

БИОЛОГИЯ



МРНТИ 34.31.35

**Н.Н. Иқсат, Д. Токашева, М.К. Бейсекова, У.И. Аманбаева, Ж.Б. Тлеукулова,
А.Ж. Акбасова, С.Б. Жангазин, Р.Т. Омаров**

*Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан
(E-mail: nurguliksat@gmail.com, dana041193@mail.ru, mk.beisekova@gmail.com,
amanbaeva.u@gmail.com, zhanerke.birzhan@gmail.com, a.j.alua@gmail.com,
zhangazin_sayan@mail.ru, romarov@gmail.com)*

Салициловая кислота и ее роль в индуцированной устойчивости растений к биотическому стрессу

Аннотация: Салициловая кислота является природной сигнальной молекулой, которая играет ключевую роль в установлении и передаче сигналов защиты растений от фитопатогенов. Салициловая кислота, модулируя экспрессию защитных генов и изменяя активность антиоксидантных ферментов, может регулировать окислительные процессы, связанные с защитными реакциями растений. В этой обзорной статье рассмотрены исследования, дающие представление о функционировании салициловой кислоты в иммунитете растений.

Ключевые слова: салициловая кислота, резистентность, гиперчувствительный ответ, системная приобретенная резистентность, антиоксидантные ферменты, метилсалицилат.

DOI: <https://doi.org/10.32523/2616-7034-2020-131-2-8-14>

Вирусы растений приносят колоссальные потери сельскому хозяйству, тем самым являясь преградой на пути к росту и развитию растений. Одни из биологических механизмов в адаптации к патогенам является активация резистентных ответов на инфекцию. В длительных коэволюционных процессах взаимодействия с патогенами растения сформулировали различные механизмы устойчивости к заболеваниям.

Растения реагируют на биотический стресс, активируя сложный защитный механизм, который может действовать как локально (Local Acquired Resistance), так и системно (Systemic Acquired Resistance) [1,2]. В качестве локального противодействия на вторжение патогена выступает гиперчувствительный ответ. Он характеризуется развитием некротических поражений (сверхчувствительность) в тканях растений, которые ограничивают рост и дальнейшее распространение микроорганизмов, таких как вирусы, бактерии и грибы.

Развитие защитных механизмов связано с активацией различных генов. Продукты этих генов играют важную роль в предотвращении развития фитопатогенов косвенно, помогая укрепить защитный барьер клеточной стенки, либо вырабатывая определенные ферменты и вторичные метаболиты [3]. Во время гиперчувствительного ответа также индуцируются патоген-ассоциированные белки (PR-белки) [4]. Большинство PR-белков обладают противопатогенной активностью *in vitro*, тем самым повышая устойчивость растений к болезням при сверхэкспрессии у трансгенных растений [5]. Кроме этого, гиперчувствительный ответ также связан с увеличением активных форм кислорода, которые могут приводить к клеточному апоптозу [6].

Системная приобретенная резистентность проявляется в течении нескольких часов или дней после первичного заражения хозяина растения. Данная устойчивость имеет длительный

эффект и действует как приобретенный иммунитет против тех или иных микроорганизмов. SAR является неспецифичным процессом [7].

С развитием молекулярных и биохимических методов, были выяснены сигнальные пути и их ключевые компоненты, ведущие в активации защитных процессах растений.

Одна из главных составляющих сигнального пути, участвующая в инициации и поддержании защитного ответа растений является салициловая кислота. В высших растениях салициловая кислота играет одну из важных ролей в индуцированной устойчивости к биотическим стрессам. Салициловая кислота, в частности образуется из бензойной кислоты у некоторых видов растений (табак, рис, горох) [8,9,10], а другие виды растений синтезируют салициловую кислоту по О-кумаратному пути [11,12].

В настоящий момент известны данные о влиянии салициловой кислоты на повышение сигнальных защитных механизмов растений, таких как аккумуляция аскорбиновой кислоты [13], активации АФК-ферментов [14] и увеличении экспрессии стресс-ассоциированных кластерных генов [15]. Первые данные, описывающие функцию салициловой кислоты как устойчиво-индуцированная, были получены при исследовании заболеваний вирусом табачной мозаики [16]. После первичного заражения вирусом табачной мозаики, в табаке увеличивается концентрация салициловой кислоты в месте заражения с последующим ее незначительным ростом в неинфицированных системных тканях. В табаке наряду с повышением уровня салициловой кислоты происходит активация транскрипции PR-генов как в инокулированных, так и в незараженных листьях [17].

