

DOI 10.17516/1997-1389-0316

УДК 579.6

Effect of Abscisic Acid on the Susceptibility of Wheat Leaves to Powdery Mildew *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*

Alexander V. Babosha*

*N.V. Tsitsin Main Botanical Garden
of the Russian Academy of Sciences
Moscow, Russian Federation*

Received 30.04.2018, received in revised form 22.10.2018, accepted 30.01.2019, published online 30.04.2020

Abstract. Abscisic acid (ABA) plays an important role in the regulation of protective processes under stresses of various nature. In contrast to abiotic stresses, when a plant and a pathogen interact, this phytohormone is in most cases a negative regulator of resistance. However, even with a similar nature of pathogenesis, ABA can produce different effects. For example, ABA treatment in different experiments induced either a decrease or an increase in the susceptibility of cereals to powdery mildew. The aim of this work was to study the immunomodulatory properties of exogenous ABA depending on its concentration in the pathosystem composed of wheat *Triticum aestivum* L. plants and powdery mildew pathogen *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* (syn. *Erysiphe graminis*). We studied the change in the number of pathogen colonies on susceptible wheat leaves (Zarya and Tavrichanka varieties) when two-week-old seedlings were treated with various ABA concentrations (0–9 μM) before and immediately after they were infected. When whole plants were used in the experiment, ABA was added to Knop's solution; in experiments with detached leaves floating in Petri dishes, aqueous solutions of the phytohormone were used. Our results show that the magnitude and direction of the effect of exogenous ABA on the number of colonies of the pathogen depends on its concentration and the time of application relative to the moment of infection. ABA concentration dependence was variable in form: similar concentrations could be inhibitory, resulting in the minimum number of colonies, or stimulating, with the maximum number of colonies. At the same time, the pre-infection use of ABA was more likely to be inhibitory. The non-monotonicity and variation of the form of concentration dependence could probably account for the contradictory literature data on the immunomodulatory properties of ABA. The complex nature of the concentration dependence and the corresponding variation in the immunological state within a fairly wide range seem to ensure the

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: phimmunitet@yandex.ru
ORCID: 0000-0002-7400-4050

maintenance of equilibrium in the pathosystem and the chances for survival of both the host plant and the pathogen.

Keywords: *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, powdery mildew, wheat, susceptibility, abscisic acid (ABA), concentration dependence.

Citation: Babosha A.V. Effect of abscisic acid on the susceptibility of wheat leaves to powdery mildew *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2020, 13(2), 164-172. DOI: 10.17516/1997-1389-0316

Влияние абсцизовой кислоты на восприимчивость листьев пшеницы к возбудителю мучнистой росы *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*

А.В. Бабоша

*Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
Российская Федерация, Москва*

Аннотация. Абсцизовой кислоте (АБК) принадлежит важная роль в регуляции защитных процессов при стрессах различной природы. В отличие от абиотических стрессов при взаимодействии растения и патогена этот фитогормон в большинстве случаев является негативным регулятором устойчивости. Однако даже при сходном характере патогенеза активность АБК может быть разнонаправленной. В частности, обработка АБК в разных экспериментах индуцировала как снижение, так и увеличение восприимчивости злаков к мучнистой росе. Целью данной работы явилось изучение иммуномодулирующих свойств экзогенной АБК в зависимости от ее концентрации в патосистеме, включающей растения пшеницы *Triticum aestivum* L. и возбудитель мучнистой росы *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici* (syn. *Erysiphe graminis*). Исследовали изменение числа колоний патогена на листьях восприимчивой пшеницы (сортов Заря и Тавричанка) при обработке 2-недельных проростков различными концентрациями АБК (0–9 мкМ) до и непосредственно после инфицирования. При обработке целых растений АБК добавляли в раствор Кнопа, в экспериментах с отделенными листьями на плаву в чашках Петри использовали водные растворы фитогормона. Показано, что величина и направленность воздействия экзогенной АБК на число колоний патогена зависят от ее концентрации и времени применения относительно момента инфицирования. Концентрационная зависимость для АБК варьировала по форме, могла иметь минимум (уменьшение восприимчивости) или максимум (увеличение восприимчивости) числа колоний при сходных концентрациях. При этом ингибирование роста патогена было более характерно при предварительной обработке АБК. Немонотонность и варьирование формы зависимости от концентрации, вероятно, могут объяснить имеющуюся в литературе

неоднозначность при определении иммуномодулирующих свойств АБК. Сложный характер концентрационной зависимости и обусловленное им варьирование в достаточно широких пределах иммунологического состояния, по-видимому, обеспечивают поддержание равновесия в патосистеме и шансы на выживание как растению-хозяину, так и патогенному организму.

