

УДК 581.1: 577.13

doi: 10.17223/19988591/55/8

Ю.Е. Колупаев^{1,2}, Т.О. Ястреб¹, А.К. Поляков¹, А.П. Дмитриев³

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

²Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина, г. Харьков, Украина

³Институт клеточной биологии и генетической
инженерии НАН Украины, г. Киев, Украина

Салициловая кислота и формирование адаптивных реакций растений на абиотические стрессоры: роль компонентов сигнальной сети

Салициловая кислота (СК) – ключевой фитогормон, особенно важный для запуска программ адаптации растений к действию стрессоров. В обзоре приведены сведения о белках, которые способны связываться с этим фитогормоном и могут принимать участие в трансдукции его сигналов в генетический аппарат. Особое внимание уделено роли активных форм кислорода, ионов кальция, оксида азота и сероводорода как посредников в реализации физиологических эффектов СК. Охарактеризовано влияние эндогенной и экзогенной СК на функционирование антиоксидантной системы, накопление совместимых осмолитов, синтез стрессовых белков, работу устойчивого аппарата и другие процессы, важные для адаптации растений к неблагоприятным факторам. Рассмотрены возможности практического использования СК и ее комбинаций с донорами сигнальных молекул для повышения устойчивости растений к действию абиотических стрессоров.

Ключевые слова: салициловая кислота; фитогормоны; активные формы кислорода; кальций; оксид азота; сероводород; антиоксидантная система; устойчивость

Сокращения [Abbreviations]: CNGC-каналы – кальциевые каналы, зависимые от циклических нуклеотидов [CNGC channels - Cyclic nucleotide-gated calcium channels]; MAP-киназы – митогенактивируемые протеинкиназы [MAP kinases - Mitogen-activated protein kinases]; NOS – NO-синтаза [NO synthase]; NPR – неэкспрессор генов, связанных с патогенозом [Non expressor of pathogenesis related]; РТЮ – 2-фенил-4,4,5,5-тетраметилимидазолин-1-оксид-3-оксид [2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide]; АБК – абсцизовая кислота [ABA - Absciscic acid]; АФК – активные формы кислорода [ROS - Reactive oxygen species]; БТШ – белки теплового шока [HSP - Heat shock proteins]; НПН – нитропруссид натрия [SNP - Sodium nitroprusside]; ПЭГ – полиэтиленгликоль [PEG - Polyethylene glycol]; СК – салициловая кислота [SA - Salicylic acid]; СОД – супероксиддисмутаза [SOD - Superoxide dismutase]; ЭГТА – этиленгликоль-бис(2-аминоэтил-эфир)тетрауксусная кислота [EGTA - Ethylene glycol-bis(2-aminoethylether)-N,N,N',N'-tetraacetic acid].

Для цитирования: Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Поляков А.К., Дмитриев А.П. Салициловая кислота и формирование адаптивных реакций растений на абиотические стрессоры: роль компонентов сигнальной сети // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 55. С. 135–165. doi: 10.17223/19988591/55/8

Введение

В настоящее время салициловую кислоту (СК) считают растительным гормоном [1, 2]. Основанием для этого является ее участие в регуляции многих физиологических программ и процессов, в частности, прорастания семян, цветения, синтеза других гормонов, фотосинтеза, дыхания, транспирации, термогенеза, реакции на инфицирование патогенами и адаптации к действию различных стрессоров [1–3].

В 90-е годы прошлого столетия и в начале нынешнего интенсивно исследовалась роль СК в устойчивости растений к патогенам [1, 2]. Однако за последние десятилетия накоплен большой массив экспериментальных данных, свидетельствующих об участии СК в адаптивных реакциях растений на действие абиотических стрессоров [2, 3]. В настоящее время эндогенная СК рассматривается в качестве участника ответа растений на действие экстремальных температур [3–5], солевого и осмотического стрессов [6, 7], озона [8] и других неблагоприятных факторов.

Пути синтеза СК у растений достаточно хорошо изучены. В настоящее время выделяют две отдельные ветви синтеза СК: изохоризматный и фенилпропаноидный пути [2, 3]. Однако в обеих ветвях используется хоризмат, полученный из шикимовой кислоты. Известно, что синтез СК у растений активируется при действии стрессоров различной природы [2, 3].

Обширная феноменология защитного влияния экзогенной СК на растения, подвергнутые действию абиотических стрессоров различной природы, в последние годы неоднократно обобщалась в обзорных сводках [3, 9, 10]. Однако до сих пор отсутствуют целостные представления о механизмах трансдукции сигналов СК, обуславливающих формирование адаптивных реакций растений на абиотические стрессоры. В последнее время помимо новых данных об участии в адаптивных реакциях растений таких «классических» сигнальных посредников, как ионы кальция и активные формы кислорода (АФК), появляются сведения о важной сигнальной роли в растительных клетках газотрансмиттеров – эндогенных газообразных сигнальных молекул, которые продуцируют живые организмы [11, 12]. К основным газотрансмиттерам относят монооксид азота (NO) [12], монооксид углерода (CO) [13] и сероводород (H_2S) [14, 15]. Их участие в клеточных сигнальных и регуляторных процессах обусловлено способностью свободно проникать через биологические мембраны и взаимодействовать с множественными мишенями – биомакромолекулами [11]. В последние годы появились сведения о вовлечении газотрансмиттеров в трансдукцию сигналов фитогормонов. С другой стороны, изменение концентрации газотрансмиттеров может вызывать сдвиги в содержании соединений с гормональной активностью [16]. Однако сведений о функциональных связях СК с газотрансмиттерами пока мало, они носят в основном эмпирический характер и слабо обобщены.

Основная цель настоящего обзора – анализ новых данных о механизмах

взаимодействия СК с ключевыми компонентами сигнальной сети растительных клеток (ионами кальция, АФК и газотрансммиттерами) при формировании салицилат-зависимых адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров.

Рецепция и трансдукция сигнала СК у растений

Четкие представления о механизмах восприятия СК растительными клетками до сих пор не сформировались [17]. Ключевым транскрипционным регулятором передачи сигналов СК считается белок NPR1 (non expressor of pathogenesis related). Взаимодействие СК с этим белком происходит как минимум двумя способами: путем прямого связывания и через вызываемые СК изменения редокс-гомеостаза клеток, приводящие к переходу NPR1 из состояния олигомера в форму мономера [18, 19].

Мономерная форма NPR1 перемещается в ядро, где взаимодействует с факторами транскрипции TGA. Это приводит к активации экспрессии генов, связанных с патогенезом (pathogenesis-related – PR) [17]. Вопрос о значении процессов, опосредованных NPR1, для реализации протекторных эффектов СК при действии абиотических стрессоров остается пока открытым (см. ниже). Показано, что регуляция транскрипции гена PR с помощью NPR1 включает ацетилирование гистонов с участием гистонацетилтрансферазы семейства CBP/p300 [20].

В настоящее время считается, что NPR1 у растений не единственный белок, специфично связывающий СК. Парологи NPR1 – NPR2, NPR3 и NPR4 – также обладают способностью к связыванию СК [17]. В целом же с использованием молекулярно-биохимического скрининга составлен список из почти 100 кандидатов на роль СК-связывающих белков [21]. В качестве первого СК-связывающего белка в клетках табака была идентифицирована каталаза [22]. Связывание СК с каталазой приводило к ингибированию ее активности по разложению H_2O_2 . СК также подавляла активность аскорбатпероксидазы, еще одного фермента, обезвреживающего H_2O_2 [23]. В связи с этим предполагали, что ингибирование антиоксидантных ферментов под действием СК потенциально может привести к накоплению H_2O_2 , а затем пероксид водорода может активировать экспрессию защитных генов и развитие системной устойчивости к патогенам [24]. Однако эффекты ингибирования СК этих ферментов заметно проявляются в концентрациях, явно превышающих физиологические, что ставит под сомнение вклад такого механизма в реализацию физиологических эффектов СК.

В обзоре Pokotylo et al. [17] обсуждается участие в связывании СК метилэстеразы, карбоангидразы, нескольких изоферментов глутатион S-трансферазы, хлоропластного тиоредоксина-m1 (TRXm1), некоторых ферментов цикла Кребса и ряда других белков, в том числе с неизвестными функциями. Все эти белки имеют различную и в некоторых случаях весьма

высокую аффинность по отношению к СК. Предложена гипотеза многоузлового (децентрализованного) восприятия СК растительной клеткой. Предполагается, что в зависимости от текущей концентрации СК в клетке, она будет взаимодействовать с определенным набором связывающих белков. Таким образом, регулирующий вклад СК будет различаться в зависимости от ее концентрации [17]. Естественно, вклад новых СК-связывающих белков в процессы СК-сигналинга требует экспериментального исследования.

В настоящее время наиболее признанной считается модель связывания СК, включающая в себя набор белков NPR [25]. Согласно этой модели, при низкой концентрации СК в клетках белок NPR1 образует олигомер и остается в цитозоле (рис. 1). При этом белки NPR3 и NPR4 связывают остаточный NPR1 в ядре и ограничивают его функциональную активность. При повышении концентрации СК NPR1 переходит в состояние мономера и проникает в ядро. Мономеризация NPR1 требует разрыва дисульфидной связи. Показано, что связывание СК способствует деолигомеризации NPR1. Тем не менее только СК недостаточно для запуска мономеризации NPR1 [19]. Предполагается, что необходимое для этого превращение дисульфида в сульфгидрильные группы в NPR1 может быть обусловлено предварительными редокс-процессами, управляемыми СК. Однако их природа остается невыясненной. Описан эффект взаимодействия с NPR1 двух цитозольных тиоредоксинов – TRX-h3 и TRX-h5. У мутантов *trx-h3* и *trx-h5* не происходила индукция синтеза белка PR 1 (pathogenesis related 1) экзогенной СК [26]. Возможно, что тиоредоксины активируются под действием СК, однако это пока экспериментально не доказано. В то же время показано, что хлоропластный тиоредоксин-m1 (TRXm1) обладает способностью связывать СК [21]. Так или иначе, считается, что для мономеризации NPR1 в цитозоле должен быть достаточный пул восстановителей (см. рис. 1).

Помимо редокс-зависимой мономеризации NPR1, под действием повышенной концентрации СК блокируется активность NPR3 и NPR4, которые в отсутствие СК выступают в качестве репрессоров активности NPR1. Таким образом, блокировка NPR3 и NPR4 приводит к активации экспрессии СК-индуцируемых генов. Считается, что основные функции NPR3 и NPR4 связаны с созданием градиента концентрации NPR1, непосредственно регулирующего экспрессию СК-чувствительных генов [27]. Среди важных компонентов сигналинга, находящихся ниже NPR1, кроме упомянутых факторов регуляции транскрипции семейства TGA, – транскрипционные факторы WRKY и ряд МАР-киназ (mitogen-activated protein kinase), в том числе МРК3, МРК4 и МРК6 [27, 28].

О регуляторных функциях белка NPR2 пока известно очень мало. Установлено, что он физически взаимодействует с NPR1 *in vitro*, а *in planta* сверхэкспрессия NPR2 может вызывать фенотипические проявления дефицита NPR1 [29]. Однако роль связывания СК во взаимодействии между NPR1 и NPR2 остается неизвестной. В целом предполагается, что большой набор

СК-связывающих белков может либо участвовать в процессах, связанных с обеспечением функций NPR1, либо действовать в сигнальных путях, не связанных с NPR1 [17].

