



ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


РОЛЬ ТРАНСМЕМБРАННОГО ПЕРЕНОСЧИКА АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ NRT1.2 В АДАПТИВНОМ РОСТОВОМ ОТВЕТЕ РАСТЕНИЙ АРАБИДОПСИСА НА НАТРИЙ-ХЛОРИДНОЕ ЗАСОЛЕНИЕ

Севостьянова А.О., Ахтямова З.А.,
Коробова А.В.*, Кудоярова Г.Р.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия
*E-mail: muksin@mail.ru

Исследована роль транспортера нитратов и АБК (NRT 1.2) в ростовой реакции растений арабидопсиса на натрий-хлоридное засоление. Мутантные по данному гену (*nrt1.2*) и растения исходной линии Wassilewskija (Ws) выращивали на жидкой среде Хогланда-Арнона. В половину сосудов добавляли NaCl до конечной концентрации 150 ммоль/л. У растений Ws засоление приводило к накоплению АБК и ИУК в побегах и корнях, что сопровождалось снижением накопления их массы и удлинения корней. У *nrt1.2* экспозиция на хлориде натрия вызывала лишь небольшое снижение соотношения массы корня и побега. В отличие от WS, у мутанта в регуляции данной реакции АБК не участвовала. Сделаны выводы о важной роли транспортера в накоплении массы растений и удлинения корней в оптимальных условиях, а также в адаптивном ростовом ответе растений на засоление.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* L. ♦ Wassilewskija ♦ NRT1.2 ♦ АБК ♦ натрий-хлоридное засоление ♦ рост

Поступила в редакцию: 20.12.2024

[Цитировать | Cite as](#)

[DOI: 10.31163/2618-964X-2024-7-4-281-291](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-4-281-291)

[EDN: VCRWVH](#)

ВВЕДЕНИЕ

Абиотические стрессы, такие как засоление, засуха и высокая температура, оказывают нежелательное воздействие на урожайность и качество сельскохозяйственных культур. Засоление, в частности, является важным ограничивающим фактором, вызывая низкую урожайность с низким качеством [Shahid et al., 2020]. Помимо естественного засоления почвы, ситуация еще более усугубляется чрезмерным использованием химических удобрений, неправильными методами орошения и воздействием морской воды [Munns, Tester, 2008; Sahab et al., 2021]. Соленость значительно влияет на параметры роста растений, содержание воды, фотосинтез и другие физиологические процессы [Goharrizi et al., 2020].

Абсцизовая кислота (АБК) играет важную роль на многих этапах жизненного цикла растений, включая развитие семян и покой, и опосредует реакции растений на различные

ROLE OF TRANSMEMBRANE CARRIER OF ABSCISIC ACID NRT1.2 IN THE ADAPTIVE GROWTH RESPONSE OF ARABIDOPSIS PLANTS TO SODIUM CHLORIDE SALINIZATION

Sevostyanova A.O., Akhtyamova Z.A.,
Korobova A.V.*, Kudoyarova G.R.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of
the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia
*E-mail: muksin@mail.ru

The role of the nitrate and ABA transporter (NRT1.2) in the growth response of Arabidopsis plants to sodium chloride salinity was studied. Mutants for this gene (*nrt1.2*) and plants of the parent Wassilewskija line (Ws) were grown on liquid Hoagland-Arnon medium. NaCl was added to half of the vessels to a final concentration of 150 mmol/l. In Ws plants, salinity led to the accumulation of ABA and IAA in shoots and roots, which was accompanied by a decrease in their mass accumulation and root elongation. In *nrt1.2*, exposure to sodium chloride caused only a slight decrease in the root to shoot mass ratio. Unlike WS, ABA did not participate in the regulation of this response in the mutant. Conclusions were made about the important role of the transporter in the accumulation of plant mass and root elongation under optimal conditions, as well as in the adaptive growth response of plants to salinity.

Keywords: *Arabidopsis thaliana* L. ♦ Wassilewskija ♦ NRT1.2 ♦ ABA ♦ sodium chloride salinity ♦ growth

Принято в печать: 26.12.2024



стрессы окружающей среды [Eyidogan et al., 2012; Devinar et al., 2013; Talanova et al., 2017], в том числе на засоление [Narusaka et al., 2003]. Абсцизовая кислота (АБК) хорошо известна своей способностью обеспечивать выживание растений в условиях засоления, например, путем закрытия устьиц и предотвращения потери воды, а также благодаря своим антиоксидантным свойствам [Parveen et al., 2020].

Было показано, что NRT1.2/NPF4.6, который был охарактеризован как переносчик нитратов с низким сродством [Huang et al., 1999], обладает активностью импортера АБК у *Arabidopsis* [Kanno et al., 2012]. Поэтому он был переименован в АВА-IMPORTING TRANSPORTER 1 (AIT1) [Kanno et al., 2012].

Цель работы состояла в выявлении возможной роли трансмембранного переносчика АБК в формировании ростового ответа растений арабидопсиса на засоление. Помимо содержания АБК в тканях растений, был определен уровень цитокининов и ИУК, поскольку, во-первых, эти гормоны также могут участвовать в регуляции роста растений при засолении, а во-вторых, их концентрация может изменяться в зависимости от уровня АБК.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта для изучения роли мембранного транспорта АБК в регуляции ростового ответа растений на засоление мы использовали растения арабидопсиса *Arabidopsis thaliana* L., мутантные по гену транспортера нитратов NRT1.2, который считается также переносчиком абсцизовой кислоты (АБК). Родительской формой является экотип Wassilewskija (Ws). Семена стратифицировали 3 суток при температуре 4°C на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. Затем семена раскладывали на поверхность песка, насыщенного раствором 10%-го Хогланда-Арнона, в стаканы объемом 100 мл по 4 шт. и помещали в климатическую камеру. Растения выращивали при 16-часовом световом дне, при температуре: днем и ночью 23 и 19° С, соответственно, относительной влажности воздуха 80%, освещенности 120 мкмоль м⁻²с⁻¹. После прорастания семян относительную влажность песка поддерживали на уровне 65-70% от полной влагоемкости. В возрасте трех недель растения арабидопсиса по 12 штук были пересажены на плотки, плавающие на поверхности 10%-го раствора Хогланда-Арнона. Засоление создавали путем добавления хлорида натрия в половину контейнеров до конечной концентрации 150 ммоль/л.

