



ВЛИЯНИЕ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА СОДЕРЖАНИЕ PIP2 АКВАПОРИНОВ И ГИДРАВЛИЧЕСКУЮ ПРОВОДИМОСТЬ В ЛИСТЯХ ЯЧМЕНЯ

*Шарипова Г.В., Иванов Р.С., Кудоярова Г.Р.

Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Россия, Уфа, пр. Октября, 69, 450054, *E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

Резюме

Водные каналы аквапорины играют важную роль в регуляции потока воды по растению. Показано влияние гормона абсцизовой кислоты (АБК) на активность аквапоринов, однако сведения о действии этого гормона на водные каналы листа противоречивы. В данной работе изучено влияние АБК на транспирацию, водный потенциал и гидравлическую проводимость отделенного от корней побега, а также на уровень PIP2 аквапоринов в листе растений ячменя сорта Прерия. Показано, что АБК снижает транспирацию, но повышает водный потенциал и гидравлическую проводимость, что связано с повышением под влиянием этого гормона уровня аквапоринов PIP2;1 и PIP2;2.

Ключевые слова: ячмень; АБК; аквапорины; гидравлическая проводимость; иммунолокализация

Цитирование: Шарипова Г.В., Иванов Р.С., Кудоярова Г.Р. Влияние абсцизовой кислоты на содержание PIP2 аквапоринов и гидравлическую проводимость в листьях ячменя // Биомика. 2019. Т.11(4). С. 394-401.

DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-31

© Автор(ы)

THE INFLUENCE OF ABSCISIC ACID ON THE CONTENT OF PIP2 AQUAPORINS AND HYDRAULIC CONDUCTIVITY IN THE BARLEY LEAVES

*Sharipova G.V., Ivanov R.S., Kudoyarova G.R.

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS,
Russia, 450054, Ufa, Prospekt Oktyabrya, 69, *E-mail: g.v.sharipova@mail.ru

Resume

Water channels aquaporins play an important role in regulating the flow of water through the plant. The effect of the abscisic acid hormone (ABA) on the activity of aquaporins was shown; however, information about the effect of this hormone on the water channels of the leaf is contradictory. In this paper, we report the effect of ABA on transpiration, water potential, and hydraulic conductivity of the shoot separated from the roots, as well as on the level of PIP2 aquaporins in the leaf of barley plants of the variety Preria. It was shown that ABA reduces transpiration, but increases water potential and hydraulic conductivity, which is associated with an increase in the level of aquaporins PIP2;1 and PIP2;2 under the influence of this hormone.

Key words: barley; abscisic acid; aquaporins; hydraulic conductivity; immunolocalization

Citation: Sharipova G.V., Ivanov R.S., Kudoyarova G.R. The influence of abscisic acid on the content of PIP2 aquaporins and hydraulic conductivity in the barley leaves. *Biomics*. 2019. V.11(4). P. 394-401. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2019-31

© The Author(s)

Введение

Изменение гидравлической проводимости тканей играет важную роль в регуляции скорости потока воды по растению и адаптации к условиям обитания. Ранее было показано, что растения пшеницы способны быстро и в широком диапазоне изменять гидравлическую проводимость корней. Так, оказалось, что при удалении четырех из пяти зародышевых корней гидравлическая проводимость оставшегося корня может возрастать в 5 раз, полностью компенсируя уменьшение объема проводящей системы корня [Vysotskaya et al., 2003]. Такая вариабильность гидравлической проводимости важна для адаптации растений к повышению транспирации при возрастании температуры воздуха [Фархутдинов и др. (Farkhutdinov et al.), 2003] или уровня освещения [Тимергалина и др. (Timergalina et al.), 2007]. Она обеспечивает увеличение притока воды из корней, компенсирующего возросшие транспирационные потери, и предотвращает падение водного потенциала. Сравнение реакции на повышение температуры у растений дефицитного по абсцизовой кислоте (АБК) мутанта и его исходного генотипа выявило участие этого гормона в регуляции гидравлической проводимости [Кудоярова и др. (Kudoyarova et al.), 2014]. Значение АБК проявлялось в потере способности к компенсаторному повышению гидравлической проводимости у мутанта ячменя, не способного к быстрому накоплению АБК. Изменение гидравлической проводимости под влиянием этого гормона было описано давно [Ludewig et al., 1988], но механизм его действия стал понятен после открытия у растений водных каналов аквапоринов, на активность которых АБК оказывает влияние [Maurel et al., 2008]. Значение аквапоринов в регуляции потока воды по растению было показано в экспериментах, выявивших повышение экспрессии кодирующих их генов в дневное время, когда скорость транспирационного потока возрастает [Clarkson et al., 2000]. Важная роль аквапоринов в регуляции потока воды была также выявлена в экспериментах, которые показали, что растения, обработанные ингибиторами аквапоринов, теряли способность к поддержанию водного потенциала при повышении температуры воздуха [Kudoyarova et al., 2011]. Было также продемонстрировано, что повышение активности аквапоринов в корнях в этих условиях обусловлено накоплением АБК [Veselov et al., 2018], способной повышать уровень белков водных каналов в плазмалемме корней [Sharipova et al., 2016]. Вместе с тем, сведения о влиянии АБК на активность аквапоринов и гидравлическую проводимость неоднозначны, и в листьях было выявлено снижение гидравлической проводимости под влиянием АБК [Coupel-Ledru et al., 2017]. Ранее нами было показано, что засоление вызывает снижение скорости транспирации у растений ячменя, а

