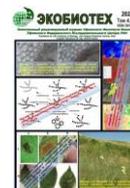




# ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>



## НАКОПЛЕНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ АБК ПРИ КРАТКОВРЕМЕННОМ ДЕЙСТВИИ ЗАСОЛЕНИЯ НА РАСТЕНИЯ ПШЕНИЦЫ

**Иванов Р.С., Высоцкая Л.Б., Шарипова Г.В.\*,  
Веселов Д.С.**

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального  
исследовательского центра РАН, Уфа  
\*E-mail: [g.v.sharipova@mail.ru](mailto:g.v.sharipova@mail.ru)

Локальные воздействия на корни или побеги сопровождаются изменением концентрации гормонов в ксилеме и флоэме, обеспечивая передачу сигналов по растению и адаптацию растений к условиям обитания. Так известно, что засуха повышает концентрацию абсцизовой кислоты (АБК) в ксилемном соке, приводя к снижению устьичной проводимости и экономии воды. Ранее нами было обнаружено быстрое накопление АБК в листьях растений ячменя и пшеницы при внесении хлорида натрия в питательный раствор. Тем не менее, механизм быстрого накопления АБК в листьях при засолении оставался неясным. Цель данной работы состояла в том, чтобы выяснить, является ли быстрое накопление АБК в листьях при засолении результатом ее притока из корней, то есть действия корневого сигнала. В наших экспериментах с кратковременным действием засоления на пшеницу, мы обнаружили не повышение, а снижение концентрации АБК в ксилеме. Таким образом, накопление АБК в листьях не было следствием увеличения ее притока из корней. Видимо быстрое (уже через 15 мин) накопление АБК в побегах является локальной реакцией, которая определяется ее метаболизмом в самом побеге. Стимулом к изменению метаболизма АБК в побеге, приводившем к накоплению гормона, могло служить снижение водного потенциала листа. Небольшое кратковременное накопление АБК в корнях не приводило к повышению их гидравлической проводимости.

**Ключевые слова:** *Triticum durum* Desf. ♦ пшеница ♦ засоление ♦ АБК ♦ водный потенциал листа

## ACCUMULATION, DISTRIBUTION AND FUNCTIONAL ROLE OF ABSCISIC ACID UNDER SHORT-TERM SALT STRESS IN WHEAT PLANTS

**Ivanov R.S., Vysotskaya L.B., Sharipova G.V.\*,  
Veselov D.S.**

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of  
the Russian Academy of Sciences, Ufa  
\*E-mail: [g.v.sharipova@mail.ru](mailto:g.v.sharipova@mail.ru)

Local effects on plant roots or shoots are accompanied by a change of plant hormones concentration providing signal transduction in plants and their adaptation to changing environmental conditions. It is known that plants respond to drought stress by increasing the concentration of abscisic acid (ABA) in xylem sap which leads to decrease in stomatal conductance to prevent plant water loss from transpirational pathways. Earlier, we found a rapid leaf ABA accumulation in barley and wheat plants under influence of the shortterm salinity. However, the mechanism of the salt stress induced rapid accumulation of abscisic acid in plant leaves remained unclear. The aim of this study was to investigate whether the salt-induced rapid accumulation of abscisic acid in the leaves was the result of its inflow from the roots (as a root signal). In our experiments the short-term salinity did not increase but decreased the concentration of abscisic acid in xylem sap of wheat plants. Thus, detected accumulation of ABA in the leaves did not result from an increase in its inflow from the roots. Apparently leaf ABA accumulation already detected in 15 min after the onset of salinity stress could be a local reaction due to its metabolism in the shoot itself. The decrease in the leaf water potential could induce the change of abscisic acid metabolism pathways in the shoot that led to the accumulation of this hormone. A small short-term accumulation of ABA in the roots did not lead to an increase in their hydraulic conductivity.

