ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>

ВЛИЯНИЕ АБК НА ОТЛОЖЕНИЕ СУБЕРИНА И ГИДРАВЛИЧЕСКУЮ ПРОВОДИМОСТЬ РАСТЕНИЙ ГОРОХА

Ахиярова Г.Р., Иванов Р.С.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН

E-mail: akhizarova@rambler.ru

Поглощение воды растением регулируется, в том числе, формированием поясков Каспари путем отложения лигнина и суберина в клеточных стенках эндодермы корня растения. Ранее нами было показано, что у растений гороха стимуляция отложения суберина происходит на фоне накопления АБК в корнях. Для того чтобы проверить, существует ли прямая связь между отложением суберина и повышением уровня АБК у растений гороха, мы проследили окрашивание суберина в корнях растений этого вида при их обработке экзогенной АБК. Кроме того, было изучено изменение параметров водного обмена (гидравлической проводимости) на фоне обработки АБК. Уже через два дня после введения АБК в питательный раствор было зарегистрировано увеличение интенсивности окрашивания суданом, что подтверждало способность этого гормона довольно быстро влиять на отложение суберина и формирование поясков Каспари. Расчет гидравлической проводимости показал ее резкое снижение у обработанных абсцизовой кислотой растений, что позволяет объяснить зарегистрированный нами пониженный водный потенциал данных растений уменьшением притока воды из корней в результате снижения способности корней проводить воду.

Ключевые слова: горох посевной, *Pisum sativum*, АБК, суберин, пояски Каспари, гидравлическая проводимость

INFLUENCE OF ABA ON THE DEPOSITION OF SUBERIN AND HYDRAULIC CONDUCTIVITY OF THE PEA PLANTS

Akhiyarova G.R., Ivanov R.S.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa

E-mail: akhizarova@rambler.ru

Water uptake in the plant is regulated, among other mechanisms, by the formation of Casparian bands due to deposition of lignin and suberin in the cell walls of the plant root endoderm. We have previously shown that in pea plants, stimulation of suberin deposition occurs simultaneously with accumulation of ABA in the roots. In order to check whether there is a direct relationship between suberin deposition and an increase in the level of ABA in pea plants, we examined the accumulation of suberin in the roots of plants of this species during their treatment with exogenous ABA. In addition, change in parameters of water relations (hydraulic conductivity) during treatment with ABA was studied. Two days after the introduction of ABA into the nutrient solution, an increase in the intensity of staining with Sudan confirmed the ability of this hormone to rather quickly influence the deposition of suberin and the formation of Casparian bands. Calculation of hydraulic conductivity showed a sharp decrease in it in plants treated with abscisic acid allowing us to explain the reduced water potential of these plants by a decrease in the influx of water from the roots as a result of a decrease in the ability of the roots to conduct water.

Keywords: pea, *Pisum sativum*, ABA, suberin, Casparian bands, hydraulic conductivity

Поступила в редакцию: 07.03.2020

DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-1-33-37

ВВЕДЕНИЕ

Эндодерма — это слой клеток в корнях растений, который способствует контролируемому поглощению воды и минеральных веществ растением. Выполнение этой функции обеспечивают специфические химические модификации клеточных стенок эндодермы, заключающиеся в отложении слоев лигнина, которые окружают каждую клетку, и ламелл воскообразного вещества (суберина). Эти гидрофобные вещества формируют барьер в виде поясков Каспари, который играет важную роль в ограничении свободной

диффузии воды и растворенных в ней веществ. Пояски Каспари действуют как апопластические барьеры не только для предотвращения утечки растворенных веществ и воды, движущихся в ксилему через свободное пространство между клетками, но и для предотвращения их обратного потока из центрального цилиндра в апопласт коры корня. При этом пластины суберина не блокируют апопластический транспорт, а скорее ограничивают межклеточный транспорт питательных веществ и воды через эндодерму. Отложения лигнина и суберина обеспечивают контроль диффузии, позволяя эндодерме направлять движение воды и растворенных в ней веществ как внутрь сосудов корня, так и из них. При закрытии устьиц и снижении скорости транспирации, восстановление баланса между притоком воды и ее испарением включает в себя снижение гидравлической проводимости корней, обусловленной как дезактивацией аквапоринов, так и последующим ограничением потоков воды благодаря отложению суберина [Wang et al., 2019].

