

УДК 577.175.1:582.542.11:58.036

АБСЦИЗОВА ТА ІНДОЛІЛ-3-ОЦТОВА КИСЛОТИ В ОРГАНАХ *Triticum spelta* L. ПІСЛЯ ТЕПЛОВОГО СТРЕСУ ТА У ПЕРІОД ВІДНОВЛЕННЯ

© 2020 р. І. В. Косаківська, Л. В. Войтенко,
М. М. Щербатюк, В. А. Васюк

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної Академії наук України
(Київ, Україна)*

У лабораторних умовах досліджено вплив модельованого теплового стресу (+40°C, 2 год) на характер накопичення та розподіл ендogenous абсцизової (АБК) та індоліл-3-оцтової (ІОК) кислот в органах 14-добових рослин піввчистої пшениці *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та на 21-у добу (після відновлення). Встановлено, що в контрольних умовах АБК та ІОК домінували у надземній частині. Під час росту на 21-у добу вміст ІОК у коренях збільшився вдвічі, тоді як АБК накопичувалася переважно у надземній частині. Після гіпертермії вміст ендogenous АБК у надземній частині і коренях зріс відповідно в 1,8 і 1,4 раза і склав 42,5 і 22,8 нг/г сирої речовини, тоді як кількість ІОК зменшилась у 2,3 і 1,3 раза і склала 24,8 і 6,4 нг/г сирої речовини. У період відновлення на 21-у добу зафіксовано зменшення рівня ендogenous АБК у надземній частині на 39,3%, в коренях – на 8,3%. Вміст гормону у надземній частині в післястресовий період не досягав контрольних показників, проте в коренях перевищив їх на 20,1%. Зменшення вмісту ендogenous ІОК на 25,4% у період відновлення спостерігалось у надземній частині, у коренях, навпаки, вміст гормону зріс на 60,9%, проте показники дослідних рослин поступались контрольним. У цілому після впливу короткотривалої гіпертермії у рослин спельти характер накопичення і розподілу АБК та ІОК, як і у спорідненого виду *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, відзначався різною спрямованістю: вміст АБК зростав, а ІОК – зменшувався, особливо у надземній частині, а найнижчі кількості ІОК були виявлені у коренях. Обговорюється функціональна взаємодія АБК та ІОК за теплового стресу та після відновлення. Отримані результати виявили риси подібності і відмінності у реакції фітогормональної системи споріднених видів пшениць на короткотривалу гіпертермію і підтвердили, що зміни у балансі й локалізації АБК та ІОК причетні до формування стратегії адаптації.

Ключові слова: *Triticum spelta*, абсцизова кислота, індоліл-3-оцтова кислота, тепловий стрес, відновлення

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.083>

За морфологічними ознаками види роду *Triticum* поділяють на голозерні (справжні) й піввчисті або полб'яні (Жуковский, 1971). Гексаплоїдна пшениця *Triticum spelta* L. належить до піввчистих видів, має 42 хромосоми, генетично споріднена з голозерною м'якою пшеницею *Triticum aestivum* L. Як окремих біологічний вид спельта виникла на Близькому Сході внаслідок спонтанної зміни у геномі *Aegilops*

squarrosa (Господаренко та ін., 2016). Спельта вважається одним із ймовірних диких попередників *T. aestivum*. Вона невибаглива до умов вирощування, має високий коефіцієнт кущіння, скоростигла, зерно не обсіпається та не пошкоджується шкідниками, стійка до перезволоження, холодо- та зимостійка (Бабенко та ін., 2017; 2018). Зерно спельти містить до 25% білка, що вдвічі більше ніж у *T. aestivum*, 18 незамінних амінокислот, які відсутні у тваринній їжі, багате ненасиченими жирними кислотами і клітковиною (Горн, 2008; Шелепов и др., 2004). Високі харчові якості та адаптованість до мало-

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна;
e-mail: irynakosakivska@gmail.com

витратного органічного землеробства, привертають увагу до спельти у багатьох країнах Європи (Твердохліб, Богуславський, 2012).

Озима пшениця менш пристосована до високої температури, ніж такі зернові культури, як кукурудза або рис. Ранній етап онтогенезу перед цвітінням найбільш чутливий до дії високих температур (Cossani, Reynolds, 2012). Рослини адаптуються до кліматичних перепадів за участю складної системи протекторних та запобіжних молекулярно-фізіологічних механізмів, ключову роль серед яких відіграють фітогормони (Косаківська, 2007). До головних регуляторів стресових реакцій належить абсцизова кислота (АБК), вміст й розподіл якої в клітинах, тканинах та органах рослини є вирішальними при визначенні її активності (Войтенко, Косаківська, 2016). За звичайних умов гормон контролює проростання насіння, обпадання листків і дозрівання плодів, індукує вегетативний ріст (Косаківська та ін., 2019а). За дії стресу вміст гормону зростає, гальмуються метаболічні процеси, ріст і розвиток (Vishwakarma et al., 2017). Одразу від початку дії стресора відбувається індуковане гормоном закривання продихів (Geiger et al., 2011). АБК уповільнює ріст пагонів і активує ріст коренів (McAdam et al., 2016), контролює поглинання і транспорт води кореневою системою (Maurel et al., 2015).

Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) задіяна у регуляції росту і розвитку рослин і модуляція ауксинових шляхів суттєво впливає на формування врожаю (Wang et al., 2017). ІОК синтезується з триптофану, вміст і розподіл гормону в клітинах рослин контролюється співвідношенням між процесами біосинтезу *de novo*, кон'югації і деградації (Mashiguchi et al., 2011; Won et al., 2011). Листки молодих рослин характеризуються найвищим вмістом і біосинтезом гормону (Ljung et al., 2001). За обробки 7-добових рослин ярої пшениці сорту Московська 35 екзогенною ІОК у пагонах відбулось зв'язування вільної форми гормону з утворенням амідних кон'югатів, а в коренях спостерігався окиснювальний розпад гормону і активація захисного ІОК-оксидазного контролю (Олюнина и др., 1999).