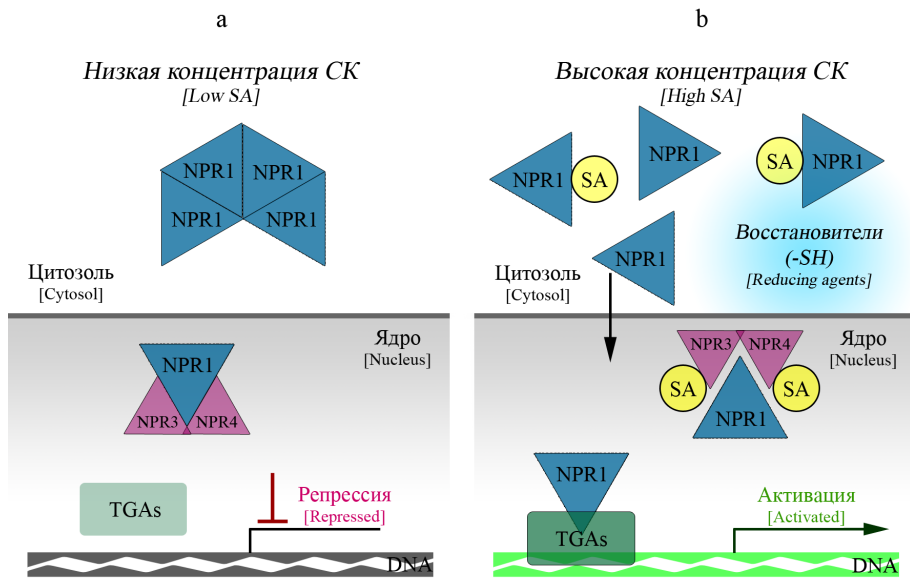


Рис. 1. Модель влияния СК на экспрессию генов с участием белков NPR: *a* – при низкой концентрации СК NPR1 образует олигомер и остается в цитозоле, NPR3 и NPR4 связывают остаточный NPR1 в ядре и предотвращают его активность; *b* – при высокой концентрации СК и наличии восстановителей NPR1 становится мономерным и проникает в ядро. Также СК в ядре связывается с NPR3 и NPR4, чтобы блокировать их активность как репрессоров NPR1. Свободный NPR1 активирует транскрипционные факторы TGA, которые в свою очередь активируют промоторы с TGACG последовательностью нуклеотидов

[Fig. 1. Model of SA influence on expression of genes with NPR proteins participation. (a) at low SA concentration, NPR1 forms an oligomer and remains in the cytosol, NPR3 and NPR4 bind residual NPR1 in the nucleus and prevent its activity. (b) at high SA concentration and presence of reducing agents, NPR1 becomes a monomer and enters the nucleus. Also, SA in the nucleus binds NPR3 and NPR4 to block their activity as NPR1 repressors. Free NPR1 activates TGA transcription factors, which, in turn activate promoters with TGACG nucleotide sequence]

Взаимодействие СК с ключевыми участниками сигнальной сети растительных клеток

Кальций является универсальным посредником в клеточных реакциях растительных и животных организмов [30]. Он выполняет роль связующего звена для многих сигнальных путей и обеспечивает функционирование общей сигнальной сети растительной клетки [31, 32]. Есть основания полагать, что ионы кальция в сигнальных цепях находятся как ниже СК (задей-

ствованы в трансдукции ее сигналов), так и выше (причастны к индукции синтеза СК). Так, при гипертермии наиболее ранней реакцией растительных клеток является открывание кальциевых каналов типа CNGC (cyclic nucleotide-gated calcium channels). Поступление через них кальция в цитозоль приводит к активации кальмодулина, а затем зависимых от кальмодулина и кальция протеинкиназ. Эти белки-сенсоры кальция модулируют активность транскрипционных факторов СВР60g и САМТА3/SR1, которые являются позитивными регуляторами экспрессии гена изохоризматсинтазы – *ICS1* (Isochorismate synthase) и других генов, обеспечивающих процесс синтеза СК [33].

С другой стороны, применение экзогенной СК либо повышение ее содержания в клетках за счет стресс-индуцируемого усиления синтеза приводят к росту концентрации цитозольного кальция [34]. Так, в листьях растений *Vitis vinifera*, обработанных СК, содержание цитозольного Ca^{2+} в клетках мезофилла было выше, чем в контроле. После холодового или теплового стресса у растений, обработанных СК, повышение содержания кальция в цитозоле было более существенным, чем у необработанных. При этом оно было обратимым и не приводило к повреждениям клеточных структур [34]. При высокотемпературных стрессах и действии экзогенной СК на *Ulva prolifera* происходило опосредованное CNGC-каналами изменение кальциевого гомеостаза, следствиями которого были активация MAP-киназного каскада, NO-сигналинга и в конечном итоге таких защитных процессов как экспрессия генов тиоредоксинов, различных форм супероксиддисмутазы (СОД), глутатионпероксидазы и белков теплового шока (БТШ) [35]. Таким образом, СК-индуцируемый синтез стрессовых белков у растений является кальций-зависимым процессом.

Одной из реакций, вызываемых СК и важных для устойчивости растений к засухе, является закрывание устьиц. В работе Khokon et al. [36] показано, что при обработке эпидермиса листьев арабидопсиса 500 мкМ СК осцилляции $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{цит}}$ происходили в 19% замыкающих клеток, а более 80% замыкающих клеток не показали заметного повышения $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{цит}}$. Однако в этой же работе обнаружено, что хелатор кальция ЭГТА (этиленгликоль-бис(2-аминоэтил-эфир)тетрауксусная кислота) и блокатор кальциевых каналов различных типов LaCl_3 значительно подавляли СК-индуцированное закрывание устьиц. Авторы заключили, что внеклеточный свободный Ca^{2+} может участвовать в модуляции СК-индуцированного закрывания устьиц. В более поздних работах сообщается, что процесс открывания анионных каналов медленного типа (SLAC1), обуславливающий закрывание устьиц при действии СК, требует участия кальций-зависимых протеинкиназ [37].

Активные формы кислорода. АФК в растительных клетках образуются в реакциях одно-, двух- и трехэлектронного восстановления кислорода в результате спонтанного и ферментативного окисления различных субстратов,

а также в фотоиндуцируемых реакциях [38]. Считается, что из всех АФК наибольший сигнальный потенциал имеет пероксид водорода – молекула с относительно продолжительным временем жизни, способная проникать через клеточные мембраны, в том числе путем облегченной диффузии с помощью аквапоринов [39].

Пероксид водорода и, возможно, другие АФК рассматриваются в качестве важных посредников в реализации физиологических эффектов СК [3]. С другой стороны, СК считается ключевым компонентом в системе трансдукции и амплификации сигналов АФК [4]. При этом образование АФК в пероксисомах и хлоропластах растительных клеток рассматривается как возможный триггер синтеза СК [3, 5]. Таким образом, считается, что один из путей реализации сигнальных эффектов АФК связан с их способностью индуцировать синтез СК. Особенно важным этот механизм считается при формировании системной индуцированной устойчивости растений к патогенам. В этом случае комплексный сигнал АФК/СК индуцирует ряд защитных реакций, в том числе синтез PR-белков [40]. В то же время адаптивные процессы у растений, связанные с устойчивостью к абиотическим стрессорам и индуцируемые пероксидом водорода, по-видимому, могут осуществляться и без участия СК. Так, изучение реакции антиоксидантной системы в ответ на обработку пероксидом водорода и действие солевого стресса у арабидопсиса дикого типа (*Col-0*) и салицилат-дефицитных растений, трансформированных геном бактериальной салицилатгидроксилазы (*NahG*), показало, что эти трансформанты обладали более высокой базовой солеустойчивостью, а их резистентность при обработке экзогенным H_2O_2 индуцировалась более заметно, чем растений дикого типа. Это проявлялось в сохранении у растений *NahG* при солевом стрессе ростовых показателей и пула хлорофиллов, близких к бесстрессовому контролю, высокой активности антиоксидантных ферментов [41]. Не исключено, что одной из причин выраженной способности салицилатдефицитных растений *NahG* к поддержанию окислительно-восстановительного гомеостаза является высокая конститутивная активность гваяколпероксидазы. В свою очередь, условием для поддержания высокой активности пероксидаз у этих растений может быть повышенное содержание катехола [42], способного выступать в роли восстановителя при обезвреживании H_2O_2 в пероксидазных реакциях.

Как уже отмечалось, наиболее ранняя гипотеза о механизмах реализации эффектов СК базировалась на данных о ее способности ингибировать каталазу и тем самым способствовать накоплению пероксида водорода в клетках. Однако позднее было обнаружено, что такие эффекты проявляются при достаточно высоких концентрациях СК и не у всех исследуемых видов растений [43]. В связи с этим в ряде работ изучали вклад других ферментов в повышение содержания пероксида водорода в растительных клетках при действии СК. Обнаружено, что обработка культуры клеток африканского проса СК вызывала окислительную вспышку, обусловленную в основном

увеличением активности НАДФН-оксидазы [44]. Экзогенная СК вызывала усиление генерации супероксидного радикала и пероксида водорода в клетках листьев рапса [45]. Этот эффект сопровождался повышением активности НАДФН-оксидазы. Усиление генерации супероксидного анион-радикала колеоптилями пшеницы, происходящее под влиянием СК, угнеталось ингибиторами НАДФН-оксидазы имидазолом и α -нафтолом [46]. С другой стороны, на этом же объекте показано частичное устранение вызываемого СК эффекта усиления генерации АФК и ингибитором пероксидазы салицилгидроксамовой кислотой [47]. Таким образом, есть основания полагать, что в СК-индуцированном усилении образования АФК на поверхности клеток колеоптилей задействованы как минимум два фермента – НАДФН-оксидаза и внеклеточная пероксидаза. Роль СК в регуляции активности внеклеточных форм пероксидаз, генерирующих АФК, показана и в более ранних исследованиях [48, 49].

На замыкающих клетках эпидермиса арабидопсиса показано, что вызываемое СК усиление генерации супероксидного анион-радикала блокировалось ингибитором пероксидазы салицилгидроксамовой кислотой, а ингибитор НАДФН-оксидазы дифенилениодониум почти не влиял на этот эффект [36]. Усиление генерации супероксидного радикала и пероксида водорода замыкающими клетками с участием пероксидазы является необходимым для проявления эффекта закрывания устьиц при обработке СК [36, 50, 51]. С другой стороны, в работе [52] показано, что вызываемое обработкой СК закрывание устьиц у арабидопсиса устранялось ингибитором НАДФН-оксидазы дифенилениодониумом и не проявлялось у мутантов по каталитической субъединице НАДФН-оксидазы *rbohD*, *rbohF* и *rbohDF*. При этом вызываемые СК эффекты усиления генерации АФК и закрывания устьиц нивелировались действием бутанола-1 – ингибитора, зависимого от фосфолипазы D образования фосфатидной кислоты. Авторы предполагают, что вызываемое СК повышение активности фосфолипазы D и накопление фосфатидной кислоты приводят к активации НАДФН-оксидазы и усилению генерации АФК, которые необходимы для регуляторных эффектов, обеспечивающих закрывание устьиц [52]. Таким образом, в работах разных авторов, выполненных на растениях арабидопсиса [36, 50–52], сделано заключение о различных механизмах усиления генерации АФК под действием СК – связанных с активностью пероксидазы либо НАДФН-оксидазы. Причины таких различий объяснить пока сложно. В исследовании [36] эффекты генерации АФК в эпидермисе листка фиксировались гистохимическими методами через 30 мин после начала действия СК, в то время как в работе [52] приводятся данные, полученные хемилюминесцентными методами в течение первых 15 мин воздействия СК. Не исключено, что в вызываемом СК усилении генерации АФК на клеточной поверхности могут быть задействованы как пероксидаза, так и НАДФН-оксидаза, но их вклад может быть различным в зависимости от времени.

Усиление образования пероксида водорода в растительных клетках под действием СК также может быть связано с ингибированием сукцинатдегидрогеназы в митохондриях [53]. Возможно, что разные механизмы СК-индуцированного усиления генерации АФК растительными клетками могут находиться в функциональном взаимодействии между собой, однако этот вопрос остается неисследованным.

Оксид азота (NO) является одним из важнейших компонентов сигнальной сети клеток растений и животных [54]. NO у растений может образовываться по восстановительным или по окислительным путям [55]. Восстановительный путь предполагает использование в качестве субстратов нитрата или нитрита в реакциях, катализируемых нитратредуктазой, связанной с плазматической мембраной нитрит-NO-редуктазой и локализованной в пероксисомах ксантиноксидоредуктазой [56, 57].

У растений механизм образования оксида азота окислительным путем из L-аргинина до сих пор остается предметом дискуссии, поскольку гомологи NO-синтазы (NOS) животных обнаружены только у зеленых водорослей, но не у высших растений [58]. В настоящее время считается, что наземные растения не имеют типичной NOS животных. Однако возможно, что у высших растений в пероксисомах имеются белки, отличные от NOS, но способные генерировать NO, используя L-аргинин в качестве субстрата. Эта реакция, как и катализируемая NO-синтазой животных, может происходить при наличии НАДФН, ФМН, ФАД, кальмодулина и ионов кальция [55, 58].

Между оксидом азота и СК как сигнальными молекулами существуют сложные связи, характер которых остается во многом невыясненным. С одной стороны, оксид азота, наряду с АФК, рассматривается в качестве посредника в реализации физиологических эффектов СК [54]. В то же время отдельные эффекты оксида азота как сигнальной молекулы также могут проявляться при посредничестве СК. Достаточно давно известен эффект повышения содержания СК в клетках табака под влиянием экзогенного NO [59]. Показано, что у растений табака, трансформированных геном бактериальной салицилатгидроксилазы (*NahG*), под влиянием донора NO не развивалась устойчивость к вирусу табачной мозаики [60]. Трансформация растений табака дикого типа геном нейрональной NO-синтазы (*nNOS*) млекопитающих вызывала развитие резистентности к *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* [61]. Однако двойные трансформанты табака *nNOS/NahG* не проявляли устойчивости к этому патогену. У трансформантов арабидопсиса *NahG*, в отличие от растений дикого типа (Col-0), под влиянием экзогенного оксида азота не активировалась экспрессия генов, кодирующих PR-белки [62]. С другой стороны, у салицилатдефицитных растений отмечалась зависимость от цАДФ-рибозы индукция фенилаланинаммонийлиазы под влиянием доноров оксида азота, что свидетельствует о наличии путей трансдукции сигнала NO, не связанных с СК [63].

Для выяснения возможного участия СК в передаче сигнала NO, индуцирующего развитие солеустойчивости растений, мы сравнивали реакцию рас-

тений арабидопсиса дикого типа и трансформантов *NahG* на обработку донором оксида азота нитропруссидом натрия (НПН) и действие солевого стресса [64]. Оказалось, что обработка донором NO индуцировала солеустойчивость растений обоих генотипов, что выражалось в снижении ингибирования их роста, уменьшении окислительных повреждений и сохранении пула хлорофиллов в листьях. Проявление такого эффекта донора NO у салицилат-дефицитных растений *NahG* дает основания полагать, что индуцирование протекторных систем, задействованных в реакции на солевой стресс, происходит в основном через салицилатнезависимые сигнальные пути. Заметим, что в работе Grun et al. [65] с использованием трансформантов арабидопсиса *NahG* было показано не зависящее от салициловой кислоты индуцирование оксидом азота гена альтернативной оксидазы, участвующей в обеспечении защиты растений от окислительного стресса.