Измерение транспирации проводили по потере массы небольшого сосуда с плотиком в течение часа с момента внесения в раствор хлорида натрия.

Фиксация тканей для количественного определения гормонов проводилась через три часа после переноса половины растений на раствор хлорида натрия. Извлечение гормонов проводили с использованием 80% этанола в течение ночи при 4°C. После центрифугирования и испарения спирта водный остаток доводили до 9 мл дистиллированной водой и подкисляли соляной кислотой до pH 2–3. Очистку гормонов проводили, как описано [Vysotskaya et al., 2008]. АБК и ИУК экстрагировали дважды диэтиловым эфиром (по 3 мл каждого), а затем переносили в бикарбонат натрия (3 мл). После подкисления соды гормоны повторно экстрагировали эфиром (дважды по 1,5 мл) и метилировали диазометаном. На каждом этапе гормоны концентрировались за счет уменьшения количества экстрагента, что увеличивало селективность извлечения гормонов [Veselov et al., 1992].

Для экстракции цитокининов корни растений гомогенизировали в 80% этаноле и инкубировали в течение ночи при 4°C. После фильтрации и упаривания этанола водный остаток подвергали очистке на картридже C18 (Waters, США) [Giannino et al., 2008]. После испарения растворителя сухой остаток растворяли в 0,02 мл 80% этанола и разделяли

метаболиты цитокининов при помощи тонкослойной хроматографии [Giannino et al., 2008]. Различные формы цитокининов элюировали в течение 15 ч 0,1 М фосфатным буфером (рН 7,2 – 7,4) из соответствующих зон, идентифицированных по положению метчиков в УФ свете. Затем аликвоту в серии разведений добавляли в лунки планшетов и проводили иммуоферментный анализ с помощью антител против транс-зеатинрибозида (ЗР), высокоспецифичных к производным транс-зеатина [Giannino et al., 2008].

Иммуоферментный анализ. Для количественного определения АБК и ИУК сухой остаток после испарения эфира растворяли в 100 мкл 80% этанола, и 10 мкл добавляли в лунки микропланшетов после предварительной адсорбции на стенках конъюгированного соответствующего гормона с белком. В случае определения цитокининов в лунки планшетов добавляли 100 мкл образца, полученного элюированием гормонов из силуфола фосфатным буфером. Стандарты АБК, ИУК и транс-зеатинрибозида в серии десятикратных разведений добавляли в часть лунок для последующего получения калибровочной кривой. Специфическую сыворотку добавляли в каждую лунку и инкубировали. Несвязанные кроличьи антитела смывали, а козы антикроличьи IgG, конъюгированные с пероксидазой, инкубировали с адсорбированным комплексом антиген–антитело. Наконец, добавляли раствор субстрата, состоящий из о-фенилендиамина. Развившуюся окраску количественно определяли при 492 нм с помощью микрофотометра.

Для измерения ростовых характеристик ежедневно на 3 часа переносили растения на раствор хлорида натрия. На четвертый день эксперимента были проведены измерения массы побега и корней, длину главного корня, рассчитали соотношение массы корней и побегов.

Данные по статистическому анализу представлены как средние значения \pm стандартные ошибки (SE). Все данные были проверены с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с использованием множественных ранговых тестов Дункана для различения средних значений ($p \leq 0,05$) с использованием ПО Statistica вер. 10 (Statsoft Inc., USA). Для проверки различий в скорости транспирации между контрольными и подвергшимся засолению растениями арабидопсиса использовался парный t-тест.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Перенос растений арабидопсиса на питательный раствор, содержащий хлорид натрия (150 мМ) приводил к снижению скорости транспирации как исходных растений *Ws*, так и мутантных по переносчику нитратов и АБК – *nrt1.2*. (рис.1).

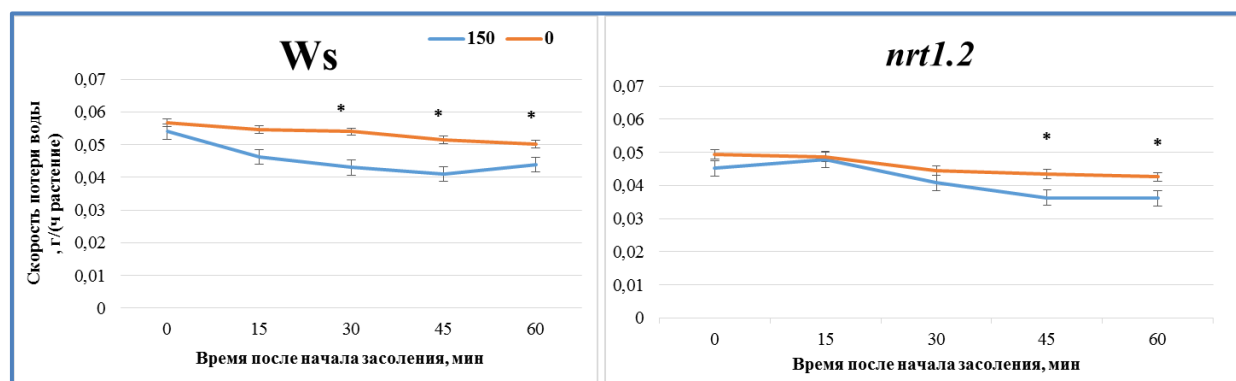


Рис. 1. Скорость потери воды растений исходного экотипа *Wassilewskija* (*Ws*) и мутантных по переносчику нитратов и АБК растений (*nrt 1.2*), получавших 10%- раствор Хогланда-Арнона без хлорида натрия (0) или содержащий NaCl в концентрации 150 ммоль/л в течение часа. Звездочкой обозначены средние, статистически отличающиеся от соответствующего контроля ($n = 9$, t-test).

