



ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ НА УСТЬИЧНУЮ И ГИДРАВЛИЧЕСКУЮ ПРОВОДИМОСТЬ, А ТАКЖЕ НА УРОВЕНЬ АКВАПОРИНОВ В КЛЕТКАХ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ

Шарипова Г.В., Иванов Р.С., Высоцкая Л.Б., Ахиярова Г.Р.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, Уфа, проспект Октября, 69, E-mail: vysotskaya@anrb.ru

Резюме

Изучено участие аквапоринов в регуляции гидравлической проводимости листа и связь гидравлической проводимости с накоплением АБК и закрытием устьиц при засолении. С помощью метода иммуногистохимической локализации показано, что у более солеустойчивого сорта Прерия засоление приводило к снижению уровня аквапоринов в области сосудистых пучков листа, что сопровождалось заметным снижением гидравлической проводимости листа. У менее устойчивых к действию соли растений сорта Михайловский не было выявлено достоверных изменений уровня аквапоринов под влиянием засоления. Степень снижения гидравлической проводимости листа у растений двух сортов под влиянием засоления коррелировала с уменьшением транспирации. Иммуногистохимическая локализация абсцизовой кислоты (АБК) в клетках листа показала, что при засолении этот гормон накапливался в клетках мезофилла листа и в устьицах. Поглощение экзогенного гормона из питательного раствора и его поступление в лист через сосудистые пучки сопровождалось характерным для действия АБК повышением окрашивания на аквапорины и гидравлической проводимости листьев. Различия в локализации экзогенного и эндогенного гормонов, очевидно, были причиной противоположной направленности изменений гидравлической проводимости: ее повышения под влиянием экзогенной АБК и снижения – под влиянием засоления. Оценка концентрации АБК в кислом соке показала отсутствие ее увеличения при засолении, что объясняет отсутствие изменений окрашивания на этот гормон в области сосудов листа и указывает на то, что накопление АБК при кратковременном действии засоления не является результатом ее притока из корней, а синтеза в самом побеге.

Ключевые слова: ячмень, *Hordeum vulgare*, засоление, АБК, аквапорины, гидравлическая проводимость

Цитирование: Шарипова Г.В., Иванов Р.С., Высоцкая Л.Б., Ахиярова Г.Р. Влияние засоления на устьичную и гидравлическую проводимость, а также на уровень аквапоринов в клетках листьев растений ячменя, различающихся по солеустойчивости // *Biomics*. 2021. Т.13(3). С. 280-287. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-19

© Авторы

SALT STRESS INFLUENCE ON STOMATAL AND HYDRAULIC CONDUCTIVITY, AS WELL AS ON THE LEVEL OF AQUAPORINS IN LEAF CELLS OF BARLEY PLANTS, DIFFERING IN SALT TOLERANCE

Sharipova G.V., Ivanov R.S., Vysotskaya L.B., Akhiyarova G.R.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences
69 prospect Oktyabrya, Ufa, Russia, E-mail: vysotskaya@anrb.ru

Resume

We studied participation of aquaporins in the regulation of leaf hydraulic conductivity and relationship of hydraulic conductivity with accumulation of ABA and stomatal closure during salt stress. Using the method of immunohistochemical localization we showed that salinity led to greater decline in the level of aquaporins in the region of the vascular leaf bundles of the more salt-tolerant *Prairie* cultivar, accompanied by a noticeable decrease in hydraulic conductivity of the leaf. In the less salt-tolerant plants of the *Mikhailovsky* cultivar, significant changes in the level of aquaporins under the influence of salt stress were not found. The degree of decrease in the hydraulic conductivity of the leaf in plants of two cultivars under the influence of salt stress correlated with a decrease in transpiration. Immunohistochemical localization of abscisic acid (ABA) in leaf cells showed that during salt stress this hormone accumulated in leaf mesophyll cells and stomata. The uptake of exogenous hormone from the nutrient solution and its entry into the leaf through the vascular bundles was accompanied by an increase in staining for aquaporins and the hydraulic conductivity of the leaves, which is characteristic of the ABA action. Differences in the localization of exogenous and endogenous hormones were obviously the cause of the opposite directions of changes in hydraulic conductivity: its increase under the influence of an exogenous ABA and a decrease - under the influence of salt stress. ABA concentration assessment in xylem showed the absence of its increase during salt stress, which explains the absence changes of staining for this hormone in the region of the leaf vascular bundles and indicates that accumulation of ABA in a short-term salt stress is not the result of its delivery from the roots, but the result of its synthesis in the shoot itself.

