



**ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА НА ЛОКАЛИЗАЦИЮ АБК, АЗП И ДЕГИДРИНОВ
В КОРНЯХ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБЕЗВОЖИВАНИИ**

Лубянова А. Р., Шакирова Ф.М., Безрукова М.В.

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, Уфа, 450054, Октября, 71 лит 1е, e-mail: Lubyanova555@mail.ru

Резюме

Изучали иммуногистохимическую локализацию абсцизовой кислоты (АБК), агглютинаина зародыша пшеницы (АЗП) и дегидринов в корнях проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при предобработке 24-эпибрассинолидом (ЭБ) и обезвоживании, создаваемом 12% ПЭГ. Выявлена коиммунолокализация АБК, АЗП и дегидринов в клетках центрального цилиндра базальной части корней необработанных и предобработанных ЭБ проростков пшеницы в нормальных условиях и при недостатке воды. Такой характер совместной локализации свидетельствуют о возможном влиянии на функционирование апопластного барьера распределения АБК и защитных белков, АЗП и дегидринов, в тканях корней предобработанных ЭБ растений пшеницы при обезвоживании, что по-видимому, способствует уменьшению потери воды в условиях действия осмотика. Значительная локализация АБК и лектина пшеницы в области метаксилемы, возможно, усиливает ЭБ- индуцированный транспорт АБК и АЗП от корней к побегам при стрессе. Можно предположить, что брассиностероиды могут служить интермедиатами в реализации защитного действия лектина АЗП и дегидринов пшеницы при обезвоживании.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., абсцизовая кислота (АБК), агглютинин зародыша пшеницы (АЗП), белки позднего эмбриогенеза (LEA; Late Embryogenesis Abundant), брассиностероиды (БС), дегидрины, дефицит воды, корни, 24-эпибрассинолид (ЭБ)

Цитирование: Лубянова А.Р., Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. Влияние 24-эпибрассинолида на локализацию АБК, АЗП и дегидринов в корнях растений пшеницы при обезвоживании // Биомика. 2020. Т.12(3). С. 329-336. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-20

© Авторы

**EFFECT OF 24-EPIBRASSINOLIDE ON LOCALIZATION OF ABA, WGA AND
DEHYDRINS IN WHEAT PLANT ROOTS DURING DEHYDRATION**

Lubyanova A.R., Shakirova F.M., Bezrukova M.V.

Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research
Centre of the Russian Academy of Sciences, Russia, 450054, Ufa, Prospekt Oktyabrya, 71,
E-mail: Lubyanova555@mail.ru

Resume

We studied the immunohistochemical localization of abscisic acid (ABA), wheat germ agglutinin (WGA) and dehydrins in the roots of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) during 24-epibrassinolide-pretreatment (EB-

pretreatment) and PEG-induced dehydration. It was found coimmunolocalization of ABA, WGA and dehydrins in the cells of central cylinder of basal part untreated and EB-pretreated roots of wheat seedlings under normal conditions and under osmotic stress. Such mutual localization ABA and protective proteins, WGA and dehydrins, indicates the possible effect of their distribution in the tissues of EB-pretreated wheat roots during dehydration on the apoplastic barrier functioning, which apparently contributes to decrease the water loss under dehydration. Perhaps, the significant localization of ABA and wheat lectin in the metaxylem region enhances EB-induced transport of ABA and WGA from roots to shoots under stress. It can be assumed that brassinosteroids can serve as intermediates in the realization of the protective effect of WGA and wheat dehydrins during water deficit.

Keywords: *Triticum aestivum* L., abscisic acid (ABA), wheat germ agglutinin (AZP), late embryogenesis proteins (LEA; Late Embryogenesis Abundant), brassinosteroids (BS), dehydrins, water deficiency, roots, 24-epibrassinolide (EB)

Citation: Lubyanova A.R., Shakirova F.M., Bezrukova M.V. Effect of 24-epibrassinolide on localization of ABA, AZP, and dehydrins in wheat plant roots during dehydration. *Biomcs*. 2020. Vol. 12(3). P. 329-336. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-20 (In Russian)

© The Authors

Введение

Браassinстероиды (БС) - это группа растительных полигидроксильных стероидных гормонов, участвующих в регуляции роста клеток, сосудистой дифференцировке, процессах старения растений на протяжении всего вегетационного периода, а также формирующих защитные реакции на биотические и абиотические воздействия окружающей среды. Очевидно, что особый интерес с точки зрения практического применения в растениеводстве представляют те фитогормоны, которые сочетают в себе свойства активаторов роста и индукторов неспецифической резистентности. В стрессовых условиях экзогенная обработка БС устраняет торможение роста и фотосинтеза, улучшает состояние мембран растений, увеличивает устойчивость растений к оксидативному стрессу [Janeczko, 2019; Nolan et al., 2020]. Кроме того, ключевую роль в реализации защитных программ растений играет абсцизовая кислота (АБК), концентрация которой в этих условиях в растениях обычно резко возрастает. Известно о противоречивости данных, свидетельствующих о роли эндогенной АБК в реализации протекторного действия БС, что может быть связано со специфичностью ответов на них разных видов растений.