Экспозиция растений на 150мМ растворе NaCl приводила к значительному накоплению АБК в побегах и корнях растений исходной линии (рис. 2). Концентрация АБК в органах контрольных мутантных растений (не подвергавшихся засолению) была в 9 и в 5 раз выше в побегах и корнях, соответственно, по сравнению с контрольными растениями Ws. Добавление в питательный раствор хлорида натрия снижало уровень гормона в побегах и не вызывало изменений в концентрации АБК в корнях растений *nrt1.2*.

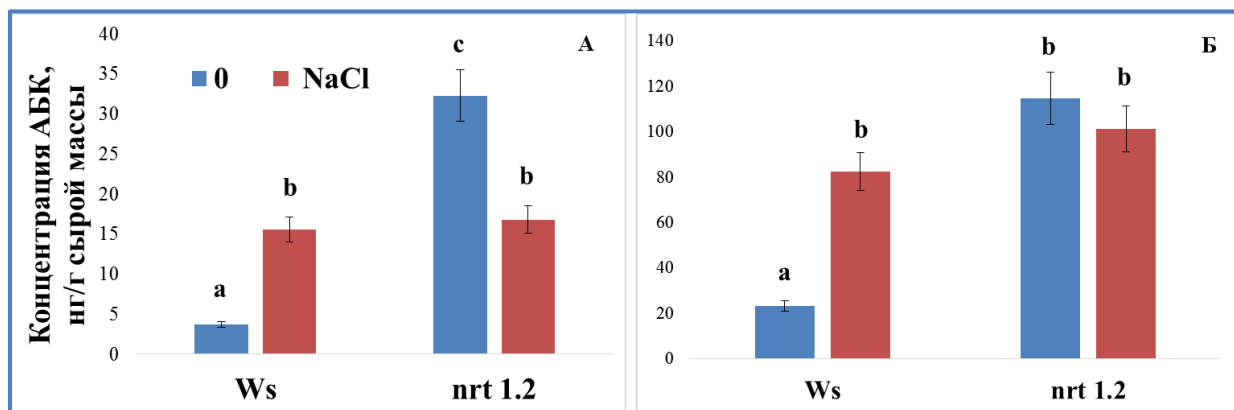


Рис. 2. Содержание АБК в побегах (А) и корнях (Б) 3-недельных растений арабидопсиса исходного экотипа *Wassilewskija* (Ws) и мутантных по переносчику нитратов и АБК растений (*nrt 1.2*), получавших в течение трех часов 10%- раствор Хогланда-Арнона без хлорида натрия (0) или содержащий NaCl в концентрации 150 ммоль/л. Статистически различающиеся средние ($n = 9$) обозначены разными буквами ($p < 0,05$; ANOVA).

Концентрация ИУК в корнях контрольных мутантных растений также была выше, чем у растений исходной линии. Засоление вызывало повышение уровня гормона у растений Ws (рис. 3).

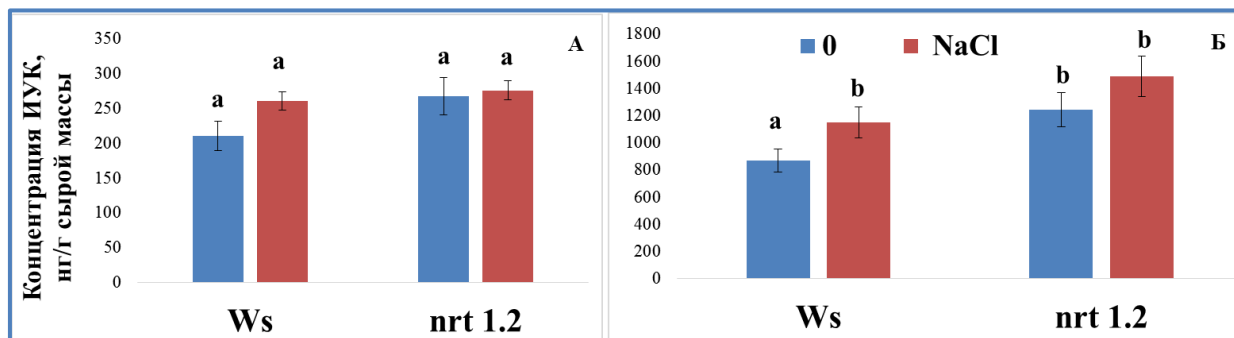


Рис. 3. Концентрация ИУК в побегах (А) и корнях (Б) 3-недельных растений арабидопсиса исходного экотипа *Wassilewskija* (Ws) и мутантных по переносчику нитратов и АБК растений (*nrt 1.2*), получавших в течение трех часов 10%- раствор Хогланда-Арнона без хлорида натрия (0) или содержащий NaCl в концентрации 150 ммоль/л. Статистически различающиеся средние ($n = 9$) обозначены разными буквами ($p < 0,05$; ANOVA).