Keywords: barley, *Hordeum vulgare*, salt stress, ABA, aquaporins, hydraulic conductivity

Citation: Sharipova G.V., Ivanov R.S., Vysotskaya L.B., Akhiyarova G.R. Salt stress influence on stomatal and hydraulic conductivity, as well as on the level of aquaporins in leaf cells of barley plants, differing in salt tolerance. *Biomics*. 2021. V.13(3). P.280-287. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-19 (In Russian)

© Authors

Введение

Изменение устьичной проводимости – один из важных механизмов адаптации растений к изменению окружающей среды. В условиях дефицита воды закрытие устьиц снижает транспирацию, способствуя поддержанию оводненности листьев. При изучении механизмов регуляции движения устьиц основное внимание исследователей было направлено на изучение изменений тургора замыкающих клеток устьиц за счет активного поглощения или выброса из клеток осмотически активных веществ [Pandey et al., 2007]. Однако, недавние исследования показали, что закрытие устьиц может происходить из-за снижения потоков воды в результате падения способности тканей листа проводить воду [Pantín et al., 2013]. Гидравлическая проводимость тканей растений зависит от присутствия и активности водных каналов аквапоринов (AQP) в мембранах клеток [Maurel et al., 2008]. Цель настоящих исследований состояла в выявлении участия аквапоринов в закрытии устьиц при засолении. Ранее нами было показано быстрое закрытие устьиц после добавления хлорида натрия в питательную среду растений ячменя [Fricke et al., 2004], и различия в скорости закрытия устьиц у

контрастных по солеустойчивости сортов [Veselov et al., 2008]. В настоящей работе, с помощью метода иммуногистохимической локализации, с использованием антител к аквапоринам [Sharipova et al., 2016], были обнаружены изменения в уровне аквапоринов в клетках под влиянием засоления. Параллельно срезы листьев окрашивали на АБК, поскольку известно, что этот гормон участвует в контроле как закрытия устьиц [Franks, Farquhar, 2001], так и активности аквапоринов [Maurel et al., 2008]. Содержание АБК в листьях сопоставляли с притоком гормона из корней, чтобы выявить роль гормона, поступающего из корней, в регуляции устьичной и гидравлической проводимостей. Кроме того, было проведено сравнение влияния экзогенной АБК и накопления эндогенной АБК на уровень аквапоринов в листе и гидравлическую проводимость.

Материалы и методы

Выращивание растений и измерение транспирации

Семена ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Прерия и Михайловский проращивали на водопроводной воде при комнатной температуре.

Ранее было показано, что сорт Прерия более устойчив к засолению [Veselov et al., 2008; Архипова и др. (Arhipova et al.), 2011]. На третий день проросшие семена переносили на 10% раствор Хогланда-Арнона (Х-А), и затем они росли при $27\pm 3^\circ\text{C}$, 16-часовом световом периоде и $400 \mu\text{моль см}^{-2} \text{с}^{-1}$ ФАР. Семидневные растения помещали в стаканы с 50 мл 10% раствора Х-А (по 10 растений на стакан), а часть из них - на раствор, содержащий NaCl или АБК, для измерения транспирации по потере веса. NaCl добавляли в раствор Х-А до концентрации 100 мМ, АБК - до 3 мг л^{-1} . Растения, которые росли на растворе 10% Х-А без NaCl или АБК, служили контролем. Транспирацию измеряли в течение 1 ч после начала воздействия NaCl или АБК каждые 15 мин.