**Keywords:** *Triticum durum* Desf. ♦ wheat ♦ salt stress ♦ abscisic acid ♦ water potential of the leaf

*Поступила в редакцию: 29.11.2021*

DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-4-269-275](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-4-269-275)

## ВВЕДЕНИЕ

На уровне целого организма адаптация растений к изменению среды обитания корней зависит от передачи сигналов от корней к побегам. В ответ на снижение доступности воды в почве растения закрывают устьица, обеспечивая тем самым ее экономное использование. Этот механизм важен для растений, поскольку дефицит воды характерен для действия многих неблагоприятных факторов: засухи, засоления, присутствия токсичных металлов. Поэтому не удивительно, что механизм закрытия устьиц при этих воздействиях привлекал и продолжает привлекать внимание исследователей, хотя до сих пор остается не до конца понятным. Стимулом для закрытия устьиц может быть снижение водного потенциала листьев [Buckley, 2019]. Однако устьица могут закрываться, несмотря на сохранение нормальной оводненности листьев [Zhang, Davies, 1989]. Так в экспериментах с разделенной корневой системой растений томатов, в которых растения получали достаточно воды из половины корней, а остальные корни подсыхали, была зарегистрирована повышенная концентрации абсцизовой кислоты (АБК) в ксилемном соке растений. Поскольку хорошо известна способность этого гормона закрывать устьица [см. обзор Bharath et al., 2021 и ссылки в нем], эти данные послужили основой для концепции, приписывающей этому гормону роль корневого сигнала, поступающего из подсыхающих корней (в опытах с разделенной корневой системой – из половины корней, которые не поливали) [Davies, Zhang, 1991].

Ранее нами было обнаружено быстрое (в течение десятка минут) накопление АБК в листьях растений ячменя [Fricke et al., 2004] и пшеницы [Ахиярова и др. 2005] при внесении хлорида натрия в питательный раствор. Накопление АБК сопровождалось, и очевидно было причиной быстрого закрытия устьиц и возобновления роста листьев, что свидетельствует о нормализации их оводненности. Публикация этих результатов привлекла к себе внимание и цитировалась в сотнях статей как пример быстрого накопления АБК, приводящего к закрытию устьиц [например: Rhaman et al., 2012; Du et al., 2021]. Тем не менее, механизм быстрого накопления АБК в листьях при засолении оставался неясным. Цель данной работы состояла в том, чтобы выяснить, является ли быстрое накопление АБК в листьях при засолении результатом ее притока из корней, т.е. действия корневого сигнала. С этой целью мы проследили динамику концентрации этого гормона в листьях и корнях, а также – в ксилемном и флоэмном соке растений пшеницы. Параллельно с оценкой динамики АБК, мы также оценивали устьичную и гидравлическую проводимость для подтверждения функциональной роли изменения концентрации этого гормона. Интерес к гидравлической проводимости корней был вызван сведениями о способности АБК влиять на этот показатель [Sharipova et al., 2021].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена растений пшеницы (*Triticum durum* Desf.) сорта Башкирская 27 выращивали в гидропонической культуре на 10% растворе Хогланда–Арнона (контроль). Через 15 и 45 мин после добавления 75 мМ NaCl семидневным растениям, начинали сбор ксилемы, флоэмы, побегов и корней для экстракции АБК. Флоэмный сок собирали по методике [Jiang et al., 2007], ксилемный сок, как описано [Vysotskaya et al., 2010] Транспирацию оценивали гравиметрически. Водный потенциал листьев измеряли с помощью психрометра (PSYPRO, “Wescor”, Logan, США), осмотический потенциал ксилемного сока и питательного раствора