У растений Ws трехчасовая экспозиция на питательном растворе, содержащем хлорид натрия, приводила к увеличению концентрации зеатинрибозида в побегах и корнях на 50 и 30%, соответственно (рис. 4). В корнях, кроме этого, было зарегистрировано снижение уровня зеатиннуклеотида на 35%. В побегах *nrt1.2* засоление вызывало увеличение концентрации зеатина на 40% в побегах и увеличение уровня зеатинрибозида на 57% в корнях.

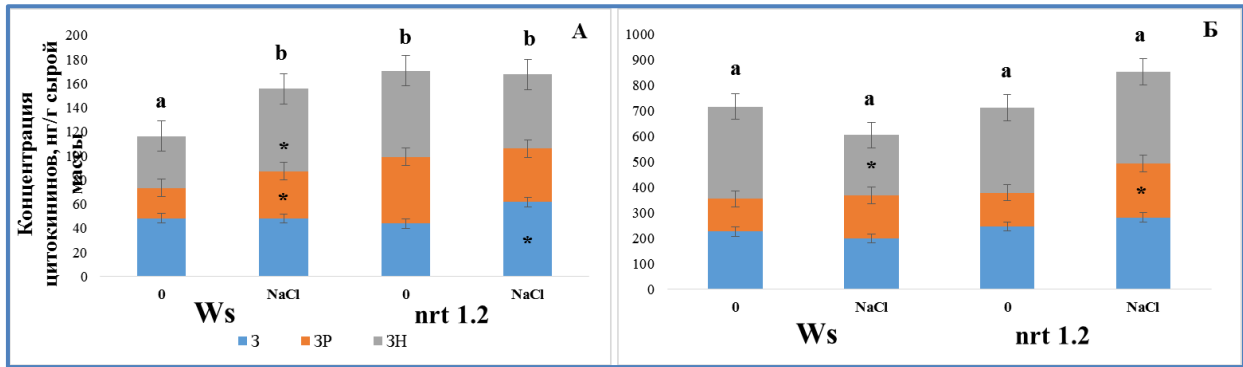


Рис. 4. Суммарная концентрация трех форм цитокининов (зеатина (З), его рибозида (ЗР) и нуклеотида (ЗН)) в побегах (А) и корнях (Б) растений арабидопсиса исходного экотипа *Wassilewskija* (Ws) и мутантных по переносчику нитратов и АБК растений (*nrt 1.2*), получавших в течение трех часов 10%- раствор Хогланда-Арнона без хлорида натрия (0) или содержащий NaCl в концентрации 150 ммоль/л. Звездочкой обозначены средние значения концентраций форм цитокининов, статистически отличающиеся от соответствующего контроля (n = 9, t-test). Статистически различающиеся средние значения суммарного содержания цитокининов (n = 9) обозначены разными буквами (p < 0,05; ANOVA).

Измерение массы корней и побега одного растения, длины главного корня, а также вычисление соотношения массы корней и побега выявили сходную картину. Мутантные растения, не подвергавшиеся воздействию засоления, значительно отставали в накоплении массы и удлинении корней от контрольных растений исходной линии. Экспозиция растений на соли приводила к снижению ростовых показателей у растений Ws и не влияла на ростовые процессы *nrt1.2* (рис. 5). Соотношение массы корень/побег у мутантных растений было ниже, чем у исходных, не подвергавшихся влиянию засоления (рис. 5 В). Засоление приводило к резкому снижению соотношения корень/побег у исходных растений, данная реакция у мутантов проявлялась в меньшей степени.

