

УДК 581.1;634.8;633.11

## ЭКЗОГЕННАЯ АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ПШЕНИЦЫ И ТРИТИКАЛЕ

© 2025 г. Л. И. Арабова<sup>1</sup>\*, Л. В. Чумикина<sup>1</sup>, Р. И. Арабов<sup>2</sup>, А. Ф. Топунов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биохимии им. А.Н. Баха, Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии” Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

<sup>2</sup> Сколковский институт науки и технологий, Москва, 121205 Россия

\*e-mail: l.arabova@gmail.com

Поступила в редакцию 24.03.2025 г.

После доработки 09.04.2025 г.

Принята к публикации 05.07.2025 г.

Изучали влияние экзогенной абсцизовой кислоты (АБК) на ранние процессы прорастания семян двух злаковых культур пшеницы и тритикале (гибрида пшеницы и ржи). Установлена зависимость ростовых процессов от концентрации АБК и от стадии набухания семян, на которую она действует. Показано, что в средних и повышенных концентрациях ( $10^{-6}$ – $10^{-4}$  М) АБК выступает в роли ингибитора физиологических процессов, а ранние стадии прорастания семян, связанные с физическим набуханием и ростом проростка, чувствительны к АБК. Экзогенная АБК в концентрации  $10^{-4}$  М препятствует мобилизации запасных белков зародыша пшеницы, что может быть одной из причин ингибирования процесса прорастания.

**Ключевые слова:** тритикале, пшеница, абсцизовая кислота (АБК), прорастание, мобилизация белков

**DOI:** 10.7868/S3034574X25060096

Прорастание семян — ключевой этап в онтогенезе высших растений, влияющий на их выживаемость и способность к размножению [1]. Эффективное прорастание требует скоординированной активации ряда физиологических и биохимических процессов, включающих гидратацию семени, интенсификацию дыхания, растяжение и деление клеток, активацию ферментов и др. [2–4]. Раннее развитие растений — это результат сложного взаимодействия между генетическими, эпигенетическими, метаболическими, гормональными факторами и факторами окружающей среды. Важными игроками в этом процессе являются сигнальные биомолекулы — фитогормоны. Они не действуют автономно, а взаимодействуют с другими регуляторными механизмами, координируя развитие растений [5, 6].

Основными фитогормонами являются: абсцизовая кислота (АБК), гиббереллины (ГК), ауксины, цитокинины, этилен, брассиностероиды. Успех прорастания зависит от соотношения этих гормонов, а также от чувствительности тканей семян к ним. Кроме того, значительное влияние на гормо-

нальный баланс и, следовательно, на прорастание семян оказывают также факторы окружающей среды: температура, влажность, свет и др. [6, 7].

Одним из важных фитогормонов, регулирующих широкий спектр физиологических процессов на протяжении всего онтогенеза, от покоя до созревания семян и плодов, является АБК [8, 9]. Она также играет ключевую роль в противовирусном иммунитете, когда может как усиливать защиту, так и повышать восприимчивость растений к вирусам [10]. Кроме того, АБК является “гормоном стресса”, участвующим в адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды [9, 11].

Перспективным подходом к повышению стрессоустойчивости и урожайности растений является их обработка экзогенной АБК. Обнаружено, что экзогенная АБК может увеличить засухоустойчивость, а также смягчить солевой стресс и повысить холодоустойчивость некоторых видов растений [12]. Однако повышение устойчивости к стрессам, опосредованное экзогенной АБК, может сопровождаться ингибированием ростовых процессов.

Это, в свою очередь, может отрицательно сказаться на урожайности и качестве семян сельскохозяйственных культур.

В зависимости от концентрации и видовых особенностей экзогенная АБК может усиливать или ослаблять покой. Низкие концентрации АБК в некоторых случаях могут способствовать преодолению покоя, тогда как высокие — усиливают покой [13]. Это связано с чувствительностью семян к АБК и ее взаимодействию с другими фитогормонами. Экзогенная АБК в концентрациях 1–1000 мкМ способна индуцировать экспрессию генов и синтез белков, участвующих в антиоксидантной защите в различных растительных тканях [14, 15]. Предпосевная обработка семян экзогенной АБК может повысить стрессоустойчивость зерновых культур, изменяя баланс эндогенных гормонов, что, в свою очередь, потенциально может увеличить урожайность [16].

Экзогенная АБК оказывает сложное и разнонаправленное воздействие, которое может меняться в зависимости от видовой и сортовой специфичности растений, стадии их развития, концентрации и продолжительности обработки, а также условий ее применения. Механизмы ее действия включают влияние на водный потенциал семени, изменение экспрессии генов, связанных с синтезом и деградацией запасных веществ, а также модуляцию активности ферментов, участвующих в метаболизме углеводов и белков [3]. Хотя многие детали сигнальных путей экзогенной АБК остаются неясными, предполагается, что она может взаимодействовать с теми же рецепторными белками, что и эндогенная АБК, но с различной аффинностью и последствиями для регуляции прорастания [17].

Для корректной оценки перспектив использования АБК необходимы комплексные исследования ее физиологического действия. Механизмы влияния экзогенной АБК на прорастание семян, рост и развитие растений в нормальных и стрессовых условиях недостаточно изучены. Потенциал этого фитогормона в полной мере не реализован. В России препараты на основе АБК в сельском хозяйстве практически не используются, хотя они могут иметь практическое значение. Это обусловлено трудностями производства АБК в промышленных масштабах и отсутствием апробированных практических рекомендаций для различных сельскохозяйственных культур [18].

Понимание механизмов действия экзогенной АБК может способствовать разработке стратегий контроля покоя семян, так как АБК может использоваться для предотвращения предуборочного прорастания, индукции или усиления покоя семян при длительном хранении, а также для улучшения прорастания в неблагоприятных условиях.

Цель работы: исследовать действие экзогенной АБК на особенности прорастания семян двух

злаковых культур — тритикале (гибрида пшеницы и ржи) и пшеницы в зависимости от ее концентрации и стадии прорастания, а также изучить влияние экзогенной АБК на мобилизацию запасных белков, которые являются важнейшим фактором успешного прорастания, обеспечивая зародыш необходимыми ресурсами.