– с помощью осмометра Osmomat 030 (Osmomat 030 “Gonotec GmbH”, Берлин, Германия). Гидравлическую проводимость рассчитывали по аналогии с законом Ома по формуле:  $L = T/(\Psi_s - \Psi_l)$ , (1) где  $T$  – транспирация (мг воды/(м<sup>2</sup> площади листа в час)),  $\Psi_s$  и  $\Psi_l$  – осмотический потенциал питательного раствора и водный потенциал листа, соответственно [метод опубликован в статье Кудояровой с соавторами, 2014]. Выделение и определение АБК осуществляли по методике [Veselov et al., 2018]. Для оценки концентрации гликозида АБК перед ее экстракцией проводили щелочной гидролиз при рН 8 и температуре 80 °С в течение 120 мин, что приводило к освобождению иммунореактивной формы свободной формы АБК, как описано [Vysotskaya et al., 2009]

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Измерение транспирации показало ее снижение под влиянием засоления на 13 % по сравнению с контролем (растениями, которые оставались в не содержащем соли питательном растворе) уже через 15 мин после начала действия засоления (рис.1). На сорок пятой минуте транспирация снижалась уже более чем в полтора раза, по сравнению с контролем.

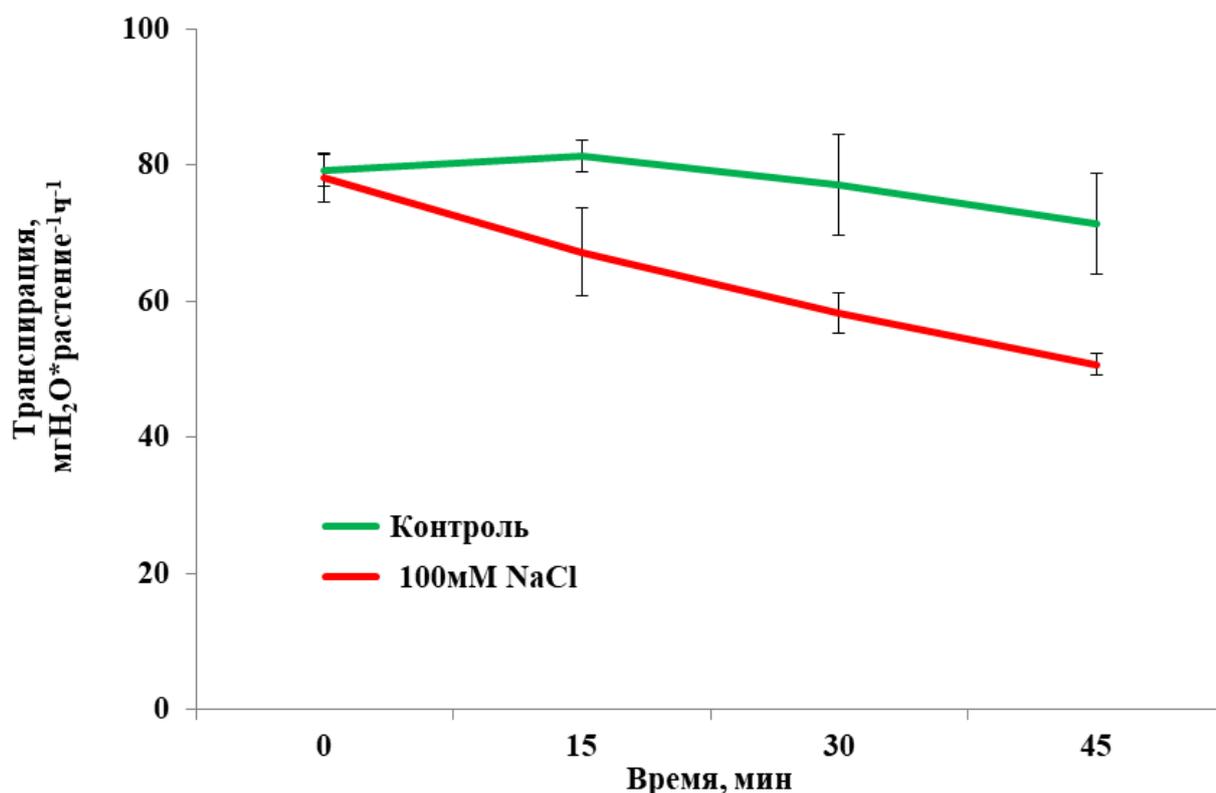


Рис. 1. Влияние 75 мМ хлорида натрия на интенсивность транспирации семидневных растений пшеницы.

