Оригинальная статья / Original article УДК 581.19:546

DOI: https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-2-274-283

Влияние салицилата натрия на физиолого-биохимические показатели проростков пшеницы при действии тяжелых металлов

© Г.А. Абилова

Дагестанский государственный университет, г. Махачкала, Российская Федерация

Резюме: Целью настоящей работы являлось изучение влияния сульфата кадмия и сульфата цинка на рост и развитие растений пшеницы мягкой (Triticum aestivum L.) сорта Москвич. Для определения физиолого-биохимических показателей проростков и возможности регулирования их устойчивостью к действию стрессового фактора проводилась предпосевная обработка семян салицилатом натрия (CNa). Семена пшеницы проращивали в растворе 0,1 мМ CNa в течение 3 суток при температуре 21-23 °C, 16-часовом световом дне (освещеннось - 3000 лк). На 4-е сутки проростки переносили в пластиковые контейнеры, где они продолжали расти в климатической камере с периодическим поливом растворами солей $CdSO_4$ и $ZnSO_4$ концентрацией 10^6-10^3 М. На 7-е сутки эксперимента у проростков измеряли длину и сырую массу корневой системы и побегов, активность перекисного окисления липидов (ПОЛ) и фермента супероксиддисмутазы (СОД) в клетках листьев, а также содержание пролина в листьях и корнях проростков пшеницы. Установлено, что для выявления различий в действии ионов кадмия и цинка на растения пшеницы использования только биометрических показателей недостаточно. В наших исследованиях показателем развития окислительного стресса в клетках проростков пшеницы под действием CdSO4 и ZnSO4 служило определение активности ПОЛ и содержание пролина. При одних и тех же концентрациях солей только CdSO₄ способствовал усилению активности ПОЛ и образованию пролина, что могло быть сигналом для запуска защитных реакций клетки. Низкая активность СОД в этих условиях – это, возможно, результат того, что именно пролин уменьшает образование активных форм кислорода либо путем обрыва каскада свободно-радикальных реакций, либо ингибированием фермента $CdSO_4$. Соль $ZnSO_4$ – менее токсична, так как в диапазоне тех же концентраций не вызывает увеличения содержания продуктов ПОЛ и пролина. Действие СNa на эти показатели зависело от природы тяжелого металла и интенсивности его действия и производило как про-, так и антиоксидантное действие, провоцируя окислительный стресс или защищая от него.

Ключевые слова: салицилат натрия, перекисное окисление липидов, пролин, супероксиддисмутаза, тяжелые металлы

Информация о статье: Дата поступления 24 ноября 2019 г.; дата принятия к печати 29 мая 2020 г.; дата онлайн-размещения 30 июня 2020 г.

Для цитирования: Абилова Г.А. Влияние салицилата натрия на физиолого-биохимические показатели проростков пшеницы при действии тяжелых металлов. Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2020. Т. 10. N 2. C. 274–283. https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-2-274-283

Effect of sodium salicylate treatment on physiological and biochemical parameters of wheat seedlings under the influence of heavy metals

Gulyara A. Abilova

Dagestan State University, Makhachkala, Russian Federation

Abstract: The objective of this work was to study the effect of cadmium sulfate and zinc sulfate on the growth and development of common wheat plants (Triticum aestivum L.) of the Moskvich variety. In order to determine the physiological and biochemical parameters of seedlings and the possibility of regulating their resistance to the stress factor, preplanting treatment of seeds with sodium salicylate (CNa) was carried out. Wheat seeds had been germinating in a solution of 0.1 mM CNa for 3 days at a temperature of 21–23 °C and under a 16-hour daily illumination of 3000 lux illuminance. On the 4th day, the seedlings were transferred to plastic containers, where they continued to grow in a climatic chamber under periodic irrigation with solutions of CdSO₄ and ZnSO₄ salts with a concentration of 10⁶-10³ M. On the 7th day of the experiment, the length and fresh weight of the root system and shoots of the seedlings were measured, alongside with the lipid peroxidation (LPO) activity and the enzyme activity superoxide dismutase (SOD) in the cells of the leaves, as well as the content of proline in the leaves and roots of wheat seedlings. It has been found that for establishing the differences in the effect of cadmium and zinc ions on wheat plants using only biometric indicators is not sufficient. In our studies, the determination of LPO activity and proline content served as an indicator of the development of oxidative stress in the cells of wheat seedlings under the influence of CdSO4 and ZnSO4. At the same salt concentrations, only CdSO₄ contributed to increased LPO activity and the formation of proline, which could be a signal for triggering the protective reactions of the cell. The low SOD activity under these conditions is probably resulting from the fact that it is proline that reduces the formation of reactive oxygen species either by terminating the cascade of free radical reactions or by inhibiting the CdSO₄ enzyme. ZnSO₄ salt is less toxic, since in the same range of concentrations it does not cause an increase in the content of LPO and proline products. The influence of CNa on these parameters depended on the nature of the heavy metal and the strength of its action, and produced both pro- and antioxidant effects, both provoking oxidative stress or protecting against it.