Морфолого-фізіологічні зміни, які пом'якшують стресові навантаження, є важливою передумовою стресостійкості рослин. У попередніх роботах ми визначили морфологічні ознаки в реакції рослин *T. spelta* на короткотривалу гіпертермію і показали, що у 3-добових проростках стійкішими були надземні органи. У 14-добових рослин короткотривала

гіпертермія призводила до зменшення біомаси надземної частини і підвищення сухої біомаси коренів, тоді як лінійні розміри досліджуваних органів не змінювалися. Після припинення дії високої температури краще відновлювалася надземна частина, тоді як у коренів спостерігався лише деякий приріст сухої біомаси, проте всі досліджувані параметри поступались контрольним (Косаківська та ін., 2019б). Нами також встановлено, що праймування зернівок розчином АБК у концентрації 10^{-6} М підвищувало стійкість 14- та 21-добових рослин спельти до високої температури (Косаківська та ін., 2019б).

Оскільки АБК та ІОК відзначаються різноспрямованим характером дії на ростові процеси і водночас є активними компонентами стресостійкості, метою нашої роботи було дослідити динаміку і баланс цих гормонів в органах молодих рослин спельти за умов моделюваної короткотривалої гіпертермії і після відновлення.

МЕТОДИКА

Досліджували рослини піввчистої пшениці *Triticum spelta* L. середньорослого, стійкого до вилягання, морозостійкого та екологічно пластичного сорту Франкенкорн. Зернівки спельти отримано з колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України (м. Харків). Відкалібровані зернівки, які попередньо стерилізували у 80% розчині етанолу, пророщували у термостаті за температури $+24^{\circ}\text{C}$ впродовж 21 год, наклонуті зернівки висаджували у посудини з прожареним річковим піском (2 кг). Рослини вирощували у контрольованих умовах за температури $+20^{\circ}\text{C}$, інтенсивності освітлення $690 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \times \text{с})$, фотоперіоду 16/8 год (день/ніч), відносної вологості повітря – $65 \pm 5\%$. Вологість субстрату підтримували на рівні 60% від повної вологоємності. Щоденний полив рослин проводили розчином Кнопа з розрахунку по 50 мл на посудину. Для моделювання температурного стресу 14-добові рослини (фаза 2-3 листків) поміщали в термостат за температури $+40^{\circ}\text{C}$ на 2 год при освітленні $690 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \times \text{с})$. Для відновлення рослини до 21-ї доби вирощували за наведених вище контрольованих умов.

Для визначення фітогормонів наважку матеріалу (2 г) розтирали у рідкому азоті та гомогенізували у 10 мл екстракційного розчину (метанол : вода : мурашина кислота, приготовленому у співвідношенні 15:4:1), і екстрагували впродовж 24 год за температури $+4^{\circ}\text{C}$. Екстракти центрифугували протягом 30 хв при 15000

АБСЦИЗОВА ТА ІНДОЛІЛ-3-ОЦТОВА КИСЛОТИ

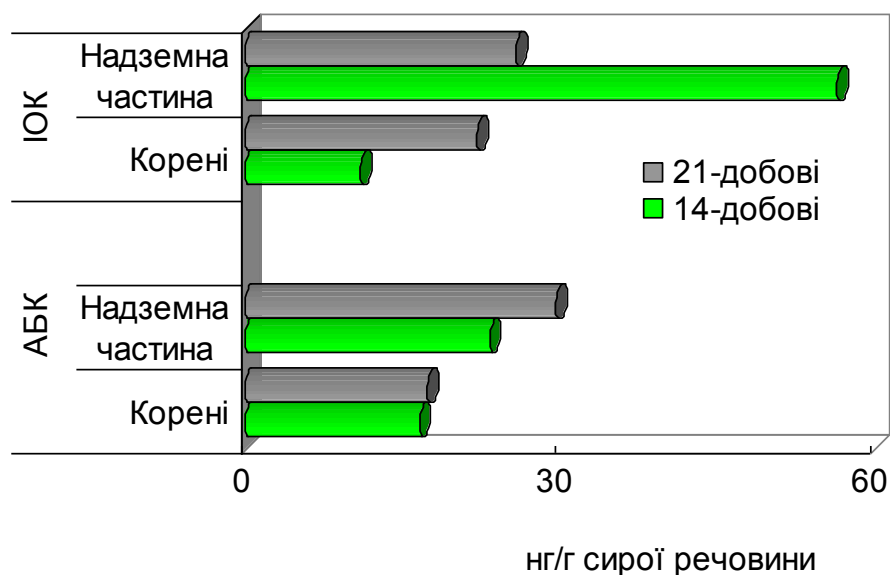


Рис. 1. Розподіл ендогенних абсцизової та індоліл-3-оцтової кислот в органах 14- і 21-добових рослин *Triticum spelta* сорту Франкенкорн в контролі (нг/г сирової речовини).

об/хв за температури +4°C на центрифугі К-24 («Janetski», Німеччина). Супернатанти зливали, а до осаду додавали 5 мл екстракційного розчину і додатково витримували протягом 30 хв, після чого повторно центрифугували. Об'єднані супернатанти упарювали до 5 мл за допомогою вакуумного випаровувача Тур 350Р (Польща). Подальше очищення екстрактів проводили за методом (Dobrev, Vankova, 2012) на двох твердофазних колонках SPE C18, Sep-Pak Plus, Waters та SPE Oasis MCX, 6 cc/150 mg, Waters з модифікаціями (Kosakivska et al., 2020).

Визначення фітогормонів проводили методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G1315B (США) в тандемі з одноквадрупольним мас-спектрометром Agilent G6120A. Для хроматографічного розділення використовували колонку Agilent ZORBAX Eclipse Plus C18 з ліпофільно-модифікованим сорбентом (5 мкм) у системі розчинників метанол : ультрачиста вода : оцтова кислота (45:54,9:0,1), зі швидкістю рухомої фази розчинника 0,7 мл/хв. Детекцію ІОК та АБК проводили в УФ-області поглинання за аналітичної довжини хвиль відповідно 280 та 254 нм. Як стандарт використовували немічені АБК та ІОК виробництва Sigma-Aldrich (США). Контроль вмісту речовин-аналітів у пробах здійснювали за допомогою мас-спектрометра в комбінованому режимі роботи (електроспрей та хімічна іонізація за атмосферного тиску) за не-

гативної полярності іонізації молекул речовин-аналітів.