## МЕТОДИКА

**Объекты исследования и условия проращивания.** Исследования проводились на семенах двух зерновых культур: озимой пшеницы сорта “Галина” и тритикале (гибрида пшеницы и ржи) сорта “Гермес”, выведенных и предоставленных Федеральным исследовательским центром “Немчиновка” (Россия). Семена были собраны с поля в 2021 г. и в течение года хранились сначала в комнатных условиях, затем при температуре 5°C. В экспериментах использовали воздушно-сухие семена, которые промывали слабым раствором перманганата калия в течение 2 мин, затем ополаскивали дистиллятом. Отбирали равные по величине неповрежденные семена, которые проращивали в стерильных чашках Петри в термостате в темноте при 22°C на фильтровальной бумаге, пропитанной дистиллированной водой. Ранее была определена оптимальная температура прорастания пшеницы и тритикале — 22°C [19]. Предварительно оценивали жизнеспособность семян как процент проросших семян, который составил 95% ( $n = 100$ ). Для проведения анализов использовали целые зёрна и изолированные зародыши, которые отделяли вручную от эндосперма.

Для определения изменения сырой массы семян в процессе набухания и начала роста строили график, включающий период быстрого физического поглощения воды, который завершался полной гидратацией через 10–12 ч (фаза I). Далее следовал период незначительных изменений в весе (лаг-период), длительностью 12–14 ч (фаза II), предшествовавший началу роста зародыша, который сопровождался дальнейшим постепенным увеличением массы семян (фаза III).

Все эксперименты проводились при температуре 22°C. Для обработки семян использовали раствор АБК различных концентраций ( $10^{-4}$  М,  $10^{-5}$  М,  $10^{-6}$  М и  $10^{-8}$  М). Выбор концентраций основан на данных литературы, позволяющих оценить как ингибирующее, так и потенциально стимулирующее действие АБК на прорастание семян пшеницы и тритикале [13–15]. Контрольные семена проращивали в воде.

Использовали следующие варианты обработки.

1) Непрерывная обработка АБК: семена постоянно находились в растворе АБК  $10^{-4}$  М или  $10^{-5}$  М для набухания до 9 сут.

2) Набухание в АБК: семена набухали в растворе  $10^{-5}$  М АБК в течение первых 6 ч.

3) Обработка АБК перед лаг-фазой: семена оставляли для набухания в течение 6 ч в воде, затем 6 ч обрабатывали раствором  $10^{-5}$  М АБК, а затем переносили в воду.

4) Обработка АБК в период роста проростка в течение 6 ч: семена набухали в воде в течение 24 ч, после чего 6 ч обрабатывали раствором  $10^{-5}$  М АБК, а затем переносили в воду.

5) Обработка АБК в период набухания и лаг-фазы: семена обрабатывали раствором АБК ( $10^{-4}$  М,  $10^{-5}$  М,  $10^{-6}$  М или  $10^{-8}$  М) в течение 24 ч, а затем переносили в воду.

6) Обработка АБК в период роста проростка в течение 24 ч: семена набухали в воде 24 ч, затем 24 ч обрабатывались раствором АБК ( $10^{-4}$  М,  $10^{-5}$  М,  $10^{-6}$  М или  $10^{-8}$  М), после чего переносились в воду.

Для изучения активности роста после воздействия АБК семена промывали дистиллированной водой, а затем оставляли в воде и наблюдали за ростом проростков до 7–9 сут при комнатной температуре на свету. Процент прорастания оценивался по количеству наклюнувшихся семян.

**Определение содержания фитогормона АБК.** Для определения содержания АБК вручную отделяли зародыши и хранили их до анализа при  $-70^{\circ}\text{C}$ . Содержание фитогормона определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Подготовку образцов для анализа проводили по методике, описанной ранее в работе [20]. На завершающем этапе подготовки для количественного и качественного определения фитогормона использовали метод ВЭЖХ на жидкостном хроматографе Аквилон Стайер со спектрофотометрическим детектором UVV 104 (“Aldrich”, Германия) с обращеннофазной колонкой Ultrasphere ODS (C18) (размер  $4.6 \times 250$  мм). Параметры ВЭЖХ: жидкая фаза – ацетонитрил–бидистиллят–уксусная кислота в соотношении 25 : 74.9 : 0.1, скорость потока 1 мл/мин, детектирование на спектрофотометре при длине волны 254 нм. За контрольный уровень АБК принимали содержание фитогормона в зародышах зерна без обработки экзогенной АБК.

**Определение полипептидного состава.** Для определения полипептидного состава зародышей пшеницы использовали метод одномерного гелеэлектрофореза с Na-ДДС [21] на гелевых пластинах с градиентом концентрации акриламида 10–20% в раздвеляющем геле (рН 8.8) и 6%-ным акриламидом в концентрирующем геле (рН 6.8). Электрофорез проводили при постоянной силе тока в 25–30 мА в течение 6–7 ч при  $4-6^{\circ}\text{C}$ , используя электродный трис-глициновый буфер (рН 8.3), содержащий 0.1%-ный Na-ДДС. Образцы для проведения

электрофореза готовили по методике, описанной в работе [21].

Гелевые пластины после электрофореза фиксировали 50%-ным метанолом в 10%-ной ТХУ с одновременным окрашиванием Кумасси R-250, затем отмывали от избытка краски и сканировали. В качестве маркерных белков использовали наборы белков фирм “Pharmacia” (Швеция) и “Serva” (Германия): бычий сывороточный альбумин (69 кД), каталаза (60 кД), яичный альбумин (46 кД), альдолаза (39 кД), карбоангидраза (30 кД), ферритин (18.5 кД), цитохром (12.5 кД).

