

УДК 581.1

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ СІЯНЦІВ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ ДО ІНФЕКЦІЙНОГО ВИЛЯГАННЯ ДІЄЮ ЕКЗОГЕННОЇ САЛЦИЛОВОЇ КИСЛОТИ

© 2014 р. Ю. В. Карпець, А. О. Вайнер,
О. І. Обозний, Т. О. Ястреб

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

Досліджували вплив передпосівного замочування насіння та обприскування сіянців сосни звичайної (*Pinus silvestres* L.) розчинами саліцилової кислоти (СК) на стійкість до інфекційного вилягання. Замочування насіння в 1 мМ розчині СК протягом доби спричинило помітне зменшення інфекційного вилягання сіянців. Ще більш істотний захисний ефект викликало обприскування сіянців 0,1 мМ СК. При поєднанні прийомів замочування насіння і обприскування сіянців СК її позитивний вплив на стійкість рослин до збудників вилягання посилювався. Обробка СК також призводила до збільшення розмірів надземної частини сіянців. У сіянцях сосни, оброблених СК, спостерігалось підвищення активності пероксидази і зниження активності каталази. Висловлено припущення, що такі зміни є складовою механізмів підвищення стійкості сіянців сосни до грибних інфекцій, які викликають вилягання.

Ключові слова: *Pinus silvestres* L., інфекційне вилягання сіянців, саліцилова кислота, активні форми кисню, пероксидаза, каталаза

Хвороби насіння сосни звичайної (*Pinus silvestres* L.) є однією з причин зменшення виходу посадкового матеріалу і зниження його якості. До найбільш поширених і небезпечних хвороб хвойних порід у розсадниках і теплицях України належить інфекційне вилягання, спричинюване грибами *Fusarium* spp., *Alternaria* spp., *Rhizoctonia* spp., *Verticillium* spp., *Botrytis* spp. та ін. При значному ураженні випадання рослин може складати 30-45%, а в окремих випадках 85-100% (Кузьмичев, 2004; Соколова, Галасьева, 2005).

Вилягання сходів характерне переважно для молодих сіянців сосни віком до двох місяців. При цьому в уражених сходів в області кореневої шийки з'являється перетяжка, пагін втрачає тургор, вилягає і засихає. Найчастіше з кореневої шийки загиблих сіянців виділяються види роду *Fusarium*. У більшості випадків це *F. avenaceum* var. *herbarum*, *F. sporotrichiella* var. *sporotrichioides*, *F. oxysporum* var. *orthoceras*

(Якименко, Городницкая, 1996; Городницкая, Кузнецова, 2012).

У виробничій практиці для боротьби з грибними хворобами на ранніх фазах розвитку рослин широко використовуються різноманітні протруйники насіння, переважно фунгіцидної дії. Лише в поодиноких дослідженнях встановлений позитивний вплив інкрустації насіння композиціями протруйників з регуляторами росту для підвищення стійкості сіянців до вилягання (Пентелькіна, 2013).

Водночас використання протруйників не належить до екологічно безпечних прийомів. Для підвищення стійкості сільськогосподарських рослин до грибних хвороб як альтернативу протруйникам застосовують регулятори росту, здатні індукувати захисні реакції рослин. Серед них особлива роль належить саліцилової кислоті (СК). Вона є однією з ключових молекул, що беруть участь у формуванні системної набутої стійкості (Mauch-Mani, Metraux, 1998; Васюкова, Озерецковская, 2007). Поступ у розкритті механізмів, що лежать в основі системної набутої стійкості, зумовлений встановленням зв'язку її розвитку з накопиченням групи PR- (pathogenesis-related) білків під впливом СК

Адреса для кореспонденції: Карпець Юрій Вікторович,
Харківський національний аграрний університет ім. В.В.
Докучаєва, п/в «Комуніст-1», Харків, 62483, Україна;
e-mail: plant_biology@mail.ru

(Васюкова, Озерецковская, 2007; Колупаев, Ястреб, 2013). До таких білків належать, зокрема, хітинази, глюканазы та інгібітори протеаз (Тарчевский и др., 2010). Реалізація ефектів СК здійснюється з участю специфічних білків групи NPR та небілкових сигнальних посередників, зокрема, активних форм кисню (АФК) (Peterse et al., 2004; Колупаев, Ястреб, 2013).

