

## ВЛИЯНИЕ КОМБИНАЦИИ ЛОКАЛЬНОГО УМЕРЕННОГО НАГРЕВА И ОСВЕЩЕНИЯ НА ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНОГО ОБМЕНА ИНТАКТНЫХ ЧАСТЕЙ ПШЕНИЦЫ, ИЗМЕРЕННЫЕ ТЕПЛОВИЗИОННЫМ МЕТОДОМ

© 2024 г. А.Ю. Попова\*,#, Ю.А. Золин\*, В.С. Сухов\*, Е.М. Сухова\*, Л.М. Юдина\*

\*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
просп. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603022, Россия

#E-mail: lyubovsurova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.01.2024 г.

После доработки 24.02.2024 г.

Принята к публикации 06.03.2024 г.

Природные стресс-факторы могут приводить к потере урожая, но при их локальном действии происходит распространение стрессовых сигналов, модифицирующих физиологическое состояние и повышающих устойчивость растений. Цель работы — исследование влияния комбинации локальных факторов на показатели водного обмена при поливе и засухе. Пшеницу выращивали в вегетационной комнате, засуху создавали прекращением полива. Для оценки водного обмена применяли модифицированный индекс проводимости устьиц, измеренный тепловизором, величины водной проводимости листа и относительного содержания воды в листьях. Было показано, что индекс проводимости снижался при засухе и имел сильную корреляцию с водным статусом растения ( $R > 0.7$ ,  $p < 0.05$ ). При поливе комбинированное воздействие приводило к снижению индекса проводимости по сравнению с вариантом без стимуляции, ответ уменьшался с увеличением расстояния от зоны стимуляции. Почвенная засуха снижала амплитуду изменений индекса проводимости. Локальное действие только нагрева или только освещения не вызывало его изменений. Результаты показывают, что локальное действие комбинации нагрева и освещения вызывает стрессовые сигналы, снижающие водный обмен пшеницы. Потенциально такие сигналы могут иметь электрическую природу, однако отсутствие изменений индекса проводимости при засухе и действии только нагрева не подтверждают эту гипотезу.

*Ключевые слова:* локальный нагрев; локальное освещение; стрессовые сигналы; модифицированный индекс проводимости устьиц; засуха; пшеница.

DOI: 10.31857/S0006302924030171, EDN: OENPCO

Воздействие на растение стрессоров абиотического и биотического характера является одной из ключевых проблем в сфере сельского хозяйства, поскольку может приводить к гибели растений, а также к снижению количества и качества урожая. Одним из наиболее значимых абиотических стрессоров является почвенная засуха, которая приводит к возникновению водного дефицита у растений [1–3].

Для оценки минимизации ущерба от засухи выделяют два направления исследований. Во-первых, развитие методов дистанционного мониторинга [4], в частности, одним из перспектив-

ных методов является тепловидение [5, 6], которое используется для расчета модифицированного индекса проводимости устьиц (modified index of stomatal conductance, mlg) и для последующей оценки пространственного распределения транспирационного процесса. Во-вторых, активно развиваются методы, обеспечивающие сохранение продуктивности растений в засушливых условиях, включая получение новых засухоустойчивых линий и сортов, а также экстренные и длительные защитные меры сохранения растений с помощью орошения и обработки регуляторными соединениями [2, 3, 7].

В настоящее время идет активный поиск и выявление естественных механизмов, обеспечивающих сохранение продуктивности растений при почвенной засухе, такие механизмы могут стать основой для развития методов повышения засухоустойчивости растений [8, 9].

*Сокращения:* mlg — модифицированный индекс проводимости устьиц, RWC — относительное содержание воды, G — проводимость устьиц листа,  $T_{\text{leaf}}$  — температура листа,  $T_D$  — температура сухой поверхности,  $T_W$  — температура смоченной поверхности,  $R^2$  — коэффициент детерминации,  $R$  — коэффициент корреляции.

Потенциально, в качестве такого механизма могут быть использованы дистанционные сигналы, способные у высших растений распространяться на дальние расстояния от места воздействия [10–12]. Характерным примером дистанционных сигналов растений могут служить электрические сигналы — потенциал действия и переменный потенциал, генерирующиеся по типу деполяризации, и системный потенциал, генерирующийся по типу гиперполяризации [13, 14]. Они генерируются при локальном действии стрессоров различной природы и, распространяясь, вызывают физиологический ответ, включающий в себя экспрессию защитных генов, изменение фотосинтеза и транспирации и другие ответы [12–14], а итоговые физиологические изменения, по-видимому, направлены на повышение устойчивости растений к действию стрессоров [12].

Известно, что дистанционные сигналы, в том числе и электрической природы, могут генерироваться при умеренных воздействиях [15–17], характерных для естественных условий, например, имеются данные о том, что локальное освещение способно вызывать распространяющиеся электрические сигналы, в частности, потенциалы действия [18]. Распространяясь по растению, такие сигналы либо одиночно, либо в комбинации с другими стрессовыми сигналами (гидравлическими и химическими) могут участвовать в повышении устойчивости растений к почвенной засухе.

Таким образом, целью настоящей работы стало исследование влияния комбинации локального умеренного нагрева и освещения на показатели водного обмена интактных частей пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в условиях полива и засухи.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Материалы.** В качестве объекта исследования использовали мягкую яровую пшеницу (*Triticum aestivum* L., сорт «Дарья»). Растения выращивали в вегетационной комнате при температуре около 24°C и 16-часовом световом режиме. Выращивание производили на универсальном грунте в горшках по 4 растения. Эксперимент начинали при достижении растениями возраста 13–14 суток (стадия четырех листьев). Полив контрольных растений проводили через день, индукцию засухи осуществляли прекращением полива на 7 суток (умеренная почвенная засуха). Пшеница является широко распространенным сельскохозяйственным растением, часто подвергающимся засухе в природных условиях, поэтому она была выбрана в качестве объекта для анализа.

**Умеренное стрессовое воздействие на растение.** В соответствии с нашими предыдущими работами локальные умеренные стимулы, характерные для

природных условий, способны приводить к распространению по растению дистанционных сигналов [16] и вызывать изменения фотосинтетических процессов [17]. Поэтому в качестве локального стимула была выбрана комбинация нагрева и действия освещения с высокой интенсивностью на кончик листа, так как именно эти факторы наблюдаются при развитии почвенной засухи в условиях жаркой и солнечной погоды (рис. 1). Для генерации дистанционных сигналов проводили одновременное воздействие на лист растения света (540 мкмоль м<sup>-1</sup>с<sup>-1</sup>, синий свет [19]) в течение 10 мин и нагрева (~ 40°C), который действовал на растение до конца эксперимента. Интенсивность освещения оценивали с помощью измерителя светового потока PM100D (Thorlabs, США). Нагрев осуществляли при помощи элемента Пельтье, синий свет ( $\lambda_{\max} = 460$  нм) локально освещал небольшой участок листа при помощи светодиода, закрепленного в непрозрачной трубке (диаметр сечения 1 см). Стимуляция проводилась после 1 ч адаптации растения.