Оксид азота, по-видимому, является важным участником трансдукции сигналов СК. Показано повышение количества NO в ответ на действие СК у растений сои [66] и женьшеня [67]. В то же время при обработке СК в корнях томатов, подвергнутых солевому стрессу, отмечалось снижение содержания оксида азота [68]. Показано, что обработка проростков пшеницы СК вызывала транзиторное (в течение первых двух часов) повышение в них содержания NO [69]. По всей вероятности, пероксид водорода в сигнальной цепи, функционировавшей в данных экспериментальных условиях, расположен выше NO, поскольку салицилатиндуцированное повышение содержания NO в корнях устранялось обработкой скавенджером H_2O_2 диметилтиомочевинной [69]. Известно, что под влиянием пероксида водорода может активироваться по крайней мере один из основных ферментативных источников NO – нитратредуктаза [70]. По-видимому, пероксид водорода и оксид азота выступают в роли посредников в индуцировании СК реакций, необходимых для развития теплоустойчивости проростков пшеницы. Их обработка антиоксидантом, диметилтиомочевинной и скавенджером NO РТЮ (2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) устраняла эффект повышения выживания проростков пшеницы после теплового стресса, вызываемый экзогенной СК [69].

Похожие результаты были получены и при индуцировании СК устойчивости проростков кукурузы к осмотическому стрессу, вызываемому ПЭГ 6000. Под влиянием СК отмечалось значительное повышение в них содержания оксида азота [71, 72]. При этом обработка СК усиливала накопление пролина и сахаров в проростках, повышала активность H^+ -АТФазы, а скавенджер NO РТЮ устранял эти эффекты СК [71]. Также воздействие СК способствовало сохранению в условиях осмотического стресса экспрессии генов и активности РУБИСКО и одной из форм карбоангидразы, а в присутствии скавенджера оксида азота эти эффекты не проявлялись [72].

Об участии NO в реализации физиологических эффектов СК свидетельствуют результаты, полученные при изучении влияния стрессовых концен-

траций CO_2 на растения *Camellia sinensis* L. Установлено, что этот стрессовый фактор вызывал повышение содержания в растениях СК, оксида азота и флавоноидов [73]. Экзогенные СК и донор NO НПН также вызывали накопление флавоноидов. Антагонист синтеза СК паклобутразол и скарвенджер NO РТЮ препятствовали накоплению флавоноидов в ответ на действие повышенных концентраций углекислоты. При этом обработка растений паклобутразолом снимала эффект повышения содержания NO, в то время как связывание NO с помощью РТЮ не влияло на содержание СК. Таким образом, NO является посредником в СК-зависимом накоплении флавоноидов растениями *C. sinensis* [73].

Оксид азота, наряду с пероксидом водорода и ионами кальция, может принимать участие в вызываемом СК закрывании устьиц. Известно, что NO, как и СК, быстро накапливается в растениях при инфицировании или обработке элиситорами, активируя защитные гены, а в некоторых случаях вызывая реакцию сверхчувствительности [74]. Участие NO в салицилат-индуцированном закрывании устьиц у *Vicia faba* показано ингибиторным методом. Позднее прямыми методами было установлено, что СК вызывала увеличение количества NO в замыкающих клетках арабидопсиса [75]. Этот эффект полностью устранялся скарвенджером оксида азота РТЮ и частично ингибиторами NO-синтазы животных (L-NAME) и нитратредуктазы (вольфраматом натрия). При этом указанные ингибиторы практически полностью нивелировали вызываемое салицилатом закрывание устьиц. Участие NO, образующегося восстановительным путем, в индуцировании закрывания устьиц подтверждено и с использованием мутантов по нитратредуктазе. У растений арабидопсиса *nial1* и *nial2* замыкание устьиц под влиянием СК проявлялось слабее, чем у дикого типа, а у двойных мутантов *nial1/nial2* не проявлялось вообще [75]. Также ингибиторным методом показана роль протеинкиназ, цГМФ и цАДФ-рибозы в вызываемом СК накоплении NO и закрывании устьиц у растений *A. thaliana*.

На участие NO в реализации стресс-протекторного действия СК косвенно могут указывать и многочисленные данные об усилении защитных эффектов при совместном применении СК и донора оксида азота НПН для индуцирования устойчивости растительных объектов к стрессорам различной природы. Так, при совместной обработке СК и донором NO НПН растений *Lablab purpureus* L., выращиваемых в условиях гипертермии, были зафиксированы повышенное содержание фотосинтетических пигментов в листьях, меньшая интенсивность окислительного стресса, более высокие значения активности антиоксидантных ферментов (СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы), содержания аскорбиновой кислоты и глутатиона, чем у растений, обработанных СК и НПН по отдельности [76].

Сообщается о положительном влиянии комбинации СК и донора NO на устойчивость растений к низким температурам. В работе Esim и Atici [77] показано более полное предотвращение последствий холодоиндуцированного (3-дневное действие температур 2–5 °C) окислительного стресса у

неморозоустойчивого (ярового) сорта пшеницы при фоллиарной обработке комбинацией СК и НПН. Также исследовано влияние прайминга семян озимой мягкой пшеницы СК и донором NO НПН по отдельности и совместно на формирование морозоустойчивости этиолированных проростков пшеницы при их закаливании при низких положительных температурах. Показано повышение выживания проростков после промораживания при -6 и -8 °C под влиянием как СК, так и НПН [78]. Еще более заметным был протекторный эффект обработки семян «коктейлем» СК и НПН. При совместном использовании СК и донора NO в проростках наблюдали дополнительное повышение активности СОД и содержания сахаров.

Предпосевная обработка семян пшеницы СК снижала угнетение роста растений при почвенной засухе [79]. Такой же эффект вызывало опрыскивание перед засухой растворами донора оксида азота НПН. Защитное действие усиливалось при сочетании обработки семян СК в низких концентрациях с опрыскиванием растений НПН [79]. Такая обработка модифицировала активность антиоксидантных ферментов и накопление пролина в листьях. Похожие результаты были получены при изучении комбинированного действия СК и НПН на растения *Carthamus tinctorius* L. в условиях модельной засухи, создаваемой действием ПЭГ [80]. Комбинированное воздействие СК и НПН приводило к более существенному повышению активности СОД и каталазы по сравнению с эффектами каждого фактора по отдельности. В то же время содержание пролина в условиях обезвоживания в варианте с комбинированным действием СК и НПН было ниже, чем в варианте только с СК.

Усиление действия СК на растения разных видов в присутствии донора NO показано и в условиях солевого стресса. Так, смягчение ростингибирующего действия засоления на растения вигны в присутствии СК и НПН было более заметным, чем при обработке каждым соединением в отдельности. Более существенным также было положительное влияние комбинации СК и донора NO на показатели содержания пигментов, фотосинтетической активности, содержания пролина, глицинбетаина и сахаров, активности антиоксидантных ферментов и низкомолекулярных антиоксидантов [81]. Также «коктейль» из СК и НПН оказывал более заметное по сравнению с каждым соединением по отдельности стресс-протекторное действие на растения гороха в условиях засоления, что проявлялось в более заметном ингибировании развития окислительного стресса и более существенном индуцировании активности антиоксидантных ферментов и накопления совместимых осмолитов [82].

Сероводород. Наряду с оксидом азота к ключевым молекулам-газотрансмиттерам в клетках растений и животных относится сероводород (H_2S) [14, 83]. Одним из основных путей синтеза H_2S у растений считается превращение L-цистеина в пируват с высвобождением сероводорода и аммония [84]. Эта реакция катализируется L-цистеиндесульфгидразой, которая может быть локализована в цитоплазме, пластидах и митохондриях. Также возмож-

но образование сероводорода из D-цистеина под действием находящейся в цитоплазме D-цистеиндесульфгидразы [85].

К настоящему времени показано усиление синтеза сероводорода у растений при действии стрессоров различной природы [86], а также возможность индуцирования устойчивости экзогенным H_2S [14, 15]. По данным транскриптомики, сероводород как сигнальный посредник может быть задействован в трансдукции сигналов практически всех классов фитогормонов: ауксина, АБК, цитокининов, гиббереллинов, этилена, салициловой и жасмоновой кислот [87].

В работе Li et al. [88] показано, что индуцирование их теплоустойчивости экзогенной СК сопровождалось повышением содержания сероводорода в побегах. Также с использованием проростков кукурузы показан синергический эффект активации антиоксидантной системы при совместном действии СК и донора сероводорода NaHS [89]. В наших экспериментах обнаружено, что при воздействии СК индуцированию активности антиоксидантных ферментов в корнях проростков пшеницы предшествовало повышение эндогенного содержания сероводорода [90]. При этом обработка ингибиторами L-цистеиндесульфгидразы препятствовала активации антиоксидантной системы и развитию теплоустойчивости проростков под влиянием салициловой кислоты. Это свидетельствует о роли H_2S как посредника в реализации ее стресс-протекторных эффектов.

Действие низких температур на проростки огурца вызывало транзитное повышение в них содержания СК [91]. Их обработка СК усиливала накопление транскриптов L- и D-цистеиндесульфгидраз, повышала их активность и генерацию сероводорода, в то время как обработка донором H_2S гидросульфидом натрия не влияла на содержание СК. Экзогенное воздействие СК и NaHS смягчало проявление окислительного стресса, вызываемого действием низких температур. При этом эффекты СК не проявлялись в присутствии скавенджера сероводорода гипотаурина, в то время как ингибитор синтеза СК паклобутразол не влиял на проявление стресс-протекторного действия донора H_2S [91]. Авторы делают вывод о том, что в сигнальной цепи, индуцирующей развитие холодоустойчивости огурца, сероводород находится ниже СК.

Эффект индуцирования СК устойчивости растений перца к осмотическому стрессу также оказался зависимым от сероводорода [92]. Обработка растений СК повышала в них содержание сероводорода, активность ферментов аскорбат-глутатионового цикла и относительное содержание воды в листьях. Эти эффекты СК не проявлялись в присутствии скавенджера сероводорода гипотаурина, но усиливались при одновременной обработке растений NaHS.

Также в присутствии донора сероводорода NaHS усиливалось стресс-протекторное действие СК на растения кукурузы, подвергнутые токсическому влиянию свинца, что проявлялось в уменьшении его накопления и повышении содержания глицинбетаина [93]. Примечательно, что обработ-

ка проростков кукурузы как СК, так и NaHS вызывала повышение в них содержания оксида азота [94]. Как отмечалось выше, оксид азота является посредником в реализации многих физиологических эффектов СК. В то же время возможное функциональное взаимодействие между NO и H₂S как сигнальными посредниками в реализации действия СК остается неисследованным. Не изучена пока и связь H₂S с другими компонентами сигнальной сети (АФК, Ca²⁺) в процессе передачи сигналов СК.

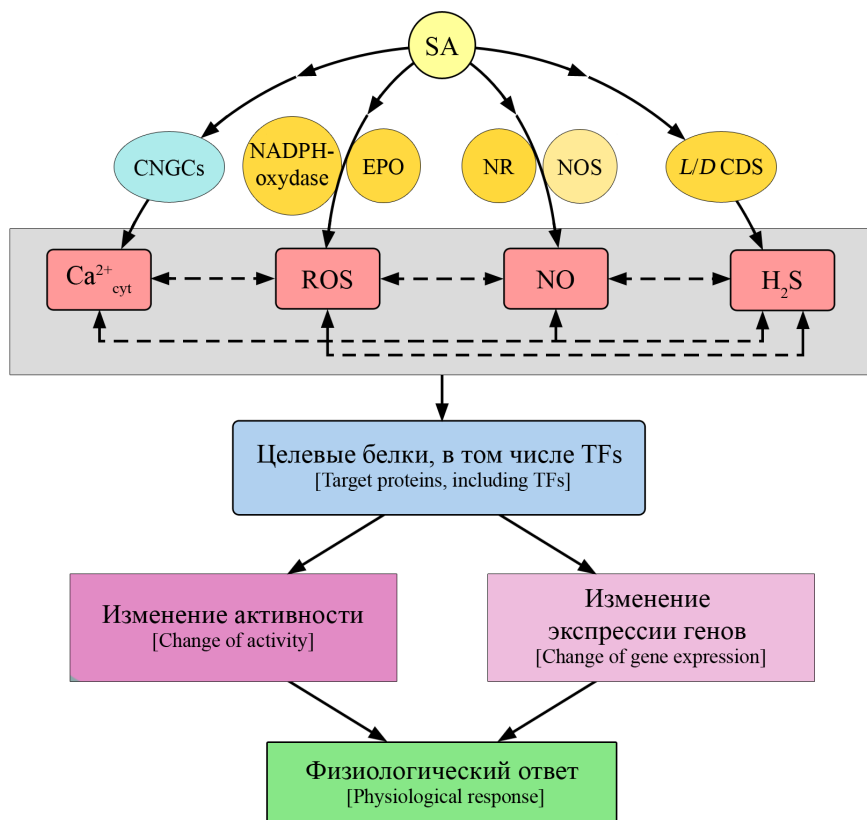


Рис. 2. Участие сигнальных посредников в реализации физиологических (стресс-протекторных) эффектов СК. CNGCs – cyclic nucleotide-gated calcium каналы; PO – внеклеточная пероксидаза; L/D-CDS – L/D-цистеиндесульфгидраза; NOS – NO-синтаза; NR – нитратредуктаза; ROS – активные формы кислорода; SA – салициловая кислота, TFs – транскрипционные факторы.