Для измерения осмотического потенциала ксилемного сока и концентрации в нем абсцизовой кислоты (АБК) ксилемный сок собирали, как описано [Vysotskaya et al., 2009]. Проростки ячменя разрезали под водой, и побеги соединяли с корнями с помощью тонкой силиконовой трубки, заполненной водой. Сравнение скорости транспирации интактных и разрезанных/соединенных растений показало, что эта процедура существенно не влияла на скорость транспирации в течение 10 мин, в течение которых ксилемный сок замещал воду в соединительной трубке. После 10 минут сбора корневого экссудата трубочки с ксилемным соком отсоединяли и с помощью осмометра (Osmomat 030, Gonotech, Берлин, Германия) измеряли осмотический потенциал корневого экссудата и концентрацию АБК.

Изменение гидравлической проводимости

Через двадцать минут после добавления NaCl или АБК срезанные листья контрольных растений погружали основанием в раствор, моделирующий осмотический потенциал их ксилемного экссудата (250% раствор Х-А, осмотический потенциал 0,17 МПа). Срезанные листья обработанных солью растений помещали в раствор, имитирующий осмотический потенциал ксилемного экссудата этих растений (250% раствор Х-А + 20 мМ NaCl, осмотический потенциал 0,27 МПа). В течение 20 минут после погружения основания листьев в эти растворы их транспирацию измеряли каждые 10 минут как потерю веса стаканчиками с растениями. Гидравлическая проводимость листа (L), по аналогии с законом Ома, была рассчитана по формуле: $L = T / (\Psi_s - \Psi_l)$, где T - транспирация листа ($\text{мг H}_2\text{O растение}^{-1} \text{ час}^{-1}$), Ψ_s - осмотический потенциал питательного раствора, измеренный с помощью осмометра и Ψ_l - водный потенциал листа, измеренный с помощью психрометра PSYPRO (Wescor, Inc., США) [Bunce, Ziska, 1998].

Очистку и количественный анализ АБК в ксилемном соке проводили, как описано [Veselov et al., 2008].

Иммуногистохимическая локализация аквапоринов и АБК

Иммунолокализацию проводили на срезах листьев. Чтобы предотвратить вымывание АБК из тканей во время фиксации и обезвоживания, срезы листьев фиксировали в 4% 1-этил-3-(3-диметиламинопропил) карбодииимиде (Sigma, США) в течение 4 ч (в течение первых 30 мин фиксации - под вакуумом), а затем - 4% формальдегидом в течение ночи, как описано ранее [Sharipova et al., 2016]. При этом карбоксильные группы АБК конъюгировались с аминоклуппами белка. После фиксации в формальдегиде сегменты листьев обезвоживали в серии разведения этанола с концентрацией, повышающейся до 96%. Затем сегменты заключали в метакрилатную смолу JB-4 (Electron Microscopy Sciences, США), как рекомендовано производителем. Гистологические срезы делали на роторном микротоме HM 325 (MICROM Laborgeräate, Германия) и помещали на предметные стекла. Срезы обрабатывали в течение 30 минут 0,1 М Na-фосфатным буфером (рН 7,3), содержащим 0,2% желатина и 0,05% Твин 20 (ФЖТ), промывали дистиллированной водой и инкубировали в течение 2 часов во влажной камере при комнатной температуре с кроличьими антителами против АБК или против аквапорина плазмолеммы HvPIP2;2 (20 мкл), разведенными в ФЖТ в соотношении 1:50, 1:200, соответственно. Чтобы проверить специфичность иммуноокрашивания, некоторые срезы обрабатывали неиммунной сывороткой в аналогичном разведении. Для визуализации антител, связанных либо с АБК, либо с аквапоринами, срезы обрабатывали в течение 1 часа во влажной камере вторыми антителами, против иммуноглобулина кролика, меченными коллоидным золотом (1:40 в PGT; Aurion, США). После трех промывок фосфатным буфером (ФБ) образцы подвергали последующей фиксации в 2% глутаровом альдегиде в ФБ в течение 5 мин. Затем срезы промывали дистиллированной водой и инкубировали с усилителем серебра (Aurion) в течение 30 мин. Избыток серебра удаляли дистиллированной водой, и срезы исследовали под световым микроскопом AxioImager (Carl Zeiss, Германия), оснащенным цифровой камерой AxioCam MRc5 (Carl Zeiss, Германия). Интенсивность иммуноокрашивания PIP аквапоринов плазмалеммы оценивали, как описано [Sharipova et al., 2016], по 8-битным изображениям в градациях серого с использованием программного обеспечения ImageJ (1.48, National Institutes of Health, США). Были взяты изображения от 10 до 20 независимых срезов на каждый вариант.

