

УДК 581.1

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ПРИ СОЛЕВОМ СТРЕССЕ

© 2017 г. Ю. Е. Колупаев^{1,2}, Ю. В. Карпец¹, Т. О. Ястреб¹

¹ Харьковський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харьков, Україна)

² Харьковський національний університет ім. В.Н. Каразіна
(Харьков, Україна)

Обсуждена роль антиоксидантной системы в адаптации растений к солевому стрессу. Рассмотрены причины возникновения вторичного окислительного стресса при действии засоления на растения. Проанализирован вклад различных ферментативных и неэнзиматических антиоксидантов в защиту растений от негативных последствий солевого стресса. Значительное внимание уделено пролину как полифункциональному защитному соединению, выполняющему одновременно осмопротекторные и антиоксидантные функции. Обсуждены возможные механизмы функционального взаимодействия составляющих протекторных систем растений. Приведены сведения о роли фитогормонов и компонентов клеточного сигналинга в индуцировании антиоксидантной системы.

Ключевые слова: *солевой стресс, активные формы кислорода, вторичный окислительный стресс, антиоксидантные ферменты, осмолиты, индуцирование солеустойчивости*

Засоление почв является одним из факторов окружающей среды, лимитирующих рост и продуктивность растений. По различным оценкам от 15 до 23% общей площади земной суши, включая территории, используемые сельским хозяйством, покрыто засоленными почвами (Розенцвиг и др., 2017). В Украине площадь засоленных почв составляет 1,92 млн га, из них 1,71 млн га находится в сельскохозяйственном использовании. Еще 2,8 млн га являются солонцовыми (Балюк та ін., 2012).

В мире почти 69% выращиваемых растений пшеницы оказываются под негативным влиянием засоления почв (Isaenkov, 2012). Среди возделываемых культур нет галофитов, т.е. растений, которые лучше растут при засолении, чем в его отсутствие (Веселов, 2007). Увеличение площади засоленных территорий, которое связывают с глобальными изменениями климата, распространением орошения и ростом народонаселения, создает угрозу для здоровья людей, национальных экономик и экосистем

(Munns, Tester, 2008; Flowers et al., 2010). В связи с этим познание механизмов солеустойчивости растений является актуальной научной проблемой. Углубление знаний в этой области создает предпосылки для разработки приемов повышения солеустойчивости растений путем селекции, трансгенеза и использования физиологически активных веществ.

Существует общее представление о негативном влиянии солей на растения, согласно которому Na^+ является основным токсичным ионом для большинства наземных растений (Flowers, Colmer, 2008). Некоторые виды растений также чувствительны к Cl^- (Веселов и др., 2007) – наиболее распространенному аниону засоленных почв. Высокие концентрации Na^+ и/или Cl^- в почве вызывают у растений осмотический стресс, обусловленный резким падением водного потенциала в корнеобитаемой среде, а избыточное поступление их в клетки нарушает ионный баланс и, как следствие, многие физиологические и биохимические процессы (Веселов и др., 2007; Розенцвиг и др., 2017).

Эффект осмотического стресса у растений в ответ на повышение концентрации солей в почвенном растворе проявляется достаточно быстро и приводит к снижению устьичной про-

Адрес для корреспонденции: Колупаев Юрий Евгеньевич, Харьковський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, п/о Докучаєвське-2, Харьков, 62483, Україна;
e-mail: plant_biology@ukr.net

водимости, ограничению поступления воды и CO_2 , ингибированию роста (Munns, 2002). Вторая фаза негативного влияния солей обусловлена накоплением солей в клетках растений и их токсическим действием (Розенцвейт и др., 2017). Важной составляющей негативных вторичных эффектов солевого стресса является усиление образования активных форм кислорода (АФК) у растений и связанные с ним повреждения биомолекул (эффекты вторичного окислительного стресса).

В зарубежной и отечественной литературе достаточно регулярно появляются обзоры, посвященные анализу накапливающихся данных о механизмах солеустойчивости растений (Parda, Das, 2005), в частности, об особенностях галофитов (Розенцвейт и др., 2017), экофизиологических вариациях культурных гликофитов (Isaenkov, 2012), о поддержании ионного гомеостаза при засолении у растений разных экологических групп (Blumwald et al., 2000; Hasegawa et al., 2000; Веселов и др., 2007). Считается, что биохимические стратегии адаптации растений к солевому стрессу включают в себя избирательное накопление или исключение ионов; контроль поглощения ионов корнями и их транспорта в листья; компартментацию ионов в клетках; синтез совместимых осмолитов; изменение фотосинтетического пути; изменение структуры мембран; индукцию антиоксидантной системы (Parda, Das, 2005).

В настоящее время не вызывает сомнений большое значение антиоксидантной системы в солеустойчивости растений (Parda, Das, 2005; Радюкина и др., 2007). В последние годы накапливаются сведения об антиоксидантных свойствах известных осмопротекторов, в частности, пролина (Liang et al., 2013) и полиолов (Parda, Das, 2005), что позволяет предполагать их полифункциональность при солевом стрессе.

Во многих работах, выполненных на контрастных по устойчивости сортах культурных растений, показана корреляция между активностью антиоксидантных ферментов и резистентностью к действию засоления (Dionisio-Sese, Tobita, 1998; Vljayalakshmi et al., 2016; Yasar et al., 2016), хотя она не является однозначной. Такая неоднозначность, вероятно, обусловлена сложностью и взаимозависимостью различных механизмов солеустойчивости, функциональным взаимодействием ферментативных, низкомолекулярных, а также «неспециализированных» антиоксидантов (АО), для которых антиоксидантные функции не являются основными

(Колупаев и др., 2011). Следует отметить, что на вопросе о функциональном взаимодействии классических антиоксидантов и осмопротекторов внимание исследователей фокусируется лишь с недавних пор (Радюкина и др., 2012; Колупаев, 2016). Совсем недавно появились сведения о связи между функционированием систем ионного гомеостатирования и антиоксидантной защиты (Zhao et al., 2017). Также требуют систематизации данные об индуцировании протекторных систем растений действием сигнальных посредников и фитогормонов на фоне солевого стресса. Этот круг вопросов и освещается в настоящем обзоре.

Гликофиты и галофиты

Как известно, в зависимости от солеустойчивости, растения разделяют на гликофиты и галофиты. Галофиты представляют собой эколого-физиологическую группу растений с высоким потенциалом биологической устойчивости к засолению. Среди них выделяют так называемые обязательные (строгие) галофиты и факультативные (Parda, Das, 2005). Первые характеризуются низким таксономическим разнообразием и для интенсивного роста нуждаются в значительных (сопоставимых с содержанием в морской воде) количествах соли в среде. Для вторых характерны более широкие границы среды обитания и пластичность в приспособлении к солевым и несолевым условиям.

В ходе эволюции у строгих галофитов сформировались специальные конститутивные механизмы устойчивости, среди которых особо важное значение имеют избирательное накопление/исключение ионов; предотвращение накопления Na^+ и Cl^- в цитоплазме путем их вакуолярной компартментации; синтез и накопление совместимых осмолитов в цитозоле; изменение фотосинтетического пути (Розенцвейт и др., 2017). Указанные стратегии адаптации могут быть характерны для факультативных галофитов и отчасти для гликофитов (Hasegawa et al., 2000).

В целом, однако, не отличающиеся высокой солеустойчивостью гликофиты приспосабливаются к солевому стрессу в основном за счет индуцированных механизмов устойчивости, среди которых ключевую роль играют накопление осмолитов и активация антиоксидантной системы. В связи с тем, что многие осмолиты (пролин, полиолы, сахара, флавоноиды) проявляют антиоксидантные свойства и находятся в функциональном взаимодействии с ферментативными антиоксидантами (Колупаев и др., 2014; Колупаев, 2016), процессы актива-

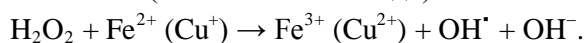
ции осмопротекторной и антиоксидантной систем следует рассматривать как комплекс взаимосвязанных явлений адаптации гликофитов к солевому стрессу. Естественно, что указанные механизмы имеют значение и для адаптации галофитов (Розенцвиг и др., 2017).

Окислительный стресс при действии на растения засоления

По современным представлениям окислительный стресс – это дисбаланс между окислителями и антиоксидантами, ведущий к нарушению редокс-сигналинга и редокс-контроля клеточных процессов и (или) повреждению биомакромолекул (Черенкевич и др., 2013; Прадедова и др., 2017). Под влиянием засоления происходит связанное с падением устьичной проводимости ингибирование фотосинтеза, снижение активности фотосистемы II. При этом нарушается функционирование электрон-транспортной цепи в хлоропластах, что вызывает усиление образования АФК, таких как синглетный кислород, супероксидный анион-радикал, пероксид водорода и др. (Kumar et al., 2017). Их количество может превышать антиоксидантную «емкость» хлоропластов и приводить к активации пероксидного окисления липидов (Qureshi et al., 2013; Khare et al., 2015). Также считается, что причиной усиления образования АФК в клетках при солевом стрессе может быть непосредственный дефицит воды, нарушающий гидратацию и функционирование биомакромолекул (Parda, Das, 2005).

Ионно-осмотический дисбаланс также вызывает нарушения в дыхательной электрон-транспортной цепи и соответственно приводит к усилению продукции АФК в митохондриях (Hernandez et al., 2001). И хотя интенсивность образования АФК в митохондриях считается меньшей, чем в хлоропластах, в незеленых органах, например, в корнях, митохондрии действуют как основной источник АФК (Rhoads et al., 2006).

Также известно, что при засолении изменения рН цитоплазмы активируют одну из самых опасных реакций неферментативного образования АФК – реакцию Фентона (Matysik et al., 2002). Она происходит с участием пероксида водорода и металлов с переменной степенью окисления (ионов железа и меди):



В образование АФК у растений при солевом стрессе вносит вклад и НАДФН-оксидаза плазматической мембраны. Показано, что индуцируемое солевым стрессом образование АФК у растений арабидопсиса происходит с

участием этого фермента и подавляется его ингибитором дифенилениодонием (Leshem et al., 2007). Повышение активности НАДФН-оксидазы при солевом стрессе зарегистрировано и у растений *Brassica jincea*, в то же время у галофита *Sesuvium portulacastrum* такого эффекта при засолении не наблюдалось (Srivastava et al., 2015). У солеустойчивых форм риса в ответ на засоление отмечалось усиление генерации супероксидного анион-радикала, в то время как у солеустойчивого генотипа происходило накопление продукта пероксидного окисления липидов малонового диальдегида (Vighi et al., 2017). Приведенные примеры свидетельствуют о том, что в одних случаях усиление образования АФК при солевом стрессе выступает в роли сигнала, активирующего протекторные системы, в т.ч. антиоксидантную, в других – вызывает окислительные повреждения.

Роль основных компонентов антиоксидантной системы в солеустойчивости растений

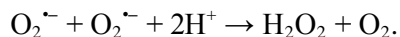
В настоящее время антиоксидантами принято считать любые вещества, которые задерживают, предотвращают или удаляют окислительные повреждения молекул-мишеней (Черенкевич и др., 2013). Универсальной и общепринятой классификации АО до сих пор не существует. Согласно классификации, базирующейся одновременно на механизме действия и молекулярной массе, выделяют следующие группы АО: 1) ферменты, обезвреживающие АФК (супероксиддисмутаза – СОД; каталаза, различные пероксидазы); 2) ферменты детоксикации липидов (глутатион-S-трансфераза, фосфолипид-гидропероксид глутатионпероксидаза и др.); 3) низкомолекулярные антиоксиданты – глутатион, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, токоферолы; 4) регенераторы активных форм антиоксидантов (монодегидроаскорбатредуктаза, дегидроаскорбатредуктаза, глутатионредуктаза) (Blokchina et al., 2003). Все они в той или иной степени могут быть задействованы в антиоксидантной защите клеток растений при действии засоления (Parda, Das, 2005).

Антиоксидантные ферменты. Супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.11) является ключевым ферментом антиоксидантной защиты и выполняет роль первичного рубежа против АФК (Alscher et al., 2002). Такую функцию СОД связывают с тем, что, элиминируя супероксидные радикалы, этот фермент опосредованно уменьшает вероятность образования гид-

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

роксильных радикалов, синглетного кислорода, пероксинитрита и других АФК, которые в силу высокой реакционной способности не могут быть удалены белковыми катализаторами (Бараненко, 2006).

СОД катализирует реакцию диспропорционирования супероксидных анион-радикалов до молекулярного кислорода и пероксида водорода по уравнению:



СОД представлена значительным количеством молекулярных форм. В их активных центрах могут быть такие металлы, как Cu, Zn, Mn, Fe.

Cu/Zn-СОД (M_r 30-33 кДа) является наиболее распространенной формой СОД в клетках растений. Она локализована в разных компартментах – в хлоропластах (Hernandez et al., 1999), митохондриях (Kuzniak, Sklodowska, 2004), пероксисомах (Alscher et al., 2002) и, вероятно, в апопласте (Ogawa et al., 1997). Значительное количество Cu/Zn-СОД выявлено в цитозоле. Цитозольная форма фермента обнаружена на тонопласте или возле него, а также в самом ядре (Ogawa et al., 1996).