**Статистический анализ.** Полученные экспериментальные данные были подвергнуты статистической обработке. Результаты представлены в виде средних значений, полученных из трех независимых экспериментов, каждый в трех биологических повторностях. Статистический анализ проводился с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Экзогенная АБК и ростовые процессы.** В предыдущей работе [20] было показано, что одним из условий успешного прорастания семян зерновых культур (пшеницы и тритикале) является низкое содержание АБК в сухих семенах. При набухании семян в воде самое высокое ее содержание (в основном в связанной форме) наблюдалось на 4-й ч набухания (фаза I), на следующих стадиях снижалось и оставалось низким до проклевывания на 12-й и 24-й ч (фаза II), а также в точке активного роста проростка – на 48-й ч (фаза III). Был сделан вывод, что низкое содержание эндогенной АБК (примерно  $20-40 \times 10^{-9}$  нг/г сырой массы) необходимо для нормального роста зародышевого корешка [20], что согласовывалось с данными литературы [22–24].

В связи с этим возник интерес, как экзогенная АБК ( $10^{-5}$  М) влияет на изменение сырой массы семян тритикале при инкубации с ней в течение 6 ч и на разных стадиях прорастания семян: 0–6 ч, 6–12 ч, 24–30 ч. Результаты исследования не выявили существенных различий в изменении сырой массы семян (рис. 1), то есть изменения в исследуемых группах и в контроле были сопоставимы и находились в пределах погрешности измерений.

Однако проведенные исследования по изучению ростовых процессов семян тритикале показали, что экзогенная АБК оказывала ингибирующее действие на физиологические процессы, связанные с прорастанием. Так при добавлении раствора  $10^{-5}$  М фитогормона как на стадии физического набухания (0–6 ч), так и на стадии роста проростка (24–30 ч), происходила задержка роста проростка через 2 сут, при этом на 4 сут проростки еще не догоняли контроль. При добавлении АБК в среду на стадии, предшествующей лаг-фазе

(6–12 ч), ингибирующее действие этого фитогормона на прорастание было менее выражено.

Полученные результаты указывают на то, что разные стадии набухания семян отличаются по чувствительности к экзогенной АБК. Именно начальная стадия набухания и стадия роста проростка тритикале были наиболее восприимчивы к действию фитогормона.

**Изменение содержания эндогенной АБК в ответ на экзогенную АБК в семенах тритикале.** В предыдущей работе [20] было показано, что при воздействии короткого теплового стресса (4 ч, 40°C) в фазе физического набухания (I) происходило увеличение содержания эндогенной АБК в зародышках семян тритикале и пшеницы в 1.5 и 2 раза соответственно по сравнению с контролем. Еще более значительное повышение содержания АБК наблюдалось при воздействии короткого теплового стресса в точках начала и конца лаг-фазы (II) (см. Методика), что помогало семенам преодолеть стресс [20].

Далее было изучено изменение содержания эндогенной АБК при добавлении в воду экзогенной АБК в период набухания семян тритикале. Для этого семена инкубировали в  $10^{-5}$  М растворе АБК в течение 2 временных интервалов: 0–6 ч (стадия набухания) и 6–12 ч (продолжение стадии набухания). Изменения в содержании эндогенной АБК сравнивались с контрольными образцами, инкубированными в воде. Применение экзогенной АБК привело к следующим результатам:

1) в течение первых 6 ч набухания (0–6 ч), когда семена находились в растворе АБК, содержание эндогенной АБК в семенах увеличивалось на 0.5 нг/г по сравнению с контролем (рис. 2);

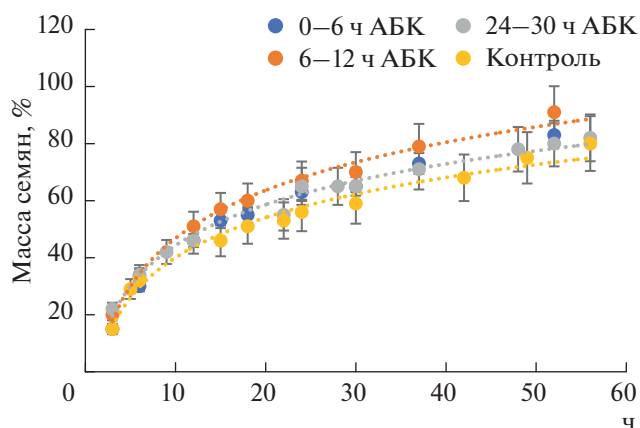
2) при инкубации в растворе АБК на стадии 6–12 ч, содержание эндогенной АБК в семенах возрастало в еще большей степени, превышая контроль на 2.3 нг/г (рис. 2).

Возможно экзогенное применение фитогормона стимулировало не только поглощение, но и биосинтез АБК в зародыше семян. Увеличение содержания эндогенной АБК в семенах на стадии набухания могло иметь значительные физиологические последствия. Так как АБК играет ключевую роль в регуляции прорастания семян, ингибируя его в неблагоприятных условиях и обеспечивая состояние покоя [13, 25, 26], то можно предположить, что повышение уровня эндогенной АБК, вызванное экзогенным воздействием, могло влиять на скорость прорастания, устойчивость к стрессам на ранних этапах развития, а также на последующее развитие проростков.

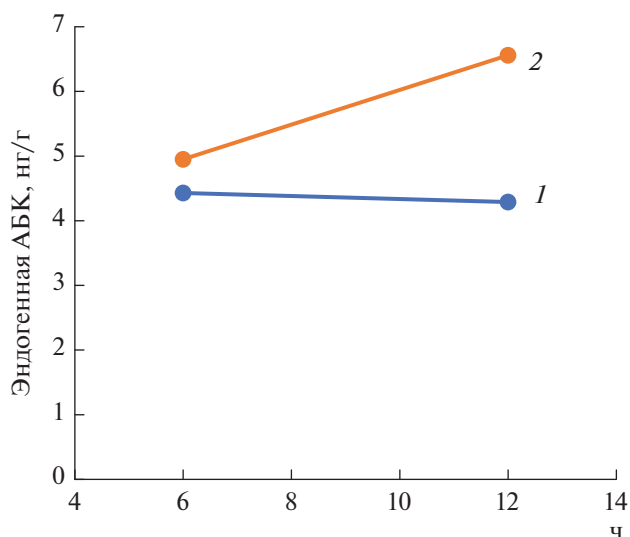
Предыдущие исследования показали, что стадии набухания семян пшеницы и тритикале по-разному реагировали на кратковременный тепловой шок (ТШ) [20]. В частности, ТШ (40°C, 4 ч) не влиял на прорастание на раннем этапе набу-

хания (0–4 ч) и в фазе активного роста проростка (40–44 ч). Однако ТШ в начале (8–12 ч) и конце (20–24 ч) лаг-фазы задерживал прорастание после переноса семян в оптимальные условия (22°C). Очевидно, что лаг-фаза является критической для инициации прорастания, а также и наиболее уязвимой к тепловому стрессу. Ранее было показано, что соотношение ИУК/АБК при ТШ в лаг-фазе было значительно ниже, чем на нечувствительных к ТШ стадиях (4 ч и 48 ч), что предполагает влияние ТШ на метаболические процессы, необходимые для прорастания [20].