Вміст досліджуваних фітогормонів виражали в нг/г сирової речовини, а при оцінці балансу ІОК/АБК в органах *T. spelta* враховували їх молярне співвідношення.

Досліди проводили у трьох біологічних та трьох аналітичних повтореннях. Аналіз і обчислення вмісту фітогормонів здійснювали за допомогою програмного забезпечення Agilent OpenLAB CDS ChemStation Edition (rev. C.01.09).

Результати обробляли статистично за допомогою комп'ютерної програми Statistica 6.0. Застосовували однофакторний дисперсійний аналіз (відмінності між середніми значеннями обчислювали за критерієм ANOVA, їх вважали вірогідними за $P \leq 0,05$) (Van Emden, 2008).

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

В контрольних умовах АБК та ІОК домінували у надземній частині 14- та 21-добових рослин спельти. Максимум у вмісті ІОК зафіксований у надземній частині 14-добових рослин (рис. 1). В процесі росту відбулося збільшення вмісту АБК у пагонах на 27% і у коренях – на 4,8%. Натомість кількість ІОК у пагонах зменшилась на 45,7%, а у коренях – збільшилась на 100,9%, і склала відповідно 25,8 та 22,1 нг/г сирової речовини. У 14-добових рослин у надземній частині домінувала ІОК, тоді як у коренях – АБК. У надземній частині 21-добових рослин превалювала АБК, натомість ІОК була практи-

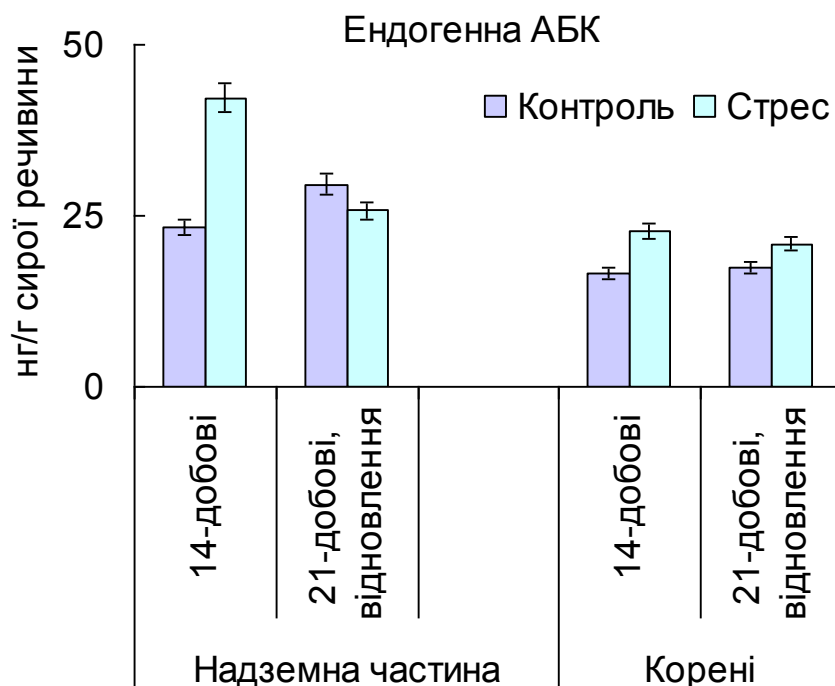


Рис. 2. Вміст і розподіл ендогенної абсцизової кислоти в органах 14-добових рослин *Triticum spelta* після короткотривалої гіпертермії (+40°C, 2 год) та на 21-у добу після відновлення (нг/г сирової речовини); $n = 9$, $x \pm SE$.

чно рівномірно розподілена між коренями і надземною частиною (рис. 1).

За короткотривалого теплового стресу вміст ендогенної АБК у надземній частині і коренях досліджуваних рослин зріс в 1,8 та 1,4 раза і сягав відповідно 42,5 та 22,8 нг/г сирової речовини. В період відновлення на 21-у добу зафіксовано зменшення кількості ендогенної АБК в органах спельти. Так, вміст гормону у надземній частині знизився на 39,3%, а в коренях на 8,3%. У відновлювальний період вміст АБК у надземній частині був меншим від контролю, а в коренях – перевищував контрольні показники (рис. 2). У 14-добових рослин спельти у контролі і після теплового стресу ендогенна АБК переважала у надземній частині, тоді як у 21-добових рослин у період відновлення – у коренях. Транзиторне зростання вмісту АБК у надземній частині одразу після теплового стресу зумовлює формування стійкості. В роботі Титова і Таланової (Титов, Таланова, 2009) повідомлялось, що у рослин озимої пшениці сорту Миронівська 808 у відповідь на високу температуру у перші години стресу накопичувалась ендогенна АБК, що призводило до перемикання функціональної активності клітин зі звичайних програм (ростової, онтогенетичної) на адаптивну, і забезпечувало їх виживання у несприятливих умовах.

