

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ В ГОРМОНАЛЬНОЙ И РОСТОВОЙ РЕАКЦИИ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ГЕНОТИПОВ НА ДЕФИЦИТ ФОСФАТОВ¹

© 2021 г. Л. Б. Высоцкая^{1,*}, А. В. Феоктистова¹, З. А. Ахтямова¹,
Г. Р. Ахиярова¹, А. В. Коробова¹, Г. Р. Кудоярова¹

¹Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН
450054 Уфа, просп. Октября, 69, Россия

*E-mail: vysotskaya@anrb.ru

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 13.10.2020 г.

Дефицит фосфора в растениях арабидопсиса и ячменя вызывал перераспределение массы в пользу корня, обусловленное снижением содержания в побеге цитокининов (ЦК). У растений ячменя сорта Прерия это происходило за счет регуляции вторично активного трансмембранного переноса, у сорта Steptoe – уменьшения оттока ЦК из корней в результате подавления их синтеза. Отсутствие адаптивного ростового ответа мутанта ячменя AZ34 на удаление фосфата из среды связано с нарушением синтеза абсцизовой кислоты (АБК), повлекшим изменения содержания и распределения не только этого гормона, но и ЦК, индолилуксусной кислоты (ИУК). Обсуждается взаимное влияние гормонов и ключевая роль АБК в реализации ростового ответа на дефицит фосфора.

Ключевые слова: ячмень, арабидопсис, дефицит фосфора, рост, АБК, цитокинины, ИУК.

DOI: 10.31857/S0002188121010129

ВВЕДЕНИЕ

Изменение архитектуры корней – важная адаптивная реакция растений, обеспечивающая оптимизацию поглощения элементов минерального питания и воды. Относительная активация роста корней предполагает возрастание соотношения массы корней к массе побега и обеспечивает увеличение поглотительной способности корней при дефиците ресурсов в почвенном растворе. Быстрое удлинение корней позволяет растению осуществить поиск ресурсов в почве, а активное ветвление – быстрый захват элементов минерального питания [1]. Вместе с тем ростовая реакция на изменение уровня минерального питания не одинакова у растений разных видов и сортов [2, 3]. В этой связи выявление механизмов, от которых зависят особенности роста растений, в том числе и корневой системы, вызывает живой интерес исследователей. Предполагается, что изменение архитектуры корней в соответствии с условиями их обитания контролируется гормона-

ми, концентрация которых меняется под влиянием внешних воздействий [4]. Например, регуляторная роль цитокининов (ЦК) чаще обсуждается в реакции на уровень нитратов [5], а снижение концентрации этого гормона считается важным фактором в относительной активации роста корней при дефиците элементов минерального питания [6]. Предполагается, что накопление абсцизовой кислоты (АБК) при стрессе способствует относительной активации роста корней, что было наиболее убедительно показано в экспериментах с дефицитом воды [7]. Обсуждается роль ауксинов (ИУК) в регуляции ветвления корней при дефиците фосфатов [8]. Предположения о роли гормонов в регуляции архитектуры корней основаны скорее на данных косвенного характера – в основном на особенностях реакции на уровень минерального питания у генно-модифицированных растений, а если и измеряли содержание гормонов, то в лучшем случае – концентрация одного из них [5, 8, 9]. Одновременное определение нескольких гормонов и особенно АБК – редкое исключение [10], в то время как взаимодействие гормонов важно для более ясного понимания механизма регуляции роста корней [11, 12]. Лишь

¹ Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП “Агидель”, при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 20-04-00305 и госзадания АААА-А18-118022190099-6.