иммуногистохимическая локализация выявила параллельное снижение уровня аквапоринов в области клеток обкладки проводящих пучков и накопление АБК во всех клетках листа [Veselov et al., 2019]. Казалось бы, эти результаты соответствовали данным о снижении активности аквапоринов в листе под влиянием АБК [Coupel-Ledru et al., 2017]. Однако различия в локализации аквапоринов и гормона свидетельствовали против предположения о непосредственном влиянии АБК на уровень аквапоринов. Была сформулирована альтернативная гипотеза о том, что накопление АБК при засолении является не причиной, а следствием снижения уровня аквапоринов, поскольку известно, что падение оводненности тканей как результат снижения гидравлической проводимости индуцирует синтез АБК [Zabada, 1974]. Для того чтобы понять, является ли накопление АБК стимулом или результатом снижения уровня аквапоринов, мы изучили влияние экзогенной АБК на гидравлическую проводимость побегов и содержание аквапоринов в плазмалемме листа.

Материалы и методы

Выращивание растений

Семена ячменя (*Hordeum vulgare* L., сорт Михайловский и Прерия) перед проращиванием дезинфицировали в 2% растворе гипохлорита натрия в течение 10 мин и стратифицировали, выдерживая при температуре 4°C в течение двух суток на водопроводной воде и затем еще двое суток при комнатной температуре. Во всех экспериментах на четвертые сутки растения переносили на среду 10% Хогланда-Арнона (Х-А) и выращивали на плотиках (связанные вместе полые запаянные стеклянные трубки) при температуре 27±3°C и 16-ти часовой продолжительностью светового дня.

Измерение ксилемного экссудата

Для сбора ксилемного экссудата проростки ячменя, которые 40 минут находились на 10% среде Х-А (контроль) и 10% среде Х-А, содержащей 100 мМ NaCl (засоление), срезали под водой, а побеги снова соединяли с корнями с помощью тонких силиконовых трубок. Ксилемный экссудат собирали в течение 15 минут, и определяли его осмотический потенциал по точке замерзания с помощью осмометра ("Camlab Ltd.", Великобритания).

Реакция сортов на добавление АБК в питательный раствор

На 7-е сутки после начала проращивания половину растений переносили в стаканчики с 10% раствором Х-А (контроль), вторую часть растений переносили на 10% р-р Х-А с добавлением АБК (3 мг/л). Транспирацию оценивали гравиметрически в течение 40 минут - по потере веса стаканчиком со 100 мл питательного раствора и десятью проростками.

Стаканчики закрывали алюминиевой фольгой с отверстием для проростков для предотвращения испарения воды с поверхности питательного раствора. Вес стаканчиков определяли каждые 10 минут и по разнице в весе судили об интенсивности транспирации.