Незважаючи на з'ясування механізмів індукування стійкості рослин до хвороб дією СК і досить широке дослідження її впливу на патоген-резистентність сільськогосподарських рослин, ефекти СК на стійкість деревних рослин до грибних патогенів залишаються мало вивченими. Недавно був показаний феномен підвищення СК стійкості сосни звичайної до кореневої губки (Чемеріс, Бойко, 2010). Проте вплив екзогенної СК на стійкість до збудників інфекційного вилягання сіянців сосни досі залишається не дослідженим.

Метою нашої роботи було вивчення впливу передпосівної обробки насіння і обприскування сходів сосни звичайної СК на їх стійкість до інфекційного вилягання. Зважаючи на роль зміни про-/антиоксидантної рівноваги і активності ферментів, що регулюють пул пероксиду водню в клітинах, в реалізації фізіологічних ефектів СК (Chen et al., 1993; Колупаев, Ястреб, 2013), досліджували також активність пероксидази і каталази в сіянцях сосни.

МЕТОДИКА

Вплив обробки насіння та обприскування сіянців сосни СК на їх стійкість до інфекційного вилягання досліджували в умовах оранжереї у ґрунтовій культурі на природному інфекційному фоні.

Для цього насіння сосни звичайної відповідних варіантів обробляли протягом однієї доби зануренням у розчини СК в концентрації 1 мМ, контрольне насіння змочували у дистильованій воді. Після цього насіння висівали у пластикові кювети з супіщаним лісовим ґрунтом з умов В2дС. Сіянци вирощували за температури $22 \pm 2^\circ\text{C}$, освітленості 7 клк (фотоперіод 14 год) і відносної вологості повітря $60 \pm 10\%$ з помірним щоденним поливом.

Обприскування сіянців сосни відповідних варіантів розчином СК в концентрації 0,1 мМ проводили через кожні п'ять днів, починаючи з 10 доби після висіву у ґрунт.

Концентрацію СК і режим обробки, що забезпечували найбільший позитивний ефект, було визначено на підставі попередніх експериментів (результати не наводяться).

Кількість неуражених збудниками інфекційного вилягання сіянців знаходили шляхом суцільного обліку рослин в кожному біологічному повторенні. Кількість неуражених сіянців та висоту визначали починаючи з 10 доби після висіву насіння у ґрунт з інтервалом в 5 днів до 60 доби спостережень. Фактично це період від появи ознак інфекційного вилягання до повного припинення хвороби. Перед кожним визначенням усі уражені сіянці видалялися з кювет.

Висоту вираховували як середню арифметичну величину вимірювань 30 сіянців або ж, при залишку меншої кількості, всіх сіянців біологічного повторення.

У певні часові точки через добу після обприскування визначали активність гваяколпероксидази та каталази.

Активність пероксидази (КФ 1.11.1.7) визначали за методом Ріджа і Осборна (Ridge, Osborne, 1970) з деякими модифікаціями. Наважку рослинного матеріалу гомогенізували на холоді в 0,06 М К,Na-фосфатному буфері Серенсена (рН 6,2) з додаванням ЕДТА (0,1 мМ), дитіотреїтолу (1 мМ), фенілметилсульфонілфториду (0,5 мМ), кінцевий об'єм – 25 мл. Гомогенат центрифугували протягом 10 хв при 8000 g за температури не вище 4°C , для аналізу активності використовували супернатант. У реакційній кюветі змішували 0,75 мл 0,07%-ного гваяколу, 2,25 мл в 0,06 М К,Na-фосфатного буферу (рН 6,2), 0,75 мл супернатанту і, починаючи відлік часу, 0,75 мл 0,15%-ного H_2O_2 . Світлопоглинання визначали при $\lambda=470$ нм кожні 20 с протягом 2 хв.

Для визначення активності каталази (КФ 1.11.1.6) наважку рослинного матеріалу гомогенізували за температури $2-4^\circ\text{C}$ в 0,15 М К,Na-фосфатному буфері (рН 7,2) з додаванням ЕДТА (0,1 мМ), дитіотреїтолу (1 мМ), фенілметилсульфонілфториду (0,5 мМ) і детергенту Тритону Х-100 (кінцева концентрація 0,1%). Для аналізу використовували супернатант після центрифугування гомогенату при 8000 g протягом 10 хв за температури 4°C . Активність каталази визначали при рН реакційної суміші 7,2 за кількістю розкладеного пероксиду водню за одиницю часу (Aebi, 1984).