Ключевые слова: *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*, мучнистая роса, пшеница, восприимчивость, абсцизовая кислота (АБК), концентрационная зависимость.

Цитирование: Бабоша, А.В. Влияние абсцизовой кислоты на восприимчивость листьев пшеницы к возбудителю мучнистой росы *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* / А.В. Бабоша // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2020. 13(2). С. 164-172. DOI: 10.17516/1997-1389-0316

Введение

Абсцизовой кислоте (АБК) принадлежит важная роль в регуляции защитных процессов при стрессах различной природы. Повышение концентрации АБК в растении происходит под действием засухи, засоления, теплового и холодного стрессора (Кулаева, 1994). В отличие от абиотических стрессов при взаимодействии растения и патогена АБК приписывают в большинстве случаев роль негативного регулятора устойчивости (Mauch-Mani, Mauch, 2005). Это обуславливает особый характер изменения устойчивости при комплексном стрессе с участием биотических и абиотических факторов или в условиях, когда один тип стресса предшествует другому (Gupta et al., 2017). Взаимодействия между ответами на биотические и абиотические стрессоры могут быть синергическими или антагонистическими, в регуляции обоих принимает участие АБК (Asselbergh et al., 2008).

В патосистемах с разным типом патогена или на разных стадиях развития активность АБК может быть разнонаправленной (Ton et al., 2009; Van Gijsegem et al., 2017). Однако даже в патосистемах с участием биотрофных патогенов получены противоречивые результаты. Так, АБК ингибировала развитие бурой и желтой ржавчины (Левин, 1984; Эйдельмант и др., 1985; Ларина и др., 1991),

однако стимулировала развитие стеблевой ржавчины (Жигалкина, Чигрин, 1986). Обработка АБК в разных экспериментах могла стимулировать развитие мучнистой росы ячменя (Edwards, 1983) или индуцировать определенный уровень устойчивости (Wiese et al., 2004).

Негативная роль АБК по отношению к устойчивости растений, по-видимому, обусловлена ее активностью как антагониста салициловой кислоты, что приводит к ингибированию защитных реакций и приобретенной устойчивости (Anderson et al., 2004; Yasuda et al., 2008; Sugano et al., 2013). Позитивное воздействие АБК на устойчивость к патогенам может быть связано с регуляцией функции устьиц (Lim et al., 2015; Melotto et al., 2017) или образованием папилл (Asselbergh et al., 2008; Garcia-Andrade et al., 2011).

Значительное число патогенных и микоризных грибов синтезируют АБК (Талиева, Филимонова, 1992; Crocoll et al., 1991; Danneberg et al., 1993; Siewers et al., 2004). Можно предположить, что обработка этим гормоном на разных этапах инфекционного процесса может в определенной степени моделировать повышение уровня АБК в стрессовых условиях.

Целью настоящей работы явилось изучение иммуномодулирующих свойств экзоген-

ной АБК в зависимости от ее концентрации в патосистеме, включающей растения пшеницы *Triticum aestivum* L. и возбудитель мучнистой росы *Blumeria graminis* (DC.) Speer f. sp. *tritici*.