В ряде работ, большая часть из которых проведена на арабидопсисе, отмечается антагонизм АБК по отношению к БС [Wang et al., 2018] в таких процессах, как прорастание семян, рост корня и стресс-индуцированное закрытие устьиц растений. Известно, что эти фитогормоны антагонистично влияют на сигналинг друг друга - обработка БС уменьшает накопление АБК в растениях [Ha et al., 2018]. В свою очередь АБК ингибирует путь передачи сигналов БС. В то же время для регуляции экспрессии стрессовых генов

требуется участие как АБК, так и БС. При этом БС способны как редуцировать, так и накапливать АБК при стрессе.

Засуха является одним из наиболее широко распространенных абиотических стрессоров, снижающих урожайность сельскохозяйственных культур. При стрессах растения, как прикрепленные организмы, приспосабливаются за счет внутренних резервов, изменяя физиологические и биохимические процессы. Характерным защитным приспособлением растений является накопление белков позднего эмбриогенеза (LEA, Late Embryogenesis Abundant), из них огромный интерес вызывают белки группы 2 — дегидрины, которые накапливаются не только во время позднего эмбриогенеза, но и при действии многих стрессовых факторов. Известно также, что БС регулируют множество генов, участвующих в некоторых ключевых метаболических процессах у растений, подверженных солевому стрессу. Кроме дегидринов [Shakirova et al., 2016] к белкам, вовлеченным в формирование устойчивости растений под влиянием БС, можно отнести и агглютинин зародыша пшеницы (АЗП) [Avalbaev et al., 2020]. Синтез и накопление этих gab-белков в растениях пшеницы находится под контролем не только АБК, но и других фитогормонов. Например, 24-эпибрасинолид (ЭБ) на фоне отсутствия сдвигов в уровне эндогенной АБК участвует в регуляции экспрессии гена АЗП и TADHN гена дегидрина [Shakirova et al., 2012].

В нашей работе мы попытались оценить в одной серии экспериментов локализацию АБК, белков АЗП и дегидринов в связи с БС-индуцированной устойчивостью растений к засухе методами иммуногистохимии.

Материалы и методы

Исследования проводились в лабораторных условиях на растениях пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Салават Юлаев). Предварительно семена замачивали в течение трех часов в растворе 0.4 мкМ 24-эпибрассинолида (ЭБ). Контрольные семена замачивали в дистиллированной воде. Семена проращивали в течение 3 суток на водопроводной воде при комнатной температуре, затем проростки пересаживали на 10%-ную среду Хогланда-Арнона и выращивали при 16-часовом фотопериоде и освещенности 270 мкМ/(м²*с) ФАР. На восьмые сутки все растения разделили на две группы. Растения первой группы продолжали расти на 10%-ном растворе Хогланда-Арнона (контроль и ЭБ), растения второй группы перенесли на 12% ПЭГ, растворенный в 10%-ной среде Хогланда-Арнона (ПЭГ и ЭБ+ПЭГ). Водный дефицит, моделируемый 12%-ным раствором полиэтиленгликоля (ПЭГ 6000), длился 6 часов.

Исследование иммунолокализации АБК, АЗП и дегидринов проводили в базальной части корней проростков пшеницы, где все ткани хорошо дифференцированы, а большую часть объема клетки занимает вакуоль, применяя методы световой микроскопии с использованием полученных нами поликлональных специфических антител к АБК и АЗП, а также антител к консервативному К-сегменту дегидринов, любезно предоставленных проф. T.J. Close (США). Отрезки корней 8-суточных проростков длиной 7 мм отделяли бритвенным лезвием в чашке Петри с водой, чтобы избежать образования пузырьков воздуха в сосудистой системе, а затем переносили в фиксатор [Pina et al., 2012], содержащий 12.5 мМ PIPES (pH 6,9), 0.5 М EGTA, 3% параформальдегида, растворенного при добавлении концентрированного КОН, 0.25% глутарового альдегида, 0.3% Твина-20 и 0.3% Тритона-X-100, и подвергали воздействию вакуумом. Для фиксации АБК раствор дополнительно содержал 4% карбодииимид. Далее отрезки корней трижды промывали фиксатором и подвергали воздействию возрастающей концентрации этанола (30%, 50%, 70%, 90%), затем проводили заливку в метакрилатную смолу JB4 (EMS, США). После затвердевания блоки нарезали на ротационном микротоме на срезы толщиной 1.5 микрона. Проведение иммуногистохимического анализа распределения АБК, АЗП и дегидринов и окрашивание с использованием золотого конъюгата и серебряного усилителя (EMS, США) выполняли согласно [Ахиярова и др., (Ahijarova et

al.) 2006]. Срезы фотографировали на микроскопе AxioImager M1 ("Carl Zeiss", Германия), при увеличении объектива x40 и окуляра x5 с помощью фотокамеры Axio Cam MRc5 ("Carl Zeiss", Германия). Опыт проводили дважды, каждый вариант в 3-5 повторах.