Зростання вмісту ендогенної АБК після гіпертермії у пагонах спельти зумовило закриття продихів, що забезпечило захист листків від втрати вологи. Проведений нами мікроструктурний аналіз амфістоматичної листкової пластинки 14-добових рослин *T. spelta* виявив, що після короткотривалої гіпертермії продихи на адаксіальній та абаксіальній поверхнях були закриті. Накопичення ендогенної АБК у надземній частині після гіпертермії супроводжувалося зменшенням вмісту хлорофілу *a* в 1,6 раза, хлорофілу *b* – в 1,8 раза та суми каротиноїдів – в 1,7 раза (Косаківська та ін., 2017). Подібні результати були отримані за умов ґрунтової посухи у рослин озимої пшениці (Sharifi, Mohammadkhani, 2016). Тепловий стрес не впливав на висоту пагонів і довжину коренів, проте їх маса зменшилась відповідно на 10% і 5%. Після короткотривалої гіпертермії маса сухої речовини пагонів 14-добових рослин спельти практично не змінювалася, тоді як маса сухої речовини коренів зросла на 9%, що було наслідком порушень механізмів надходження і транспортування води в рослині. Аналіз морфометричних показників на 21-у добу показав, що краще відновлювалася надземна частина (Косаківська та ін., 2019б), що відбувалося на тлі зменшення вмісту у ній ендогенної АБК. Також у пагонах зафіксовано зростання рівня

АБСЦИЗОВА ТА ІНДОЛІЛ-3-ОЦТОВА КИСЛОТИ

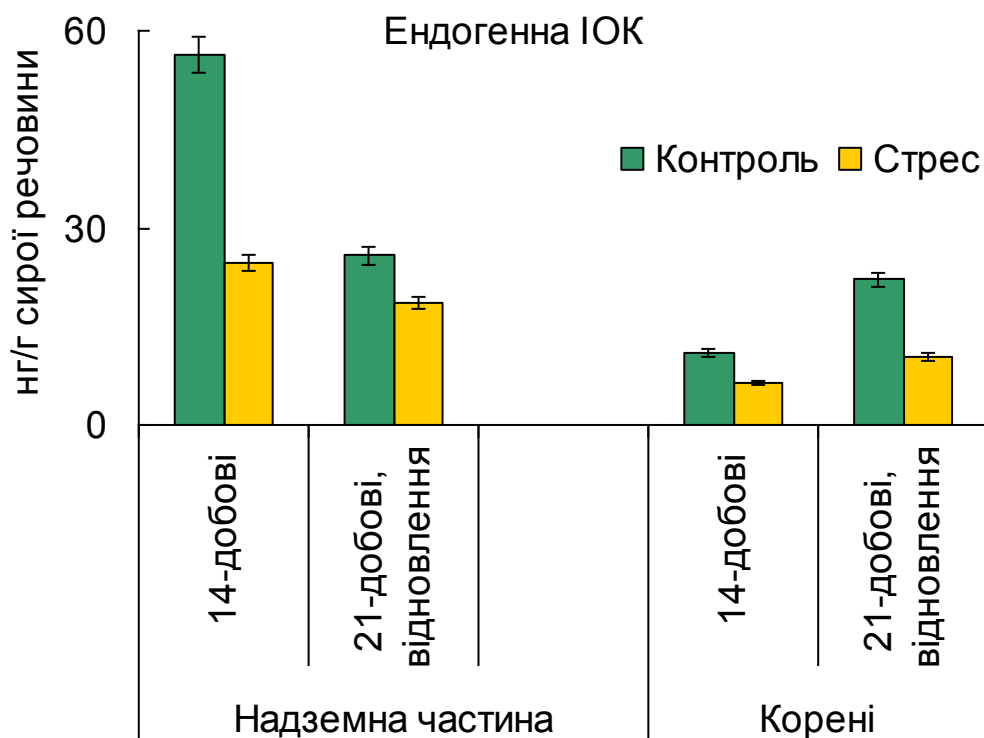


Рис. 3. Вміст і розподіл ендогенної індоліл-3-оцтової кислоти в органах 14-добових рослин *Triticum spelta* після короткотривалої гіпертермії (+40°C, 2 год) та на 21-у добу після відновлення (нг/г сирої речовини); n = 9, x ± SE

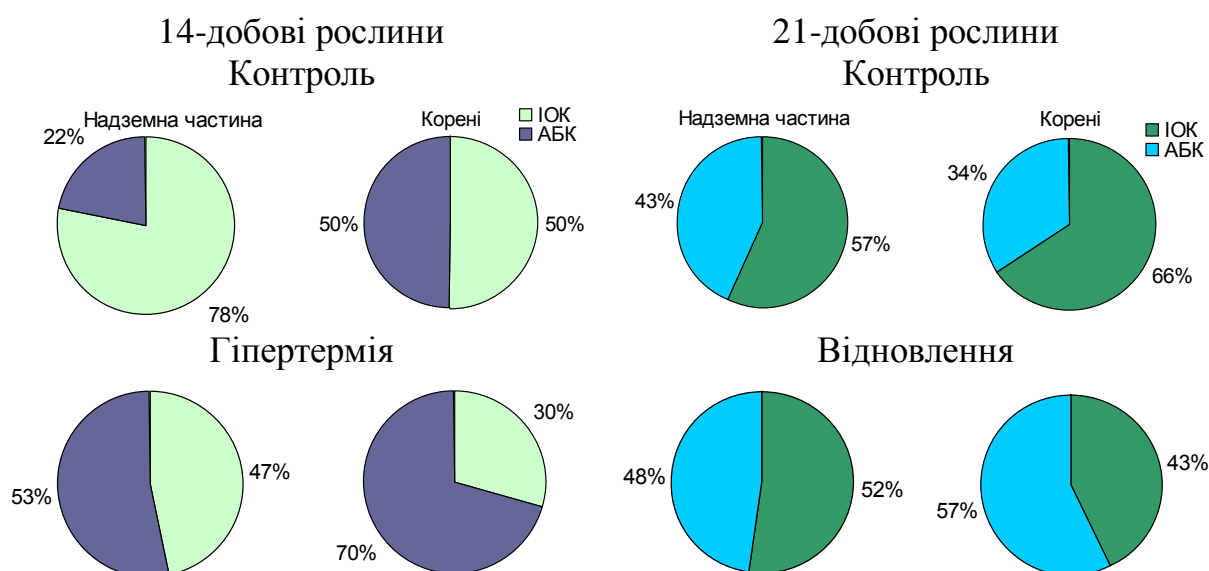


Рис. 4. Співвідношення ІОК/АБК в органах 14-добових рослин *Triticum spelta* після короткотривалої гіпертермії (+40°C, 2 год) та на 21-у добу після відновлення (%).