Реакция срезанных побегов на добавление хлорида натрия и АБК

Часть растений помещали на 10% среду X-A, другую часть растений - на 10% X-A с добавлением 100 mM NaCl. И выдерживали в течение 40 минут. Листья контрольных растений, выращенных на 10% среде X-A, срезали в растворе, имитирующем осмотический потенциал ксилемного экссудата (250% XA) и в нем же оставляли. Кроме того в часть стаканчиков со срезанными листьями к 250% X-A добавляли 3мг/л АБК. Листья же растений, которые вырастили на питательном растворе с добавлением 100 mM хлорида натрия, срезали и оставляли в растворе, имитирующем осмотический потенциал ксилемного экссудата этих растений, который соответствует 250% X-A с конечной концентрацией 20 mM NaCl. В течение 20 минут после помещения листьев в эти растворы измеряли транспирацию как описано выше. Спустя 20 мин после срезания, часть высечек средней зоны листа помещали в датчики психрометра (PSYPRO, "Wescor", США) для измерения водного потенциала, а часть высечек помещали в раствор 4% карбодиимида (Sigma, Япония) для фиксации аквапоринов.

Гидравлическую проводимость листа (L) по аналогии с законом Ома рассчитывали по формуле: $L = T/(\Psi_s - \Psi_l)$, где T – транспирация ($\text{мгH}_2\text{O} \cdot \text{растение}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), Ψ_s – водный потенциал питательного раствора (определяли с помощью осмометра) и Ψ_l – водный потенциал листа (определяли с помощью психрометра) (модификация метода [Bunce, Ziska, 1998]).

Иммуногистохимическая локализация аквапоринов

Высечки листьев ячменя (0,3-0,5 мм) фиксировали, как сказано выше, в 4% растворе N-(3-диметиламинопропил)-N-этилкарбодиимид гидрохлорида (Sigma-Aldrich, Япония). Дегидратацию образцов проводили в серии разведений этанола (30%, 50%, 70%, 80%, 96%). Затем их заключали в гидрофильную метакрилатную смолу JB-4 (Electron Microscopy Sciences, США). Гистологические срезы толщиной 1.5 мкм готовили с помощью ротационного микротомы (HM 325, "MICROM Laborgerate", Германия). Иммунолокализацию осуществляли, как описано ранее [Веселов и др. (Veselov et al.), 1999]. Срезы обрабатывали в течение 30 мин 0.1 М ФБ (pH 7.3), содержащим 0.2% желатина и 0.05% Твина-20 (ФЖТ). Далее на срезы наносили по 20 мкл сыворотки кролика, содержавшей антитела против

аквапоринов, разведенной в ФЖТ в соотношении 1:50. Срезы прикрывали полосками парафильма и инкубировали во влажной камере при комнатной температуре в течение 2 ч. После инкубации срезы промывали трижды по 10 минут 0.1 М ФБ, содержащим Твин-20 в конечной концентрации 0.05% (ФТ). Затем на каждый срез помещали 20 мкл меченных коллоидным золотом иммуноглобулинов козы против антител кролика ("Aurion", Голландия), разведенных в ФЖТ в соотношении 1:30. Срезы покрывали кусочками парафильма и инкубировали в течение 1 часа во влажной камере при комнатной температуре. Затем их промывали три раза по 10 минут в ФТ и ополаскивали дистиллированной водой. После высушивания срезы в течение 20 минут обрабатывали препаратом серебра для усиления окрашивания в соответствии с рекомендацией производителя ("Aurion", Голландия). В качестве контроля специфичности окрашивания служили образцы тканей, обработанные неиммунной сывороткой кролика (не содержащей антител к аквапоринам). Препараты анализировали с помощью светового микроскопа Axio Imager.A1 ("Carl Zeiss", Германия), оборудованного цифровой камерой AxioCam MRc5 ("Carl Zeiss"). Сыворотки, содержащие антитела к аквапоринам семейства HvPIP2 были любезно предоставлены Maki Katsuhara (Group of Molecular and Functional Plant Biology, Institute of Plant Science and Resources, Okayama University, 20-1, Chuo-2-chome, Kurashiki, Okayama, 710-0046 Japan).

Было проведено 3 независимых эксперимента по 3-4 биологических повтора в каждом. На гистограммах представлены средние значения со стандартными ошибками (SE). Для расчетов использовались стандартные пакеты программы Excel.

Работа выполнена на оборудовании ЦКП «Агидель».

Результаты и их обсуждение

На первом этапе нашей работы важно было выбрать сорт ячменя для проведения дальнейших исследований. В предварительных опытах были использованы сорта Прерия и Михайловский [Веселов и др., 2019]. В качестве критерия для выбора сорта, была использована транспирационная реакция растений этих сортов на введение в раствор экзогенной АБК. Выбор этого критерия продиктован тем, что способность АБК закрывать устьица является ее наиболее известным свойством [Davies et al., 2005]. Как видно на рис. 1, сорт Прерия отличался более заметной реакцией на АБК, и поэтому этот сорт был выбран для дальнейшей работы.