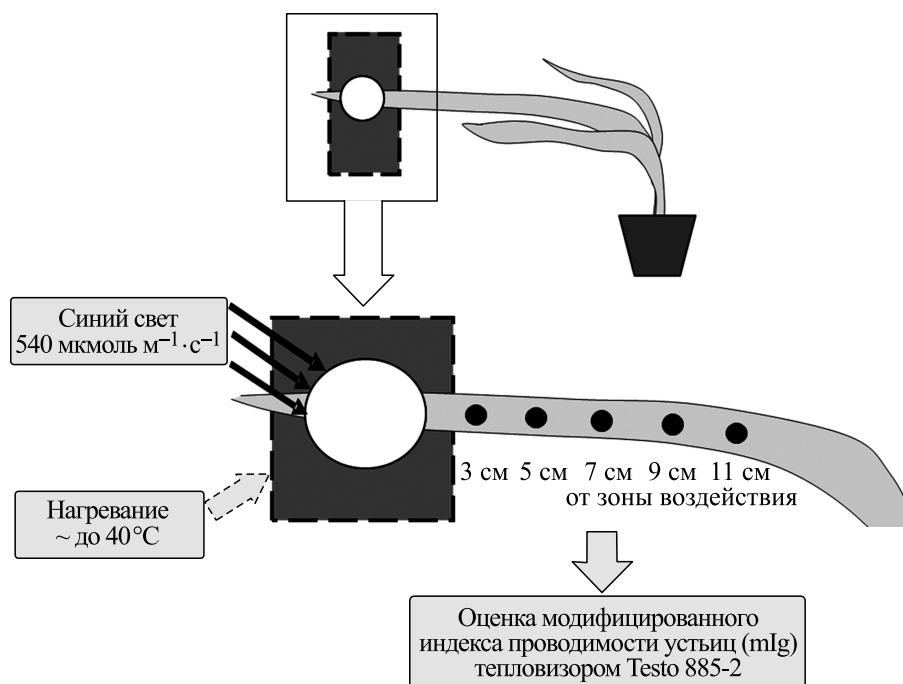
**Оценка относительного содержания воды в растении и водной проводимости листа.** Относительное содержание воды (RWC) определяли для всех растений в горшке и оценивали как отношение разницы сырого и сухого веса к сырому весу растений, сухой вес измерялся после 2 ч просушивания в термостате при 100°C. Водную проводимость листа (G) определяли с использованием инфракрасного газоанализатора GFS-3000 (Heinz Walz GmbH, Германия), исследование проводили на двух растениях из каждого горшка. При анализе использовали по 6 (анализ RWC) или 7 (анализ G) горшков растений, подверженных засухе (опыт), и по 3 горшка в условиях регулярного полива растений (контроль).

**Оценка процессов водного обмена с использованием тепловизора.** Для ускоренной оценки содержания воды и интенсивности транспирации был использован тепловизор testo 885-2 (Testo SE & Co. KGaA, Германия) (рис. 1), позволяющий оценить пространственное распределение исследуемых показателей. При этом путем сопоставления температуры растения с температурами влажной и сухой калибровочных поверхностей рассчитывали модифицированный индекс проводимости устьиц mIg по формуле (1):

$$mIg = \frac{(T_D - T_{\text{leaf}})}{(T_D - T_W)}, \quad (1)$$

где  $T_{\text{leaf}}$ ,  $T_D$  и  $T_W$  — температура листа, сухой и смоченной поверхности.

Такой индекс базировался на индексе проводимости устьиц из работ [5, 6], но был модифицирован, чтобы его изменения варьировали в пределах от 0 до 1. При анализе использовали по



**Рис. 1.** Схема основных экспериментов по анализу влияния комбинации локального нагрева и освещения на параметры фотосинтеза и модифицированный индекс проводимости устьиц у растений пшеницы.

6–7 горшков растений в разных сериях эксперимента, подверженных засухе, и по 3 горшка контрольных растений. В каждом горшке измеряли температуру 10 листьев. Листья, подверженные воздействию стрессоров, и листья без стимуляции измеряли одновременно, для анализа использовали изменения  $mIg$  по отношению к уровню до воздействия. Измерения осуществляли в течение 15 мин перед стимуляцией и 45 мин после стимуляции в условиях белого актиничного света с интенсивностью  $456 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ .

**Статистическая обработка результатов.** Биологическая повторность экспериментов составляла в различных вариантах 8–12 растений. Рассчитывали средние значения и стандартные отклонения среднего исследованных величин, был проведен корреляционный анализ. Для оценки статистической значимости всех выявленных различий применяли  $t$ -критерий Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

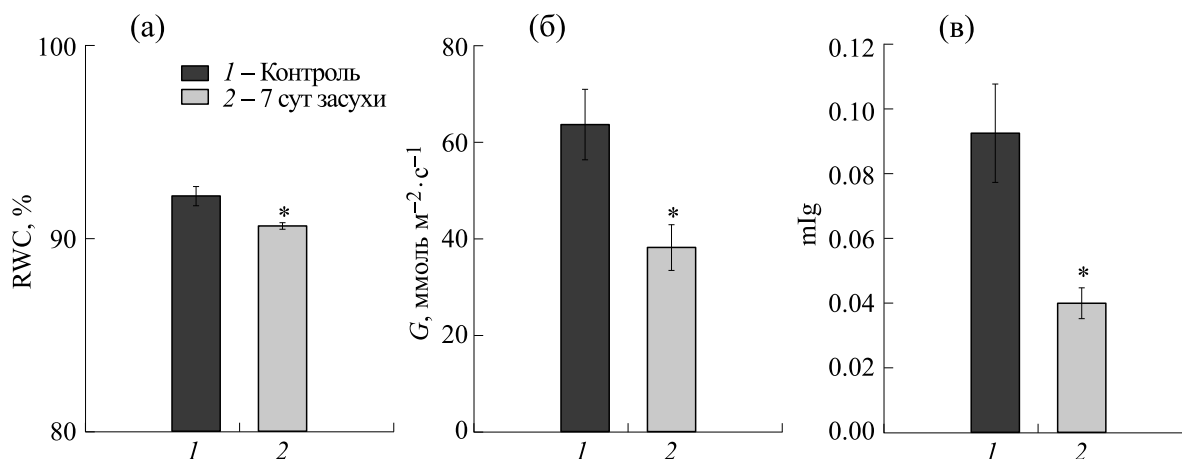
**Применимость модифицированного индекса проводимости устьиц для оценки динамики показателей водного обмена.** Рис. 2а показывает, что на 7-е сутки после прекращения полива (умеренная почвенная засуха) относительное содержание воды снижалось по сравнению с контролем (90 и 93% для опыта и контроля соответственно). Водная проводимость листа (рис. 2б) в условиях полива у контрольных растений составляла

$65 \text{ ммоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ . На 7-е сутки после прекращения полива различия между опытом и контролем имели статистически значимый характер, водная проводимость листа опытных растений составляла около  $39 \text{ ммоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ .

Таким образом, полученные результаты показывают, что умеренная почвенная засуха (7 суток без полива) вызывает снижение содержания воды в листьях и уменьшение проводимости устьиц.

Далее для анализа применимости тепловизионного метода к оценке процессов водного обмена растений модифицированный индекс проводимости устьиц ( $mIg$ ) измеряли в контроле (при систематическом поливе) и при почвенной засухе и анализировали связь  $mIg$  с исследованными показателями водного обмена. Было показано (рис. 2в), что индекс  $mIg$  достоверно снижается при почвенной засухе по сравнению с контролем, на 7-е сутки засухи такое снижение составило более 50%.

Анализ связи модифицированного индекса проводимости устьиц с содержанием воды в растении, проведенный по опытным и контрольным значениям, показал высокую достоверную линейную корреляцию ( $R = 0.82$ ,  $p < 0.05$ ) (рис. 3а). Важно отметить, что значительные изменения  $mIg$  наблюдались при очень малых сдвигах  $RWC$  (около 3%). Это показывает высокую чувствительность модифицированного индекса проводимости устьиц к содержанию воды в листе и пока-



**Рис. 2.** Влияние умеренной почвенной засухи (7 сут) на относительное содержание воды в растении (а), водную проводимость листа (б) и модифицированный индекс проводимости устьиц (в) листьев пшеницы. \* – Различия между опытом (7 сут засухи) и контролем (полив) имели статистически значимый характер ( $p < 0.05$ ).

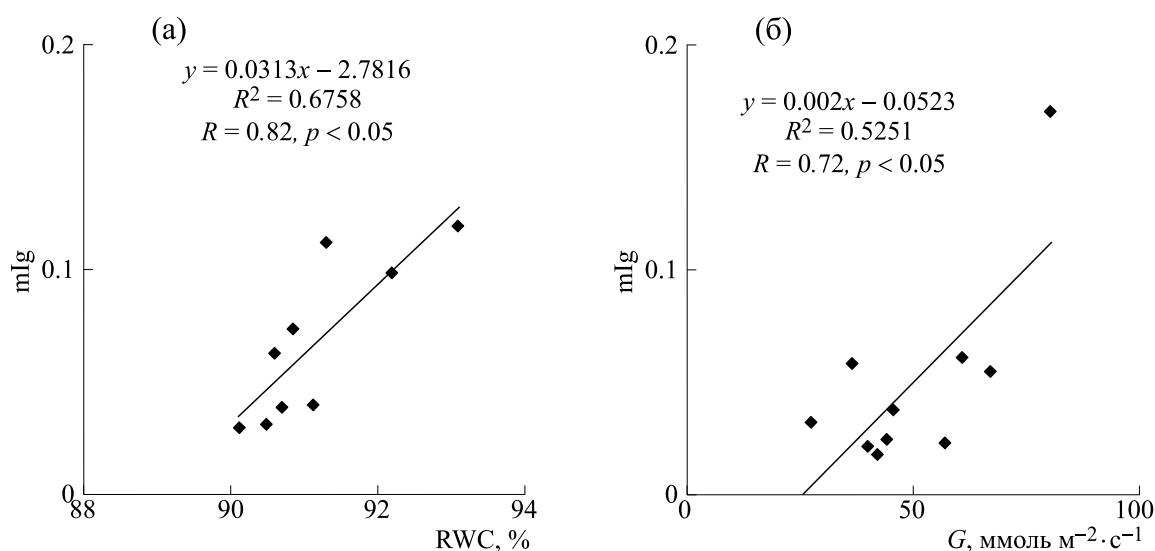
зывает возможность его использования для выявления даже небольших изменений RWC.

Анализ связи модифицированного индекса проводимости устьиц с водной проводимостью устьиц, проведенный по опытным и контрольным значениям, показал высокую достоверную линейную корреляцию ( $R = 0.72$ ,  $p < 0.05$ ) (рис. 3б). Полученный результат показывает возможность использования mIg для оценки еще одного ключевого показателя водного обмена – водной проводимости устьиц.

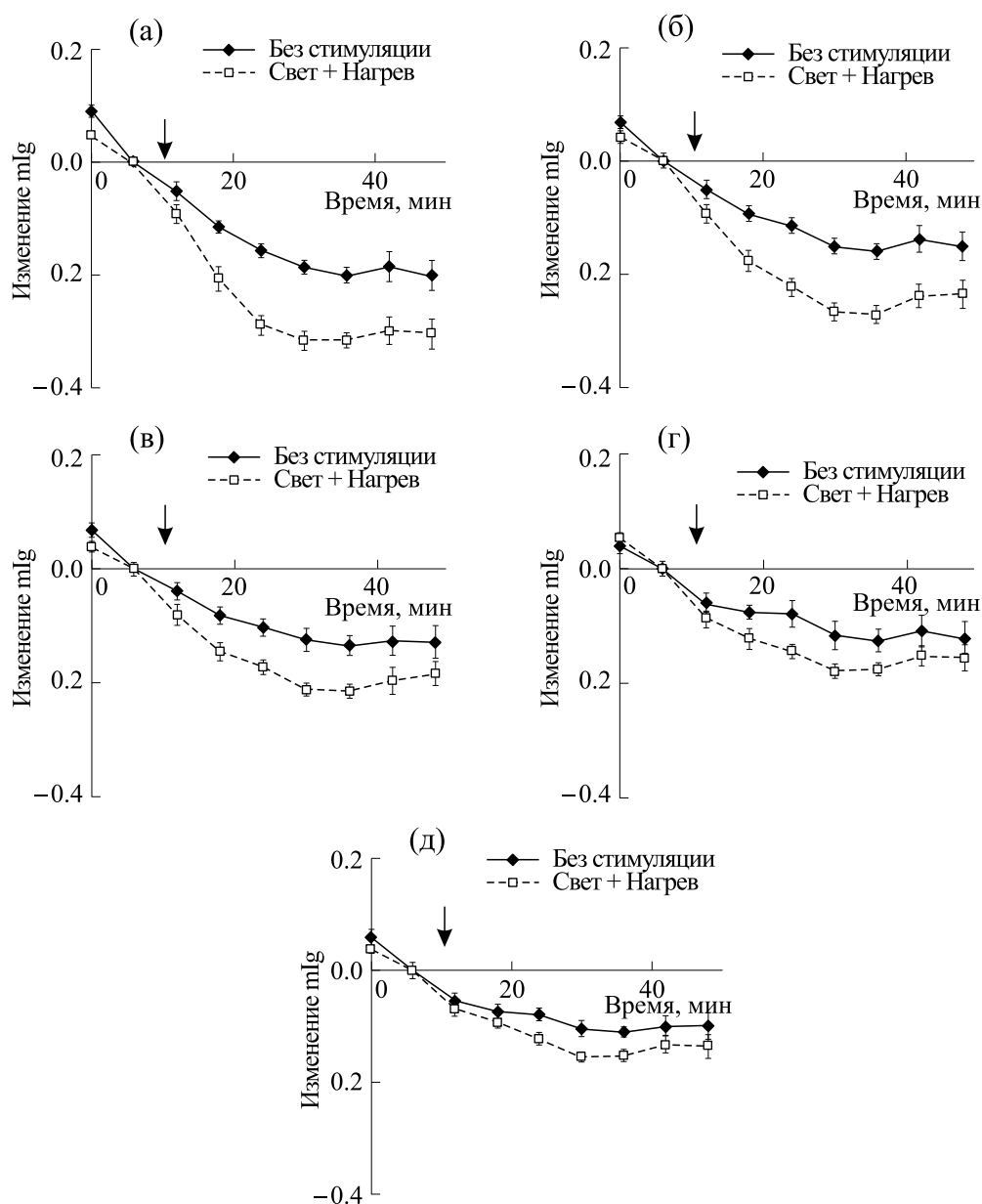
Таким образом, полученные результаты показывают, что mIg статистически значимо линейно связан с изменениями относительного содержа-

