

<https://doi.org/10.15407/frg2019.04.324>

УДК 577.175.1:581.4:582.542.11:58.036

## ВПЛИВ ЕКЗОГЕННОЇ АБСЦИЗОВОЇ КИСЛОТИ НА МОРФОМЕТРИЧНІ ПОКАЗНИКИ РОСТОВИХ ПРОЦЕСІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ТА СПЕЛЬТИ ЗА ДІЇ ГІПЕРТЕРМІЇ

І.В. КОСАКІВСЬКА, В.А. ВАСЮК, Л.В. ВОЙТЕНКО

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України  
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2  
e-mail: irynakosakivska@gmail.com*

У лабораторних умовах досліджено вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) на ростові характеристики 3- і 14-добових рослин *Triticum aestivum* L. та *Triticum spelta* L. за умови праймування їхніх зернівок розчином абсцизової кислоти (АБК). На початку розвитку гальмівний ефект високої температури на ріст 3-добових проростків озимої пшениці сорту Подільянка, праймованих 10<sup>-7</sup> М розчином АБК, виявився значно меншим, ніж у непраймованих рослин. На шосту добу вегетації при переході від гетеротрофного до автотрофного живлення найвищі ростові параметри зафіксовані у рослин, праймованих 10<sup>-6</sup> М розчином АБК. Довжина первинного кореня і пагонів у 3-добових рослин спельти сорту Франкенкорн за праймування 10<sup>-7</sup> М розчином АБК після гіпертермії збільшилась відповідно на 8 і 2 %. На шосту добу морфометричні показники пагонів і коренів праймованих рослин перевищили контрольні. У 14-добових рослин озимої пшениці, зернівки яких були праймовані розчином АБК, після короткотривалої гіпертермії довжина коренів та їх маса збільшились відносно контролю відповідно на 9 і 19 %. Маса сухої речовини пагонів після дії теплового стресу практично не змінювалась, тоді як коренів помітно зменшувалась. У період відновлення на 21-шу добу маса сухої речовини контрольних рослин зменшилась на 14 %, праймованих — на 9 %. Праймування розчином АБК індукувало ріст кореневої системи під час відновлення. Після гіпертермії маса пагонів і коренів у праймованих розчином АБК 14-добових рослин спельти збільшилась на 4 %, тоді як у непраймованих — зменшилась відповідно на 10 і 5 %. На 21-шу добу зафіксовано зменшення довжини й маси коренів у непраймованих рослин відповідно на 19 і 12 %, а в праймованих рослин довжина кореня зменшилась на 13 %, маса сирої речовини — на 19, сухої — на 18 %. Отримані результати засвідчили, що праймування розчином АБК підвищує стійкість до високої температури 3- і 14-добових рослин озимої пшениці і спельти. Витривалішими були і ліпше відновлювалися рослини *T. spelta* сорту Франкенкорн. Обговорено можливість праймування зернівок екзогенною АБК з метою підвищення стресостійкості злаків.

*Ключові слова:* *Triticum aestivum*, *Triticum spelta*, абсцизова кислота, температурний стрес, морфометрія, стійкість.

Дослідження впливу змін клімату на продуктивність культурних рослин належить до провідних напрямів сучасної біологічної науки. Од-

нією з головних причин підвищеного інтересу до цієї проблеми є помітна зміна за останні роки інтенсивності і частоти багатьох кліматичних явищ, значні перепади добових температур, кількості опадів тощо [27]. Температурний режим впливає практично на всі аспекти росту і метаболізму рослин. Реакція на температурні флуктуації залежить від тривалості та інтенсивності дії стресора і фази розвитку рослин. Для подолання стресового впливу рослини використовують певні адаптивні стратегії, які включають морфологічні, фізіологічні, біохімічні відповіді, визначають успішність росту і продуктивність [2].

Ефективним регулятором стресових реакцій вважають абсцизову кислоту, активність якої визначається концентрацією й локалізацією у клітинах, тканинах та органах рослини [1]. Фізіологічні концентрації АБК за відсутності стресу індукують вегетативний ріст, контролюють проростання насіння, ініціюють обпадання листків і дозрівання плодів [8, 29]. В умовах стресу концентрація гормону стрімко зростає, що дає змогу рослині адаптуватися та вижити [18]. Накопичення ендогенної АБК і подальше гальмування росту розглядають як адаптивну реакцію, спрямовану на збереження життєздатності рослини в несприятливих умовах і подальше відновлення після припинення стресового впливу [7]. АБК відіграє головну роль у регулюванні вмісту води контролем продигової провідності, а індуковане гормоном закриття продигових відбувається впродовж кількох секунд або хвилин від початку дії стресора [13]. АБК сприяє утворенню пероксиду водню, який активує кальцієві канали, що приводить до акумуляції кальцію у цитозолі і наступного закриття продигових [17]. Регулюванням активності аквапоринів гормон контролює поглинання і транспорт води кореневою системою [21]. Підвищена водопроникність забезпечує ефективне поглинання води кореневою системою на початку водного дефіциту, проте за умови тривалої посухи зменшення провідності коренів кукурудзи на 50 % приводило до більш як на 50 % зменшення втрати вологи листками [12]. За стресових умов АБК регулює ріст коренів. Сигналінг АБК в ендодермі сприяв локальному гальмуванню росту кореня арабідопсису під час сольового стресу [11], водночас АБК-дефіцитні мутанти виявилися менш чутливими до осмотичного стресу [9]. Повідомлялося про позитивний вплив ендогенної АБК на ріст коренів. З'ясовано, що акумуляція гормону супроводжувалась видовженням первинного кореня й уповільненням росту пагона за умов посухи [23, 26].