единичные работы посвящены изучению этой проблемы при дефиците фосфора [13], хотя растения практически всегда испытывают его недостаток из-за плохой растворимости фосфатов и недоступности для растений органических и комплексных соединений фосфора в почве. Соответственно, цель данной работы – выявление особенностей изменения содержания гормонов (цитокенинов, индолилуксусной кислоты и АБК) хорошо изученного модельного растения арабидопсиса [2, 8] и ячменя как важной сельскохозяйственной культуры [14], а также установление связи этих изменений с ростовой реакцией корней при дефиците фосфатов. Наряду с мутантными растениями ячменя AZ34 со сниженной способностью к синтезу АБК и растениями исходного генотипа сорта Steptoe, также был изучен сорт Прерия, который характеризуется как засухоустойчивый.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили растения арабидопсиса экотипа Columbia (*Col*) и ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сортов Прерия (внесен в Госреестр РФ) и Steptoe [15], а также мутанта Az34 [16] со сниженной способностью к синтезу АБК, появление которого стало результатом мутации гена *nar2a* исходного генотипа Steptoe. Семена после холодной индукции при 4°C проращивали в темноте. Проростки ячменя высаживали на плотки из стеклянных трубок и переносили на фосфатсодержащий (P+) модифицированный 10%-ный раствор Хогланда–Арнона (X–A) и на не содержащий KH_2PO_4 (P–) для моделирования дефицита фосфора. Модификация X–A (0.5 mM KNO_3 , 0.5 mM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 0.1 mM KH_2PO_4 , 0.1 mM MgSO_4) состояла в замене KH_2PO_4 на NaNH_2PO_4 для выравнивания концентрации ионов калия в (P+) и (P–) растворах. Замена существенно не влияла на рост растений, которые служили контролем. Проростки арабидопсиса пересаживали в сосуды с песком, пропитанным 100%-ным раствором X–A и выращивали до 2–3-х настоящих листьев. Затем пересаживали на плотки, в качестве которых служили полистироловые планшеты с отверстиями и переносили на (P+) и (P–) растворы так же, как и растения ячменя. Для предотвращения изменений pH, а в контрольных растворах – дефицита питания и фосфора, по ходу эксперимента все питательные среды ежедневно заменяли на свежие. Растения ячменя выращивали в условиях светоплощадки: 14 ч фотопериод 25–27/18°C день/ночь и 400 мкмоль/м²/с ФАР, растения арабидопсиса – в климатической

камере при 120 мкмоль/м²/с ФАР, 23/19°C день/ночь, относительной влажности воздуха 70%.

После переноса растений на бесфосфатную среду через 1 сут (ячмень) и через 3 сут (арабидопсис) отбирали образцы побегов и корней на определение содержания гормонов, а через 5–6 сут измеряли массу побега и корня, длину всех корней (ячмень) или главного (арабидопсис), а также количество боковых корней.

При обработке растений ячменя сорта Прерия протонофором карбонилцианид-*m*-хлорофенилгидразоном (КЦХФ) проростки ячменя в течение 2 сут выращивали на питательном растворе с фосфатом (P+), половина из которых в последующие сутки была перенесена на раствор без фосфата (P–). За один час до отбора проб на гормоны в питательные растворы половины растений (P+) и (P–) вводили протонофор до концентрации 10 мкМ [17].

Для определения содержания гормонов в тканях растительный материал гомогенизировали и экстрагировали 80%-ным этанолом, который упаривали до водного остатка после центрифугирования [14]. Цитокинины, содержащиеся в аликвоте водного остатка, концентрировали на картридже C-18 (Sep-Pak, США). Цитокинины элюировали 80%-ным этанолом, который упаривали досуха и, растворив в 0.02 мл 80%-ного спирта, наносили на силикагелевую пластину для тонкослойной хроматографии (Merck 50 × 200 × 0.25 мм силикагеля 60 F-254, Германия). В состав смеси для разделения цитокининов входили бутанол, аммиак, вода (6 : 1 : 2 v/v). В соответствии с положением метчиков зеатина, зетинрибозиды и зетиннуклеотида в УФ-свете содержащее зон элюировали 0.1 М фосфатным буфером (pH 7.4), в супернатанте определяли содержание цитокининов с помощью твердофазного иммуноферментного анализа (ИФА), используя антитела к зеатину, зетинрибозиду, которые имеют высокую специфичность к производным зеатина [18] и высокую иммунореактивность к зеатину, рибозиду и нуклеотиду зеатина [19]. Для определения содержания ИУК и АБК из аликвоты водного остатка, который предварительно разбавляли дистиллированной водой и подкисляли до pH 2.5, гормоны дважды экстрагировали диэтиловым эфиром (соотношение органической фазы и неорганической 1 : 3) [20]. На следующем этапе очистки к диэтиловому эфиру, содержащему гормоны, добавляли 1%-ный раствор гидрокарбоната натрия (pH 7.0–8.0, соотношение органической и неорганической фазы 2 : 1), из которого после подкисления до pH 2.5 вновь экстрагировали гормоны диэтиловым эфиром. Метилирование гормонов осу-

Таблица 1. Соотношение масс побег/корень, общая длина первичных корней и число боковых корней растений арабидопсиса (Col) и ячменя сортов Прерия, Steptoe и мутанта AZ34, при выращивании в течение 5–6 сут на содержащей (P+) и не содержащей (P–) фосфаты питательных средах