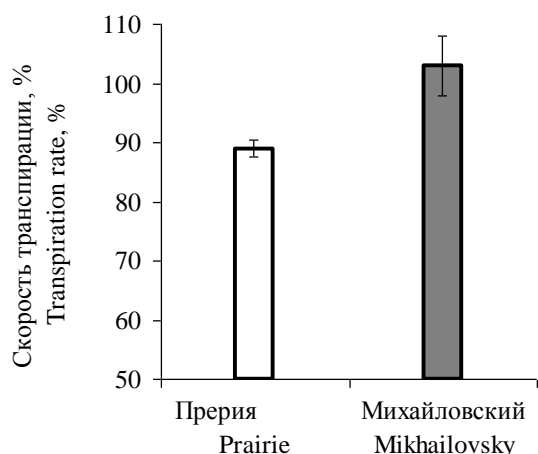


Рис. 1. Влияние АБК (3 мг/л) на интенсивность транспирации растений ячменя сортов Прерия и Михайловский (среднее значение измерений в течении 40 минут экспозиции), выраженная в процентах от контрольных значений.

Fig. 1. The effect of ABA (3 mg / l) on the average intensity of transpiration (measured during 40 min) of barley plants of the varieties Prairie and Mikhailovsky, expressed as a percentage of control values.

Поскольку нас интересовало влияние АБК непосредственно на гидравлическую проводимость листа, а не целого растения, эксперименты проводили с отделенными от корней побегами. Это позволяло исключить из рассмотрения влияние АБК на гидравлическую проводимость корней. В связи с тем, что одной из задач нашего исследования было сравнение реакции растений на экзогенную АБК и засоление, мы изучили влияние на срезанные побеги добавления в раствор хлорида натрия и АБК. При расчете гидравлической проводимости важно было выбрать концентрацию осмотически активных веществ, адекватно имитирующих их уровень в ксилеме растений (особенно в случае экспозиции на фоне засоления). Оценка осмотического потенциала ксилемного сока растений показала, что он составил -0,16 и -0,2 МПа в контроле и на фоне засоления соответственно. Этот уровень осмотического потенциала ксилемного сока мы имитировали, размещая срезанные побеги в 250% X-A для контроля и в 250 % X-A и 20мМ NaCl (конечная концентрация) для засоления.

Таблица 1.

Влияние хлорида натрия (100 мМ) и АБК (3 мг/л) на скорость транспирации, водный потенциал листа и гидравлическую проводимость (через 20 минут после начала воздействия)
Table 1. Effect of NaCl (100 mM) and ABA (3 mg/L) on the transpiration rate, leaf water potential and hydraulic conductivity (20 minutes after the start of exposure)

	Скорость транспирации (мг H ₂ O*растение ⁻¹ *ч ⁻¹) Transpiration rate (mg H ₂ O*plant ⁻¹ *h ⁻¹)	Водный потенциал листа (МПа) Leaf water potential (MPa)	Гидравлическая проводимость (растение ⁻¹ *ч ⁻¹ *МПа) Hydraulic conductivity (plant ⁻¹ *h ⁻¹ *MPa)
Контроль Control	40.2	-0.78	65
+ АБК + АВА	15.4	-0.3	116
+ NaCl	8.8	-0.42	40

Результаты оценки влияния засоления и АБК на транспирацию и другие показатели у срезанных побегов приведены в табл. 1, из которой видно, что как АБК, так и засоление снижали транспирацию, в чем проявлялось сходство их действия. В количественном плане влияние засоления было сильнее выражено: на его фоне транспирация снижалась в 4 раза, в то время как на фоне АБК - лишь в 2,5 раза. Снижение транспирации очевидно было следствием закрытия устьиц. Водный потенциал в контроле был довольно низким, что вероятно было обусловлено отделением побегов от корней. Как АБК, так и засоление приводили к повышению водного потенциала листа по сравнению с контролем (по-видимому, за счет закрытия устьиц). В результате движущая сила потока воды в побег (разница между водным потенциалом листа и питательного раствора) была на фоне АБК в 6 раз ниже,

чем в контроле. При этом, как указывалось выше, транспирационный поток снизился под влиянием АБК только в 2,5 раза, что указывает на увеличение гидравлической проводимости листа. Результаты ее расчета приведены в таблице, из которой, видно, что АБК действительно увеличивала гидравлическую проводимость побега. В случае засоления транспирация снизилась по сравнению с контролем в большей степени (в 4 раза), чем увеличился водный потенциал. В результате расчеты показали снижение гидравлической проводимости корней по сравнению с побегом. Таким образом, хотя мы обнаружили сходство во влиянии АБК и NaCl на транспирацию, их влияние на гидравлическую проводимость было противоположным, и если АБК увеличивала гидравлическую проводимость, то засоление ее снижало.