Keywords: sodium salicylate, lipid peroxidation, proline, superoxide dismutase, heavy metals

Information about the article: Received November 24, 2019; accepted for publication May 29, 2020; available online June 30, 2020.

For citation: Abilova GA. Effect of sodium salicylate treatment on physiological and biochemical parameters of wheat seedlings under the influence of heavy metals. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya* = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 2020;10(2):274–283. (In Russian) https://doi.org/10.21285/2227-2925-2020-10-2-274-283

ВВЕДЕНИЕ

Цинк и кадмий относят к одной группе химических элементов - тяжелым металлам (ТМ). Общим для этих двух элементов является то, что большие дозы цинка и кадмия оказывают токсическое действие на растения, вызывая образование избыточного количества активных форм кислорода (АФК). Но если цинк является микроэлементом и в качестве компонента ряда ферментных систем участвует в клеточном дыхании, фотосинтезе, регулирует такие процессы, как жаро-, засухо- и солеустойчивость, усиливает рост корневой системы [1], то кадмий негативно влияет на растения даже в относительно невысоких концентрациях [2, 3]. Показано, что повышение содержания кадмия вызывает снижение транспирации, нарушает работу световой и темновой фаз фотосинтеза, уменьшает содержание воды в листьях [4, 5]. В организме растений АФК выполняют двоякую функцию: с одной стороны, они инициируют в клетках окислительный стресс, а с другой – действуют в качестве сигнальных молекул, запускающих активацию адаптивных механизмов, повышающих устойчивость растений к стрессовому фактору. В роли индуктора защитных реакций на действие абиотических факторов, в том числе и ТМ, участвует салициловая кислота – фенольное соединение со свойствами фитогормона [6–8].

В связи с этим целью настоящей работы было сравнительное изучение влияния сульфата кадмия и сульфата цинка в широком диапазоне концентраций (начиная от минимальных и заканчивая критическими для роста и развития растений пшеницы) на физиологобиохимические показатели проростков (интенперекисного окисления сивность (ПОЛ), содержание пролина, активность супероксиддисмутазы (СОД), рост корневой системы и побега) и возможности регулирования их устойчивостью к действию стрессового фактора путем предпосевной обработки семян растворимой формой салициловой кислоты салицилатом натрия (CNa).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Опыты проводили с 7-суточными проростками пшеницы мягкой (*Triticum aestivum L.*) сорта Москвич. Семена проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри в растворе 0,1 мМ СNа в течение 3 суток при температуре 21–23 °C, 16-часовом световом дне (освещенность – 3000 лк). Контролем служили семена, проращиваемые при поливе дистиллирован-

Абилова Г.А. Влияние салицилата натрия на физиолого-биохимические показатели ... Abilova G.A. Effect of sodium salicylate treatment on physiological and biochemical parameters ...

ной водой. На 4-е сутки проростки переносили в пластиковые контейнеры, где они продолжали расти в климатической камере с периодическим поливом дистиллированной водой (контроль) и растворами солей $CdSO_4$ и $ZnSO_4$ концентрацией $10^{-6}-10^{-3}$ М. На 7-е сутки эксперимента действие $CdSO_4$ и $ZnSO_4$ на проростки пшеницы оценивали по длине и сырой массе корневой системы и побегов, по активности ПОЛ и фермента COД в листьях, содержанию пролина в листьях и корнях.

Об интенсивности ПОЛ судили по содержанию вторичного продукта ПОЛ – малонового диальдегида (МДА), который в кислой среде и при высокой температуре образует окрашенный комплекс с тиобарбитуровой кислотой с максимумом поглощения при 532 нм [9]. Экстракцию и определение свободного пролина осуществляли нингидриновым методом [10]. Определение активности СОД проводили по методу, основанному на способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия [11]. Для изучения влияния CdSO₄ и ZnSO₄ на ростовые процессы в каждой из групп измеряли длину и сырую массу побега и корневой системы. В таблицах и рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки по трем независимым опытам. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента при 5%-м уровне значимости.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты опытов по влиянию солей ТМ на рост и накопление биомассы проростков пшеницы мягкой сорта Москвич представлены в табл.1 и 2. Было установлено, что $CdSO_4$ не влиял на рост растений, за исключением корневой системы, где линейные размеры главного корня при концентрации соли $10^{-6}-10^{-5}$ М были достоверно выше контрольных значений (см. табл. 1). Концентрация $CdSO_4$ 10^{-4} М и в большей степени 10^{-3} М оказали токсическое действие на растения пшеницы, что проявлялось в подавлении роста и накоплении биомассы [12, 13].