Материалы и методы

В работе использовали 2-недельные растения пшеницы *T. aestivum* сортов Заря и Тавричанка, которые выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на растворе Кнопса при температуре 20–22 °С и 16-часовом фотопериоде при освещении люминесцентными лампами (2000–3000 лкс). Инокуляцию возбудителем мучнистой росы пшеницы *B. graminis* f. sp. *tritici* (syn. *Erysiphe graminis*) проводили путем стряхивания конидиального инокулюма с инфицированных листьев нескольких растений-накопителей с применением методики, обеспечивающей максимально равномерное инфицирование (Babosha, 2009). В работе использовали популяцию патогена, собранную в Московской области и поддерживаемую в лабораторных условиях на растениях пшеницы восприимчивых сортов. Растения пшеницы сорта Заря помещали на раствор Кнопса с добавлением 0,25, 0,5, 1, 1,5, 3, 4,5 и 9 мкМ абсцизовой кислоты (АБК, Sigma, США) непосредственно после инфицирования. С растениями пшеницы сорта Тавричанка проводили три типа экспериментов в зависимости от схемы обработки АБК, которую добавляли в раствор Кнопса в концентрациях 0,062, 0,125, 0,25, 0,5 и 1 мкМ: 1) за 2 сут до инфицирования с последующей заменой на раствор Кнопса без АБК после инокуляции патогена; 2) непосредственно после инфицирования (в этих растворах растения оставляли до момента подсчета колоний); 3) за 7 сут до инфицирования с заменой на свежеприготовленные растворы АБК в тех же концентрациях после инокуляции патогена.

В контрольных вариантах использовали раствор Кнопса без АБК. В опыте с обработкой листьев на плаву отделенные листья помещали в чашки Петри на водные растворы АБК (0,25, 0,5, 1, 1,5, 3, 4,5 и 9 мкМ) непосредственно после инокуляции патогена (сорт Заря). После появления видимых колоний мучнистой росы (5–7 сут) с применением бинокулярной лупы учитывали их число на абаксиальной и адаксиальной поверхностях 8–12 листьев на участке длиной 7,5 см. В опыте использовали 1-е и 2-е настоящие листья примерно одинаковой ширины (3,5–4 мм). Достоверными считали различия между средними контроля и опыта с использованием *t*-критерия и $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Полученные результаты представлены на рис. 1 и 2. Концентрационные зависимости на рис. 1 были получены при обработке АБК растений пшеницы сорта Заря непосредственно после их инфицирования. В этих экспериментах данный гормон оказывал преимущественно ингибирующее действие на число колоний возбудителя мучнистой росы. Характерной особенностью концентрационных кривых рис. 1 является наличие минимума при низких концентрациях (0,5 на кривой 2 и 1 мкМ на кривой 1). В обоих случаях увеличение концентрации АБК ослабляло ингибирование. На листьях интактных растений при высоких концентрациях кривая имела плато: при увеличении дозы АБК выше 1 мкМ число колоний не изменялось, хотя и оставалось достоверно ниже контроля. На отделенных листьях при увеличении дозы ингибирование полностью исчезало, а сам минимум приходился на область более высоких концентраций. Сходные кривые получены на листьях пшеницы сорта Тавричанка (рис. 2), но в варианте с обработкой за двое суток до

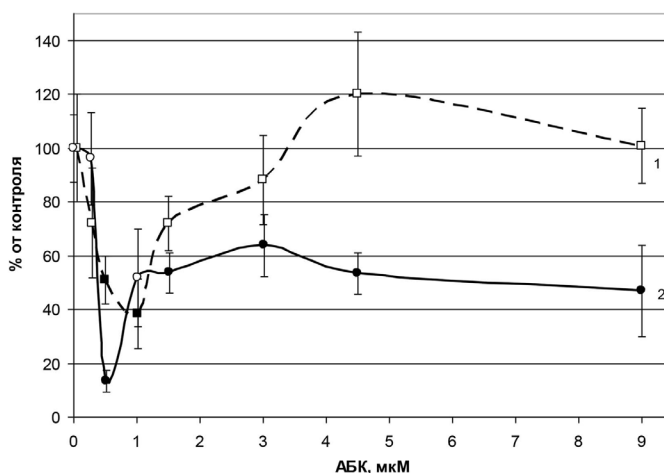


Рис. 1. Влияние АБК на число колоний мучнистой росы (% от контроля, 1-е настоящие листья) при обработке отделенных листьев (1) и растений (2) пшеницы сорта Заря непосредственно после инфицирования. В контроле на отделенных и интактных листьях наблюдали $2,8 \pm 0,6$ и 23 ± 3 колонии/см² соответственно. Заполненным маркером отмечены варианты, достоверно отличающиеся от контроля