Mn-СОД (M_r 75-94 кДа) содержится в матриксе митохондрий (Kuzniak, Sklodowska, 2004) и пероксисомах (Palma et al., 1998). Отмечена значительная гомология аминокислотных последовательностей фермента в митохондриях с таковой в пероксисомах (Del Rio et al., 2003).

Fe-СОД (M_r 36-48 кДа) локализована в клетках растений преимущественно в хлоропластах как в строме, так и на мембранах тилакоидов (Alscher et al., 2002; Бараненко, 2006).

Как уже отмечалось, при солевом стрессе значительно усиливается образование супероксидных радикалов в различных компартментах растительной клетки. Супероксидный анион-радикал является главным первичным продуктом восстановления молекулярного кислорода в хлоропластах при функционировании фотосистемы I. При ограничении фиксации CO_2 в условиях действия засоления пул НАДФН расходуется слабо, вследствие этого происходит «утечка» электрона от ферредоксина к молекулярному кислороду с образованием супероксидного анион-радикала (Foyer, Shigeoka, 2011). Также при солевом стрессе происходит значительное усиление образования супероксидных анион-радикалов в апопласте, преимущественно за счет активации НАДФН-оксидазы (Leshem et al., 2007). Предполагается

способность супероксидного радикала в протонированной форме проникать через мембраны в цитозоль (Sagi, Fluhr, 2006). Кроме того, благодаря наличию СОД в хлоропластах, апопласте и других органеллах, генерирующих супероксидный радикал, часть его пула сразу превращается в пероксид водорода, который может выполнять сигнальные функции (Kolupaev, Karpets, 2013). В связи с этим СОД следует рассматривать как важный компонент не только антиоксидантной защиты, но и клеточного сигналинга, в том числе при солевом стрессе.

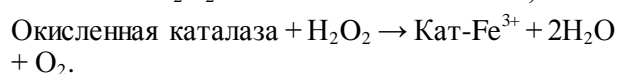
Между активностью СОД и солеустойчивостью гликофитов в различных условиях проявлялись преимущественно положительные связи, хотя в некоторых работах отмечается их отсутствие (Kumar et al., 2017). У солетолерантного сорта сафлора активность СОД при солевом стрессе была выше, чем у чувствительного (Vijayalakshmi et al., 2016). Такую же зависимость между активностью СОД и солеустойчивостью выявили у различных генотипов гороха (Yasar et al., 2016). Значительное повышение активности СОД при действии засоления установлено у солеустойчивых сортов томата (Koleska et al., 2017). Между солеустойчивыми и чувствительными сортами риса обнаружены существенные различия по изменению экспрессии генов различных форм СОД при солевом стрессе (Vighi et al., 2017). Более характерным для устойчивого генотипа было повышение экспрессии генов нескольких изоформ Cu/Zn-СОД, в то время как у чувствительного сорта усиливалась экспрессия генов отдельных форм Fe- и Mn-СОД.

Считается, что галофиты отличаются более выраженной по сравнению с гликофитами способностью использовать СОД для защиты от вызванного засолением клеточного повреждения (Ozgu et al., 2013). Для многих галофитов показан увеличенный уровень транскриптов генов Fe-СОД и Mn-СОД (Jithesh et al., 2006; Lazaro et al., 2013). Генетическая трансформация растений, приводящая к усилению экспрессии генов СОД, обуславливала повышение солеустойчивости растений. Такие эффекты получены при трансформации табака геном Cu/Zn-СОД из *Kandelia candel* (Jing et al., 2015). Повышение солеустойчивости наблюдалось и при переносе в растения *Prunus domestica* гена Cu/Zn-СОД из *Spinacia oleracea* (Diaz-Vivancos et al., 2013). Трансформация растений риса геном Mn-СОД из *Saccharomyces cerevisiae* также вызывала повышение их солеустойчивости (Wang et al., 2005). Показана

также значительная роль цитозольной Cu/Zn-СОД в адаптации растений к засолению (Takemura et al., 2002).

Каталаза (КФ 1.11.1.6) представляет собой гемосодержащий фермент с M_r около 250 кДа, катализирующий разложение H_2O_2 на воду и молекулярный кислород. Каталаза локализована преимущественно в пероксисомах и глиоксисомах, ее специфическая форма выявлена также в митохондриях (Willekens et al., 1997; Guan, Scandalios, 2000).

Разложение пероксида водорода каталазой осуществляется в две стадии (Wendel, 1988):



В растениях присутствуют различные изоформы фермента, кодируемые генным семейством (Yang, Poovaiah, 2002).

В ответ на солевой стресс повышение активности каталазы зарегистрировано у растений с различной базовой солеустойчивостью: *Oriza sativa* (Rahman, 2016; Vighi et al., 2017), *Brassica jincea*, *Sesuvium portulacastrum* (Srivastava et al., 2015), *Hyssopus officinalis* (Jahantigh et al., 2016). У растений фасоли показано повышение активности каталазы в листьях, более существенное у солеустойчивого сорта (Tanbi et al., 2016). В то же время в ряде работ зарегистрировано снижение активности каталазы у гликофитов при солевом стрессе. Так, в корнях лука при действии солевого стресса отмечалось значительное падение активности фермента (Singh, Roy, 2016). У растений арабидопсиса дикого типа при умеренном солевом стрессе активность каталазы не изменялась, в то время как у менее солеустойчивых мутантов *jin1* (дефектных по жасмонатному сигналингу) активность фермента снижалась (Ястреб и др., 2015).

Роль каталазы в предотвращении развития окислительного стресса при засолении среды показана и методами трансформации. Так, каталаза-дефицитный (антисмысловой) табак имел повышенную чувствительность к засолению (Willekens et al., 1997).

Аскорбатпероксидаза (КФ 1.11.1.7) обезвреживает H_2O_2 с участием аскорбиновой кислоты. Она является гемосодержащим ферментом (Noctor et al., 2014). В результате реакции образуется монодегидроаскорбат-радикал (МДГ Аск), который восстанавливается стро-

мальной монодегидроаскорбатредуктазой (КФ 1.6.5.4):

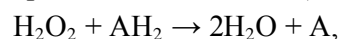


Аскорбатпероксидаза локализована преимущественно в хлоропластах, однако обнаружена также в цитоплазме, митохондриях, пероксисомах и апопласте (Foyer, Noctor, 2009).

Аскорбатпероксидаза принимает участие в антиоксидантной защите растений в условиях солевого стресса, однако характер изменения активности фермента зависит от видовых особенностей. Так, у галофита *Sosuvium portulacastrum* активность аскорбатпероксидазы в листьях в ответ на засоление транзиторно повышалась, в то время как у гликофита *Brassica jincea* она не изменялась (Srivastava et al., 2015). В корнях кукурузы в ответ на солевой стресс зарегистрировано повышение активности аскорбатпероксидазы (AbdElgawad et al., 2016). Активность фермента у растений фасоли при действии засоления повышалась пропорционально силе стресса, причем в одинаковой степени у устойчивого и неустойчивого сортов (Tanbi et al., 2016). В то же время у сортов сафлора обнаружена положительная связь между солеустойчивостью и активностью аскорбатпероксидазы (Vijayalakshmi et al., 2016). Такая же закономерность показана и для сортов гороха (Yasar et al., 2016). У растений томата связь между активностью фермента с солеустойчивостью неоднозначная: одни авторы показывают ее наличие (Gharsallah et al., 2016), согласно данным других – четкой связи между солеустойчивостью сортов и активностью аскорбатпероксидазы, как и содержанием аскорбиновой кислоты, не наблюдается (Koleska et al., 2017).

Пероксидазы класса III, или так называемые «классические» (неспецифические), относятся к мультифункциональным ферментам (Tognolli et al., 2003). Они являются гемосодержащими гликопротеинами. Пероксидазы класса III кодируются большим количеством генов, которое составляет как минимум 73 у *Arabidopsis thaliana* и 138 генов у *Oriza sativa* (Tognolli et al., 2003).

Они обезвреживают пероксид водорода, используя для этого различные восстановители (чаще фенольные соединения):



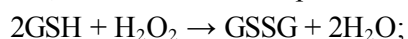
где АН_2 и А – восстановленная и окисленная формы фенольных соединений.

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

Наряду с антиоксидантной функцией, пероксидазная система участвует в обеспечении протекания многих других реакций, в которых пероксид водорода используется как окислитель. Пероксидазы также могут проявлять оксидазную активность с передачей электронов от восстановителей (например, НАДН) на молекулярный кислород. При таком действии пероксидазы образуются супероксид и пероксид водорода. Считается, что большее количество супероксида и, как следствие, H_2O_2 , может генерировать пероксидаза клеточных стенок (Bestwick et al., 1997). В то же время для растворимых пероксидаз класса III более характерны антиоксидантные функции (Ivanov et al., 2001). Такие формы пероксидазы локализуются преимущественно в цитоплазме и вакуолях.

Как полифункциональный фермент, неспецифические пероксидазы задействованы и в адаптации растений к засолению. Установлено повышение их активности в корнях лука при краткосрочном воздействии солевого стресса (Singh, Roy, 2016). Показана более высокая активность неспецифической пероксидазы у солетолерантного сафлора при засолении по сравнению с неустойчивым (Vijayalakshmi et al., 2016). С другой стороны, у растений кукурузы при действии засоления существенных изменений активности пероксидазы выявить не удалось (Ahanger et al., 2017).

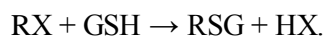
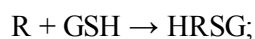
Ферменты метаболизма глутатиона. Глутатионпероксидазы (К.Ф. 1.11.1.9) представляют собой семейство ключевых ферментов, участвующих в обезвреживании как пероксида водорода, так и липидных пероксидов:



Ранее эти ферменты считались характерными для клеток животных. Только в 90-е годы минувшего столетия были получены первые указания на существование этого фермента у высших растений (Eshdat et al., 1997). Затем гены, гомологичные фосфолипид-гидропероксидным глутатионпероксидазам животных, были клонированы из различных источников, в том числе из арабидопсиса, табака, рапса, риса, гороха (Dixon et al., 1998). Глутатионпероксидазы животных содержат Se-цистеин (Путилина и др., 2008). В глутатионпероксидазах растений чаще присутствует обычный цистеин и они являются негемовыми тиольными пероксидазами (Dixon et al., 1998; Noctor et al., 2014). Установлено, что глутатионпероксидазы беспозвоночных и растений (цистеин-глутатионпероксидазы) используют в

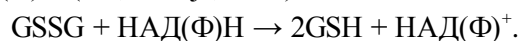
качестве восстановителя не только и не столько глутатион (GSH), сколько тиоредоксина (Brigelius-Flohe, Maiorino, 2013). Имеются сведения о наличии глутатионпероксидазы в хлоропластах, митохондриях, пероксисомах и клеточных стенках (Zelinova et al., 2013).

Глутатион-S-трансфераза (КФ 2.5.1.18) также выполняет антиоксидантные функции, обезвреживая гидрофобные продукты ПОЛ путем их восстановления, присоединения молекулы восстановленного глутатиона или нуклеофильного замещения гидрофобных групп:



Глутатион-S-трансфераза сосредоточена в хлоропластах, митохондриях и пероксисомах (Creissen et al., 1994; Marrs, 1996). Глутатион-S-трансферазная активность также выявлена в вакуолях (Прадедова и др., 2010).

Глутатионредуктаза (К.Ф. 1.6.4.2) – флавопротеиновая оксидоредуктаза, характерная как для прокариот, так и для эукариот (Romero-Puertas et al., 2006). Этот фермент является ключевым компонентом аскорбат-глутатионного цикла и обеспечивает поддержание пула восстановленного глутатиона за счет использования в качестве восстановителя НАД(Ф)Н (Gill, Tuteja, 2010):



Глутатионредуктаза локализована преимущественно в хлоропластах, хотя выявлена также в пероксисомах, митохондриях и цитозоле (Колупаев, 2016).

Имеются сведения об участии ферментов глутатионного метаболизма в адаптации растений к засолению. Так, у растений кукурузы в ответ на умеренный солевой стресс зарегистрировано повышение в корнях активностей глутатионредуктазы и глутатион S-трансферазы (AbdElgawad et al., 2016). У солеустойчивого сорта риса при действии NaCl происходило повышение экспрессии гена глутатионредуктазы (Vighi et al., 2017). Для солеустойчивых сортов томата в условиях засоления были характерны повышенные активности глутатионпероксидазы, глутатион-S-трансферазы, а также содержание GSH (Waskiewich et al., 2014; Stofa et al., 2016). Сверхэкспрессия гена глутатионпероксидазы пшеницы в растениях арабидопсиса сопровождалась повышением их солеустойчивости (Bela et al., 2015).

У растений арабидопсиса, экспрессирующих ген глутатион-S-трансферазы, перене-

сенный из *Suaeda salta*, также значительно повышалась солеустойчивость (Ци и др., 2010). Трансформация вызывала повышение активности не только самой глутатион-S-трансферазы, но и глутатионпероксидазы, а также увеличение общего пула глутатиона.