Результаты и обсуждение

Проведенный анализ имунораспределения признанного стрессового фитогормона АБК на поперечных срезах базальной части контрольных корней пшеницы выявил максимальную локализацию этого фитогормона в зрелых сосудах ксилемы и в области проксимальной части эндодермы, исключая пропускные клетки (рис. 1). Ранее нами показано отсутствие изменений содержания АБК под влиянием предпосевного замачивания в 0.4 мкМ ЭБ [Avalbaev et al., 2020]. Однако следует отметить, что предобработка семян вызывала локальное концентрирование АБК в тканях центрального цилиндра - перицикле, метаксилеме и метафлоэме, а также стелярной паренхиме базальной части корней пшеницы. Такое накопление АБК в проводящей системе исследованной части корней предобработанных ЭБ растений по сравнению с контрольными свидетельствует о ее большей зрелости, что соответствует данным литературы об ускорении развития ксилемы под влиянием ЭБ [Jin et al., 2017], а также возможном усилении транспорта АБК в побег, где этот фитогормон участвует в регуляции транспирации воды и росте листьев [Hartung et al., 2002]. Нужно отметить, что у однодольных растений нет вторичного роста, отсутствует камбий, а метаксилема и метафлоэма составляют проводящую систему растения на протяжении всего жизненного цикла. За 6 ч действия обезвоживания, моделируемого 12%-ным ПЭГ, происходило увеличение содержания регистрируемой АБК в тканях центрального цилиндра. Интенсивность иммуногистохимического распределения АБК на поперечных срезах корней, выращенных из предобработанных ЭБ семян проростков в условиях стресса, приближалось к контролю. Такой пониженный вызванный стрессом уровень локализации АБК в этом варианте опыта свидетельствует об уменьшении под влиянием предобработки ЭБ негативного влияния обезвоживания и соответствует ранее полученным результатам о значительном снижении под влиянием ЭБ стресс-индуцированного накопления АБК в корнях пшеницы в условиях засухи [Avalbaev et al., 2020].