ния воды и водной проводимости устьиц у растений пшеницы. При этом снижение mIg показывает уменьшение таких показателей, а увеличение mIg – возрастание. Полученные результаты позволяют использовать mIg для оценки показателей водного обмена листьев пшеницы (RWC и G), включая оценку пространственного распределения этих показателей.

**Влияние комбинации локального умеренного нагрева и освещения на модифицированный индекс проводимости устьиц в интактных частях листа пшеницы при поливе и умеренной засухе.** Далее было исследовано комбинированное локальное действие нагрева (до 40°C) и освещения (синий



**Рис. 3.** Диаграммы рассеяния между модифицированным индексом проводимости устьиц и относительным содержанием воды в растении (а) и водной проводимостью листа (б), построенные для опыта (после 7 сут засухи) и контроля (полив), каждая точка показывает усредненные значения по отдельному горшку.  $R^2$  и  $R$  – коэффициенты детерминации и корреляции.



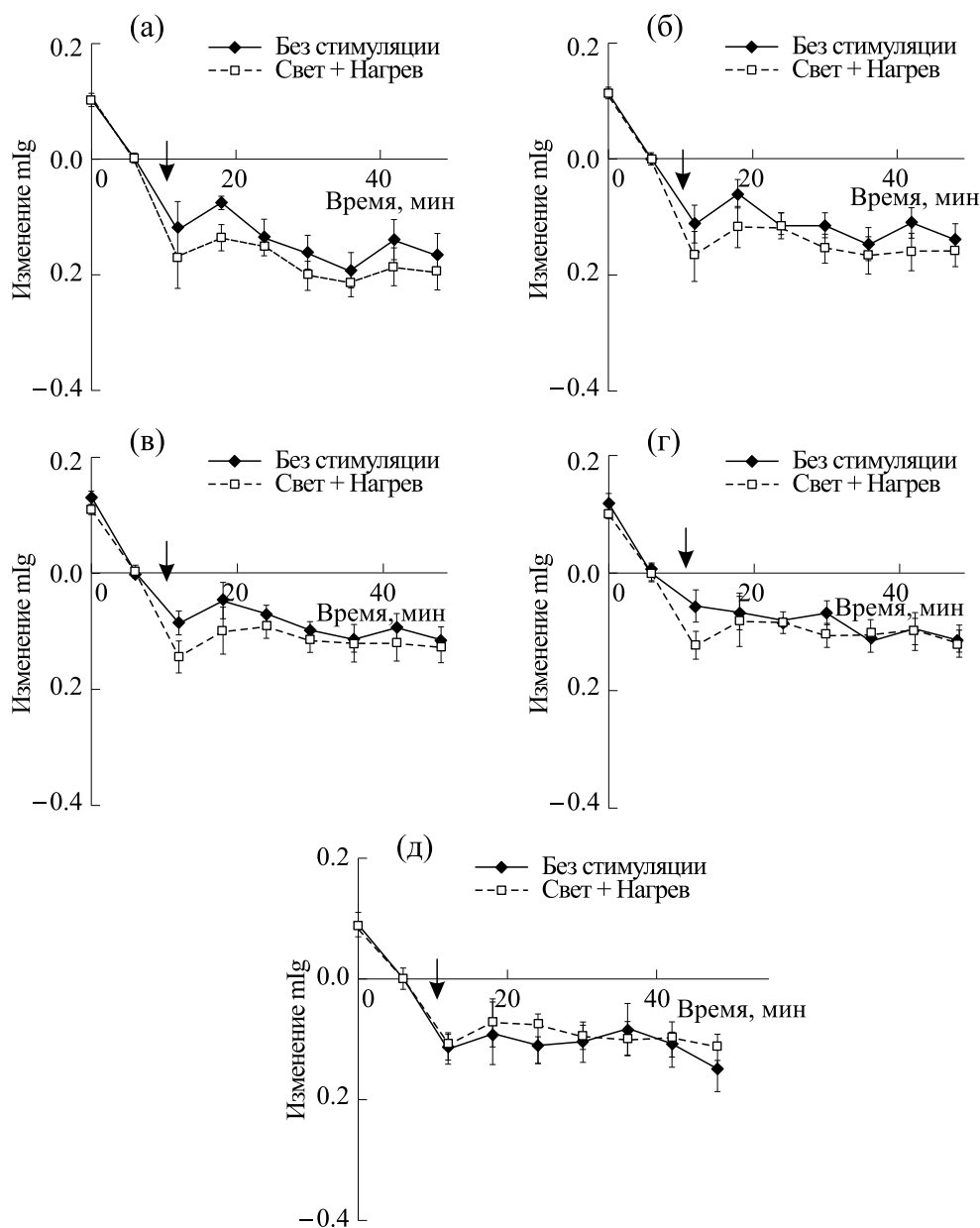
**Рис. 4.** Влияние локального нагрева и освещения кончика листа на модифицированный индекс проводимости устьиц листа пшеницы на расстоянии 3 см (а), 5 см (б), 7 см (в), 9 см (г) и 11 см (д) от зоны воздействия стрессоров ( $n = 12$ ). Листья, подверженные воздействию стрессоров, и листья без стимуляции измеряли одновременно. Для анализа использовали изменения  $mIg$  по отношению к уровню до воздействия. Стрелкой показан момент начала стимуляции.

свет,  $540 \text{ мкмоль м}^{-1}\text{с}^{-1}$ ) кончика листа пшеницы на величину  $mIg$  в интактных частях этого листа. Ранее было показано, что такая стимуляция способна приводить к распространению по растению дистанционных сигналов [16] и вызывать изменения фотосинтетических процессов [17]. Можно предположить, что такое воздействие способно индуцировать изменения показателей водного обмена листа пшеницы в его интактных частях.

Анализ модифицированного индекса проводимости устьиц показал, что при локальном воз-

действии света и нагрева происходит снижение  $mIg$  в интактных частях растения. Выявленный ответ продолжался не менее 45 мин (рис. 4). При этом амплитуда эффекта уменьшалась с увеличением расстояния от зоны стимуляции, однако небольшой эффект сохранялся даже на максимальном исследованном расстоянии (11 см).

