a
Оводненность семядольного листа, %				
12°C	93,6±0,07a	92,8±0,1b*	92,5±0,1b*	92,5±0,2b*
12°C+СК	93,3±0,07a	93,0±0,2ab	92,6±0,2ab*	93,0±0,1ab
12°C+МЖ	93,8±0,04a	93,9±0,08a	93,9±0,1a	94,1±0,06a*
Оводненность гипокотилия, %				
12°C	96,7±0,05a	96,1±0,1a*	96,1±0,1a*	96,0±0,1a*
12°C+СК	96,4±0,09a	96,0±0,1a	96,2±0,1a	95,9±0,2a*
12°C+МЖ	96,8±0,06a	96,7±0,09a	96,8±0,1a	96,0±0,9a
Оводненность корня, %				
12°C	94,2±0,2a	93,7±0,2b	93,8±0,2a	93,5±0,2a*
12°C+СК	94,0±0,2a	93,3±0,1b*	93,6±0,2a	93,3±0,2a*
12°C+МЖ	94,7±0,1a	94,7±0,1a	94,3±0,2a	93,9±0,3a*

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на рост огурца при температуре 4°C

Вариант	Экспозиция, сут			
	0	1	2	3
Длина корня, см				
4°C	8,98±0,08a	8,98±0,14a	8,91±0,11b	8,89±0,10a
4°C+СК	9,09±0,15a	9,16±0,16a	9,13±0,13ab	9,08±0,11a
4°C+МЖ	9,08±0,14a	9,22±0,15a	9,28±0,22a	9,20±0,27a
Длина гипокотыля, см				
4°C	6,94±0,15a	6,99±0,17a	7,03±0,14a	6,94±0,23a
4°C+СК	7,05±0,18a	6,96±0,21a	6,99±0,13a	7,02±0,20a
4°C+МЖ	7,00±0,08a	6,94±0,06a	6,95±0,09a	7,02±0,09a
Ширина семядольного листа, см				
4°C	1,81±0,01b	1,66±0,03a*	1,52±0,02a*	1,44±0,02a*
4°C+СК	1,77±0,02b	1,62±0,02a*	1,52±0,02a*	1,49±0,02a*
4°C+МЖ	1,87±0,02a	1,75±0,03a*	1,51±0,02a*	1,47±0,02a*

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) биомассу и оводненность огурца при температуре 4°С

Вариант	Экспозиция, сут			
	0	1	2	3
Сырая биомасса семядольного листа, мг				
4°С	259,7±4,1a	213,0±5,0b*	129,1±6,2b*	85,4±4,1b*
4°С+СК	262,5±5,7a	222,3±6,3ab*	146,5±9,9ab*	103,0±8,2a*
4°С+МЖ	269,9±3,8a	235,5 ±5,4a*	153,8±7,8a*	115,8±6,8a*
Сырая биомасса гипокотыля, мг				
4°С	163,2±3,1a	168,3±3,9a	166,5±8,3a	160,5±4,7a
4°С+СК	162,3±3,9a	169,4±8,1a	166,4±6,2a	163,4±6,0a
4°С+МЖ	167,4±2,9a	178,3±4,2a*	174,2±5,1a	167,3±4,6a
Сырая биомасса корня, мг				
4°С	94,9±1,6a	86,1±3,3b*	82,4±4,2a*	79,3±2,4a*
4°С+СК	98,5±3,1a	92,3±3,1ab	86,3±5,0a*	80,6±3,6a*
4°С+МЖ	96,2±3,4a	96,9±4,2a	87,0±4,1a	83,6±4,5a*
Сухая биомасса семядольного листа, мг				
4°С	16,9±0,2b	17,4±0,3b	17,6±0,7a	17,2±0,4a
4°С+СК	17,3±0,4ab	17,8±1,0ab	17,6±0,6a	17,2±0,5a
4°С+МЖ	17,7±0,3a	18,8±0,4a*	18,2±0,4a	18,0±0,5a
Сухая биомасса гипокотыля, мг				
4°С	5,4±0,1a	5,5±0,3a	5,5±0,3a	5,4±0,2a
4°С+СК	5,8±0,2a	5,7±0,2a	5,6±0,1a	5,5±0,2a
4°С+МЖ	5,4±0,2a	6,0±0,2a*	5,3±0,2a	5,7±0,2a
Сухая биомасса корня, мг				
4°С	5,7±0,2a	5,3±0,3a	5,2±0,2a	5,0±0,2a
4°С+СК	5,8±0,2a	5,7±0,3a	5,5±0,3a	5,5±0,3a
4°С+МЖ	6,0±0,9a	5,8±0,2a	5,3±0,2a	5,5±0,3a
Оводненность семядольного листа, %				
4°С	93,6±0,07a	91,9±0,4a*	83,7±1,4b*	77,2±1,3b*
4°С+СК	93,3±0,07a	91,5±0,4a*	87,2±1,0a*	81,6±1,6a*
4°С+МЖ	93,8±0,04a	92,0±0,2a*	89,3±0,5a*	82,4±0,7a*
Оводненность гипокотыля, %				
4°С	96,7±0,07a	96,6±0,07a	96,9±0,09a	96,1±0,2a*
4°С+СК	96,4±0,09a	96,4±0,1a	96,6±0,1a	96,4±0,1a
4°С+МЖ	96,8±0,06a	96,5±0,07a	96,8±0,08a	96,5±0,09a
Оводненность корня, %				
4°С	94,2±0,2a	94,3±0,6a	93,5±0,5b	93,1±0,2a*
4°С+СК	94,0±0,2a	93,5±0,3b	94,2±0,5ab	93,6±0,3a
4°С+МЖ	94,7±0,1a	94,1±0,2a	94,7±0,2a	93,9±0,2a*