Интенсивность окрашивания выражали в условных единицах, при этом максимальное окрашивание принимали за 100%, а минимальное - за 0.

Данные обработаны с помощью программы Statistica версии 10 (Statsoft, Москва, Россия). На рисунках и в таблицах данные представлены в виде средних значений со стандартными ошибками. Различия между средними оценивали с помощью НСР, ANOVA, $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Анализ влияния засоления на транспирацию интактных растений показал ее снижение по сравнению с контролем уже через 20 мин после добавления NaCl в питательный раствор у растений сортов Прерия на 20% и Михайловского на 10%. Степень снижения транспирации была больше у сорта Прерия, что соответствовало предыдущим данным, которые выявили большую чувствительность транспирации к вызванному засолением дефициту воды у этого сорта [Veselov и др., 2008]. Такой ответ был обусловлен меньшей устьичной проводимостью, что указывало на закрытие устьиц. Появление в растворе ионов хлорида натрия снижает способность растений к поглощению воды, а снижение устьичной

проводимости - адаптивная реакция, уменьшающая потери воды при транспирации, тем самым защищающая растения от обезвоживания.

Было интересно выяснить, связано ли снижение транспирации при засолении со способностью листьев проводить воду. Измерение транспирации отделенных листьев, как описано в разделе «Материалы и методы», показало ее снижение, вызванное NaCl, которое было сильнее выражено у растений Прерии, чем у сорта Михайловского (снижение на 25% и 14% по сравнению с контролем, соответственно). В то же время водный потенциал листьев уменьшался из-за засоления (на 18% и 8% у Прерии и Михайловского, соответственно). Расчет гидравлической проводимости показал, что у Прерии она значительно уменьшилась из-за засоления, в то время как у Михайловского тенденция к снижению не была статистически значимой. Таким образом, у Прерии снижение гидравлической проводимости способствовало уменьшению гидратации листьев в результате обработки солью, в то время как у Михайловского обезвоживание листьев происходило в основном из-за снижения доступности воды из раствора NaCl.

Таблица 1.

Влияние засоления и обработки абсцизовой кислотой на транспирацию (мг ч^{-1} , растение $^{-1}$), водный потенциал листьев (МПа) и гидравлическую проводимость (мг ч^{-1} МПа $^{-1}$) отделенных листьев ячменя через 30 мин после начала воздействия. Статистически разные значения ($n = 10$) помечены разными буквами (НСР, ANOVA, $p \leq 0,05$)

Table 1.

Effect of salt treatment and ABA on transpiration ($\text{mg plant}^{-1} \text{h}^{-1}$), leaf water potential (MPa) and hydraulic conductance ($\text{mg plant}^{-1} \text{h}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) of detached barley leaves after 30 min of exposure. Data labeled with different lowercase letters are statistically different ($n = 10$) (НСР, ANOVA, $p \leq 0,05$)

Сорт Cultivar	Обработка Treatment	Транспирация, (мг ч^{-1} , растение $^{-1}$) Transpiration ($\text{mg plant}^{-1} \text{h}^{-1}$)	Водный потенциал листа, МПа Leaf water potential (MPa)	Гидравлическая проводимость, ($\text{мг растение}^{-1} \text{ч}^{-1}$ МПа $^{-1}$) Hydraulic conductance ($\text{mg plant}^{-1} \text{h}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)
Прерия Prairie	Контроль Control	40 ^d	-0,28 ^a	364 ^c
	100 mM NaCl 100 mM NaCl	26 ^b	-0,46 ^b	136 ^a
	АБК ABA	15 ^a	-0,2 ^a	513 ^d
Михайловский Mikhailovsky	Контроль Control	35 ^{cd}	-0,33 ^{ab}	218 ^b
	100 mM NaCl 100 mM NaCl	39 ^a	-0,39 ^a	187 ^b

В области сосудов выявлено интенсивное окрашивание на аквапорины [Veselov и др. (Veselov et al.), 2019]. Эти результаты согласуются с

информацией о повышенной активности аквапоринов в местах наиболее интенсивного потока воды через клеточные мембраны. Поскольку вода поступает в

листья через сосуды ксилемы, не вызывает удивления присутствие аквапоринов в мембранах обкладки пучка, где происходит отложение лигнина и формируется барьер для движения воды по апопласту [Fricke, 2002]. Формирование барьеров для движения воды, как предполагается, увеличивает значение аквапоринов для контроля гидравлической проводимости.