При умеренной почвенной засухе (7 суток без полива) при совместном действии локального освещения и нагрева достоверных изменений модифицированного индекса устьичной проводимости не наблюдалось (рис. 5). Важно отметить,

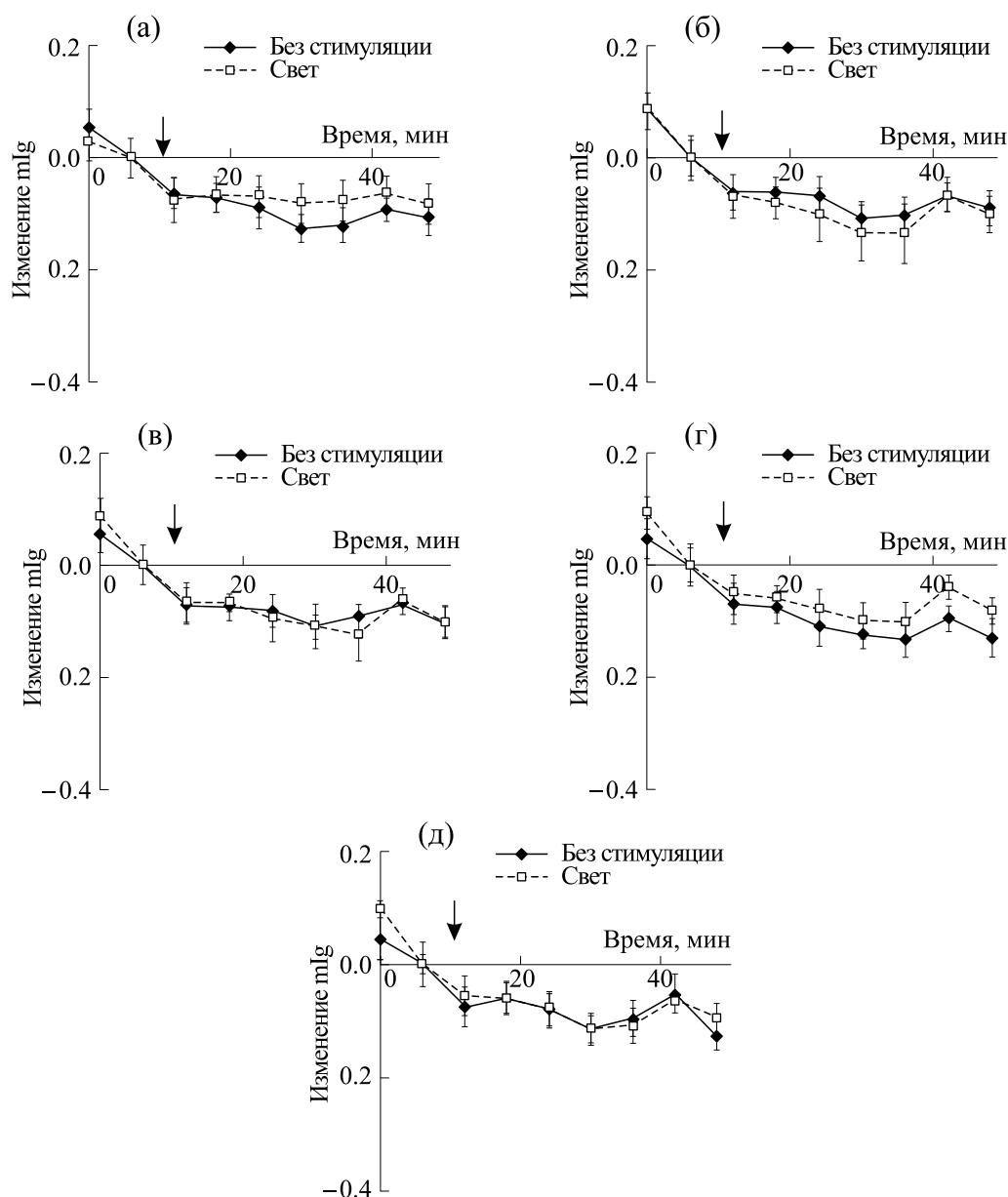


**Рис. 5.** Влияние локального нагрева и освещения кончика листа на модифицированный индекс проводимости устьиц листа пшеницы на расстоянии 3 см (а), 5 см (б), 7 см (в), 9 см (г) и 11 см (д) от зоны воздействия стрессоров в условиях семисуточной засухи ( $n = 12$ ). Листья, подверженные воздействию стрессоров, и листья без стимуляции измеряли одновременно. Для анализа использовали изменения  $mIg$  по отношению к уровню до воздействия. Стрелкой показан момент начала стимуляции.

что исследованная умеренная почвенная засуха вызывает значительное снижение амплитуды вызванных локальным комбинированным воздействием изменений  $mIg$ . Такой результат показывает значительное влияние умеренной почвенной засухи на вызванные локальными стимулами ответы водного обмена.

**Анализ влияния действия только локального освещения или только локального нагрева на модифицированный индекс проводимости устьиц.** Ранее было показано [16], что локальный нагрев вызы-

вал дистанционные электрические сигналы, близкие к сигналам, возникающим при комбинации освещения и нагрева, напротив, локальное освещение вызывало гиперполяризационные сигналы со значительно меньшей амплитудой. Вследствие этого следующим этапом работы стал анализ изменений, модифицированного индекса устьичной проводимости отдельно при стимуляции в виде локального освещения или в виде локального нагрева.



**Рис. 6.** Влияние локального освещения кончика листа на модифицированный индекс проводимости устьиц листа пшеницы на расстоянии 3 см (а), 5 см (б), 7 см (в), 9 см (г) и 11 см (д) от зоны воздействия стрессора ( $n = 8$ ). Для индукции сигналов использовали только локальное освещение ( $540 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ , синий свет), которое действовало в течение 10 мин. Листья, подверженные воздействию стрессора, и листья без стимуляции измеряли одновременно. Для анализа использовали изменения  $\text{mIg}$  по отношению к уровню до воздействия. Стрелкой показан момент начала стимуляции.