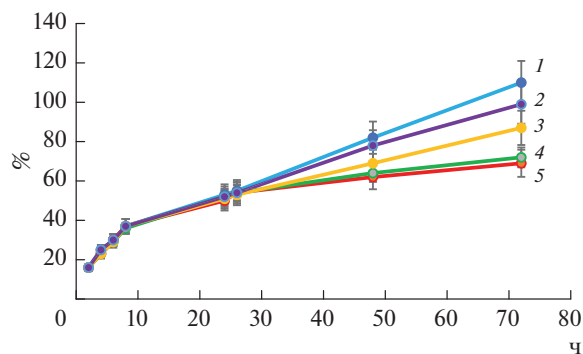
В отличие от короткого ТШ, который оказывает влияние только на лаг-фазу, экзогенная АБК, как описано выше, ингибирует прорастание на всех ранних стадиях, включая физическое набухание и рост проростка. Однако механизмы ингибиро-



**Рис. 1.** Изменение сырой массы семян тритикале (%) при набухании в растворе  $10^{-5}$  М АБК в течение 6 ч на разных стадиях прорастания.



**Рис. 2.** Изменение содержания эндогенной АБК в семенах тритикале при добавлении  $10^{-5}$  М экзогенной АБК. 1 — контроль, 2 —  $10^{-5}$  М АБК.



**Рис. 3.** Изменение сырой массы семян пшеницы (%) при набухании в растворе АБК разной концентрации в течение первых 24 ч набухания. 1 – контроль, 2 –  $10^{-8}$  М АБК, 3 –  $10^{-6}$  М АБК, 4 –  $10^{-5}$  М АБК, 5 –  $10^{-4}$  М АБК.

вания роста, опосредованные экзогенной АБК, требуют дальнейшего детального изучения.

**Влияние различных концентраций экзогенной АБК на ростовые процессы прорастающих семян пшеницы.** Из литературных данных известно, что действие экзогенной АБК зависит от ее концентрации [13, 15, 27], поэтому необходимо было определить, как различные концентрации экзогенной АБК влияют на ростовые процессы семян пшеницы.

Было установлено, что на начальном этапе набухания (до 24 ч) добавление АБК в концентрациях  $10^{-4}$ – $10^{-8}$  М не влияло на изменение сырого веса семян (рис. 3). После проклеивания (после 24 ч) наблюдалось четкое ингибирование роста: чем выше была концентрация АБК, тем меньше увеличивалась сырая масса семян (рис. 3), что указывало на подавление роста зародыша. Длительное набухание (9 сут) в присутствии  $10^{-5}$  М АБК приводило к значительному, примерно в 5 раз, уменьшению длины стебля и корешков по сравнению с контролем. Кроме того, проростки приобретали розовый оттенок. Если непрерывное набухание происходило в присутствии более высокой концентрации АБК ( $10^{-4}$  М), то прорастания не наблюдалось вовсе.

Таким образом, экзогенная АБК в средних и высоких концентрациях ( $10^{-6}$ – $10^{-4}$  М) выступала ингибитором ростовых процессов пшеницы, что согласовывалось с данными других авторов [15, 27, 28]. В низкой концентрации ( $10^{-8}$  М) АБК не проявляла стимулирующего эффекта на прорастание семян пшеницы. Однако полученные результаты отличаются от результатов чешских ученых Хумплик с соавт. [13], полученных на рисе, которые показали, что в наномолярной концентрации экзогенная АБК способна стимулировать рост гипокотила в темноте. Примечательно, что низкая концентрация АБК вызывала значительное удлинение этиолированных мезокотилей риса, но при этом сильно подавляла развитие coleoptилей [13].

Вместе с тем влияние экзогенной АБК на растения не ограничивается только концентрацией гормона. Важным фактором является также чувствительность конкретных тканей к АБК. Как известно, этот фитогормон способен как стимулировать, так и ингибировать различные физиологические процессы [13], что указывает на сложность и разнонаправленность его действия. Вероятно, именно различиями в тканевой чувствительности можно объяснить наблюдаемые противоречия в эффектах АБК на злаковые и двудольные растения [27]. Ткани разных видов и даже разных органов одного растения могут демонстрировать различную восприимчивость к АБК, что приводит к неоднозначным ответам на экзогенное применение фитогормона.

**Физиолого-биохимические характеристики ответа прорастающих семян на экзогенную АБК.** Первые часы набухания семян связаны с физическим поглощением воды. Было изучено, влияние экзогенной АБК на этот важный этап с использованием изолированных зародышей пшеницы. Контрольные зародыши, набухавшие в воде, быстро увеличивали свою сырую массу в течение первых 4 ч, активно поглощая воду. Однако в присутствии  $5 \times 10^{-7}$  М АБК, поглощение воды зародышами было значительно более медленным. К 4 ч набухания, вес зародышей, обработанных АБК, был почти в 2.5 раза меньше, чем контрольных (табл. 1).

Эти результаты показывают, что АБК в этой концентрации частично блокирует поглощение воды зародышевыми тканями на начальном этапе набухания, что подтверждает чувствительность этой стадии к АБК. Выводы согласуются с данными других исследователей [27, 29]. Шопфер с соавт. [30] также установили, что экзогенная АБК (0.1 ммоль/л) ингибирует поглощение воды семенами рапса быстро, но обратимо, что связано с предотвращением ослабления клеточной стенки, а не с изменениями энергетического метаболизма.