При добавлении в среду выращивания $ZnSO_4$ динамика изменений изучаемых параметров роста побега и корня отличалась. Если при всех концентрациях $ZnSO_4$ не влиял на длину и массу побега, то по мере увеличения концентрации соли с 10^{-6} М до 10^{-3} М линейные размеры и масса корневой системы монотонно уменьшались на 17 и 50 % соответственно.

Таблица 1 Влияние CdSO₄ на ростовые показатели 7-дневных проростков пшеницы, выросших из семян, обработанных растворами CNa (0,1 мМ) Тable 1

Effect of CdSO₄ on the growth rates of 7-day-old wheat seedlings grown from seeds treated with CNa solutions (0.1 mM)

16	Maco	Масса, мг		Длина, мм	
Концентрация	без CNa	0,1 мМ СNа	без СNа	0,1 мМ СNа	
CdSO ₄ ,M		Побеа	•		
Дистиллированная вода	79±3,1	80±1,9	152±2,5	159±1,9	
10 ⁻⁶	88±3,0	96±2,3**	159±3,0	173±2,3*,**	
10 ⁻⁵	81±3,3	86±4,1	158±3,3	167±4,1*	
10 ⁻⁴	66±3,3*	63±2,4**	137±3,3*	141±2,4*	
10 ⁻³	58±2,4*	67±1,2* [,] **	125±2,4*	121±1,2*	
	Корень				
Дистиллированная вода	48±3,7	57±3,8	137±2,7	148±3,0**	
10 ⁻⁶	50±3,2	60±3,7	152±4,5*	151±4,4	
10 ⁻⁵	56±2,5	60±2,5	152±2,7*	161±3,7*	
10 ⁻⁴	51±2,2	51±1,7	102±5,0*	120±3,9*,**	
10 ⁻³	24±2,8*	29±0,8*	71±2,0*	59±1,9* [,] **	

Примечание к табл. 1–4 и к рис.1–4. Представлены данные – среднее арифметическое опытов с их стандартными ошибками;

Comments to tables 1-4 and to figures 1-4:

The data presented are the arithmetic mean of experiments with their standard errors;

^{* –} статистически достоверные различия при $P \le 0.05$ по сравнению с исходным уровнем;

^{** –} статистически достоверные различия при P ≤ 0.05 по сравнению с той же серией опытов, но после обработки 0,1 мМ CNa.

^{*-} statistically significant differences at P ≤ 0.05 compared with the initial level;

^{** -} statistically significant differences at P ≤ 0.05 compared with the same series of experiments, but after treatment with 0.1 mM CNa.

Таблица 2

Влияние ZnSO₄ на ростовые показатели 7-дневных проростков пшеницы, выросших из семян, обработанных растворами CNa (0,1 мM)

Table 2

Effect of ZnSO₄ on the growth rates of 7-day-old wheat seedlings grown from seeds treated with CNa solutions (0.1 mM)

Колион троима	Масса, мг		Длина, мм		
Концентрация	без СNа	0,1 мМ CNa	без СNа	0,1 мМ СNа	
ZnSO ₄ (M)	Побег				
Дистиллированная вода	79±3,1	80±1,9	152±2,5	159±2,9	
10 ⁻⁶	81±1,8	80±1,6	156±2,2	158±1,6	
10 ⁻⁵	81±2,0	79±1,8	155±2,4	158±1,5	
10 ⁻⁴	77±1,5	76±1,7	152±2,0	155±2,2	
10 ⁻³	78±1,6	77±1,6	150±1,9	145±1,4*	
	Корень				
Дистиллированная вода	48±3,7	57±3,8	137±2,7	148±3,0**	
10 ⁻⁶	40±1,4	44±1,2	139±2,9	150±2,4**	
10 ⁻⁵	42±1,1	41±1,4	130±2,1	135±2,7*	
10 ⁻⁴	43±1,2	48±1,5	92±1,6*	101±2,8*,**	
10 ⁻³	24±0,8*	26±1,1*	44±1,6*	47±1,8*	

Таким образом, результаты, полученные относительно различной ответной реакции побегов и корней на действие ионов кадмия и цинка, подтверждают имеющиеся литературные данные о большей токсичности кадмия по сравнению с цинком. Также показано, что зависимость доза-эффект для CdSO₄, но не для ZnSO₄, носит немонотонный характер, когда низкие концентрации соли стимулируют, а высокие – подавляют рост и накопление биомассы проростков.

