

Ірина Косаківська
Валентина Васюк
Леся Войтенко
Микола Щербатюк

Гормональна система рослин за дії важких металів

Київ 2022



*Присвячуємо пам'яті видатного вченого
Миколи Григоровича Холодного
1882-1953*

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного

**Ірина В. Косаківська, Валентина А. Васюк, Леся В. Войтенко,
Микола М. Щербатюк**

ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Київ 2022

NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE

M.G. Kholodny Institute of Botany

**Iryna V. Kosakivska, Valentyna A. Vasyuk, Lesya V. Voytenko,
Mykola M. Shcherbatiuk**

PLANT HORMONAL SYSTEM UNDER HEAVY METAL STRESS

Kyiv 2022

Ірина В. Косаківська, Валентина А. Васюк, Леся В. Войтенко, Микола М. Щербатюк

Гормональна система рослин за дії важких металів / І. В. Косаківська, В. А. Васюк, Л. В. Войтенко, М. М. Щербатюк. – Київ.: Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, 2022. – 176 с.: Рис. 50. Табл. 4. Бібл. 883.

ISBN 978-966-02-9932-0 (електронне видання)

В монографії проаналізовано та узагальнено новітні відомості та результати власних досліджень щодо ролі фітогормональної системи у регуляції росту і розвитку рослин за дії важких металів. Проаналізовані джерела надходження та ступінь токсичності важких металів. Представлено сучасний погляд на біосинтез, метаболізм, транспорт та сигналінг ауксинів, гіберелінів, цитокінінів, абсцизової та саліцилової кислот, жасмонатів, брасиностероїдів. Обговорено характер міжгормональної взаємодії. Наведені приклади захисних ефектів праймування та фоліарної обробки екзогенними гормонами за дії важких металів.

Iryna V. Kosakivska, Valentyna A. Vasyuk, Lesya V. Voytenko, Mykola M. Shcherbatiuk

Hormonal system of plants under the action of heavy metals / I. V. Kosakivska, V. A. Vasyuk, L. V. Voytenko, M. M. Shcherbatiuk. – Kyiv.: M.G. Kholodny Institute of Botany, 2022. – 176 p.: Fig. 50. Tabl. 4. Bibliograph. 883.

In this monograph we review and synthesize current knowledge and our own original studies on the role of the phytohormonal system in regulating plant growth and development under heavy metal exposure. We review the sources and toxicity of various heavy metals. We present the current understanding of biosynthesis, metabolism, transport and signaling of auxins, cytokinins, gibberellins, abscisic and salicylic acids, jasmonates, and brassinosteroids, and their interactions and crosstalk. We discuss examples where priming and foliar treatment with exogenous hormones are protective in the presence of heavy metal stress conditions.

Відповідальний редактор: І. В. Косаківська, доктор біол. наук, професор

Рецензенти: д. б. н., професор Н. Ю. Таран (Навчально-науковий центр «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка) і д. б. н. професор Ю. Є. Колупаєв (Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України)

Затверджено до друку на засіданні Вченої ради Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (Протокол №6 від 8-го червня 2022 р.).

ISBN 978-966-02-9932-0 (електронне видання)