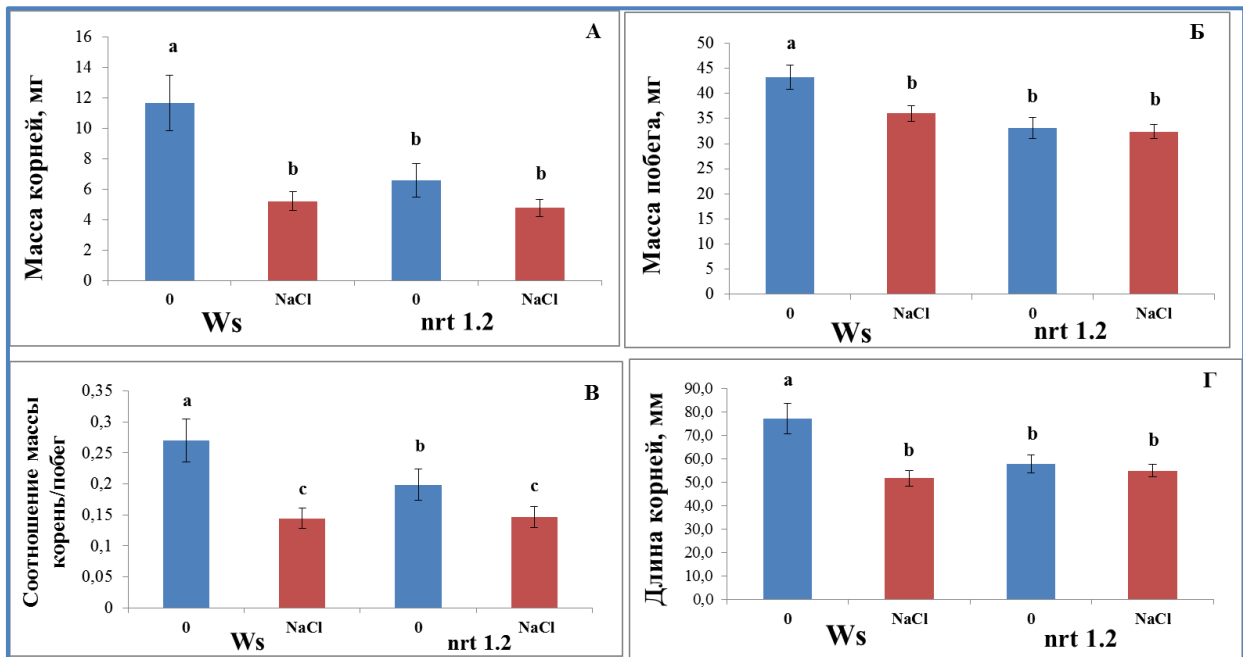


Рис. 5. Сырая масса корней (А), побега (Б) и их соотношение (В), а также длина главного корня (Г) 3-недельных растений арабидопсиса исходного экотипа *Wassilewskija* (Ws) и мутантных по переносчику нитратов и АБК растений (*nrt 1.2*), получавших в течение четырех дней 10%-ный раствор Хогланда-Арнона без хлорида натрия (0) или содержащий NaCl в концентрации 150 ммоль/л. Статистически различающиеся средние (n = 30) обозначены разными буквами (p < 0,05; ANOVA).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что осмотический стресс часто вызывает накопление АБК в листьях растений, что приводит к закрытию устьиц [Zhao et al., 2017]. Засоление оказывает не только токсический эффект на растения из-за накопления в них ионов натрия и хлоридов, но и снижает количество поступающей воды в корни из почвы [Akhiyarova et al., 2023]. Поэтому снижение устьичной проводимости и, как следствие, скорости транспирации способствует сохранению оводненности тканей в условиях засоления. В наших экспериментах у растений исходной линии *Wassilewskija* мы зарегистрировали как снижение транспирации (через 15 мин после начала воздействия), так и повышение уровня АБК в органах растений под влиянием 150 мМ хлорида натрия (рис. 1А, 2). У мутантных по переносчику АБК растений снижение скорости потери воды наблюдалось, но началось лишь через 45 мин после переноса растений на раствор хлорида натрия (рис. 1Б). При этом мы не обнаружили повышения содержания АБК в органах *nrt1.2*. (рис. 2). Можно предполагать, что транспирационный ответ мутантных растений регулировался иными механизмами, тогда как растения *Ws* демонстрировали «классический» сценарий, связанный с накоплением АБК в тканях. Поскольку *Ws* и *nrt1.2* отличаются функционированием одного из трансмембранных переносчиков АБК, напрашивается вывод о том, что именно транспорт АБК играет роль в регуляции адаптивного снижения транспирации в условиях засоления. Наши результаты подтверждаются данными, полученными с использованием как мутантов с выключенным переносчиком АБК NRT1.2, так и трансгенных растений со сверхэкспрессией соответствующего гена. Авторами был сделан вывод о том, что переносчик NRT1.2 участвует в транспорте АБК из сосудистой системы в другие части растения и что эта функция играет важную роль в регуляции закрытия устьиц в ответ на стресс, связанный с дефицитом воды [Osakabe et al., 2014].

Мутантные растения отставали в накоплении массы и в удлинении корней от контрольных исходных растений (рис. 5 А, Б, Г). Более низкие значения массы побегов *nrt1.2* можно объяснить значительным накоплением АБК в их листьях, поскольку этот гормон известен своим ингибирующим действием на накопление массы побегов [Ghosh et al., 2014]. На рост корней АБК действует двояко – она может как тормозить, так и стимулировать рост корней в зависимости от концентрации [Li et al., 2017]. В нашей работе концентрация АБК в корнях контрольных мутантных растений в 5 раз превосходила таковую растений исходной линии (рис. 2 Б), что могло отрицательно сказаться на росте корней. Торможение удлинения корней могло быть также связано с содержанием ауксинов. В наших экспериментах мы обнаружили повышенный уровень ИУК в корнях мутантных растений, не подвергавшихся засолению по сравнению с контрольными растениями исходной линии (рис. 3 Б). В литературе есть данные о том, что высокие концентрации ауксинов могут негативно влиять на удлинение корней [Korobova et al., 2018]. Это свидетельствует в пользу возможного участия ауксинов в регуляции удлинения корней у мутантных по переносчику NRT1.2 растений.

Экспозиция растений на 150мМ растворе хлорида натрия вызывала снижение изученных ростовых показателей только у *Ws* (рис. 5 А, Б, Г). При этом как в побегах, так и в их корнях мы зарегистрировали значительное накопление АБК (рис. 2), а также повышение

уровня ИУК (рис. 3 Б) в корнях по сравнению с контрольными растениями. Учитывая обсуждение выше о причинах отставания контрольных мутантных растений в накоплении массы и удлинении корней от растений *Ws*, можно сделать вывод о том, что в формировании ростового ответа растений исходной линии важную роль играют АБК и ИУК. Создается впечатление, что подвергшиеся засолению растения *Ws* по фенотипу и содержанию АБК и ИУК «становятся» мутантными растениями *nrt1.2*. Это свидетельствует в пользу участия переносчика NRT1.2 в накоплении массы растений и удлинении корней в оптимальных условиях.

Важным показателем устойчивости растений служит относительный рост корней и побегов. Засоление приводило к резкому снижению соотношения корень/побег у исходных растений, данная реакция у мутантов проявлялась в меньшей степени (рис. 5 В). Торможение роста корней в условиях засоления — это важная адаптивная реакция растений, поскольку она позволяет уменьшить площадь поглощения токсичных ионов. У растений исходной линии *Ws* засоление вызывало снижение накопления массы побегов и корней (рис. 5 А, Б) на фоне значительного повышения уровня АБК в их тканях (рис. 2). У мутантных растений не было зарегистрировано ни снижения массы побега (рис. 5 Б), ни повышения содержания АБК в тканях (рис. 2). У *nrt1.2* засоление приводило к небольшому снижению накопления массы корней, при этом соотношение массы корень/побег было достоверным. Однако в регуляции данной реакции, в отличие от *Ws*, участвовала не АБК, а иные механизмы.