Fig. 1. Effect of ABA treatment on the number of powdery mildew colonies (% of control, first leaves) on detached leaves (1) and plants (2) of Zarya wheat immediately after infection. In the control, on detached and intact leaves, 2.8 ± 0.6 and 23 ± 3 colonies/cm², respectively, were observed. The filled marker indicates treatments that differ significantly from the control

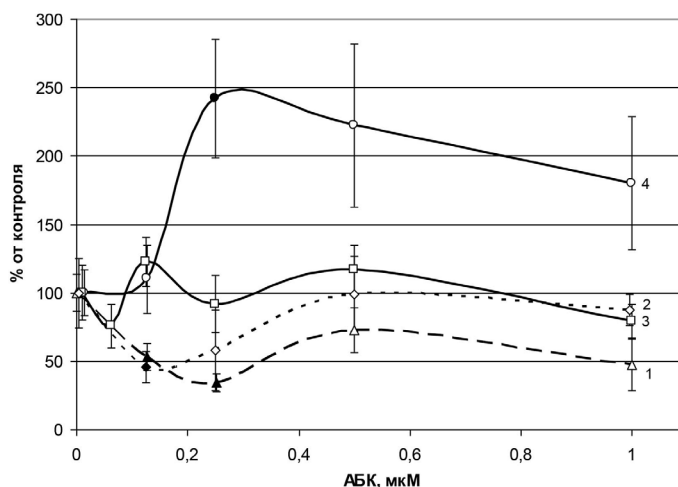


Рис. 2. Влияние времени обработки АБК на число колоний мучнистой росы (% от контроля). Растения пшеницы сорта Тавричанка обработаны: 1 – за 2 сут до инфицирования (1-й лист); 2 – за 2 сут до инфицирования (2-й лист); 3 – непосредственно после инфицирования (1-й лист); 4 – за 7 сут до инфицирования и дополнительно после инфицирования (1-й лист). В контроле $14,9 \pm 2,0$ (1), $6,8 \pm 1,7$ (2), $18,8 \pm 3,8$ (3) и $4,2 \pm 0,7$ (4) колонии/см². Заполненным маркером отмечены варианты, достоверно отличающиеся от контроля

Fig. 2. Effect of ABA treatment before and after infection on the number of powdery mildew colonies (% of control). Treatment of Tavrishanka wheat plants: 1 – 2 days before infection (first leaf); 2 – 2 days before infection (second leaf); 3 – immediately after infection (first leaf); 4 – 7 days before infection and additionally after infection (first leaf). In the control, 14.9 ± 2.0 (1), 6.8 ± 1.7 (2), 18.8 ± 3.8 (3) and 4.2 ± 0.7 (4) colonies/cm². The filled marker indicates treatments that differ significantly from the control

инфицирования. Наибольшее ингибирующее действие на данном сорте имели концентрации АБК 0,125 и 0,25 мкМ. При этом подсчет колоний на вторых листьях показал их несколько меньшую отзывчивость на ингибирующее действие АБК. При более позднем применении АБК в данном эксперименте ингибирование исчезало (при обработке непосредственно после инфицирования, кривая 3), а при длительной инкубации растений в растворах АБК как до инфицирования, так и после него происходила смена знака иммуномодуляции. На кривой 4 при концентрации 0,25 мкМ видны достоверные отличия среднего числа колоний от контроля, однако изменения имеют противоположный знак: АБК стимулирует развитие мучнистой росы.