Данные Sagovar показывают, что нетранслируемая мРНК PR-белков может конвертироваться в транслируемое положение через внесения экзогенной салициловой кислоты в табак [18]. Было выявлено, что уровень эндогенной салициловой кислоты увеличивался в 20-30 раз в первичнозараженных и в 10 раз в неинфицированных листьях табака сорта Xanthi ps [19]. Также при добавлении экзогенной салициловой кислоты в растения активируются те же девять генов, что и при инфекции с TMV [20]. Аналогичные показатели увеличения салициловой кислоты в проводящей ткани, а именно во флоэме были выявлены при заражении огурца [21] и вирусом некроза табака (TNV) [22], и бактерией *Colletotrichum lagenarium* [23]. Что касается грибов, то по данным цитологических исследований они не имеют способности проникать в клетки растений и проводить репродукцию в связи с тем, что идет активация сигнальных путей с последующей экспрессией защитных генов [24].

Результаты исследований Tong Li и соавторов показывают, что салициловая кислота может эффективно регулировать накопление аскорбиновой кислоты, особенно в томатах сорта “Jinpeng – 1” [25]. Данные также показывают, что после инокуляции растений вирусом TYLCV увеличивалась активность аскорбат пероксидазы и пероксидазы под действием аккумуляции салициловой кислоты. Напротив, активность супероксиддисмутазы снизилась в томатах сорта “Jinpeng – 1” и увеличивалась в “Zhefen – 702” соответственно

Пероксидазы класс белков, которые катализируют синтез лигнина, тем самым могут быть непосредственно связаны с повышенной способностью системно защищать ткани путем лигнификации при биотических стрессах. Пероксидаза широко распространена в высших растениях и защищает растительные клетки от разрушительного воздействия H_2O_2 , катализируя его разложение [26, 27]. Влияние салициловой кислоты на активность пероксидазы, полифенолоксидазы и накопление перекиси водорода было изучено также на арахисе. При всех обработках наблюдалось общее увеличение активности POD по сравнению с контрольными растениями. Из них 1% концентрация показала более высокую активность по испытательному периоду, чем другие концентрации салициловой кислоты. Содержание белка в листьях растений, обработанных салициловой кислотой, было значительно выше, чем в необработанных контрольных группах при 0,14% концентрации через 72 часа после инокуляции [28]. Сильная, но положительная корреляция была обнаружена между окислительным состоянием растения хозяина и устойчивостью к различным стрессам [29]. ВУМВ-инфицированные листья показали активность, индуцированную пероксидазой, каталазой, аскорбат пероксидазой и супероксиддисмутазой, тогда как обработка салициловой кислотой ингибировала активность пероксидазы, каталазы, но индуцировала активность

супероксиддисмутазы. Другие эксперименты показали, что активность каталазы значительно увеличивалась после еженедельного комбинированного применения салициловой кислоты и бензотиадиазола [30]. Активность фермента, скорее всего, зависела от концентрации салициловой кислоты. Эксперименты по анализу активности антиоксидантных ферментов в ответ на комбинированное воздействие салициловой кислоты с жасмоновой кислотой и инокуляции CMV в томате (*Solanum lycopersicum*) показали, что салициловая кислота снижала активность САТ до 6 дня после инокуляции, а затем увеличивала активность САТ до 15 дня после инокуляции. Самая высокая активность POD наблюдалась при обработке салициловой кислоты с жасмоновой кислотой, а самая высокая активность SOD и PAL была связана с обработкой СК+ЖК+CMV [31]. Эти данные показывают, что комбинация СК с ЖК может контролировать аккумуляцию CMV в томатах.

Высокие концентрации H_2O_2 были установлены в зараженных вирусом листьях, по сравнению с контролем, в то время как обработка салициловой кислотой с последующей инокуляцией вируса, вызывала уменьшение ущерба от перекисного окисления липидов [32].