Вміст білка в рослинному матеріалі визначали за Bradford (1976).

Експерименти проводили незалежно двічі з трьома біологічними повтореннями в кожному. Наведені середні величини та їх стандартні відхилення.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

У варіантах із передпосівним замочуванням у розчинах СК на 10 день після висіву спостерігалася більша кількість сходів порівняно з контролем (рис. 1). Виявлені позитивні ефекти на проростання насіння і схожість можуть бути пов'язані з індукуванням СК системної набутої стійкості проти патогенів на початковому етапі росту сіянців ще до появи сходів.

Як передпосівне замочування насіння, так і обприскування рослин СК спричиняли достовірне підвищення стійкості сіянців сосни до інфекційного вилягання, при цьому вплив останнього був більш істотним (рис. 1). При поєднанні двох способів обробки рослин СК їх позитивна дія посилювалася.

Передпосівна обробка насіння і обприскування сіянців позитивно впливали і на ріст рослин на ранніх стадіях розвитку (рис. 2). Особливо помітним цей ефект був після 35 днів спостережень. При цьому однак поєднання двох прийомів не викликало достовірного посилення рістстимулюючого ефекту.

Підвищення стійкості рослин до збудників вилягання могло бути пов'язано з впливом СК на активність ферментів, що регулюють пул АФК, зокрема, пероксидази і каталази.

Передпосівна обробка насіння 1 мМ СК

спричиняла відносно невелике підвищення активності ферменту у 11-26-денних сіянцях порівняно з рослинами контрольного варіанта (рис. 3А). Обприскування рослин СК викликало більш помітний ефект, який фіксували через добу, хоча при поєднанні обприскування сіянців з передпосівним замочуванням насіння в розчині СК підвищення активності пероксидази було меншим (рис. 3А).

Водночас під впливом передпосівної обробки СК в сіянцях сосни відзначалося істотне зниження активності каталази, обприскування незначною мірою знижувало активність ферменту (рис. 3Б). У разі поєднання передпосівного замочування насіння і обприскування рослин розчином СК величини активності каталази були на рівні варіанта з обробкою насіння СК.

Виявлені ефекти в цілому узгоджуються з даними щодо індукування СК стійкості культурних трав'янистих рослин. Так, передпосівна обробка СК насіння пшениці різних сортів стимулювала стійкість рослин у природних умовах вирощування проти збудників ряду грибних хвороб (Шакирова, 2001). Схожі результати були отримані і при обприскуванні СК вже дорослих рослин. Обидва прийоми спричиняли помірний рістактивуючий ефект і в кінцевому результаті призводили до поліпшення структури урожаю і, відповідно, до підвищення валового