**Влияние экзогенной АБК на прорастание пшеницы на разных стадиях.** Развитие семян можно разделить на два важных этапа: до проклеивания и после появления зародышевого корешка. Сухие семена содержат все необходимое для начала прорастания. Поступление воды запускает процессы,

**Таблица 1.** Изменение сырой массы изолированных зародышей пшеницы

Время набухания, ч	Контроль, %	АБК ( $5 \times 10^{-7}$ М), %
1	$62 \pm 4$	$57 \pm 4$
2	$75 \pm 5$	$50 \pm 3$
3	$88 \pm 6$	$50 \pm 3$
4	$88 \pm 6$	$36 \pm 2$

подготавливающие зародыш к проклевыванию. Однако завершение этого этапа не гарантирует успешного перехода к следующему, поскольку на этот переход влияет множество факторов. После проклевывания включаются другие механизмы, обеспечивающие дальнейшее развитие проростка. Все эти изменения приводят к выпячиванию корешка и прорастанию семени [3, 24, 31]. Подавление этих процессов тормозит прорастание. Исследования показывают, что экзогенная АБК может замедлять рост зародыша, влияя на растяжимость его клеточных стенок [27, 32, 33].

В связи с этим было изучено, как действует АБК в разной концентрации на стадиях до и после проклевывания семян.

До проклевывания при непрерывном набухании в течение 24 ч в присутствии АБК и последующем переносе семян на воду наблюдалось подавление прорастания (рис. 4). Чем выше была концентрация АБК, тем меньше семян проросло. К 72-му ч набухания процент проклюнувшихся семян в контроле и в вариантах с АБК ( $10^{-5}$ ,  $10^{-6}$ ,  $10^{-8}$  М) был примерно одинаковым (90–95%), но проростки, обработанные АБК, отставали в росте стебля. На 7 сут проростки догоняли контроль по высоте стебля и длине корня. АБК в концентрации  $10^{-4}$  М вызывала отставание в росте проростка (рис. 5).

Таким образом, добавление АБК до проклевывания не влияло на сырой вес семян к 24 ч, но ингибировало прорастание (уменьшало процент проклюнувшихся семян). При возврате в воду проростки восстанавливали рост, за исключением семян, набухавших в растворе  $10^{-4}$  М АБК. Можно заключить, что экзогенная АБК в зависимости от концентрации может ингибировать процесс растяжения клеток, что тормозит проклевывание семян.

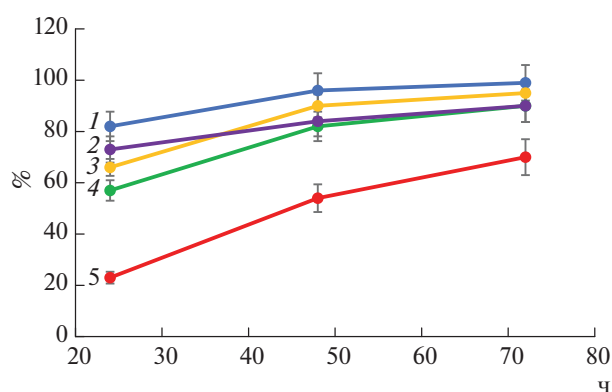
**Обработка АБК после проклевывания с 24 ч до 48 ч с последующим переносом в воду.** Результаты показали, что при концентрации  $10^{-6}$  М АБК не влияла на рост стебля и корня к 7 сут. При концентрации  $10^{-5}$  М АБК треть семян не проклюнулась или остановилась в росте, а остальные проростки отставали в росте до 7 сут (рис. 6). Концентрация АБК  $10^{-4}$  М вызывала еще большее отставание в росте.

Таким образом, стадия роста проростка более чувствительна к АБК, чем стадия до проклевывания. Эти результаты противоречат данным, полученным на изучении фасоли [27], когда  $10^{-5}$  М АБК добавляли после проклевывания, но торможения роста зародышевой оси не наблюдали. Это, вероятно, можно объяснить тканеспецифичностью зерна двудольных растений. Высокая концентрация АБК ( $10^{-4}$  М) задерживала или блокировала рост на обеих стадиях, что согласуется с данными из литературы [27, 34, 35].

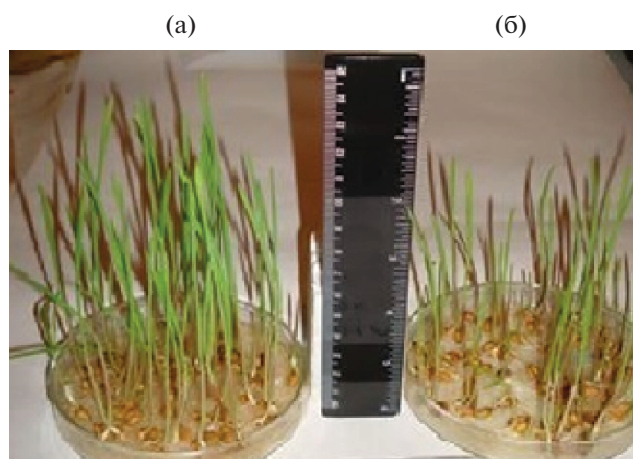
Полученные экспериментальные данные позволяют предположить, что экзогенная АБК в зави-

симости от концентрации и стадии раннего прорастания семян злаков способна влиять на физиолого-биохимические процессы, связанные с прорастанием семян, начиная с периода поглощения воды, и в дальнейшем влияя на растяжение, деление клеток и рост проростка. Похожее угнетение прорастания ранее наблюдали при действии длительного теплового стресса на набухающие семена гороха [36]. Следовательно, АБК в повышенной концентрации при добавлении в среду можно рассматривать как стрессовый фактор.

**АБК и мобилизация белковых отложений.** Предшествующие исследования [19, 21, 36, 37], посвященные гороху и зерновым культурам, выявили, что активация метаболических процессов у зародышей перед началом их активного роста связана с протеолитическим расщеплением собственных запасных белков. В работах также было установле-



**Рис. 4.** Прорастание семян пшеницы (%) при набухании с экзогенной АБК разной концентрации в течение первых 24 ч набухания. 1 – контроль, 2 –  $10^{-8}$  М АБК, 3 –  $10^{-6}$  М АБК, 4 –  $10^{-5}$  М АБК, 5 –  $10^{-4}$  М АБК.