Известно, что экзогенная салициловая кислота в концентрации 2 мМ индуцирует резистентность томатов как ответ на вирусную постинокуляцию. Растения, обработанные салициловой кислотой, имели нормальный ростовой фенотип. Данные результаты указывают на то, что экзогенное применение салициловой кислоты и ее функциональных аналогов относительно понижает аккумуляцию вируса TYLCV и этот эффект длится около 10 дней [33].

Усиление в растениях резистентности через индуцирование биологическими и химическими факторами это один из самых эффективных путей по контролю заболеваний растений. Салициловая кислота – химически индуцирующий фактор, и она является ключевой сигнальной молекулой в СПР (SAR) сигнальной трансдукции.

Для определения локализации салициловой кислоты при биотическом стрессе использовали радиоактивные метки. В этих опытах было установлено, что основная часть салицилата транспортировалась из первичного места заражения в верхние не инокулированные листья растения. Трансгенные растения табака и арабидопсиса с инсертным геном *NahG*, который кодирует фермент салицилатгидроксилазу, катализирующий превращение салициловой кислоты в катехол, не накапливали салициловые кислоты и не проявляли резистентность к фитопагенам при механическом заражении [34].

Для объяснения природы влияния салициловой кислоты и ее роли в резистентности растений к микроорганизмам Greenberg и другие использовали две группы мутантов растений арабидопсиса [35]. В первой группе были трансгенные растения, которые на постоянной основе экспрессируют гены PR-белков, имели сверхконцентрацию салициловой кислоты, то есть всегда проявляли системную приобретенную устойчивость (*acd 2*, *lsd*, *srp*). Ко второй группе относились мутанты, не способные проявлять SAR в ответ на обработку экзогенной салициловой кислотой (*eds*, *ndr 1*, *prg 1*, *nim 1*). Тем самым было предположено, что системную приобретенную устойчивость индуцирует салициловая кислота, образующаяся при некротических поражениях при первичном заражении растений. Во избежания токсичности, вызванной высокими концентрациями салициловой кислоты, растения выработали системы преобразования салициловой кислоты в его производные, такие как метилсалицилат, аминокислотные конъюгаты и другие [36]. Метилсалицилат является летучим веществом. Помимо его роли в передаче сигналов по воздуху между растениями [37], было выдвинуто, что метилсалицилат является критическим мобильным индуктором SAR [38]. По данным Park и других при ингибировании ферментов метилсалицилатэстеразы и метилтрансферазы салициловой кислоты, которые катализируют круговые превращения метилсалицилата в салициловую кислоту, явление SAR не выявлялось [39]. При обработке метилсалицилатом листьев табака развитие системной приобретенной устойчивости наблюдалось и в верхних листьях этого же растения. Есть данные, что при инфицировании табака TMV в инокулированных нижнего, а также здоровых верхнего ряда листьев накапливался газообразный метилсалицилат. Однако в *Arabidopsis thaliana* корреляции между SAR и метилсалицилатом обнаружено не было [40].

Таким образом, полученные данные могут служить основой для создания эффективной стратегии, которая максимизирует потенциальные SAR-индуцированные компоненты для контроля заболеваний. Детальный анализ биохимических и молекулярных исследований требуются для создания новых подходов в разработке технологий для увеличения продуктивности растений и адаптации к стрессам.