По данным литературы, к устойчивости к засухе могут приводить как снижение, так и повышение содержания ЦК [Prerostova et al., 2018]. Падение уровня цитокининов приводит к торможению ростовых процессов, что повышает содержание защитных соединений, и способствует значительному повышению засухоустойчивости у *Arabidopsis* [Werner et al., 2001; Nishiyama et al., 2011], табака [Macková et al., 2013] и ячменя [Pospíšilová et al., 2016]. Повышение содержания цитокининов в ответ на дефицит воды может способствовать стабилизации фотосинтетического аппарата при стрессе [Prerostova et al., 2018]. Засоление снижает поглощение воды корнями, и реакции растений на соль сходны с ответами на засуху. В наших экспериментах мы зарегистрировали повышение концентрации цитокининов (зеатинрибозида и зеатиннуклеотида и, соответственно, суммарного содержания трех форм цитокининов) у растений исходной линии *Ws* в ответ на засоление (рис. 4 А). При этом у мутантных растений такого эффекта не наблюдалось. Следовательно, отсутствие функции переносчика NRT1.2 может приводить к более сильным нарушениям в растениях, в том числе работы фотосинтетического аппарата. Но это требует дальнейшего изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши результаты позволяют предполагать, что транспортер АБК NRT1.2 может способствовать накоплению массы растений и удлинению корней в оптимальных условиях. Адаптивная ростовая реакция на засоление (относительное торможение роста корней) у растений исходной линии регулировалась АБК, а у мутантов иными механизмами и проявлялась в меньшей степени. Следовательно, можно сделать вывод о том, мембранный транспорт АБК играет важную роль в приспособлении растений к засолению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коробова А.В., Высоцкая Л.Б., Васинская А.Н., Кулуев Б.Р., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Связь накопления биомассы корней с содержанием и метаболизмом цитокининов у нечувствительных к этилену растений // Физиология растений. 2016. Т. **63** (5). С. 636-643. DOI: [10.7868/S0015330316050079](https://doi.org/10.7868/S0015330316050079)
2. Akhiyarova, G.; Vafina, G.; Veselov, D.; Kudoyarova, G. Immunolocalization of Jasmonates and Auxins in Pea Roots in Connection with Inhibition of Root Growth under Salinity Conditions // International Journal of Molecular Sciences. 2023. **24** (20): 15148. DOI: [10.3390/ijms242015148](https://doi.org/10.3390/ijms242015148)
3. Albacete A., Ghanem M.E., Martínez-Andújar C., Acosta M., Sánchez-Bravo J., Martínez V., Lutts S., Dodd I.C., Pérez-Alfocea F. Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinised tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants // Journal of Experimental Botany. 2008. **59** (15). P. 4119-4131. DOI: [10.1093/jxb/ern251](https://doi.org/10.1093/jxb/ern251)
4. Davies P.J. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 2005. DOI: [10.1007/978-1-4020-2686-7](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7)
5. Devinar G., Llanes A., Masciarelli O., Luna V. Different relative humidity conditions combined with chloride and sulfate salinity treatments modify abscisic acid and salicylic acid levels in the halophyte *Prosopis strombulifera* // Plant Growth Regulation. 2013. **70**. P. 247-256. DOI: [10.1007/s10725-013-9796-5](https://doi.org/10.1007/s10725-013-9796-5)
6. Eyidogan F., Oz M.T., Yucel M., Oktem H.A. Signal transduction of phytohormones under abiotic stresses. In: Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Ed. by Khan N.A., Nazar R., Iqbal N., Anjum N.A. Springer, Berlin. 2012. P. 1-48. DOI: [10.1007/978-3-642-25829-9_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-25829-9_1)
7. Fahad S., Hussain S., Matloob A., Khan F.A., Khaliq A., Saud S., Hassan S., Shan D., Khan F.U., Ullah N., Faiq M., Khan M.R., Tareen A.K., Khan A., Ullah A., Ullah N., Huang, J. Phytohormones and plant responses to salinity stress: a review // Plant Growth Regulation. 2014. **75**. P. 391-404. DOI: [10.1007/s10725-014-0013-y](https://doi.org/10.1007/s10725-014-0013-y)
8. Gan S., Amasino R.M. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin // Science. 1995. **270**. N 5244. P.1986-1988. DOI: [10.1126/science.270.5244.1986](https://doi.org/10.1126/science.270.5244.1986)
9. Ghanem M.E., Albacete A., Martínez-Andújar C., Acosta M., Romero-Aranda R., Dodd I.C., Lutts S., Pérez-Alfocea F. Hormonal changes during salinity-induced leaf senescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) // Journal of Experimental Botany. 2008. **59** (11). P. 3039-3050. DOI: [10.1093/jxb/ern153](https://doi.org/10.1093/jxb/ern153)
10. Ghanem M.E., Albacete A., Smigocki A.C., Frébort I., Pospíšilová H., Martínez-Andújar C., Acosta M., Sánchez-Bravo J., Lutts S., Dodd I.C., Pérez-Alfocea F. Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants // Journal of Experimental Botany. 2011. **62** (1). P. 125-140. DOI: [10.1093/jxb/erq266](https://doi.org/10.1093/jxb/erq266)
11. Ghosh, S., Sengupta, S. and Pal A. Abscisic Acid, One of the Key Determinants of *in Vitro* Shoot Differentiation from Cotyledons of *Vigna radiate* // American Journal of Plant Sciences. 2014. **5** (5). P. 704-713. DOI: [10.4236/ajps.2014.55085](https://doi.org/10.4236/ajps.2014.55085)
12. Giannino D., Nicolodi C., Testone G., Frugis G., Pace E., Santamaria P., Guardasole M., Mariotti D. The overexpression of asparagine synthetase A from *E. coli* affects the nitrogen status in leaves of lettuce (*Lactuca sativa* L.) and enhances vegetative growth // Euphytica 2008. **162**. P. 11-22. DOI: [10.1007/s10681-007-9506-3](https://doi.org/10.1007/s10681-007-9506-3)