© І. В. Косаківська, В. А. Васюк, Л. В. Войтенко, М. М. Щербатюк, 2022

ЗМІСТ

| | |
|---|-----|
| Вступ | 7 |
| Розділ 1. Фітогормональна регуляція процесів росту та розвитку рослин | 10 |
| 1.1. Абсцизова кислота | 10 |
| 1.2. Ауксини | 18 |
| 1.3. Гібереліни | 26 |
| 1.4. Цитокініни | 33 |
| 1.5. Саліцилова кислота | 42 |
| 1.6. Жасмонати | 51 |
| 1.7. Брасиностероїди | 59 |
| 1.8. Міжгормональна взаємодія | 64 |
| Розділ 2. Вплив металів на ріст і розвиток рослин | 78 |
| 2.1. Джерела забруднення важкими металами | 80 |
| 2.2. Надходження і розподіл важких металів у рослинах | 83 |
| 2.3. Токсичність важких металів для рослин: пряма і непряма дія | 86 |
| Розділ 3. Системи захисту рослин: гормони за дії важких металів | 88 |
| 3.1. Фітогормони в регуляції росту і розвитку рослин за дії ВМ | 89 |
| 3.2. Фітогормони у пом'якшенні наслідків окислювального стресу | 93 |
| 3.3. Фітогормони у регуляції накопичення ВМ рослинами | 95 |
| Розділ 4. Ефекти праймування та фоліарної обробки екзогенними гормонами за дії важких металів | 99 |
| 4.1. Екзогенні фітогормони модулятори стійкості рослин до важких металів | 99 |
| 4.2. Вплив екзогенної абсцизової кислоти на проростання зернівок і ріст проростків озимої пшениці за цинкового стресу | 109 |
| 4.3. Гормональний комплекс озимої пшениці за дії цинку та абсцизової кислоти | 116 |
| Підсумки і перспективи | 122 |
| Список літератури | 124 |

CONTENT

| | |
|--|-----|
| Introduction | 7 |
| Section 1. Phytohormonal regulation of plant growth and development | 10 |
| 1.1. Abscisic acid | 10 |
| 1.2. Auxins | 18 |
| 1.3. Gibberellins | 26 |
| 1.4. Cytokinins | 33 |
| 1.5. Salicylic acid | 42 |
| 1.6. Jasmonates | 51 |
| 1.7. Brassinosteroids | 59 |
| 1.8. Hormonal interaction | 64 |
| Section 2. The influence of heavy metals on plant growth and development | 78 |
| 2.1. Sources of heavy metal pollution | 80 |
| 2.2. Intake and distribution of heavy metals in plants | 83 |
| 2.3. Direct and indirect toxic effects of heavy metals in plants | 86 |
| Section 3. Plant defense systems: hormonal response to heavy metal stress (HMS) | 88 |
| 3.1. Regulatory and developmental roles of phytohormones under HMS | 89 |
| 3.2. The role of phytohormones in mitigating oxidative stresses | 93 |
| 3.3. Phytohormonal regulation of HM accumulation | 95 |
| Section 4. Effects of priming and foliar treatment with exogenous hormones under heavy metal stress | 99 |
| 4.1. Exogenous phytohormones as modulators of plant resistance to heavy metals | 99 |
| 4.2. Effect of exogenous abscisic acid on winter wheat grain germination and seedling growth under zinc stress | 109 |
| 4.3. Hormonal complex of winter wheat under effect of zinc and abscisic acid | 116 |
| Conclusion and perspectives | 122 |
| References | 124 |

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

Абсцизова кислота – АБК
Активні форми кисню – АФК
Аскорбатпероксидаза – АПО
Брасиностероїди – БС
Важкі метали – ВМ
Гібереліни – ГБ
Глутатіонредуктаза – ГР
Жасмонова кислота – ЖК
Індоліл-3-масляна кислота – ІМК
Індоліл-3-оцтова кислота – ІОК
Кадмій – Cd
Ліпоксигеназа – ЛОГ
Метилжасмонат – МеЖК
Мідь – Cu
Нафтилоцтова кислота – НОК
Нікель – Ni
Саліцилова кислота – СК
Свинець – Pb
Супероксиддисмутаза – СОД
Цинк – Zn
Цитокініни – ЦК