[Fig. 2. Signal mediators' participation in realization of physiological (stress-protective) SA effects. CNGCs - Cyclic nucleotide-gated calcium channels; EPO - Extracellular peroxidase; L/D-CDS – L/D-cysteine desulphydrase; NOS - NO synthase; NR - Nitrate reductase; ROS - Reactive oxygen species; SA - Salicylic acid; TFs - Transcription factors]

Функциональное взаимодействие посредников при передаче сигналов СК. Как отмечалось выше, к настоящему времени в реализации стресс-протекторных эффектов СК показано участие ионов кальция, поступающих

преимущественно с помощью CNGC-каналов, АФК, генерируемых разными ферментами (НАДФН-оксидазой, внеклеточной пероксидазой и др.), оксида азота, образующегося по восстановительному и окислительному путям, а также сероводорода, который синтезируется L/D-цистеиндесульфидразами (рис. 2).

Однако связи между большинством этих посредников при трансдукции сигналов СК исследованы недостаточно. Во многих случаях не известна последовательность расположения этих посредников в сигнальных цепях, которые обеспечивают необходимое для адаптации к действию стрессоров формирование СК-индуцированных изменений в клетках. Незнанием остаются связи с другими мессенджерами сероводорода как сигнального посредника, участвующего в проявлении физиологических эффектов СК, хотя к настоящему времени известно о его функциональном взаимодействии с ионами кальция, АФК, оксидом азота (см., например, [11, 14, 31]). Совершенно открытым остается вопрос о возможном участии монооксида углерода, являющегося третьим (после NO и H₂S) газотрансмиттером, в реализации либо модификации физиологических эффектов СК. При этом его связи с NO и АФК, которые установлены в последнее время [11], могут служить серьезным основанием для предположения об участии СО в сигнальных процессах, связанных с действием СК.

Заключение

Многочисленные данные показывают повышение эндогенного содержания СК у растений, причем на довольно ранних этапах стрессовой реакции. Очень большой массив данных свидетельствует об индуцировании СК устойчивости растений разных таксономических групп к абиотическим стрессорам различной природы. Под влиянием СК происходит активация ключевых протекторных систем растений – антиоксидантной, синтеза стрессовых белков (БТШ, дегидринов, PR-белков), накопления мультифункциональных низкомолекулярных соединений, выполняющих мембранопротекторные, осмопротекторные, антиденатурационные, антиоксидантные функции (пролин, глицинбетаин, сахара, вторичные метаболиты).

СК принимает участие в активации многих сигнальных путей. Она связана с такими ключевыми сигнальными посредниками, как кальций, АФК, NO. В последние годы стало известно об ее функциональных связях с сероводородом – важным газотрансмиттером растительных клеток. Ряд эффектов СК реализуется с участием MAP-киназного каскада и другого стрессового фитогормона – АБК. При этом последовательность расположения сигнальных посредников в цепях передачи сигналов СК, особенности их функционального взаимодействия между собой остаются во многом неясными. Множество СК-связывающих белков может указывать на разные пути передачи ее сигналов. Однако нельзя исключить, что взаимодействие СК с некоторыми

белками не имеет отношения к собственно сигнальным процессам. Неясными остаются также возможные функциональные связи потенциальных белков-рецепторов СК и небелковых компонентов сигнальной трансдукции. В частности, определенно установлен факт редокс-модификации ключевого белка салицилатного сигналинга NPR1. Однако ее механизмы и последовательность событий, происходящих с участием АФК, NO и восстановителями и приводящих к такой модификации, известны далеко не полностью.

Можно надеяться, что выяснение механизмов функционального взаимодействия СК с другими компонентами сигнальной сети создаст теоретическую основу для практического применения в растениеводстве стресс-протекторных «коктейлей», состоящих из СК и доноров сигнальных молекул, усиливающих ее действие (NO, H₂S и др.). Невысокая стоимость и экологическая безопасность СК как природного соединения не вызывают сомнений в возможностях расширения сферы ее практического применения, прежде всего как регулятора роста стресс-протекторного действия.

Литература

1. Raskin I. Salicylate, a new plant hormone // *Plant Physiology*. 1992. Vol. 99, № 3. PP. 799–803. <https://doi.org/10.1104/pp.99.3.799>
2. Vlot A.C., Dempsey D.A., Klessig D.F. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease // *Annual Review of Phytopathology*. 2009. Vol. 47. PP. 177–206. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.050908.135202>
3. Saleem M., Fariduddin Q., Janda T. Multifaceted role of salicylic acid in combating cold stress in plants: A review // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2020. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10152-x>
4. Dat J., Lopez-Delgado H., Foyer C., Scott I. Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco // *Journal of Plant Physiology*. 2000. Vol. 156, № 5–6. PP. 659–665. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80228-X](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80228-X)
5. Larkindale J., Hall J., Knight M., Vierling E. Heat stress phenotypes of Arabidopsis mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of thermotolerance // *Plant Physiology*. 2005. Vol. 138. PP. 882–897. <https://doi.org/10.1104/pp.105.06225>
6. Borsani O., Valpuesta V., Botella M. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in Arabidopsis seedlings // *Plant Physiology*. 2001. Vol. 126. PP. 1024–1030. <https://doi.org/10.1104/pp.126.3.1024>
7. Molina A., Bueno P., Marlin M., Rodriguez-Rosales M., Belver A., Venema K., Danaire J. Involvement of endogenous salicylic acid content lipoxigenase and antioxidant enzyme activities in response of tomato cell suspension cultures to NaCl // *New Phycologist*. 2002. Vol. 156, № 3. PP. 409–415. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00527.x>
8. Rao M., Davis R. Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in Arabidopsis: the role of salicylic acid // *Plant Journal*. 1999. Vol. 17, № 6. PP. 603–614. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00400.x>
9. Chakraborty N., Sarkar A., Acharya K. Multifaceted roles of salicylic acid and jasmonic acid in plants against abiotic stresses // *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives* / eds. by A. Roychoudhury, D.K. Tripathi. John Wiley & Sons Ltd., 2020. PP. 374–387. <https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch18>

10. Santisree P., Jalli L.C.L., Bhatnagar-Mathur P., Sharma K.K. Emerging roles of salicylic acid and jasmonates in plant abiotic stress responses // *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives* / eds. by A. Roychoudhury, D.K. Tripathi. John Wiley & Sons Ltd., 2020. PP. 342–373. <https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch17-11>
11. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Beschasnyy S.P., Dmitriev A.P. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells // *Cytology and Genetics*. 2019. Vol. 53, № 5. PP. 392–406. <https://doi.org/10.3103/S0095452719050098>
12. Khan M.N., Mobin M., Abbas Z.K. Nitric oxide and high temperature stress: A physiological perspective. // *Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants*, eds. Khan M.N. et al. Switzerland: Springer International Publishing, 2015. PP. 77–93. https://doi.org/10.1007/978-3-319-17804-2_5
13. He H., He L. The role of carbon monoxide signaling in the responses of plants to abiotic stresses // *Nitric Oxide*. 2014. Vol. 42. PP. 40–43. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2014.08.011>
14. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Сероводород и адаптация растений к действию абиотических стрессоров // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2019. № 48. С. 158–190. <https://doi.org/10.17223/19988591/48/8>
15. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Влияние донора сероводорода на состояние антиоксидантной системы и устойчивость растений пшеницы к почвенной засухе // *Физиология растений*. 2019. Т. 66, № 1. С. 26–34. doi: <https://doi.org/10.1134/S0015330319010081>
16. Banerjee A., Tripathi D.K., Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: Environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018. Vol. 132. PP. 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.028>
17. Pokotylo I., Kravets V., Ruelland E. Salicylic acid binding proteins (SABPs): The hidden forefront of salicylic acid signaling // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20. Art. 4377. <https://doi.org/10.3390/ijms20184377>
18. Mou Z., Fan W., Dong X. Inducers of plant systemic acquired resistance regulate npr1 function through redox changes // *Cell*. 2003. Vol. 113, № 7. PP. 935–944. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(03\)00429-x](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(03)00429-x)
19. Wu Y., Zhang D., Chu J.Y., Boyle P., Wang Y., Brindle I.D., De Luca V., Després C. The Arabidopsis NPR1 protein is a receptor for the plant defense hormone salicylic acid // *Cell Reports*. 2012. Vol. 1. PP. 639–647. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2012.05.008>
20. Kwon D.-J., Jin H., Kang M.-J., Yun S.-H., Choi S.-M., Noh Y.-S., Noh B. Salicylic acid-induced transcriptional reprogramming by the HAC–NPR1–TGA histone acetyltransferase complex in Arabidopsis // *Nucleic Acids Research*. 2018. Vol. 46, № 22. PP. 11712–11725. <https://doi.org/10.1093/nar/gky847>
21. Manohar M., Tian M., Moreau M., Park S.-W., Choi H.W., Fei Z., Friso G., Asif M., Manosalva P., von Dahl C.C., Shi K., Ma S., Dinesh-Kumar S.P., O'Doherty I., Schroeder F.C., van Wijk K.J., Klessig D.F. Identification of multiple salicylic acid-binding proteins using two high throughput screens // *Frontiers in Plant Science*. 2015. Vol. 5, Art. 777. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00777>
22. Chen Z., Ricigliano J.W., Klessig D.F. Purification and characterization of a soluble salicylic acid-binding protein from tobacco // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1993. Vol. 90. PP. 9533–9537. <https://doi.org/10.1073/pnas.90.20.9533>
23. Dempsey D.A., Shah J., Klessig D.F. Salicylic acid and disease resistance in plants // *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1999. Vol. 18. PP. 547–575. <https://doi.org/10.1080/0735268991309397>
24. Overmyer K., Brosché M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species and hormonal control of cell death // *Trends in Plant Science*. 2003. Vol. 8, № 7. PP. 335–342. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00135-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00135-3)

25. Ding Y., Sun T., Ao K., Peng Y., Zhang Y., Li X., Zhang Y. Opposite roles of salicylic acid receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in transcriptional regulation of plant immunity // *Cell*. 2018. Vol. 173. PP. 1454–1467. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.03.044>
26. Tada Y., Spoel S.H., Pajeroska-Mukhtar K., Mou Z., Song J., Wang C., Zuo J., Dong X. Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins // *Science*. 2008. Vol. 321. PP. 952–956. <https://doi.org/10.1126/science.1156970>
27. Pedranzani H., Vigliocco A. Evaluation of jasmonic acid and salicylic acid levels in abiotic stress tolerance: Past and present // *Mechanisms Behind Phytohormonal Signalling and Crop Abiotic Stress Tolerance* / eds. by V.P. Singh et al. N.Y. : Nova Science Publishers, 2017. PP. 329–370.
28. Тарчевский И.А. Компартиментация салицилат-индуцируемых белков (обзор) // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2014. Т. 50, № 4. С. 374–382.
29. Castelló M.J., Medina-Puche L., Lamilla J., Tornero P. NPR1 paralogs of Arabidopsis and their role in salicylic acid perception // *PLoS ONE*. 2018. Vol. 13, e0209835. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209835>
30. Kim M.C., Chung W.S., Yun D., Cho M.J. Calcium and calmodulin-mediated regulation of gene expression in plants // *Molecular Plant*. 2009. Vol. 2, № 1. PP. 13–21. <https://doi.org/10.1093/mp/ssn091>
31. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species // *Cytology and Genetics*. 2015. Vol. 49, № 5. PP. 338–348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
32. Johnson J.M., Reichelt M., Vadassery J., Gershenzon J., Oelmüller R. An Arabidopsis mutant impaired in intracellular calcium elevation is sensitive to biotic and abiotic stress // *BMC Plant Biology*. 2014. Vol. 14, Art. 162. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-162>
33. Rai K.K., Pandey N., Rai S.P. Salicylic acid and nitric oxide signaling in plant heat stress // *Physiologia Plantarum*. 2020. Vol. 168, № 2. PP. 241–255. <https://doi.org/10.1111/ppl.12958>
34. 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 Science*. 2006. Vol. 170, № 4. PP. 685–694. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.09.005>
35. Fan M., Sun X., Xu N., Liao Z., Li Y., Wang J., Fan Y., Cui D., Li P., Miao Z. Integration of deep transcriptome and proteome analyses of salicylic acid regulation high temperature stress in *Ulva prolifera* // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7, Art. 11052. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11449-w>
36. Khokon A.R., Okuma E., Hossain M.A., Munemasa S., Uraji M., Nakamura Y., Mori I.C., Murata Y. Involvement of extracellular oxidative burst in salicylic acid-induced stomatal closure in Arabidopsis // *Plant, Cell & Environment*. 2011. Vol. 34. PP. 434–443. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02253.x>
37. Prodhon M.Y., Munemasa S., Nahar M.N.N., Nakamura Y., Murata Y. Guard cell salicylic acid signaling is integrated into abscisic acid signaling via the Ca²⁺/CPK-dependent pathway // *Plant Physiology*. 2018. Vol. 178. PP. 441–450. www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.18.00321
38. Kohli S.K., Handa N., Gautam V., Bali S., Sharma A., Khanna K., Arora S., Thukral K.A., Ohri P., Karpets Y., Kolupaev Y., Bhardwaj R. ROS signaling in plants under heavy metal stress // *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress* / eds. by M.I.R. Khan, N.A. Khan. Singapore : Springer Nature, 2017. PP. 185–214. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5254-5_8
39. Miller E.W., Dickinson B.C., Chang C.J. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2010. Vol. 107, № 36. PP. 15681–15686. <https://doi.org/10.1073/pnas.1005776107>