Растения пшеницы, обработанные CNa и далее подвергнутые действию солей TM, слабо, но реагировали на $CdSO_4$ и $ZnSO_4$ (см. табл. 1, 2). В присутствии $CdSO_4$ CNa оказывал протекторное действие в концентрации 10^{-3} М на массу побегов и при концентрации 10^{-4} М — на длину корней, способствуя росту и накоплению биомассы проростков в большей степени, чем при действии только $CdSO_4$. В случае $ZnSO_4$ CNa оказывал протекторное действие только при концентрации 10^{-4} М, стимулируя рост корневой системы проростков.

Известно, что в основе стрессорных реакций растений при действии ТМ лежит возникновение окислительного стресса. В качестве индикаторного показателя его развития в клетках растений используют определение активности ПОЛ.

При действии на растения $CdSO_4$ в концентрации 10^{-6} – 10^{-3} М уровень МДА в листьях растений увеличивался в 1,1–1,2 раза, достигая максимального и достоверного значения по сравнению с контролем при концентрации соли 10^{-3} М (рис. 1). В случае $ZnSO_4$ все дозы металла не влияли на интенсивность ПОЛ, содержание МДА колебалось вокруг контрольных значений (рис. 2). Обнаруженные различия в

активности ПОЛ при действии солей кадмия и цинка в возрастающих концентрациях также подтверждают многочисленные литературные данные о большей токсичности кадмия по сравнению с цинком [14].

Обработка CNa не повлияла на уровень ПОЛ в листьях контрольных растений, но изменила его после обработки солями TM. В случае действия низких концентраций CdSO₄ наблюдалось достоверное снижение содержания МДA по сравнению с той же серией опытов, но без обработки CNa. В присутствии 10^{-3} M CdSO₄ CNa способствовал еще большему усилению ПОЛ.

Совместное действие CNa и ZnSO₄ не влияло на процессы ПОЛ, за исключением концентрации ZnSO₄ 10⁻³ M, когда присутствие CNa способствовало значительному и достоверному снижению на 25 % содержания МДА в листьях пшеницы по сравнению со значениями, полученными только при действии ZnSO₄, и на 22 % по сравнению с теми, где проростки подвергались действию только CNa.

Активация ПОЛ может служить сигналом для запуска защитных реакций клетки. Одной из неспецифических реакций в ответ на действие неблагоприятных факторов, в том числе и ТМ, является повышение содержания свободного пролина — вещества, обладающего полифункциональным действием: пролин отвечает за антиоксидантные, осмопротекторные, шаперонные, сигнально-регуляторные и другие функции [15, 16].

Результаты исследования влияния кадмия и цинка на содержание свободного пролина в листьях проростков пшеницы представлены в табл. 3 и 4. Стресс-зависимую аккумуляцию пролина оценивали после 4 суток выращива-

ния растений в присутствии $CdSO_4$ и $ZnSO_4$. Начиная с концентрации $CdSO_4$ 10^{-5} М происходило увеличение эндогенного пролина, которое было тем более значительным, чем выше была концентрация кадмия в среде выра-

щивания. Максимальное содержание пролина наблюдалось при концентрации соли 10⁻³ М: в листьях и корнях оно было выше контрольных значений соответственно в 2,6 и 3,9 раза.

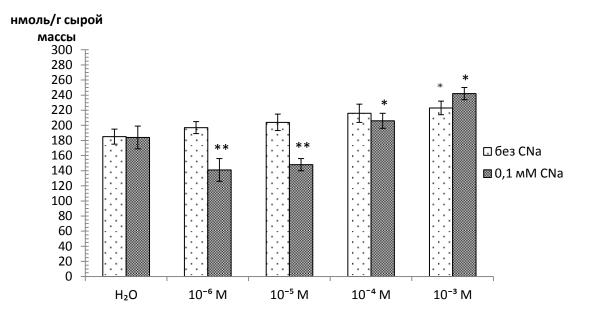


Рис. 1. Влияние CdSO₄ на активность ПОЛ в листьях 7-дневных проростков пшеницы после 3-дневной экспозиции семян в растворе CNa (0,1 мM)

Fig. 1. Effect of CdSO₄ on activity of lipid peroxidation in leaves of 7-day-old wheat seedlings after 3 days exposure of seeds in CNa solution (0.1 mM)