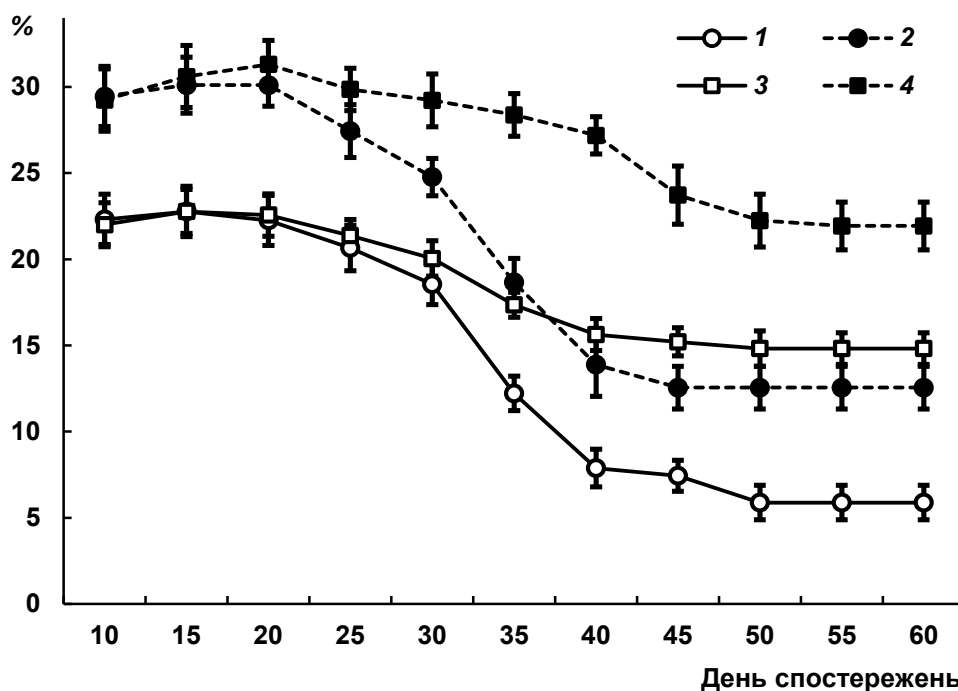


Рис. 1. Вплив екзогенної СК на стійкість сіянців сосни до інфекційного вилягання (відносна кількість живих сіянців, % до кількості висіяного насіння).

Тут і на рис. 2, 3: 1 – контроль; 2 – замочування насіння в 1 мМ розчині СК; 3 – обприскування сіянців 0,1 мМ розчином СК; 4 – замочування насіння (1 мМ СК) + обприскування сіянців (0,1 мМ СК).

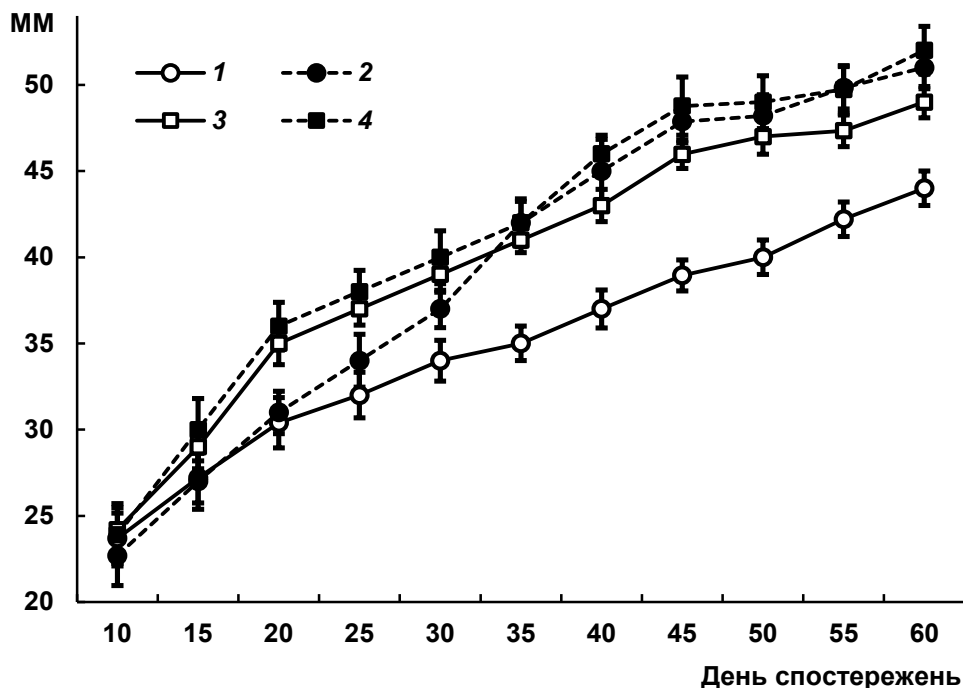


Рис. 2. Вплив екзогенної СК на висоту (мм) надземної частини сіяньців сосни. Позначення, як на рис. 1.