фотосинтетичних пігментів. Такі зміни у після-стресовий період відбувалися за умов перерозподілу АБК між органами спельти (рис. 2). Здатність АБК переміщуватися на великі відстані дозволяє гормону виконувати роль критичного

месенджера стресу. Транспорт АБК є дифузним процесом, який відбувається за участю АБК-транспортерів при проходженні крізь біологічні мембрани (Boursiac et al., 2013). Вважають, що при стресах за участю АБК здійснюється

зв'язок між коренем та стеблом, регулюється транспорт води і солей, а при взаємодії з іншими сигнальними молекулами гормон контролює комунікацію між органами (Vishwakarma et al., 2017; Xu et al., 2013). Стрессіндуковане накопичення АБК, як один із механізмів уповільнення метаболізму, дозволяє рослинам адаптуватись.

За короткотривалого теплового стресу вміст ендогенної ІОК зменшився у надземній частині у 2,3 раза, у коренях – в 1,7 раза і досяг відповідно 24,8 та 6,4 нг/г сирової речовин (рис. 3). Зростання вмісту ендогенної ІОК у період відновлення відбулося лише у коренях (на 60,9%), однак показники у післястресових рослин були меншими, ніж у контрольних. Кількість ендогенної ІОК у надземній частині в період відновлення продовжувала зменшуватися (на 25,4%) і була в 1,4 раза нижчою від контролю (рис. 3). В цілому ж після дії гіпертермії та у відновлювальний період основним місцем локалізації ендогенної ІОК була надземна частина рослин.

Індолил-3-оцтова кислота відіграє важливу роль не лише у регуляції ростових процесів за нормальних умов, а й у формуванні адаптивних реакцій рослин. Зміни у вмісті ендогенних ауксинів у відповідь на різні абіотичні стреси зафіксовані у багатьох сільськогосподарських рослин. Вони зумовлені змінами у спрямованості й інтенсивності транспортних потоків ауксинів на великі відстані (з пагонів до коренів) та короткі – у місцях локального біосинтезу, а також метаболічними перетвореннями (Korver et al., 2018). У нашому дослідженні встановлено, що після відновлення на 21-у добу відбулися зміни у розподілі гормону між органами спелти, через що вміст ендогенної ІОК збільшився у коренях. У роботі Sadok і Schorrach (2019) повідомлялось, що в умовах посухи після накопичення ауксинів у коренях втрати води у денний та нічний час зменшувалися, на задовільному рівні підтримувалося водозабезпечення й підвищувалась урожайність пшениці.

Спрямованість та інтенсивність фізіологічних і метаболічних процесів визначається міжгормональною взаємодією і балансом гормонів в органах і тканинах (Kohli et al., 2013). Нами встановлено, що за короткотривалої гіпертермії співвідношення між вмістом ендогенних ІОК та АБК у надземній частині 14-добових рослин спелти зменшилося, а в період відновлення виразнішими були зміни у коренях (рис. 4). Зміни у співвідношенні ІОК/АБК в бік зростання вмісту АБК вказують на гальмування

фізіологічних і метаболічних процесів, що сприяє перерозподілу внутрішньої енергії на формування захисних механізмів.

Пластичність рослин, їх здатність до адаптації за стресових умов опосередковується мережею фітогормональних сигнальних каскадів (Harrison, 2012). У рослин рису взаємодія між АБК та ІОК впливала на формування посухота холодостійкості (Du, 2012). Ендогенна АБК регулювала транспорт ауксину в кореневу верхівку рису, що підсилювало ріст коренів при помірному водному дефіциті (Xu et al., 2013).

Таким чином, за короткотривалої гіпертермії у рослин *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн, як і у спорідненого виду *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, характер накопичення і розподілу АБК та ІОК відзначався різною спрямованістю: вміст АБК зростав, тоді як ІОК – зменшувався, особливо у надземній частині, а найнижчі кількості ІОК були виявлені у коренях. У період відновлення спостерігалось зменшення кількості АБК, при цьому вміст гормону у надземній частині був нижчим, а в коренях – вищим порівняно з контролем. Рівень ІОК у відновлювальний період зріс у коренях, однак не досяг контролю, тоді як у пшениці сорту Подолянка вміст гормону у відновлювальний період підвищився переважно у надземній частині (Косаківська та ін., 2020). Отримані нами результати виявили риси подібності і відмінності у реакції фітогормональної системи споріднених видів пшениць на короткотривалу гіпертермію і підтвердили, що зміни у балансі й локалізації АБК та ІОК в органах спелти і озимої пшениці причетні до формування стратегії адаптації та відновлення рослин після припинення стресового навантаження.

*Публікація містить результати досліджень, проведених в рамках проекту, що фінансується Національною академією наук України № III-82-17.454 «Фітогормональна система нових генотипів *Triticum aestivum* L. та її диких попередників за дії екстремальних кліматичних факторів» (2017-2021 рр.).*

ЛІТЕРАТУРА

- Бабенко Л.М., Рожков Р.В., Парій Я.Ф., Парій М.Ф., Водка М.В. Косаківська І.В. 2017. *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl.: походження, біологічна характеристика й перспективи використання в селекції та сільському господарстві. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 2 (41): 92-102.
- Бабенко Л.М., Господаренко Г.М., Рожков Р.В., Парій Я.Ф., Парій М.Ф., Бабенко А.В., Косаківська І.В. 2018. *Triticum spelta* L.: походження, біологічна характеристика, перспективи викорис-