**Рис. 5.** Проростки пшеницы через 7 сут при добавлении АБК ( $10^{-4}$  М) в течение 24 ч до проклевывания. (а) – контроль 7 сут, (б) – 0–24 ч АБК ( $10^{-4}$  М) → вода 6 сут.



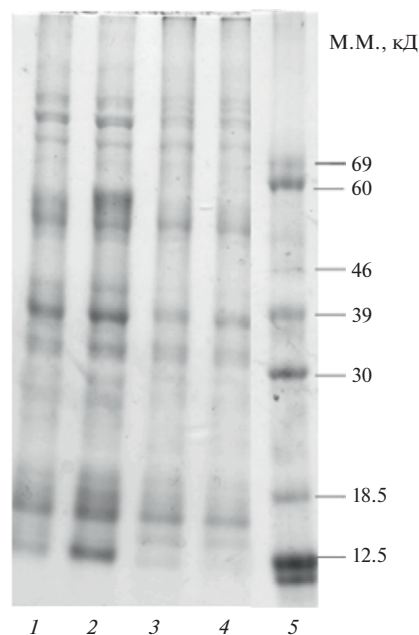
**Рис. 6.** Прорастание семян пшеницы через 7 сут после обработки АБК. Семена, проклюнувшиеся в воде, переносили в раствор АБК ( $10^{-5}$  М (а) и  $10^{-4}$  М (б)) на 24 ч, а затем обратно в воду. Схема обработки: 0–24 ч (вода) → 24–48 ч (АБК) → вода.

но, что длительное воздействие теплового стресса в период гидратации и лаг-фазы прорастания зерновых вызывает метаболические изменения, приводящие к замедлению или остановке катаболизма запасных веществ. В условиях температурного стресса наблюдались не только изменения в мобилизации запасных веществ, но и индукция синтеза белков теплового шока (БТШ) [21]. Длительное воздействие повышенной температуры ( $40^{\circ}\text{C}$ ) полностью подавляло прорастание изученных зерновых. Клетки зародышей утрачивали способность к восстановлению нормального клеточного метаболизма, необходимого для успешной инициации прорастания. При этом не было выявлено изменений в белковом составе зародышей зерна. Исходя из этого был сделан вывод, что ингибирование прорастания при воздействии высокой температуры может быть обусловлено или связано с неспособностью клеток зародышей осуществлять катаболизм собственных белков [21, 36].

Проводя параллель между тепловым стрессом и АБК, как фактором стресса, важно было установить, как экзогенная АБК влияет на мобилизацию белковых отложений в зародышах. Для этой цели полипептидный состав белков зародышей набухающих семян пшеницы, инкубированных с различной концентрацией АБК в течение 24 ч, анализировали методом электрофореза в ПААГе с Na-ДДС. Результаты электрофоретического разделения представлены на электрофореграмме (рис. 7). Ранее было показано, что начальный рост зародыша зерновых культур при нормальной температуре происходит на фоне заметного снижения количества многих белковых компонентов, которые можно отнести к запасным белкам [19, 37]. На рис. 7 видно, что на ранней стадии набухания, до проклеивания (в 24 ч), АБК в концентрации  $10^{-5}$  М (вариант незначительного ингибирования прорастания, трек 3) не блокирует мобилизацию белковых компонентов: полипептидный состав

суммарного белка не отличался от контрольного варианта (трек 4). При увеличении концентрации АБК в 10 раз ( $10^{-4}$  М) (полное ингибирование прорастания, трек 2) полипептидный состав белков зародыша отличался от контроля (в 24 ч, трек 4) и был сходен с набором белков сухих зародышей (0 ч, трек 1).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что экзогенная АБК в высокой концентрации ( $10^{-4}$  М) препятствует процессу мобилизации белковых отложений в зародыше пшеницы, что,



**Рис. 7.** Распределение полипептидов суммарного клеточного белка зародышей семян пшеницы, разделенных методом диск-электрофореза в ПААГе с Na-ДДС, в процессе набухания в растворе АБК: 1 – контроль 0 ч; 2 –  $10^{-4}$  М АБК 24 ч; 3 –  $10^{-5}$  М АБК 24 ч; 4 – контроль 24 ч; 5 – метчики.

по-видимому, является одной из причин ингибирования прорастания. Подобное торможение прорастания наблюдалось у семян *Arabidopsis*, в которых АБК предотвращала деградацию запасных белков [34]. Вероятно задержка распада запасных веществ в зародыше под действием экзогенной АБК связана с ингибированием ферментов, участвующих в протеолизе, либо с нарушением их транспорта к местам хранения белковых отложений, или с подавлением синтеза этих ферментов.

Так Тонини и соавт. [38] показали, что экзогенная АБК замедляет деградацию запасных белков в эндосперме семян *S. virgata* и снижает активность  $\alpha$ -галактозидазы, что подтверждает предположение об ингибировании экзогенной АБК ферментов, участвующих в деградации запасных резервов. В работе Бадовец и соавт. [35] экзогенная АБК ( $10^{-4}$  М) также вызывала ингибирование прорастания семян тритикале. Было показано, что она подавляла формирование полисом и влияла на экспрессию различных белков, что в совокупности приводило к ингибированию роста и развития. На основании результатов авторы сделали вывод, что экзогенная АБК, в основном, замедляла метаболизм, трансляцию белков, удлинение клеток и влияла на экспрессию стресс-связанных белков в тритикале.

\* \* \*

Полученные экспериментальные результаты дают основание полагать, что экзогенная АБК оказывает регулирующее воздействие на физиолого-биохимические процессы, связанные с прорастанием семян злаковых культур. Обнаружено, что эффект экзогенной АБК зависит как от ее концентрации, так и от стадии раннего прорастания, начиная с этапа физического поглощения воды и, в дальнейшем, влияя на процессы клеточного растяжения, деления и роста проростка. Если эндогенная АБК играет роль в установлении и поддержании состояния покоя семян, то экзогенное добавление АБК проявляло ингибирующее воздействие на прорастание семян, вышедших из покоя.