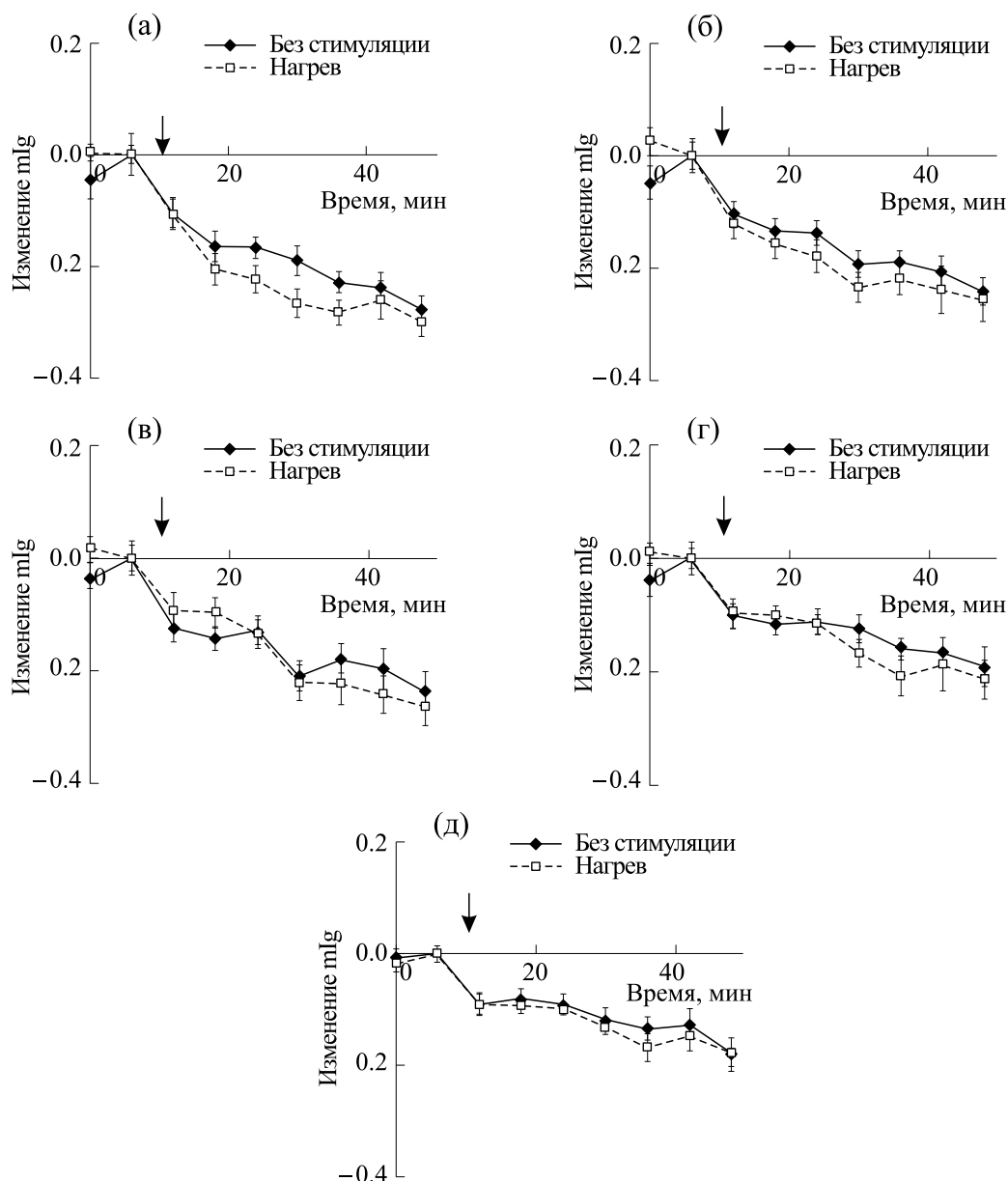
Исследование ответов транспирации показало, что локальное освещение не вызывало статистически значимых изменений  $\text{mIg}$  (рис. 6), более того, отсутствовала даже тенденция к появлению различий между вариантами со стимуляцией и без нее.

Отдельное действие локального нагрева также слабо влияло на модифицированный индекс устьичной проводимости (рис. 7). Наблюдалось

лишь небольшое снижение  $\text{mIg}$ , которое не имело статистически значимого характера.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные в ходе текущего исследования результаты можно разделить на две группы, включая 1) — оценку связи модифицированного индекса проводимости устьиц ( $\text{mIg}$ ) с содержанием воды и проводимостью устьиц; 2) — исследование



**Рис. 7.** Влияние локального нагрева кончика листа на модифицированный индекс проводимости устьиц листа пшеницы на расстоянии 3 см (а), 5 см (б), 7 см (в), 9 см (г) и 11 см (д) от зоны воздействия стрессора ( $n = 8$ ). Для индукции сигналов использовали только нагрев до конечной температуры, равной приблизительно  $40^{\circ}\text{C}$ , тепловое воздействие на растение продолжалось до конца эксперимента. Листья, подверженные воздействию стрессора, и листья без стимуляции измеряли одновременно. Для анализа использовали изменения mlg по отношению к уровню до воздействия. Стрелкой показан момент начала стимуляции.

влияния локального воздействия стрессоров на изменения проводимости устьиц на разных расстояниях от стрессированной зоны.

Наши эксперименты показали, что mlg имеет положительную корреляцию ( $R > 0.7$ ,  $p < 0.05$ ) с величинами относительного содержания воды в листьях (рис. 3а) и их водной проводимости (рис. 3б), т.е. снижение mlg свидетельствует об уменьшении RWC и G. Отдельно следует отметить вы-

сокую чувствительность mlg к изменениям относительного содержания воды, так как значительное уменьшение такого индекса наблюдается при изменениях RWC в пределах 3%. Такие результаты хорошо согласуются с литературными данными [5, 6] и показывают, что mlg, рассчитываемый на основании температуры листа, сухого и влажного стандартов, может быть использован для дистанционной оценки проводимости устьиц листьев растений.

Следует отметить, что вызванное локальным действием умеренного нагрева и освещения снижение проводимости устьиц, которое хорошо согласуется с литературой [20], представляется более вероятным механизмом уменьшения  $mI_g$ . С другой стороны, представляется маловероятным, что при локальном действии умеренного нагрева и освещения за 45 мин измерения происходит снижение RWC на 2–3% (потребовалась неделя отсутствия полива, чтобы уменьшить относительное содержание воды на 3%). С другой стороны, закрытие устьиц может приводить к уменьшению транспорта воды из корня в лист, что, возможно, достаточно быстро снижает RWC.

Наши данные показывают, что комбинированное локальное воздействие света и нагрева вызывало более сильные изменения модифицированного индекса проводимости устьиц по сравнению с вариантом без стимуляции (рис. 4). В случае воздействия света или нагрева по отдельности такого эффекта не наблюдалось (рис. 6, 7). Интересно, что при умеренной засухе (7 суток) эффект комбинированного воздействия света и нагрева исчезал (рис. 5). В нашей предыдущей работе [17] было показано, что комбинированное локальное воздействие света и нагрева вызывало изменение фотосинтеза на расстоянии от места стимуляции (возрастание нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, снижение квантового выхода фотохимических реакций фотосистемы II); также этот эффект сохранялся в условиях воздействия умеренной засухи. Локальное воздействие нагрева вызывало схожий ответ фотосинтеза на расстоянии от места стимуляции, как и комбинированное локальное воздействие. Напротив, локальное освещение такого влияния на растения не оказывало. В соответствии с выдвинутой нами ранее гипотезой, локальное комбинированное воздействие умеренного нагрева и освещения или отдельный умеренный нагрев вызывает появление гидравлической волны, которая индуцирует электрические сигналы [16, 21]. При этом основным индуктором реакции является локальное нагревание. Распространение электрических сигналов модифицирует активность фотосинтеза [17], что подтверждается сходными изменениями электрических сигналов и фотосинтетических ответов при различных экспериментальных условиях (различные стимулы, наличие или отсутствие засухи).