40. Quan L.-J., Zhang B., Shi W.-W., Li H.-Y. Hydrogen peroxide in plants: a versatile molecule of the reactive oxygen species network // *Journal of Integrative Plant Biology*. 2008. Vol. 50, № 1. PP. 2–18. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00599.x>
41. Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е., Луговая А.А., Дмитриев А.П. Индуцирование пероксидом водорода солеустойчивости салицилат-дефицитных трансформантов арабидопсиса *NahG* // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2017. Т. 53, № 6. С. 635–641. <https://doi.org/10.7868/S0555109917060149>
42. van Wees S.C.M., Glazebrook J. Loss of non-host resistance of *Arabidopsis NahG* to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* is due to degradation products of salicylic acid // *Plant Journal*. 2003. Vol. 33, № 4. PP. 733–742. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01665.x>
43. Horvath E., Janda T., Szalai G., Paldi E. In vitro salicylic acid inhibition of catalase activity in maize: differences between the isozymes and a possible role in the induction of chilling tolerance // *Plant Science*. 2002. Vol. 163, № 6. PP. 1129–1135. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00324-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00324-2)
44. Geetha H.M., Shetty H.S. Expression of oxidative burst in cultured cells of pearl millet cultivars against *Sclerospora graminicola* inoculation and elicitor treatment // *Plant Science*. 2002. Vol. 163, № 3. PP. 653–660. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00176-0](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00176-0)
45. La V.H., Lee B.-R., Islam M.T., Park S.-H., Jung H., Bae D.W., Kim T.-H. Characterization of salicylic acid-mediated modulation of the drought stress responses: Reactive oxygen species, proline, and redox state in *Brassica napus* // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 157. PP. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.013>
46. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Швиденко М.В., Карпец Ю.В. Вплив салицилової і янтарної кислот на утворення активних форм кисню в колеоптилях пшениці // *Український біохімічний журнал*. 2011. Т. 83, № 5. С. 82–88.
47. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Швиденко Н.В., Карпец Ю.В. Индукция теплоустойчивости колеоптилей пшеницы салициловой и янтарной кислотами: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2012. Т. 48, № 5. С. 550–556.
48. Minibayeva F.V., Gordon L.K., Kolesnikov O.P., Chasov A.V. Role of extracellular peroxidase in the superoxide production by wheat root cells // *Protoplasma*. 2001. Vol. 217. PP. 125–128. <https://doi.org/10.1007/BF01289421>
49. Minibayeva F., Kolesnikov O., Chasov A., Beckett R.P., Lüthje S., Vylegzhanina N., Buck F., Böttger M. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species // *Plant, Cell & Environment*. 2009. Vol. 32. P. 497–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x>
50. Mori I.C., Pinontoan R., Kawano T., Muto S. Involvement of superoxide generation in salicylic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba* // *Plant Cell Physiol*. 2001. Vol. 42. PP. 1383–1388. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce176>
51. Miura K., Okamoto H., Okuma E., Shiba H., Kamada H., Hasegawa P.M., Murata Y. SIZ1 deficiency causes reduced stomatal aperture and enhanced drought tolerance via controlling salicylic acid-induced accumulation of reactive oxygen species in *Arabidopsis* // *Plant J*. 2013. Vol. 73. PP. 91–104. <https://doi.org/10.1111/tpj.12014>
52. Kalachova T., Iakovenko O., Kretinin S., Kravets V. Involvement of phospholipase D and NADPH-oxidase in salicylic acid signaling cascade // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 66. PP. 127–133. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.02.006>
53. Belt K., Huang S., Thatcher L.F., Casarotto H., Singh K.B., Van Aken O., Millar A.H. Salicylic acid-dependent plant stress signaling via mitochondrial succinate dehydrogenase // *Plant Physiology*. 2017. Vol. 173. PP. 2029–2040. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00060>
54. Mur L.A.J., Kenton P., Atzorn R., Miersch O., Wasternack C. The outcomes of concentration-specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include

- synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death // *Plant Physiology*. 2006. Vol. 140. PP. 249–262. <https://doi.org/10.1104/pp.105.072348>
55. Corpas F.J., Barroso J.B. Nitric oxide synthase-like activity in higher plants // *Nitric Oxide*. 2017. Vol. 68. PP. 5–6. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.10.009>
 56. Gupta K.J., Kaiser W.M. Production and scavenging of nitric oxide by barley root mitochondria // *Plant and Cell Physiology*. 2010. Vol. 51. PP. 576–584. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq022>
 57. Farnese F.S., Menezes-Silva P.E., Gusman G.S., Oliveira J.A. When bad guys become good ones: the key role of reactive oxygen species and nitric oxide in the plant responses to abiotic stress // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7, Art. 471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00471>
 58. Gupta K.J., Hancock J.T., Petrivalsky M., Kolbert Z., Lindermayr C., Durner J., Barroso J.B., Palma J.M., Brouquisse R., Wendehenne D., Corpas F.J., Loake G.J. Recommendations on terminology and experimental best practice associated with plant nitric oxide research. *New Phytologist*. 2020. Vol. 225. PP. 1828–1834. <https://doi.org/10.1111/nph.16157>
 59. Durner J., Wendehenne D., Klessig D.F. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP and cyclic ADP ribose // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1998. Vol. 95, № 17. PP. 10328–10333. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.17.10328>
 60. Song F., Goodman R.M. Activity of nitric oxide is dependent on, but is partially required for function of, salicylic acid in the signaling pathway in tobacco systemic acquired resistance // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2001. Vol. 14, № 12. PP. 1458–1462. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.12.1458>
 61. Chun H.J., Park H.C., Koo S.C., Lee J.H., Park C.Y., Choi M.S., Kang C.H., Baek D., Cheong Y.H., Yun D.-J., Chung W.S., Cho M.J., Kim M.C. Constitutive expression of mammalian nitric oxide synthase in tobacco plants triggers disease resistance to pathogens // *Molecular Cell*. 2012. Vol. 34. PP. 463–471. <https://doi.org/10.1007/s10059-012-0213-0>
 62. Kovacs I., Durner J., Lindermayr C. Crosstalk between nitric oxide and glutathione is required for NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES 1 (NPR1)-dependent defense signaling in *Arabidopsis thaliana* // *New Phytologist*. 2015. Vol. 208. PP. 860–872. <https://doi.org/10.1111/nph.13502>
 63. Klessig D.F., Durner J., Noad R., Navarre D.A., Wendehenne D., Kumar D., Zhou J.M., Shah J., Zhang S., Kachroo P., Trifa Y., Pontier D., Lam E., Silva H. Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2000. Vol. 97, № 16. PP. 8849–8855. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.16.8849>
 64. Yastreб Т.О., Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Dmitriev A.P. Induction of salt tolerance in salicylate-deficient NahG *Arabidopsis* transformants using the nitric oxide donor // *Cytology and Genetics*. 2017. Vol. 51, № 2. PP. 134–141. <https://doi.org/10.3103/S0095452717020086>
 65. Grun S., Lindermayr C., Sell S., Durner J. Nitric oxide and gene regulation in plants // *Journal of Experimental Botany*. 2006. Vol. 57, № 3. PP. 507–516. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj053>
 66. Klepper L. NOx evolution by soybean leaves treated with salicylic acid and selected derivatives // *Pesticide Biochemistry and Physiology*. 1991. Vol. 39, № 1. P. 43–48. [https://doi.org/10.1016/0048-3575\(91\)90212-5](https://doi.org/10.1016/0048-3575(91)90212-5)
 67. Tewari R.K., Paek K.Y. Salicylic acid-induced nitric oxide and ROS generation stimulate ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* roots // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2011. Vol. 30. PP. 396–404. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9202-3>
 68. Gémes K., Poór P., Horváth E., Kolbert Z., Szopkó D., Szepesi A., Tari I. Cross-talk between salicylic acid and NaCl-generated reactive oxygen species and nitric oxide in tomato during acclimation to high salinity // *Physiologia Plantarum*. 2011. Vol. 142, № 2. PP. 179–192. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01461.x>

69. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Косаковская И.В. Оксид азота и пероксид водорода как сигнальные посредники при индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы экзогенными жасмоновой и салициловой кислотами // Физиология растений и генетика. 2016. Т. 48. № 2. С. 158–166. <https://doi.org/10.15407/frg2016.02.158>
70. Dubovskaya L.V., Bakakina Y.S., Kolesneva E.V., Sodel D.L., McAinsh M.R., Hetherington A.M., Volotovskii I.D. cGMP-dependent ABA-induced stomatal closure in the ABA-insensitive Arabidopsis mutant *abi1-1* // New Phytologist. 2011. Vol. 191, № 1. PP. 57–69. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03661.x>
71. Shan C., Wang Y. Exogenous salicylic acid-induced nitric oxide regulates leaf water condition through root osmoregulation of maize seedlings under drought stress // Brazilian Journal of Botany. 2017. Vol. 40, № 2. PP. 591–597. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0355-y>
72. Shao R.X., Xin L.F., Guo J.M., Zheng H.F., Mao J., Han X.P., Jia L., Jia S.J., Du C.G., Song R., Yang Q.H., Elmore R.W. Salicylic acid-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to polyethylene glycol-simulated water deficit is associated with nitric oxide signaling // Photosynthetica. 2018. Vol. 56. PP. 1370–1377. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0850-4>
73. Li X., Zhang L., Ahammed G.J., Li Y.-T., Wei J.-P., Yan P., Zhang L.-P., Han X., Han W.-Y. Salicylic acid acts upstream of nitric oxide in elevated carbon dioxide-induced flavonoid biosynthesis in tea plant (*Camellia sinensis* L.) // Environmental and Experimental Botany. 2019. Vol. 161. PP. 367–374. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.012>
74. Delledonne M., Zeier J., Marocco A., Lamb C. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2001. Vol. 98. PP. 13454–13459. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.012>
75. Hao F., Zhao S., Dong H., Zhang H., Sun L., Miao C. *Nia1* and *Nia2* are involved in exogenous salicylic acid-induced nitric oxide generation and stomatal closure in Arabidopsis // Journal of Integrative Plant Biology. 2010. Vol. 52, № 3. PP. 298–307. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00920.x>
76. Rai K.K., Rai N., Aamir M., Tripathi D., Rai S.P. Interactive role of salicylic acid and nitric oxide on transcriptional reprogramming for high temperature tolerance in *Lablab purpureus* L.: Structural and functional insights using computational approaches // Journal of Biotechnology. 2020. Vol. 309. PP. 113–130. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2020.01.001>
77. Esim N., Atici Ö. Effects of exogenous nitric oxide and salicylic acid on chilling-induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum*) // Frontiers in Life Science. 2015. Vol. 8, № 2. PP. 124–130. <https://doi.org/10.1080/21553769.2014.998299>
78. Горелова Е.И., Шкляревский М.А., Рябчун Н.И., Кабашникова Л.Ф., Колупаев Ю.Е. Комбинированное влияние салициловой кислоты и донора оксида азота на развитие индуцированной закаливанием морозоустойчивости проростков пшеницы // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія. 2020. № 2 (50). С. 93–104. <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.093>
79. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Комбинированное влияние салициловой кислоты и донора оксида азота на стресс-протекторную систему растений пшеницы в условиях засухи // Прикладная биохимия и микробиология. 2018. Т. 54, № 4. С. 400–407. <https://doi.org/10.7868/S0555109918040098>
80. Chavoushia M., Najafia F., Salimia A., Angaji S.A. Improvement in drought stress tolerance of safflower during vegetative growth by exogenous application of salicylic acid and sodium nitroprusside // Industrial Crops & Products. 2019. Vol. 134. PP. 168–176. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.03.071>
81. Ahanger M.A., Aziz U., Alsahli A.A., Alyemeni M.N., Ahmad P. Influence of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ascorbate-glutathione cycle in salt stressed *Vigna angularis* // Biomolecules. 2020. Vol. 10. Art. 42. <https://doi.org/10.3390/biom10010042>