Пшениця належить до головних зернових культур в Україні та світі. Вона є об'єктом селекційних досліджень, спрямованих на добір і створення нових генотипів. В еволюції і поширенні пшениці виділяють два основні періоди. Перший — період спонтанного добору від диких предків пшениць, тривав до ХІХ ст. і визначався вирощуванням низькопродуктивних рослин. Другий — період системного добору з поступовим поліпшенням ключових ознак, у результаті чого отримані сучасні високоврожайні генотипи. Історія вирощування пшениць дуже стара. Дикий емер, який започаткував культурний емер *Triticum dicocum* ( $2n = 4x = 28$ , геном AuAuBB), вирощували близько 10 тисяч років тому. Від нього в результаті спонтанної гібридизації з козячою травою *Aegilops tauschii* ( $2n = 2x = 14$ , геном DD) близько

9 тисяч років тому з'явилася рання спельта *Triticum spelta* ( $2n = 6x = 42$ , геном AuAuBBDD), а в подальшому — інші таксони пшениці, серед яких *Triticum aestivum* [5, 22]. Голозерна м'яка пшениця *Triticum aestivum* і плівчата пшениця *Triticum spelta* характеризуються гомологічним геномним складом і належать до гексаплоїдних пшениць [5]. У попередніх роботах нами були визначені морфологічні ознаки в реакції рослин *T. aestivum* та *T. spelta* на помірну ґрунтову посуху і показано, що витривалішою виявились пагони спельти, тоді як у рослин озимої пшениці стійкішими були корені [3]. Ми також визначили, що за умови інкубації на розчинах АБК проростки озимої пшениці активно накопичували біомасу, а концентрація гормону  $10^{-6}$  М визначена як фізіологічна [4].

Метою цієї роботи було дослідження впливу екзогенної АБК на ріст і розвиток проростків двох споріднених видів роду *Triticum* за дії гіпертермії.

### Методика

Досліджували рослини голозерної м'якої пшениці *T. aestivum* та її ймовірного дикого попередника — плівчатої пшениці *T. spelta*. Зернівки озимої пшениці сорту Подолянка отримано з колекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, зернівки спельти сорту Франкенкорн — із колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України (м. Харків).

**Умови вирощування. Перший етап дослідження: третя і шоста доби вегетації.** Сухі відкалібровані зернівки пшениці та спельти стерилізували у 80 %-му етанолі, відмивали і замочували на 3 год у дистильованій воді. Набубнявіле насіння розкладали у чашки Петрі по 50 шт. на фільтрувальний папір із 10 мл дистильованої води (контроль) та  $10^{-5}$ — $10^{-7}$  М розчинами АБК. Зернівки пророщували в термостаті за температури  $+24$  °С впродовж 21 год, після чого проростки вирощували у контрольованих умовах за температури  $+20/17$  °С (день/ніч), інтенсивності освітлення  $690$  мкмоль/( $m^2 \cdot c$ ), фотоперіоду 16/8 год (день/ніч), відносної вологості повітря  $65 \pm 5$  %. Для моделювання температурного стресу тридобові проростки вміщували в термостат за температури  $+40$  °С на 2 год. Ріст рослин оцінювали за морфометричними показниками до і після теплового стресу (третя доба) і в період відновлення рослин (шоста доба).

**Другий етап дослідження: 14-та і 21-ша доби вегетації.** Первинний етап підготовки насіння проводили так, як описано вище. Після 3 год замочування у воді зернівки розкладали у кювети на фільтрувальний папір, змочений дистильованою водою (контроль) та  $10^{-6}$  М розчином АБК і пророщували в термостаті за температури  $+24$  °С впродовж 21 год. Насіння, яке наклюнулось, висаджували в посудини місткістю 2 л, де як субстрат використовували прожарений річковий пісок. Рослини вирощували у контрольованих умовах, параметри яких описані вище. Поливали щоденно розчином Кнопа з розрахунку по 50 мл на посудину (рис. 1). Для моделювання температурного стресу 14-добові рослини (у фазу 2 листків) вміщували в термостат за температури  $+40$  °С на 2 год. Ріст рослин оцінювали за морфомет-



Рис. 1. 14-добові рослини *Triticum spelta* L., вирощені з непраймованих (а) і праймованих абсцизовою кислотою (б) зернівок

ричними показниками до і після теплового стресу (14-та доба) і в період відновлення рослин (21-ша доба).

**Аналіз морфологічних показників.** Визначали висоту пагонів та довжину найбільш розвинутого кореня, маси їх сирої і сухої речовини. Масу сухої речовини визначали після висушування рослин за 105 °С до сталої маси. Досліди проводили у трьох біологічних і трьох аналітичних повтореннях. Для кожного біологічного повторення відбирали по 40 рослин.

Результати оброблено статистично за допомогою пакета програм Microsoft Excel. Визначали середньоарифметичні і стандартні відхилення. Достовірність різниці між варіантами досліду оцінювали із використанням *t*-тесту Стьюдента, статистично достовірною вважали різницю за  $p \leq 0,05$ .

### Результати та обговорення

**Перший етап дослідження: третя і шоста доби вегетації.** Короткотривалий тепловий стрес пригнічував ріст тридобових пагонів і коренів контрольних і дослідних рослин *T. aestivum* сорту Подолянка (рис. 2, а). Ріст пагонів за умови інкубування на воді пригнічувався на 36 %, тоді як на розчинах АБК  $10^{-5}$  М — на 17 %,  $10^{-6}$  М — на 31,  $10^{-7}$  М — на 17 %. Ріст коренів за інкубування на воді пригнічувався на 38 %, а на розчинах АБК  $10^{-5}$  М — на 24 %,  $10^{-6}$  М — на 34,  $10^{-7}$  М — на 17 %. Отже, праймування зернівок у розчинах АБК позитивно впливало на стійкість до теплового стресу. Стійкішими до дії стресора виявились проростки, зернівки яких були праймовані  $10^{-7}$  М розчинами АБК (рис. 3, а).