Список литературы

- 1 Ross, A.F. Localized acquired resistance to plant virus infection in hypersensitive hosts // *Virology* 14.- 1961. -P. 329-339.
- 2 Ross A.F. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants // *Virology* 14.- 1961. - P. 340-358.
- 3 Radwan D.E.M., Fayez K.A., Mahmoud S.Y., Lu G. Modifications of antioxidant activity and protein composition of bean leaf due to Bean yellow mosaic virus infection and salicylic acid treatments // *Acta Physiol Plant* 32.- 2010. – P. 891-904.
- 4 Antoniw, J.F., White, R.F. Changes with time in the distribution of virus and PR protein around single local lesions of TMV infected tobacco // *Plant Molecular Biology* 6.- 1986.- P.145–149.
- 5 Ohshima M., Itoh H., Matsuoka M., Murakami T., Ohashi Y. Analysis of stress-induced or salicylic acid-induced expression of the pathogenesis-related 1a protein gene in transgenic tobacco // *The plant cell* 2.- 1990.- P. 95-106.
- 6 Baxter, A., Mittler, R., Suzuki, N. ROS as key players in plant stress signaling // *J. Exp. Bot.* 65.- 2014.- P. 1229-1240.
- 7 Anand A., Uppalapati S., Ryu Ch.-M., Allen S.A., Kang L., Tang Y., and Mysore K.S. Salicylic Acid and Systemic Acquired Resistance Play a Role in Attenuating Crown Gall Disease Caused by *Agrobacterium tumefaciens* // *Plant Physiol.* 146(2).- 2010.- P. 703–715. doi: 10.1104/pp.107.111302.
- 8 Klambt H.D. Conversion in plants of benzoic acid to salicylic acid and its β – D – glucoside // *Nature* 196.- 1967. -P. 491.
- 9 Yalpani N., Leon J., Lawton M.A., Raskin I. Pathway of salicylic acid biosynthesis in healthy and virus-inoculated tobacco // *Plant Physiol.* 103.- 1993.- P. 315– 321.
- 10 Sticher L., Mauch-Mani B., Мйтраux J.P. Systemic acquired resistance // *Annu. Rev. Phytopathol.* 35.- 1997.- P. 235– 270.
- 11 Silverman P., Seskar M., Kanter D., Schweizer P., Mettraux J.P., Raskin I. Salicylic acid in rice: biosynthesis, conjugation and possible role // *Plant Physiol.* 108.- 1995.- P. 633– 639.
- 12 Leon J., Shulaev V., Yalpani N., Lawton M.A., Raskin I. Benzoic acid 2-hydroxylase, a soluble oxygenase from tobacco, catalyzes salicylic acid biosynthesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92.- 1995.- P. 10413– 10417.
- 13 Popova L., Ananieva E., Hristova V., Christov K., Georgieva K., Alexieva V., Stoinova Zh.. Salicylic acid and methyl jasmonate-induced protection on photosynthesis to paraquat oxidative stress // *Bulg J Plant Physiol.* 2003.- P. 133-152.
- 14 Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends Plant Sci* 7(9).- 2002.- P.405-410.
- 15 Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants // *Trends Plant Sci* 9(10).- 2004.- P. 490-498.
- 16 White R.F. Acetylsalicylic (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco // *Virology* 99.- 1979.- P. 410-412.
- 17 Katoch. Induction of pathogenesis-related protein in pea after treatment with inducers or inoculation with *Erysiphe polygoni* // *J Veg Sci* 12(3).- 2007.- P. 15-25.
- 18 Sarowar S., Kim Y.J., Kim E.N., Kim K.D., Hwang B.K., Islam R., Shin J.S. Overexpression of a pepper basic pathogenesis-related protein 1 gene in tobacco plants enhances resistance to heavy metal and pathogen stresses // *Plant Cell Rep* 24.- 2005.- P. 216-224.
- 19 Maiami J., Carlut J., Klessig D., Raskin I. *Science* 250 (4983).- 1990.- P. 1002-1004.
- 20 Chivasa S., Murphy A. M., Naylor M., Car J. P. Salicylic Acid Interferes with Tobacco Mosaic Virus Replication via a Novel Salicylhydroxamic Acid-Sensitive Mechanism // *Plant Cell.* 9(4).- 1997.- P.547–557.
- 21 Mettraux, J.P., Signer, H., Ryals, J., Ward, E., Wyss-Benz, M., Gaudin, J., Rassdorf, K., Schmid, E, Blum, W., Inverdi, B. Increase in salicylic Acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber // *Science* 250.- 1990.- P. 1004-1006.
- 22 Molders W., Buchala A., Mettraux J. P. Transport of Salicylic Acid in Tobacco Necrosis Virus-Infected Cucumber Plants // *Plant Physiol.* 112(2).- 1996.- P. 787–792.
- 23 Prell H., Day P. () *Plant-Fungal Pathogen Interaction: A Classical and Molecular View.* Springer -Verlag Berlin Heidelberg New York – 2001.- 187 p.
- 24 Milavec M., Ravnikar M., Kovac M. Peroxidases and photosynthetic pigments in susceptible potato infected with potato virus YNTN // *Plant Physiol Biochem* 39.- 2001.- P. 891-898.
- 25 Li T., Huang Y., Xu Zh-Sh., Wang F., Xiong A-Sh. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars // *BMC Plant Biology* 19.- 2019.- P.173.