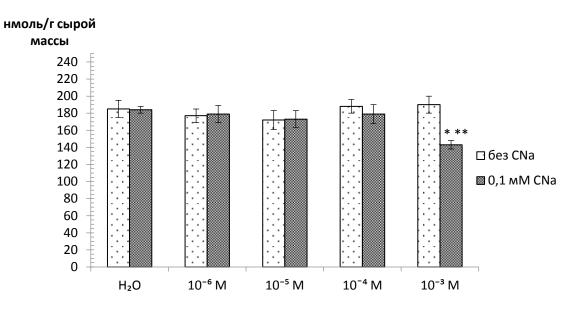


Рис. 2. Влияние ZnSO₄ на активность ПОЛ в листьях 7-дневных проростков пшеницы после 3-дневной экспозиции семян в растворе CNa (0,1 мM)

Fig. 2. Effect of ZnSO₄ on activity of lipid peroxidation in leaves of 7-day-old wheat seedlings after 3 days exposure of seeds in CNa solution (0.1 mM)

Табпица 3

Влияние CdSO₄ на содержание пролина (мкМ/г сырой массы) в листьях и корнях 7-дневных проростков пшеницы после 3-дневной экспозиции семян в растворе CNa (0,1 мМ)

Table 3

Effect of CdSO₄ on the proline content (μM / g wet weight) in the leaves and roots of 7-day-old wheat seedlings after 3-day exposure of seeds in CNa solution (0.1 mM)

Концентрация CdSO ₄ (M)	Листья		Корни	
	без CNa	0,1 мМ СNа	без CNa	0,1 мМ СNа
Дистиллированная вода	1,46±0,05	1,43±0,05	1,39±0,08	1,49±0,06
10 ⁻⁶	1,50±0,10	1,30±0,07	1,61±0,04*	1,43±0,06
10 ⁻⁵	1,69±0,04*	1,59±0,06	1,98±0,06*	1,30±0,16
10 ⁻⁴	2,73±0,06*	6,22±1,65* ^{,**}	2,52±0,02*	5,00±0,34* ^{,**}
10 ⁻³	3,78±0,21*	7,04±0,14* [,] **	5,36±0,46*	7,44±0,25* [,] **

Таблица 4 Влияние ZnSO₄ на содержание пролина (мкМ/г сырой массы) в листьях и корнях 7-дневных проростков пшеницы после 3-дневной экспозиции семян в растворе CNa (0,1 мМ)

Table 4
Effect of ZnSO₄ on the proline content (μM / g wet weight) in the leaves and roots of 7-day-old wheat seedlings after 3-day exposure of seeds in CNa solution (0.1 mM)

Концентрация ZnSO ₄ (M)	Листья		Корни	
	без СПа	0,1 мМ СNа	без CNa	0,1 мМ СNа
Дистиллированная вода	1,46±0,05	1,43±0,05	1,39±0,08	1,49±0,06
10 ⁻⁶	1,46±0,03	1,24±0,05*,**	1,34±0,10	1,24±0,01**
10 ⁻⁵	1,30±0,03*	1,25±0,04	1,51±0,16	1,25±0,16
10 ⁻⁴	1,35±0,03	1,34±0,04	1,52±0,07	1,19±0,03* [,] **
10 ⁻³	1,34±0,04	1,24±0,04*,**	2,40±0,20*	1,57±0,15**

Изменение содержания пролина в листьях проростков при действии $ZnSO_4$ коррелировало с изменениями содержания МДА, когда с увеличением концентрации соли содержание аминокислоты снижалось, но не достигало достоверного уровня различий. Напротив, в клетках корневой системы с увеличением концентрации соли увеличивалось и содержание пролина, которое при концентрации $ZnSO_4$ 10^{-3} М было в 1,7 раза выше контрольного значения.

Обнаруженные различия в содержании пролина в присутствии CNa зависели от природы металла и его концентрации. Так, при концентрациях CdSO₄ 10⁻⁵ М и ниже CNa способствовал уменьшению аккумулирования пролина, а при концентрациях 10⁻⁴ М и выше – вызывал прооксидантный эффект, способствуя еще большему образованию аминокислоты по сравнению с действием только CdSO₄.

CNа в растениях, подвергнутых действию $ZnSO_4$, напротив, оказывал влияние как антиоксидант при всех концентрациях соли, снижая образование пролина в листьях и корнях пшеницы.

Важную роль в защите клеток растений от АФК играет фермент СОД. Согласно литературным данным, салициловая кислота обеспечивает формирование адаптивных реакций растений путем изменения активности ряда ферментов, в том числе СОД, превращающего супероксидный анион-радикал в стабильную АФК-форму — пероксид водорода, который, в свою очередь, осуществляет передачу стрессового сигнала в геном клетки [17–19].