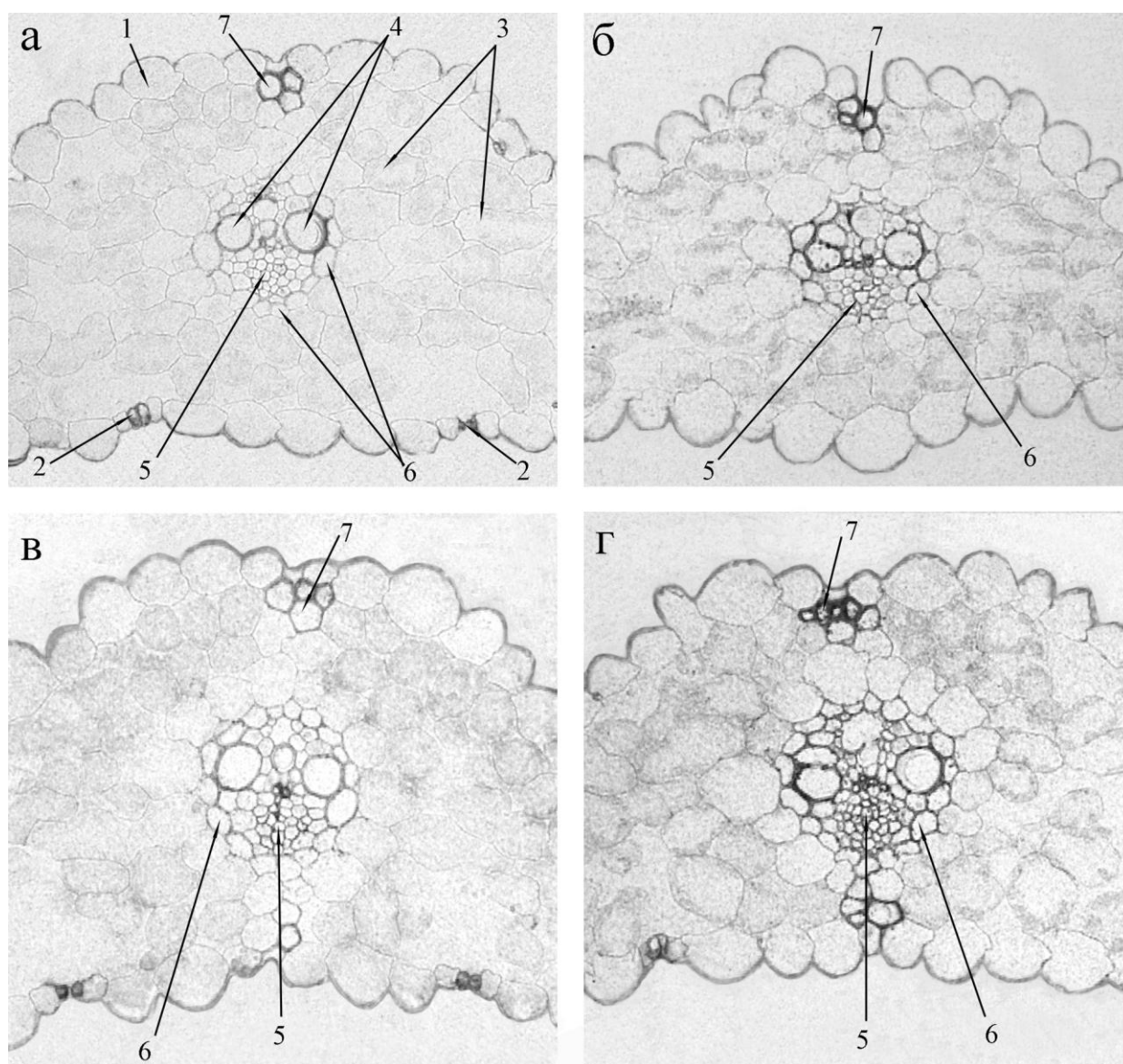


Рис. 2. Иммуногистохимическая локализация HvPIP2;1 (а, б) и HvPIP2;2 (в, г) в листьях растений ячменя сорта Прерия в контрольных условиях (а, в) и на фоне обработки АБК (3 мг/л) (б, г). 1 – эпидермис, 2 – устьица, 3 – мезофилл, 4 – ксилема, 5 – флоэма, 6 – клетки обкладки сосудистого пучка, 7 - колленхима. Линейка – 100 мкм.
 Fig. 2. Immunohistochemical localization of HvPIP2; 1 (а, б) and HvPIP2; 2 (в, г) in the leaves of barley plants of the Prairie variety under control conditions (а, в) and under the influence of ABA (3 mg / l) (б, г). 1 - epidermis, 2 - stomata, 3 - mesophyll, 4 - xylem, 5 - phloem, 6 - bundle sheath cells, 7 - collenchyma. The line is 100 microns.

Представляло интерес проверить, как экзогенная АБК влияла на уровень на PIP2;1 и PIP2;2 аквапоринов в листе. Как видно из рис. 2, устьица были интенсивно окрашены на аквапорины. Эти результаты соответствуют данным литературы о высоком уровне экспрессии генов PIP2;1 аквапоринов в устьичном комплексе кукурузы, полученном с помощью лазерной микродиссекции (Heinen et al., 2014). Еще одна интересная особенность иммунного окрашивания срезов листа – его высокая

интенсивность в области колленхимы, формирующей опорную ткань листа, клетки которой в отличие от большинства других опорных тканей остаются живыми. Считается, что колленхима присуща двудольным растениям и редко встречается у однодольных. Однако в листьях ячменя колленхиму детектировали (Hanba et al., 2004). Поскольку тургор клеток паренхимы играет важную роль в выполнении ими функции опоры (Legoux, 2012), обнаруженное нами присутствие аквапоринов в этих клетках