АБСЦИЗОВА ТА ІНДОЛІЛ-3-ОЦТОВА КИСЛОТИ

- танья в селекції та сільському господарстві. Regul. Mech. Biosyst. 9 (2) : 250-257.
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. 2016. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота. Вісн. Харків. нац. агр. ун-ту. Сер. Біологія. 1 (37) : 27-41.
- Горн Е. 2008. Лучшее чем пшеница, но... Фермерське господарство. 4 (372) : 21.
- Господаренко Г.М., Костогриз П.В., Любич В.В., Парій М.Ф., Полторецький І.О. 2016. Пшениця спельта. Київ : 300 с.
- Жуковский П.М. 1971. Культурные растения и их сородичи. Ленинград : Колос. 752 с.
- Косаківська І.В. 2007. Екологічний напрямок у фізіології рослин: досягнення і перспективи. Физиология и биохимия культ. растений. 39 (4) : 279-290.
- Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2017. Вплив гіпертермії та ґрунтової посухи на ріст, вміст фотосинтетичних пігментів і мікроструктуру епідермісу листка *Triticum spelta* L. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. Вип. 3 (42): 81-91.
- Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Веденичова Н.П., Бабенко Л.М., Щербатюк М.М. 2019а. Фітогормональна регуляція проростання насіння. Физиология растений и генетика. 51 (3) : 187-206.
- Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2019б. Вплив екзогенної абсцизової кислоти на морфометричні показники ростових процесів озимої пшениці та спельти за дії гіпертермії. Физиология растений и генетика. 51 (4) : 324-337.
- Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Васюк В.А. 2020. Динаміка і розподіл абсцизової та індоліл-3-оцтової кислот в органах *Triticum aestivum* після короткотривалої гіпертермії та в період відновлення. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 1 (49): 62-71.
- Олюнина Л.Н., Лабынцева О.М., Куватова А.Г. 1999. Изменения в спектре свободной и конъюгированных форм индолил-3-уксусной кислоты при действии экзогенной ИУК на проростки пшеницы. Вестн. Нижегородского ун-та. Сер. Биология. 1: 109-112.
- Титов А.Ф., Таланова В.В. , 2009. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск : 206 с.
- Твердохліб О.В., Богуславський Р.Л. 2012. Видове різноманіття пшениці, напрямки і перспективи його використання. Зб. наук. праць Уманськ. нац. ун-ту садівництва. 80 (1) : 37-47.
- Шелепов В.В., Маласай В.М., Пензев А.Ф., Кочмарський В.С., Шелепов А.В. 2004. Морфология, биология, хозяйственная ценность пшеницы. Мионовка : 524 с.
- Boursiac Y., Leran S., Corratge-Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. 2013. ABA transport and transporters. Trends Plant Sci. 18 (6): 325-333.
- Cossani C.M., Reynolds M.P. 2012. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. Plant Physiol. 160 : 1710-1718.
- Dobrev P.I., Vankova R. 2012. Quantification of abscisic acid, cytokinin, and auxin content in salt-stressed plant tissues. In: Plant Salt Tolerance. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols). Eds. Shabala S. et al. Humana Press: 913 : 2251-2261.
- Du H., Wu N., Chang Yu, Li X., Xiao J., Xiong L. 2013. Carotenoid deficiency impairs ABA and IAA biosynthesis and differentially affects drought and cold tolerance in rice. Plant Mol Biol. 83 : 475-488.
- Geiger D., Maierhofer T., Al-Rasheid K.A., Scherzer S., Mumm P., Liese A., Ache P., Wellmann C., Marten I., Grill E., Romeis T., Hedrich R. 2011. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. Sci. Signal. 4 : ra32. doi: 10.1126/scisignal.2001346
- Harrison M.A. 2012. Cross-talk between phytohormone signaling pathways under both optimal and stressful environmental conditions. In: Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plant. Eds. N.A. Khan, R. Nazar, N. Iqbal, N.A. Anjum. Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag : 49-76.
- Kohli A., Sreenivasulu N., Lakshmanan P., Kumar P.P. 2013. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses. Plant Cell Rep. 32 : 945-957.
- Korver R.A., Koevoets I.T., Testerink C. Out of shape during stress: a key role for auxin. Trends Plant Sci. 2018. 23 (9) : 783-793.
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Romanenko K.O., Babenko L.M. 2020. Endogenous phytohormones of fern *Polystichum aculeatum* (L.) Roth gametophytes at different stages of morphogenesis in vitro culture. Cytol. Genet. 54 (1) : 23-30.
- Ljung K., Bhalerao R.P., Sandberg G. 2001. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. Plant J. 28: 465-474.
- Mashiguchi K., Tanaka K., Sakai T., Sugawara S., Kawaide H., Natsume M., Hanada A., Yaeno T., Shirasu K., Yao H., McSteen P., Zhao Y., Hayashi K-I., Kamiya Y., Kasahara H. 2011. The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 108 : 18512-18517.
- Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. Annu. Rev. Plant Biol. 59 : 595-624.