Полученные данные показывают, что различий в интенсивности работы фермента между опытными и контрольными вариантами при действии $CdSO_4$ обнаружено не было (рис. 3). В присутствии же $ZnSO_4$ наблюдалась иная картина (рис. 4), когда с увеличением концентрации соли активность COД увеличивалась, а при концентрации $ZnSO_4$ $10^{-3}M$ она была наибольшей (в 1,6 раза выше контрольных значений).

По-видимому, в случае действия CdSO₄ причиной снижения активности СОД может быть нейтрализация пролином избыточного количества супероксидного радикала, являющегося индуктором фермента, или высокая чувствительность цитозольной изоформы Cu,Zn-COД к действию кадмия, но не цинка.

CNа в опытах с $CdSO_4$ повышал активность COД тем больше, чем выше была концентрация соли, и, напротив, в случае с $ZnSO_4$ активность COД снижалась до уровня контроля.

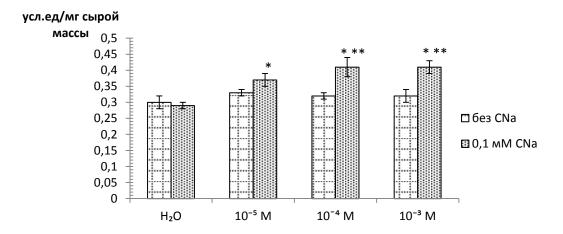


Рис. 3. Влияние CdSO₄ на активность СОД (усл. ед/мг сырой массы) в листьях пшеницы, выросших из семян, обработанных раствором CNa (0,1 мM)

Fig. 3. Effect of CdSO₄ on SOD activity (conventional units / mg wet weight) in wheat leaves grown from seeds treated with CNa solution (0.1 mM)

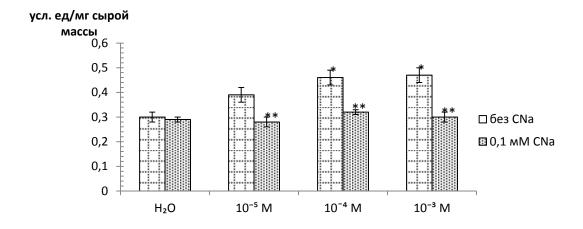


Рис. 4. Влияние ZnSO₄ на активность СОД (усл.ед/мг сырой массы) в листьях пшеницы, выросших из семян, обработанных раствором CNa (0,1мM)

Fig. 4. Effect of ZnSO₄ on SOD activity (conventional units / mg wet weight) in wheat leaves grown from seeds treated with a CNa solution (0.1 mM)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили установить, что растения пшеницы сорта Москвич положительно реагировали на присутствие в среде выращивания соли $CdSO_4$ в концентрациях 10^{-6} – 10^{-4} М. Более высокие концентрации $CdSO_4$ и $ZnSO_4$ ингибировали рост побегов и особенно корней. Поэтому для выявления различий в действии ионов Cd^{2+} и Zn^{2+} использовать только биометрические показатели проростков пшеницы недостаточно.

Исходя из данных, полученных по изуче-

нию активности ПОЛ, СОД и содержания пролина, можно сделать вывод о том, что кадмий является более токсичным металлом, присутствие которого в среде выращивания стимулирует процессы ПОЛ. Высокое содержание пролина и низкая активность СОД при действии CdSO₄ свидетельствуют о том, что именно пролин путем обрыва каскада свободнорадикальных реакций, запускаемых супероксид-радикалом, пероксид-радикалом или гидроксил-радикалом, уменьшает содержание АФК [20]. Низкий уровень активности СОД в

этих условиях может быть обусловлен ингибированием фермента $CdSO_4$.

ZnSO₄ – соль менее токсичного металла, в диапазоне концентраций 10^{-6} – 10^{-3} М не вызывает стресса у растений, о чем свидетельствует низкое содержание продуктов ПОЛ и пролина в листьях пшеницы. Увеличение активности СОД может быть обусловлено активированием фермента ионами цинка цитозольной изоформы СОД – CuZn-COД.