указывает на их вероятную роль в поглощении воды этими клетками и поддержании тургора. Вместе с тем, окрашивание устьичных клеток и колленхимы на аквапорины не менялось под влиянием АБК, в то время как окрашивание мезофилла возрастало. Особый интерес представляет увеличение уровня окрашивания паренхимных клеток, окружающих ксилемные сосуды. Через эти клетки вода, поступающая по ксилемным сосудам, проникает в мезофилл и межклетники листа, передвигаясь к устьицам, откуда происходит ее испарение. Поэтому повышение уровня аквапоринов в этих клетках вносит существенный вклад в гидравлическую проводимость листа, и не удивительно, что индуцированное АБК повышение уровня аквапоринов соответствовало возрастанию гидравлической проводимости, зарегистрированное нами под влиянием этого гормона в наших экспериментах. Таким образом, по результатам данных экспериментов, АБК так же повышала уровень аквапоринов и гидравлическую проводимость в листе, как это было нами ранее показано в случае корней [Sharipova et al., 2016]. Хотя некоторыми исследователями были получены противоположные результаты (снижение экспрессии аквапоринов в листе под влиянием АБК [Coupel-Ledru et al., 2017]), было также выявлено положительное влияние АБК на проницаемость клеточных мембран протопластов, полученных из листа [Morillon, Chrispeels, 2001], что соответствует нашим результатам.

Важно то, что влияние экзогенной АБК на уровень аквапоринов было прямо противоположным тем изменениям в их уровне, которые были зарегистрированы в листе при засолении [Веселов и др. (Veselov et al.), 2019]. Засоление снижало уровень аквапоринов в клетках обкладки сосудистого пучка сосудов. Таким образом, результаты данной работы свидетельствуют против предположения о том, что снижением уровня аквапоринов и гидравлической проводимости при засолении может быть следствием накопления АБК.