Влияние глутатионового метаболизма на другие компоненты антиоксидантной системы показано и у трансгенных растений риса, коэкспрессирующих гены глутатион-S-трансферазы и одной из форм каталазы (Чжао и др., 2010). Эти растения отличались повышенной активностью не только глутатион-S-трансферазы и каталазы, но и СОД. Особенно заметными эти отличия были на фоне солевого стресса. В то же время активность аскорбатпероксидазы при солевом стрессе у трансформантов была ниже, чем у обычных растений (Чжао и др., 2010).

Низкомолекулярные антиоксиданты. Аскорбат является мощным антиоксидантом, что связано с функционированием одноэлектронных циклических переходов между гидро- и дегидроаскорбатными формами. Восстановленная форма аскорбата способна непосредственно взаимодействовать с АФК, а также участвовать в восстановлении других низкомолекулярных антиоксидантов (α -токоферола, глутатиона) в ферментативных и неферментативных реакциях (Gill, Tuteja, 2010). У растений аскорбат является самым распространенным низкомолекулярным антиоксидантом. Он локализован в цитоплазме, хлоропластах, митохондриях, пероксисомах и апопласте (Asada, 1999).

Информация о специфической роли аскорбата в защите растений от солевого стресса в литературе пока отсутствует. Однако, как отмечалось выше, аскорбатпероксидаза, использующая аскорбат в качестве восстановителя пероксида водорода, играет важную роль в адаптации растений к солевому стрессу (Srivastava et al., 2015).

Показано повышение солеустойчивости каллусов риса под влиянием экзогенной аскорбиновой кислоты (Alhasawi et al., 2016). При этом повышалась активность аскорбатпероксидазы, неспецифической пероксидазы и каталазы, а также происходило дополнительное увеличение содержания пролина. Под влиянием экзогенной аскорбиновой кислоты в условиях солевого стресса повышалось и накопление сырой и сухой биомассы проростков риса (Rady, Hemida, 2016). Такая обработка способствовала увеличению содержания пролина, восстановленного глутатиона и сахаров, а также активно-

сти СОД и гваяколпероксидазы в стрессовых условиях. В то же время обработка аскорбатом вызывала снижение активности каталазы (Rady, Hemida, 2016). Возможно, этот эффект связан с компенсаторным действием других компонентов антиоксидантной защиты, в частности, с повышением активности других антиоксидантных ферментов и низкомолекулярных антиоксидантов.

Глутатион – трипептид (L- γ -глутамил-L-цистеинилглицин, M_r 307 Да), который при физиологических значениях pH имеет две отрицательно заряженные карбоксильные группы и положительно заряженную аминогруппу. Защитное действие глутатиона сопровождается окислением его сульфгидрильной группы и превращением в дисульфид глутатиона (GSSG). Следует отметить, что другой, не менее важной, чем антиоксидантная, функцией глутатиона является его участие в редокс-регуляции клеточных процессов (Прадедова и др., 2017).

Считается, что детоксикация H_2O_2 с участием глутатиона может проходить двумя путями. Первый состоит в восстановлении H_2O_2 глутатионом в реакции, катализируемой глутатионпероксидазой. Второй путь восстановления пероксида водорода связан с окислением аскорбиновой кислоты до дегидроаскорбата под действием аскорбатпероксидазы. Образовавшийся дегидроаскорбат может восстанавливаться до аскорбиновой кислоты за счет ферментативного и неферментативного окисления глутатиона (Foyer, Noctor, 2009).

Хлоропласты рассматриваются как основные органеллы не только синтеза но и локализации глутатиона в растительных клетках. В то же время этот трипептид может быть также локализован и синтезирован в цитоплазме (Szalai et al., 2009). Глутатион в довольно высоких концентрациях найден и в митохондриях (Zechmann et al., 2008), хотя возможность его синтеза в этих органеллах пока не доказана (Foyer, Noctor, 2009). Кроме того, наличие глутатиона и ферментов его превращения показано в пероксисомах (Del Rio et al., 2002).

Как и для аскорбата, для глутатиона не установлена какая-либо специфическая роль в защите растений от эффектов солевого стресса. Однако его прямая и косвенная роль в поддержании редокс-гомеостаза в клетках в стрессовых условиях сомнений не вызывает. Экзогенный восстановленный глутатион (GSH) в концентрации 0,5 мМ не уступал пролину по силе положительного влияния на солеустойчивость проростков кукурузы (Rady, Hemida, 2016). Под

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

его влиянием на фоне солевого стресса снижался выход электролитов из тканей, повышалась сырая и сухая масса растений, увеличивалось количество эндогенных пролина и аскорбиновой кислоты, повышалась активность СОД и гваяколпероксидазы (Rady, Hemida., 2016). По мнению некоторых авторов, положительное влияние экзогенного GSH связано не только с его антиоксидантными, но и сигнальными функциями (Stolfa et al., 2016).

Флавоноиды являются полифенольными соединениями растительного происхождения. Фенольный каркас флавоноидов состоит из 15 атомов углерода, образующих два ароматических кольца (А и В), соединенных через три углеродных атома. Обычно общую формулу флавоноидов представляют как $C_6-C_3-C_6$ (Тараховский и др., 2013). Флавоноиды – продукты реакций на пересечении фенилпропаноидного и ацетатно-малонатного метаболических путей (Олениченко и др., 2008). Одним из основных компартментов их синтеза являются хлоропласты. Огромное разнообразие флавоноидов достигается с помощью согласованного эффекта свыше 20 ферментов, которые, действуя поочередно, сначала синтезируют халконы, а затем дают начало различным классам и различным представителям внутри каждого класса. Схемы их синтеза хорошо описаны в обзоре Winkel (2008).

Все флавоноиды в той или иной степени участвуют в антиоксидантной защите клеток (Колупаев, Ястреб, 2015). В соответствии с общепринятой точкой зрения антиоксидантные свойства флавоноидов объясняются их способностью служить ловушками для свободных радикалов, а также хелатировать ионы металлов, участвующих в радикальных процессах (Es-Safi et al., 2007).

Полифенольные соединения способны взаимодействовать с гидроксильным ($LO\cdot$)- и пероксильным ($LOO\cdot$)-радикалами липидов благодаря их способности отдавать электрон (или атом водорода). В результате образуются радикалы фенолов – феноксилы, которые не участвуют в распространении окислительного процесса. В сравнительных экспериментах получены данные об очень высокой антиоксидантной активности флавоноидов, во многом превосходящей активность других антиоксидантов. Так, показано, что эффективность взаимодействия флавоноидов с АФК и активными формами азота в четыре раза выше, чем у аскорбиновой кислоты и α -токоферола (Khlestkina et al., 2013). Отдельно следует отме-

тить высокую антиоксидантную активность антоцианов, в т.ч. их бесцветных таутомеров, которые способны эффективно деактивировать супероксидные анион-радикалы (Neill, Gould, 2003).

Флавоноиды накапливаются в основном в вакуолях, в связи с чем в литературе дискутируется вопрос о том, насколько велик их вклад в работу антиоксидантной системы растительных клеток. В то же время флавоноидные соединения выявлены и в других компартментах, в т.ч. в хлоропластах и ядре (Khlestkina, 2013). С другой стороны, и флавоноиды, локализованные в вакуоли, способны участвовать в детоксикации пероксида водорода, который может транспортироваться в этот компартмент (Gould, Lister, 2006).

Косвенное антиоксидантное действие флавоноидов может быть связано с их способностью образовывать комплексы с ионами металлов с переменной валентностью и тем самым предотвращать неферментативное образование АФК (Khlestkina, 2013). Помимо этого флавоноиды могут экранировать избыточное освещение и выполнять роль осмопротекторов (Khlestkina, 2013; Колупаев, Ястреб, 2015).

У растений фасоли в ответ на солевой стресс показано повышение общего содержания флавоноидов, более высоким оно было у солеустойчивого сорта (Tanby et al., 2016). У растений *Hyssopus officinalis* L. происходило двукратное увеличение содержания антоцианов при солевом стрессе (Jahantigh et al., 2016). При этом общее содержание фенольных соединений повышалось в 4 раза.

У растений базилика камфорного (*Ocimum basilicum* L.), полыни (*Artemisia lerecheana* Web.) и чернушки посевной (*Nigella sativa* L.) в ответ на действие засоления, УФ В, а также на совместное влияние двух факторов происходило значительное увеличение содержания антоцианов. При этом отмечались видовые особенности: стресс-индуцированное увеличение содержания антоцианов у чернушки во много раз превосходило соответствующие величины у базилика и полыни (Радюкина и др., 2012). В то же время у растений, накапливающих большое количество низкомолекулярных антиоксидантов, изменения активности антиоксидантных ферментов были менее существенными. У растений кукурузы при солевом стрессе содержание флавоноидов вообще не изменялось (Ahanger, 2017). По-видимому, вклад флавоноидов в антиоксидантную защиту растений при солевом стрессе может существенно варь-

ровать в зависимости от их видовых особенностей.

**Пролин и другие совместимые осмоли-
ты и антиоксидантная защита растений
при солевом стрессе**

Участие пролина в адаптации растений к солевому стрессу как осморегулятора общеизвестно. В последние десятилетия много внимания уделяется его антиоксидантным эффектам. Его структурные особенности дают основания рассматривать возможность прямой инактивации радикальных форм кислорода. Так, пролин может образовывать устойчивый радикал, поскольку содержит третичный углеродный атом. Образование такого устойчивого радикала приводит к «тушению» или обрыву каскада свободнорадикальных реакций, запускаемых супероксид-радикалом, пероксид-радикалом или гидроксил-радикалом. Антирадикальное действие пролина проявлялось в системе *in vitro* при реакции со свободным стабильным радикалом 2,2-дифенил-1-пикрилгидразида (Okuma et al., 2004). Показано, что при pH 7-8 свободный пролин, а также его концевые группы в составе полипептидов могут прямо реагировать с пероксидом водорода, гидроксильным радикалом и синглетным кислородом с образованием стабильных свободных радикалов – аддуктов производных пролина и гидроксипролина (Liang et al., 2013). В то же время прямая реакция между пероксидом водорода и пролином возможна при довольно высоких концентрациях последнего (Kumar et al., 2012), что ставит под сомнение значение этого процесса в клетках растений. Как отдельная причина антиоксидантного действия пролина рассматривается его способность связывать ионы металлов с переменной валентностью и тем самым ограничивать неферментативные свободнорадикальные процессы (Liang et al., 2013).

Значительный пул пролина локализован в цитоплазме и пластидах (Шевякова и др., 2009). Его концентрация в цитоплазме в 2-3 раза выше, чем в вакуолях (Aubert et al., 1999). С другой стороны, высокая концентрация пролина в хлоропластах может быть важной для защиты фотосинтетического аппарата от повреждений, связанных с образованием синглетного кислорода и радикальных АФК. В то же время наличие пролина в цитоплазме может быть важным для защиты антиоксидантных ферментов, в отношении которых он может проявлять шаперонное действие, защищая их от разнообразных повреждающих (денатурирующих) воздействий (Колупаев и др., 2014). Таким механизмом мо-

жет объясняться косвенное антиоксидантное действие пролина в стрессовых условиях, проявляющееся в системе *in vivo*.

В культурах клеток показано повышение экзогенным пролином активности ряда антиоксидантных ферментов при действии засоления (Hoque et al., 2008), ионов кадмия (Islam et al., 2009a, 2009b), агентов окислительного стресса (Chen, Dickman, 2005). При таких условиях выявлено положительное влияние пролина на СОД, каталазу и ферменты аскорбат-глутатионного цикла (Chen, Dickman, 2005; Islam et al., 2009a). Обработка растений экзогенным пролином в условиях солевого стресса стабилизировала пул восстановленного глутатиона и вызывала повышение активности глутатионпероксидазы и глутатион-S-трансферазы (Hoque et al., 2008). Экзогенный пролин вызывал повышение солеустойчивости растений риса, что сопровождалось увеличением активности аскорбатпероксидазы и неспецифической пероксидазы (Bhusan et al., 2016).

В последние годы появились сведения о влиянии пролина на экспрессию генов антиоксидантных ферментов. Такие его эффекты могут быть отрицательными. Так, добавление экзогенного пролина в питательную среду на фоне UV-B облучения сопровождалось снижением количества транскриптов генов *CSD* и *MSD* у растений шалфея, а также ингибированием стимулирующего влияния ультрафиолета на активность Cu/Zn-СОД. У трансформированных гибридов грейпфрута и понцируса, дефектных по активности Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатсинтетазы (П5КС), отмечалась усиленная экспрессия генов разных форм аскорбатпероксидазы, Fe-СОД, Mn-СОД и хлоропластной глутатионредуктазы в физиологически нормальных условиях и при водном стрессе (Carvalho et al., 2013). Предполагается, что в данном случае пролин действует как негативный регулятор экспрессии генов антиоксидантных ферментов.