Предпосевная обработка пшеницы раствором CNa и последующее действие TM приводило к изменению существующего в оптимальных условиях внутриклеточного баланса между скоростью образования и разрушения АФК. CNa в зависимости от природы TM и интенсивности его действия производил про- или антиоксидантное действие, провоцируя окислительный стресс или защищая от него.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- **1.** Krämer U. Meta I hyperaccumulation in plants // Annual Review of Plant Biology. 2010. Vol. 61. P. 517–534. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112156
- 2. Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения: монография. Петрозаводск: Изд-во Института биологии Карельского научного центра РАН, 2014. 194 с.
- **3.** Baker A.J.M., Walker P.L. Physiological responses of plants to heavy metals and the quantification of tolerance and toxicity // Chemical Speciation & Bioavailability. 1989. Vol. 1. Issue 1. P. 7–17. https://doi.org/10.1080/09542299.1989.1 1083102
- **4.** Макарова Е.А., Солдатов С.А. Действие тяжелых металлов на рост и развитие растений люцерны (*Medicago varia* Т. Martyn) // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2012. N 29. C. 62–68.
- **5.** Maksymiek W. Signaling responses in plants to heavy metal stress // Acta Physiologiae Plantarum. 2007. Vol. 29. P. 177–198. https://doi.org/10/1007/s11738-007-0036-3
- **6.** Chao Y.-Y., Chen C.-Y., Huang W.-D., Kao C.H. Salicylic acid-mediated hydrogen peroxide accumulation and protection against Cd toxicity in rice leaves // Plant and Soil. 2010;329(1):327–337. https://doi.org/10.1007/s11104-009-0161-4
- 7. Фенько А.А., Репкина Н.С, Таланова В.В. Влияние салициловой кислоты на холодоустойчивость проростков огурца // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. N 11. C. 26–34. https://doi.org/10.17076/eb188
- 8. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Стресспротекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов // Физиология и биохимия культурных растений. 2013. Т. 45. N 2. C. 113–126.
- **9.** Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. 1. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Archives of Biochemistry and Biophysics. 1968. Vol. 125. Issue 1. P. 189–198. http://dx.doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1
- **10.** Bates L.S. Rapid determination of free proline for stress studies // Plant Soil. 1973. Vol.

- 39. P. 205–207. https://doi.org/10.1007/BF00018
- **11.** Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutase. 1. Occurrence in higher plants // Plant Physiology. 1977. Vol. 59. Issue 2. P. 309–314.
- **12.** Ерофеева Е.А., Наумова М.М. Влияние сульфата кадмия в широком диапазоне концентраций на физиолого-биохимические показатели проростков пшеницы // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. 2010. N 2-2. C. 508–512.
- **13.** Алыбаева Р.А. Устойчивость генотипов пшеницы к тяжелым металлам // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. 2009. N 99. C. 56–60.
- **14.** Михайлова И.Д., Лукаткин А.С. Перекисное окисление липидов в растениях огурца и редиса при действии тяжёлых металлов // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия. Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 36. N 2. C. 206–210. https://doi.org/10.18 500/1816-9775-2016-16-2-206-210
- **15.** Абилова Г.А. Влияние ионов кадмия и свинца на рост и содержание пролина в растениях тритикале (*Triticosecale Wittm.*) // Труды Карельского научного центра РАН. Серия: Экспериментальная биология. 2016. N 11. C. 27–33. https://doi.org/10.17076/eb424
- **16.** Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия: Биология. 2014. Вып. 2 (32). С. 6–22.
- **17.** Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48. N 6. C. 465–471.
- 18. Гладков Е.А., Гладкова О.В. Влияние цинка как неблагоприятного экологического фактора на травянистые растения городских экосистем // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. N 5 (3). С. 499–500. https://doi.org/10.24411/199 0-5378-2018-00121
- **19.** Репкина Н.С. Игнатенко А.А., Панфилова К.М., Титов А.Ф., Таланова В.В. Динамика активности супероксиддисмутазы и экспрессии

кодирующих ее генов в листьях пшеницы при холодовой адаптации // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. N 5. C. 89–98. https://doi.org/10.17076/eb573

20. Сазанова К.А., Башмаков Д.И., Лукат-

кин А.С. Генерация супероксидного анионрадикала в листьях растений при хроническом действии тяжелых металлов // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. N 2. C. 119–124.