Полученные результаты, в целом, согласуются с ранее опубликованными сведениями в литературе, за исключением результатов, полученных на бобовых культурах, что подчеркивает возможность тканеспецифичности в действии АБК. В частности было установлено, что применение экзогенной АБК в высокой концентрации ( $10^{-4}$  М) препятствует мобилизации белковых отложений в зародыше пшеницы, что, вероятно, является одним из ключевых механизмов ингибирования прорастания. Выдвинуто предположение, что задержка потребления запасных веществ под влиянием экзогенной АБК может быть связана с ингибированием протеолитических ферментов, нарушением их

транспорта к местам хранения белковых отложений, либо подавлением их синтеза.

Мобилизации запасных веществ в зародыше принадлежит основополагающая роль для подготовки прорастания семян. Гидролиз белков и крахмала обеспечивает клетки зародыша не только метаболитами, необходимыми для их функционирования, но и создает условия для повышения осмотического потенциала и формирования вакуолярной системы, необходимых для перехода к росту путем клеточного растяжения [39]. Результаты, представленные в работах других исследователей, указывают на возможность того, что ингибирование прорастания экзогенной АБК может быть опосредовано регуляцией протеолиза на уровне посттрансляционного контроля. Кроме того, экзогенная АБК способна вызывать изменения в синтезе белков, подавляя образование белков, необходимых для прорастания [40–42].

Известная роль АБК в регуляции развития и покоя семян [8, 43, 44] находит подтверждение в результатах исследования рекальцитрантных семян *Panax notoginseng*, когда экзогенная обработка АБК продлевала период покоя, стимулируя синтез эндогенной АБК и изменяя баланс гормонов в сторону увеличения уровней АБК и снижения гиббереллиновой кислоты [43].

В целом, полученные результаты вносят вклад в понимание сложного взаимодействия между экзогенной АБК и механизмами прорастания семян злаковых культур. Экзогенная обработка АБК представляет перспективный подход для улучшения прорастания и повышения стрессоустойчивости семян, а также для предотвращения предуборочного прорастания. Однако молекулярные и физиолого-биохимические механизмы действия экзогенной АБК нуждаются в дальнейших исследованиях для эффективного управления этими процессами в сельскохозяйственной практике.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Проведение работы не поддерживалось внешними источниками.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ali F., Qanmber G., Li F., Wang Z. // J. Adv. Res. 2022. V. 35. P. 199–214.  
<https://doi.org/10.1016/j.jare.2021.03.011>