С другой стороны, на культивируемых клетках галофита *Thellungiella salsuginea* показано повышение активности СОД и аскорбатпероксидазы под влиянием 2 или 5 мМ пролина (Сошникова и др., 2013), что авторы связывают с прооксидантным действием пролина, обусловленным активацией под его влиянием пролиндегидрогеназы и усилением образования АФК в электрон-транспортной цепи митохондрий.

Таким образом, можно предполагать, что пролин обладает способностью оказывать

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

сложное влияние на другие компоненты антиоксидантной системы растений. Механизмы таких его эффектов пока ясны далеко не полностью. Не исключено, что пролин, наряду с такими классическими антиоксидантами как глутатион и аскорбиновая кислота, является одним из компонентов системы клеточной редокс-сигнализации и редокс-регуляции (Черенкевич и др., 2013). Однако рассмотрение этого вопроса выходит далеко за пределы тематики данного обзора.

В целом роль пролина как антиоксиданта и осмолита в адаптации растений к солевому стрессу трудно переоценить. Его значение как фактора, важного для выживания при засолении удалось неоднократно подтвердить в экспериментах с трансгенными растениями. Например, растения табака, экспрессирующие ген П5КС *Vigna aconitifolia*, накапливали в 10-18 раз больше пролина по сравнению с контрольными растениями и характеризовались очень высокой солеустойчивостью (Kavi Kishor et al., 2005). Примечательно, что такая трансформация приводила и к повышению активности антиоксидантных ферментов – каталазы и аскорбатпероксидазы (Razavizadeh, Ehsanpour, 2010).

Для растений риса, сверхэкспрессирующего мутантный ген П5КС, также было характерным повышенное содержание пролина и снижение эффекта окисления липидов при солевом стрессе (Kumar et al., 2010).

В то же время связь между накоплением пролина и солеустойчивостью различных генотипов не однозначна. Так, показана позитивная связь между накоплением пролина в листьях и корнях сортов томата и их солеустойчивостью (Gharsallah et al., 2016). В то же время сообщается об отсутствии корреляции между содержанием пролина и солеустойчивостью ячменя (Widodo et al., 2009). Мутанты арабидопсиса, отличающиеся повышенной чувствительностью к засолению (Liu, Zhu, 1997) и холоду (Xin, Browse, 1998), имели высокое содержание пролина.

Кроме пролина значительный вклад в антиоксидантную защиту могут вносить полиолы, которые помимо поглощения радикальных АФК, способны проявлять шаперонное действие (Bohnert et al., 1995). Среди полиолов особенно важным считается маннит. Его синтез усиливается в условиях солевого стресса и сопряжен с активацией маннозо-6-фосфатредуктазы (М6ФР) (Zhifang, Loescher, 2003). Показано, что трансформация арабидоп-

сиса геном М6ФР сельдерея приводила к накоплению маннита и повышению солеустойчивости, что проявлялось в способности растений образовывать полноценные семена при выращивании на почве, орошаемой 300 мМ NaCl (Zhifang, Loescher, 2003). Установлено, что цианобактерии при солевом стрессе наряду с сахарозой накапливают глюкозилглицерин (Hagemann, Murata, 2003).

В листьях *Bruguiera parviflora* при солевом стрессе зарегистрировано снижение содержания крахмала и увеличение количества сахаров (Parida et al., 2002).

Влияние агентов, индуцирующих солеустойчивость растений, на состояние антиоксидантной системы

Солеустойчивость растений может быть индуцирована действием экзогенных сигнальных посредников или их доноров, а также обработкой стрессовыми фитогормонами. Протекторные эффекты этих соединений в значительной степени обусловлены их позитивным влиянием на состояние антиоксидантной системы.

Пероксид водорода. Известно, что пероксид водорода как сигнальный посредник участвует в индуцировании многих адаптивных реакций растений, необходимых для развития устойчивости к солевому стрессу (Leshem et al., 2007; Ma et al., 2012; Hossain et al., 2015). В частности, H_2O_2 задействован не только в активации системы антиоксидантной защиты, что представляется достаточно очевидным (Колупаев, Карпец, 2010; Hossain et al., 2015), но и в индуцировании накопления совместимых осмолитов, а также в регуляции Na^+/K^+ -гомеостаза в растительных клетках (Ma et al., 2012; Yang et al., 2013).

При обработке проростков риса пероксидом водорода заметно повышались активности СОД, каталазы, неспецифической пероксидазы и глутатиоредуктазы (Uchida et al., 2002). В работе Azevedo-Neto et al. (2005) показано, что добавление пероксида водорода в питательный раствор индуцировало ферментативную антиоксидантную систему корней и листьев растений кукурузы при последующем действии солевого стресса. О повышении активности каталазы и аскорбатпероксидазы в прорастающих в условиях засоления семенах кукурузы сообщается и в работе Gondim et al. (2010). Кроме того, под влиянием экзогенного пероксида водорода у проростков пшеницы, подвергнутых солевому стрессу, отмечалось повышение содержания восстановленного глутатиона, активности ас-

корбатпероксидазы, неспецифической пероксидазы, СОД и каталазы (Li et al., 2011). Обработка растений женьшеня 100 мкМ пероксидом водорода также индуцировала их солеустойчивость и вызывала повышение активности СОД, каталазы и гваяколпероксидазы (Sathiyaraj et al., 2014). После обработки растений проса пероксидом водорода повышалась их устойчивость у засолению, что сопровождалось увеличением активности СОД, аскорбатпероксидазы и каталазы (Bhatt et al., 2016).

Под влиянием пероксида водорода у растений арабидопсиса дикого типа происходило повышение активности СОД и гваяколпероксидазы (Ястреб и др., 2017). В условиях солевого стресса растения арабидопсиса, обработанные пероксидом водорода, накапливали большее количество пролина по сравнению с необработанными. В ряде работ показано, что пероксид водорода является посредником в процессах накопления пролина, индуцируемых солевым стрессом у разных видов растений (Ma et al., 2012; Вайнер и др., 2013).

Оксид азота. Одним из сигнальных посредников, индуцирующих антиоксидантную систему растений, является оксид азота NO. Эффекты NO могут быть обусловлены прямой посттрансляционной модификацией молекул ферментативных белков и влиянием на экспрессию соответствующих генов (Карпец, Колупаев, 2017). Для практических целей в качестве воздействий, индуцирующих солеустойчивость, используются обработки донорами оксида азота, в частности, нитропруссидом натрия – НПН (Mur et al., 2013).

Обработка НПН перед воздействием солевого стресса уменьшала проявление эффекта активации пероксидного окисления липидов у *Triticum aestivum* (Ruan et al., 2002; Zheng et al., 2009), *Hordeum vulgare* (Li et al., 2008), *Brassica juncea* (Zeng et al., 2011; Khan et al., 2012), *Brassica rapa* (López-Carrión et al., 2008), *Atriplex centralasiatica* (Xu et al., 2011), *Cucumis sativus* (Shi et al., 2007; Lin et al., 2012b), *Glycine max* (Simaei et al., 2011) и многих других видов растений (Poór et al., 2015).

Показано, что обработка проростков риса донором оксида азота НПН повышала их солеустойчивость, при этом происходила активация антиоксидантных ферментов – СОД, аскорбатпероксидазы и неспецифической пероксидазы (Uchida et al., 2002).

Обработка донором оксида азота НПН активировала СОД, неспецифическую пероксидазу и аскорбатпероксидазу у растений *Brassica*

juncea (Zeng et al., 2011; Khan et al., 2012) и *Cicer arietinum* (Sheokand et al., 2010) в условиях солевого стресса. Показано, что обработка 0,05 мМ НПН, индуцирующая солеустойчивость, вызывала увеличение активности аскорбатпероксидазы в корнях растений *Phaseolus vulgaris*, подвергнутых солевому стрессу, однако при этом уменьшалась активность СОД и неспецифической пероксидазы (Liu et al., 2007). Возможно, что в этом случае защитные эффекты НПН связаны с индуцированием других компонентов антиоксидантной системы либо с проявлением прямого антиоксидантного действия оксида азота.

Показано также, что донор NO может влиять на уровень неферментативных антиоксидантов, таких как аскорбат и глутатион. Обработка НПН способствовала повышению содержания восстановленных форм обоих метаболитов и повышению отношения GSH/GSSG и ASC/DHA у растений разных видов при солевом стрессе (Sheokand et al., 2010; Hasanuzzaman et al., 2011; Wu et al., 2011; Lin et al., 2012a; Poór et al., 2015).

У растений арабидопсиса дикого типа и мутанта, дефицитного по активности фермента, подобного NO-сингазе животных (*Atnoa1*), продемонстрирована прямая зависимость между содержанием монооксида азота и солеустойчивостью (Zhao et al., 2007). Можно полагать, что эти различия, по крайней мере отчасти, связаны с неодинаковым функционированием антиоксидантной системы. Так, у растений *Atnoa1* при солевом стрессе происходило значительно более существенное повышение содержания пероксида водорода и продуктов пероксидного окисления липидов по сравнению с растениями дикого типа. У мутантов *Atnoa1* также в условиях солевого стресса активности СОД и каталазы были ниже, чем у растений дикого типа.

Сероводород. В последние годы активно исследуется участие сероводорода как вероятного нового сигнального посредника в регуляции редокс-статуса растительных клеток в стрессовых условиях (Lisjak et al., 2013). В качестве донора сероводорода чаще всего используется гидросульфид натрия. Повышение содержания аскорбата и восстановленного глутатиона, а также увеличение соотношения GSH/GSSG под влиянием обработки растений гидросульфидом натрия отмечалось в условиях солевого стресса у растений земляники (Christou et al., 2013). Примечательно, что у растений люцерны при обработке донором сероводорода не только повышалась активность,

но и усиливалась экспрессия генов Cu/Zn-СОД, каталазы, различных форм пероксидаз (Wang et al., 2012; Lai et al., 2014).

Механизмы положительного влияния донора сероводорода на функционирование антиоксидантной системы растений объяснить пока сложно. Не исключено, что улучшение им параметров функционирования антиоксидантной системы не является прямым эффектом, а опосредованно действием донора H₂S на другие протекторные системы. Так или иначе, формирование индуцированных донором сероводорода адаптивных изменений антиоксидантной системы растений происходит при участии других сигнальных посредников, в т.ч. ионов кальция и АФК (Колупаев и др., 2017).

Салициловая кислота в последние десятилетия рассматривается как один из ключевых фитогормонов, задействованных в формировании многих адаптивных реакций растений на действие стрессоров различной природы (Wendehenne et al., 1998; Wang, Li, 2006). Ее эффекты очень тесно связаны с изменениями в редокс-метаболизме. Достаточно хорошо изучено ее участие в эффекте «окислительного взрыва», проявляющегося у устойчивых растений после контакта с патогенами (Wendehenne et al., 1998).

Во многих работах показано положительное влияние экзогенной салициловой кислоты на солеустойчивость растений разных видов. Такие эффекты зарегистрированы у растений пшеницы (Shakirova et al., 2003; Колупаев та ін., 2007), ячменя (Deef et al., 2007), риса (Ma et al., 2006), томатов (Joseph et al., 2010). Усиление генерации АФК под влиянием салициловой кислоты может приводить к формированию сигнала, индуцирующего экспрессию генов антиоксидантных ферментов. Эффект повышения устойчивости к абиотическим стрессорам, ассоциированный с повышением активности антиоксидантных ферментов, зарегистрирован под влиянием салициловой кислоты у растений кукурузы (Wang et al., 2009). В работе Ф.М. Шакировой и соавт. (Shakirova et al., 2003) показано повышение под влиянием салициловой кислоты активности СОД и неспецифической пероксидазы в этиолированных проростках пшеницы (Shakirova et al., 2003). Т.О. Ястреб (2012) выявлено, что обработка проростков пшеницы 1 мкМ раствором салициловой кислоты вызывала повышение активности СОД в корнях и побегах в условиях солевого стресса, при этом содержание пролина повышалось только в побегах. Также сообщается об

активации каталазы и аскорбатпероксидазы у растений в условиях солевого стресса при обработке салициловой кислотой (Joseph et al., 2010).

Жасмоновая кислота (ЖАК). У растений арахиса под влиянием опрыскивания ЖАК в различных концентрациях (25-250 мкМ) происходило повышение активности СОД и каталазы и появление новых молекулярных форм пероксидазы (Kumari et al., 2006). У растений жигняка гребенчатого (*Agropiron cristatum*) наблюдалось увеличение количества транскриптов аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы в присутствии экзогенной ЖАК (Shana, Liang, 2010). Вполне естественно, что регуляция индуцированных ЖАК протекторных систем растений происходит с участием не только сигнальных посредников (кальция, АФК, оксида азота, фосфатидной кислоты и пр.), но и специфических белков. Одним из ключевых транскрипционных факторов, участвующих в реализации многих эффектов ЖАК, является белок JIN1/MYC2 (Dombrecht et al., 2007). Можно полагать, что именно белок MYC2/JIN1 причастен к регуляции ЖАК-зависимой экспрессии генов, обуславливающих устойчивость растений к окислительному стрессу. Так, мутанты *jin1* (jasmonate insensitive1) были более чувствительны к действию агента окислительного стресса метилвиолагена по сравнению с растениями дикого типа (Dombrecht et al., 2007). Показано, что JIN1/MYC2 участвует в регуляции экспрессии генов монодегидроаскорбатредуктазы, ферментов синтеза аскорбата и цистеина (Dombrecht et al., 2007, Guo et al., 2012). С другой стороны, установлено, что экспрессия гена MYC2 у растений усиливается при действии различных стрессов, в т. ч. солевого (Roveda-Hoyos et al., 2011; Zhao et al., 2013).