Вступ

Однією з найважливіших екологічних проблем сучасного індустріального світу є забруднення біосфери важкими металами (ВМ). Metали, концентрація яких перевищує 5 г/см^3 , умовно називають важкими, вони входять до складу різних хімічних сполук і є невід'ємними природними складовими земної кори. ВМ як одні з головних забруднювачів навколишнього середовища потрапляють у ґрунт, водойми та атмосферу в результаті природних процесів (вивітрювання гірських порід, вулканічна активність), а також внаслідок діяльності людини (видобуток корисних копалин, металургія та хімічна промисловість, транспорт, застосування мінеральних добрив). Швидкий розвиток промислового виробництва й транспорту спричинює різке зростання вмісту ВМ на урбанізованих територіях, поблизу видобувних кар'єрів та виробничих потужностей електростанцій, магістралей наземного транспорту, летовищ (Жовинский, Кураева, 2002). ВМ належать до агресивних чинників забруднення біосфери, набувають серйозну екологічну загрозу через свою токсичність. Важкі метали викликають мутагенні, генотоксичні й цитотоксичні ефекти у тварин, людей і рослин, забруднюють воду, атмосферу і ґрунт (Askova, 2018; Emamverdian et al., 2015). Високі концентрації ВМ негативно впливають на морфологічну будову (Zhang et al., 2011), накопичення біомаси (Ghavri, Singh, 2012), фотосинтез (Mathur et al., 2016), транспорт органічних речовин і мінеральне живлення (Vernay et al., 2007; Zhao et al., 2012), функціонування сигнальних систем і стресостійкість (Титов и др., 2011, 2014; Ordenakker et al., 2012), водний обмін рослин (Mukhopadhyay, Mondal, 2015). Вони впливають на шляхи МАРК (мітоген-активованої протеїнкінази) сигналіngu та інші сигнальні процеси, змінюють розподіл Ca^{2+} та активність Ca^{2+} -зв'язуючих протеїнів, індукують продукування активних форм кисню (АФК) (Kosakivska et al., 2021; Lander, 1997; Ordenakker et al., 2012; Титов и др., 2014). Навіть у незначних концентраціях ВМ здатні впливати на ріст і розвиток рослин, гальмувати процеси диференціації, подовження та поділу клітин (D'Emilio et al., 2012; Doncheva et al., 2005; Feigl et al., 2013; Huang et al., 2012; Kelepertzis, 2014; Potters et al., 2007). Тривалість перебування іонів важких металів у ґрунті значно більша, ніж в інших частинах біосфери. Ґрунт є основним джерелом надходження мікроелементів у харчові ланцюги (Біланіч, 2008). Із ґрунту ВМ абсорбуються кореневими системами рослин, гальмують процеси росту і розвитку, призводять до значних втрат врожаю (Світовий та ін., 2014).

Корені регулюють поглинання металу, змінюючи надходження іонів за участі білків-транспортів металу в плазмалемі, посилюючи зв'язуючий ефект клітинної стінки, або обмежуючи та уникаючи поглинання металу. У цитоплазмі пептидні хелатори зв'язуються з металами і транспортують їх до органел. Під час транспірації метали виводяться через ксилему. У клітинах листків метали транспортуються шляхом регульованої мережі мембранних транспортів і хелаторів (Рисунок).



Рисунок. Поглинання важких металів з ґрунтового розчину та їхня мобілізація рослинами.

У відповідь на дію ВМ у рослинному організмі формуються реакції-відповіді, дослідження яких має вирішальне значення для пошуку шляхів підвищення стресостійкості, збільшення продуктивності рослин, очищення забруднених ґрунтів і водойм. Враховуючи значний вплив ВМ на метаболізм, не дивно, що рослини створили низку різних механізмів, щоб адаптуватися до присутності ВМ і зробити їх менш шкідливими.