Після відновлення на шосту добу за ростовими показниками превалювали рослини, зернівки яких були праймовані АБК. Найвищі показники були у рослин за інкубування на  $10^{-6}$  М розчині

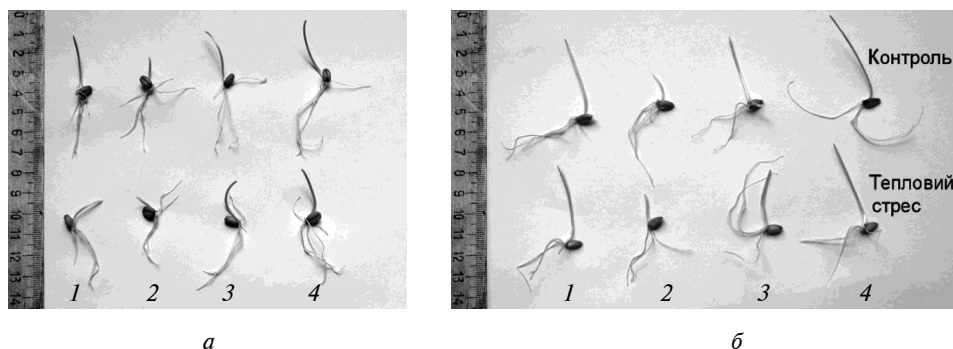


Рис. 2. Вплив короткотривалої гіпертермії (+40 °С, 2 год) на ріст тридобових проростків *Triticum aestivum* сорту Подолянка (а) та *Triticum spelta* сорту Франкенкорн (б) за інкубування на воді та розчинах АБК:

1 — вода; 2 —  $10^{-5}$  М АБК; 3 —  $10^{-6}$  М АБК; 4 —  $10^{-7}$  М АБК

АБК, що вказує на успішну реабілітацію останніх після теплового стресу (див. рис. 3, б).

Після короткотривалого теплового стресу у контрольних тридобових рослин *T. spelta* також пригнічувався ріст пагонів і коренів, їхні розміри зменшилися відповідно на 5 і 7 %. Інкубування на  $10^{-5}$  М і  $10^{-6}$  М розчинах АБК практично нівелювало дію стресора в пагонах, тоді як ріст коренів пригнічувався на 7 %. За вирощування рослин на  $10^{-7}$  М розчині АБК за дії теплового стресу розміри пагонів і коренів збільшувались відповідно на 8 і 2 % (рис. 4, а).

У період відновлення рослин *T. spelta* на шосту добу зафіксовано затримку росту за інкубування на  $10^{-5}$  М розчині АБК. За вирощування на  $10^{-6}$  М і  $10^{-7}$  М розчинах АБК ростові процеси у пагонах і коренях проростків повністю відновлювались, їх морфометричні показники перевищували контрольні (див. рис. 4, б). Отже, праймування зернівок у розчинах АБК сприяло формуванню стресостійкості

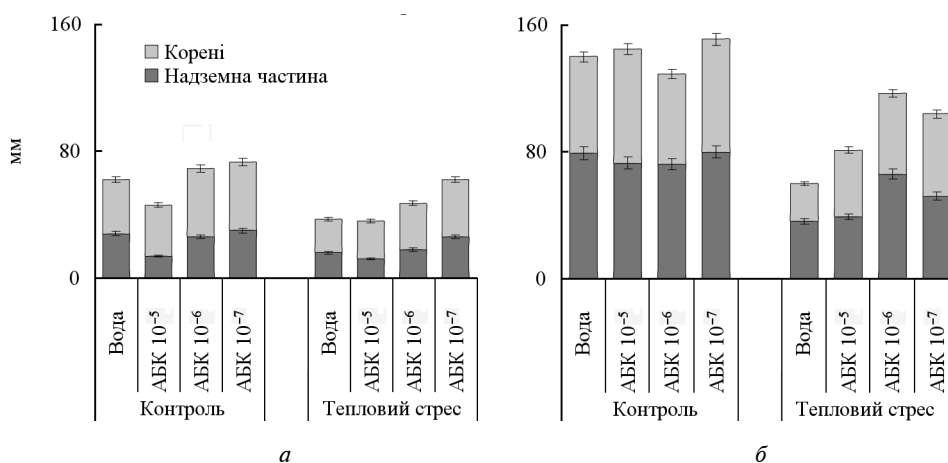


Рис. 3. Вплив короткотривалої гіпертермії (+40 °С, 2 год) на морфометричні показники проростків *Triticum aestivum* сорту Подолянка за інкубації зернівок на воді та розчинах АБК:

а — третя доба; б — шоста доба (після відновлення)

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ

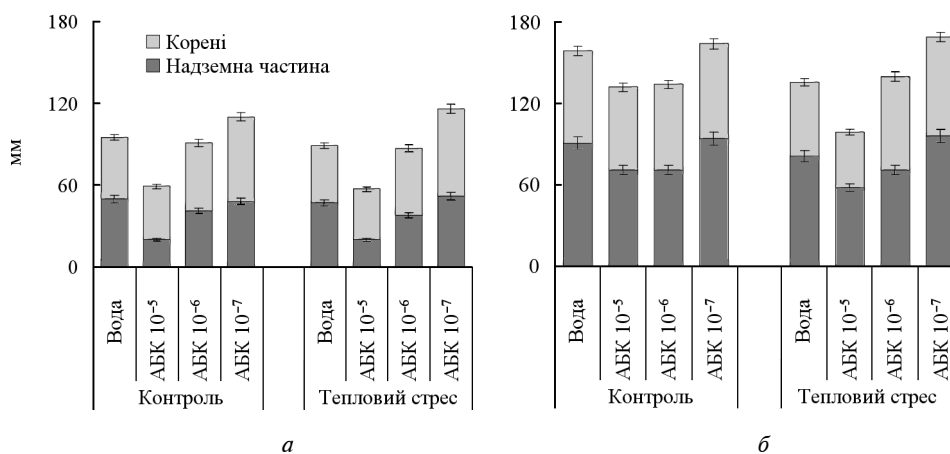


Рис. 4. Вплив короткотривалої гіпертермії (+40 °С, 2 год) на морфометричні показники проростків *Triticum spelta* сорту Франкенкорн за інкубації зернівок на воді та розчинах АБК:

*a* — третя доба; *б* — шоста доба (після відновлення)

до гіпертермії у рослин пшениці та спельти. Порівняно з озимою пшеницею проростки спельти за морфологічними показниками виявилися стійкішими.