13. Goharrizi K.J., Riahi-Madvar A., Rezaee F., Pakzad R., Bonyad F.J., and Ahsaei M.G. Effect of salinity stress on enzymes' activity, ions concentration, oxidative stress parameters, biochemical traits, content of sulforaphane, and CYP79F1 gene expression level in *Lepidium draba* Plant // Journal of Plant Growth Regulation. 2020. **39**. P. 1075-1094. DOI: [10.1007/s00344-019-10047-6](https://doi.org/10.1007/s00344-019-10047-6)
14. Guo Y.F., Gan S.S. Genetic manipulation of leaf senescence. In: Gan S., ed. Senescence processes in plants. Annual Plant Reviews book series, Vol. 26. Oxford: Blackwell Publishing. 2007. P. 304-322. DOI: [10.1002/9781119312994.apr0274](https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0274)
15. Havlová M., Dobrev P.I., Motyka V., Storchová H., Libus J., Dobrá J., Malbeck J., Gaudinová H., Vanková R. The role of cytokinins in responses to water deficit in tobacco plants over-expressing trans-zeatin O-glucosyltransferase gene under 35S or SAG12 promoters // Plant, Cell and Environment. 2008. **31** (3). P. 341-353. DOI: [10.1111/j.1365-3040.2007.01766.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01766.x)
16. Horie T., Karahara I., Katsuhara M. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants // Rice. 2012. **5**: 11. DOI: [10.1186/1939-8433-5-11](https://doi.org/10.1186/1939-8433-5-11)
17. Huang N.C., Liu K.H., Lo H.J., Tsay Y.F. Cloning and functional characterization of an Arabidopsis nitrate transporter gene that encodes a constitutive component of low-affinity uptake // The Plant Cell. 1999. **11** (8). P. 1381-1392. DOI: [10.1105/tpc.11.8.1381](https://doi.org/10.1105/tpc.11.8.1381)
18. Kanno Y., Hanada A., Chiba Y., Ichikawa T., Nakazawa M., Matsui M., Koshiba T., Kamiya Y., Seo M. Identification of an abscisic acid transporter by functional screening using the receptor complex as a sensor. // Proceedings of the National Academy of Sciences. USA. 2012. **109** (24): 9653-9658. DOI: [10.1073/pnas.1203567109](https://doi.org/10.1073/pnas.1203567109)
19. Korobova A., Vasinskaya A., Kirpichnikova A., Shishova M., and Kudoyarova G. Cross-regulation of Arabidopsis root growth by plant hormones auxins and ethylene // Biological Communications. 2018. **63** (4). P. 256-260. DOI: [10.21638/spbu03.2018.404](https://doi.org/10.21638/spbu03.2018.404)
20. Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Cherkozyanova A., Dodd I.C. Effect of partial rootzone drying on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves // Journal of Experimental Botany. 2007. **58** (2). P. 161-168. DOI: [10.1093/jxb/erl116](https://doi.org/10.1093/jxb/erl116)
21. Kurakawa T., Ueda N., Maekawa M., Kobayashi K., Kojima M., Nagato Y., Sakakibara H., Kyojuka J. Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme // Nature. 2007. **445**. P. 652-655. DOI: [10.1038/nature05504](https://doi.org/10.1038/nature05504)
22. Li X., Chen L., Forde B.G. and Davies W.J. The Biphasic Root Growth Response to Abscisic Acid in Arabidopsis Involves Interaction with Ethylene and Auxin Signalling Pathways // Frontiers in Plant Science. 2017. **8**: 1493. DOI: [10.3389/fpls.2017.01493](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01493)
23. Lim C.W., Baek W., Jung J., Kim J. H., & Lee S. C. Function of ABA in Stomatal Defense against Biotic and Drought Stresses // International journal of molecular sciences. 2015. **16** (7). P. 15251-5270. DOI: [10.3390/ijms160715251](https://doi.org/10.3390/ijms160715251)
24. Macková J., Vašková M., Macek P., Hronková M., Schreiber L., Šantrůček J. Plant response to drought stress simulated by ABA application: Changes in chemical composition of cuticular waxes // Environmental and Experimental Botany 2013. **86** (1). P. 70-75. DOI: [10.1016/j.envexpbot.2010.06.005](https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.005)
25. Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together // New Phytologist. 2005. **167** (3). P. 645-663. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2005.01487](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01487)

26. Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // *Annual Review of Plant Biology*. 2008. **59**. P. 651-681. DOI: [10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911](https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911)
27. Narusaka Y., Nakashima K., Shinwari Z.K., Sakuma Y., Furihata T., Abe H., Narusaka M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of Arabidopsis rd29A gene in response to dehydration and high-salinity stresses // *The Plant Journal*. 2003. **34** (2). P. 137-148. DOI: [10.1046/j.1365-3113x.2003.01708.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3113x.2003.01708.x)
28. Nishiyama R., Watanabe Y., Fujita Y., Le D.T., Kojima M., Werner T., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Kakimoto T., Sakakibara H., Schumlling T., Tran L.S. Analysis of cytokinin mutants and regulation of cytokinin metabolic genes reveals important regulatory roles of cytokinins in drought, salt and abscisic acid responses, and abscisic acid biosynthesis // *The Plant Cell*. 2011. **23** (6). P. 2169-2183. DOI: [10.1105/tpc.111.087395](https://doi.org/10.1105/tpc.111.087395)
29. Osakabe Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. and Tran L.-S.P. ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity // *New Phytologist*. 2014. **202** (1). P. 35-49. DOI: [10.1111/nph.12613](https://doi.org/10.1111/nph.12613)
30. Parveen S., Jan N., Rasool S. Effect of statins on the inflammatory biomarkers of COPD // *Journal of Bacteriology & Mycology: Open access*. 2020. **8** (4). P. 130-134. DOI: [10.15406/jbmoa.2020.08.00285](https://doi.org/10.15406/jbmoa.2020.08.00285)
31. Pospíšilová H., Jiskrová E., Vojta P., Mrízová K., Kokáš F., Čudejková M.M., Bergougnoux V., Plíhal O., Klimešová J., Novák O., Dzurová L., Frébort I., Galuszka P. Transgenic barley overexpressing a cytokinin dehydrogenase gene shows greater tolerance to drought stress, // *New Biotechnology*. 2016. **33** (5). Part B. P. 692-705. DOI: [10.1016/j.nbt.2015.12.005](https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.005)
32. Prerostova S., Dobrev P.I., Gaudinova A., Knirsch V., Körber N., Pieruschka R., Fiorani F., Brzobohatý B., Cerný M., Spichal L., Humplik J., Vanek T., Schurr U. and Vankova R. Cytokinins: Their Impact on Molecular and Growth Responses to Drought Stress and Recovery in Arabidopsis // *Frontiers in Plant Science*. 2018. **9**: 655. DOI: [10.3389/fpls.2018.00655](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00655)
33. Sahab S., Suhani I., Srivastava V., Chauhan P.S., Singh R.P., Prasad V. Potential risk assessment of soil salinity to agroecosystem sustainability: Current status and management strategies // *Science of The Total Environment*. 2021. **764**: 144164. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2020.144164](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144164)
34. Shahid M.A., Sarkhosh A., Khan N., Balal R.M., Ali S., Rossi L., Gómez C., Mattson N., Nasim W., Garcia-Sanchez F. Insights into the Physiological and Biochemical Impacts of Salt Stress on Plant Growth and Development // *Agronomy*. 2020. **10** (7): 938. DOI: [10.3390/agronomy10070938](https://doi.org/10.3390/agronomy10070938)
35. Sharma N., Abrams S.R., Waterer D.R. Uptake, movement, activity, and persistence of an abscisic acid analog (80 acetylene ABA methyl ester) in marigold and tomato // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2005. **24**. P. 28-35. DOI: [10.1007/s00344-004-0438-z](https://doi.org/10.1007/s00344-004-0438-z)
36. Sharmin S., Lipka U., Polle A., Eckert C. The influence of transpiration on foliar accumulation of salt and nutrients under salinity in poplar (*Populus × canescens*) // *PLoS One*. 2021. **16** (6): e0253228. DOI: [10.1371/journal.pone.0253228](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253228)
37. Talanova V.V., Titov A.F., Repkina N.S. et al. The abscisic acid influence on the gene expression of pro- and anti-apoptotic proteins in the leaves of cucumber plants at low temperatures // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2017. **477**. P. 364-367. DOI: [10.1134/S1607672917060060](https://doi.org/10.1134/S1607672917060060)

38. 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 // *Physiologia Plantarum*. 1992. **86**. P. 93-96. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1992.tb01316.x)
39. 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 // *Journal of Plant Physiology*. 2008. **165**. P. 1274-1279. DOI: [10.1016/j.jplph.2007.08.014](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.08.014)
40. Werner T., Motyka V., Strnad M., Schmülling T. Regulation of plant growth by cytokinin // *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA*. 2001. **98** (18). P. 10487-10492. DOI: [10.1073/pnas.171304098](https://doi.org/10.1073/pnas.171304098)
41. Xiao F. and Zhou H. Plant salt response: Perception, signaling, and tolerance // *Frontiers in Plant Science*. 2023. **13**: 1053699. DOI: [10.3389/FPLS.2022.1053699](https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.1053699)
42. Yang Zhao, Jinghui Gao, Jeong Im Kim, Kong Chen, Ray A. Bressan, Jian-Kang Zhu. Control of Plant Water Use by ABA Induction of Senescence and Dormancy: An Overlooked Lesson from Evolution // *Plant and Cell Physiology*. 2017. **58** (8). P. 1319-1327. DOI: [10.1093/PCP/PCX086](https://doi.org/10.1093/PCP/PCX086)
43. Yu C., Zhou F., Wang R., Ran Z., Tan W., Jiang L., Cui S., Xie Z., Xiao Y., Zhou Y., Duan L. B2, an abscisic acid mimic, improves salinity tolerance in winter wheat seedlings via improving activity of antioxidant enzymes // *Frontiers in Plant Science*. 2022. **13**: 916287. DOI: [10.3389/FPLS.2022.916287](https://doi.org/10.3389/FPLS.2022.916287)

Цитировать как

Севостьянова А.О., Ахтямова З.А., Коробова А.В., Кудоярова Г.Р. Роль трансмембранного переносчика абсцизовой кислоты NRT1.2 в адаптивном ростовом ответе растений арабидопсиса на натрий хлоридное засоление // *Экобиотех*, 2024, Т. 7 № 4. С. 281-291. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-4-281-291](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-4-281-291) EDN: VCRWVH

Cited as

Sevostyanova A.O., Akhtyamova Z.A., Korobova A.V., Kudoyarova G.R. Role of transmembrane carrier of abscisic acid NRT1.2 in the adaptive growth response of arabidopsis plants to sodium chloride salinization. *Ekobiotek*. 2024, V. 7 (4). P. 281-291. DOI: [10.31163/2618-964X-2024-7-4-281-291](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2024-7-4-281-291) EDN: VCRWVH (In Rus.)