- 26 Lin, C.L., Kao C.H. Osmotic stress induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings // J. Plant Growth. Regul., 37.- 2002.- P. 177-184.
- 27 Fernandes, C.F., Moraes V.C.P., Vasconcelos L.M., Silveira J.A.G., Oliveira J.T.A. Induction of an anionic peroxidase in cowpea leaves by exogenous salicylic acid. J. Plant Physiol., 163.- 2006.- P.1040-1048.
- 28 War A.R., Lingathurai Sh., Paulraj M.G., War M.Y., Ignacimuthu S. Oxidative Response of Groundnut (*Arachis hypogaea*) Plants to Salicylic Acid, Neem Oil Formulation and *Acalypha fruticosa* Leaf Extract // American Journal of Plant Physiology 6 (4).- 2011.- P. 209-219.
- 29 Zhao, L.Y., Chen J.L., Cheng D.F., Sun J.R., Liu Y. and Tian Z., Biochemical and molecular characterizations of Sitobion avenae-induced wheat defense responses // Crop Protect., 28.- 2009.- P. 435-442.
- 30 Tariq Rana M.Sabir, Akhtar Khalid P., Hameed Amjad, Ullah Najeeb, Saleem Muhammad Y., Imran ul Haq. Determination of the role of salicylic acid and Benzothiadiazole on physico-chemical alterations caused by *Cucumber mosaic virus* in tomato // European Journal of Plant Pathology 150.- 2018.-P. 911-922.
- 31 Gholi - Tolouie, S., M. Davari, N. Sokhandan - Bashir и M. Sedghi. Influence of salicylic and jasmonic acids on the antioxidant systems of tomato (*Solanum lycopersicum* cv. Superchief) plants under biotic stresses // Iranian journal of Plant physiology 8(2).-2018.- P. 2345–2351. doi:10.22034/IJPP.2018.539110
- 32 Rani, P.U. and Y. Jyothsna. Biochemical and enzymatic changes in rice plants as a mechanism of defense // Acta Physiol. Planta., 32.- 2010.-P. 695-701.
- 33 Li T, Huang Y, Xu ZS, Wang F, Xiong AS. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars // BMC Plant Biol. 2;19(1).-2019.- P.173. doi: 10.1186/s12870-019-1784-0
- 34 Cao, H., Bowling, S.A., Gordon, A.S., Dong, X. Characterization of an Arabidopsis mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance // Plant Cell 6.- 1994.- P.1583-1592.
- 35 Debra N. Rate, Jean T. Greenberg. The Arabidopsis aberrant growth and death2 mutant shows resistance to *Pseudomonas syringae* and reveals a role for NPR1 in suppressing hypersensitive cell death // The Plant Journal 27 (3).-2001.-P.201.
- 36 Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease // Ann. Rev. Phytopathol. 47.-2009.-P. 177– 206.
- 37 Lee HI, Leyn J, Raskin I. Biosynthesis and metabolism of salicylic acid // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92.- 1995.- P. 4076– 4079.
- 38 Park SW, Kaimoyo E, Kumar D, Mosher S, Klessig DF. Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance // Science 318.- 2007.-P. 113– 116.
- 39 Eneyedi, A.J., Yalpani, N., Silverman, P., Raskin, I. Localization, conjugation and function of salicylic acid in tobacco during the hypersensitive reaction to tobacco mosaic virus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89.- 1992.- P. 2480-2484.
- 40 Chen F., Dauria J.C., Tholl D., Ross J.R., Gershenzon J., Noll J.P. An Arabidopsis thaliana gene for methylsalicylate biosynthesis, identified by a biochemical genomics approach, has a role in defense // Plant J. 36 (5)/-2003.- P. 577-588.