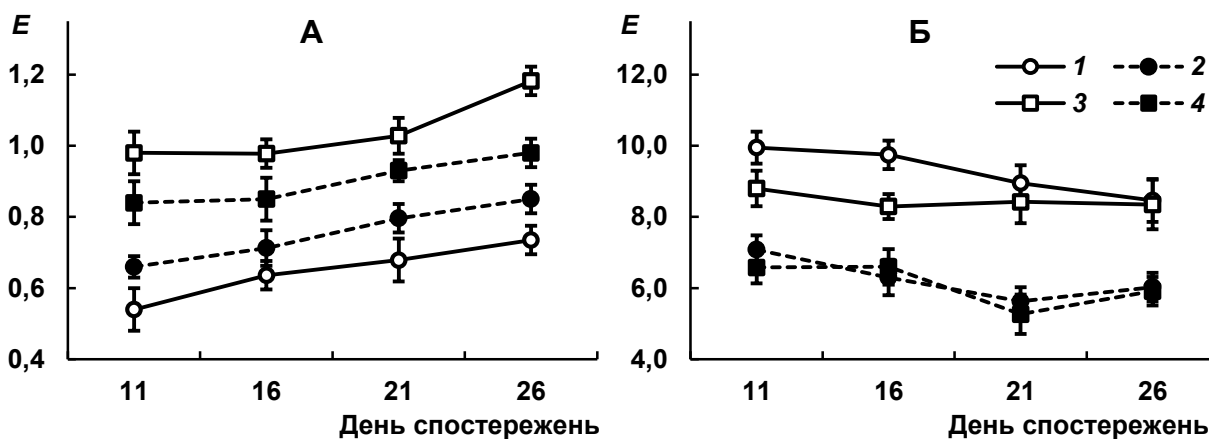


Рис. 3. Активність пероксидази (E , ум. од./мг білка · хв. (А)) і каталази (E , мМ H_2O_2 /мг білка · хв. (Б)) в сіяньцях сосни.

Позначення, як на рис. 1.

збору зерна (Шакирова, 2001). Ймовірно, такі позитивні ефекти пов'язані з тим, що СК відіграє важливу роль на лише в неспецифічному індуванні імунітету рослин до дії фітопатогенів, а й у формуванні аклімаційних реакцій до несприятливих чинників навколишнього середовища (Колупаєв, Ястреб, 2013).

Підвищення активності пероксидази розглядається як реакція, важлива для захисту рослин від грибних патогенів, оскільки цей фермент є ключовим в лігніфікації клітинних стінок (Черепанова и др., 2011). Зокрема, суттєве підвищення активності пероксидази відбувається в тканинах сіяньців сосни, уражених інфе-

кційним виляганням, в процесі розвитку хвороби (Карпець, Черкіс, 2008). Окиснення фенольних сполук пероксидом водню, що відбувається з участю пероксидази, сприяє їх зміцненню, що важливо для стійкості для патогенів. Одночасне зниження активності каталази може призводити до «переключення» метаболізму пероксиду водню на пероксидазні реакції (Максимов и др., 2011), в ході яких утворюються фенольні зшивки в клітинних стінках, які сприяють їх зміцненню. Механічний бар'єр, що при цьому формується, зупиняє проникнення патогенних мікроорганізмів і надходження поживних речовин з клітин рослини у зону ураження. При цьому

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ СІЯНЦІВ

за участю пероксидази проходить лігніфікація не лише рослинних тканин, але й гіф патогена (Milosevic, Slusarenko, 1996).

З іншого боку фенольні пероксидази за певних умов, наприклад, при надлишку відновників можуть не знешкоджувати пероксид водню, а генерувати АФК – $O_2^{\cdot-}$ і H_2O_2 (Minibayeva et al., 2001). АФК-сигнал, що утворюється при цьому, може спричиняти активацію ряду захисних реакцій, зокрема, експресії PR-генів (Wendehenne et al., 1998) та утворення фітоалексинів (Васюкова, Озерецковская, 2007). Водночас низька концентрація пероксиду водню сприяє росту грибних патогенів (Aver'yanov et al., 2007; Максимов и др., 2013). Відомо, що каталаза у тисячі разів інтенсивніше перетворює пероксид водню порівняно з пероксидазами (Зенков и др., 2001). Зважаючи на це, можна припустити, що в наших експериментах зниження активності каталази під впливом передпосівної обробки насіння СК призводило до зростання вмісту пероксиду водню в тканинах сіянців і, відповідно, до підвищення опірності збудникам інфекційного вилягання. Проте, це припущення потребує експериментальної перевірки.

Відомо, що СК може чинити прямий інгібуючий вплив на активність каталази (Chen et al., 1993). Проте, подібний ефект спостерігається за дії досить високих концентрацій СК і напевно чи можливий через досить тривалий час після передпосівної обробки насіння. Більш ймовірно, що пролонговані ефекти СК пов'язані з опосередкованим її впливом на експресію багатьох генів, у т.ч. тих, що контролюють підтримання про-/антиоксидантної рівноваги в рослинних клітинах (Колупаев, Ястреб, 2013). Важливо, що СК здатна істотно впливати на гормональний баланс і тим самим, ймовірно, запускати довготривалі фізіологічні програми, що сприяють захисту рослин від несприятливих чинників (Шакирова, 2001).