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на некоторые физиолого-биохимические показатели растений пшеницы в оптимальных температурных условиях (22°C)

Показатель	Вариант		
	22°C	22°C+СК	22°C+МЖ
Устойчивость к промораживанию (ЛТ ₅₀), °C	-5,7±0,2b*	-6,2±0,2a*	-6,1±0,1a*
Длина корня, см	10,27±0,08a*	10,17±0,10a*	11,23±0,11b*
Высота побега, см	30,94±0,39a*	27,31±0,63b*	27,20±0,28b*
Длина 1-го листа, см	14,75±0,15c*	16,15±0,15a*	15,53±0,13b*
Площадь 1-го листа, см ²	3,87±0,01b*	4,13±0,01a*	4,08±0,004a*
Сырая биомасса побега, мг	259,7±6,2b*	277,2±6,7a*	279,7±8,8a*
Сырая биомасса корня, мг	81,0±2,9b*	87,2±3,6ab*	89,8±2,8a*
Сухая биомасса побега, мг	26,7±9,1a*	28,7±0,7b*	27,7±0,1ab*
Сухая биомасса корня, мг	7,9±0,3b*	7,8±0,4b*	8,8±0,5a*
Оводненность побега, %	90,1±0,2a*	89,4±0,2a*	90,4±0,3a
Оводненность корня, %	91,3±0,3a*	91,0±0,4a	91,7±0,4a
Содержание Н ₂ O ₂ , мкмоль/г сырого веса	44,2±2,5a*	49,9±2,5a*	33,3±2,8b*
Содержание МДА, мкмоль/г сырого веса	11,9±0,4a	10,6±0,5b*	10,5±0,3b*
Активность СОД, усл. ед./мг белка	3,0±0,1b*	3,5±0,1a*	3,5±0,2a*
Активность КАТ, мкмоль Н ₂ O ₂ /мг белка мин	127,1±4,3c*	164,8±7,6a*	143,5±6,0b
Активность ГВПО, мкмоль тетрагваякола/мг белка мин	1,9±0,1c*	2,4±0,2b*	2,8±0,2a*
Содержание пролина, мкмоль/г сырого веса	8,6±0,2b*	10,9±0,4a*	10,6±0,8a

Примечание. Здесь и в приложении 8 экспозиция – 7 сут. Разными латинскими буквами отмечены статистически значимые различия между средними значениями в пределах каждого показателя при $p \leq 0,05$. *Различия с исходным уровнем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Влияние СК (100 мкМ) и МЖ (1 мкМ) на некоторые физиолого-биохимические показатели растений огурца в оптимальных температурных условиях (22°C)

Показатель	Вариант		
	22°C	22°C+СК	22°C+МЖ
Выход электролитов, % от полного выхода	16,0±0,5a	12,3±0,3b*	11,8±0,5b*
Длина семядольного листа, см	3,80±0,03b*	3,92±0,03a*	3,93±0,04a*
Ширина семядольного листа, см	1,99±0,02a*	2,02±0,02a*	1,99±0,02a*
Площадь семядольного листа, см ²	5,21±0,08b*	5,50±0,08a*	5,52±0,09a*
Длина гипокотыля, см	8,23±0,10a*	8,18±0,09a*	8,21±0,14a*
Длина корня, см	10,26±0,17c*	10,86±0,12b*	11,15±0,15a*
Сырая биомасса семядольного листа, мг	353,8±11,8b*	362,0±7,9a*	386,6±9,9a*
Сырая биомасса гипокотыля, мг	207,6±6,1b*	201,1±5,3b*	227,7±6,9a*
Сырая биомасса корня, мг	124,4±5,8b*	134,1±7,4b*	138,9±5,4a*
Сухая биомасса семядольного листа, мг	25,1±1,0a*	24,1±0,9a*	26,8±1,1a*
Сухая биомасса гипокотыля, мг	7,2±0,3a*	7,3±0,8a*	7,2±0,5a*
Сухая биомасса корня, мг	7,7±0,5a*	7,4±0,3a*	8,4±0,5a*
Оводненность семядольного листа, %	93,8±0,2a	93,9±0,2a	94,0±0,2a
Оводненность гипокотыля, %	96,9±0,2a	97,0±0,1a*	97,2±0,2a
Оводненность корня, %	94,1±0,4a	94,9±0,4a*	94,2±0,4a
Содержание Н ₂ О ₂ , мкмоль/г сырого веса	23,7±2,6a	29,5±2,5a*	21,9±3,5a
Содержание МДА, мкмоль/г сырого веса	5,2±0,3a	5,2±0,3a	4,8±0,1a
Активность СОД, усл. ед./мг белка	1,7±0,1b	2,0±0,1a	2,0±0,1a
Активность КАТ, мкмоль Н ₂ О ₂ /мг белка мин	175,2±4,1b*	194,5±6,5a*	198,5±7,6a*
Активность ГВПО, мкмоль тетрагваякола/мг белка мин	0,7±0,1c*	1,2±0,2a*	1,0±0,1b*
Содержание пролина, мкмоль/г сырого веса	7,0±0,4b*	8,6±0,6a	7,6±0,4b