Через 15 минут после добавления соли концентрация АБК в листьях возрастала в 2 раза по сравнению с контролем, и ее повышенный уровень сохранялся в течение последующих 30 мин (рис. 2).

В корнях через 15 минут после начала воздействия соли было также зарегистрировано повышенное содержание АБК (в полтора раза по сравнению с контролем) (рис. 2). Однако в конце эксперимента (на 45ой минуте после начала воздействия соли) содержание гормона в корнях опускалось до уровня контроля. Концентрация АБК в ксилемном соке снижалась на 25 % по сравнению с контролем через 15 минут солевого воздействия и в 2 раза – через 45

мин (рис. 2). Учитывая, что доставка гормона равна произведению концентрации на скорость транспирации, приток гормона из корней снижался под влиянием засоления в еще большей степени. Тенденция увеличения концентрации АБК во флоэмном экссудате была статистически недостоверной.

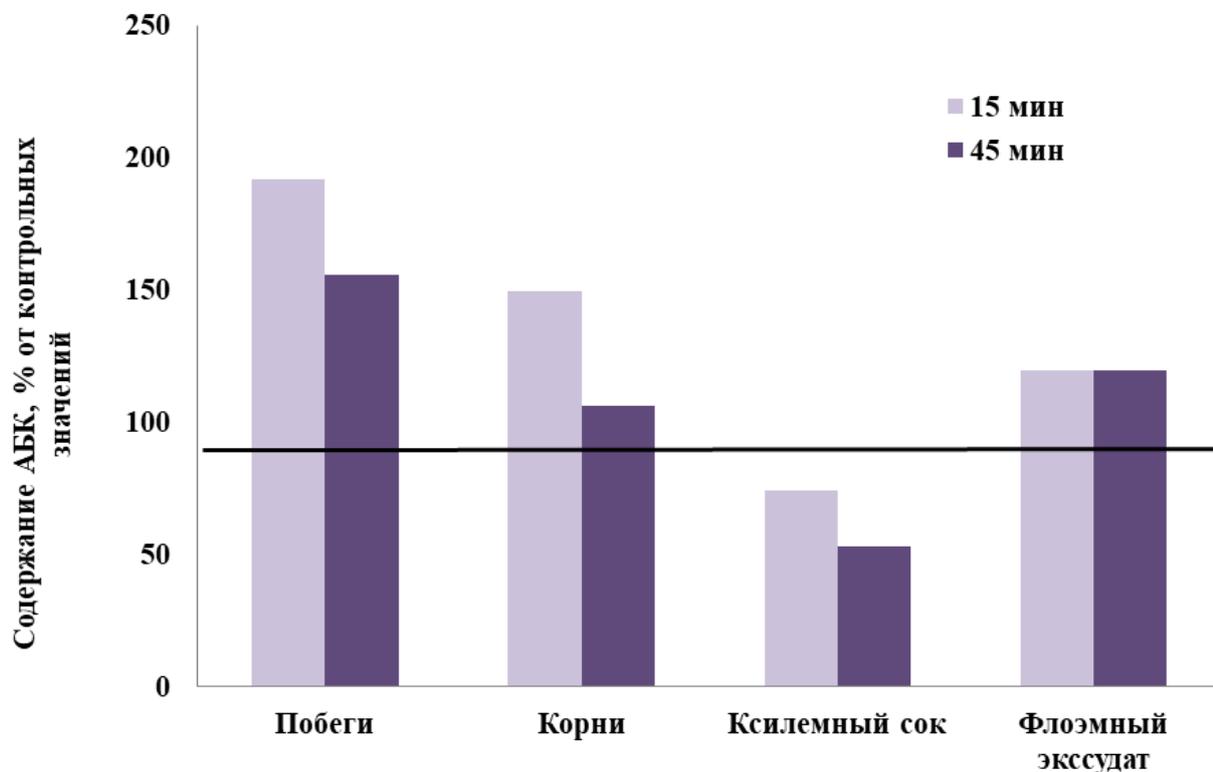


Рис. 2. Концентрация АБК через 15 мин и 45 минут после начала воздействия 75 мМ хлорида натрия у семидневных растений пшеницы.