Добавление хлорида натрия в питательную среду ослабляло окрашивание на HvPIP2; 2 клеток листа (рисунок 1). В контрольных условиях (без засоления) окрашивание клеток сосудистой системы на аквапорины было более интенсивным в случае Прерии, что соответствует более высокому уровню гидравлической проводимости у контрольных растений этого сорта (таблица 1).

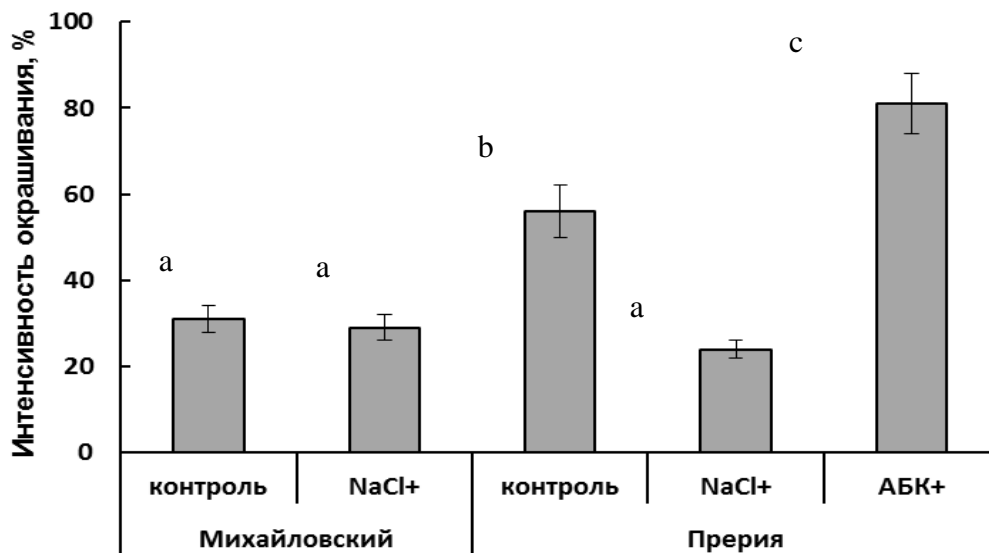


Рисунок 1. Интенсивность окрашивания на HvPIP2; 2 аквапорины сосудистых пучков у сортов Прерии и Михайловского в нормальных условиях и через 1 ч после добавления хлорида натрия или АБК в питательную среду (усредненные данные для 20 сосудистых пучков). Статистически разные значения ($n = 20$) помечены разными буквами (НСР, ANOVA, $p \leq 0,05$)

Figure 1. Intensity of staining for HvPIP2;2 AQP's vascular bundles of barley plants Prairie and Mikhailovsky cultivar in normal conditions and 1 hour after adding sodium chloride or ABA to the nutrient medium. Data labeled with different lowercase letters are statistically different ($n = 20$) (НСР, ANOVA, $p \leq 0,05$)

Добавление хлорида натрия ослабляло интенсивность окрашивания в растениях сорта Прерия, в то время как у Михайловского этот эффект не был статистически значимым (рис. 1). Степень уменьшения окрашивания соответствовала большему снижению гидравлической проводимости у сорта Прерия по сравнению с Михайловским (таблица 1).

Pantin с соавторами [2013] предположили, что снижение гидравлической проводимости от сосудов к устьицам может способствовать закрытию устьиц. Возможное влияние аквапоринов только предполагалось, но не изучалось в этих экспериментах. Результаты, полученные в настоящих экспериментах, показывают снижение уровня аквапоринов в области сосудов листьев в ответ на засоление, что может способствовать снижению гидравлической проводимости и закрытию устьиц.