Отже, нами вперше показано позитивний вплив передпосівної обробки насіння сосни звичайної, обприскування сіянців і особливо поєднання двох прийомів на стійкість рослин до інфекційного вилягання (рис. 1). Такий ефект СК поєднувався зі стимуляцією росту сіянців (рис. 2). Принаймні одним із механізмів реалізації протекторних ефектів СК може бути її здатність спричиняти зміну активності ключових ферментів, задіяних в метаболізмі пероксиду водню – пероксидази і каталази. При цьому підвищення активності пероксидази може бути важливим для утворення фенольних зши-

вок в клітинних стінках і зміцнення їх бар'єрної функції, а зниження активності каталази – для збільшення концентрації пероксиду водню в клітинах і формування АФК-сигналу, через який опосередковуються інші захисні ефекти СК (Wendehenne et al., 1998; Колупаев, Ястреб, 2013).

ЛІТЕРАТУРА

- Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота (обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. – 2007. – Т. 43, № 4. – С. 405-411.
- Гродницкая И.Д., Кузнецова Г.В. Заболевания *Pinus sylvestris* L. и *Pinus sibirica* Du Tour в географических культурах и лесных питомниках Красноярского края и Хакасии // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. 27, № 3-4, С. 55-60.
- Зенков Н.К., Ланкин В.З., Меньщикова Е.Б. Окислительный стресс. Биохимический и патофизиологический аспекты. – М.: МАИК Наука/Интерпериодика, 2001. – 343 с.
- Карпезь Ю.В., Черкіс Т.М. Динаміка активності фенолпероксидази в здорових та уражених фузаріозом сіянцях сосни // Лісівництво і агролісомеліорація. – 2008. – Вип. 112. – С. 241-248.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов // Физиология и биохимия культ. растений. – 2013. – Т. 45, № 2. – С. 113-126.
- Кузьмичев Е.П., Соколова Э.С., Мозолевкая Е.Г. Болезни древесных растений: Справочник. – М.: ВНИИМ, 2004. – 120 с.
- Максимов И.В., Черепанова Е.А., Бурханова Г.Ф., Сорокань А.В., Кузьмина О.И. Структурно-функциональные особенности изопероксидаз растений // Биохимия. – 2011. – Т. 76, вып. 6. – С. 749-763.
- Максимов И.В., Яруллина Л.Г., Бурханова Г.Ф., Заикина Е.А. Связь агрессивности возбудителя септориоза пшеницы *Septoria nodorum* Berk. с активностью каталазы // Изв. Российской АН. Сер. Биологическая. – 2013. – № 5 – С. 558-564.
- Пентелькина Н.В. Защита сеянцев ели от инфекционного полегания путем обработки семян протравителями и регуляторами роста перед закладкой на хранение // Тр. С-Петербург. НИИ лесного хозяйства. – 2013. – № 2. – С. 62-67.
- Соколова Э.С., Галасьева Т.В. Грибные болезни хвойных пород в питомниках и молодняках. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2005. – 43 с.
- Тарчевский И.А., Яковлева В.Г., Егорова А.М. Салицилат-индуцированная модификация протеомов у растений // Прикл. биохимия и микробиология. – 2010. – Т. 46, № 3. – С. 263-275.
- Чемеріс О.В., Бойко М.І. Активність пероксидази в інфікованих грибом *Heterobasidion annosum* (Fr.)