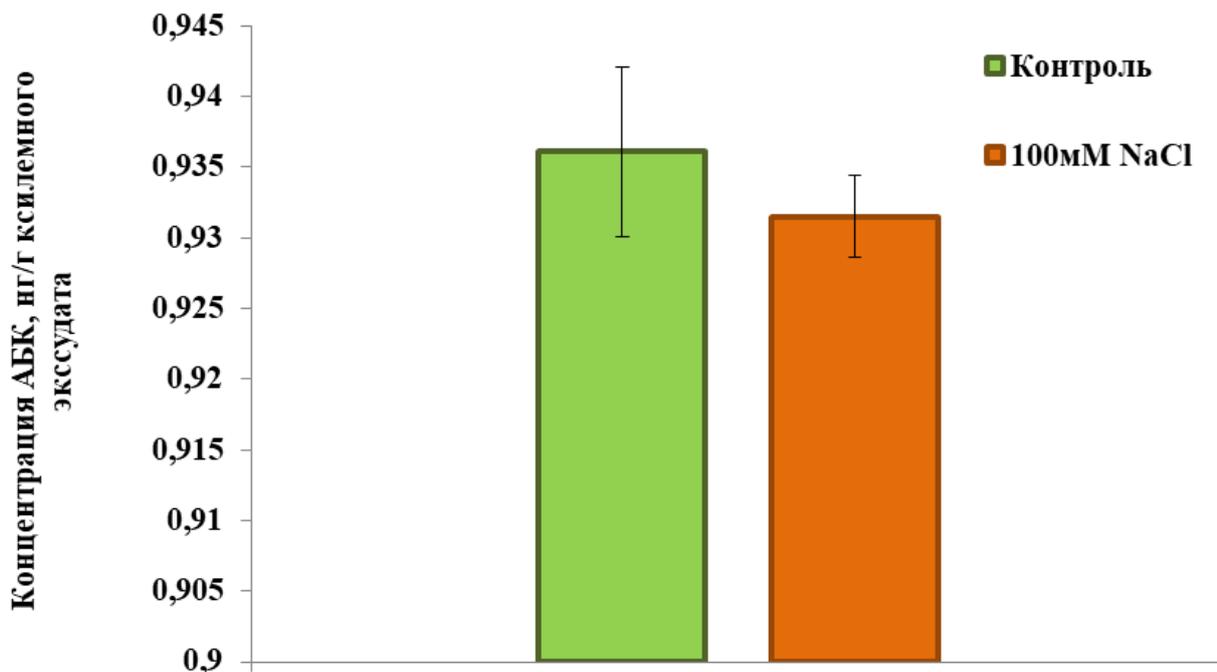
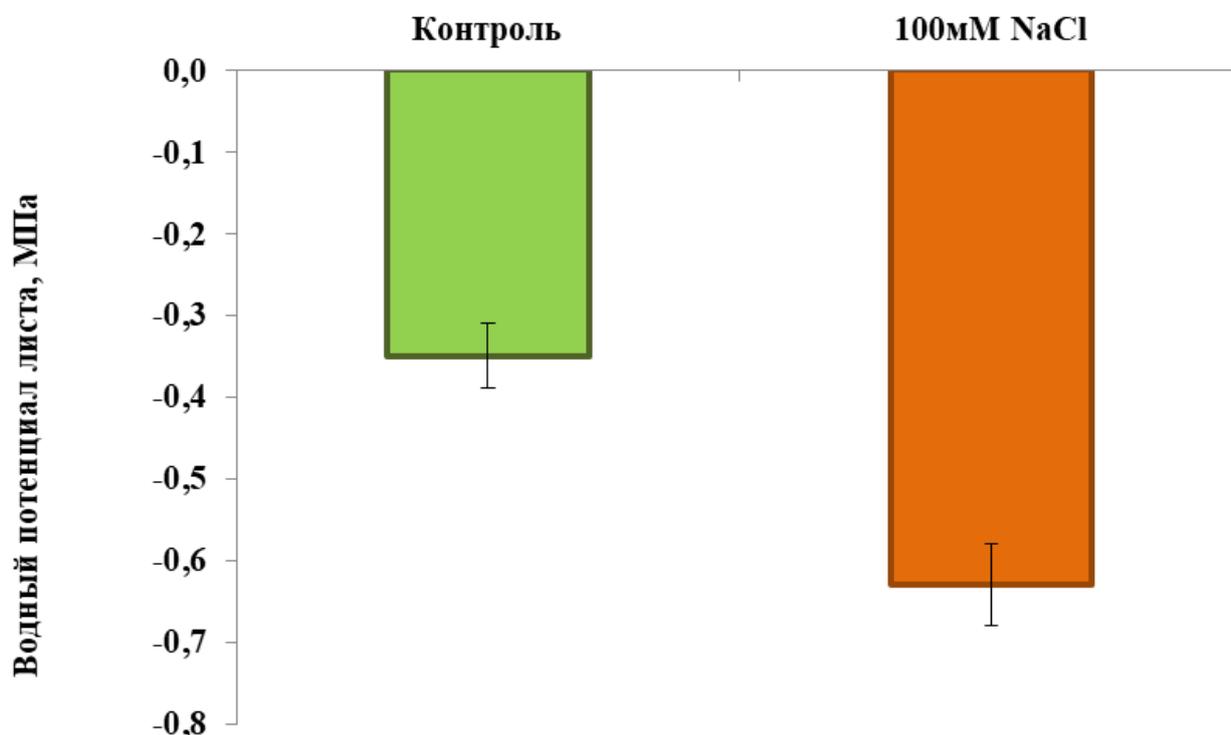