Вид, сорт	Длина первичных корней, см		Побег/корень, г/г		Число боковых корней	
	P+	P–	P+	P–	P+	P–
Арабидопсис	55 ± 3	74 ± 4*	5.7 ± 0.5*	3.3 ± 0.4	10 ± 2	16 ± 2*
Прерия	33 ± 3	32 ± 2	2.1 ± 0.1*	1.6 ± 0.1	23 ± 3*	14 ± 2
Steptoe	31 ± 2	37 ± 2*	2.7 ± 0.1*	2.2 ± 0.1	25 ± 3	29 ± 3
AZ34	29 ± 3	27 ± 3	3.0 ± 0.2	3.0 ± 0.2	32 ± 2	28 ± 2

Примечания. 1. Достоверно отличающиеся величины каждого показателя между вариантами выращивания (P+) и (P–) обозначены звездочками. То же в табл. 2. 2. $n = 30$, $p \leq 0.05$, t -тест.

шествляли диазометаном, после упаривания эфира и растворения в 80%-ном этаноле проводили иммуноферментный анализ с использованием сыворотки, содержащей антитела к ИУК и АБК.

Для иммуногистохимической локализации цитокининов и АБК через 1 сут воздействия дефицита фосфора отрезали верхушку главного корня длиной 5 мм и немедленно фиксировали либо смесью альдегидов (4%-ный параформальдегид и 0.1%-ный глутаральдегид на фосфатном буфере) для фиксации цитокининов [17], либо 4%-ным карбодиимидом (EDAC, Sigma, Япония) – для АБК [21]. Растительные ткани выдерживали в фиксаторе в течение 14 ч при 4°C, первые 30 мин создавали вакуум для улучшения проникновения раствора фиксатора. Постепенное обезвоживание проводили в серии разведений этанола (от 10 до 96%). На следующем этапе образцы тканей корня заключали в гидрофильную метакрилатную смолу JB4 (Electron Microscopy Sciences, США). Ультратонкие продольные срезы корней толщиной 1.5 мкм получали на ротационном микротоме (HM 325, “MICROM Laborgerate”, Германия) и помещали на предметные стекла. Для выявления локализации гормонов на срезах корней использовали кроличью иммунную сыворотку, содержащую специфические антитела к зеатинрибозиду или АБК. Разведения сывороток готовили на 0.1 М фосфатном буфере, содержащем 0.2%-ный желатин и 0.05%-ный Твин-20. Далее на срезы наносили вторичные иммуноглобулины козы против антител кролика, меченные коллоидным золотом (“Aurion”, Голландия). Иммунное золото проявляли препаратом серебра (“Aurion”, Голландия) и в световом микроскопе Axio Imager.A1 (“CarlZeiss Jena”, Германия), оборудованном цифровой камерой AxioCam MRc5 (“CarlZeiss Jena”), анализировали почернение срезов. Для контроля специфичности окрашивания часть срезов параллельно обрабатывали не-

иммунной сывороткой. Количественная оценка интенсивности окрашивания срезов на цитокинины и АБК выполнена с помощью программы ImageJ, как описано в [21], в условных единицах: за 100 принят максимальный уровень интенсивности окрашивания, за 0 – минимальный.

Активность цитокининоксидазы [22] определяли как деградацию изопентениладенина (ИП) в реакционной смеси с добавлением белка, выделенного из растений разных (P+ и P–) питательных сред (нг ИП/г белка/ч).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение ростовой реакции растений арабидопсиса и ячменя на удаление фосфатов из питательной среды выявило, что общей и воспроизводимой ростовой реакцией было снижение соотношения массы побега к массе корня (табл. 1). Эта реакция проявлялась у растений арабидопсиса и ячменя сортов Прерия и Steptoe, а ее отсутствие было зарегистрировано только у дефицитного по АБК мутанта ячменя AZ34. Дефицит фосфора ускорял удлинение корней растений арабидопсиса и ячменя сорта Steptoe, в то время, как ни у мутанта, ни у растений сорта Прерия дефицит фосфора не оказывал влияния на длину корней. Стимуляция ветвления после изъятия фосфата из питательного раствора была обнаружена у растений арабидопсиса. У ячменя сорта Прерия удаление фосфатов из питательной среды вызывало достоверное снижение количества боковых корней.