Н.Н. Иқсат, Д. Токашева, М.К. Бейсекова, У.И. Аманбаева, Ж.Б., Тлеукулова, А.Ж. Акбасова, С.Б. Жангазин, Р.Т. Омаров

Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Нұр-Сұлтан, Қазақстан

Салицил қышқылы және оның биотикалық стресске өсімдіктердің индуцирленген тұрақтылығындағы рөлі

Аннотация. Салицил қышқылы фитопатогендерге қарсы өсімдіктердің қорғаныш сигналдарының пайда болуы мен тасымалдауында маңызды рөл атқаратын табиғи сигналды молекула болып табылады. Салицил қышқылы қорғаныш гендердің экспрессиясын модуляциялау және соның арқасында антиоксиданттық ферменттердің белсенділігін өзгерте отырып, өсімдіктердің қорғаныш реакцияларымен байланысты тотығу процестерін реттей алады. Бұл мақалада өсімдіктердің иммунитетінде салицил қышқылының қызметі туралы мәлімет беретін зерттеулер қарастырылған.

Түйін сөздер. салицил қышқылы, резистенттілік, гиперсезімтал жауап, жүйелі пайда болған резистенттілік, антиоксиданттық ферменттер, метилсалицилат.

N.N. Iksat, D. Tokasheva, M.K. Beissekova, U.I. Amanbayeva, Zh.B., Tleukulova, A.Zh. Akbassova, S.B. Zhangazin, R.T. Omarov

L.N. Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan

Salicylic acid and its role in induced plant resistance to biotic stress

Annotation. Salicylic acid is a natural signaling molecule that plays a key role in establishing and transmitting plant protection signals from phytopathogens. Salicylic acid, by modulating the expression of protective genes and changing the activity of antioxidant enzymes, can regulate oxidative processes associated with plant protective reactions. This review article reviews studies that provide insight into the functioning of salicylic acid in plant immunity.

Keywords. salicylic acid, resistance, hypersensitive response, systemic acquired resistance, antioxidant enzymes, methyl salicylate.