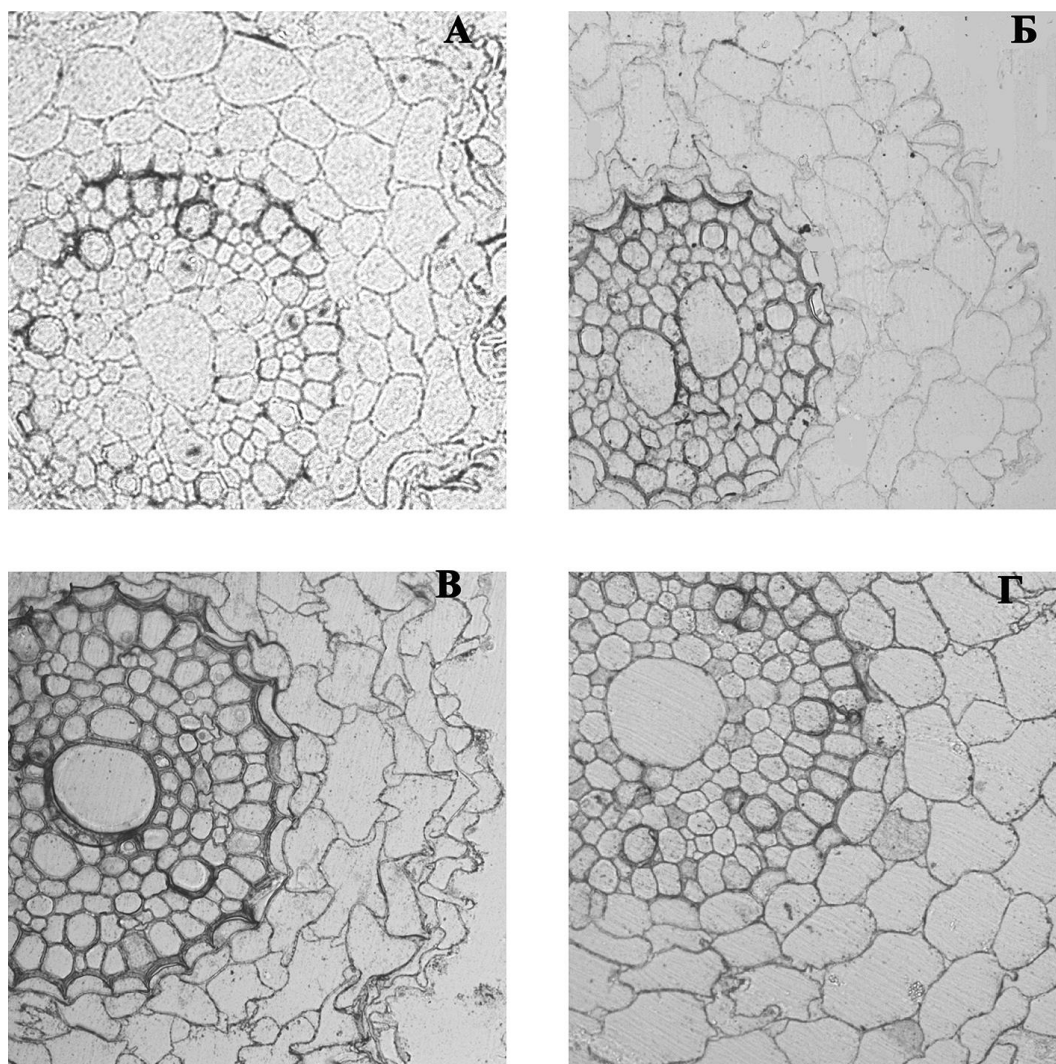


Рис. 1. Иммунолокализация АБК в поперечных срезах базальной части корней 8-суточных проростков пшеницы сорта Салават Юлаев. А — растения, выращенные на 10% растворе Хогланда-Арнона (контроль); Б — растения, семена которых перед посадкой обрабатывали 10-7 М 24-эпибрасинолидом в течение 3 часов; В — растения пшеницы после воздействия 12% ПЭГ в течение 6 часов; Г - растения пшеницы, семена которых обрабатывали 10-7 М 24-эпибрасинолидом в течение 3 часа, а на восьмые сутки — 12% ПЭГ в течение 6 часов.

Fig. 1. Immunolocalization of ABA in radial sections of the basal part of roots of 8-day-old wheat seedlings of the Salavat Yulaev variety. A - plants grown on a 10% solution of Hoagland-Arnon (control); B - plants whose seeds were treated with 10-7 M 24-epibrassinolide for 3 hours before planting; B - wheat plants after exposure to 12% PEG for 6 hours; G - wheat plants, which seeds of were treated with 10-7 M 24-epibrassinolide for 3 hours, and on the eighth day - 12% PEG for 6 hours.

Анализ характера иммуногистохимического распределения АЗП на срезах корней показал, что он имел сходство с иммунолокализацией АБК (рис. 2) и соответствовал полученным нами данным о количестве этого лектина в корнях пшеницы [Avalbaev et al., 2020]. Воздействие как ЭБ, так и ПЭГ вызывало интенсивное отложение красителя в области центрального цилиндра: в клетках перицикла, проксимальной части эндодермы, стелярной паренхимы. При предобработке семян ЭБ усиливалась иммунораспределение АЗП в клетках

метаксилемы, особенно центральной метаксилемы, и стелярной паренхимы около нее, что наводит на мысль об увеличении депонирования этого белка в сосуды ксилемы для транспортировки по растению. Под влиянием предобработки ЭБ накопление АЗП в паренхиме стели при стрессе было ниже при сохранении концентрирования его в эндодерме, особенно в тангентальных и U-образных клеточных стенках, в том числе и клетках поясков Каспари.