Рис. 3. Концентрация освобожденной из конъюгатов иммунореактивной формы АБК в ксилемном соке семидневных растений пшеницы через 45 минут после начала воздействия 75 мМ хлорида натрия.

Концентрация освобожденной из конъюгатов иммунореактивной формы АБК достоверно не менялась под влиянием засоления (рис. 3).



**Рис. 4. Водный потенциал листа (МПа) семидневных растений пшеницы через 45 минут после начала действия 75 мМ хлорида натрия.**

Измерение водного потенциала листа показало, что он снижался почти в 2 раза через 45 мин после начала действия засоления (рис. 4). При расчете гидравлической проводимости были получены следующие результаты: 0,55 мг воды/ МПа – в контроле и 0,52 мг воды/ МПа – в опыте. Таким образом, засоление не влияло на гидравлическую проводимость.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Снижение транспирации под влиянием засоления происходило параллельно с накоплением АБК, что соответствует ранее полученным данным [Fricke et al., 2004; Ахиярова и др., 2005] и подтверждает участие этого гормона в быстром закрытии устьиц под влиянием засоления. Цель данной работы состояла в том, чтобы выявить механизм, обеспечивающий повышение концентрации АБК в листьях при засолении. При более длительном (в течение нескольких дней) прекращении полива части корней растений томатов, в ксилемном соке растений было обнаружено повышение концентрации АБК, что рассматривалось как корневой сигнал, приводящий к закрытию устьиц [Zhang, Davies, 1989]. При длительном действии засоления на растения пшеницы [Arkhipova et al., 2020] и ячменя [Akhtyamova et al., 2021] также было зарегистрировано накопление АБК в листьях. В корнях, выращенных в песке трехнедельных растений ячменя, было зарегистрировано десятикратное превышение экспрессии генов из семейства HvNCED, контролирующих синтез АБК, и гена HvCYP707A1, ответственного за катаболизм этого гормона, по сравнению с уровнем экспрессии этих генов в побегах [Akhtyamova et al., 2021]. Эти результаты свидетельствуют о том, что у растений ячменя этого возраста, выращенных в песке, источником АБК, скорее всего, были корни растений. Засоление песка в течение недели сопровождалось повышением уровня экспрессии генов, контролирующих синтез