**Другий етап дослідження: 14-та і 21-ша доби вегетації.** За контрольних умов маса коренів 14-добових рослин *T. aestivum* сорту Подільянка, зернівки яких були праймовані розчином АБК, на 13 % перевищувала показники непраймованих рослин, тоді як маса пагонів була на 11 % меншою. Короткотривала гіпертермія істотно не впливала на довжину і масу пагонів досліджених рослин. Праймування зернівок розчином АБК призвело до подовження коренів і збільшення їхньої маси у післястресових рослин відповідно на 9 і 19 %. У непраймованих рослин маса коренів зросла на 33 % унаслідок підвищення вологості, а їх довжина залишалась без змін (табл. 1). Виявлені зміни у характері накопичення коренями маси після гіпертермії, на нашу думку, можуть бути наслідком порушень механізмів надходження і транспортування води в рослинах. Архітектура кореневої системи представлена головним первинним коренем та окремими бічними й додатковими коренями. У більшості видів первинний корінь формується під час ембріогенезу, є основою кореневої системи і продукує бічні корені по всій довжині. Повідомлялось, що між розвитком кореневої системи й екологічними чинниками існує тісний зв'язок, а формування бічних коренів за стресових умов знаходиться під контролем АБК, яка локалізована переважно в ендодермі і забезпечує сигналінг при формуванні реакції на стрес [11].

За показником маси сухої речовини пагонів превалювали рослини, зернівки яких були праймовані АБК (див. табл. 1). Вміст сухої речовини є індикатором стратегії використання рослинами своїх внутрішніх ресурсів, спрямованих на досягнення компромісу між асиміляцією і ростом, з одного боку, та ефективним збереженням запасних речовин у тканинах і органах — з іншого [28, 30]. За дії теплового стресу цей показник у пагонах усіх досліджених рослин прак-

ТАБЛИЦЯ 1. Рістові показники 14-добових рослин *Triticum aestivum* сорту Поділька після дії короткотривалої гіпертермії (+40 °С, 2 год)

Частина рослини	Вода, контроль	Вода, тепловий стрес	АБК, контроль	АБК, тепловий стрес
Пагони				
висота, см	29,6±1,2	30,8±1,5	28,2±1,3	29,9±1,5
маса, мг	165,2±4,6	167,8±8,4	145,6±7,3	148,4±7,4
маса сухої речовини, мг	12,6±0,6	13,0±0,7	14,2±0,7	14,5±0,7
Корені				
довжина, см	7,8±0,4	7,9±0,4	8,1±0,4	8,8±0,5
маса, мг	47,7±2,6	63,6±3,2	54,1±2,7	64,8±3,2
маса сухої речовини, мг	17,1±0,9	14,5±0,7	16,3±0,8	13,7±0,7

тично не змінювався, тоді як у коренях помітно зменшувався. Отримані нами результати свідчать, що за стресових умов стратегія адаптації проростків пшениці спрямована на збереження запасних речовин. Отже, праймування зернівок розчином АБК індукувало ріст кореневої системи в контрольних умовах і нівелювало гальмівний ефект короткотривалої гіпертермії на подовження коренів озимої пшениці.

У контрольних варіантах за показниками висоти й маси пагонів і коренів переважали 21-добові непраймовані рослини (табл. 2). У післястресовий період усі морфометричні показники дослідних рослин поступалися контрольним. Після відновлення довжина й маса коренів контрольних рослин зменшилися відповідно на 10 і 17 %, а маса коренів праймованих рослин не змінилася (див. табл. 2).

На 21-шу добу зафіксовано зменшення маси сухої речовини коренів у контрольних рослин на 22 %, у праймованих АБК — на 27 %. Маса сухої речовини пагонів у контрольних рослин незначно зростала, у праймованих — зменшувалась. У період відновлення маса сухої речовини виразніше зменшувалась у пагонах: у контрольних рослин — на 14 %, у праймованих АБК — на 9 %. Маса сухої речовини коренів у праймованих АБК рослин зберігалася на рівні контролю (див. табл. 2).

Отже, праймування зернівок розчином АБК сприяло мінімізації впливу гіпертермії на ріст і розвиток кореневої системи в період відновлення озимої пшениці.

У контрольних умовах праймування зернівок *T. spelta* сорту Франкенкорн 10<sup>-6</sup> М розчином АБК призводило до зменшення висоти і маси пагонів 14-добових рослин і не впливало на довжину коренів, маса яких дещо зростала. Після короткотривалої гіпертермії маса пагонів і коренів праймованих рослин збільшилась на 4 %, тоді як їхні розміри не змінювались. Тепловий стрес не впливав на висоту пагонів і довжину коренів непраймованих рослин, проте їх маси зменшувались відповідно на 10 і 5 % (табл. 3).

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ

ТАБЛИЦЯ 2. Ростові показники 21-добових рослин *Triticum aestivum* сорту Подольнка у період відновлення після дії короткотривалої гіпертермії (+40 °С, 2 год)

Частина рослини	Вода, контроль	Вода, тепловий стрес	АБК, контроль	АБК, тепловий стрес
Пагони				
висота, см	44,0±2,2	42,7±2,1	43,4±2,2	39,1±2,0
маса, мг	323,5±16,2	312,2±15,6	316,4±15,8	243,9±12,2
маса сухої речовини, мг	15,7±0,8	13,5±0,7	16,1±0,8	14,6±0,7
Корені				
довжина, см	16,6±0,8	14,9±0,7	16,3±0,8	14,2±0,7
маса, мг	98,7±4,9	81,5±4,1	75,0±3,8	73,5±3,9
маса сухої речовини, мг	14,9±0,7	14,0±0,7	15,3±0,8	15,5±0,7

Після короткотривалої гіпертермії маса сухої речовини пагонів усіх досліджених 14-добових рослин спелти практично не змінювалась, маса сухої речовини коренів непраймованих рослин зростала на 9 %, праймованих — зменшувалась на 30 % (див. табл. 3). На 21-шу добу після відновлення довжина коренів і їх маса у непраймованих рослин зменшувалась відповідно на 19 і 12 %, у праймованих рослин довжина кореня зменшувалась на 13 %, маса сирої речовини — на 19, сухої — на 18 % (табл. 4).