- Bref. проростках *Pinus sylvestris* L. та *Pinus palasiiana* D. Доп за попередньої обробки насіння саліциловою кислотою // Физиология и биохимия культ. растений. – 2010. – Т. 42, № 4. – С. 348-355.
- Черепанова Е.А., Максимов И.В., Трошина Н.Б., Сурнина О.Б. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на устойчивость каллусов пшеницы к *Tilletia caries* (DC) Tull. и *Ustilago tritici* (Pers) Jens. // Клеточная сигнализация у растений: Третий междунар. симпоз. Тез. докл. – Казань, 2011. – С. 209-210.
- Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
- Якименко Е.Е., Гродницкая И.Д. Инфекционное поражение семян хвойных в лесных питомниках Красноярского края // Микология и фитопатология. – 1996. – Т. 30, вып. 2. – С. 56.
- Aebi H. Catalase in vitro // Methods Enzymol. – 1984. – V. 105. – P. 121-126.
- Aver'yanov A.A., Lapikova V.P., Pasechnik T.D., Baker C.J. Suppression of early stages of fungus development by hydrogen peroxide at low concentrations // Plant Pathol. J. – 2007. – V. 6. – P. 242-247.
- Bradford M.M. Rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – V. 72. – P. 248-254.
- Chen Z., Silva H., Klessig D.F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid // Science. – 1993. – V. 262. – P. 1883-1886.
- Mauch-Mani B., Metraux J.-P. Salicylic acid and systemic acquired resistance to pathogen attack // Ann. Bot. – 1998. – V. 82. – P. 535-540.
- Milosevic N., Slusarenko A.J. Active oxygen metabolism and lignification in the hypersensitive response in bean // Physiol. Mol. Plant Pathol. – 1996. – V. 49, №3. – P. 143-158.
- Minibayeva F.V., Gordon L.K., Kolesnikov O.P., Chasov A.V. Role of extracellular peroxidase in the superoxide production by wheat root cells // Protoclasma. – 2001. – V. 217. – P. 125-128.
- Pieterse C.M.J., Van Loon L.C. NPR1: The spider in the web of induced resistance signaling pathways // Curr. Opin. Plant Biol. – 2004. – V. 7. – P. 456-464.
- Ridge I., Osborne D.J. Hydroxyproline and peroxidases in cell wall of *Pisum sativum*: regulation by ethylene // J. Exp. Bot. – 1970. – V. 45. – P. 843-856.
- Wendehenne D., Durner J., Chen Z., Klessig D.F. Benzothiadiazole, an inducer of plant defenses, inhibits catalase and ascorbate peroxidase // Phytochemistry. – 1998. – V. 47. – P. 651-657.

Надійшла до редакції
07.05.2014 р.

INDUCTION OF RESISTANCE OF SEEDLINGS OF SCOTCH PINE TO INFECTIOUS DAMPING-OFF (FUSARIAL WILT) BY INFLUENCE OF EXOGENOUS SALICYLIC ACID

Yu. V. Karpets, A. A. Vayner, O. I. Oboznyi, T. O. Yastreb

V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)
e-mail: plant_biology@mail.ru

The influence of preseedling soaking of seeds and sparge of seedlings of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) with solutions of salicylic acid (SA) on the resistance to the infectious damping-off (fusarial wilt) have been investigated. The soaking of seeds with the 1 mM solution of SA within 1 day invoked the appreciable reduction of development of infectious damping-off of seedlings. The sparge of seedlings with 0,1 mM SA invoked even more essential protective effect. The positive influence on seedlings resistance to the infectious damping-off was enhanced at the combination of methods of seeds soaking and seedlings sparge with SA. The treatment with SA led also to the increase of size of above-ground part of seedlings. In the seedlings of pine, treated with SA, the increase of peroxidase activity and the decrease of catalase activity were observed. The suggestion is come out that such changes serve as the component of mechanisms of increasing of resistance of pine seedlings to the fungal infections which invoke damping-off.

Key words: *Pinus sylvestris* L., infectious damping-off (fusarial wilt) of seedlings, salicylic acid, reactive oxygen species, peroxidase, catalase

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ СІЯНЦІВ

ИНДУЦИРОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ К ИНФЕКЦИОННОМУ ПОЛЕГАНИЮ ДЕЙСТВИЕМ ЭКЗОГЕННОЙ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ

Ю. В. Карпец, А. А. Вайнер, А. И. Обозный, Т.О. Ястреб

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)
e-mail: plant_biology@mail.ru*

Исследовали влияние предпосевного замачивания семян и опрыскивания сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus silvestres* L.) растворами салициловой кислоты (СК) на устойчивость к инфекционному полеганию. Замачивание семян в 1 мМ растворе СК в течение суток вызывало заметное уменьшение инфекционного полегания сеянцев. Еще более существенный защитный эффект вызывало опрыскивание сеянцев 0,1 мМ СК. При сочетании приемов замачивания семян и опрыскивания сеянцев СК ее положительное влияние на устойчивость растений к возбудителям полегания усиливалось. Обработка СК также приводила к увеличению размеров надземной части сеянцев. В сеянцах сосны, обработанных СК, наблюдалось повышение активности пероксидазы и снижение активности каталазы. Высказано предположение, что такие изменения являются составляющей механизмов повышения устойчивости сеянцев сосны к грибным инфекциям, которые вызывают полегание.

Ключевые слова: *Pinus silvestres* L., инфекционное полегание сеянцев, салициловая кислота, активные формы кислорода, пероксидаза, каталаза