Известно, что засоление ускоряет отложение суберина [Byrt et al., 2018]. Ранее нами было показано, что у растений гороха стимуляция отложения суберина происходит на фоне накопления АБК в корнях [Ахиярова и др., 2018], что указывает на возможную роль данного гормона в регуляции формирования поясков Каспари. Однако накопление АБК происходило практически во всех клетках корней гороха, а не только в области эндодермы, где наблюдалось отложение суберина. Данные литературы о влиянии АБК на формирование поясков Каспари противоречивы. По некоторым сведениям, обработка растений абсцизовой кислотой стимулировала этот процесс у растений арабидопсиса [Barberon et al., 2016]. Однако информация о том, что ускоренное отложение суберина при поранении наблюдали у дефицитного по АБК мутанта [Wang et al., 2019], свидетельствовало против предположения о зависимости этого процесса от накопления данного гормона.

Для того чтобы проверить, существует ли прямая связь между отложением суберина и повышением уровня АБК у растений гороха, мы проследили накопление суберина в корнях растений этого вида при их обработке экзогенной АБК. Параллельно с гистохимической оценкой процесса отложения суберина мы измеряли гидравлическую проводимость. Важно было убедиться, что изменение содержания суберина под влиянием АБК действительно сказывается на гидравлической проводимости корней.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена гороха посевного *Pisum sativum* сорта Сахарный 2 замачивали в воде в течение суток, после чего раскладывали во влажные бумажные полотенца для прорастания. Четырех суточные проростки гороха пересаживали на плотики, помещали в поддоны с водопроводной водой, выдерживали сутки в темноте и выставляли на светоплощадку с 14-часовым фотопериодом, освещенностью 400-500 мкмоль м⁻²с⁻¹ФАР (лампы ZN-500 и DNAT-400) и температурой 24/18°C (день/ночь), поддерживая аэрацию раствора.

В возрасте 8 суток часть проростков переносили в поддон с 10% раствором Хогланда-Арнона (Х-А), а другую часть в поддон с 10% Х-А с добавлением 100 мкм АБК. На 2 сутки после добавления АБК в питательный раствор проростки переносили на плавучие конструкции в стаканчики (объем 500 мл, 8-9 растений на стакан) и гравиметрически оценивали транспирацию в течение 2 ч по потере веса стаканчиком. Стаканчики накрывали алюминиевой фольгой с отверстиями для проростков для предотвращения испарения воды с поверхности питательного раствора. Вес стаканчиков определяли каждые 20 минут и по разнице в весе рассчитывали интенсивность транспирации.

Для измерения водного потенциала брали высечки дифференцированного листа (второй ярус) и помещали в датчики психрометра (PSYPRO, “Wescor”, США). Гидравлическую проводимость листа (L) по аналогии с законом Ома рассчитывали по формуле: $L = T/(\Psi_s - \Psi_l)$, где T – транспирация ($\text{гH}_2\text{O} \cdot \text{растение}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), Ψ_s – водный потенциал питательного раствора (определяли с помощью осмометра (“Camlab Ltd.”, Великобритания) и Ψ_l – водный потенциал листа (определяли с помощью психрометра) (модификация метода [Bunce, Ziska, 1998]).

Суберин в тканях корня окрашивали на вторые сутки после добавления АБК спиртовым суданом III (Sigma, Германия) [Фурст, 1979]. Суберинизированные ткани окрашивались в темно-оранжевый цвет.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из рисунка 1, уже через два дня после введения АБК в питательный раствор окрашивание суданом в области эндодермы стало более интенсивным, что подтверждало способность этого гормона довольно быстро влиять на отложение суберина и формирование поясков Каспари.

Рис. 1. Влияние обработки АБК (100 мкм) на окрашивание суданом поперечных срезов корней гороха: а — контроль; б — засоление. Стрелками отмечено окрашивание суберина в слое эндодермы.