Сравнение ростовой и гормональной реакции на дефицит фосфора изученных растений показало, что снижение концентрации цитокининов в побеге предшествовало относительной активации роста корней (увеличение доли корня в массе растения) и было почти универсальным ответом (табл. 2). Только у дефицитного по АБК мутанта ячменя не было выявлено снижения содержания

Таблица 2. Концентрация ИУК, АБК и цитокининов (нг/г сырой массы) в побегах и корнях растений Арабидопсиса (Col) и ячменя сортов Прерия, Steptoe и мутанта AZ34, которые росли в течение 3-х (арабидопсис) или 1-х (ячмень) сут на питательном растворе, содержащем (P+) и не содержащем (P-) фосфат

Вид, сорт	ИУК		АБК		ЦК (Z+ZR+ZN)	
	P+	P–	P+	P–	P+	P–
Побег						
Арабидопсис	13 ± 1	21 ± 2*	4 ± 1	3 ± 1	4 ± 1*	2 ± 1
Прерия	6 ± 1*	4 ± 1	11 ± 1	14 ± 2	17 ± 2*	8 ± 2
Steptoe	25 ± 2	23 ± 2	13 ± 2	12 ± 2	10 ± 2*	6 ± 1
AZ34	26 ± 3	19 ± 2	10 ± 1	11 ± 2	7 ± 1	8 ± 1
Корень						
Арабидопсис	6 ± 1	9 ± 1*	20 ± 2	19 ± 2	10 ± 1	12 ± 2
Прерия	3.4 ± 0.2	3.9 ± 0.2	15 ± 1	22 ± 1*	10 ± 1	26 ± 2*
Steptoe	24 ± 2	40 ± 3*	20 ± 2	19 ± 1	8 ± 1	8 ± 1
AZ34	33 ± 2	34 ± 2	10 ± 1	13 ± 1	11 ± 1	9 ± 1

Примечание. $n = 9$, $p \leq 0.05$, t -тест.

цитокининов в побеге, что совпадало с отсутствием относительной активации роста корней. Очевидно, что обнаруженное соответствие не было случайным. Показано, что цитокинины необходимы для поддержания роста побега [6], снижение их уровня в этом органе при дефиците фосфора способствует ингибированию его роста, что освобождает ресурсы для их экспорта в корни.

Механизмы снижения концентрации цитокининов в побеге при фосфатном голодании, исходя из анализа полученных экспериментальных данных, могли быть различными. У растений ячменя сорта Прерия обнаружено снижение концентрации цитокининов в побеге, предположительно, являлось следствием ингибирования их транспорта в побег из корней, поскольку было выявлено их накопление в корнях на фоне дефицита фосфора (табл. 2). Ранее было показано, что снижение оттока цитокининов из корней может быть обусловлено их активным поглощением клетками корней [17]. В настоящих экспериментах с растениями ячменя сорта Прерия ингибирование вторично активного трансмембранного переноса с помощью протонифора КЦХФ уменьшало уровень накопления цитокининов в корнях и увеличивало их концентрацию в побеге на фоне дефицита фосфатов (рис. 1). Эти результаты являются аргументом в пользу предположения о том, что в случае растений ячменя сорта Прерия снижение уровня цитокининов в побеге было результатом ингибирования их транспорта из корней за счет активного поглощения этих гормонов клетками корней. В случае сорта Steptoe, механизм снижения притока цитокининов из корней при дефиците фосфатов мог быть иным. У сорта

Steptoe в наших экспериментах при дефиците фосфора была выявлена стимуляция удлинения корней, при этом концентрация цитокининов в целом корне (нг/г) не зависела от среды выращивания (P+ и P–). Очевидно, что основные события, связанные с ростом корня в длину, происходили в его апексе. С помощью метода иммуногистохимической локализации с использованием специфических антител к гормону была проведена оценка интенсивности окрашивания на присутствие в клетках кончика корня цитокининов. Как видно из рисунка, окрашивание на цитокинины достоверно снижалось под влиянием дефицита фосфатов (рис. 2). Поскольку апекс корня является местом синтеза цитокининов, эти результаты дают основание предполагать, что у растений ячменя сорта Steptoe дефицит фосфора подавлял синтез цитокининов. Таким образом, снижение уровня цитокининов в побегах этих растений при данном воздействии могло быть следствием уменьшения притока цитокининов из корней в результате подавления их синтеза.