В останні роки активно вивчається роль фітогормонів в індукції та інтеграції захисних реакцій рослин на дію ВМ (Bücker-Neto et al., 2017; Rajewska et al., 2016; Sah et al., 2016). Виконуючи функції сигнальних молекул, вони виступають головним засобом, за допомогою якого рослини реагують на абіотичні та біотичні стреси (Белявская и др., 2018; Косаківська та ін., 2019в;

Chan, 2012; Colebrook et al., 2014; Nishiyama et al., 2011; Xu et al., 2016). Встановлено, що екзогенні фітогормони здатні підвищувати інтенсивність захисних реакцій на дію ВМ (Agami, Mohamed, 2013; Al-Nakimi, 2007; El-Monem et al., 2009; Kosakivska et al., 2019; Masood et al., 2016; Zhu et al., 2012, 2013). Зокрема, були зафіксовані фітопротекторні ефекти абсцизової (АБК) (Pantin et al., 2013; Vasyuk et al., 2019) і саліцилової (СК) кислот (Metwally et al., 2003). Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) разом із селеном пом'якшувала дію арсенідів (Pandey, Gupta, 2015), брасиностероїди (БС) індукували синтез металозв'язуючих пептидів фітохелатинів (Bajguz, 2002), гібереліни (ГК) і цитокініни (ЦК) також були причетні до формування стресостійкості (Al-Nakimi, 2007; El-Monem et al., 2009; Gangwar et al., 2010; Masood et al., 2016; Zhu et al., 2012).

Дослідження останніх років розширили наше уявлення про те, як фітогормони можуть регулювати та інтегрувати відповіді на різні екологічні сигнали, щоб підтримувати життєві процеси рослин на оптимальному рівні.

Метою цієї монографії були аналіз і узагальнення новітніх літературних відомостей та результатів власних досліджень про особливості функціонування основних класів фітогормонів, їхню взаємодію за дії токсичних концентрацій ВМ; обговорення ролі фітогормонів у захисних механізмах, зменшенні їхньої токсичності, формування стійкості рослин до її дії.

РОЗДІЛ 1. ФІТОГОРМОНАЛЬНА РЕГУЛЯЦІЯ ПРОЦЕСІВ РОСТУ ТА РОЗВИТКУ РОСЛИН

1.1. Абсцизова кислота

Абсцизова кислота (АБК) задіяна в регуляції цілої низки метаболічних і фізіологічних процесів, серед яких дозрівання та проростання насіння, перехід у стан спокою, формування кореневої системи, набуття стресостійкості (Войтенко, Косаківська, 2016). За хімічною структурою АБК є сесквітерпеном (C₁₅). Виділяють *цис*- і *транс*-ізомери АБК, які відрізняються просторовим положенням карбоксильної групи біля другого атома вуглецю (рис. 1.1). Домінуючим у вищих рослин є активний *цис*-ізомер АБК, тоді як *транс*-ізомер представляє неактивну форму гормону (Piotrowska, Bajguz, 2011).

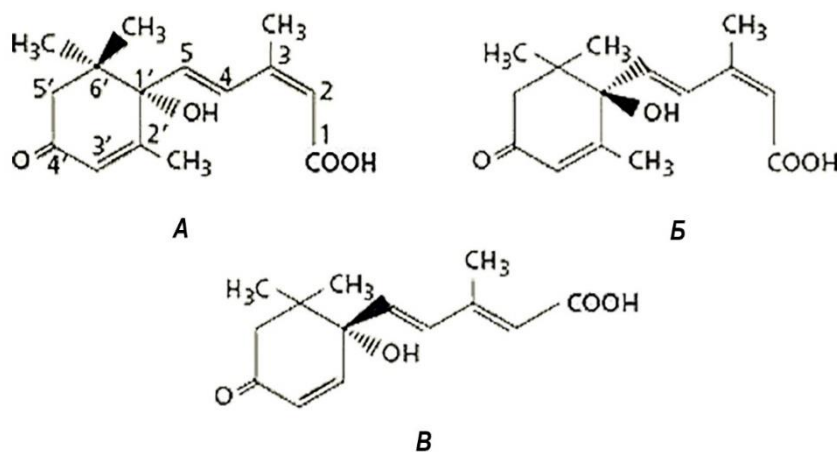


Рис. 1.1. Структурні формули ізомерів абсцизової кислоти: *A* – активна форма (*S*)-*цис*-АБК, *Б* – неактивна форма (*R*)-*цис*-АБК, *В* – фізіологічно неактивна форма (*S*)-2-*транс*-АБК, яка здатна перетворюватися в активну *цис*-форму і навпаки (адаптовано за Taiz, Zeiger, 2003).