82. Yadu S., Dewangan T.L., Chandrakar V., Keshavkant S. Imperative roles of salicylic acid and nitric oxide in improving salinity tolerance in *Pisum sativum* L. // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2017. Vol. 23, № 1. PP. 43–58. <https://doi.org/10.1007/s12298-016-0394-7>
83. Singh S., Kumar V., Kapoor D., Kumar S., Singh S., Dhanjal D.S., Datta S., Samuel J., Dey P., Wang S., Prasad R., Singh J. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals co-ordination for plant growth under stress conditions // *Physiologia Plantarum*. 2020. Vol. 168, № 2. PP. 301–317. <https://doi.org/10.1111/ppl.13002>
84. Romero L.C., García I., Gotor C. L-cysteine desulphydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol // *Plant Signaling & Behavior*. 2013. Vol. 8, № 5. e24007. <https://doi.org/10.4161/psb.24007>
85. Guo H., Xiao T., Zhou H., Xie Y., Shen W. Hydrogen sulfide: a versatile regulator of environmental stress in plants // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2016. Vol. 38, Art. 16. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-2038-x>
86. Pandey A.K., Gautam A. Stress responsive gene regulation in relation to hydrogen sulfide in plants under abiotic stress // *Physiologia Plantarum*. 2020. Vol. 168. PP. 511–525. <https://doi.org/10.1111/ppl.13064>
87. Li H., Li M., Wei X., Zhang X., Xue R., Zhao Y., Zhao H. Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves // *Molecular Genetics and Genomics*. 2017. Vol. 292. PP. 1091–1110. <https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4>
88. Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Chen T. Involvement of sulphydryl compounds and antioxidant enzymes in H₂S-induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension-cultured cells // *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant*. 2015. Vol. 51. PP. 428–437. <https://doi.org/10.1007/s11627-015-9705-x>
89. Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Wen L., Zhu B., Min X. Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015. Vol. 37, Art. 219. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1971-z>
90. Карпец Ю.В., Шкляревский М.А., Горелова Е.И., Колупаев Ю.Е. Участие сероводорода в индуцировании салициловой кислотой антиоксидантной системы корней проростков пшеницы и их теплоустойчивости // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2020. Т. 56, № 4. С. 383–389. <https://doi.org/10.31857/S0555109920040078>
91. Pan D.-Y., Fu X., Zhang X.-W., Liu F.-J., Bi H.-G., Ai X.-Z. Hydrogen sulfide is required for salicylic acid-induced chilling tolerance of cucumber seedlings // *Protoplasma*. 2020. Vol. 257. PP. 1543–1557. <https://doi.org/10.1007/s00709-020-01531-y>
92. Kaya C. Salicylic acid-induced hydrogen sulphide improves lead stress tolerance in pepper plants by upraising the ascorbate-glutathione cycle // *Physiologia Plantarum*. 2020. <https://doi.org/10.1111/ppl.13159>
93. Zanganeh R., Rahmani F., Jamei R. Impacts of seed priming with salicylic acid and sodium hydrosulfide on possible metabolic pathway of two amino acids in maize plant under lead stress // *Molecular Biology Research Communications*. 2018. Vol. 7, № 2. PP. 83–88. <https://doi.org/10.22099/mbrc.2018.29089.1317>
94. Zanganeh R., Jamei R., Rahmani F. Pre-sowing seed treatment with salicylic acid and sodium hydrosulfide confers Pb toxicity tolerance in maize (*Zea mays* L.) // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2020. Vol. 206, Art. 111392. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111392>

Поступила в редакцию 19.01.2021 г.; повторно 18.04.2021 г.;
принята 27.07.2021 г.; опубликована 29.09.2021 г.

Авторский коллектив:

Колупаев Юрий Евгеньевич, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений, факультет защиты растений, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2); профессор кафедры физиологии и биохимии растений и микроорганизмов, биологический факультет Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина (Украина, 61002, г. Харьков, пл. Свободы, 4).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Ястреб Татьяна Олеговна, канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений, факультет защиты растений, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3604-9028>

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Поляков Алексей Константинович, д-р биол. наук, профессор кафедры лесоводства, факультет лесного хозяйства, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева (Украина, 62483, г. Харьков, п/о Докучаевское-2).

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Дмитриев Александр Петрович, д-р биол. наук, профессор, чл.-корр. НАН Украины, главный научный сотрудник лаборатории иммунитета растений, Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины (Украина, 03143, г. Киев, ул. Академика Заболотного, 148).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2268-9104>

E-mail: dmitriev.ap@gmail.com

For citation: Kolupaev YE, Yastrebo TO, Polyakov AK, Dmitriev AP. Salicylic acid and formation of plant adaptive responses to abiotic stressors: role of signaling network components. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;55:135-165. doi: 10.17223/19988591/55/8 In Russian, English Summary

Yuriy E. Kolupaev^{1,2}, Tetiana O. Yastrebo¹, Aleksey K. Polyakov¹, Alexander P. Dmitriev³

¹Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, Kharkiv, Ukraine

²Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine

³Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Salicylic acid and formation of plant adaptive responses to abiotic stressors: role of signaling network components

Salicylic acid (SA) is one of the key phytohormones. A lot of signaling pathways are activated under its influence. SA takes part in regulation of physiological processes such as seed germination, flowering, synthesis of other hormones, photosynthesis, respiration, transpiration, thermogenesis, responses to infection with pathogens, as well as in adaptation to action of various stressors. Numerous data show an increase in endogenous SA content in plants at the early stages of stress response. Under SA influence, there is antioxidant system activation, as well as synthesis of stress proteins (heat shock proteins, dehydrins, PR- (pathogenesis related) proteins), and accumulation of multifunctional low-molecular-weight protective compounds (proline, glycine betaine, sugars, secondary metabolites). Also, SA has an ability to induce stomatal closure in plants.

We discussed the role of NPR1 protein, which is considered a key transcriptional regulator of SA signaling. We noted that the interaction of SA with this protein occurs in at least two ways: through direct binding and through SA-induced changes in cell redox homeostasis, leading to the NPR1 transition from an oligomer state to a monomer form. For NPR1 monomerization in the cytosol, there must be a sufficient pool of reducing agents, but their nature is not fully understood. At a low SA concentration

in cells, NPR1 protein forms an oligomer and remains in the cytosol (See Fig. 1). Wherein proteins NPR3 and NPR4 bind residual NPR1 in the nucleus and limit its functional activity. With an increase in the SA concentration, NPR1 transforms into a monomer state and penetrates into the nucleus. In addition to the redox-dependent monomerization of NPR1, the increased SA concentration blocks the activity of NPR3 and NPR4, which in the absence of SA act as repressors of transcription regulated by the TGACG-binding factor in SA-sensitive promoters. Thus, blocking NPR3 and NPR4 leads to the activation of the expression of SA-induced genes. However, the list of SA-binding proteins is not limited to NPR. Data on the participation in SA binding of methyltransferase, carbonic anhydrase, several isoenzymes of glutathione S-transferase, chloroplast thioredoxin-*m1*, some enzymes of the Krebs cycle, and a number of other proteins, including those with unknown functions, have been obtained. In this regard, the hypothesis of multinodular (decentralized) SA perception by a plant cell is discussed.

In addition to specific proteins, calcium ions, reactive oxygen species (ROS), nitric oxide and hydrogen sulfide are involved in SA signaling (See Fig. 2). However, the relationships between most of these mediators during SA signal transduction have not been sufficiently studied. We found out that calcium ions in signaling chains are located both below the SA (involved in the transduction of its signals) and above (involved in the induction of SA synthesis). We considered the participation of cationic channels of the CNGC type (cyclic nucleotide-gated calcium channels) in the activation of SA synthesis in plant cells under an action of stressors. The entry of calcium through them into the cytosol leads to the activation of calmodulin, and then protein kinases dependent on calmodulin and calcium. These calcium sensor proteins modulate the activity of transcription factors CBP60g and CAMTA3/SR1, which are positive regulators of the expression of isochorismate synthase gene and other genes that provide the process of SA synthesis. On the other hand, treatment of plants with exogenous SA or an increase in its content in cells due to stress-induced enhancement of synthesis leads to an increase in the concentration of cytosolic calcium, which is necessary for transduction of the SA signal into the genetic apparatus and the realization of its physiological effects.

SA can also be involved in the implementation of action of signaling mediators such as ROS and nitric oxide. In this case, however, not all of their physiological effects are realized with the participation of SA. In particular, our work provides examples of the successful induction of salt tolerance of salicylate-deficient transformants of *Arabidopsis NahG* by the action of hydrogen peroxide and the nitric oxide donor sodium nitroprusside.

On the other hand, ROS, nitric oxide and hydrogen sulfide can act as intermediaries in the implementation of the SA action. This review analyzes new information on the effect of SA on functioning of enzymatic systems that generate ROS (NADPH oxidase, extracellular peroxidase), hydrogen sulfide (L- and D-cysteine desulhydrases) and that synthesize nitric oxide by the reductive and oxidative pathways.

We considered the effects of enhancing stress-protective effect of SA on plants when combined with donors of signaling molecules-gasotransmitters. We noted that the low cost and environmental safety of SA as a natural compound should contribute to the expansion of the scope of its practical application, primarily as a growth regulator of stress-protective action.

The paper contains 2 Figures and 94 References.

Key words: salicylic acid; phytohormones; reactive oxygen species; calcium; nitric oxide; hydrogen sulfide; antioxidant system; resistance

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Raskin I. Salicylate, a new plant hormone. *Plant Physiology*. 1992;99(3):799-803. doi: [10.1104/pp.99.3.799](https://doi.org/10.1104/pp.99.3.799)
2. Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*. 2009;47:177-206. doi: [10.1146/annurev.phyto.050908.135202](https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.050908.135202)
3. Saleem M, Fariduddin Q, Janda T. Multifaceted role of salicylic acid in combating cold stress in plants: A review. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2021;40:464-485. doi: [10.1007/s00344-020-10152-x](https://doi.org/10.1007/s00344-020-10152-x)
4. Dat J, Lopez-Delgado H, Foyer C, Scott I. Effects of salicylic acid on oxidative stress and thermotolerance in tobacco. *Journal of Plant Physiology*. 2000;156(5-6): 659-665. doi: [10.1016/S0176-1617\(00\)80228-X](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80228-X)
5. Larkindale J, Hall J, Knight M, Vierling E. Heat stress phenotypes of *Arabidopsis* mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of thermotolerance. *Plant Physiology*. 2005;138:882-897. doi: [10.1104/pp.105.06225](https://doi.org/10.1104/pp.105.06225)
6. Borsani O, Valpuesta V, Botella M. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiology*. 2001;126:1024-1030. doi: [10.1104/pp.126.3.1024](https://doi.org/10.1104/pp.126.3.1024)
7. Molina A, Bueno P, Marlin M, Rodriguez-Rosales M, Belver A, Venema K, Danaire J. Involvement of endogenous salicylic acid content lipoxygenase and antioxidant enzyme activities in response of tomato cell suspension cultures to NaCl. *New Phycologist*. 2002;156(3):409-415. doi: [10.1046/j.1469-8137.2002.00527.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00527.x)
8. Rao M, Davis R. Ozone-induced cell death occurs via two distinct mechanisms in *Arabidopsis*: the role of salicylic acid. *Plant Journal*. 1999;17(6):603-614. doi: [10.1046/j.1365-313x.1999.00400.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00400.x)
9. Chakraborty N, Sarkar A, Acharya K. Multifaceted roles of salicylic acid and jasmonic acid in plants against abiotic stresses. In: *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives*. Roychoudhury A and Tripathi DK, editors. John Wiley & Sons Ltd.; 2020. pp. 374-387. doi: [10.1002/9781119552154.ch18](https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch18)
10. Santisree P, Jalli LCL, Bhatnagar-Mathur P, Sharma KK. Emerging roles of salicylic acid and jasmonates in plant abiotic stress responses. In: *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives*. Roychoudhury A and Tripathi DK, editors. John Wiley & Sons Ltd.; 2020. PP. 342-373. doi: [10.1002/9781119552154.ch17](https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch17)
11. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Beschasniy SP, Dmitriev AP. Gasotransmitters and their role in adaptive reactions of plant cells. *Cytology and Genetics*. 2019;53(5):392-406. doi: [10.3103/S0095452719050098](https://doi.org/10.3103/S0095452719050098)
12. Khan MN, Mobin M, Abbas ZK. Nitric oxide and high temperature stress: A physiological perspective. In: *Nitric Oxide Action in Abiotic Stress Responses in Plants*. Khan MN, Mobin M, Mohammad F and Corpas F, editors. Switzerland: Springer International Publishing; 2015. pp. 77-93. doi: [10.1007/978-3-319-17804-2_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-17804-2_5)
13. He H, He L. The role of carbon monoxide signaling in the responses of plants to abiotic stresses. *Nitric Oxide*. 2014;42:40-43. doi: [10.1016/j.niox.2014.08.011](https://doi.org/10.1016/j.niox.2014.08.011)
14. Kolupaev YuE, Yastreb TO. Hydrogen sulfide and plant adaptation to abiotic stressors. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;48:158-190. doi: [10.17223/19988591/48/8](https://doi.org/10.17223/19988591/48/8) In Russian, English Summary
15. Kolupaev YuE, Firsova EN, Yastreb TO, Ryabchun NI, Kirichenko VV. Effect of hydrogen sulfide donor on antioxidant state of wheat plants and their resistance to soil drought. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019;66(1):59-66. doi: [10.1134/S1021443719010084](https://doi.org/10.1134/S1021443719010084)