В литературе очень широко представлены результаты исследований с растениями арабидопсиса, которые выращивали на среде с агаром и сахарозой. В большинстве этих экспериментов было зарегистрировано торможение линейного роста корней [3], которое исследователи зачастую рассматривают как адаптивную реакцию растений, поскольку фосфаты из-за их низкой растворимости накапливаются в верхних слоях почвы [23]. В наших опытах мы не обнаружили снижения скорости удлинения корней при дефиците фосфатов ни у одного из изученных генотипов (табл. 1), что, предположительно, могло быть свя-

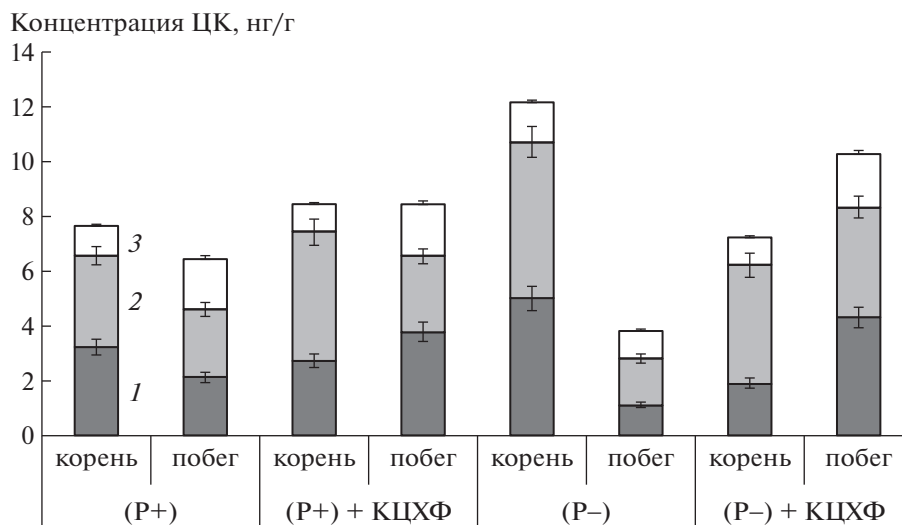


Рис. 1. Концентрация цитокининов (зеатин (Z) – 1, зеатинрибозид (ZR) – 2, зеатиннуклеотид (ZN) – 3), нг/г сырой массы, в корнях и побегах проростков ячменя сорта Прерия, которые в течение 1 сут выращивали на содержащем (P+) и не содержащем (P-) фосфат питательных растворах. За один час до отбора проб на гормоны в растворы вносили протонифор КЦХФ до 10 мкМ. Представлены средние величины и ошибки среднего, $n = 9$.

зано в том числе и с отсутствием сахарозы в использованной в опытах питательной среде. Сегодня уже доказано, что само присутствие сахарозы в питательном растворе влияет на ростовую реакцию корней [24]. Вместе с тем у растений пшеницы дефицит фосфатов вызывал стимуляцию, а не подавление скорости роста корней [23]. Авторы объясняют это необходимостью удлинения корней для поиска элементов питания в бедной почве, а затем их активного ветвления в случае достижения богатых питанием слоев.

Что касается регуляции роста корней цитокининами, то в отличие от влияния на побег они скорее подавляют рост корней [6]. Поэтому мы полагаем, что активация удлинения корней, зарегистрированная у растений сорта Steptoe на фоне фосфатного голодания, могла быть следствием понижения уровня цитокининов в апексах корней этих растений (рис. 2).

В наших опытах не было зарегистрировано быстрого (в течение суток) существенного накопления АБК в целом растении (**bulk ABA**) в ответ на дефицит фосфора (табл. 2), лишь в корнях растений ячменя сорта Прерия было обнаружено достоверное накопление этого гормона. Ранее, в опытах с разбавлением питательного раствора наблюдали накопление АБК в побегах растений пшеницы [11]. Стимулом к накоплению гормона было снижение концентрации осмотиков и, возможно, уменьшение тургора клеток побега [25]. В отличие от резкого снижения содержания всех макроэлементов питательного раствора путем его

разбавления, удаление фосфатсодержащей соли не приводило к существенному снижению осмолальности среды, которая для (P+) и (P-) растворов составляла 0.009 осмоль/кг. Возможно, поэтому заметного накопления АБК в целом растении сорта Steptoe не было зарегистрировано при дефиците фосфора. На полной питательной среде у мутанта AZ34, как и ожидалось, содержание АБК было меньше по сравнению с растениями исходного генотипа Steptoe (табл. 2), при фосфатном голодании у мутанта наблюдали отсутствие

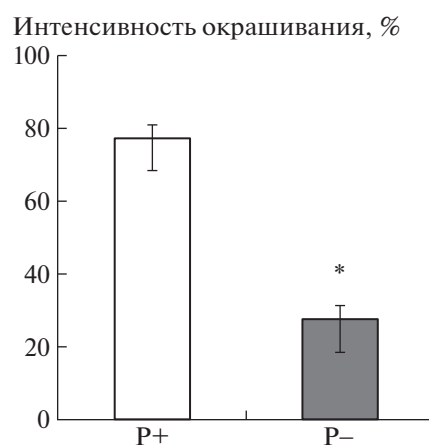


Рис. 2. Количественная оценка интенсивности окрашивания на цитокинины срезов апексов корней растений ячменя сорта Steptoe с помощью программы ImageJ. Звездочкой обозначены достоверные различия между (P+) и (P-); $p \leq 0.05$, $n = 12$ окрашенных срезов каждого варианта.