REFERENCES

- **1.** Krämer U. Meta I hyperaccumulation in plants. *Annual Review of Plant Biology.* 2010;61:517–534. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112156
- **2.** Titov AF, Kaznina NM, Talanova VV. Heavy metals and plants. Petrozavodsk: Izdatel'stvo Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN; 2014. 194 p. (In Russian)
- **3.** Baker AJM, Walker PL. Physiological responses of plants to heavy metals and the quantification of tolerance and toxicity. *Chemical Speciation & Bioavailability*. 1989;1(1):7–17. https://doi.org/10.1080/09542299.1989.11083102
- **4.** Makarova EA, Soldatov SA. Effects of heavy metals on plant growth and development of alfalfa (*Medicago varia* T. Martyn). *Izvestia Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni V.G. Belinskogo.* 2012;29:62–68. (In Russian)
- **5.** Maksymiek W. Signaling responses in plants to heavy metal stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2007;29:177–198. https://doi.org/10/1007/s11738-007-0036-3
- **6.** Chao Y-Y, Chen C-Y, Huang W-D, Kao CH. Salicylic acid-mediated hydrogen peroxide accumulation and protection against Cd toxicity in rice leaves. *Plant and Soil.* 2010. Vol. 329. Issue 1. P. 327–337. https://doi.org/10.1007/s11104-009-0161-4
- **7.** Fenko AA, Repkina NS, Talanova VV. Salicylic acid effect on the cold tolerance of cucumber seedlings. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN.* 2015;11:26–34. (In Russian) https://doi.org/10.17076/eb188
- **8.** Kolupaev YuE., Yastreb TO. Stress-protective effects of salicylic acid and its structural analogues. *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii* = Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants. 2013;45(2):113–126. (In Russian)
- **9.** Heath RL, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. 1. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968;125(1):189–198. http://dx.doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1
- **10.** Bates LS. Rapid determination of free proline for stress studies. *Plant Soil.* 1973;39:205–207. https://doi.org/10.1007/BF00018060
- **11.** Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutase. 1. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*. 1977;59(2):309–314.
 - 12. Erofeeva EA, Naumova MM. Influence of

- cadmium sulfate in a wide range of concentrations on physiological and biochemical parameters of wheat seedlings. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo.* 2010;2:508–512. (In Russian)
- **13.** Alybaeva RA. Resistance of winter wheat genotypes to heavy metals. *Byulleten' gosudar-stvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* = Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens. 2009;99:56–60. (In Russian)
- **14.** Michailova ID, Lukatkin AS. Lipid Peroxidation in Cucumber and Radish Seedlings Affected by Heavy Metals. *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Seriya. Himiya. Biologiya. Ekologiya* = Izvestiya of Saratov University. New series. Series: Chemistry. Biology. Ecology. 2016;36(2):206–210. (In Russian) https://doi.org/10.18500/1816-9775-2016-16-2-206-210
- **15.** Abilova GA. Effect of cadmium and lead ions on the growth and content of proline in plants of triticale (*Triticosecale Wittm.* ex A Camus). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Eksperimental'naya biologiya.* 2016;11:27–33. (In Russian) https://doi.org/10.17076/eb424
- **16.** Kolupaev YuE, Vayner AA, Yastreb TO. Proline: physiological functions and regulation of its content in plants under stress conditions. *Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta. Seriya: Biologiya* = The bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series Biology. 2014;2:6–22. (In Russian)
- **17.** Baranenko VV. Superoxide dismutase in plant cells. *Tsitologiya*. 2006;48(6):465–471. (In Russian)
- **18.** Gladkov EA, Gladkova OV. Effect of zinc as an adverse ecological factor on the herbaceous plants of urban ecosystems. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk.* 2018;20(5)499–500. (In Russian) https://doi.org/10.24411/1990-5378-2018-00121
- **19.** Repkina NS, Ignatenko AA, Panfilova KM, Titov AF, Talanova VV. Tthe dynamics of superoxid dismutase activity and its gene expression in wheat leaves during cold adaptation. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 2017;5:89–98. (In Russian) https://doi.org/10.17076/eb573
- **20.** Sazanova KA, Bashmakov DI, Lukatkin AS. Generation of superoxide anion in leaves of seedlings under long,term exposure to heavy metals. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN.* 2012;2:119–124. (In Russian)

Критерии авторства

Абилова Г.А. выполнила экспериментальную работу, на основании полученных результатов провела обобщение и написала рукопись. Автор несет полную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Автор прочел и одобрил окончательный вариант рукописи.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Абилова Гуляра Абуталибовна,

к.б.н., доцент кафедры физиологии растений и теории эволюции, Дагестанский государственный университет, 367000, г. Махачкала, ул. Гаджиева, 43а, Российская Федерация, e-mail: gulyaraabilova@mail.ru

Contribution

Gulyara A. Abilova carried out the experimental work, analyzed the experimental results and prepared the text of the manuscript. Gulyara A. Abilova has exclusive author's rights and bear responsibility for plagiarism.

Conflict of interests

The author declares no conflict of interests regarding the publication of this article.

The final manuscript has been read and approved by the author.

INFORMATION ABOUT THE AUTHOR

Gulyara A. Abilova,

Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Department of Plant and Theory of Evolution, Dagestan State University, 43a Gadzieva St., Makhachkala 367000, Russian Federation, e-mail: gulyaraabilova@mail.ru