References

- 1 Ross, A.F. Localized acquired resistance to plant virus infection in hypersensitive hosts, *Virology* 14.- 1961. -P. 329-339.
- 2 Ross A.F. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants, *Virology* 14.- P. 1961.- 340-358.
- 3 Radwan D.E.M., Fayez K.A., Mahmoud S.Y., Lu G. Modifications of antioxidant activity and protein composition of bean leaf due to Bean yellow mosaic virus infection and salicylic acid treatments, *Acta Physiol Plant* 32.- 2010. – P. 891-904.
- 4 Antoniw, J.F., White, R.F. Changes with time in the distribution of virus and PR protein around single local lesions of TMV infected tobacco, *Plant Molecular Biology* 6.- 1986.- P.145–149.
- 5 Ohshima M., Itoh H., Matsuoka M., Murakami T., Ohashi Y. Analysis of stress-induced or salicylic acid-induced expression of the pathogenesis-related 1a protein gene in transgenic tobacco, *The plant cell* 2.- 1990.- P. 95-106.
- 6 Baxter, A., Mittler, R., Suzuki, N. ROS as key players in plant stress signaling, *J. Exp. Bot.* 65.- 2014.- P. 1229-1240.
- 7 Anand A., Uppalapati S., Ryu Ch.-M., Allen S.A., Kang L., Tang Y., and Mysore K.S. Salicylic Acid and Systemic Acquired Resistance Play a Role in Attenuating Crown Gall Disease Caused by *Agrobacterium tumefaciens*, *Plant Physiol.* 146(2).- 2010.- P. 703–715. doi: 10.1104/pp.107.111302.
- 8 Klambt H.D. Conversion in plants of benzoic acid to salicylic acid and its β – D – glucoside, *Nature* 196.- 1967. -P. 491.
- 9 Yalpani N., Leon J, Lawton M.A., Raskin I. Pathway of salicylic acid biosynthesis in healthy and virus-inoculated tobacco, *Plant Physiol.* 103.- 1993.- P. 315– 321.
- 10 Sticher L., Mauch-Mani B., Mitrux J.P. Systemic acquired resistance, *Annu. Rev. Phytopathol.* 35.- 1997.- P. 235– 270.
- 11 Silverman P., Seskar M., Kanter D., Schweizer P., Metraux J.P., Raskin I. Salicylic acid in rice: biosynthesis, conjugation and possible role, *Plant Physiol.* 108.- 1995.- P. 633– 639.
- 12 Leon J., Shulaev V., Yalpani N., Lawton M.A., Raskin I. Benzoic acid 2-hydroxylase, a soluble oxygenase from tobacco, catalyzes salicylic acid biosynthesis, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92.- 1995.- P. 10413– 10417.
- 13 Popova L., Ananieva E., Hristova V., Christov K., Georgieva K., Alexieva V., Stoinova Zh.. Salicylic acid and methyl jasmonate-induced protection on photosynthesis to paraquat oxidative stress, *Bulg J Plant Physiol.*- 2003.- P. 133-152.
- 14 Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance, *Trends Plant Sci* 7(9).- 2002.- P.405-410.
- 15 Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants, *Trends Plant Sci* 9(10).- 2004.- P. 490-498.
- 16 White R.F. Acetylsalicylic (aspirin) induces resistance to tobacco mosaic virus in tobacco, *Virology* 99.- 1979.- P. 410-412.
- 17 Katoch. Induction of pathogenesis-related protein in pea after treatment with inducers or inoculation with *Erysiphe polygoni*, *J Veg Sci* 12(3).- 2007.- P. 15-25.
- 18 Sarowar S., Kim Y.J., Kim E.N., Kim K.D., Hwang B.K., Islam R., Shin J.S. Overexpression of a pepper basic pathogenesis-related protein 1 gene in tobacco plants enhances resistance to heavy metal and pathogen stresses, *Plant Cell Rep* 24.- 2005.- P. 216-224.
- 19 Maiami J., Carlut J., Klessig D., Raskin I. *Science* 250 (4983).- 1990.- P. 1002-1004.
- 20 Chivasa S., Murphy A. M., Naylor M., Car J. P. Salicylic Acid Interferes with Tobacco Mosaic Virus Replication via a Novel Salicylhydroxamic Acid-Sensitive Mechanism, *Plant Cell.* 9(4).- 1997.- P.547–557.
- 21 Metraux, J.P., Signer, H., Ryals, J., Ward, E., Wyss-Benz, M., Gaudin, J., Rassdorf, K., Schmid, E, Blum, W., Inverdi, B. Increase in salicylic Acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber, *Science* 250.- 1990.- P. 1004-1006.
- 22 Molders W., Buchala A., Metraux J. P. Transport of Salicylic Acid in Tobacco Necrosis Virus-Infected Cucumber Plants, *Plant Physiol.* 112(2).- 1996.- P. 787–792.
- 23 Prell H., Day P. () *Plant-Fungal Pathogen Interaction: A Classical and Molecular View.* Springer -Verlag Berlin Heidelberg New York – 2001.- 187 p.
- 24 Milavec M., Ravnkar M., Kovac M. Peroxidases and photosynthetic pigments in susceptible potato infected with potato virus YNTN, *Plant Physiol Biochem* 39.- 2001.- P. 891-898.
- 25 Li T., Huang Y., Xu Zh-Sh., Wang F., Xiong A-Sh. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars, *BMC Plant Biology* 19.- 2019.- P.173.
- 26 Lin, C.L., Kao C.H. Osmotic stress induced changes in cell wall peroxidase activity and hydrogen peroxide level in roots of rice seedlings, *J. Plant Growth. Regul.*, 37.- 2002.- P. 177-184.
- 27 Fernandes, C.F., Moraes V.C.P., Vasconcelos L.M., Silveira J.A.G., Oliveira J.T.A. Induction of an anionic peroxidase in cowpea leaves by exogenous salicylic acid. *J. Plant Physiol.*, 163.- 2006.- P.1040-1048.
- 28 War AR., Lingathurai Sh., Paulraj M.G., War M.Y., Ignacimuthu S. Oxidative Response of Groundnut (*Arachis hypogaea*) Plants to Salicylic Acid, Neem Oil Formulation and *Acalypha fruticosa* Leaf Extract, *American Journal of Plant Physiology* 6 (4).- 2011.- P. 209-219.