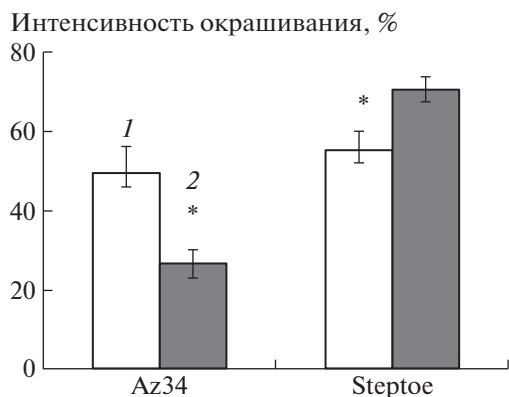


Рис. 3. Количественная оценка интенсивности окрашивания на АБК срезов апексов корней растений ячменя сорта Steptoe и мутанта AZ34 с помощью программы ImageJ. Звездочкой обозначены достоверные различия между (P+) – 1 и (P-) – 2; $p \leq 0.05$, $n = 12$ окрашенных срезов каждого варианта каждого генотипа.

характерных реакций, таких как относительная активация роста корней, снижение содержания цитокининов в побеге. Это свидетельствовало о том, что способность к синтезу АБК играла существенную роль в реакции растений на дефицит фосфатов. В отличие от анализа суммарного содержания АБК иммунолокализация этого гормона в кончиках корней показала достоверное увеличение его содержания у проростков сорта Steptoe и снижение – у мутанта AZ34 (рис. 3).

Ранее было показано, что накопление АБК в результате воздействия тотального дефицита макроэлементов активировало цитокининоксидазу, и, как результат, снижало уровень цитокининов в растениях пшеницы [11]. В наших опытах с удалением фосфата из питательного раствора в апексах корней ячменя сорта Steptoe активации этого фермента под влиянием дефицита фосфора не было обнаружено. Изменение активности цитокининоксидазы наблюдали параллельно со снижением уровня цитокининов. Активность составила 20.2 ± 2.1 и 15.4 ± 1.7 нг ИП/г сырой массы/ч ($n = 9$) в растениях с (P+) и (P-) питательной среды соответственно. В то же время отсутствие как накопления АБК, так и снижения уровня цитокининов в верхушках корней мутанта AZ34, могло свидетельствовать о связи пониженного уровня цитокининов в кончиках корней растений сорта Steptoe с накоплением в них АБК. Способность АБК подавлять уровень экспрессии *IPT*-генов, контролирующих синтез цитокининов [26], позволяет предполагать, что повышенный уровень АБК может способствовать ингибированию синтеза цитокининов.

Наконец, важно обсудить возможное участие ауксинов в реакции корней на дефицит фосфатов. Ауксины чаще всего обсуждают в связи с образованием боковых корней. Обнаруженное повышение концентрации ИУК в корнях арабидопсиса под влиянием дефицита фосфатов соответствует довольно многочисленным свидетельствам усиления ветвления корней растений арабидопсиса на фоне фосфатного голодания [17], а также данным об участии ауксинов в регуляции этих процессов [8, 27]. Тем не менее, у растений ячменя стимуляции ветвления под влиянием дефицита фосфора не обнаружили: у растений ячменя сорта Прерия, наоборот, было зарегистрировано снижение ветвления, а у сорта Steptoe в обсуждаемых временных рамках усиления ветвления не было отмечено, несмотря на повышенный уровень ауксинов в корнях на фоне фосфатного голода. Очевидно, одного накопления ауксинов было недостаточно для стимуляции ветвления корней, что предполагает влияние других гормонов и факторов. Известно, что АБК негативно влияет на рост и формирование примордиев боковых корней, что и объясняет подавление их образования у ячменя сорта Прерия при дефиците фосфора. У сорта Steptoe накопление АБК было обнаружено лишь в апексах корней, но именно здесь и осуществляется закладка примордиев боковых корней. Соответственно, в отличие от арабидопсиса, отсутствие достоверных изменений в ветвлении корней растений ячменя сорта Steptoe в ответ на недостаток фосфора могло быть результатом разнонаправленного влияния на этот процесс ауксинов и АБК.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление изменений содержания гормонов (цитокининов, индолилуксусной кислоты и АБК) в растениях арабидопсиса и ячменя, в том числе и мутанта со сниженной способностью к синтезу АБК, с ростовой реакцией корней этих растений позволило выявить ключевую роль АБК в формировании архитектуры корневой системы при дефиците фосфатов. Видовым и сортовым особенностям ростовых ответов корней на отсутствие в питательном растворе фосфата предшествовали изменения гормонального баланса, которые были выявлены как на уровне целого растения, так и на уровне клеток корня. Обнаруженное перераспределение массы в пользу корней у растений арабидопсиса и ячменя, за исключением мутанта Az34, могло быть обусловлено снижением содержания в побегах цитокининов, которое достигалось у разных сортов ячменя с помощью