Выявлено, что растения арабидопсиса дикого типа и *jin1* существенно не отличаются по величинам базовой активности Cu/Zn-СОД и каталазы в листьях, однако у мутанта *jin1* активность гваяколпероксидазы была значительно ниже, чем у растений дикого типа *Col-0* (Ястреб и др., 2015). Под влиянием ЖАК у растений дикого типа повышалась активность всех трех исследуемых антиоксидантных ферментов, а у мутантных растений она не изменялась. Обработка ЖАК вызывала повышение солеустойчивости растений арабидопсиса *Col-0*, что выражалось в смягчении ингибирования роста и снижении интенсивности ПОЛ при действии NaCl (Ястреб и др., 2016). В то же время положительное влияние ЖАК на растения *jin1*, под-

вергнутые действию солевого стресса, проявлялось слабо.

Имеются сведения, что помимо участия в регуляции экспрессии генов некоторых антиоксидантных ферментов транскрипционный фактор JIN1/MYC2, причастен к контролю синтеза токоферола (Dombrecht et al., 2007). Также предполагается, что белок JIN1/MYC2, действуя как положительный регулятор экспрессии генов MYB75/PAP1 и EGL3, принимает участие в синтезе флавоноидов у *A. thaliana* (Dombrecht et al., 2007). Выявлена индукция синтеза антоцианов у арабидопсиса экзогенной ЖАК (Li et al., 2014). В наших экспериментах также было показано увеличение содержания антоцианов и бесцветных флавоноидов, поглощающих в области УФ-В, у растений арабидопсиса дикого типа под влиянием экзогенной ЖАК. В то же время у мутантов *jin1* такие эффекты проявлялись слабо (Ястреб и др., 2016). Предобработка ЖАК стабилизировала содержание флавоноидов при солевом стрессе у растений дикого типа, но не влияла на их количество у мутантов *jin1*. Аналогично повышенное содержание антоцианов при солевом стрессе отмечалось только у растений дикого типа, обработанных ЖАК. Следует, однако, отметить, что содержание антоцианов и бесцветных флавоноидов у мутантов *jin1* было ненамного ниже, чем у растений дикого типа, что позволяет предполагать наличие не связанных с белком JIN1/MYC2 путей регуляции синтеза этих соединений. Таким образом, белок транскрипционный фактор JIN1/MYC2 участвует в регуляции разнообразных реакций, индуцируемых ЖАК при солевом стрессе, в т.ч. в активации антиоксидантных ферментов и накопления низкомолекулярных АО.

Брассиностероиды (БС) проявляют высокую активность в отношении различных физиологических процессов, лежащих в основе роста, развития и устойчивости растений (Khrpach et al., 2000; Авальбаев и др., 2006). Установлено, что растения арабидопсиса *det2*, отличающиеся пониженным эндогенным содержанием БС, характеризуются более высокой чувствительностью к действию засоления по сравнению с растениями дикого типа (Zeng et al., 2003). На крестоцветных, бобовых и злаковых зарегистрировано положительное влияние экзогенных БС на солеустойчивость (Ali et al., 2008; Shahid et al., 2011; Talaat et al., 2013).

В ряде работ показано повышение активности СОД, каталазы, гваяколпероксидазы и других антиоксидантных ферментов при инду-

цировании БС устойчивости растений к засолению (Talaat et al., 2013; Fariduddin et al., 2013). На проростках проса показано, что обработка 24-эпибрассинолидом (24-ЭБЛ) вызывала транзитное повышение содержания пероксида водорода (Вайнер и др., 2014). Указанный эффект нивелировался ингибитором НАДФН-оксидазы имидазолом. Обработка 24-ЭБЛ повышала активность СОД, солевой стресс сам по себе вызывал ее снижение. При этом 24-ЭБЛ устранял ингибирование активности фермента, вызываемое действием хлорида натрия. Предобработка проростков скавенджером пероксида водорода диметилтиомочевинной или ингибитором НАДФН-оксидазы имидазолом нивелировала вызываемое БС повышение активности СОД как в варианте без стрессового воздействия, так и на фоне солевого стресса. Похожие эффекты выявлены и в отношении двух других антиоксидантных ферментов – каталазы и неспецифической пероксидазы (Вайнер и др., 2014). При этом антиоксидант и ингибитор НАДФН-оксидазы нивелировали положительное влияние БС не только на активность антиоксидантных ферментов, но и на интегральный показатель – прирост биомассы растений при солевом стрессе. Таким образом, одной из составляющих положительного влияния БС на солеустойчивость растений является АФК-зависимое индуцирование ферментативной антиоксидантной системы.

Заключение

Солевой стресс сопровождается связанным с падением устьичной проводимости ингибированием фотосинтеза, нарушением функционирования электрон-транспортной цепи в хлоропластах, и, как следствие, усилением образования АФК, таких как синглетный кислород, супероксидный анион-радикал, пероксид водорода и др. Также создаются условия для образования АФК в свободнорадикальных неферментативных реакциях. В связи с этим солеустойчивость растений в значительной степени зависит от состояния их антиоксидантной системы. В течение нескольких десятилетий накоплен большой объем сведений о роли как ферментативных, так и низкомолекулярных антиоксидантов в устойчивости растений к вторичному окислительному стрессу, вызываемому действием засоления. Значение антиоксидантной системы в устойчивости растений к засолению подтверждается экспериментальными данными о связи между активностью ряда антиоксидантных ферментов (в первую очередь, СОД), содержанием низкомолекулярных анти-

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

оксидантов и солеустойчивостью видов и сортов растений. Трансформация растений генами, обуславливающими высокую активность антиоксидантных ферментов, также приводит к развитию солеустойчивости. О роли низкомолекулярных антиоксидантов (в т.ч. аскорбиновой кислоты и глутатиона) свидетельствует повышение солеустойчивости растений экзогенными обработками этими соединениями.

Особую роль в солеустойчивости растений играет пролин, выполняющий роль полифункционального протектора за счет сочетания функций осмопротектора, низкомолекулярного шаперона и антиоксиданта. Шаперонное действие пролина может быть важным для защиты от повреждений антиоксидантных ферментов. С другой стороны, пролин может проявлять и прямое антиоксидантное действие, связывая радикальные АФК. При этом пролин находится в довольно сложном функциональном взаимодействии с ферментативными антиоксидантами. В ряде работ зарегистрирована реципрокная связь между содержанием пролина и активностью СОД. Предполагается, что эти антиоксиданты в какой-то степени взаимозаменяемы (Шевякова и др., 2009). Не исключено, что пролин как активный антиоксидант (в частности, «тушитель» радикальных АФК) может быть задействован в процессах редокс-сигналинга, однако это предположение требует специальных исследований.

Сходные с пролином осмопротекторные, шаперонные и антирадикальные функции выполняют и полиолы, которые в больших количествах накапливаются отдельными видами растений, например, сельдереем (Parda, Das, 2005). Однако их возможное функциональное взаимодействие с ферментативными антиоксидантами остается практически неизученным.

Несмотря на несомненную роль антиоксидантной системы в солеустойчивости растений, прямой связи между резистентностью растений к солевому стрессу и активностью отдельных ферментов либо содержанием отдельных низкомолекулярных антиоксидантов может не проявляться. Это может быть связано со сложным функциональным взаимодействием между ферментативными, неферментативными, а также «неспециализированными» антиоксидантами, типичным примером которых является пролин.

Индукция антиоксидантной системы внешними воздействиями (обработка экзогенными сигнальными посредниками или их донорами, стрессовыми фитогормонами и пр.),

как правило, приводит к развитию солеустойчивости растений. В связи с этим пероксид водорода, доноры оксида азота, сероводорода, а также салициловая и жасмоновая кислоты и brassinosteroids могут рассматриваться как индукторы солеустойчивости, перспективные для практического применения. Однако для их использования в растениеводстве необходимо установление конкретного спектра индуцируемых физиологических реакций и контроль устойчивости растений к другим стрессовым факторам. Тесная связь между антиоксидантной активностью и перекрестной устойчивостью растений к стресс-факторам позволяет искать приемы, индуцирующие одновременную устойчивость растений к нескольким неблагоприятным факторам.

В настоящем обзоре рассмотрены лишь отдельные аспекты функционирования антиоксидантной системы и взаимодействия различных антиоксидантов, а также влияния сигнальных посредников и фитогормонов на состояние антиоксидантной системы. В то же время антиоксиданты могут принимать участие в трансдукции гормональных сигналов, например, глутатион и тиоредоксин задействованы в сигналинге салициловой и жасмоновой кислот (Колупаев, 2016). С другой стороны, солевой стресс, как и иные стрессовые воздействия, вызывает существенные изменения гормонального статуса растений.

Таким образом, между компонентами сигнальной, гормональной и стресс-протекторной систем происходит тесное функциональное взаимодействие. Его наличие значительно усложняет изучение каждой из этих систем в отдельности. Однако можно надеяться, что сам факт осознания такого взаимодействия будет способствовать развитию новых подходов в стрессовой физиологии растений, направленных на выяснение конкретных связей между функционированием систем клеточного сигналинга, гормональной и метаболической регуляции.

ЛИТЕРАТУРА

- Авальбаев А.М., Юлдашев Р.А., Шакирова Ф.М. Физиологическое действие фитогормонов класса brassinosteroids на растения // Успехи соврем. биологии. – 2006. – Т. 126, № 2. – С. 192-200.
- Балюк С.А., Медведев В.В., Мирошниченко М.М., Скрильчик С.В., Тимченко Д.О., Фатеев А.И., Христенко А.О., Цанко Ю.Л. Екологічний стан ґрунтів України // Укр. географ. журн. – 2012. – № 2. – С. 38-42.

- Бараненко В.В. Супероксиддисмутазы в клетках растений // Цитология. – 2006. – Т. 48, № 6. – С. 465-474.
- Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Участие пероксида водорода в индуцировании накопления пролина в растениях проса при действии NaCl // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2013. – Вип. 2 (29). – С. 32-38.
- Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Хрипач В.А. Индуцирование солеустойчивости 24-эпибрассинолидом проростков проса (*Panicum miliaceum*) с участием активных форм кислорода // Докл. НАН Беларуси. – 2014. – Т. 58, № 4. – С. 67-70.
- Веселов Д.С., Маркова И.В., Кудоярова Г.Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // Успехи соврем. биологии. – 2007. – Т. 127, № 5. – С. 482-493.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Функциональное взаимодействие оксида азота с активными формами кислорода и ионами кальция при формировании адаптивных реакций растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2017. – Вип. 2 (41). С. 6-31.
- Колупаев Ю.Е. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений // Успехи соврем. биологии. – 2016. – Т. 136, № 2. – С. 181-198.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2014. – Вип. 2 (32). – С. 6-22.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Обозный А.И. Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2011. – Вип. 1 (22). – С. 6-34.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. – Киев: Основа, 2010. – 351 с.
- Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Участие ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором сероводорода // Прикл. биохимия и микробиология. – 2017. – Т. 53, № 5. – С. 502-509.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Физиологические функции неэнзиматических антиоксидантов растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2015. – Вип. 2 (35). – С. 6-25.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Мусатенко Л.Л. Участие активных форм кислорода в индуцировании солеустойчивости проростков пшеницы салициловой кислотой // Доповіді НАН України. – 2007. – № 6. – С. 154-158.
- Олениченко Н.А., Загоскина Н.В., Астахова Н.В., Трунова Т.И., Кузнецов Ю.В. Первичный и вторичный метаболизм озимой пшеницы при холодом закаливании и действии антиоксидантов // Прикл. биохимия и микробиология. – 2008. – Т. 44, № 5. – С. 589-594.
- Прадедова Е.В., Нимаева О.Д., Салаяев Р.К. Редокс-процессы в биологических системах // Физиология растений. – 2017. – Т. 64, № 6. – С. 433-445.
- Прадедова Е.В., Толыгина О.А., Ишеева О.Д., Путилина Т.Е., Салаяев Р.К. Глутатион и глутатион-S-трансферазная активность вакуолей корнеплодов столовой свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Докл. АН [Россия]. – 2010. – Т. 433, № 4. – С. 570-573.
- Путилина Ф.Е., Галкина О.В., Еценко Н.Д., Диже Г.П., Красовская И.Е. Свободнорадикальное окисление. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2008. – 161 с.
- Радюкина Н.Л., Карташов А.В., Иванов Ю.В., Шевякова Н.И., Кузнецов В.В. Сравнительный анализ функционирования защитных систем у представителей галофитной и гликофитной флоры в условиях прогрессирующего засоления // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 6. – С. 902-912.
- Радюкина Н.Л., Тоайма В.И.М., Зарипова Н.Р. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-B облучения и засоления // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, № 1. – С. 80-88.
- Розенцвиг О.А., Нестеров В.Н., Богданова Е.С. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиология растений. – 2017. – Т. 64, № 4. – С. 251-265.
- Сошкинкова Т.Н., Радюкина Н.Л., Королькова Д.В., Носов А.В. Проллин и функционирование антиоксидантной системы растений и культивируемых клеток *Thellungiella salsuginea* при окислительном стрессе // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 1. – С. 47-60.
- Тараховский Ю.С., Ким Ю.А., Абдрасилов Б.С., Музафаров Е.Н. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. – Пушино: Synchronobook, 2013. – 310 с.
- Ци Ю.Ч., Лю В.Ц., Цю Л.Ю., Чжан Ш.М., Ма Л., Чжан Х. Сверхэксперессия гена глутатион-S-трансферазы повышает солеустойчивость растений арабидопсиса // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, № 2. – С. 245-253.
- Черенкевич С.Н., Мартинович Г.Г., Мартинович И.В., Горудко И.В., Шамова Е.В. Редокс-регуляция клеточной активности: концепции и механизмы // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук. – 2013. – № 1. – С. 92-108.
- Чжао Ф.Ю., Лю Т., Сюй Ч.Ц. Совместное действие солевого и теплового стрессов на рост корней и