16. Banerjee A, Tripathi DK, Roychoudhury A. Hydrogen sulphide trapeze: Environmental stress amelioration and phytohormone crosstalk. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018;132:46-53. doi: [10.1016/j.plaphy.2018.08.028](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.028)
17. Pokotylo I, Kravets V, Ruelland E. Salicylic acid binding proteins (SABPs): The hidden forefront of salicylic acid signaling. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20:4377. doi: [10.3390/ijms20184377](https://doi.org/10.3390/ijms20184377)
18. Mou Z, Fan W, Dong X. Inducers of plant systemic acquired resistance regulate npr1 function through redox changes. *Cell*. 2003;113(7):935-944. doi: [10.1016/S0092-8674\(03\)00429-X](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(03)00429-X)
19. Wu Y, Zhang D, Chu JY, Boyle P, Wang Y, Brindle ID, De Luca V, Després C. The Arabidopsis NPR1 protein is a receptor for the plant defense hormone salicylic acid. *Cell Reports*. 2012;1:639-647. doi: [10.1016/j.celrep.2012.05.008](https://doi.org/10.1016/j.celrep.2012.05.008)
20. Kwon DJ, Jin H, Kang MJ, Yun SH, Choi SM, Noh YS, Noh B. Salicylic acid-induced transcriptional reprogramming by the HAC–NPR1–TGA histone acetyltransferase complex in *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Research*. 2018;46(22):11712-11725. doi: [10.1093/nar/gky847](https://doi.org/10.1093/nar/gky847)
21. Manohar M, Tian M, Moreau M, Park SW, Choi HW, Fei Z, Friso G, Asif M, Manosalva P, von Dahl CC, Shi K, Ma S, Dinesh-Kumar SP, O'Doherty I, Schroeder FC, van Wijk KJ, Klessig DF. Identification of multiple salicylic acid-binding proteins using two high throughput screens. *Frontiers in Plant Science*. 2015;5:777. doi: [10.3389/fpls.2014.00777](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00777)
22. Chen Z, Ricigliano JW, Klessig DF. Purification and characterization of a soluble salicylic acid-binding protein from tobacco. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1993;90:9533-9537. doi: [10.1073/pnas.90.20.9533](https://doi.org/10.1073/pnas.90.20.9533)
23. Dempsey DA, Shah J, Klessig DF. Salicylic acid and disease resistance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1999;18:547-575. doi: [10.1080/07352689991309397](https://doi.org/10.1080/07352689991309397)
24. Overmyer K, Brosché M, Kangasjärvi J. Reactive oxygen species and hormonal control of cell death. *Trends in Plant Science*. 2003;8(7):335-342. doi: [10.1016/S1360-1385\(03\)00135-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00135-3)
25. Ding Y, Sun T, Ao K., Peng Y, Zhang Y, Li X., Zhang Y. Opposite roles of salicylic acid receptors NPR1 and NPR3/NPR4 in transcriptional regulation of plant immunity. *Cell*. 2018;173:1454-1467. doi: [10.1016/j.cell.2018.03.044](https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.03.044)
26. Tada Y, Spoel SH, Pajerowska-Mukhtar K, Mou Z, Song J, Wang C, Zuo J, Dong X. Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins. *Science*. 2008;321:952-956. doi: [10.1126/science.1156970](https://doi.org/10.1126/science.1156970)
27. Pedranzani H, Vigliocco A. Evaluation of jasmonic acid and salicylic acid levels in abiotic stress tolerance: Past and present. In: *Mechanisms Behind Phytohormonal Signalling and Crop Abiotic Stress Tolerance*. Singh VP, Singh S and Prasad SM, editors. USA, NY: Nova Science Publishers; 2017. pp. 329-370.
28. Tarchevsky I.A. Compartmentation of salicylate-induced proteins. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2014. 50(4):338-345. doi: [10.1134/S0003683814040115](https://doi.org/10.1134/S0003683814040115)
29. Castelló MJ, Medina-Puche L, Lamilla J, Tornero P. NPR1 paralogs of *Arabidopsis* and their role in salicylic acid perception. *PLoS ONE*. 2018;13:e0209835. doi: [10.1371/journal.pone.0209835](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209835)
30. Kim MC, Chung WS, Yun D, Cho MJ. Calcium and calmodulin-mediated regulation of gene expression in plants. *Molecular Plant*. 2009;2(1):13-21. doi: [10.1093/mp/ssn091](https://doi.org/10.1093/mp/ssn091)
31. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Dmitriev AP. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytology and Genetics*. 2015;49(5):338-348. doi: [10.3103/S0095452715050047](https://doi.org/10.3103/S0095452715050047)
32. Johnson JM, Reichelt M, Vadassery J, Gershenzon J, Oelmüller R. An Arabidopsis mutant impaired in intracellular calcium elevation is sensitive to biotic and abiotic stress. *BMC Plant Biology*. 2014;14:162. doi: [10.1186/1471-2229-14-162](https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-162)
33. Rai KK, Pandey N, Rai SP. Salicylic acid and nitric oxide signaling in plant heat stress. *Physiologia Plantarum*. 2020;168(2):241-255. doi: [10.1111/ppl.12958](https://doi.org/10.1111/ppl.12958)

34. Wang LJ, Li SH. Salicylic acid-induced heat or cold tolerance in relation to Ca^{2+} homeostasis and antioxidant systems in young grape plants. *Plant Science*. 2006;70(4):685-694. doi: [10.1016/j.plantsci.2005.09.005](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.09.005)
35. Fan M, Sun X, Xu N, Liao Z, Li Y, Wang J, Fan Y, Cui D, Li P, Miao Z. Integration of deep transcriptome and proteome analyses of salicylic acid regulation high temperature stress in *Ulva prolifera*. *Scientific Reports*. 2017;7:11052. doi: [10.1038/s41598-017-11449-w](https://doi.org/10.1038/s41598-017-11449-w)
36. Khokon AR, Okuma E, Hossain MA, Munemasa S, Uraji M, Nakamura Y, Mori IC, Murata Y. Involvement of extracellular oxidative burst in salicylic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant, Cell & Environment*. 2011; 34:434-443. doi: [10.1111/j.1365-3040.2010.02253.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02253.x)
37. Prodhan MY, Munemasa S, Nahar MNN, Nakamura Y, Murata Y. Guard cell salicylic acid signaling is integrated into abscisic acid signaling via the Ca^{2+} /CPK-dependent pathway. *Plant Physiology*. 2018;178:441-450. doi: [10.1104/pp.18.00321](https://doi.org/10.1104/pp.18.00321)
38. Kohli SK, Handa N, Gautam V, Bali S, Sharma A, Khanna K, Arora S, Thukral KA, Ohri P, Karpets Y, Kolupaev Y, Bhardwaj R. ROS signaling in plants under heavy metal stress. In: *Reactive Oxygen Species and Antioxidant Systems in Plants: Role and Regulation under Abiotic Stress*. Khan MIR and Khan NA, editors. Singapore: Springer Nature; 2017. pp. 185-214. doi: [10.1007/978-981-10-5254-5_8](https://doi.org/10.1007/978-981-10-5254-5_8)
39. Miller EW, Dickinson BC, Chang CJ. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2010;107(36):15681-15686. doi: [10.1073/pnas.1005776107](https://doi.org/10.1073/pnas.1005776107)
40. Quan LJ, Zhang B, Shi WW, Li HY. Hydrogen peroxide in plants: a versatile molecule of the reactive oxygen species network. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2008;50(1):2-18. doi: [10.1111/j.1744-7909.2007.00599.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00599.x)
41. Yastreb TO, Kolupaev YE, Lugovaya AA, Dmitriev AP. Hydrogen peroxide-induced salt tolerance in the *Arabidopsis* salicylate-deficient transformants *NahG*. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2017;53(6):719-724. doi: [10.1134/S000368381706014X](https://doi.org/10.1134/S000368381706014X)
42. van Wees SCM, Glazebrook J. Loss of non-host resistance of *Arabidopsis NahG* to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* is due to degradation products of salicylic acid. *Plant Journal*. 2003;33(4):733-742. doi: [10.1046/j.1365-3113x.2003.01665.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3113x.2003.01665.x)
43. Horvath E, Janda T, Szalai G, Paldi E. *In vitro* salicylic acid inhibition of catalase activity in maize: differences between the isozymes and a possible role in the induction of chilling tolerance. *Plant Science*. 2002;163(6):1129-1135. doi: [10.1016/S0168-9452\(02\)00324-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00324-2)
44. Geetha HM, Shetty HS. Expression of oxidative burst in cultured cells of pearl millet cultivars against *Sclerospora graminicola* inoculation and elicitor treatment. *Plant Science*. 2002;163(3):653-660. doi: [10.1016/S0168-9452\(02\)00176-0](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00176-0)
45. La VH, Lee BR, Islam MT, Park SH, Jung H, Bae DW, Kim TH. Characterization of salicylic acid-mediated modulation of the drought stress responses: Reactive oxygen species, proline, and redox state in *Brassica napus*. *Environmental and Experimental Botany*. 2019;157:1-10. doi: [10.1016/j.envexpbot.2018.09.013](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.09.013)
46. Kolupaev YuYe, Yastreb TO, Shvidenko MV, Karpets YuV. Influence of salicylic and succinic acids on formation of active oxygen forms in wheat coleoptiles. *Ukrains'kyi Biokhimichnyi Zhurnal*. 2011;83(5):82-88. In Ukrainian, English Summary
47. Kolupaev YuE, Yastreb TO, Shvidenko NV, Karpets YuV. Induction of heat resistance of wheat coleoptiles by salicylic and succinic acids: connection of the effect with the generation and neutralization of reactive oxygen species. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2012;48(5):500-505. doi: [10.1134/S0003683812050055](https://doi.org/10.1134/S0003683812050055)
48. Minibayeva FV, Gordon LK, Kolesnikov OP, Chasov AV. Role of extracellular peroxidase in the superoxide production by wheat root cells. *Protoplasma*. 2001;217:125-128. doi: [10.1007/BF01289421](https://doi.org/10.1007/BF01289421)

49. Minibayeva F, Kolesnikov O, Chasov A, Beckett RP, L  thje S, Vylegzhanina N, Buck F, B  ttger M. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species. *Plant, Cell & Environment*. 2009;32:497-508. doi: [10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x)
50. Mori IC, Pinontoan R, Kawano T, Muto S. Involvement of superoxide generation in salicylic acid-induced stomatal closure in *Vicia faba*. *Plant Cell Physiology*. 2001;42:1383-1388. doi: [10.1093/pcp/pce176](https://doi.org/10.1093/pcp/pce176)
51. Miura K., Okamoto H, Okuma E, Shiba H, Kamada H, Hasegawa PM, Murata Y. SIZ1 deficiency causes reduced stomatal aperture and enhanced drought tolerance via controlling salicylic acid-induced accumulation of reactive oxygen species in Arabidopsis. *Plant J*. 2013;73:91-104. doi: [10.1111/tpj.12014](https://doi.org/10.1111/tpj.12014)
52. Kalachova T, Iakovenko O, Kretinin S, Kravets V. Involvement of phospholipase D and NADPH-oxidase in salicylic acid signaling cascade. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;66:127-133. doi: [10.1016/j.plaphy.2013.02.006](https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.02.006)
53. Belt K, Huang S, Thatcher LF, Casarotto H, Singh KB, Van Aken O, Millar AH. Salicylic acid-dependent plant stress signaling via mitochondrial succinate dehydrogenase. *Plant Physiology*. 2017;173:2029-2040. doi: [10.1104/pp.16.00060](https://doi.org/10.1104/pp.16.00060)
54. Mur LAJ, Kenton P, Atzorn R, Miersch O, Wasternack C. The outcomes of concentration-specific interactions between salicylate and jasmonate signaling include synergy, antagonism, and oxidative stress leading to cell death. *Plant Physiology*. 2006;140:249-262. doi: [10.1104/pp.105.072348](https://doi.org/10.1104/pp.105.072348)
55. Corpas FJ, Barroso JB. Nitric oxide synthase-like activity in higher plants. *Nitric Oxide*. 2017;68:5-6 doi: [10.1016/j.niox.2016.10.009](https://doi.org/10.1016/j.niox.2016.10.009)
56. Gupta KJ, Kaiser WM. Production and scavenging of nitric oxide by barley root mitochondria. *Plant and Cell Physiology*. 2010;51:576-584 doi: [10.1093/pcp/pcq022](https://doi.org/10.1093/pcp/pcq022)
57. Farnese FS, Menezes-Silva PE, Gusman GS, Oliveira JA. When bad guys become good ones: the key role of reactive oxygen species and nitric oxide in the plant responses to abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:471. doi: [10.3389/fpls.2016.00471](https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00471)
58. Gupta KJ, Hancock JT, Petrivalsky M, Kolbert Z, Lindermayr C, Durner J, Barroso JB, Palma JM, Brouquisse R, Wendehenne D, Corpas FJ, Loake GJ. Recommendations on terminology and experimental best practice associated with plant nitric oxide research. *New Phytologist*. 2020; 225:1828-1834. doi: [10.1111/nph.16157](https://doi.org/10.1111/nph.16157)
59. Durner J, Wendehenne D, Klessig DF. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP and cyclic ADP ribose. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1998;95(17):10328-10333. doi: [10.1073/pnas.95.17.10328](https://doi.org/10.1073/pnas.95.17.10328)
60. Song F, Goodman RM. Activity of nitric oxide is dependent on, but is partially required for function of, salicylic acid in the signaling pathway in tobacco systemic acquired resistance. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2001;14(12):1458-1462. doi: [10.1094/MPMI.2001.14.12.1458](https://doi.org/10.1094/MPMI.2001.14.12.1458)
61. Chun HJ, Park HC, Koo SC, Lee JH, Park CY, Choi MS, Kang CH, Baek D, Cheong YH, Yun DJ, Chung WS, Cho MJ, Kim MC. Constitutive expression of mammalian nitric oxide synthase in tobacco plants triggers disease resistance to pathogens. *Molecular Cell*. 2012;34:463-471. doi: [10.1007/s10059-012-0213-0](https://doi.org/10.1007/s10059-012-0213-0)
62. Kovacs I, Durner J, Lindermayr C. Crosstalk between nitric oxide and glutathione is required for NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES 1 (NPR1)-dependent defense signaling in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*. 2015;208:860-872. doi: [10.1111/nph.13502](https://doi.org/10.1111/nph.13502)
63. Klessig DF, Durner J, Noad R, Navarre DA, Wendehenne D, Kumar D, Zhou JM, Shah J, Zhang S, Kachroo P, Trifa Y, Pontier D, Lam E, Silva H. Nitric oxide and salicylic acid signaling in plant defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2000;97(16):8849-8855. doi: [10.1073/pnas.97.16.8849](https://doi.org/10.1073/pnas.97.16.8849)