различных механизмов: регуляция транспорта у сорта Прерия и подавление синтеза у сорта Steptoe. Активации удлинения и ветвления корня растений арабидопсиса предшествовало накопление в них ауксина, у растений ячменя сорта Прерия подавление ветвления корней, предположительно, связано с накоплением АБК и ЦК. Снижение в апексах корней растений сорта Steptoe концентрации цитокининов под влиянием АБК может являться стимулом для активации их линейного роста, в то время как отсутствие изменений ветвления может быть результатом взаимодействия ИУК и АБК.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hodge A. Roots: the acquisition of water and nutrients from the heterogeneous soil environment // *Progress in Botany*. 2010. V. 71. P. 307–337.
- Niu Y.F., Chai R.S., Jin G.L., Wang H., Tang C.X., Zhang Y.S. Responses of root architecture development to low phosphorous availability: a review // *Ann. Bot.* 2013. V. 112. P. 391–408.
- Kudoyarova G.R., Dodd I.C., Veselov D.S., Rothwell S.A., Veselov S.Y. Common and specific responses to availability of mineral nutrients and water // *J. Exp. Bot.* 2015. V. 66. P. 2133–2144.
- Rubio V., Bustos R., Irigoyen M.L., Cardona-López X., Rojas-Triana M., Paz-Ares J. Plant hormones and nutrient signaling // *Plant Mol. Biol.* 2009. V. 69. P. 361–73.
- Sakakibara H., Takei K., Hirose N. Interactions between nitrogen and cytokinin in the regulation of metabolism and development // *Trends Plant Sci.* 2006. V. 11. P. 440–448.
- Werner T., Nehnevajova E., Kollmer I., Novak O., Strnad M., Kramer U., Schmulling T. Root-specific reduction of cytokinin causes enhanced root growth, drought tolerance, and leaf mineral enrichment in Arabidopsis and tobacco // *Plant Cell*. 2010. V. 22. P. 3905–3920.
- Sharp R.E., Poroyko V., Hejlek L.G., Spollen W.G., Springer G.K., Bohnert H.J., Nguyen H.T. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics // *J. Exp. Bot.* 2004. V. 55. P. 2343–2351.
- Nacry P., Canivenc G., Muller B., Azmi A., Onckelen H.V., Rossignol M., Dumas P. A role for auxin redistribution in the response of the root system architecture to phosphate starvation in Arabidopsis // *Plant Physiol.* 2005. V. 138. P. 2061–2074.
- Zhu X.F., Zhao X.S., Wu Q., Shen R.F. Abscisic acid is involved in root cell wall phosphorus remobilization independent of nitric oxide and ethylene in rice (*Oryza sativa*) // *Ann Bot.* 2018. V. 8(121). P. 1361–1368. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy034>
- Kiba T., Kudo T., Kojima M., Sakakibara H. Hormonal control of nitrogen acquisition: roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 1399–1409.
- Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Veselov S.Y., 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 // *Func. Plant Biol.* 2009. V. 36. P. 66–72.
- Liu J., Moore S., Chen C., Lindsey K. Crosstalk complexities between auxin, cytokinin, and ethylene in Arabidopsis root development: from experiments to systems modeling, and back again // *Mol. Plant.* 2017. V. 10. P. 1480–1496.
- Prerostova S., Kramna B., Dobрева P.I., Gaudinova A., Marsik P., Fialad R., Knirscha V., Vanek T., Kuresovae G., Vankova R. Organ-specific hormonal crosstalk in phosphate deficiency // *Environ. Exp. Bot.* 2018. V. 153. P. 198–208.
- Vysotskaya L.B., Trekozova A.W., Kudoyarova G.R. Effect of phosphorus starvation on hormone content and growth of barley plants // *Acta Physiol. Plant.* 2016. V. 38. P. 108. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2127-5>
- Muir C.E., Nilan R.A. Registration of Steptoe barley // *Crop Sci.* 1973. V. 13. P. 770.
- Walker-Simmons M., Kudrna D.A., Warner R.L. Reduced accumulation of ABA during water stress in a molybdenum cofactor mutant of barley // *Plant Physiol.* 1989. V. 90. P. 728–733.
- Kudoyarova G.R., Korobova A.V., Akhiyarova G.R., Arkhipova T.N., Zaytsev D.Yu/, Prinsen E., Egutkin N.L., Medvedev S.S., Veselov S.Yu. Accumulation of cytokinins in roots and their export to the shoots of durum wheat plants treated with the protonophore carbonyl cyanide *m*-chlorophenylhydrazone (USSR) // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. № 9. P. 2287–2294.
- Arkhipova T.N., Prinsen E., Veselov S.U., Martinenko E.V., Melentiev A.I., Kudoyarova G.R. Cytokinin producing bacteria enhance plant growth in drying soil // *Plant and Soil.* 2007. V. 292. № 1–2. P. 305–315.
- Veselov S.Yu., Valcke R., Van Onckelen H., Kudoyarova G.R. Cytokinin content and location in the leaves of the wild-type and transgenic tobacco plants // *Rus. J. Plant Physiol.* 1999. 46(1). P. 26–31.
- Veselov S.U., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., Gyuli-Zade V.G., Mustafina A.R., Kof E.K. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid // *Physiol. Plantarum.* 1992. V. 86. P. 93–96.
- 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. P. 777–785.
- Veselov S.Yu., Simonyan M.V. Immunoenzyme analysis of cytokinins as an assay for cytokinin oxidase activity // *Russ. J. Plant Physiol.* 2004. T. 51. № 2. C. 266–270.
- Lynch J.P. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops // *Plant Physiol.* 2011. V. 156. P. 1041–1049.
- Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Кулуев Б.Р., Шарипова Г.В., Федяев В.В., Мухарримова А.Ф., Ступак Е.Э., Веселов Д.С. Взаимодействие сахара и ауксинов в регуляции ветвления корней в норме