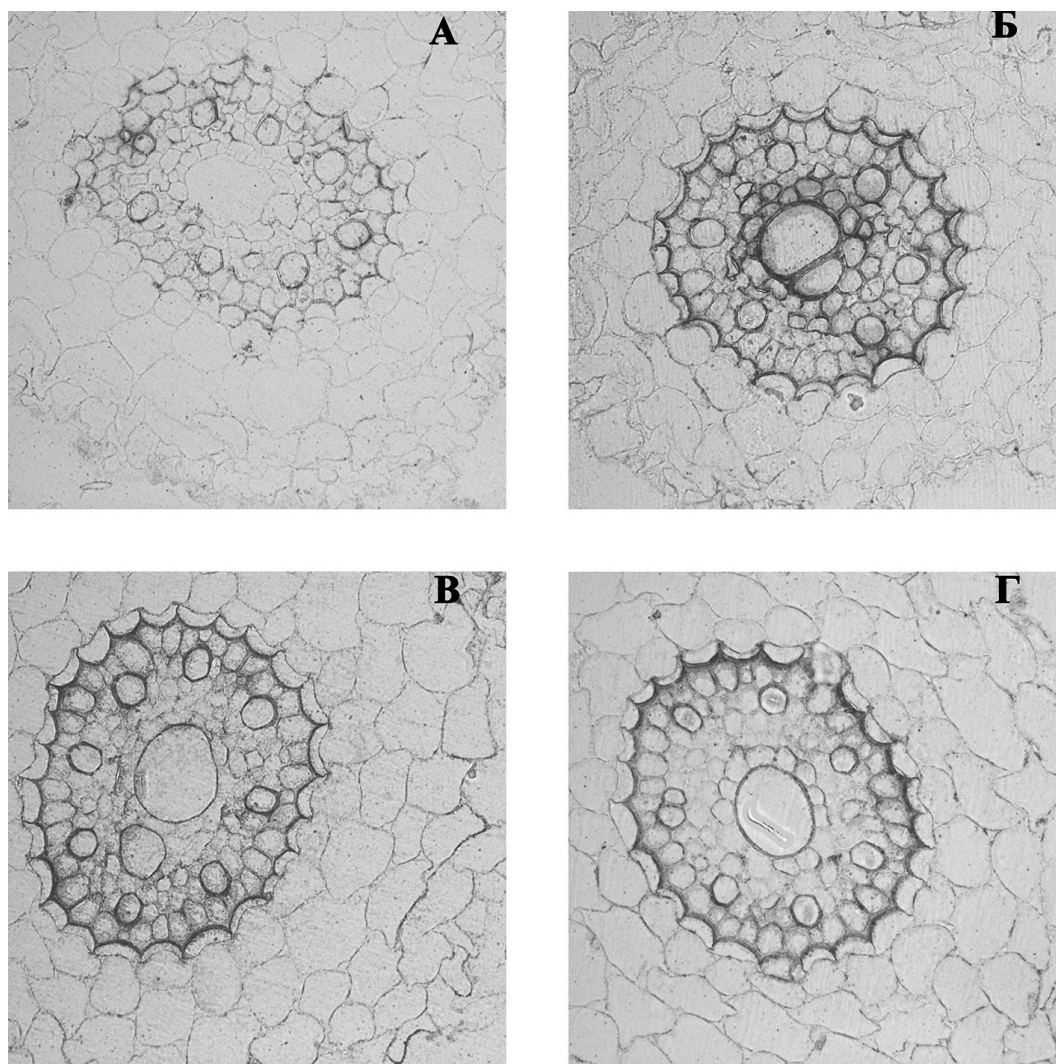


Рис. 2. Иммунолокализация АЗП в поперечных срезах базальной части корней 8-суточных проростков пшеницы сорта Салават Юлаев. А — растения, выращенные на 10% растворе Хогланда-Арнона (контроль); Б — растения, семена которых перед посадкой обрабатывали 10^{-7} М 24-эпибрасинолидом в течение 3 часов; В — растения пшеницы после воздействия 12% ПЭГ в течение 6 часов; Г - растения пшеницы, семена которых обрабатывали 10^{-7} М 24-эпибрасинолидом в течение 3 часа, а на 8-ые сутки — 12% ПЭГ в течение 6 часов.

Fig. 2. Immunolocalization of WGA in radial sections of the basal part of roots of 8-day-old wheat seedlings of the Salavat Yulaev variety. A - plants grown on a 10% solution of Hoagland-Arnon (control); B - plants whose seeds were treated with 10^{-7} M 24-epibrassinolide for 3 hours before planting; B - wheat plants after exposure to 12% PEG for 6 hours; G - wheat plants, which seeds of were treated with 10^{-7} M 24-epibrassinolide for 3 hours, and on the eighth day - 12% PEG for 6 hours.

Полученные данные выявили, что количество дегидринов в области базальной части корней пшеницы мало. Наиболее значительное количество дегидринов локализовалось в паренхиме стели, ассоциированное с мембранами клеточной стенки (рис. 3). Нами выявлено, что важный вклад в развитие предадаптирующего и защитного эффектов ЭБ на проростки пшеницы вносит его способность индуцировать двукратное накопление дегидрина с молекулярной массой 28 кДа в нормальных условиях произрастания и вызывать дополнительное накопление этого белка при стрессе [Shakirova et al., 2016].

Под влиянием ЭБ и обезвоживания интенсивность иммунного окрашивания на дегидрины усиливалась, при этом локализация дегидринов при воздействии 12% ПЭГ увеличивалась не только в клетках центрального цилиндра, но и в клетках кортекса. Исследование иммуногистохимического распределения дегидринов в тканях преобработанных ЭБ проростков при стрессе свидетельствует об уменьшении присутствия дегидринов в эндодерме и перицикле относительно вариантов опытов с необработанными фитогормонами растениями, подвергнутыми воздействию ПЭГ. Это согласуется с

иммунолокализацией АБК в базальной части корней пшеницы. При использовании неиммунной сыворотки окрашивания срезов не наблюдали, что свидетельствует о специфичности использованного нами иммуногистохимического

метода, который позволяет по интенсивности окрашивания оценить количество АБК, АЗП и дегидринов в тканях растений пшеницы. Дефицит воды вызывает деформацию формы клеток на полученных срезах.