Під час дозрівання насіння обидва ізомери АБК проявляють фізіологічну активність (Taiz, Zeiger, 2003). Вміст і співвідношення ізомерів АБК визначають інтенсивність процесів біосинтезу, кон'югації та деградації, компартименталізації й транспортування (Crozier et al., 2000; Ross et al., 2004).

Основний кон'югат АБК – глюкозилевий ефір АБК (β -D-глюкопіранозид АБК) – утворюється в результаті взаємодії складного ефіру абсцизової кислоти з D-глюкозою (рис. 1.2). Ця малоактивна сполука акумулюється у вакуолях і належить до транспортних форм гормону (Xu et al., 2014).

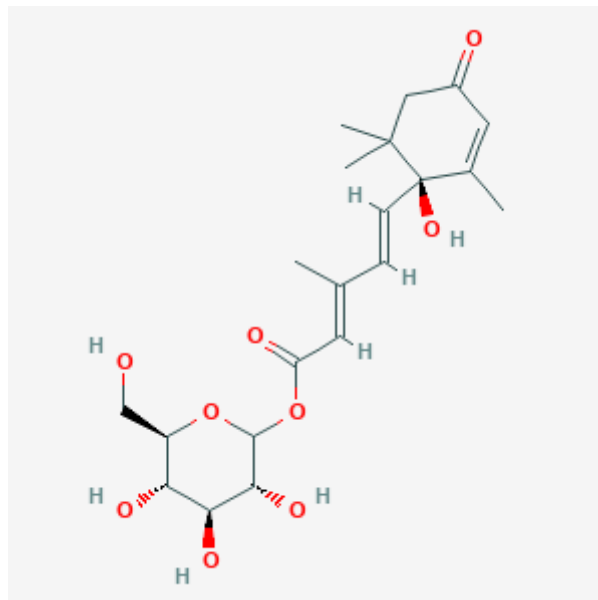


Рис. 1.2. Структурна формула глюкозилового ефіру абсцизової кислоти (адаптовано за Piotrowska, Vajguz, 2011).

Ключову роль у глюкозилюванні АБК відіграє ензим АБК-глюкозилтрансфераза (АВА-GTase); а 2-*транс*-(+)-АБК є найефективнішим субстратом для перетворення вільних форм у кон'юговані (Xu et al., 2002). Вивільнення гормону з глюкозилового ефіру відбувається шляхом гідролізу в присутності ензиму β -глюкозидази, гени якої локалізовані в ендоплазматичному ретикулумі (*AtBG1*) та вакуолях (*AtBG2*) (Lee et al., 2006; Xu et al., 2012). Встановлено, що в період старіння рослин глюкозиловий ефір АБК накопичується в клітинній стінці та вакуолях і транспортується АБК-транспортерами із цитозолу клітин кореня до паренхімних клітин ксилеми й вивільняється в судини (Lopez-Carbonell et al., 2009). Завдяки гідрофільним властивостям глюкозиловий ефір АБК рухається акропетально ксилемою стебла. В апопласті листка відбувається розщеплення цієї з'язаної форми АБК з утворенням вільних форм, які транспортуються до мезофілу (Osakabe et al., 2014; Sauter et al., 2002). Катаболізм АБК відбувається шляхом естерифікації гормону до глюкозилового ефіру та шляхом гідроксилювання з утворенням фазеєвої (ФК), дигідрофазеєвої (ДФК) та епідигідрофазеєвої (епі-ДФК) кислот (Xu et al., 2002). ФК присутня в рослинних тканинах у незначній кількості, тоді як ДФК та її кон'югати накопичуються за стресів і під час проростання насіння (Harris, Dugger, 1986; Mimura et al., 2010; Xiong, Zhu, 2003). У плодах *Citrus sinensis*, *Lycopersicon esculentum*, *Arabidopsis thaliana*, *Cicer arietinum*, посухостійкого *Hordeum vulgare* і *Brassica napus* ідентифіковано метаболіт АБК – неофазеєву кислоту (неоФК), котра синтезується альтернативним метаболічним шляхом