Таким образом, зависимость иммуномодулирующей активности АБК от концентрации не монотонная. Наиболее характерным элементом концентрационной кривой был минимум при низких концентрациях, который проявился у растений обоих сортов. Форма кривой в разных модельных системах отделенных листьев и интактных растений (сорт Заря) имела отличия в положении пика ингибирования при низких концентрациях и в знаке иммуномодуляции при более высоких (рис. 1). Интересной особенностью формы концентрационных кривых, полученных на сорте Тавричанка, был переход от ингибирования числа колоний при применении АБК до инокуляции возбудителя мучнистой росы к его стимуляции при дополнительной обработке после инфицирования (рис. 2). При этом на концентрационной кривой в варианте обработки АБК непосредственно после инокуляции наблюдали статистически незначительные флуктуации ординаты вокруг уровня восприимчивости в контроле. В определенном смысле эта последняя кривая имела промежуточный характер между двумя

упомянутыми выше. Следует отметить, что ранее кривые сходной формы наблюдали в той же патосистеме при изучении иммуномодулирующих свойств цитокининов (Babosha, 2009). В случае зеатина постепенную трансформацию концентрационной кривой с экстремумом одного знака в кривую с экстремумом другого знака, а также промежуточную зависимость со значениями, близкими к контролю, наблюдали при изменении минерального состава среды инкубации и при совместной инкубации растений в растворах зеатина с добавлением разных концентраций тидиазурана. Похожие трансформации формы кривой были получены при имитации сложной концентрационной зависимости с помощью математической модели, основанной на последовательном соединении двух процессов с субстратным ингибированием (Babosha, 2009). Это позволяет предположить принадлежность концентрационных зависимостей АБК к тому же классу многофазных кривых, что не является неожиданным, если принять во внимание общеизвестную взаимозависимость сигнальных систем разных фитогормонов (Shigenaga, Argueso, 2016).

При математическом моделировании варьирование формы концентрационной зависимости происходило при изменении параметров, соответствующих синтезу, разрушению или транспорту гормонального вещества. Очевидно, что в реальных условиях изменение активности соответствующих ферментных систем может происходить под действием разных факторов, включая и те, интенсивность которых не контролировалась или принципиально трудно контролируется в эксперименте. Вероятно, именно этим можно объяснить имеющуюся в литературе неоднозначность при определении иммуномодулирующих свойств АБК, а также ряда других физиологически активных веществ.

Более раннее применение АБК относительно момента инфицирования с большей вероятностью имело ингибирующий характер (рис. 2). Кроме того, в трех независимых дополнительных экспериментах на листьях сорта Заря, проведенных по сходной схеме, при обработке АБК до инфицирования и непосредственно после инфицирования в 20 вариантах с использованием разных концентраций получено ингибирование и только в пяти вариантах – стимуляция числа колоний по сравнению с контролем. Наоборот, при использовании АБК через 1 сут и более после инфицирования соотношение ингибирования и стимуляции числа колоний было примерно одинаковым: в 15 вариантах наблюдали тенденцию к ингибированию, а в 20 – к стимуляции (данные не представлены).

В данной работе транзитное повышение уровня АБК, которое сопровождает реакцию растения на действие стрессоров различной природы, моделировали обработкой АБК корней растений. Важно то, в какой мере результаты, полученные в использованной модельной системе, отражают закономерности участия АБК в регуляции процессов патогенеза. Поскольку основным местом синтеза АБК являются корни (Hartung et al., 2002), обработка корней данным фитогормоном представляется достаточно адекватной модельной системой для исследования его иммуномодулирующих свойств (Wiese et al., 2004). При действии теплового шока макси-

мум содержания АБК в корнях пшеницы был достигнут через 24 ч (Ефремов и др., 1992). Сходная динамика имела место и в листьях пшеницы, но с опозданием на 1 сут. В наших экспериментах длительность инкубации в растворах экзогенного гормона примерно соответствовала длительности транзитных пиков концентрации АБК при этих стрессах. При обработке наблюдали разнонаправленные изменения восприимчивости листьев растений к возбудителю мучнистой росы. Направление активности АБК в отношении одного и того же биотрофного патогена зависело не только от времени применения, но и от ее концентрации. В природной среде различные абиотические стрессы индуцируют транзитные пики концентрации АБК разной напряженности и разной динамики. Это создает достаточно высокое разнообразие как содержания АБК, так и, возможно, активности биохимических процессов, влияющих на форму зависимости иммуномодулирующей активности АБК от ее концентрации. При сопряжении этих изменений с эпифитотией результат инфицирования потенциально также может быть достаточно разнообразным. Варьирование иммунологического состояния в широких пределах, которое достигается за счет сложной концентрационной зависимости данного фитогормона, вероятно, обеспечивает поддержание равновесия и шансы на выживание как растению-хозяину, так и патогенному организму.