АБК и снижение гена, ответственного за распад этого гормона в корнях растений ячменя [Akhtyamova et al., 2021]. Эти результаты свидетельствуют о том, что именно корни были источником накопления АБК у растений ячменя при длительном (в течение недели) засоления. В наших экспериментах с кратковременным действием засоления результаты оказались иными, и мы не обнаружили повышения концентрации АБК в ксилемном соке. Напротив, концентрация этого гормона в ксилемном соке снижалась под влиянием засоления, а учитывая снижение скорости транспирации, приток АБК из корней в побеги снижался в еще больше степени, чем концентрация. По данным литературы [Hartung et al., 2002], связанные формы АБК могут играть важную роль в транспорте гормона из корней в побег. Поэтому мы измерили концентрацию гликозида АБК в ксилемном соке после его щелочного гидролиза, приводящего к освобождению абсцизовой кислоты. Оказалось, что концентрация гликозида АБК также снижалась. Таким образом, не подтвердилось предположение о том, что накопление АБК в листьях было следствием увеличения ее притока из корней.

Полученные нами результаты указывают на то, что накопление АБК в побегах является локальной реакцией, которая определяется метаболизмом АБК в самом побеге. Ранее нами было показано, что причиной накопления АБК в побеге может быть ингибирование оттока гормона по флоэме [Kudoyarova et al., 2011]. Однако в данном случае такое объяснение не подходит, поскольку кратковременное засоление не снижало уровень АБК в собранном флоэмном диффузате. Стимулом к изменению метаболизма АБК в побеге, приводившем к накоплению гормона, могло служить снижение водного потенциала (рис. 4). Известно, что снижение водного потенциала индуцирует синтез АБК [Buckley, 2019]. Накопление АБК в корнях в некоторых случаях сопровождалось повышением гидравлической проводимости [Veselov et al., 2018]. Однако в данном случае небольшое накопление АБК в корнях растений пшеницы (в полтора раза по сравнению с контролем), вслед за которым содержание гормона опустилось до уровня контроля, не влияло на гидравлическую проводимость. Очевидно, уровень накопления АБК и его продолжительность были недостаточны для того, чтобы повысить гидравлическую проводимость корней.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, обнаруженное нами быстрое накопление АБК в листьях растений пшеницы под влиянием засоления, приводившее к снижению уровня транспирации, не было следствием увеличения притока гормона из корней или подавлением ее оттока из побега в корни. Очевидно, оно было обусловлено изменением метаболизма АБК в самом побеге, вызванное снижением водного потенциала. Небольшое кратковременное накопление АБК в корнях не приводило к повышению их гидравлической проводимости.

## ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ №20-04-00305.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ахиярова Г.Р., Сабиржанова И.Б., Веселов Д.С., Фрике В. Быстрая реакция растений пшеницы на засоление // Физиология растений. 2005. Т. 52 (6). С. 891-896.