- McAdam S.A., Brodribb T.J., Ross J.J. 2016. Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ.* 39: 652-659.
- Sadok W., Schoppach R. 2019. Potential involvement of root auxins in drought tolerance by modulating nocturnal and daytime water use in wheat. *Ann. Bot.* 124. (6) : 969-978.
- Sharifi P., Mohammadkhani N. 2016. Effects of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during anthesis. *Cereal Res. Commun.* 44 : 229-239.
- Van Emden H.F. 2008. *Statistics for terrified biologists.* Blackwell, Oxford. doi: org/10.1007/s11099-011-0058-3
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar Vivek, Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. 2017. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant Sci.* 8. doi:10.3389/fpls.2017.00161
- Wang Y., Zhang T., Wang R., Zhao Y. Recent advances in auxin research in rice and their implications for crop improvement. *J. Exp. Bot.* 2017. 69 (2) : 255-263.
- Xu W., Jia L., Shi W., Liang J., Zhou F., Li Q., Zhang J. 2013. Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol.* 197 (1) : 139-150.
- REFERENCES**
- Babenko L.M., Rozhkov R.V., Pariy Ya.F., Pariy M.F., Vodka M.V., Kosakisvska I.V. 2017. *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl.: origin, biological characteristics and perspectives of use in breeding and agriculture. *Visn. Hark. nac. agrar. univ. Ser. Biol.* 2 (41): 92-102. (In Ukrainian).
- Babenko L.M., Hospodarenko H.M., Rozhkov R.V., Pariy Y.F., Pariy M.F., Babenko A.V., Kosakivska I.V. 2018. *Triticum spelta*: Origin, biological characteristics and perspectives for use in breeding and agriculture. *Regulatory Mechanisms in Biosystems.* 9 (2) : 250-257. (In Ukrainian).
- Voytenko L.V., Kosakivska I.V. 2016. Polyfunctional phytohormone abscisic acid. *Visn. Hark. nac. agrar. univ. Ser. Biol.* 1 (37): 27-41 (In Ukrainian).
- Horn E. 2008. Better than Wheat, but ... *Farmers Gospodarstvo.* 4 (372). 21 p. (In Russian).
- Gospodarenko G.M., Kostogryz P.V., Lyubich V.V., Pariy M.F., Poltoretsky I.O. 2016. *Pshenytsya spelta* (Wheat spelta). Kyiv : Stik groups Ukraine : 300 p. (In Ukrainian).
- Zhukovsky P.M. 1971. *Kul'turnyye rasteniya i ikh so-rodichi* (Cultivated plants and their relatives). Leningrad : Kolos. 752 p. (In Russian).
- Kosakivska I.V. 2007. Ecological direction in plant physiology: achievements and prospects. *Fisiol. Biochem. Cult. Rast.* 39 (4): 279-290. (In Ukrainian).
- Kosakisvska I.V., Babenko L.M., Vasyuk V.A., Voytenko L.V. 2017. Hyperthermia and ground drought effects on growth, content of photosynthetic pigments and epidermis microstructure in leaf of *Triticum spelta* L. *Visn. Hark. nac. agrar. univ. Ser. Biol.* 3 (42) : 81-91 (In Ukrainian).
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Vedenichova N.P., Babenko L.M., Shcherbatyuk M.M. 2019a. Phytohormonal regulation of seed germination. *Fisiol. rast. genet.* 51(3): 187-206 (In Ukrainian).
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V. 2019 б. Effect of exogenous abscisic acid on morphological characteristics of winter wheat and spelt under hyperthermia. *Fisiol. rast. genet.* 51 (4) : 324-337. (In Ukrainian).
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Vasjuk V.A. 2020. Dynamics and distribution of abscisic acid and indol-3-acetic acid in *Triticum aestivum* organs after short-tem hyperthermia and during restoration. *Visn. Hark. nac. agrar. univ. Ser. Biol.* 1 (49): 62-71. (In Ukrainian).
- Olyunina L.N., Labyntseva O.M., Kuvatova A.G. 1999. Changes in the spectrum of free and conjugated forms of indol-3-acetic acid under the action of exogenous IAA on wheat seedlings. *Vestn. Nizhegorodskogo un-ta. Ser. Biologiya.* 1: 109-112. (In Russian).
- Titov A.F., Talanova V.V. *Ustoychivost' rasteniy i fitogormony* (Resistance of plants and phytohormones.). Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 206 p. (In Russian).
- Tverdokhlib O.V., Boguslavsky R.L. 2012. Species diversity of wheat, directions and prospects of its use. *Coll. Science. Against Umansk. Nat. Univer. Horticult.* 80 (1): 37-47. (In Ukrainian).
- Shelepov V.V., Malasay V.M., Penzev A.F., Kochmarskiy V.S., Shelepov A.V. 2004. *Morfologiya, biologiya, khozyaystvennaya tsennost' pshenitsy* (Morphology, biology, economic value of wheat). Mironovka. 524 p. (In Russian).
- Boursiac Y., Leran S., Corratge-Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. 2013. ABA transport and transporters. *Trends Plant Sci.* 18 (6): 325-333.
- Cossani C.M., Reynolds M.P. 2012. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiol.* 160 : 1710-1718.
- Dobrev P.I., Vankova R. 2012. Quantification of abscisic acid, cytokinin, and auxin content in salt-stressed plant tissues. In: *Plant Salt Tolerance. Methods in Molecular Biology* (Methods and Protocols). Eds. Shabala S. et al. Humana Press: 913 : 2251-2261.

АБСЦИЗОВА ТА ІНДОЛІЛ-3-ОЦТОВА КИСЛОТИ

- Du H., Wu N., Chang Yu, Li X., Xiao J., Xiong L. 2013. Carotenoid deficiency impairs ABA and IAA biosynthesis and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *Plant Mol Biol.* 83 : 475-488.
- Geiger D., Maierhofer T., Al-Rasheid K.A., Scherzer S., Mumm P., Liese A., Ache P., Wellmann C., Marten I., Grill E., Romeis T., Hedrich R. 2011. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. *Sci. Signal.* 4 : ra32. doi: 10.1126/scisignal.2001346
- Harrison M.A. 2012. Cross-talk between phytohormone signaling pathways under both optimal and stressful environmental conditions. In: *Phytohormones and Abiotic Stress Tolerance in Plant*. Eds.N.A. Khan, R. Nazar, N. Iqbal, N.A. Anjum. Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag : 49-76.
- Kohli A., Sreenivasulu N., Lakshmanan P., Kumar P.P. 2013. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses. *Plant Cell Rep.* 32 : 945-957.
- Korver R.A., Koevoets I.T., Testerink C. Out of shape during stress: a key role for auxin. *Trends Plant Sci.* 2018. 23 (9) : 783-793.
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Romanenko K.O., Babenko L.M. 2020. Endogenous phytohormones of fern *Polystichum aculeatum* (L.) Roth gametophytes at different stages of morphogenesis in vitro culture. *Cytol. Genet.* 54 (1) : 23-30.
- Ljung K., Bhalerao R.P., Sandberg G. 2001. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. *Plant J.* 28: 465-474.
- Mashiguchi K., Tanaka K., Sakai T., Sugawara S., Kawaide H., Natsume M., Hanada A., Yaeno T., Shirasu K., Yao H., McSteen P., Zhao Y., Hayashi K-I., Kamiya Y., Kasahara H. 2011. The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 108 : 18512-18517.
- Maurel C., Verdoucq L., Luu D.T., Santoni V. 2008. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59 : 595-624.
- McAdam S.A., Brodrigg T.J., Ross J.J. 2016. Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ.* 39: 652-659.
- Sadok W., Schoppach R. 2019. Potential involvement of root auxins in drought tolerance by modulating nocturnal and daytime water use in wheat. *Ann. Bot.* 124. (6) : 969-978.
- Sharifi P., Mohammadkhani N. 2016. Effects of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during anthesis. *Cereal Res. Commun.* 44 : 229-239.
- Van Emden H.F. 2008. *Statistics for terrified biologists*. Blackwell, Oxford. doi: org/10.1007/s11099-011-0058-3
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar Vivek, Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. 2017. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant Sci.* 8. doi:10.3389/fpls.2017.00161
- Wang Y., Zhang T., Wang R., Zhao Y. Recent advances in auxin research in rice and their implications for crop improvement. *J. Exp. Bot.* 2017. 69 (2) : 255-263.
- Xu W., Jia L., Shi W., Liang J., Zhou F., Li Q., Zhang J. 2013. Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol.* 197 (1) : 139-150.