Благодарности / Acknowledgements

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН (№ 118021490111-5).

The study was carried out in accordance with Institutional research project No. 118021490111-5.

Список литературы / References

Ефремов Д.П., Каравайко Н.Н., Кулаева О.Н. (1992) Влияние теплового шока и картолина-2 на рост проростков ячменя и содержание в них фитогормонов. *Доклады РАН*, 323(2): 362–365 [Efremov D.P., Karavaiko N.N., Kulaeva O.N. (1992) The effect of heat shock and cartolin-2 on the

growth of barley seedlings and the content of phytohormones in them. *Reports of the Russian Academy of Sciences [Doklady RAN]*, 323(2): 362-365 (in Russian)]

Жигалкина Т.Е., Чигрин В.В. (1986) Изменения метаболизма, связанные с повышением интенсивности заражения восприимчивых растений пшеницы возбудителем стеблевой ржавчины: возможная роль этилена и абсцизовой кислоты. *Микология и фитопатология*, 20(3): 194–199 [Zhigalkina T.E., Chigrin V.V. (1986) Changes in metabolism associated with increased intensity of contamination of susceptible wheat plants with causative agent of stem rust: possible role of ethylene and abscisic acid. *Mycology and Phytopathology [Mikologiya i fitopatologiya]*, 20(3): 194-199 (in Russian)]

Кулаева О.Н. (1994) Физиологическая роль абсцизовой кислоты. *Физиология растений*, 41: 645–646 [Kulaeva O.N. (1994) The physiological role of abscisic acid. *Plant Physiology [Fiziologiya rasteniy]*, 41: 645–646 (in Russian)]

Ларина С.Ю., Музыкантов В.П., Рункова Л.В. (1991) Влияние физиологически активных веществ на развитие бурой ржавчины на некоторых сортах и изогенных линиях пшеницы. *Облигатный паразитизм: цитофизиологические аспекты*. М., Наука, с. 47–51 [Larina S.Yu., Muzykantov V.P., Runkova L.V. (1991) Influence of physiologically active substances on the development of brown rust on some varieties and isogenic lines of wheat. *Obligatory parasitism: cytophysiological aspects*. Moscow, Nauka, p. 47-51 (in Russian)]

Левин И.М. (1984) Влияние фитогормонов на развитие бурой ржавчины у изолированных листьев пшеницы. *Физиология растений*, 31(2): 356–361 [Levin I.M. (1984) The influence of phytohormones on the development of brown rust in isolated leaves of wheat. *Plant Physiology [Fiziologiya rasteniy]*, 31(2): 356-361 (in Russian)]

Талиева М.Н., Филимонова М.В. (1992) О паразитической специализации видов рода *Botrytis* в свете новых экспериментальных данных. *Журнал общей биологии*, 53(2): 225–231 [Talueva M.N., Filimonova M.V. (1992) On the parasitic specialization of species of the genus *Botrytis* in the light of new experimental data. *Journal of General Biology [Zhurnal obshchey biologii]*, 53(2): 225-231 (in Russian)]

Эйдельмант Н.М., Демурина А.К., Есипова И.В., Крюкова Л.И. (1985) О корреляции между соотношением различных компонентов изопrenoидной рострегулирующей системы и устойчивостью растений пшеницы к желтой ржавчине. *Узбекский биологический журнал*, 4: 23–26 [Eidelnant N.M., Demurina A.K., Yesipova I.V., Kryukova L.I. (1985) On the correlation between the ratio of various components of the isoprenoid growth regulating system and the resistance of wheat plants to yellow rust. *Uzbek Biological Journal [Uzbekskiy biologicheskij zhurnal]*, 4: 23-26 (in Russian)]