Отже, на підставі отриманих результатів можна стверджувати, що рослини *T. spelta* сорту Франкенкорн, зернівки яких були праймовані розчином АБК, ліпше відновлювалися після короткотривалої гіпертермії.

Встановлено, що у високопродуктивних сучасних генотипів пшениці, локальних видів і диких попередників існують специфічні температурні оптимуми й окремі анатомо-морфологічні та біохімічні відмінності. З'ясувалось, що сучасні сорти пшениці порівняно з дикими мають вищу стійкість фотосинтетичного апарату, ширші діапа-

ТАБЛИЦЯ 3. Ростові показники 14-добових рослин *Triticum spelta* сорту Франкенкорн після дії короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год)

Частина рослини	Вода, контроль	Вода, тепловий стрес	АБК, контроль	АБК, тепловий стрес
Пагони				
висота, см	29,1±1,6	28,9±1,4	27,0±1,4	26,5±1,3
маса, мг	192,0±9,6	171,5±8,6	166,1±8,3	176,2±8,8
маса сухої речовини, мг	13,9±0,7	13,6±0,7	13,5±0,7	13,9±0,7
Корені				
довжина, см	12,3±0,6	12,1±0,6	12,6±0,6	12,2±0,6
маса, мг	112,6±5,6	106,5±5,3	115,0±5,8	120,1±7,0
маса сухої речовини, мг	21,8±1,1	23,7±1,2	23,5±1,2	18,0±1,4



ТАБЛИЦЯ 4. Ростові показники 21-добових рослин *Triticum spelta* сорту Франкенкорн у контролі та в період відновлення після дії короткотривалої гіпертермії (+40 °С, 2 год)

Частина рослини	Вода, контроль	Вода, відновлення	АБК, контроль	АБК, відновлення
Пагони				
висота, см	44,0±2,2	42,8±2,1	44,1±2,2	43,8±2,2
маса, мг	231,7±11,6	229,0±11,5	238,6±11,6	242,4±12,1
маса сухої речовини, мг	13,3±0,6	13,1±0,6	14,4±0,7	13,9±0,7
Корені				
довжина, см	15,4±0,8	12,5±0,6	14,9±0,8	12,9±0,6
маса, мг	146,4±7,3	128,1±6,4	163,2±8,2	132,3±6,6
маса сухої речовини, мг	15,2±0,8	14,8±0,7	21,8±1,1	17,9±1,4

зони оптимальних температур, що сприяє підвищенню продуктивності впродовж усього вегетаційного сезону [6].

Праймування насіння фітогормонами є важливим засобом для мінімізації втрат у стресових умовах [24]. У формуванні реакцій рослин на несприятливий температурний режим, посуху, засолення, забруднювачі тощо ключова роль належить АБК-сигнальному шляху [15, 31]. Швидке зростання вмісту ендогенної АБК за дії високої температури регулює продишову провідність, посилює антиоксидантний захист, сприяє стабілізації водного балансу і підвищує теплостійкість рослин [14]. АБК індукує процес накопичення HSP (heat shock proteins), які захищають структурні білки та ензими від протеолізу під час теплового стресу [14, 20]. За стресових умов зафіксовано вплив АБК на метаболізм і транспорт цукрів [10, 25]. Так, після обприскування гормоном волотей рису спостерігали експресію генів *ASR3*, *ASR5*, *ABI4*, *ONAC060*, задіяних у біосинтезі цукрів. За умов теплового стресу оброблені розчинами АБК рослини мали підвищений вміст неструктурних вуглеводів, розчинних цукрів і крохмалю [16]. Набуттю холодостійкості озимої пшениці сприяла екзогенна АБК, яка індукувала накопичення цукрів [19]. В адаптації до гіпертермії важливе значення має також міжгормональний крос-ток, під час якого АБК взаємодіє з іншими гормонами [31].

Ми виявили неспецифічні й специфічні риси в реакції рослин *T. aestivum* і *T. spelta* на короткотривалу гіпертермію за праймування зернівок екзогенною АБК. Так, за праймування зернівок пшениці і спельти  $10^{-5}$  М розчином АБК інгібувались ростові процеси. Ріст надземної частини й коренів тридобових проростків пшениці стимулювали  $10^{-6}$  і  $10^{-7}$  М розчини АБК, проростків спельти —  $10^{-7}$  М розчин АБК. АБК за стресу та в період відновлення не знімала повністю наслідків гіпертермії, але поліпшувались ростові процеси у пагонах і коренях проростків саме за таких концентрацій гормону. Істотно відрізнялись види пшениць і за накопиченням маси проростків, яка в озимої пшениці збільшувалась за інкубації на  $10^{-6}$  і  $10^{-7}$  М розчинах АБК, тоді як у спельти її накопичення гальмувалось. Розчин АБК концентрацією  $10^{-6}$  М у 14- та 21-добових проростків індукував

стійкість до гіпертермії. Були витривалішими і ліпше відновлювались рослини *T. spelta* сорту Франкенкорн.

Отримані результати дають підставу розглядати можливість застосування екзогенної АБК для праймування зернівок з метою підвищення їхньої стресостійкості.

Публікація містить результати досліджень, проведених у рамках проекту, що фінансується Національною академією наук України № III-82-17.463 «Гормональна регуляція росту і розвитку злакових рослин за дії негативних кліматичних факторів» (2019—2023 рр.).

#### ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Войтенко Л.В., Косаківська І.В. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту*. 2016. **1** (37). С. 27—41.
2. Косаківська І.В. Екологічний напрямок у фізіології рослин: досягнення і перспективи. *Фізіологія і біохімія культ. растений*. 2007. **39**, № 4. С. 279—290.
3. Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В. Вплив модельованої ґрунтової посухи на ростові характеристики споріднених видів пшениць *Triticum aestivum* L. та *Triticum spelta* L. *Фізіологія растений и генетика*. 2018. **50**, № 3. С. 241—252.
4. Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В. Вплив екзогенної абсцизової кислоти на проростання зернівок і морфометричні показники проростків споріднених видів пшениць *Triticum aestivum* L. та *Triticum spelta* L. *Фізіологія растений и генетика*. 2019. **51**, №1. С. 55—66.
5. Babenko L.M., Hospodarenko H.M., Rozhkov R.V., Pariy Ya.F., Pariy M.F., Babenko A.V., Kosakivska I.V. *Triticum spelta* L.: origin, biological characteristics and perspectives of use in breeding and agriculture. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2018. **8** (2). P. 250—257. <https://doi.org/10.15421/021837>
6. Brestic M., Zivcak M., Hauptvoege P., Misheva S., Kocheva K., Yang X., Li X., Allakhverdiev S.I. Wheat plant selection for high yields entailed improvement of leaf anatomical and biochemical traits including tolerance to non-optimal temperature conditions. *Photosynthesis Research*. 2018. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0486-z>
7. Bucker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Genet. Mol. Biol.* 2017. **40**. P. 373—386.
8. Cutler S.R., Rodriguez P.L., Finkelstein R.R., Abrams S.R. Abscisic acid: Emergence of a core signaling network. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. **61**. P. 651—679.
9. Deak K.I., Malamy J. Osmotic regulation of root system architecture. *Plant J.* 2005. **43**. P. 17—28.
10. Dominguez P.G., Frankel N., Mazuch J., Balbo I., Iusem N., Fernie A.R., Carrari F. ASR1 mediates glucose-hormone cross talk by affecting sugar trafficking in tobacco plants. *Plant Physiol.* 2013. **161**. P. 1486—1500.
11. Duan L., Dietrich D., Ng C. H., Chan P.M.Y., Bhalerao R., Bennett M.J., Dinnenya J.R. Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell*. 2013. **25**. P. 324—341. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.107227>
12. Ehlert C., Maurel C., Tardieu F., Simonneau T. Aquaporin-mediated reduction in maize root hydraulic conductivity impacts cell turgor and leaf elongation even without changing transpiration. *Plant Physiol.* 2009. **150**. P. 1093—1104.
13. Geiger D., Maierhofer T., Al-Rasheid K.A., Scherzer S., Mumm P., Liese A., Ache P., Wellmann C., Marten I., Grill E., Romeis T., Hedrich R. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. *Sci. Signal.* 2011. **4**. ra32. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2001346>
14. Hu X., Liu R., Li Y., Wang W., Tai F., Xue R., Li C. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regul.* 2010. **60**. P. 225—235.

15. Islam M. R., Baohua F., Tingting C., Longxing T., Guanfu F. Role of Abscisic Acid in Thermal Acclimation of Plants. *J. Plant Biol.* 2018a. **61**. P. 255–264. <https://doi.org/10.1007/s12374-017-0429-9>
16. Islam M.R., Feng B., Chen T., Fu W., Zhang C., Tao L., Fu G. Abscisic acid prevents pollen abortion under high temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets. *Physiol. Plantarum.* 2018b. <https://doi.org/10.1111/ppl.12759>
17. Kim T.H., Bohmer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J.I. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> Signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. **61**. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112226>
18. Kim T.H. Plant Stress Surveillance Monitored by ABA and Disease Signaling Interactions. *Mol. Cells.* 2012. **33**. P. 1–7. <https://doi.org/10.1007/s10059-012-2299-9>
19. Liu L.J., Cang J., Yu J., Wang X., Huang R., Wang J., Lu B.W. Effects of exogenous abscisic acid on carbohydrate metabolism and the expression levels of correlative key enzymes in winter wheat under low temperature. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 2013. **77**. P. 516–525.
20. Li H., Liu S.S., Yi C.Y., Wang F., Zhou J., Xia X.J., Shi K., Zhou Y.H., Yu J.Q. Hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced HSP70 accumulation and heat tolerance in grafted cucumber plants. *Plant Cell Environ.* 2014. **37**. P. 2768–2780.
21. Maurel C., Boursiac Y., Luu D.T., Santoni V., Shahzad Z., Verdoucq L. Aquaporins in plants. *Physiol. Rev.* 2015. **95**. P. 1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
22. Matsuoka Y., Nasuda S. Durum wheat as a candidate for the unknown female progenitor of bread wheat: an empirical study with a highly fertile F1 hybrid with *Aegilops tauschii* Coss. *Theor. Appl. Genet.* 2004. **109**. P. 1710–1717.
23. McAdam S.A., Brodribb T.J., Ross J.J. Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ.* 2016. **39**. P. 652–659. <https://doi.org/10.1111/pce.12669>
24. Muhei S.H. Seed Priming with Phytohormones to Improve Germination Under Dormant and Abiotic Stress Conditions. *Adv. Crop Sci. Technol.* 2018. **6**. P. 403. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
25. Rook F., Hadingham S.A., Li Y., Bevan M.W. Sugar and ABA response pathways and the control of gene expression. *Plant Cell Environ.* 2006. **29**. P. 426–434.
26. Saab I.N., Sharp R.E., Pritchard J., Voetberg G.S. Increased endogenous abscisic acid maintains, primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol.* 1990. **93**. P. 1329–1336.
27. Ummenhofer C.C., Meehl G.A. Extreme weather and climate events with ecological relevance. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2017. **372**. P. 1–12. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0135>
28. Vaieretti M.V., Di'az S., Vile D., Garnier E. Two Measurement Methods of Leaf Dry Matter Content Produce Similar Results in a Broad Range of Species. *Annals of Botany.* 2007. **99**. P. 955–958. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm022>
29. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar Vivek, Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant Sci.* 2017. **8**. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
30. Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist.* 1999. **143**. P. 155–162.
31. Zhu J.-K. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell.* 2016. **167**. P. 313–324. <https://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>

Отримано 18.06.2019

#### REFERENCES

1. Voytenko, L.V. & Kosakivska, I.V. (2016). Polyfunctional phytohormone abscisic acid. *Visnyk Kharkiv. natsion. ahr. un-tu*, 1, No. 37, pp. 27-41 [in Ukrainian].
2. Kosakivska, I.V. (2007). Environmental Direction in Plant Physiology: Achievements and Prospects. *Fiziologiya i biokhimiya kult. rastenii*, 39, No. 4, pp. 279-290 [in Ukrainian].

3. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A. & Voytenko, L.V. (2018). Drought stress effects on growth characteristics of two relative weats *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. Fiziol. rast. genet., 50, No. 3, pp. 241-252 [in Ukrainian].
4. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A. & Voytenko, L.V. (2019). Effects of exogenous abscisic acid on seed germination and morphological characteristics of two related wheats *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. Fiziol. rast. genet., 51, No. 1, pp. 55-66 [in Ukrainian].
5. Babenko, L.M., Hospodarenko, H.M., Rozhkov, R.V., Pariy, Ya.F., Pariy, M.F., Babenko, A.V. & Kosakivska, I.V. (2018). *Triticum spelta* L.: origin, biological characteristics and perspectives of use in breeding and agriculture. Regulatory Mechanisms in Biosystems, 8, No. 2, pp. 250-257 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15421/021837>
6. Brestic, M., Zivcak, M., Hauptvoege, P., Misheva, S., Kocheva, K., Yang, X., Li, X. & Allakhverdiev, S.I. (2018). Wheat plant selection for high yields entailed improvement of leaf anatomical and biochemical traits including tolerance to non-optimal temperature conditions. Photosynthesis Research, 136, No. 2, pp. 245-255.
7. Bucker-Neto, L., Paiva, A.L.S., Machado, R.D., Arenhart, R.A. & Margis-Pinheiro, M. (2017). Interactions between plant hormones and heavy metals responses. Genet. Mol. Biol., 40, pp. 373-386.
8. Cutler, S.R., Rodriguez, P.L., Finkelstein, R.R. & Abrams, S.R. (2010). Abscisic acid: Emergence of a core signaling network. Annu. Rev. Plant Biol., 61, pp. 651-679.
9. Deak, K.I. & Malamy, J. (2005). Osmotic regulation of root system architecture. Plant J., 43, pp. 17-28.
10. Dominguez, P.G., Frankel, N., Mazuch, J., Balbo, I., Iusem, N., Fernie, A.R. & Carrari, F. (2013). ASR1 mediates glucose-hormone cross talk by affecting sugar trafficking in tobacco plants. Plant Physiol., 161, pp. 1486-1500.
11. Duan, L., Dietrich, D., Ng, C.H., Chan, P.M.Y., Bhalerao, R., Bennett, M.J. & Dinnenya, J.R. (2013). Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings. Plant Cell, 25, pp. 324-341. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0486-z>
12. Ehlerdt, C., Maurel, C., Tardieu, F. & Simonneau, T. (2009). Aquaporin-mediated reduction in maize root hydraulic conductivity impacts cell turgor and leaf elongation even without changing transpiration. Plant Physiol., 150, pp. 1093-1104.
13. Geiger, D., Maierhofer, T., Al-Rasheid, K.A., Scherzer, S., Mumm, P., Liese, A., Ache, P., Wellmann, C., Marten, I., Grill, E., Romeis, T. & Hedrich, R. (2011). Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. Sci. Signal., 4 (173), ra32-ra32. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2001346>
14. Hu, X., Liu, R., Li, Y., Wang, W., Tai, F., Xue, R. & Li, C. (2010). Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. Plant Growth Regul., 60, pp. 225-235.
15. Islam, M.R., Baohua, F., Tingting, C., Longxing, T. & Guanfu, F. (2018a). Role of Abscisic Acid in Thermal Acclimation of Plants. J. Plant Biol., 61, pp. 255-264. <https://doi.org/10.1007/s12374-017-0429-9>
16. Islam, M.R., Feng, B., Chen, T., Fu, W., Zhang, C., Tao, L. & Fu, G. (2018b) Abscisic acid prevents pollen abortion under high temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets. Physiol. Plantarum, 165, No. 3, pp. 644-663. <https://doi.org/10.1111/ppl.12759>
17. Kim, T.H., Bohmer, M., Hu, H., Nishimura, N. & Schroeder, J.I. (2010). Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO<sub>2</sub>, and Ca<sup>2+</sup> Signaling. Annu. Rev. Plant Biol., 61, pp. 561-591. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112226>
18. Kim, T.H. (2012). Plant Stress Surveillance Monitored by ABA and Disease Signaling Interactions. Mol. Cells, 33, pp. 1-7. <https://doi.org/10.1007/s10059-012-2299-9>
19. Liu, L.J., Cang, J., Yu, J., Wang, X., Huang, R., Wang, J. & Lu, B.W. (2013.). Effects of exogenous abscisic acid on carbohydrate metabolism and the expression levels of correlative key enzymes in winter wheat under low temperature. Biosci. Biotechnol. Biochem., 77, pp. 516-525.

20. Li, H., Liu, S.S., Yi, C.Y., Wang, F., Zhou, J., Xia, X.J., Shi, K., Zhou, Y.H. & Yu, J.Q. (2014). Hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced HSP70 accumulation and heat tolerance in grafted cucumber plants. *Plant Cell Environ.*, 37, pp. 2768-2780.
21. Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.T., Santoni, V., Shahzad, Z. & Verdoucq, L. (2015). Aquaporins in plants. *Physiol. Rev.*, 95, pp. 1321-1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
22. Matsuoka, Y. & Nasuda, S. (2004). Durum wheat as a candidate for the unknown female progenitor of bread wheat: an empirical study with a highly fertile F1 hybrid with *Aegilops tauschii* Coss. *Theor. Appl. Genet.*, 109, pp. 1710-1717.
23. McAdam, S.A., Brodribb, T.J. & Ross, J.J. (2016). Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ.*, 39, pp. 652-659. <https://doi.org/10.1111/pce.12669>
24. Muhei, S.H. (2018). Seed Priming with Phytohormones to Improve Germination Under Dormant and Abiotic Stress Conditions. *Adv. Crop Sci. Technol.*, 6, is. 6. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
25. Rook, F., Hadingham, S.A., Li, Y. & Bevan, M.W. (2006). Sugar and ABA response pathways and the control of gene expression. *Plant Cell Environ.*, 29, pp. 426-434.
26. Saab, I.N., Sharp, R.E., Pritchard, J. & Voetberg, G.S. (1990). Increased endogenous abscisic acid maintains, primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol.*, 93, pp. 1329-1336.
27. Ummenhofer, C.C. & Meehl, G.A. (2017). Extreme weather and climate events with ecological relevance. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 372, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0135>
28. Vaieretti, M.V., Di'az, S., Vile, D. & Garnier, E. (2007). Two Measurement Methods of Leaf Dry Matter Content Produce Similar Results in a Broad Range of Species. *Annals of Botany*, 99, pp. 955-958. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm022>
29. Vishwakarma, K., Upadhyay, N., Kumar, N., Yadav, G., Singh, J., Mishra, R., Kumar, Vivek, Verma, R., Upadhyay, R.G., Pandey, M. & Sharma, S. (2017). Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant Sci.*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
30. Wilson, P.J., Thompson, K. & Hodgson, J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist.*, 143, pp. 155-162.
31. Zhu, J.-K. (2016). Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell*, 167, pp. 313-324. <https://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>