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

Литература

1. Веселов С.Ю., Вальке Р., Ван Онкелен Х., Кудоярова Г.Р. Содержание и локализация цитокининов в листьях исходных и трансгенных растений табака. *Физиология растений*. 1999. Т. 46. № 1. С. 326-335.
2. Веселов Д.С., Шарипова Г.В., Ахиярова Г.Р., Иванов Р.С., Кудоярова Г.Р. Влияние засоления на устьичную проводимость и количество аквапоринов в клетках листьев ячменя. *Агрехимия*. 2019. № 1. С. 66-70. DOI: 10.1134/S0002188119010149
3. Кудоярова Г.Р., Веселов Д.С., Шарипова Г.В., Ахиярова Г.Р., Dodd I.C., Веселов С.Ю. Водный обмен и рост исходных и дефицитных по АБК мутантных растений ячменя при повышении температуры воздуха. *Физиология растений*. 2014. Т. 61. № 2. С. 207. DOI: 10.7868/S0015330314020079
4. Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Содержание гормонов, водный обмен и рост листьев растяжением у растений пшеницы при повышении освещенности. *Физиология растений*. 2007. Т. 54. № 5. С. 715-721.
5. Фархутдинов Р.Г., Веселова С.В., Веселов Д.С., Митриченко А.Н., Дедов А.В., Кудоярова Г.Р. Регуляция скорости роста листьев пшеницы при быстром повышении температуры. *Физиология растений*. 2003. Т. 50. № 2. С. 275-279.
6. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment*. 1998. V. 21. P. 121-126. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1998.00256.x
7. Clarkson D.T., Carvajal M., Henzler T., Waterhouse R.N., Smyth A.J., Cooke D.T., Steudle E. Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany*. 2000. V. 51. № 342. P. 61-70. DOI: 10.1093/jexbot/51.342.61
8. Coupel-Ledru A., Tyerman S.D., Masclef D., Lebon E., Christophe A., Edwards E.J., Simonneau T. Abscisic acid down-regulates hydraulic conductance of grapevine leaves in isohydric genotypes only. *Plant Physiology*. 2017. V. 175. P. 1121-1134. DOI: 10.1104/pp.17.00698
9. 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
10. Hanba Y.T., Shibasaki M., Hayashi Y., Hayakawa T., Kasamo K., Terashima I., Katsuhara M. Overexpression of the barley aquaporin HvPIP2;1 increases internal CO₂ conductance and CO₂ assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant Cell Physiology*. 2004. V. 45. № 5. P. 521-9. DOI: 10.1093/pcp/pch070
11. Heinen R.B., Bienert G.P., Cohen D., Chevalier A.S., Uehlein N., Hachez C., Kaldenhoff R., Le Thiec D., Chaumont F. Expression and characterization of plasma membrane aquaporins in stomatal complexes of *Zea mays*. *Plant Molecular Biology*. 2014. V. 86. № 3. P. 335-50. DOI: 10.1007/s11103-014-0232-7