Полученные в текущей работе результаты показали, что комбинированное воздействие стимулов было необходимо для изменения активности устьиц, однако по отдельности они не оказывали влияния. Это является интересным

эффектом, требующим дальнейшего исследования природы стрессовых сигналов, влияющих на проводимость устьиц; однако, такой результат является скорее аргументом против непосредственного участия электрических сигналов в развитии транспирационного ответа, так как электрические сигналы формируются и при отдельном действии локального нагрева.

Еще одним важным результатом является отсутствие ответов устьиц на комбинированное действие нагрева и освещения в условиях умеренной засухи (электрические сигналы в этих условиях также распространяются, и фотосинтетические ответы развиваются [17]). Однако этот эффект может быть результатом низкого исходного уровня проводимости устьиц в условиях засухи; в этом случае стимуляция растения и распространение сигналов могли не оказывать заметного влияния на проводимость устьиц вследствие их исходной закрытости.

Стоит отметить, что вызванное локальным воздействием света и нагрева изменение  $mI_g$  (рис. 4) в интактной зоне было принципиально похоже на ответы транспирации, вызванные вариабельным потенциалом при стимуляции растений экстремальными раздражителями (ожог, нагрев до 55–60°C) [20, 22]. Также особенности фотосинтетических ответов, вызванных гиперполяризационными сигналами [17, 21], согласуются с фотосинтетическими ответами, которые показаны в ряде работ, посвященных исследованию вызванных ожогом электрических сигналов [23, 24].

Таким образом, полученные в данном исследовании результаты показывают меньшую взаимосвязь между электрическими сигналами и изменениями водного обмена, нежели с изменениями фотосинтеза. Такой результат также соответствует отдельным работам, выполненным с использованием стандартных стимулов (ожог) для индукции электрических сигналов [25], которые показывают, что изменения водного обмена могут быть не связаны с распространением электрических сигналов.

Из литературы известно, что дистанционные стрессовые сигналы могут иметь различные механизмы и тесно взаимосвязаны друг с другом. В частности, распространение электрических сигналов происходит совместно с передачей волн АФК и  $Ca^{2+}$  [26], продукцией стрессовых фитогормонов [27], с распространением гидравлических волн [28] или с передачей комбинированного гидравлического и химического сигналов [29, 30]. Учитывая отмеченное, можно предположить,

что выявленный ответ модифицированного индекса проводимости устьиц связан именно с гидравлическими сигналами, распространяющимися по растению, так как такие сигналы могут, по-видимому, влиять на открытость устьиц в листьях и, как следствие, на транспирацию [25]. В свою очередь, вследствие связи гидравлического и электрического сигналов (см., например, работу [28]) это предположение объясняет сходство распределения изменений водного обмена с параметрами распространения электрических сигналов по растению. Такая гипотеза также согласуется с данными о том, что изменение давления, которое может индуцировать распространение гидравлической волны к интактным частям листа, тесно связано с электрическими сигналами [21].

В целом полученные результаты показывают, что локальное действие умеренных стрессоров (комбинация нагрева и освещения) приводит к снижению параметров водного обмена ( $mIg$  и, возможно,  $RWC$ ) на расстоянии от зоны воздействия. При этом по отдельности локальный нагрев или освещение не оказывали такого эффекта. Нами было предположено, что выявленный эффект связан скорее с гидравлическими, нежели с электрическими сигналами. Кроме того, в условиях умеренной засухи влияние комбинации нагрева и света на  $mIg$  в интактных зонах также исчезало, что связано с закрытостью устьиц.

### ВЫВОДЫ

Результаты наших исследований можно разделить на две группы. К первой группе можно отнести связь модифицированного индекса проводимости устьиц на основе тепловизионных измерений с водной проводимостью устьиц и относительным содержанием воды. Этот результат хорошо согласуется с литературными данными.

В рамках второй группы результатов, было впервые показано, что локальное действие комбинации умеренного нагрева и освещения приводило к снижению параметров водного обмена ( $mIg$  и, возможно,  $RWC$ ) на расстоянии от места стимуляции. Однако действие только локального нагрева или света такого эффекта не вызвало. Выявленный ответ был вероятно слабо связан с распространением электрических сигналов, участие гидравлических сигналов в его индукции представляется более вероятным. Также важным результатом является то, что влияние комбинированного воздействия нагрева и света на проводимость устьиц исчезало в условиях засухи, что, по-видимому, связано с их исходной закрытостью в этих условиях.

### ВКЛАД АВТОРОВ

Все авторы участвовали в формулировке концепции статьи, подготовке материала и написании черновика статьи. Л.М. Юдина осуществляла итоговое редактирование текста статьи.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 21-74-10088).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследования.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Daryanto S., Wang L., and Jacinthe P. A. Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PLoS One*, **11** (5), e0156362 (2016). DOI: 10.1371/journal.pone.0156362
2. Khan S., Anwar S., Yu S., Sun M., Yang Z., and Gao Z. Q. Development of drought-tolerant transgenic wheat: Achievements and limitations. *Int. J. Mol. Sci.*, **20** (13), 3350 (2019). DOI: 10.3390/ijms20133350
3. Sallam A., Alqudah A. M., Dawood M. F. A., Baenziger P. S., and Börner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: Advances in physiology, breeding and genetics research. *Int. J. Mol. Sci.*, **20** (13), 3137 (2019). DOI: 10.3390/ijms20133137
4. Kior A., Sukhov V., and Sukhova E. Application of reflectance indices for remote sensing of plants and revealing actions of stressors. *Photonics*, **8** (12), 582 (2021). DOI: 10.3390/photonics8120582
5. Jones H. G. Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling. *Agricultural Forest Meteorol.*, **95** (3), 139–149 (1999). DOI: [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00030-1](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00030-1)
6. Jones H. G., Serraj R., Loveys B. R., Xiong L., Wheaton A., and Price A. H. Thermal infrared imaging of crop canopies for the remote diagnosis and quantification of plant responses to water stress in the field. *Funct. Plant Biol.*, **36** (11), 978–989 (2009). DOI: 10.1071/fp09123
7. Helander J. D., Vaidya A. S., and Cutler S. R. Chemical manipulation of plant water use. *Bioorg. Med. Chem.*, **24** (3), 493–500 (2016). DOI: 10.1016/j.bmc.2015.11.010
8. Tardieu F., Simonneau T., and Muller B. The physiological basis of drought tolerance in crop plants: A sce-