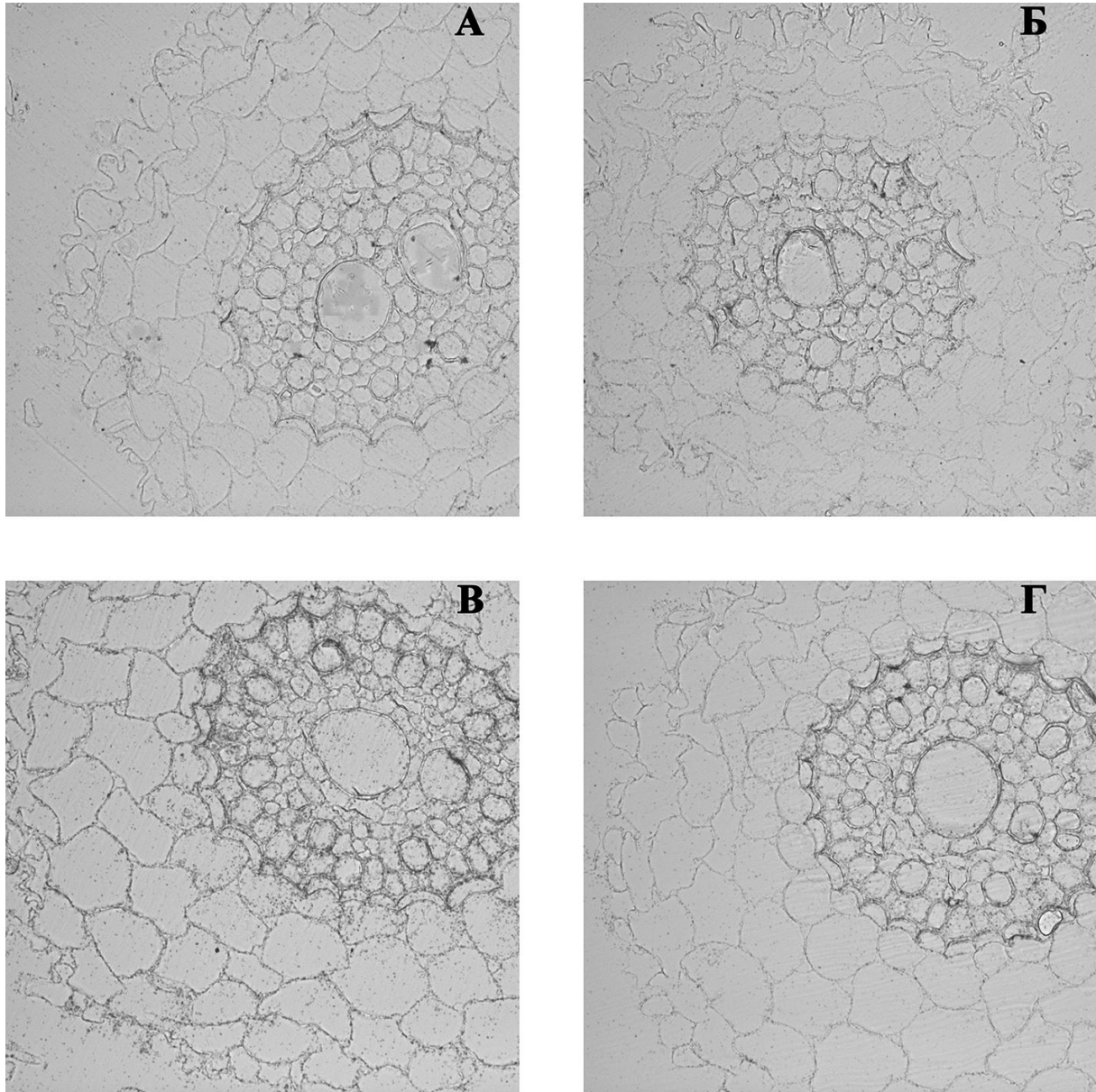


Рис. 3. Иммунолокализация дегидринов в поперечных срезах базальной части корней 8-суточных проростков пшеницы сорта Салават Юлаев. А — растения, выращенные на 10% растворе Хогланда-Арнона (контроль); Б — растения, семена которых перед посадкой обрабатывали 10-7 М 24-эпибрасинолидом в течение 3 часов; В — растения пшеницы после воздействия 12% ПЭГ в течение 6 часов; Г - растения пшеницы, семена которых обрабатывали 10-7 М 24-эпибрасинолидом в течение 3 часа, а на восьмые сутки — 12% ПЭГ в течение 6 часов.

Fig. 3. Immunolocalization of dehydrins in radial sections of the basal part of roots of 8-day-old wheat seedlings of the Salavat Yulaev variety. A - plants grown on a 10% solution of Hoagland-Arnon (control); B - plants whose seeds were treated with 10-7 M 24-epibrassinolide for 3 hours before planting; B - wheat plants after exposure to 12% PEG for 6 hours; G - wheat plants, which seeds of were treated with 10-7 M 24-epibrassinolide for 3 hours, and on the eighth day - 12% PEG for 6 hours.