2. Кудоярова Г.Р., Веселов Д.С., Шарипова Г.В., и др. Водный обмен и рост исходных и дефицитных по АБК мутантных растений ячменя при повышении температуры воздуха. // Физиология растений, 2014. Т. 61. (2). С. 207–213 DOI: [10.7868/S0015330314020079](https://doi.org/10.7868/S0015330314020079)
3. Akhtyamova Z., Arkhipova T., Martynenk E., et al. Growth- Promoting Effect of Rhizobacterium (*Bacillus subtilis* IB22) in Salt-Stressed Barley Depends on Abscisic Acid Accumulation in the Roots. // International Journal of Molecular Sciences. 2021. 22. 10680. DOI: [10.3390/ijms221910680](https://doi.org/10.3390/ijms221910680)
4. Arkhipova T., Martynenko E., Sharipova G. Effects of plant growth promoting rhizobacteria on the content of abscisic acid and salt resistance of wheat plants // Plants. 2020. V. 9 (11) - E1429. DOI: [10.3390/plants9111429](https://doi.org/10.3390/plants9111429)
5. Bharath P., Gahir S. and Raghavendra A.S. Abscisic acid-induced stomatal closure: an important component of plant defense against abiotic and biotic stress. // Frontiers in Plant Science. 2021. 12:615114. DOI: [10.3389/fpls.2021.615114](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.615114)
6. Buckley T.N. How do stomata respond to water status? // New Phytologist. 2019. V. 224. P. 21-36. DOI: [10.1111/nph.15899](https://doi.org/10.1111/nph.15899)
7. Davies W.J., Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1991. 42. P. 55-76. DOI: [10.1146/annurev.pp.42.060191.000415](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.000415)
8. Du B., Ma Y., Arab L., et al. Physiological responses of date palm (*Phoenix dactylifera*) seedlings to seawater and flooding. // New Phytologist. 2021. 229. P. 3318-3329. DOI: [10.1111/nph.17123](https://doi.org/10.1111/nph.17123)
9. Fricke W., Akhiyarova G., Veselov D., Kudoyarova G. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves. Journal of Experimental Botany. 2004. 55. 1115-23. DOI: [10.1093/jxb/erh117](https://doi.org/10.1093/jxb/erh117)
10. Hartung W., Sauter A., Hose E. Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? // Journal of Experimental Botany. 2002. 53. P. 27-33.
11. Jiang F., Jeschke W.D., Hartung W., et al. Growth and development of the facultative root hemiparasite *Rhinanthus minor* after removal of its host. // Functional Plant Biology. 2007. V. 34. (3). P. 237-245. DOI: [10.1071/FP06262](https://doi.org/10.1071/FP06262)
12. Kudoyarova G., Veselova S., Hartung W., et al. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporation demand. // Planta. 2011. V. 233. P. 87-94. DOI: [10.1007/s00425-010-1286-7](https://doi.org/10.1007/s00425-010-1286-7)
13. Rhaman M.S., Rauf F., Khatun M., et al. Seed priming with phytohormones: an effective approach for the mitigation of abiotic stress. // Plants. 2021. V. 10. (1). P. 1-17. DOI: [10.3390/plants10010037](https://doi.org/10.3390/plants10010037)
14. Sharipova, G., Ivanov, R., Veselov, D., et al. Involvement of reactive oxygen species in ABA-induced increase in hydraulic conductivity and aquaporin abundance. // International Journal of Molecular Sciences. 2021. 22. 9144. DOI: [10.3390/ijms22179144](https://doi.org/10.3390/ijms22179144)
15. Veselov D.S., Sharipova G.V., Veselov S.Yu., et al. Rapid changes in root HvPIP2;2 aquaporins abundance and ABA concentration are required to enhance root hydraulic conductivity and maintain leaf water potential in response to increased evaporative demand. // Functional Plant Biology. 2018. 45 P. 143–149 DOI: [10.1071/FP16242](https://doi.org/10.1071/FP16242)
16. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu., et. al. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat. // Functional Plant Biology. 2009. V. 36. (1). P. 66–72. DOI: [10.1071/FP08187](https://doi.org/10.1071/FP08187)
17. Vysotskaya L.B., Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. Effect on shoot water relations, and cytokinin and abscisic acid levels of inducing expression of a gene coding for isopentenyltransferase in roots of transgenic tobacco plants. // Journal of Experimental Botany. 2010. V. 61. (13). P. 3709-3717. DOI: [10.1093/jxb/erq182](https://doi.org/10.1093/jxb/erq182)
18. Zhang J., Davies W.J. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. // Plant, Cell and Environment. 1989. V. 12. C. 73–81.