гідроксилювання АБК через 9'-ОН-АБК (Nambara, Marion-Poll, 2005; Xiong, Zhu, 2003; Zhou et al., 2004). Показано, що для молодого насіння характерний високий вміст АБК і нео-ФК, тоді як для зрілого, навпаки, низький. У невеликих кількостях у проростках *Pisum sativum* і *Lycopersicon esculentum* знайдені інші метаболіти АБК: 7'-ОН-АБК, *цис*- і *транс*-1',4'-діол-АБК, які є першими проміжними сполуками на шляху перетворення АБК наДФК, оминаючи стадію утворення ФК (López-Carbonell et al., 2009; Nambara, Marion-Poll, 2005).

Біосинтез, транспорт та сигналінг

АБК синтезується прямим і непрямим шляхами. У про- й еукаріот та деяких фітопатогенних грибів гормон утворюється з активного ізопрену ізопентенілпірофосфату, попередником якого є три молекули мевалонової кислоти (Endo et al., 2014; Newman, Chappell, 1999). Низький вихід АБК (0,5–0,6%), який спостерігається під час прямого синтезу, обумовлений кількома обставинами, а саме: конкуренцією з іншими терпеноїдами за спільного попередника, низькою проникністю мевалонової кислоти та незначною швидкістю біосинтезу самого гормону (Hirai et al., 2000; Izquierdo-Bueno et al., 2018; Takino et al., 2018). На АБК-дефіцитних мутантах кукурудзи, томатів, тютюну, картоплі, ячменю та *Arabidopsis thaliana* показано, що біосинтез гормону непрямим шляхом реалізується в пластидах під час розщеплення С40 каротиноїдів, попередником яких є β -каротин (Finkelstein, 2013).

Біосинтез АБК (рис. 1.3) починається з ізопреноїдних дереватів пластидного метил-D-еритритол-4-фосфату в пластидах і продовжується в цитоплазмі (Finkelstein, 2013). Перший етап синтезу, який полягає в перетворенні зеаксантину на *транс*-віолаксантин, відбувається в пластидах та каталізується зеаксантин-епоксидазою. Наступний етап *цис*-ізомеризації *транс*-віолаксантину полягає в утворенні 9'-*цис*-віолаксантину або 9'-*цис*-неоксантину. Після цього 9'-*цис*-епоксикаротиноїди діоксигенази (NCED) розщеплюють *цис*-ізомери віолаксантину і неоксантину до ксантоксину, який експортується до цитоплазми (Seiler et al., 2011). Перетворення ксантоксину в абсцизовий альдегід каталізується коротколанцюговими дегідрогеназа/редуктазами (Gonzalez-Guzman et al., 2002). Окислення абсцизового альдегіду до АБК каталізується ферментами родини альдегідоксидаз (Seo et al., 2000).