Надійшла до редакції
10.05.2020 р.

ABSCISIC AND INDOL-3-ACETIC ACIDS IN *Triticum spelta* L. AFTER HEAT STRESS AND DURING RECOVERY PERIOD

I. V. Kosakivska, L. V. Voytenko, M. M. Shcherbatiuk, V. A. Vasjuk

*Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
E-mail: irynakosakivska@gmail.com*

We analyzed the effect of simulated heat stress (+ 40°C, 2 h) on endogenous abscisic (ABA) and indole-3-acetic (IAA) acids accumulation and distribution in 14-day-old wheat *Triticum spelta* L. cultivar Frankenkorn and on the 21st day after recovery. In the control conditions, ABA and IAA were found to dominate in the shoots. During growth on the 21st day, the content of IAA in the roots doubled, while ABA accumulated mainly in the shoots. After hyperthermia, the content of endogenous ABA in the shoots and roots increased 1,8 and 1.4 times, respectively, and amounted to 42,5 and 22,8 ng/g of fresh weight, while the content of IAA decreased 2,3 and 1,3 times and amounted to 24,8 and 6,4 ng/g of fresh weight. During the recovery period on the 21st day, level of endoge-

nous ABA in shoots increased by 39,3%, in the roots – by 8,3%. Concentration of the hormone in the shoots in the post-stress period did not reach the control values, but in the roots – exceeded 20.1%. A decrease in the content of endogenous IAA by 25,4% during the recovery period was observed in the shoots, while in the roots, on the contrary, the hormone content increased by 60,9%, but was lower than control. Thus, after the short-term hyperthermia the pattern of ABA and IAA accumulation and distribution in *Triticum spelta*, like in the related species *Triticum aestivum* L. cultivar Podolyanka, had different directions: ABA content increased and that of IAA decreased, especially in the shoots, and the lowest IAAs were found in the roots. The functional interaction of ABA and IAA under heat stress and after recovery is discussed. The obtained results revealed similarities and differences in the response of two wheat species` phytohormonal system to a short-term hyperthermia and confirmed that changes in the balance and localization of ABA and IAA are involved in the formation of adaptive strategy.

Key words: *Triticum spelta*, abscisic acid, indol-3-acetic acid, heat stress, recovery

АБСЦИЗОВАЯ И ИНДОЛИЛ-3-УКСУСНАЯ КИСЛОТЫ В ОРГАНАХ *Triticum spelta* L. ПОСЛЕ ТЕПЛООВОГО СТРЕССА И В ПЕРИОД ВОССТАНОВЛЕНИЯ

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

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной Академии наук Украины
(Киев, Украина)
E-mail: irynakosakivska@gmail.com*

В лабораторных условиях исследовано влияние моделируемого теплового стресса (+40°C, 2 ч) на характер накопления и распределение эндогенных абсцизовой (АБК) и индолил-3-уксусной (ИУК) кислот в органах 14-суточных растений пленчатой пшеницы *Triticum spelta* L. сорта Франкенкорн и на 21-е сутки (после восстановления). Установлено, что в контрольных условиях АБК и ИУК доминировали в надземной части. Во время роста на 21-е сутки содержание ИУК в корнях увеличилось вдвое, тогда как АБК накапливалась преимущественно в надземной части. После гипертермии содержание эндогенной АБК в надземной части и корнях возросло соответственно в 1,8 и 1,4 раза и составило 42,5 и 22,8 нг/г сырого вещества, тогда как количество ИУК уменьшилось в 2,3 и 1,3 раза и составило 24,8 и 6,4 нг/г сырого вещества. В период восстановления на 21-е сутки зафиксировано уменьшение уровня эндогенной АБК в надземной части на 39,3%, в корнях – на 8,3%. Содержание гормона в надземной части в послестрессовый период было ниже контрольных показателей, однако в корнях увеличилось на 20,1%. Уменьшение содержания эндогенной ИУК на 25,4% в период восстановления наблюдалось в надземной части, в корнях, наоборот, содержание гормона возросло на 60,9%, однако показатели опытных растений уступали контрольным. В целом после воздействия кратковременной гипертермии у растений спелты характер накопления и распределения АБК и ИУК, как и у родственного вида *Triticum aestivum* L. (сорта Подольянка), отличался разной направленностью: содержание АБК увеличивалось, а ИУК – уменьшалось, особенно в надземной части, а самые низкие количества ИУК были обнаружены в корнях. Обсуждается функциональное взаимодействие АБК и ИУК при тепловом стрессе и после восстановления. Полученные результаты выявили черты сходства и различия в реакции фитогормональной системы родственных видов пшеницы на кратковременную гипертермию и подтвердили, что изменения в балансе и локализации АБК и ИУК причастны к формированию стратегии адаптации.

Ключевые слова: *Triticum spelta*, абсцизовая и индолил-3-уксусная кислоты, тепловой стресс, восстановление