Представляло интерес оценить уровень АБК в клетках при засолении. На рисунке 2 показано

усиление окрашивания на АБК на фоне действия NaCl. Накопление АБК было выше в клетках мезофилла и устьиц, что соответствовало ранее полученным данным [Ахиярова и др. (Akhiyarova et al.), 2006].

Повышенное окрашивание на АБК при солевой обработке соответствует предыдущим данным [Ахиярова и др. (Akhiyarova et al.), 2006]. Известно, что АБК влияет на гидравлическую проводимость корней, например, [Sharipova et al., 2016], тогда как данные о ее влиянии на гидравлическую проводимость листа немногочисленны, достаточно противоречивы и получены в основном на двудольных растениях. Поэтому мы обработали изолированные листья ячменя абсцизовой кислотой, чтобы выяснить, как повышенная концентрация этого гормона может влиять на гидравлическую проводимость листа. Эксперименты проводились с растениями ячменя

сорта Прерия, так как реакция на засоление этого сорта была более выраженной. В таблице 1 показано вызванное АБК увеличение гидравлической проводимости листа одновременно с увеличением уровня аквапоринов (рисунок 1). Важно отметить, что влияние экзогенной АБК на уровень аквапоринов прямо противоположно изменениям, зарегистрированным в листе при обработке солью (таблица 1, рисунок 2). В то время как АБК

увеличивала гидравлическую проводимость листа и уровень аквапоринов в сосудистом пучке, засоление уменьшало оба эти показателя. Таким образом, изучение влияния экзогенной АБК не подтвердило предположение о том, что снижение уровня аквапоринов и гидравлической проводимости во время засоления может быть следствием накопления АБК.

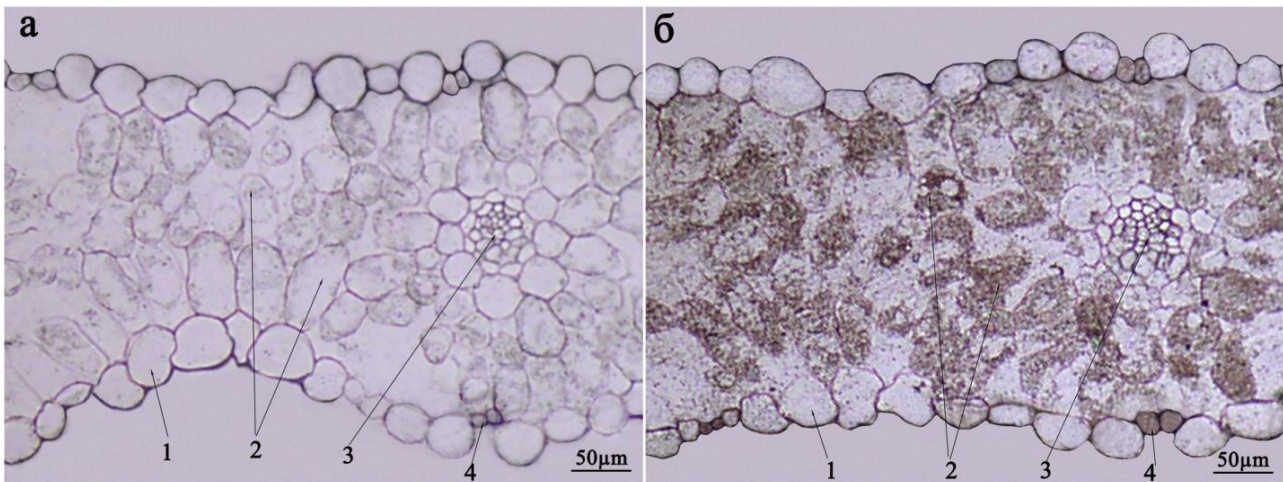


Рисунок 2. Влияние засоления питательного раствора на иммуногистохимическую локализацию АБК в дифференцированной части листа растений ячменя. а – срез листа контрольного растения, б – срез листа растения на фоне засоления питательного раствора. 1 – эпидермис, 2 – мезофилл, 3 – сосудистый пучок, 4 – устьица.
 Figure 2. Effect of nutrient solution salinity on the immunohistochemical localization of ABA in the differentiated part of the barley leaf. a - leaf of the control plant, b - leaf of the plant with salinity of the nutrient solution. 1 - epidermis, 2 - mesophyll, 3 - vascular bundle, 4 - stomata.