- 29 Zhao, L.Y., J.L. Chen, D.F. Cheng, J.R. Sun, Y. Liu and Z. Tian, Biochemical and molecular characterizations of Sitobion avenae-induced wheat defense responses, Crop Protect., 28.- 2009.- P. 435-442.
- 30 Tariq Rana M.Sabir, Akhtar Khalid P., Hameed Amjad, Ullah Najeeb, Saleem Muhammad Y., Imran ul Haq. Determination of the role of salicylic acid and Benzothiadiazole on physico-chemical alterations caused by *Cucumber mosaic virus* in tomato, European Journal of Plant Pathology 150.- 2018.-P. 911-922.
- 31 Gholi - Tolouie, S., M. Davari, N. Sokhandan - Bashir и M. Sedghi. Influence of salicylic and jasmonic acids on the antioxidant systems of tomato (*Solanum lycopersicum* cv. Superchief) plants under biotic stresses, Iranian journal of Plant physiology 8(2).-2018.- P. 2345–2351. doi:10.22034/IJPP.2018.539110
- 32 Rani, P.U. and Y. Jyothsna. Biochemical and enzymatic changes in rice plants as a mechanism of defense, Acta Physiol. Planta., 32.- 2010.-P. 695-701.
- 33 Li T, Huang Y, Xu ZS, Wang F, Xiong AS. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars, BMC Plant Biol. 2;19(1).-2019.- P.173. doi: 10.1186/s12870-019-1784-0
- 34 Cao, H., Bowling, S.A., Gordon, A.S., Dong, X. Characterization of an Arabidopsis mutant that is nonresponsive to inducers of systemic acquired resistance, Plant Cell 6.- 1994.- P.1583-1592.
- 35 Debra N. Rate, Jean T. Greenberg. The Arabidopsis aberrant growth and death2 mutant shows resistance to *Pseudomonas syringae* and reveals a role for NPR1 in suppressing hypersensitive cell death, The Plant Journal 27 (3).-2001.-P.201.
- 36 Vlot AC, Dempsey DA, Klessig DF. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease, Ann. Rev. Phytopathol. 47.-2009.-P. 177– 206.
- 37 Lee HI, Leyn J, Raskin I. Biosynthesis and metabolism of salicylic acid, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92.- 1995.- P. 4076– 4079.
- 38 Park SW, Kaimoyo E, Kumar D, Mosher S, Klessig DF. Methyl salicylate is a critical mobile signal for plant systemic acquired resistance, Science 318.- 2007.-P. 113– 116.
- 39 Eneyedi, A.J., Yalpani, N., Silverman, P., Raskin, I. Localization, conjugation and function of salicylic acid in tobacco during the hypersensitive reaction to tobacco mosaic virus, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 89.- 1992.- P. 2480-2484.
- 40 Chen F., Dauria J.C., Tholl D., Ross J.R., Gershenzon J., Noll J.P. An Arabidopsis thaliana gene for methylsalicylate biosynthesis, identified by a biochemical genomics approach, has a role in defense, Plant J. 36 (5)/-2003.- P. 577-588.

Сведения об авторах:

- Иқсат Н.Н.* – PhD студент, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
Токашева Д. - PhD студент, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
Бейсекова М.К. - PhD студент, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
Аманбаева У.И. - PhD студент, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
Тлеукулова Ж.Б. - PhD студент, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
- Ақбасова А.Ж.* – PhD, и.о. доцента, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
Жангазин С.Б. – PhD, и.о. доцента, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
- Омаров Р.Т.* – PhD, профессор, заведующий кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева, Нур-Султан, Казахстан.
- Iksat N.N.* – PhD student, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Tokasheva D. - PhD student, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Beissekova M.K. - PhD student, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Amanbayeva U.I. - PhD student, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Tleukulova Zh.B. - PhD student, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Akbassova A.Zh. – PhD, acting assistant professor, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Zhangazin S.B. – PhD, acting assistant professor, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Omarov R.T. – PhD, professor, head of department, L.N. Gumilyov Eurasian national university, Nur-Sultan, Kazakhstan.

Поступила в редакцию 28.04.2020