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

- системы нейтрализации активных форм кислорода трансгенного риса // Физиология растений. – 2010. – Т. 57, №4. – С. 556-563.
- Шевякова Н.И., Бакулина Е.А., Кузнецов Вл.В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 5. – С. 736-742.
- Ястреб Т.О. Влияние ароматических и янтарной кислот на активность супероксиддисмутазы и содержание пролина в проростках пшеницы в условиях солевого стресса // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2012. – Вип. 3 (27). – С. 50-57.
- Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Дмитриев А.П. Действие донора оксида азота на солеустойчивость растений арабидопсиса дикого типа и мутантов *jin1* // Физиология растений. – 2017. Т. 64, № 2. – С. 142-150.
- Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е., Луговая А.А., Дмитриев А.П. Содержание осмолитов и флавоноидов у растений *Arabidopsis thaliana*, дефектных по жасмонатному сигналингу, при солевом стрессе // Прикл. биохимия и микробиология. – 2016. – Т. 52, № 2. – С. 223-229.
- Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е., Швиденко Н.В., Луговая А.А., Дмитриев А.П. Реакция растений *Arabidopsis thaliana*, дефектных по жасмонатному сигналингу, на солевой стресс // Прикл. биохимия и микробиология. – 2015. – Т. 51, № 4. – С. 412-416.
- AbdElgawad H., Zinta G., Hegab M.M., Pandey R., Asard H., Abuelsoud W. High salinity induces different oxidative stress and antioxidant responses in maize seedlings organs // Front. Plant Sci. – 2016. – V. 7:276.
- Ahanger M.A., Agarwal R.M. Salinity stress induced alterations in antioxidant metabolism and nitrogen assimilation in wheat (*Triticum aestivum* L) as influenced by potassium supplementation // Plant Physiol. Biochem. – 2017. – V. 115. – P. 449-460.
- Alhasnawi A.N., Che Radziah C.M.Z., Kadhim A. A., Isahak A., Mohamad A., Yusoff W.M.W. Enhancement of antioxidant enzymes activities in rice callus by ascorbic acid under salinity stress // Biol. Plant. – 2016. – V. 60. – P. 783-787.
- Ali B., Hayat S., Fariduddin Q., Ahmad A. 24-Epibrassinolide protects against the stress generated by salinity and nickel in *Brassica juncea* // Chemosphere. – 2008. – V. 72. – P. 1387-1392.
- Alscher R.G., Erturk N., Heath L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. P. – P. 1331-1341.
- Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – V. 50. – P. 601-639.
- Aubert S., Hennion F., Bouchereau A., Gout E., Bligny R., Dome A.J. Subcellular compartmentation of proline in the leaves of the subantarctic Kerguelen cabbage *Pringlea antiscorbutica* R-Br. *In vivo* C-13 NMR study // Plant Cell Environ. – 1999. – V. 22. – P. 255-259.
- Azevedo-Neto A.D., Prisco J.T., Eneas-Filho J., Medeiros J.V.R., Gomes-Filho E. Hydrogen peroxide treatment induces salt stress acclimation in maize plants // J. Plant Physiol. – 2005. – V. 162. – P. 1114-1122.
- Bela K., Horváth E., Gallé Á., Szabados L., Tari I., Csiszár J. Plant glutathione peroxidases: Emerging role of the antioxidant enzymes in plant development and stress responses // J. Plant Physiol. – 2015. – V. 176. – P. 192-201
- Bestwick C.S., Brown I.R., Bennett M.H.R., Mansfield J.W. Localization of hydrogen peroxide accumulation during the hypersensitive reaction of lettuce cells to *Pseudomonas syringae* pv. Phaseolicola // Plant Cell. – 1997. – V. 9. – P. 209-221.
- Bhatt D., Bhatt M.D., Dobriyal A.K., Arora S. Effect of exogenous application of H₂O₂ in eleusine coracana plants is correlated with increased activity of antioxidant enzymes in a time dependent manner // Int. Conf. Recent Trends Science, Technology and Management. – Aurangbad (India), 2017. – P. 213-221.
- Bhusan D., Das.K., Hossain M., Murata Y., Hoque M.A. Improvement of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) by increasing antioxidant defense systems using exogenous application of proline // Austral. J. Crop Sci. – 2016. – V. 10. – P. 50-56.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review // Ann. Bot. – 2003. – V. 91. – P. 179-194.
- Blumwald E., Aharon G.S., Apse M.P. Sodium transport in plant cells // Biochem. Biophys. Acta. – 2000. – V. 1465. – P. 140-151.
- Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G. Adaptations to environmental stresses // Plant Cell. – 1995. – V. 7. – P. 1099-1111.
- Brigelius-Flohe R., Maiorino M. Glutathione peroxidases // Biochim. Biophys. Acta. – 2013. – V. 1830. – P. 3289-3303.
- Carvalho K., Campos M.K., Domingues D.S., Pereira L.F., Vieira L.G. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic *Swingle citrumelo* // Mol. Biol. Rep. – 2013. – V. 40. – P. 3269-3279.
- Chen C., Dickman M.B. Proline suppresses apoptosis in the fungal pathogen *Colletotrichum trifolii* // Proc.

- Natl. Acad. Sci. USA. – 2005. – V. 102. – P. 3459-3464.
- Christou A., Manganaris G.A., Papadopoulos I., Fotopoulos V. Hydrogen sulfide induces systemic tolerance to salinity and non-ionic osmotic stress in strawberry plants through modification of reactive species biosynthesis and transcriptional regulation of multiple defence pathways // J. Exp. Bot. – 2013. – V. 64. – P. 1953-1966.
- Creissen G.P., Broadbent P., Kular B., Reynolds H. Manipulation of glutathione reductase in transgenic plants: implications for plant responses to environmental stress // Proc. Royal Society Edinburgh, Section B: Biolog. Sci. – 1994. – V. 102. – P. 167-175.
- Deef H.E. Influence of salicylic acid on stress tolerance during seed germination of *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare* // Adv. Biol. Res. – 2007. – V. 1. – P. 40-48.
- del Rio L.A., Corpas J., Sandalio L.M., Palma J.M., Gómez M., Barroso J.B. Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes // J. Exp. Bot. – 2002. – V. 53. – P. 1255-1272.
- del Rio L.A., Sandalio L.M., Altomare D., Zilinskas B. Mitochondria and peroxisomal manganese superoxide dismutase // J. Exp. Bot. – 2003. – V. 54. – P. 923-933.
- Diaz-Vivancos P., Faize M., Barba-Espin G., Faize L., Petri C., Hernandez J.A., Burgos L. Ectopic expression of cytosolic superoxide dismutase and ascorbate peroxidase leads to salt stress tolerance in transgenic plums // Plant Biotechnol. J. – 2013. – V. 11. – P. 976-985.
- Dionisio-Sese M., Tobita S. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress // Plant Sci. – 1998. – V. 135. – P. 1-9.
- Dixon D.P., Cummins I., Cole D.J., Edwards R. Glutathione-mediated detoxification systems in plants // Curr. Opin. Plant Biol. – 1998. – V. 3. – P. 258-266.
- Dombrecht B., Xue G.P., Sprague S.J., Kirkegaard J.A., Ross J.J., Reid J.B., Fitt G.P., Sewelam N., Schenk P.M., Manners J.M., Kazan K. MYC2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 2007. – V. 19. – P. 2225-2245.
- Eshdat Y., Holland D., Faltin Z., Ben-Hayyim G. Plant glutathione peroxidases // Physiol. Plant. – 1997. – V. 100. – P. 234-240.
- Es-Safi N.E., Ghidouche S., Ducrot P.H. Flavonoids: hemisynthesis, reactivity, characterization and free radical scavenging activity // Molecules. – 2007. – V. 12. – P. 2228-2258.
- Fariduddin Q., Khalil R.R. A.E., Mir B.A., Yusuf M., Ahmad A. 24-Epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress // Environ. Monit. Assess. – 2013. – V. 185. – P. 7845-7856.
- Flowers T.J., Colmer T.D. Salinity tolerance in halophytes // New Phytol. – 2008. – V. 179. – P. 945-963.
- Flowers T.J., Galal H.K., Bromham L. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plant // Funct. Plant Biol. – 2010. – V. 37. – P. 604-612.
- Foyer C.H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications // Antioxid. Redox Signal. – 2009. – V. 11. – P. 861-906.
- Foyer C.H., Shigeoka S. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis // Plant Physiol. – 2011. – V. 155. – P. 93-100.
- Gharsallah C., Fakhfakh H., Grubb D., Gorsane F. Effect of salt stress on ion concentration, proline content, antioxidant enzyme activities and gene expression in tomato cultivars // AoB Plants. – 2016. – V. 8:55. Doi:10.1093/aobpla/plw055
- Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. – 2010. – V. 48. – P. 909-930.
- Gondim F.A., Gomes-Filho E., Lacerda C.F., Prisco J.T., Neto A.D.A., Marques E.C. Pretreatment with H₂O₂ in maize seeds: effects on germination and seedling acclimation to salts stress // Braz. J. Plant Physiol. – 2010. – V. 22. – P. 103-112.
- Gould K.S., Lister C. Flavonoid functions in plants // Flavonoids: chemistry, biochemistry, and applications / Eds. O.M. Andersen, K.R. Markham. – Taylor & Francis Group, 2006. – P. 397-442.
- Guan L.M., Scandalios J.G. Hydrogen peroxide-mediated catalase gene expression in response to wounding // Free Radical Biol. Med. – 2000. – V. 28. – P. 1182-1190.
- Guo J., Pang Q., Wang L., Yu P., Li N., Yan X. Proteomic identification of MYC2-dependent jasmonate-regulated proteins in *Arabidopsis thaliana* // Proteome Sci. – 2012. – V. 10. – P. 1-13.
- Hagemann M., Murata N. Glucosylglycerol, a compatible solute, sustains cell division under salt stress // Plant Physiol. – 2003. – V. 131. – P. 1628-1637.
- Hasanuzzaman M., Hossain M.A., Fujita M. Nitric oxide modulates antioxidant defense and the methylglyoxal detoxification system and reduces salinity-induced damage of wheat seedlings // Plant Biotech. Rep. – 2011. – V. 5. – P. 353-365.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J. Plant cellular and molecular responses to high salinity // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 2000. – V. 51. – P. 463-499.