Таким образом, полученные нами приоритетные данные о совместной коиммулолокализации АБК АЗП и дегидринов в клетках базальной части корней необработанных и предобработанных ЭБ проростков пшеницы в нормальных условиях и при дефиците воды демонстрируют вовлечение ЭБ в формирование защитных реакций растений пшеницы при обезвоживании.

Под влиянием воздействия 12%-ного ПЭГ на поперечных срезах корней нами выявлено усиление флуоресценции поясков Каспари в экзо- и эндодерме, что свидетельствует о дополнительном отложении лигнина и суберина (данные не представлены). Воздействие стресса приводило к частичной суберинизации радиальных, значительному укреплению внутренних тангентальных клеточных стенок эндодермы вблизи границы с перидиклом, окружающей сосудистый пучок, а также стелярной паренхимы, при этом во всей эндодерме наблюдалось отсутствие пропускных клеток. Картина распределения суберина в предобработанных ЭБ корнях проростков при стрессе соответствует наблюдавшейся нами в них локализации связанных со стрессом белков и свидетельствует о меньшей силе стресса, испытываемого растениями (рис. 2, 3). Анатомические особенности накопления связанных фенольных соединений в специализированных клетках, вероятно, способствуют формированию ограничивающего радиальный транспорт апопластного барьера, предотвращая потери воды (неконтролируемый обратный поток) из корня и изменяя пути переноса ионов в условиях осмотического стресса, являясь одним из возможных факторов, позволяющих сохранить деление и рост в условиях обезвоживания на высоком уровне. Незначительное влияние ПЭГ на локализацию АБК в клетках экзодермы связано, вероятно, с падением уровня эндогенной АБК к 6 ч действия стресса.

Вместе с тем, можно предположить увеличение под влиянием ЭБ и дефицита воды транспорта АБК и АЗП от корней к побегам, поскольку выявлена локализация этого стрессового фитогормона и лектина в области метаксилемы. Полученные данные свидетельствуют о возможном влиянии на функционирование апопластного барьера распределения АБК и защитных белков, АЗП и дегидринов, в тканях корней предобработанных ЭБ растений пшеницы при обезвоживании, что по-видимому, способствует уменьшению потери воды в условиях действия осмотика. В пользу этого свидетельствуют результаты об усилении иммулолокализации АБК, АЗП и дегидринов в клетках стелярной паренхимы, эндодермы и перидикла. Можно предположить, что БС могут служить интермедиатами в реализации защитного действия лектина АЗП и дегидринов пшеницы при стрессе. Таким образом, применение стимуляторов роста растений стероидной

природы, а также генетические и молекулярные исследования сигналинга БС в растениях являются очень перспективными направлениями работы современных исследователей для повышения стресс-устойчивости и урожайности растений.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований (20-04-00904а) и частично в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А16-116020350029-1) с привлечением приборного парка ЦКП «Биомика» (Отделение биохимических методов исследований и нанобиотехнологии РЦКП «Агидель») и УНУ «КОДИНК».

Литература

1. Ахиярова Г.Р., Фрике В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю. Накопление и распределение АБК в тканях листа и устьичная проводимость при водном стрессе, индуцированном засолением // Цитология. 2006. Т. 48. С. 918-923.
2. Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Allagulova C.R., Lubyanova A.R., Kudoyarova G.R., Fedorova K., Maslennikova D.R., Yuldashev R.A., Shakirova F.M. Wheat germ agglutinin is involved in the protective action of 24-epibrassinolide on the roots of wheat seedlings under drought conditions // Plant Physiol. Biochem. 2020. V. 146. P. 420-427. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.11.038
3. Ha Y.M., Dami Y.S., Nam K.H. Brassinosteroid reduces ABA accumulation leading to the inhibition of ABA-induced stomatal closure // Biochem. Biophys. Research Commun. 2018. V. 504. P. 143-148. doi: 10.1016/j.bbrc.2018.08.146
4. Hartung W., Sauter A., Hose E. Absciscic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. P. 27-32. doi: 10.1093/jexbot/53.366.27
5. Ilina E.L., Logachov A.A., Laplaze, L., Demchenko N.P., Pawlowski K., Demchenko K.N. Composite *Cucurbita pepo* plants with transgenic roots as a tool to study root development // Ann. Bot. 2012. V. 110. P. 479-489. doi: 10.1093/aob/mcs086
6. Janeczko A. Brassinosteroids in cereals – presence, physiological activity and practical aspects. Brassinosteroids: plant growth and development. Singapore: Springer Nature Pte Ltd. 2019. P. 59. doi: 10.1007/978-981-13-6058-9_3
7. Jin Y.L., Tang R.J., Wang H.H., Jiang C.M., Bao Y., Yang Y., Liang M.X., Sun Z.C., Kong F.J., Li B., Zhang H.X. Overexpression of *Populus trichocarpa* CYP85A3 promotes growth and biomass production in transgenic trees // Plant Biotechnol. J. 2017. V. 15. P. 1309-1321. doi: 10.1111/pbi.12717
8. Nolan T.M., Vukašinović N., Liu D., Russinova E., Yin Y. Brassinosteroids: Multidimensional Regulators of Plant Growth, Development, and Stress Responses // Plant Cell. 2020. V. 32(2). P. 295-318. doi: 10.1105/tpc.19.00335
9. Shakirova F., Allagulova Ch., Maslennikova D.,