Причиной различий в действие экзогенной АБК и накопления эндогенного гормона под влиянием засоления могло быть различие в распределении гормона между клетками листа. В отличие от экзогенной АБК, которая поступала в лист по сосудом и непосредственно влияла на уровень аквапоринов, повышая их уровень (рисунок 1), гидравлическую проводимость (таблица 1), усиление окрашивания, вызванное солью, было менее заметно в сосудистых пучках, чем в мезофилле. Известно, что увеличение содержания АБК в листьях может быть связано с ее повышенным синтезом либо в корнях [Davies, Zhang, 1991], либо в самих листьях [Christmann et al., 2005]. Более интенсивное окрашивание на АБК клеток мезофилла по сравнению с клетками сосудистых пучков показывает, что накопление АБК в листьях обработанных солью растений, скорее всего, было связано с его синтезом в самих листьях. Это предположение подтвердили результаты оценки влияния засоления на концентрацию АБК в ксилемном соке растений. Оказалось, что она не увеличивалась при засолении: в контроле она

составила 24 ± 5 , а при засолении 7 ± 1 нг/г. Учитывая, что приток веществ в побег с ксилемным соком равен произведению концентрации веществ в соке на скорость притока воды из корней, а скорость транспирации снижалась под влиянием засоления, накопление АБК в листьях никак нельзя было объяснить ее притоком из корней, что подтверждает предположение о стимуляции ее синтеза в самих листьях при кратковременном действии засоления.

Накопление АБК, как известно, стимулируется снижением гидратации клеток [Zabadal, 1974]. Падение уровня аквапоринов, обнаруженное в настоящих экспериментах у обработанных солью растений Прерии, вероятно, привело к уменьшению потока воды к клеткам листа, вызывая индукцию синтеза АБК в мезофилле листа. Эта вновь синтезированная абсцизовая кислота, очевидно, участвовала в закрытии устьиц, но не влияла на гидравлическую проводимость.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (№ 21-14-00070).

Литература

1. Архипова Т.Н., Шарипова Г.В., Кудоярова Г.Р. Накопление абсцизовой кислоты, ионов натрия и рост растений разных сортов ячменя при засолении // *Агробиохимия*. 2011. № 1. С. 42-47.
2. Ахиярова Г.Р., Фрике В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю. Накопление и распределение АБК в тканях листа при кратковременном действии засоления указывает на ее роль в регуляции устьичной проводимости // *Цитология*. 2006. Т. 48 (11). С. 918—923.
3. 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 // *Агробиохимия*. 2019. № 1. С. 66-70. doi: 10.1134/S0002188119010149
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. Christmann A., Hoffmann T., Teplova I., Grill E., Müller A. Generation of active pools of abscisic acid revealed by in vivo imaging of water-stressed *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2005. V. 137. P. 209-19. doi: 10.1104/pp.104.053082.
6. Davies W.J., Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1991. V. 42. P. 55-76. doi: 10.1146/annurev.pp.42.060191.000415
7. Franks P.J., Farquhar G.D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana* // *Plant Physiol.* 2001. V. 125(2). P. 935–942. doi: 10.1104/pp.125.2.935
8. Fricke W. Biophysical limitation of cell elongation in cereal leaves // *Ann. Bot.* 2002. V. 90 (2). P. 157–167. doi:10.1093/aob/mcf180
9. Fricke W., Akhijarova G., Veselov D., Kudoyarova G. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves // *J. Exp. Bot.* 2004. V. 55. P. 1115–1123. doi: 10.1093/jxb/erh117
10. Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 2008. V. 59. P. 595–624. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734
11. Pandey S., Zhang W., Assmann S.M. Roles of ion channels and transporters in guard cell signal transduction // *FEBS Letters*. 2007. V. 581. P. 2325-2336. doi: 10.1016/j.febslet.2007.04.008
12. Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B. The dual effect of abscisic acid on stomata // *New Phytol.* 2013. V. 197. P. 65–72. doi: 10.1111/nph.12013
13. 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 // *Ann. Bot.* 2016. V. 118(4). P. 777-785. doi: 10.1093/aob/mcw117
14. Veselov D.S., Sharipova G.V., Veselov S.U., Kudoyarova G.R. The effects of NaCl treatment on water relations, growth and ABA content in barley cultivars differing in drought tolerance // *J. Plant Growth Regul.* 2008. V. 27. P. 380–386. doi: 10.1007/s00344-008-9064-5
15. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat // *Funct. Plant Biol.* 2009. V. 36(1). P. 66–72. doi: 10.1071/FP08187
16. Zabadal T.J. A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves // *Plant. Physiol.* 1974. V. 53. P. 125–7. doi: 10.1104/pp.53.1.125