- Hernandez J.A., Ferrer M.A., Jimenez A., Barcelo A.R., Sevilla F. Antioxidant systems and O_2^-/H_2O_2 production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 127. – P. 817-831.
- Hernandez J.A., Jimenes A., Mullineaux P., Sevilla F. Response of antioxidant systems and leaf water relations to NaCl stress in pea // *New Phytol.* – 1999. – V. 141. – P. 241-251.
- Hoque M.A., Banu M.N., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y. Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells // *J. Plant Physiol.* – 2008. – V. 165. – P. 813-824.
- Hossain M.A., Bhattacharjee S., Armin S.M., Qian P., Xin W., Li H.Y., Burritt D.J., Fujita M., Tran L.S.P. Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: insights from ROS detoxification and scavenging // *Front. Plant Sci.* – 2015. – V. 6:420.
- Isayenkov S.V. Physiological and molecular aspects of salt stress in plants // *Cytol. Genet.* – 2012. – V. 46. – P. 302-318.
- Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Banu M.N., Shimoishi Y., Nakamura Y., Murata Y. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells // *J. Plant Physiol.* – 2009a. – V. 166. – P. 1587-1597.
- Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Jannat R., Banu M.N., Jahan M.S., Nakamura Y., Murata Y. Proline and glycinebetaine confer cadmium tolerance on tobacco bright yellow-2 cells by increasing ascorbate-glutathione cycle enzyme activities // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* – 2009b. – V. 73. – P. 2320-2323.
- Ivanov S., Konstantinova T., Parvanova D., Todorova D., Djilianov D., Alexieva V. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants // *Rep. Bulg. Acad. Sci.* – 2001. – V. 54, № 7. – P. 71-74.
- Jahantigh O., Najafi F., Badi H.N., Khavari-Nejad R.A., Sanjarian F. Changes in antioxidant enzymes activities and proline, total phenol and anthocyanine contents in *Hyssopus officinalis* L. plants under salt stress // *Acta Biol. Hung.* – 2016. – V. 67. – P. 195-204.
- Jing X., Hou P., Lu Y., Deng S., Li N., Zhao R., Sun J., Wang Y., Han Y., Lang T., Ding M., Shen X., Chen S. Overexpression of copper/zinc superoxide dismutase from mangrove *Kandelia candel* in tobacco enhances salinity tolerance by the reduction of reactive oxygen species in chloroplast // *Front. Plant Sci.* – 2015. – V. 6:23.
- Jithesh M.N., Prashanth S.R., Sivaprakash K.R., Parida A.K. Antioxidative response mechanisms in halophytes: their role in stress defense // *J. Genetics.* – 2006. – V. 85. – P. 237-254.
- Joseph B., Jini D., Sujatha S. Insight into the role of exogenous salicylic acid on plants growth under salt environment // *Asian J. Crop Sci.* – 2010. – V. 2. – P. 226-235.
- Kavi Kishor P.B., Sangam S., Amrutha R.N. P., Laxmi S., Naidu K.R., Rao K.R.S.S., Rao S., Reddy K.J., Theriappan P., Sreenivasulu N. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: Its implications in plant growth and abiotic stress tolerance // *Current Sci.* – 2005. – V. 88. – P. 424-438.
- Khan N., Siddiqui M., Mohammad M.H.F., Naeem M. Interactive role of nitric oxide and calcium chloride in enhancing tolerance to salt stress // *Nitric Oxide.* 2012. – V. 27. – P. 210-218.
- Khare T., Kumar V., Kavi Kishor P.B. Na^+ and Cl^- ions show additive effects under NaCl stress on induction of oxidative stress and the responsive antioxidative defense in rice // *Protoplasma.* – 2015. – V. 252. – P. 1149-1165.
- Khlestkina E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // *Cereal Res. Commun.* – 2013. – V. 41. – P. 185-198.
- Khripach V., Zhabinskii V., De Groot A. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century // *Ann. Bot.* – 2000. – V. 86. – P. 441-447.
- Koleška I., Hasanagić D., Maksimović I., Bosančić B., Kukavica B. The role of antioxidative metabolism of tomato leaves in long-term salt-stress response // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* – 2017. – V. 180. – P. 105-112.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. Participation of reactive oxygen species in formation of induced resistances of plants to abiotic stressors // *Handbook on Reactive Oxygen Species (ROS): Formation Mechanisms, Physiological Roles and Common Harmful Effects* / Eds: M. Suzuki, S. Yamamoto. – N.Y.: Nova Science Publishers, 2013. – P. 109-136.
- Kumar N.S, Zhu W., Liang X., Zhang L., Demers A.J., Zimmerman M.C., Simpson M.A., Becker D.F. Proline dehydrogenase is essential for proline protection against hydrogen peroxide-induced cell death // *Free Radical Biol. Med.* – 2012. – V. 53. – P. 1181-1191.
- Kumar V., Shriram V., Kavi Kishor P. B., Jawali N., Shitole M.G. Enhanced proline accumulation and salt stress tolerance of transgenic *indica* rice by over-expressing P5CSF129A gene // *Plant Biotechnol. Rep.* – 2010. – V. 4, Iss. 1. – P. 37-48.
- Kumar V., Khare T., Sharma M., Wani S.H. ROS-Induced signaling and gene expression in crops under salinity stress // *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress* / Eds. M.I.R. Khan, N.A. Khan. – Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2017. – P. 179-184.

- Kumari G.J., Reddy A.M., Naik S.T. S., Kumar G., Prasanthi J., Sriranganayakulu G., Reddy P. C., Chinta S. Jasmonic acid induced changes in protein pattern, antioxidative enzyme activities and peroxidase isozymes in peanut seedlings // *Biol. Plant.* – 2006. – V. 50. – P. 219–226.
- Kuzniak E., Sklodowska M. The effect of Botrytic cinerea infection on the antioxidant proline of mitochondria from tomato leaves // *J. Exp. Bot.* – 2004. – V. 55. – P. 605–612.
- Lai D.W., Mao Y., Zhou H., Li F., Wu M., Zhang J., He Z., Cui W., Xie Y. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K^+ loss in seedlings of *Medicago sativa* // *Plant Sci.* – 2014. – V. 225. – P. 117–129.
- Lázaro J.J., Jiménez A., Camejo D., Iglesias-Baena I., del Carmen Martí M., Lázaro-Payo A. Barranco-Medina S., Sevilla F. Dissecting the integrative antioxidant and redox systems in plant mitochondria. Effect of stress and S-nitrosylation // *Front. Plant Sci.* – 2013. – V. 4:460. Doi: 10.3389/fpls.2013.00460.
- Leshem Y., Seri L., Levine A. Induction of phosphatidylinositol 3-kinase-mediated endocytosis by salt stress leads to intracellular production of reactive oxygen species and salt tolerance // *Plant J.* – 2007. – V. 51. – P. 185–197.
- Li Q.Y., Niu H.B., Yin J., Wang M.B., Shao H.B., Deng D.Z., Chen X.X., Ren J.P., Li Y.C. Protective role of exogenous nitric oxide against oxidative stress induced by salt stress in barley (*Hordeum vulgare*) // *Colloids Surf B Biointerfaces.* – 2008. – V. 65. – P. 220–225.
- Li J.T., Qiu Z.B., Zhang X.W., Wang L.S. Exogenous hydrogen peroxide can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress // *Acta Physiol. Plant.* – 2011. – V. 33. – P. 835–842.
- Li T., Jia K.P., Lian H.L., Yang X., Li L., Yang H.Q. Jasmonic acid enhancement of anthocyanin accumulation is dependent on phytochrome A signaling pathway under far-red light in *Arabidopsis* // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 2014. – V. 454. – P. 78–83.
- Liang X., Zhang L., Natarajan S.K., Becker D.F. Proline mechanisms of stress survival // *Antioxid. Redox Signal.* – 2013. – V. 19. – P. 998–1011.
- Lin Y., Liu Z., Shi Q., Wang X., Wei M., Yang F. Exogenous nitric oxide (NO) increased antioxidant capacity of cucumber hypocotyl and radicle under salt stress // *Sci. Hort.* – 2012a. – V. 142. – P. 118–127.
- Lin A., Wang Y., Tang J., Xue P., Li C., Liu L., Hu B., Yang F., Loake G.J., Chu C. Nitric oxide and protein S-nitrosylation are integral to hydrogen peroxide-induced leaf cell death in rice // *Plant Physiol.* – 2012b. – V. 158. – P. 451–464.
- Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? // *Plant Cell Environ.* – 2013. – V. 36. – P. 1607–1616.
- Liu Y., Wu R., Wan Q., Xie G., Bi Y. Glucose-6-phosphate dehydrogenase plays a pivotal role in nitric oxide-involved defense against oxidative stress under salt stress in red kidney bean roots // *Plant Cell Physiol.* – 2007. – V. 48. – P. 511–522.
- Liu J., Zhu J.K. Proline accumulation and salt-stress-induced gene expression in a salt-hypersensitive mutant of *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 114. – P. 591–596.
- López-Carrión A.I., Castellano R., Rosales M.A., Ruiz J.M., Romero L. Role of nitric oxide under saline stress: implications on proline metabolism // *Biol. Plant.* – 2008. – V. 52. – P. 587–591.
- Ma J., Yuan Y., Ou J. Influencing of salicylic acid on roots of rice plants at NaCl-stress // *J. Wuhan Univ. Natur. Sci. Ed.* – 2006. – V. 52, № 4. – P. 471–474.
- Ma L., Zhang H., Sun L., Jiao Y., Zhang G., Miao C., Hao F. NADPH oxidase AtrbohD and AtrbohF function in ROS-dependent regulation of Na^+/K^+ homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress // *J. Exp. Bot.* – 2012. – V. 63. – P. 305–317.
- Marrs K.A. The functions and regulation of glutathione S-transferases in plants // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1996. – V. 47. – P. 127–158.
- Matysik J., Alia B., Bhalu B., Mohanty P. Molecular mechanism of quenching of reactive oxygen species by proline under stress in plant // *Curr. Sci.* – 2002. – V. 82. – P. 525–532.
- Munns R. Comparative physiology of salt and water stress // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 239–250.
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // *Ann. Rev. Plant Biol.* – 2008. – V. 59. – P. 651–681.
- Mur L.A.J., Mandon J., Persijn S., Cristescu S.M., Moshkov I.E., Novikova G.V., Hall M.A., Harren F.J.M., Hebelstrup K.H., Gupta K.J. Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge // *AoB Plants.* – 2013. – V. 5: pls052. DOI 10.1093/aobpla/pls052
- Neill S.O., Gould K.S. Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? // *Funct. Plant Biol.* – 2003. – V. 30, № 8. – P. 865–873.3
- Noctor G., Mhamdi A., Foyer C.H. The roles of reactive oxygen metabolism in drought: not so cut and dried // *Plant Physiol.* – 2014. – V. 164. – P. 1636–1648.
- Ogawa K., Kanematsu S., Asada K. Intra and extracellular localization of «cytosolic» Cu/Zn-superoxide dismutase in spinach leaf and hypocotyls // *Plant Cell Physiol.* – 1996. – V. 37. – P. 790–799.
- Ogawa K., Kanematsu S., Asada K. Generation of superoxide anion and localisation of Cu/Zn-superoxide dismutase in vascular tissue of spinach hypocotyls:

- their association with lignification // *Plant Cell Physiol.* – 1997. – V. 38. – P. 1118-1126.
- Okuma E., Murakami Y., Shimoishi Y., Tada M., Murata Y.* Effects of exogenous application of proline and betaine on the growth of tobacco cultured cells under saline conditions // *Soil Sci. Plant Nutr.* – 2004. – V. 50. – P. 1301-1305.
- Ozgur R., Uzilday B., Sekmen A.H., Turkan I.* Reactive oxygen species regulation and antioxidant defense in halophytes // *Funct. Plant Biol.* – 2013. – V. 40. – P. 832-847.
- Palma J.M., Huertas E.L., Corpas F.J., Sandalio L.M., Gómez M., Del Río L.A.* Peroxisomal manganese superoxide dismutase: purification and properties of the isozyme from pea leaves // *Physiol. Plant.* – 1998. – V. 104. – P. 720-726.
- Parida A., Das A.B., Das P.* NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures // *J. Plant Biol.* – 2002. – V. 45. – P. 28-36.
- Parida A.K., Das A.B.* Salt tolerance and salinity effects on plants: a review // *Ecotoxicol. Environ. Safety.* – 2005. – V. 60. – P. 324-349.
- Poór P., Laskay G., Tari I.* Role of nitric oxide in salt stress-induced programmed cell death and defense mechanisms // *Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants* / Eds. M.N. Khan et al. – Switzerland: Springer International Publishing, 2015. – P. 193-219.
- Qureshi M.I., Abidin M.Z., Ahmad J., Iqbal M.* Effect of long-term salinity on cellular antioxidants, compatible solute and fatty acid profile of Sweet Annie (*Artemisia annua* L.) // *Phytochemistry.* – 2013. – V. 95. – P. 215-223.
- Rady M.M., Hemida K.A.* Sequenced application of ascorbate-proline-glutathione improves salt tolerance in maize seedlings // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 2016. – V. 133. – P. 252-259.
- Rahman A., Hossain M. S., Mahmud J.A., Nahar K., Hasanuzzaman M., Fujita M.* Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings: regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems // *Physiol Mol. Biol. Plants.* – 2016. – V. 22. – P. 291-306.
- Razavizadeh R., Ehsanpour A.A.* Effects of salt stress on proline content, expression of delta-1-pyrroline-5-carboxylate synthetase, and activities of catalase and ascorbate peroxidase in transgenic tobacco plants // *Biol. Lett.* – 2009. – V. 46 (2). – P. 63-75.
- Rhoads D.M., Umbach A.L., Subbaiah C.C., Siedow J.N.* Mitochondrial reactive oxygen species. Contribution to oxidative stress and interorganellar signaling // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 357-366.
- Romero-Puertas M.C., Corpas F.J., Sandalio L.M., Leterrier M., Rodríguez-Serrano M., Del Río L.A., Palma J.M.* Glutathione reductase from pea leaves: response to abiotic stress and characterization of the peroxisomal isozyme // *New Phytol.* – 2006. – V. 170. – P. 432-452.
- Roveda-Hoyos G., Fonseca-Moreno L.P.* Proteomics: a tool for the study of plant response to abiotic stress // *Agr. Colombiana.* – 2011. – V. 29. – P. 221-230.
- Ruan H., Shen W., Ye M., Xu L.* Protective effects of nitric oxide on salt stress-induced oxidative damage to wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // *Chinese Sci. Bull.* – 2002. – V. 47. – P. 677-681.
- Sagi M., Fluhr R.* Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141. – P. 336-340.
- Sathiyaraj G., Srinivasan S., Kim Y.J., Lee O.R., Balusamy S.D.R., Khorolaragcha A., Yang D.C.* Acclimation of hydrogen peroxide enhances salt tolerance by activating defense-related proteins in *Panax ginseng* CA. Meyer // *Mol. Biol. Rep.* – 2014. – V. 41. – P. 3761-3771.
- Shahid M.A., Pervez M.A., Balal R.M., Mattson N.S., Rashid A., Ahmad R., Ayyub C.M., Abbas T.* Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.) // *Austr. J. Crop Sci.* – 2011. – V. 5. – P. 500-510.
- Shakirova F.M., Sakhabutdinova A.R., Bezrukova M.V., Fatkhutdinova R.A., Fatkhutdinova D.R.* Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity // *Plant Sci.* – 2003. – V. 164. – P. 317-322.
- Shana C., Liang Z.* Jasmonic acid regulates ascorbate and glutathione metabolism in *Agropyron cristatum* leaves under water stress // *Plant Sci.* – 2010. – V. 178. – P. 130-139.
- Sheokand S., Bhankar V., Sawhney V.* Ameliorative effect of exogenous nitric oxide on oxidative metabolism in NaCl treated chickpea plants // *Braz. J. Plant Physiol.* – V. 2010. – V. 22. – P. 81-90.
- Shi Q., Ding F., Wang X., Wei M.* Exogenous nitric oxide protect cucumber roots against oxidative stress induced by salt stress // *Plant Physiol. Biochem.* – 2007. – V. 45. – P. 542-550.
- Simaei M., Khavari-Nejad R.A., Saadatmand S., Bernard F., Fahimi H.* Effects of salicylic acid and nitric oxide on antioxidant capacity and proline accumulation in *Glycine max* L. treated with NaCl salinity // *Afr. J. Agric. Res.* – 2011. – V. 6. – P. 3775-3782.
- Singh D., Roy B.K.* Salt stress affects mitotic activity and modulates antioxidant systems in onion roots // *Braz. J. Bot.* – 2016. – V. 39. P. 67-76.
- Srivastava S.A.K., Srivastava S., Lokhande V.H., D'Souza S.F., Suprasanna P.* Salt stress reveals dif-