2. *Rajjou L., Duval M., Gallardo K., Catusse J., Bally J., Job C., Job D.* // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2012. V. 63. P. 507–533.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105550>
3. *Bewley J.D., Bradford K., Hilhorst H., Nonogaki H.* *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy.* Springer, 2013. 3rd Ed. 392 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4693-4>
4. *Lutts S., Benincasa P., Wojtyla L., Kubala S., Pace R., Lechowska K. et al.* *New Challenges in Seed Biology – Basic and Translational Research Driving Seed Technology.* / Eds. S. Araujo, A. Balestrazzi. IntechOpen, 2016.  
<http://dx.doi.org/10.5772/64420>
5. *Verma V., Ravindran P., Kumar P.P.* // *BMC Plant Biol.* 2016. V. 16. № 1. Art. 86.  
<https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
6. *Чумикина Л.В., Арабова Л.И., Колпакова В.В., Топунов А.Ф.* // *Химия растительного сырья.* 2021. № 4. С. 5–30.  
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2021049196>
7. *Delaix C.L., Tomiozzo A., Weber G., Melo Y.L., de Vargas A.N., Pinheiro M.M., Trenz T.S.* // *Environ. Exp. Bot.* 2025. V. 229. Art. 106081.  
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.106081>
8. *Brookbank B.P., Patel J., Gazzarrini S., Nambara E.* // *Genes.* 2021. V. 12. № 12. Art. 1936.  
<https://doi.org/10.3390/genes12121936>
9. *Singh A., Roychoudhury A.* // *Plant Cell Rep.* 2023. V. 42. № 6. 961–974.  
<https://doi.org/10.1007/s00299-023-03013-w>
10. *Kumar R., Dasgupta I.* // *Plant Physiol. Biochem.* 2024. V. 215. Art. 109046.  
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.109046>
11. *Li S., Liu S., Zhang Q., Cui M., Zhao M., Li N. et al.* // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. Art 1050132.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1050132>
12. *Sah S.K., Reddy K.R., Li J.* // *Front. Plant Sci. Sec. Plant Biotechnology.* 2016. V. 7.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>
13. *Humplik J.F., Bergougnoux V., Volkenburgh E.V.* // *Trends Plant Sci.* 2017. V. 22. № 10. P. 830–841.  
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.07.009>
14. *Guo W.L., Chen R.G., Gong Z.H., Yin Y.X., Ahmed S.S., He Y.M.* // *Genet. Mol. Res.* 2012. V. 11. № 4. P. 4063–4080.  
<https://doi.org/10.4238/2012.September.10.5>
15. *Latif H.H.* // *Pak. J. Bot.* 2014. V. 46. № 3. P. 973–982.
16. *Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A.* // *Mol. Biol. Rep.* 2022. V. 49. № 1. 617–628.  
<https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
17. *Okamoto M., Tatematsu K., Matsui A., Morosawa T., Ishida J., Tanaka M. et al.* // *Plant J.* 2010. V. 62. № 1. P. 39–51.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04135.x>
18. *Пиголев А.В., Дегтярев Е.А., Мирошниченко Д.Н., Савченко Т.В.* // *Сельскохозяйственная биология.* 2023. Т. 58. № 1. С. 3–22.  
<https://doi.org/10.15389/agrobiol.2023.1.3rus>
19. *Арабова Л.И., Чумикина Л.В., Топунов А.Ф.* // *Вестник Мичуринского государственного аграрного университета.* 2011. № 2. Т. 1. С. 81–87.
20. *Чумикина Л.В., Арабова Л.И., Колпакова В.В., Топунов А.Ф.* // *Прикл. биохимия и микробиология.* 2019. Т. 55. № 1. С. 77–85.  
<https://doi.org/10.1134/S0555109919010045>
21. *Гумилевская Н.А., Чумикина Л.В., Арабова Л.И., Зимин М.В., Шатилов В.Р.* // *Физиология растений.* 1996. Т. 43. № 2. С. 247–255.
22. *Jacobsen J.V., Pearce D.W., Poole A.T., Pharis R.P., Mander L.N.* // *Physiol. Plant.* 2002. V. 115. № 3. P. 428–441.  
<https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2002.1150313.x>
23. *Millar A.A., Jacobsen J.V., Ross J.J., Helliwell C.A., Poole A.T., Scofield G. et al.* // *Plant J.* 2006. V. 45. № 6. P. 942–954.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02659.x>
24. *Obroucheva N.V., Lityagina S.V., Sinkevich I.A.* // *Int. J. Cell Sci. & Mol. Biol.* 2019. V. 5. № 4. Art. 555667.  
<https://doi.org/10.19080/IJCSMB.2019.05.555667>
25. *Abhilasha A., Roy Choudhury S.* // *Plants.* 2021. V. 10. № 12. Art. 2769.  
<https://doi.org/10.3390/plants10122769>
26. *Mo W., Zheng X., Shi Q., Zhao X., Chen X., Yang Z., Zuo Z.* // *Front. Plant Sci. Sec. Plant Abiotic Stress.* 2024. V. 15.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1437184>
27. *Мартын Г.И., Берестецкий В.А., Мусатенко Л.И., Сытник К.М.* // *Физиология и биохимия культ. растений.* 1991. Т. 23. № 6. С. 546–551.
28. *Ma X.L., Wang W.Y., Zhou H.K., Li W.J., Li J., Li Y. et al.* // *Chin. J. Eco-Agricul.* 2024. V. 32. № 11. P. 1882–1890.  
<https://doi.org/10.12357/cjea.20240185>
29. *Schopfer P., Plachy C.* // *Plant Physiol.* 1984. V. 76. № 1. P. 155–160.  
<https://doi.org/10.1104/pp.76.1.155>
30. *Schopfer P., Plachy C.* // *Plant Physiol.* 1985. V. 77. № 3. P. 676–686.  
<https://doi.org/10.1104/pp.77.3.676>
31. *Steinbrecher T., Leubner-Metzger G.* // *J. Exp. Bot.* 2017. V. 68. № 4. P. 765–783.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/erw428>
32. *da Silva E.A., Toorop P.E., van Aelst A.C., Hilhorst H.W.* // *Planta.* 2004. V. 220. № 2. P. 251–261.  
<https://doi.org/10.1007/s00425-004-1344-0>
33. *Footitt S., Finch-Savage W.E.* *Plant Physiology and Function* / Ed. S. Clemens. New York: Springer, 2017. V. 6. 1000 p.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7611-5\\_7-1](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7611-5_7-1)
34. *Garciarrubio A., Legaria J., Covarrubias A.* // *Planta.* 1997. V. 203. P. 182–187.  
<https://doi.org/10.1007/s004250050180>
35. *Badowiec A., Świgońska S., Szypulska E., Weidner S.* // *Acta Physiol. Plant.* 2012. V. 34. № 6. 2359–2368.  
<https://doi.org/10.1007/s11738-012-1040-9>
36. *Гумилевская Н.А., Арабова Л.И., Чумикина Л.В., Шатилов В.Р.* // *Физиология растений.* 1997. Т. 44. № 5. С. 690–698.

37. Чумикина Л.В., Арабова Л.И., Топунов А.Ф. // Известия вузов. Пищевая технология. 2009. № 2–3. С. 9–12.
38. Tonini P.P., Purgatto E., Buckeridge M.S. // Ann. Bot. 2010. V. 106. № 4. P. 607–616. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq159>
39. Обручева Н.В. // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 4. С. 591–600.
40. Cherepneva G.N., Kukina I.M., Kuznetsov V.V., Kulaeva O.N., Mikulovich T.P. // Rus. J. Plant Physiol. 1999. V. 46. № 1. P. 47–56.
41. Chibani K., Ali-Rachedi S., Job C., Job D., Julien M., Grappin P. // Plant Physiol. 2006. V. 142. № 4. P. 1493–1510. <https://doi.org/10.1104/pp.106.087452>
42. Nambara E., Okamoto M., Tatematsu K., Yano R., Seo M., Kamiya Y. // Seed Sci. Res. 2010. V. 20. P. 55–67. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000012>
43. Wang Q.-Y., Yang L., Ge N., Jia J.-S., Huang R.-M., Chen C. et al. // Front. Plant Sci. 2023. V. 14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1054736>
44. Shu K., Liu X.D., Xie Q., He Z.H. // Mol. Plant. 2016. V. 9. № 1. P. 34–45. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.010>

## Exogenous Abscisic Acid and Its Effect on Seed Germination of Wheat and Triticale

L. I. Arabova<sup>a,\*</sup>, L. V. Chumikina<sup>a</sup>, R. I. Arabov<sup>b</sup>, A. F. Topunov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Bach Institute of Biochemistry, Research Center of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

<sup>b</sup>*Skolkovo Institute of Science and Technology, Moscow, 121205 Russia*

\*e-mail: l.arabova@gmail.com

This study investigated the effects of exogenous abscisic acid (ABA) on early germination processes in seeds of two cereal crops: wheat and triticale (a hybrid of wheat and rye). A clear relationship was established between growth processes and both the concentration of ABA and the imbibition stage at which ABA was applied. At moderate to high concentrations ( $10^{-6}$ – $10^{-4}$  M), ABA acted as an inhibitor of physiological processes. Early stages of seed germination, specifically those involving physical swelling and radicle emergence, were found to be highly sensitive to ABA. Furthermore, a high concentration of exogenous ABA ( $10^{-4}$  M) inhibited the mobilization of protein reserves in the wheat embryo, which may contribute to the overall inhibition of germination.

**Keywords:** triticale, wheat, abscisic acid (ABA), germination, protein mobilization