12. Kudoyarova G., Veselova S., Farhutdinov R., Veselov D., Sharipova G., Hartung W. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporative demand. *Planta*. 2011. V. 233. № 1. P. 87-94. DOI: 10.1007/s00425-010-1286-7
 13. Leroux O. Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. *Annals of Botany*. 2012. V. 110. № 6. P. 1083-98. DOI: 10.1093/aob/mcs186
 14. Ludewig M, Dorffling K, Seifert H. Abscisic acid and water transport in sunflowers. *Planta*. 1988. V. 175. P. 325–333. DOI: 10.1007/BF00396337
 15. Maurel C, Verdoucq L, Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Physiology*. 2008. V. 59. P. 595–624. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734
 16. Morillon R, Chrispeels M.J. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. V. 98. P. 14138–14143. DOI: 10.1073/pnas.231471998
 17. Sharipova G., Veselov D., Kudoyarova G., Fricke W., Dodd I.A.C., 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
 18. Veselov D.S., Sharipova G.V., Veselov S.Yu., Dodd I.A.C., Ivanov I., Kudoyarova G.R. 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. T. 45. № 1-2. P. 143-149. DOI: 10.1071/FP16242
 19. Vysotskaya L.B., Kudoyarova G.R., Veselov S., Jones H.G. Unusual stomatal behaviour on partial root excision in wheat seedlings. *Plant, Cell & Environment*. 2003. V. 27. P. 69–77. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2003.01126.x
 20. Zabadal T.J. A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves. *Plant Physiology*. 1974. V.53. P. 125–127. DOI: 10.1104/pp.53.1.125
- References**
1. Bunce J.A., Ziska L.H. Decreased hydraulic conductance in plants at elevated carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment*. 1998. V. 21. P. 121–126. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1998.00256.x
 2. Clarkson D.T., Carvajal M., Henzler T., Waterhouse R.N., Smyth A.J., Cooke D.T., Steudle E. Root hydraulic conductance: diurnal aquaporin expression and the effects of nutrient stress. *Journal of Experimental Botany*. 2000. V. 51. № 342. P. 61-70. DOI: 10.1093/jexbot/51.342.61
 3. Coupel-Ledru A., Tyerman S.D., Masclef D., Lebon E., Christophe A., Edwards E.J., Simonneau T. Abscisic acid down-regulates hydraulic conductance of grapevine leaves in isohydric genotypes only. *Plant Physiology*. 2017. V. 175. P. 1121-1134. DOI: 10.1104/pp.17.00698
 4. 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
 5. Farkhutdinov R.G., Veselova S.V., Veselov D.S., Mitrichenko A.N., Dedov A.V., Kudoyarova G.R. Regulation of the growth rate of wheat leaves with a rapid increase in temperature. *Russian Journal of Plant physiology*. 2003. V. 50. № 2. P. 275-279.
 6. Hanba Y.T., Shibasaki M., Hayashi Y., Hayakawa T., Kasamo K., Terashima I., Katsuhara M. Overexpression of the barley aquaporin HvPIP2;1 increases internal CO₂ conductance and CO₂ assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant Cell Physiology*. 2004. V. 45. № 5. P. 521-9. DOI: 10.1093/pcp/pch070
 7. Heinen R.B., Bienert G.P., Cohen D., Chevalier A.S., Uehlein N., Hachez C., Kaldenhoff R., Le Thiec D., Chaumont F. Expression and characterization of plasma membrane aquaporins in stomatal complexes of *Zea mays*. *Plant Molecular Biology*. 2014. V. 86. № 3. P. 335-50. DOI: 10.1007/s11103-014-0232-7
 8. Kudoyarova G., Veselova S., Farhutdinov R., Veselov D., Sharipova G., Hartung W. Involvement of root ABA and hydraulic conductivity in the control of water relations in wheat plants exposed to increased evaporative demand. *Planta*. 2011. V. 233. № 1. P. 87-94. DOI: 10.1007/s00425-010-1286-7
 9. Kudoyarova G.R., Veselov D.S., Sharipova G.V., Akhiyarova G.R., Dodd I.C., Veselov S.Yu. Water exchange and growth of the initial and ABA-deficient mutant barley plants with increasing air temperature. *Russian Journal of Plant physiology*. 2014. V. 61. № 2. P. 207. DOI: 10.7868 / S0015330314020079
 10. Leroux O. Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. *Annals of Botany*. 2012. V. 110. № 6. P. 1083-98. DOI: 10.1093/aob/mcs186
 11. Ludewig M, Dorffling K, Seifert H. Abscisic acid and water transport in sunflowers. *Planta*. 1988. V. 175. P. 325–333. DOI: 10.1007/BF00396337

12. Maurel C, Verdoucq L, Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annual Review of Plant Physiology*. 2008. V. 59. P. 595–624. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734
13. Morillon R, Chrispeels M.J. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001. V. 98. P. 14138–14143 DOI: 10.1073/pnas.231471998
14. Sharipova G., Veselov D., Kudoyarova G., Fricke W., Dodd Ia.C., 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
15. Timergalina L.N., Vysotskaya L.B., Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. Hormone content, water metabolism and leaf growth by stretching in wheat plants with increased illumination. *Russian Journal of Plant physiology*. 2007. V. 54. № 5. P. 715-721.
16. Veselov D.S., Sharipova G.V., Akhiyarova G.R., Ivanov R.S., Kudoyarova G.R. The effect of salinization on stomatal conduction and the amount of aquaporins in barley leaf cells. *Agrochemistry*. 2019. № 1. P. 66-70. DOI: 10.1134 / S0002188119010149
17. Veselov D.S., Sharipova G.V., Veselov S.Yu., Dodd Ia.C., Ivanov I., Kudoyarova G.R. 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. T. 45. № 1-2. P. 143-149. DOI: 10.1071/FP16242
18. Veselov S.Yu., Valke R., Van Onkelen H., Kudoyarova G.R. The content and localization of cytokinins in the leaves of the original and transgenic tobacco plants. *Russian Journal of Plant physiology*. 1999. T. 46. № 1. P. 326-335.
19. Vysotskaya L.B., Kudoyarova G.R., Veselov S., Jones H.G. Unusual stomatal behaviour on partial root excision in wheat seedlings. *Plant, Cell & Environment*. 2003. V. 27. P. 69–77. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2003.01126.x
20. Zabadal T.J. A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves. *Plant Physiology*. 1974. V.53. P. 125–127. DOI: 10.1104/pp.53.1.125