- ferential antioxidant and energetics responses in glycophyte (*Brassica juncea* L.) and halophyte (*Sesuvium portulacastrum* L.) // Front. Environ. Sci. – 2015. Doi.org/10.3389/fenvs.2015.00019.
- Štolfa I., Špoljarić Maronić D., Žuna Pfeiffer T., Lončarić Z. Glutathione and related enzymes in response to abiotic stress // Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses / Eds. D.K. Gupta et al. – Springer International Publishing Switzerland, 2016. – P. 183-211.
- Szalai G., Kellos T., Galib G., Kocsy G. Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions // J. Plant Growth Regul. – 2009. – V. 28. – P. 66-80.
- Takemura T., Hanagata N., Dubinsky Z., Karube I. Molecular characterization and response to salt stress of mRNAs encoding cytosolic Cu/Zn superoxide dismutase and catalase from *Bruguiera gymnorhiza* // Trees-Struct. Funct. 2002. – V. 16. – P. 94-99.
- Talaat N.B., Shawky B.T. 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant system in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Acta Physiol. Plant. – 2013. – V. 35. – P. 729-740.
- Taibi K., Taibi F., Abderrahim L.A., Ennajah A., Belkhdja M., Mulet J.M. Effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation and antioxidant defence systems in *Phaseolus vulgaris* L. // South Afr. J. Bot. – 2016. – V. 105. – P. 306-312.
- Tognolli M., Penel C., Greppin H., Simon P. Analysis and expression of the class III peroxidase large gene family in *Arabidopsis thaliana* // Gene. – 2003. – V. 288. – P. 129-138.
- Uchida A., Jagendorf A.T., Hibino T., Takabe T., Takabe T. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice // Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 515-523.
- Vighi I.L., Benitez L.C., Amaral M.N., Moraes G.P., Auler P.A., Rodrigues G.S., Deuner S., Maia L.C., Braga E.J.B. Functional characterization of the antioxidant enzymes in rice plants exposed to salinity stress // Biol. Plant. 2017. – V. 61. – P. 540-550.
- Vijayalakshmi T., Vijayakumar A.S., Kiranmai K., Nareshkumar A., Sudhakar C. Salt stress induced modulations in growth, compatible solutes and antioxidant enzymes response in two cultivars of safflower (*Carthamus tinctorius* L. cultivar TSF1 and cultivar SM) differing in salt tolerance // Amer. J. Plant Sci. – 2016. – V. 7. – P. 1802-1819.
- Wang F.Z., Wang Q.B., Kwon S.Y., Kwak S.S., Su W.A. Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase // J. Plant Physiol. – 2005. – V. 162. – P. 465-472.
- Wang H., Feng T., Peng X., Yan M., Tang X. Up-regulation of chloroplastic antioxidant capacity is involved in alleviation of nickel toxicity of *Zea mays* L. by exogenous salicylic acid // Ecotoxicol. Environ. Saf. – 2009. – V. 72. – P. 1354-1362.
- Wang Y., Li L., Cui W., Xu S., Shen W., Wang R. Hydrogen sulfide enhances alfalfa (*Medicago sativa*) tolerance against salinity during seed germination by nitric oxide pathway // Plant Soil. – 2012. – V. 351. – P. 107-119.
- Wang L.J., Li S.H. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca²⁺ homeostasis and antioxidant systems in young grape plants // Plant Sci. – 2006. – V. 170. – P. 685-694.
- Waskiewicz A., Gladysz O., Szentner K., Golinski P. Role of glutathione in abiotic stress tolerance // Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling / Ed. P. Ahmad. – Academic Press is an imprint of Elsevier, 2014. – P. 149-181.
- Wendehenne D., Durner J., Chen Z., Klessig D.F. Benzothiadiazole, an inducer of plant defenses, inhibits catalase and ascorbate peroxidase // Phytochemistry. – 1998. – V. 47. – P. 651-657.
- Wendel A. Enzymes acting against reactive oxygen // Enzymes – Tools and Target. – Basel: Karger, 1988. – P. 161-167.
- Widodo J.H.P., Newbiggin E., Tester M., Schraudner M., Langebartels C. Metabolic responses to salt stress of barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars // J. Exp. Bot. – 2009. – V. 60. – P. 4089-4103.
- Willekens H., Chamnongpol S., Davey M., Schraudner M., Langebartels C., Van Montagu M., Inzé D., Van Camp W. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defense in C₃ plants // EMBO J. – 1997. – V. 16. – P. 4806-4816.
- Winkel B.S.J. The biosynthesis of flavonoids // The Science of Flavonoids / Ed. P.E. Grotewold. – N.Y.: Springer, 2008. – P. 71-95.
- Wu X, Zhu W, Zhang H, Ding H, Zhang H.J. Exogenous nitric oxide protects against salt-induced oxidative stress in the leaves from two genotypes of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) // Acta Physiol. Plant. – 2011. – V. 33. P. 1199-1209.
- Xin Z., Browse J. Eskimo1 mutants of *Arabidopsis* are constitutively freezing-tolerant // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1998. – V. 95. – P. 7799-7804.
- Xu J., Yin H., Yang L., Xie Z, Liu X. Differential salt tolerance in seedlings derived from dimorphic seeds of *Atriplex centralasiatica*: from physiology to molecular analysis // Planta. – 2011. – V. 233. – P. 859-871.
- Yang Y., Yang F., Li X., Shi R., Lu J. Signal regulation of proline metabolism in callus of the halophyte *Nitraria tangutorum* Bobr. grown under salinity stress // Plant Cell Tiss. Org. Cult. – 2013. – V. 112. – P. 33-42.
- Yang T., Poovaiah B.W. Hydrogen peroxide homeostasis: activation of plant catalase by calci-

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ

- um/calmodulin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2002. – V. 99. – P. 4097-4102.
- Yasar F., Uzal O., Yasar O. Antioxidant enzyme activities and lipidperoxidation amount of pea varieties (*Pisum sativum* sp. *arvense* L.) under salt stress // Fresenius Environ. Bull. – 2016. – V. 25. – P. 37-42.
- Zechmann B., Mauch F., Muller M. Subcellular immunocytochemical analysis detects the highest concentrations of glutathione in mitochondria and not in plastids // J. Exp. Bot. – 2008. – V. 59. – P. 4017-4027.
- Zelinova V., Mistrík I., Pavlovkin J., Tamas L. Glutathione peroxidase expression and activity in barley root tip after short-term treatment with cadmiumhydrogen peroxide and t-butyl hydroperoxide // Protoplasma. – 2013. – V. 250. – P. 1057-1065.
- Zeng H. Tang Qi, Hua X. Arabidopsis brassinosteroid mutants *det2-1* and *bin2-1* display altered salt tolerance // J. Plant Growth Regul. – 2010. – V. 29. – P. 44-52.
- Zeng C.L., Liu L., Wang B.R., Wu X.M., Zhou Y. Physiological effects of exogenous nitric oxide on *Brassica juncea* seedlings under NaCl stress // Biol. Plant. – 2011. – V. 55. – P. 345-348.
- Zhao M.G., Tian Q.Y., Zhang W.H. Nitric oxide synthase-dependent nitric oxide production is associated with salt tolerance in *Arabidopsis* // Plant Physiol. – 2007. – V. 144. – P. 206-217.
- Zhao M.L., Wang J.N., Shan W., Fan J.G., Kuang J.F., Wu K.Q., Li X.P., Chen W.X., He F.Y., Chen J.Y., Lu W.J. I Induction of jasmonate signalling regulators MaMYC2s and their physical interactions with MaICE1 in methyl jasmonate-induced chilling tolerance in banana fruit // Plant Cell Environ. – 2013. – V. 36. – P. 30-51.
- Zhao X., Wei P., Liu Z., Yu B., Shi H. Soybean Na⁺/H⁺ antiporter GmsSOS1 enhances antioxidant enzyme activity and reduces Na⁺ accumulation in Arabidopsis and yeast cells under salt stress // Acta Physiol. Plant. – 2017. – V. 39:19.
- Zheng C, Jiang D, Liu F., Dai T., Liu W., Jing Q., Cao W. Exogenous nitric oxide improves seed germination in wheat against mitochondrial oxidative damage induced by high salinity // Environ. Exp. Bot. – 2009. – V. 67. – P. 222-227.
- Zhifang G., Loescher W.H. Expression of a celery mannose 6-phosphate reductase in *Arabidopsis thaliana* enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimmer // Plant Cell Environ. – 2003. – V. 26. – P. 275-283.

Поступила в редакцию
30.09.2017 г.

FUNCTIONING OF PLANTS ANTIOXIDATIVE SYSTEM UNDER SALT STRESS

Yu. E. Kolupae^{1,2}, Yu. V. Karpets¹, T. O. Yastreb¹

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

E-mail: plant_biology@ukr.net

² V.N. Karazin Kharkiv National University
(Kharkiv, Ukraine)

The role of antioxidative system in plants adaptation against salt stress is discussed. The causes of secondary oxidative stress at influence of salinity on plants are considered. The contribution of various enzymatic and non-enzymatic antioxidants to plants defense against the negative consequences of salt stress is analysed. The considerable attention is paid to the proline as to the multifunctional protective compound performing osmoprotective and antioxidative functions at the same time. Possible mechanisms of functional interaction of constituents of plants protective systems are discussed. Data on the role of phytohormones and components of cellular signalling are provided in the induction of antioxidative system.

Key words: salt stress, reactive oxygen species, secondary oxidative stress, antioxidant enzymes, osmolytes, salt resistance induction

**ФУНКЦІОНУВАННЯ АНТИОКСИДАНТНОЇ СИСТЕМИ РОСЛИН
ЗА СОЛЬОВОГО СТРЕСУ**

Ю. Є. Колупаєв^{1, 2}, Ю. В. Карпець¹, Т. О. Ястреб¹

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

E-mail: plant_biology@ukr.net

²*Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна
(Харків, Україна)*

Обговорено роль антиоксидантної системи в адаптації рослин до сольового стресу. Розглянуто причини виникнення вторинного окиснювального стресу за дії засолення на рослини. Проаналізовано внесок різних ферментативних і неензиматичних антиоксидантів у захист рослин від негативних наслідків сольового стресу. Значну увагу приділено проліну як поліфункціональній захисній сполуці, що виконує одночасно осмопротекторні і антиоксидантні функції. Обговорено можливі механізми функціональної взаємодії складових протекторних систем рослин. Наведено відомості про роль фітогормонів і компонентів клітинного сигналіngu в індукуванні антиоксидантної системи.

Ключові слова: *сольовий стрес, активні форми кисню, вторинний окиснювальний стрес, антиоксидантні ферменти, осмоліти, індукування солестійкості*