References

1. Akhijarova G.R., Frike V., Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Veselov S.Yu. Nakoplenie i raspredelenie ABK v tkanjah lista pri kratkovremennom dejstvii zasolenija ukazyvaet na ee rol' v reguljaccii ust'ichnoj provodimosti. *Citologija*. 2006. T. 48 (11). S. 918—923. [Accumulation and distribution of ABA in leaf tissues under short-term exposure to salinity indicates its role in the regulation of stomatal conductance] (In Russian)
2. Arkhipova T.N., Sharipova G.V., Kudoyarova G.R. Nakoplenie absциzovoj kisloty, ionov natrija i rost rastenij raznyh sortov jachmenja pri zasolenii. *Agrokhimija*. 2011. № 1. S. 42-47. [The accumulation of abscisic acid, sodium ions and the growth of plants of different varieties of barley during salinization] (In Russian)
3. 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
4. Christmann A., Hoffmann T., Teplova I., Grill E., Müller A. Generation of active pools of abscisic acid revealed by in vivo imaging of water-stressed *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2005. V. 137. P. 209-19. doi: 10.1104/pp.104.053082.
5. Davies W.J., Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1991. V. 42. P. 55-76. doi: 10.1146/annurev.pp.42.060191.000415
6. Franks P.J., Farquhar G.D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in

- Tradescantia virginiana*. *Plant Physiol.* 2001. V. 125(2). P. 935–942. doi: 10.1104/pp.125.2.935
7. Fricke W. Biophysical limitation of cell elongation in cereal leaves. *Ann. Bot.* 2002. V. 90 (2). P. 157–167. doi:10.1093/aob/mcf180
 8. 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. *J. Exp. Bot.* 2004. V. 55. P. 1115–1123. doi: 10.1093/jxb/erh117
 9. Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 2008. V. 59. P. 595–624. doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092734
 10. Pandey S., Zhang W., Assmann S.M. Roles of ion channels and transporters in guard cell signal transduction. *FEBS Letters.* 2007. V. 581. P. 2325–2336. doi: 10.1016/j.febslet.2007.04.008
 11. Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytol.* 2013. V. 197. P. 65–72. doi: 10.1111/nph.12013
 12. 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. *Ann. Bot.* 2016. V. 118(4). P. 777–785. doi: 10.1093/aob/mcw117
 13. Veselov D.S., Sharipova G.V., Akhiyarova G.R., Ivanov R.S., Kudoyarova G.R. Vliyanie zasoleniya na ust'ichnuju provodimost' i kolichestvo kvaporinov v kletkah list'ev jachmenja. *Agrokhimija.* 2019. № 1. S. 66–70. doi: 10.1134/S0002188119010149 [The effect of salinity on stomatal conductance and the amount of aquaporins in barley leaf cells] (In Russian).
 14. Veselov D.S., Sharipova G.V., Veselov S.U., Kudoyarova G.R. The effects of NaCl treatment on water relations, growth and ABA content in barley cultivars differing in drought tolerance. *J. Plant Growth Regul.* 2008. V. 27. P. 380–386. doi: 10.1007/s00344-008-9064-5
 15. Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Yu., Dodd I.C., Kudoyarova G.R. ABA mediation of shoot cytokinin oxidase activity: assessing its impacts on cytokinin status and biomass allocation of nutrient deprived durum wheat. *Funct. Plant Biol.* 2009. V. 36(1). P. 66–72. doi: 10.1071/FP08187
 16. Zabadal T.J. A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves. *Plant. Physiol.* 1974. V. 53. P. 125–7. doi: 10.1104/pp.53.1.125