Received 18.05.2019

#### ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННОЙ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ И СПЕЛЬТЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ ГИПЕРТЕРМИИ

И.В. Косаковская, В.А. Васюк, Л.В. Войтенко

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Киев  
e-mail: irynakosakivska@gmail.com

В лабораторных условиях исследовано влияние кратковременного теплового стресса (+40 °C 2 ч) на ростовые характеристики 3- и 14-суточных растений *Triticum aestivum* L. и *Triticum spelta* L., зерновки которых были праймированы растворами абсцизовой кислоты (АБК). В начале развития тормозящий эффект высокой температуры на рост 3-суточных проростков озимой пшеницы сорта Подольянка, праймированных 10<sup>-7</sup> М раствором АБК, оказался менее выраженным, чем у непраймированных растений. На шестые сутки вегетации при переходе от гетеротрофного к автотрофному питанию наивысшие ростовые показатели зафиксированы у растений, праймированных 10<sup>-6</sup> М раствором АБК. Длина первичного корня и побегов 3-суточных растений спельты сорта Франкенкорн, праймированных 10<sup>-7</sup> М раствором АБК, после гипертермии увеличилась соответственно на 8 и 2 %. На шестые сутки морфометрические показатели побегов и корней праймированных растений превысили контрольные. У 14-су-

точных растений озимой пшеницы, зерновки которых были праймированы раствором АБК, после кратковременной гипертермии зафиксировано увеличение длины и массы корней соответственно на 9 и 19 %. Масса побегов после теплового стресса практически не изменилась, тогда как корней заметно уменьшилась. В период восстановления на 21-е сутки масса сухого вещества контрольных растений уменьшилась на 14 %, а праймированных — на 9 %. Праймирование раствором АБК индуцировало рост корневой системы во время восстановления. После гипертермии масса побегов и корней у праймированных раствором АБК 14-суточных растений спелты увеличилась на 4 %, тогда как у непраймированных — уменьшилась соответственно на 10 и 5 %. На 21-е сутки зафиксировано уменьшение длины и массы корней у непраймированных растений соответственно на 19 и 12 %, а у праймированных растений длина корня уменьшилась на 13 %, масса сырого вещества — на 19, сухого — на 18 %. Полученные результаты свидетельствуют, что праймирование раствором АБК повышает устойчивость к высокой температуре 3- и 14-суточных растений озимой пшеницы и спелты. Были более выносливыми и лучше восстанавливались растения *T. spelta* сорта Франкенкорн. Обсуждена возможность праймирования зерновок экзогенной АБК с целью повышения стрессоустойчивости злаков.

*Ключевые слова:* *Triticum aestivum*, *Triticum spelta*, абсцизовая кислота, температурный стресс, морфометрия, устойчивость.

EFFECT OF EXOGENOUS ABSCISIC ACID ON MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF WINTER WHEAT AND SPELT UNDER HYPERTHERMIA

*I.V. Kosakivska, V.A. Vasyuk, L.V. Voytenko*

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine  
e-mail: irynakosakivska@gmail.com

The effect of short-term heat stress (+40 °C, 2 h) on the growth characteristics of 3- and 14-day-old *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. plants, the grains of which have been primed with solutions of abscisic acid (ABA), was investigated in laboratory conditions. At the beginning of development, the inhibitory effect of high temperature on the growth of 3-day-old seedlings of winter wheat cv. Podolyanka, primed with 10<sup>-7</sup> M solution of ABA, was less pronounced than in non-primed plants. On the sixth day, when passing from heterotrophic to autotrophic feeding, the highest growth indices were recorded in plants primed with 10<sup>-6</sup> M ABA. The length of the roots and shoots of 3-day spelt cv. Frankenkorn primed with 10<sup>-7</sup> M ABA after hyperthermia increased by 8 and 2 %, respectively. On the sixth day, the morphological characteristics of shoots and roots of primed plants exceeded the control. In 14-day-old winter wheat plants, which were primed with ABA, after short-term hyperthermia, an increase in the length and mass of the roots was recorded by 9 and 19 %, respectively. Dry shoots mass after heat stress remained almost unchanged, and in the roots it decreased significantly. During the recovery period on 21 day, the dry mass of the control plants decreased by 14 %, and that of the primed plants by 9 %. The ABA priming induced root growth during recovery. After hyperthermia, the mass of shoots and roots of 14-day old primed spelt plants increased by 4 %, while that of non-primed ones decreased by 10 and 5 %, respectively. After recovery, the reduction in the length and mass of roots of unprimed plants was 19 and 12 %, respectively whereas in primed plants, the root length decreased by 13 %, fresh mass by 19, and dry mass by 18 %. The results showed that priming with ABA increased resistance to high temperature of 3- and 14-day plants of winter wheat and spelt. *T. spelta* was more stress resistant and recovered better. The possibility of exogenous ABA using to increase the stress resistance of cereals is discussed.

*Key words:* *Triticum aestivum*, *Triticum spelta*, abscisic acid, temperature stress, morphometry, resistance.