Fedorova K., Yuldashev R., Lubyanova A., Bezrukova M., Avalbaev A. Involvement of dehydrins in 24-epibrassinolide-induced protection of wheat plants against drought stress // *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 108. P. 539-548. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.07.013

10. Shakirova F.M., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Fatkhutdinova R.A., Maslennikova D.R., Yuldashev R.A., Allagulova C.R., Lastochkina O.V. Hormonal intermediates in the protective action of exogenous phytohormones in wheat plants under salinity. *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Berlin: Springer. 2012. P. 185-228. doi: 10.1007/978-3-642-25829-9_9

11. Wang H., Tang J., Liu J., Hu J., Liu J., Chen Y., Cai Z., Wang X. Absciscic acid signaling inhibits brassinosteroid signaling through dampening the dephosphorylation of BIN2 by ABI1 and ABI2 // *Mol. Plant.* 2018. V. 11. P. 315-325. doi: 10.1016/j.molp.2017.12.013

References

1. Akhiyarova G.R., Fricke W., Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Veselov S.Yu. ABA accumulation and distribution during the leaf tissues shows its role stomatal conductance regulation under short-term salinity. *Tsitologiya*. 2006. V. 48. P. 918-923.

2. Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Allagulova C.R., Lubyanova A.R., Kudoyarova G.R., Fedorova K., Maslennikova D.R., Yuldashev R.A., Shakirova F.M. Wheat germ agglutinin is involved in the protective action of 24-epibrassinolide on the roots of wheat seedlings under drought conditions. *Plant Physiol. Biochem.* 2020. V. 146. P. 420-427. doi: 10.1016/j.plaphy.2019.11.038

3. Ha Y.M., Dami Y.S., Nam K.H. Brassinosteroid reduces ABA accumulation leading to the inhibition of ABA-induced stomatal closure. *Biochem. Biophys. Research Commun.* 2018. V. 504. P. 143-148. doi: 10.1016/j.bbrc.2018.08.146

4. Hartung W., Sauter A., Hose E. Absciscic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? *J. Exp. Bot.* 2002. V. 53. P. 27-32. doi:

10.1093/jexbot/53.366.27

5. Ilina E.L., Logachov A.A., Laplaze, L., Demchenko N.P., Pawlowski K., Demchenko K.N. Composite *Cucurbita pepo* plants with transgenic roots as a tool to study root development. *Ann. Bot.* 2012. V. 110. P. 479-489. doi: 10.1093/aob/mcs086

6. Janeczko A. Brassinosteroids in cereals – presence, physiological activity and practical aspects. *Brassinosteroids: plant growth and development*. Singapore: Springer Nature Pte Ltd. 2019. P. 59. doi: 10.1007/978-981-13-6058-9_3

7. Jin Y.L., Tang R.J., Wang H.H., Jiang C.M., Bao Y., Yang Y., Liang M.X., Sun Z.C., Kong F.J., Li B., Zhang H.X. Overexpression of *Populus trichocarpa* CYP85A3 promotes growth and biomass production in transgenic trees. *Plant Biotechnol. J.* 2017. V. 15. P. 1309-1321. doi: 10.1111/pbi.12717

8. Nolan T.M., Vukašinović N., Liu D., Russinova E., Yin Y. Brassinosteroids: Multidimensional Regulators of Plant Growth, Development, and Stress Responses. *Plant Cell*. 2020. V. 32(2). P. 295-318. doi:10.1105/tpc.19.00335

9. Shakirova F., Allagulova Ch., Maslennikova D., Fedorova K., Yuldashev R., Lubyanova A., Bezrukova M., Avalbaev A. Involvement of dehydrins in 24-epibrassinolide-induced protection of wheat plants against drought stress. *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 108. P. 539-548. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.07.013

10. Shakirova F.M., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Fatkhutdinova R.A., Maslennikova D.R., Yuldashev R.A., Allagulova C.R., Lastochkina O.V. Hormonal intermediates in the protective action of exogenous phytohormones in wheat plants under salinity. *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Berlin: Springer. 2012. P. 185-228. doi: 10.1007/978-3-642-25829-9_9

11. Wang H., Tang J., Liu J., Hu J., Liu J., Chen Y., Cai Z., Wang X. Absciscic acid signaling inhibits brassinosteroid signaling through dampening the dephosphorylation of BIN2 by ABI1 and ABI2. *Mol. Plant.* 2018. V. 11. P. 315-325. doi: 10.1016/j.molp.2017.12.013