- и при дефиците фосфатов // Изв. УфНЦ РАН. 2017. № 3(1). С. 126–129.
25. *Vysotskaya L.B., Korobova A.V., Kudoyarova G.R.* Abscisic acid accumulation in the roots of nutrient-limited plants: its impact on the differential growth of roots and shoots // *J. Plant Physiol.* 2008. V. 165. P. 1274–1279.
26. *Ha S., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.S.* Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses // *Trends Plant Sci.* 2012. V. 17. P. 172–179.
27. *Pérez-Torres C.A., López-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Ibarra-Laclette E., Dharmasiri S., Estelle M., Herrera-Estrella L.* Phosphate availability alters lateral root development in *Arabidopsis* by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor // *Plant Cell.* 2008. V. 20. P. 3258–3272.

Similar and Specific Hormonal and Root Growth Responses to Phosphate Starvation in Plants of Different Genotypes

L. B. Vysotskaya^{a,#}, A. V. Feoktistova^a, Z. A. Akhtyamova^a, G. R. Akhiyarova^a,
A. V. Korobova^a, and G. R. Kudoyarova^a

^a*Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Centre, RAS
prosp. Oktyabrya 69, 450054 Ufa, Russia*

[#]*E-mail: vysotskaya@anrb.ru*

Deficiency of phosphorus in plants of *Arabidopsis* and barley caused a redistribution of mass in favor of the root, due to a decrease in the content of cytokinins (CK) in the shoot. In barley plants of the Prairie variety, this was due to the regulation of the secondary active transmembrane transfer, and in Steptoe variety, due to a decrease in the outflow of CK from the roots as a result of the inhibition of their synthesis. The lack of an adaptive growth response of the AZ34 barley mutant to the removal of phosphate from the medium is associated with a disruption in the synthesis of ABA, which led to changes in the content and distribution of not only this hormone, but also CK, IAA. The mutual influence of hormones and the key role of ABA in the implementation of the growth response to phosphorus deficiency are discussed.

Key words: barley, *Arabidopsis*, phosphorus deficiency, growth. ABA, cytokinins, IAA.