Важно было проверить, как ускоренное отложение суберина сказывается на гидравлической проводимости корней. Как видно из таблицы 1, обработка растений АБК снижало уровень транспирации, что легко объяснить хорошо известной способностью этого гормона влиять на закрытие устьиц [Davies et al., 2005]. Снижение транспирационных потерь воды направлено на поддержание оводненности листьев. Тем не менее, у обработанных АБК растений водный потенциал был ниже, чем в контроле (необработанных гормоном растений). Расчет гидравлической проводимости показал ее резкое снижение у обработанных абсцизовой кислотой растений, что позволяет объяснить пониженный водный потенциал данных растений уменьшением притока воды из корней в результате снижения способности корней проводить воду.

Таблица 1. Влияние обработки АБК (100 мкм) на скорость транспирации, водный потенциал листа и гидравлическую проводимость растений гороха (на вторые сутки воздействия)

	Контроль	АБК
Скорость транспирации, г H ₂ O*растение ⁻¹ *ч ⁻¹	0,23 ± 0,02	0,05 ± 0,01
Водный потенциал листа, МПа	-0,40 ± 0,03	-0,52 ± 0,04
Гидравлическая проводимость, МПа*растение ⁻¹ *ч ⁻¹	1,49	0,27

Во многих случаях показана способность АБК повышать гидравлическую проводимость за счет повышения уровня аквапоринов в растениях [Maurel et al., 2015; Sharipova et al., 2016]. При повышении температуры воздуха повышение гидравлической проводимости под влиянием АБК уже через несколько минут приводило к компенсации возросших транспирационных потерь за счет повышения активности аквапоринов [Kudoyarova et al., 2011]. Вместе с тем, было показано, что в зависимости от продолжительности ее действия АБК может оказывать противоположное влияние на гидравлическую проводимость [Sharipova et al., 2016]. Повышение гидравлической проводимости за счет увеличения уровня аквапоринов под влиянием АБК было выявлено при кратковременном действии этого гормона на растения (в течение нескольких часов). В настоящих экспериментах более длительное воздействие этого гормона снижало гидравлическую проводимость за счет ускорения отложения суберина, создающего барьер на пути движения воды по апопласту.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00460.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ахиярова Г.Р., Финкина Е.И., Овчинникова Т.В., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Иммунолокализация липид-транспортирующих белков в растениях гороха в норме и при засолении // Биомика. 2018. Т. 10(4). С. 372-380. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-48
2. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
3. Barberon M., Vermeer J.E.M., De Bellis D., Wang P., Naseer S., Andersen T.G., Humbel B.M., Nawrath C., Takano J., Salt D.E., Geldner N. Adaptation of root function by nutrient-induced plasticity of endodermal differentiation // Cell. 2016. V. 164. P. 447–459. DOI: 10.1016/j.cell.2015.12.021
4. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide // Plant Cell Environ. 1998. V. 21. P. 121–126. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1998.00256.x
5. Byrt C.S., Munns R., Burton R.A., Gilliam M., Wege S. Root cell wall solutions for crop plants in saline soils // Plant Sci. 2018. V. 269. P. 47–55. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.12.012
6. Davies W.J., Kudoyarova G., Hartung W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought // Journal of Plant Growth Regulation. 2005. V. 24(4). P. 285–295. DOI: 10.1007/s00344-005-0103-1
7. Kudoyarova G., Veselova S., Hartung W., Farhutdinov R., Veselov D., Sharipova G. 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
8. Maurel C. Boursiac Y, Luu DT, Santoni V, Shahzad Z, Verdoucq L. Aquaporins in plants // *Physiological Reviews*. 2015. V. 95. P. 1321–1358. DOI: 10.1152/physrev.00008.2015
9. Sharipova G., Veselov D., Kudoyarova G., Fricke W., Dodd I., Katsuhara M., Furuichi T., Ivanov I., Veselov S. Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA deficient barley mutant Az34. *Annals of Botany*. 2016. V. 118 (4). P. 777–785 DOI: 10.1093/aob/mcw117
10. Wang P., Calvo-Polanco M., Rey G., Barberon M., Champeyroux C., Santoni V., Maurel C., Franke R.B., Ljung K., Novak O., et al. Surveillance of cell wall diffusion barrier integrity modulates water and solute transport in plants // *Sci. Rep.* 2019. V. 9. P. 4227. DOI: 10.1038/s41598-019-40588-5