Anderson J.P., Badruzsaufari E., Schenk P.M., Manners J.M., Desmond O.J., Ehlert C., Maclean D.J., Ebert P.R., Kazan K. (2004) Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in arabidopsis. *Plant Cell*, 16(12): 3460–3479

Asselbergh B., De Vleeschauwer D., Hofte M. (2008) Global switches and fine-tuning-ABA modulates plant pathogen defense. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 21(6): 709–719

Babosha A.V. (2009) Regulation of resistance and susceptibility in wheat powdery mildew pathosystem with exogenous cytokinins. *Journal of Plant Physiology*, 166(17): 1892–1903

Crocoll C., Kettner J., Dörffling K. (1991) Abscisic acid in saprophytic and parasitic species of fungi. *Phytochemistry*, 30(4): 1059–1060

Danneberg G., Latus C., Zimmer W., Hundeshagen B., Schneiderpoetsch H., Bothe H. (1993) Influence of vesicular-arbuscular mycorrhiza on phytohormone balances in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Plant Physiology*, 141(1): 33–39

Edwards H.H. (1983) Effect of kinetin, abscisic acid, and cation on host-parasite relations of barley inoculated with *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*. *Phytopathologische Zeitschrift*, 107(1): 22–30

Garcia-Andrade J., Ramirez V., Flors V., Vera P. (2011) Arabidopsis *ocp3* mutant reveals a mechanism linking ABA and JA to pathogen-induced callose deposition. *Plant Journal*, 67(5): 783–794

Gupta A., Hisano H., Hojo Y., Matsuura T., Ikeda Y., Mori I.C., Senthil-Kumar M. (2017) Global profiling of phytohormone dynamics during combined drought and pathogen stress in *Arabidopsis thaliana* reveals ABA and JA as major regulators. *Scientific Reports*, 7: 4017

Hartung W., Sauter A., Hose E. (2002) Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? *Journal of Experimental Botany*, 53(366): 27–32

Lim C.W., Baek W., Jung J., Kim J.H., Lee S.C. (2015) Function of ABA in stomatal defense against biotic and drought stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(7): 15251–15270

Mauch-Mani B., Mauch F. (2005) The role of abscisic acid in plant–pathogen interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 8(4): 409–414

Melotto M., Zhang L., Oblessuc P.R., He S.Y. (2017) Stomatal defense a decade later. *Plant Physiology*, 174(2): 561–571

Shigenaga A.M., Argueso C.T. (2016) No hormone to rule them all: Interactions of plant hormones during the responses of plants to pathogens. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 56: 174–189

Siewers V., Smedsgaard J., Tudzynski P. (2004) The P450 monooxygenase BcABA1 is essential for abscisic acid biosynthesis in *Botrytis cinerea*. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(7): 3868–3876

Sugano S., Sugimoto T., Takatsuji H., Jiang C.-J. (2013) Induction of resistance to *Phytophthora sojae* in soybean (*Glycine max*) by salicylic acid and ethylene. *Plant Pathology*, 62(5): 1048–1056

Ton J., Flors V., Mauch-Mani B. (2009) The multifaceted role of ABA in disease resistance. *Trends in Plant Science*, 14(6): 310–317

Van Gijsegem F., Pédrón J., Patrit O., Simond-Côte E., Maia-Grondard A., Petriacq P., Gonzalez R., Blottière L., Kraepiel Y. (2017) Manipulation of ABA content in *Arabidopsis thaliana* modifies sensitivity and oxidative stress response to *Dickeya dadantii* and influences peroxidase activity. *Frontiers in Plant Science*, 8: 456

Wiese J., Kranz T., Schubert S. (2004) Induction of pathogen resistance in barley by abiotic stress. *Plant Biology*, 6(5): 529–536

Yasuda M., Ishikawa A., Jikumaru Y., Seki M., Umezawa T., Asami T., Maruyama-Nakashita A., Kudo T., Shinozaki K., Yoshida S., Nakashita H. (2008) Antagonistic interaction between systemic acquired resistance and the abscisic acid–mediated abiotic stress response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20(6): 1678–1692