- nario-dependent probabilistic approach. *Annu. Rev. Plant Biol.*, **69**, 733–759 (2018). DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040218
9. Priya M., Dhanker O. P., Siddique K. H. M., Hanumantha Rao B., Nair R. M., and Pandey S. Drought and heat stress-related proteins: an update about their functional relevance in imparting stress tolerance in agricultural crops. *Theor. Appl. Genet.*, **132** (6), 1607–1638 (2019). DOI: 10.1007/s00122-019-03331-2
  10. Shah J. and Zeier J. Long-distance communication and signal amplification in systemic acquired resistance. *Front. Plant Sci.*, **4**, 30 (2013). DOI: 10.3389/fpls.2013.00030
  11. Huber A. E. and Bauerle T. L. Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: The gap in knowledge. *J. Exp. Bot.*, **67** (7), 2063–2079 (2016). DOI: 10.1093/jxb/erw099
  12. Sukhov V., Sukhova E., and Vodeneev V. Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants. *Prog. Biophys. Mol. Biol.*, **146**, 63–84 (2019). DOI: 10.1016/j.pbiomolbio.2018.11.009
  13. Fromm J. and Lautner S., Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant Cell Environ.*, **30** (3), 249–257 (2007). DOI: 10.1111/j.1365-3040.2006.01614.x
  14. Sukhov V. Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants. *Photosynth. Res.*, **130** (1–3), 373–387 (2016). DOI: 10.1007/s11120-016-0270-x
  15. Szechyńska-Hebda M., Lewandowska M., and Karpiński S., Electrical signaling, photosynthesis and systemic acquired acclimation. *Front. Physiol.*, **8**, 684 (2017). DOI: 10.3389/fphys.2017.00684
  16. Yudina L., Sukhova E., Popova A., Zolin Y., Abasheva K., Grebneva K., and Sukhov V. Local action of moderate heating and illumination induces propagation of hyperpolarization electrical signals in wheat plants. *Front. Sustainable Food Syst.*, **6**, 1153731 (2023). DOI: 10.3389/fpls.2023.1153731
  17. Yudina L., Sukhova E., Popova A., Zolin Y., Abasheva K., Grebneva K., and Sukhov V. Hyperpolarization electrical signals induced by local action of moderate heating influence photosynthetic light reactions in wheat plants. *Front. Plant Sci.*, **14**, 1153731 (2023). DOI: 10.3389/fpls.2023.1153731
  18. Пикуленко М. М. и Булычев А. А. Запускаемые светом потенциалы действия и изменения квантовой эффективности фотосистемы II в клетках *Anthoceros*. *Физиология растений*, **52** (5), 660–666 (2005). DOI: 10.1007/s11183-005-0087-5, EDN: HSGOFJ
  19. Szechyńska-Hebda M., Kruk J., Górecka M., Karpińska B., and Karpiński S. Evidence for light wavelength-specific photoelectrophysiological signaling and memory of excess light episodes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **22** (7), 2201–2218 (2010). DOI: 10.1105/tpc.109.069302
  20. Sukhov V. and Sukhova E. Analysis of the photosynthetic response induced by variation potential in geranium. *Planta*, **235** (4), 703–712 (2012). DOI: 10.3390/rs11070810
  21. Yudina L., Popova A., Zolin Y., Sukhova E., and Sukhov V. Local action of increased pressure induces hyperpolarization electrical signals and influences photosynthetic light reactions in wheat plants. *Plants*, **12** (13), 2570 (2023). DOI: 10.3390/plants12132570
  22. Hlaváčková V., Krchnák P., Naus J., Novák O., Spundová M., and Strnad M. Electrical and chemical signals involved in short-term systemic photosynthetic responses of tobacco plants to local burning. *Planta*, **225** (1), 235–244 (2006). DOI: 10.1007/s00425-006-0325-x
  23. Grams T.E., Lautner S., Felle H. H., Matyssek R., and Fromm J. Heat-induced electrical signals affect cytoplasmic and apoplastic pH as well as photosynthesis during propagation through the maize leaf. *Plant Cell Environ.*, **32** (4), 319–326 (2009). DOI: 10.1111/j.1365-3040.2008.01922.x
  24. Sukhova E., Mudrilov M., Vodeneev V., and Sukhov V. Influence of the variation potential on photosynthetic flows of light energy and electrons in pea. *Photosynth. Res.*, **136** (2), 215–228 (2018). DOI: 10.1007/s11120-017-0460-1
  25. Юдина Л. М., Шерстнева О. Н., Мысягин С. А., Воденев В. А. и Сухов В. С. Влияние локального повреждения на транспирацию листьев гороха посевного при различной влажности воздуха. *Физиология растений*, **66** (1), 58–65 (2019). DOI: 10.1134/S0015330319010160
  26. Miller G., Schlauch K., Tam R., Cortes D., Torres M. A. and Shulaev V. The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli. *Sci. Signal.*, **2** (84), ra45 (2009). DOI: 10.1126/scisignal.2000448
  27. Hlavinka J., Nožková-Hlaváčková V., Floková K., Novák O., and Nauš J. Jasmonic acid accumulation and systemic photosynthetic and electrical changes in locally burned wild type tomato, ABA-deficient sitiens mutants and sitiens pre-treated by ABA. *Plant Physiol Biochem.*, **54**, 89–96 (2012). DOI: 10.1016/j.plaphy.2012.02.014
  28. Stahlberg R., Cleland R.E., and Van Volkenburgh E. Slow wave potentials – a propagating electrical signal unique to higher plants. In *Communications in Plants. Neuronal Aspects of Plant Life*, Ed. by F. Baluska, S. Mancuso, and D. Volkmann, (Berlin, Springer, 2006), pp. 291–308. DOI: 10.1007/978-3-540-28516-8\_20
  29. Malone M. Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. *New Phytol.*, **128** (1), 49–56 (1994). DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb03985.x
  30. Vodeneev V., Akinchits E., and Sukhov V., Variation potential in higher plants: Mechanisms of generation and propagation. *Plant Signal. Behav.*, **10** (9), e1057365 (2015). DOI: 10.1080/15592324.2015.1057365

## **The Influence of a Combination of Local Moderate Heating and Lighting on the Indicators of Water Metabolism of Intact Parts of Wheat Based on Thermal Imaging**

**A.Yu. Popova\*, Yu.A. Zolin\*, V.S. Sukhov\*, E.M. Sukhova\*, and L.M. Yudina\***

*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, prosp. Gagarina, 23, Nizhny Novgorod, 603022 Russia*

Natural stress factors can lead to yield loss, but when they act locally, stress signals spread, modifying the physiological state and enhancing stress resistance in plants. The purpose of the work is to study the influence of a combination of local factors on indicators of water exchange during irrigation and drought. Wheat was grown in a grow room; drought stress was induced by stopping watering. The modified index of stomatal conductance measured by a thermal camera, leaf water conductivity, and relative leaf water content were used to assess water exchange. It was shown that the conductance index decreased under drought and had strong correlation with plant water status parameters ( $R > 0.7$ ,  $p < 0.05$ ). When the plants were watered using a combination of local factors, this led to a decline in the conductance index value versus the one obtained without a stimulus; the response became weaker with increasing distance from the stimulation zone. Soil drought stress reduced the amplitude of index changes. Exposure to local heating or lighting separately did not cause changes in the index of stomatal conductance. The results show that a combination of local heating and lighting stimulates stress signals that reduce water metabolism in wheat. Potentially, such signals may take the form of the electrical signals; however, the lack of changes in the index of stomatal conductance during drought using only local heating does not support this hypothesis.

*Keywords: local heating; local lighting, stress signals, modified index of stomatal conductance, drought, wheat*