64. Yastrebo TO, Karpets YuV, Kolupaev YuE, Dmitriev AP. Induction of salt tolerance in salicylate-deficient *NahG* Arabidopsis transformants using the nitric oxide donor. *Cytology and Genetics*. 2017;51(2):134-141. doi: [10.3103/S0095452717020086](https://doi.org/10.3103/S0095452717020086)
65. Grun S, Lindermayr C, Sell S, Durner J. Nitric oxide and gene regulation in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(3):507-516. doi: [10.1093/jxb/erj053](https://doi.org/10.1093/jxb/erj053)
66. Klepper L. NOx evolution by soybean leaves treated with salicylic acid and selected derivatives. *Pesticide Biochemistry and Physiology*. 1991;39(1):43-48. doi: [10.1016/0048-3575\(91\)90212-5](https://doi.org/10.1016/0048-3575(91)90212-5)
67. Tewari RK, Paek KY. Salicylic acid-induced nitric oxide and ROS generation stimulate ginsenoside accumulation in *Panax ginseng* roots. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2011;30:396-404. doi: [10.1007/s00344-011-9202-3](https://doi.org/10.1007/s00344-011-9202-3)
68. Gémes K, Poór P, Horváth E, Kolbert Z, Szopkó D, Szepesi A, Tari I. Cross-talk between salicylic acid and NaCl-generated reactive oxygen species and nitric oxide in tomato during acclimation to high salinity. *Physiologia Plantarum*. 2011;142(2):179-192. doi: [10.1111/j.1399-3054.2011.01461.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01461.x)
69. Karpets YuV, Kolupaev YuE, Kosakivska IV. Nitric oxide and hydrogen peroxide as signal mediators at induction of heat resistance of wheat plantlets by exogenous jasmonic and salicylic acids. *Fiziologiya Rastenii i Genetica*. 2016;48(2):158-166. doi: [10.15407/frg2016.02.158](https://doi.org/10.15407/frg2016.02.158) In Russian, English Summary
70. Dubovskaya LV, Bakakina YS, Kolesneva EV, Sodel DL, McAinsh MR, Hetherington AM, Volotovskii ID. cGMP-dependent ABA-induced stomatal closure in the ABA-insensitive Arabidopsis mutant *abi1-1*. *New Phytologist*. 2011;191(1):57-69. doi: [10.1111/j.1469-8137.2011.03661.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03661.x)
71. Shan C, Wang Y. Exogenous salicylic acid-induced nitric oxide regulates leaf water condition through root osmoregulation of maize seedlings under drought stress. *Brazilian Journal of Botany*. 2017;40(2): 591-597. doi: [10.1007/s40415-016-0355-y](https://doi.org/10.1007/s40415-016-0355-y)
72. Shao RX, Xin LF, Guo JM, Zheng HF, Mao J, Han XP, Jia L, Jia SJ, Du CG, Song R, Yang QH, Elmore RW. Salicylic acid-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to polyethylene glycol-simulated water deficit is associated with nitric oxide signaling. *Photosynthetica*. 2018;56:1370-1377. doi: [10.1007/s11099-018-0850-4](https://doi.org/10.1007/s11099-018-0850-4)
73. Li X, Zhang L, Ahammed GJ, Li YT, Wei JP, Yan P, Zhang LP, Han X, Han WY. Salicylic acid acts upstream of nitric oxide in elevated carbon dioxide-induced flavonoid biosynthesis in tea plant (*Camellia sinensis* L.). *Environmental and Experimental Botany*. 2019;161:367-374. doi: [10.1016/j.envexpbot.2018.11.012](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.012)
74. Delledonne M, Zeier J, Marocco A, Lamb C. Signal interactions between nitric oxide and reactive oxygen intermediates in the plant hypersensitive disease resistance response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2001;98:13454-13459. doi: [10.1016/j.envexpbot.2018.11.012](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.11.012)
75. Hao F, Zhao S, Dong H, Zhang H, Sun L, Miao C. *Nia1* and *Nia2* are involved in exogenous salicylic acid-induced nitric oxide generation and stomatal closure in *Arabidopsis*. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2010;52(3):298-307. doi: [10.1111/j.1744-7909.2010.00920.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00920.x)
76. Rai KK, Rai N, Aamir M, Tripathi D, Rai SP. Interactive role of salicylic acid and nitric oxide on transcriptional reprogramming for high temperature tolerance in *Lablab purpureus* L.: Structural and functional insights using computational approaches. *Journal of Biotechnology*. 2020;309:113-130. doi: [10.1016/j.jbiotec.2020.01.001](https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2020.01.001)
77. Esim N, Atici Ö. Effects of exogenous nitric oxide and salicylic acid on chilling-induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum*). *Frontiers in Life Science*. 2015;(2):124-130. doi: [10.1080/21553769.2014.998299](https://doi.org/10.1080/21553769.2014.998299)
78. Horielova EI, Shkliarevskiy MA, Ryabchun NI, Kabashnikova LF, Kolupaev YuE. Combined effect of salicylic acid and nitric oxide donor on development of hardening-induced frost resistance of wheat seedlings. *Visnik Harkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo*

- universitetu. Seria Biologia.* 2020;2(50):93-104. doi: [10.35550/vbio2020.02.093](https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.093) In Russian, English Summary
79. Kolupaev YuE, Karpets YuV, Yastreb TO, Lugovaya AA. Combined effect of salicylic acid and nitrogen oxide donor on stress-protective system of wheat plants under drought conditions. *Applied Biochemistry and Microbiology.* 2018;54(4):418-424. doi: [10.1134/S0003683818040099](https://doi.org/10.1134/S0003683818040099)
 80. Chavoushia M, Najafia F, Salimia A, Angaji SA. Improvement in drought stress tolerance of safflower during vegetative growth by exogenous application of salicylic acid and sodium nitroprusside. *Industrial Crops & Products.* 2019;134:168-176. doi: [10.1016/j.indcrop.2019.03.071](https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.03.071)
 81. Ahanger MA, Aziz U, Alsahli AA, Alyemeni MN, Ahmad P. Influence of exogenous salicylic acid and nitric oxide on growth, photosynthesis, and ascorbate-glutathione cycle in salt stressed *Vigna angularis*. *Biomolecules.* 2020;10:42. doi: [10.3390/biom10010042](https://doi.org/10.3390/biom10010042)
 82. Yadu S, Dewangan TL, Chandrakar V, Keshavkant S. Imperative roles of salicylic acid and nitric oxide in improving salinity tolerance in *Pisum sativum* L. *Physiology and Molecular Biology of Plants.* 2017;23(1):43-58. doi: [10.1007/s12298-016-0394-7](https://doi.org/10.1007/s12298-016-0394-7)
 83. Singh S, Kumar V, Kapoor D, Kumar S, Singh S, Dhanjal DS, Datta S, Samuel J, Dey P, Wang S, Prasad R, Singh J. Revealing on hydrogen sulfide and nitric oxide signals co-ordination for plant growth under stress conditions. *Physiologia Plantarum.* 2020;168(2):301-317. doi: [10.1111/ppl.13002](https://doi.org/10.1111/ppl.13002)
 84. Romero LC, García I, Gotor C. L-cysteine desulphydrase 1 modulates the generation of the signaling molecule sulfide in plant cytosol. *Plant Signaling & Behavior.* 2013;8(5):e24007. doi: [10.4161/psb.24007](https://doi.org/10.4161/psb.24007)
 85. Guo H, Xiao T, Zhou H, Xie Y, Shen W. Hydrogen sulfide: a versatile regulator of environmental stress in plants. *Acta Physiologiae Plantarum.* 2016;38:16. doi: [10.1007/s11738-015-2038-x](https://doi.org/10.1007/s11738-015-2038-x)
 86. Pandey AK, Gautam A. Stress responsive gene regulation in relation to hydrogen sulfide in plants under abiotic stress. *Physiologia Plantarum.* 2020;168:511-525. doi: [10.1111/ppl.13064](https://doi.org/10.1111/ppl.13064)
 87. Li H, Li M, Wei X, Zhang X, Xue R, Zhao Y., Zhao H. Transcriptome analysis of drought-responsive genes regulated by hydrogen sulfide in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Molecular Genetics and Genomics.* 2017;292:1091-1110. doi: [10.1007/s00438-017-1330-4](https://doi.org/10.1007/s00438-017-1330-4)
 88. Li ZG, Long WB, Yang SZ, Wang YC, Tang JH, Chen T. Involvement of sulfhydryl compounds and antioxidant enzymes in H₂S-induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension-cultured cells. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant.* 2015;51:428-437. doi: [10.1007/s11627-015-9705-x](https://doi.org/10.1007/s11627-015-9705-x)
 89. Li ZG, Long WB, Yang SZ, Wang YC, Tang JH, Wen L, Zhu Byu, Min X Endogenous hydrogen sulfide regulated by calcium is involved in thermotolerance in tobacco *Nicotiana tabacum* L. suspension cell cultures. *Acta Physiologiae Plantarum.* 2015;37:219. doi: [10.1007/s11738-015-1971-z](https://doi.org/10.1007/s11738-015-1971-z)
 90. Karpets YuV, Shkliarevskiy MA, Horielova EI, Kolupaev YuE. Participation of hydrogen sulfide in induction of antioxidant system in roots of wheat plantlets and their heat resistance by salicylic acid. *Applied Biochemistry and Microbiology.* 2020;56(4):467-472. doi: [10.1134/S0003683820040079](https://doi.org/10.1134/S0003683820040079)
 91. Pan DY, Fu X, Zhang XW, Liu FJ, Bi HG, Ai XZ. Hydrogen sulfide is required for salicylic acid-induced chilling tolerance of cucumber seedlings. *Protoplasma.* 2020;257:1543-1557. doi: [10.1007/s00709-020-01531-y](https://doi.org/10.1007/s00709-020-01531-y)
 92. Kaya C. Salicylic acid-induced hydrogen sulphide improves lead stress tolerance in pepper plants by upraising the ascorbate-glutathione cycle. *Physiolgia Plantarum.* 2020. doi: [10.1111/ppl.13159](https://doi.org/10.1111/ppl.13159)
 93. Zanganeh R, Rahmani F, Jamei R. Impacts of seed priming with salicylic acid and sodium hydrosulfide on possible metabolic pathway of two amino acids in maize plant under lead

- stress. *Molecular Biology Research Communications*. 2018;7(2):83-88. doi: [10.22099/mbr.2018.29089.1317](https://doi.org/10.22099/mbr.2018.29089.1317)
94. Zanganeh R, Jamei R, Rahmani F. Pre- sowing seed treatment with salicylic acid and sodium hydrosulfide confers Pb toxicity tolerance in maize (*Zea mays* L.). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2020;206:111392. doi: [10.1016/j.ecoenv.2020.111392](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111392)

Received 19 January 2021; Revised 18 April 2021;
Accepted 27 July 2021; Published 29 September 2021.

Author info:

Kolupaev Yuriy E, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of the Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Plant Protection, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevskoe-2, Kharkiv 62483, Ukraine; Professor, Department of Physiology and Biochemistry of Plants and Microorganisms, Faculty of Biology, Karazin Kharkiv National University, 4 Svobody square, Kharkiv 61002, Ukraine.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Yastreba Tetiana O, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Botany and Plant Physiology, Faculty of Plant Protection, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevskoe-2, Kharkiv 62483, Ukraine.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3604-9028>

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Polyakov Aleksey K, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Forestry, Faculty of Forestry, Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University, p/o Dokuchaevskoe-2, Kharkiv 62483, Ukraine.

E-mail: plant.biology.knau@gmail.com

Dmitriev Alexander P, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Corresponding Member of the National Academy of Sciences of Ukraine, Chief Researcher, Laboratory of Plant Immunity, Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine, Academician Zabolotnogo Str., 148, Kyiv 03143, Ukraine.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-2268-9104>

E-mail: dmitriev.ap@gmail.com