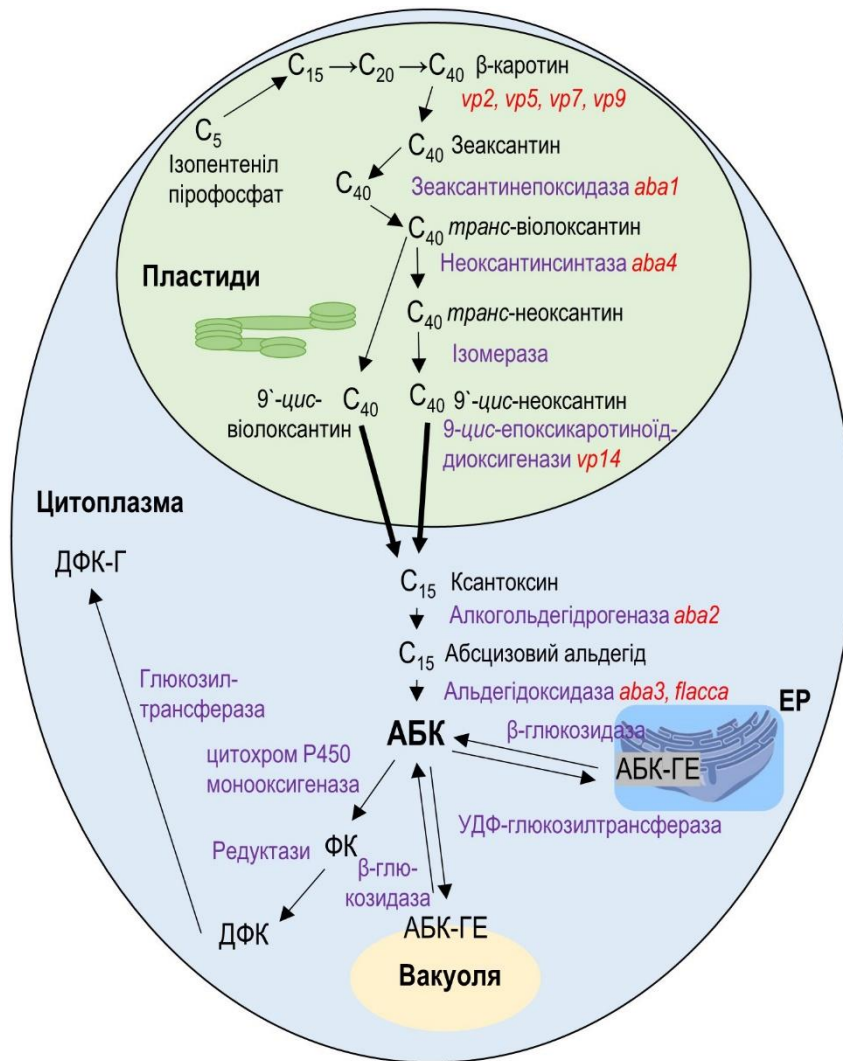


Рис. 1.3. Шлях біосинтезу АБК. Біосинтез АБК відбувається каротиноїдним шляхом і починається в пластидах з перетворення β -каротину (C_{40}) на ксантоксин (C_{15}). У цитоплазмі за участі алкогольдегідрогенази і альдегідоксидази ксантоксин перетворюється в АБК. Перетворення 9'-*цис*-неоксантину та 9'-*цис*-віолаксантину на ксантоксин за допомогою 9'-*цис*-епоксикаротиноїддиоксигенази обмежує швидкість біосинтезу АБК. Катаболізм АБК контролюється шляхами кон'югації та гідроксилування. АБК перетворюється на глюкозиловий ефір за допомогою УДФ-глюкозилтрансферази, тоді як ферменти β -глюкозидази (*AtBG1* і *AtBG2*) перетворюють глюкозиловий ефір АБК на активну форму гормону. АБК катаболізується до фазеєвої кислоти за допомогою цитохром-Р450 монооксигенази. Фазеєва кислота, в свою чергу, за допомогою редуктази перетворюється на дигідрофазеєву кислоту, яка з участю глюкозилтрансферази – на глюкозид дигідрофазеєвої ксилоти (ДФК-4-О- β -D-глюкозид). Курсивом червоного кольору на рис. 3 позначені мутації, які індукують дефекти біосинтезу АБК (адаптовано за Chen et al., 2020).

АБК синтезується в листках, корені, стеблі, плодах, однак головним сайтом утворення гормону є хлоропласти, судинна система та замикаючі клітини

продихів, а накопичується АБК здебільшого у вакуолях (Aslam et al., 2022; Boursiac et al., 2013; Sakata et al., 2014).

АБК транспортується в акропетальному та базипетальному напрямках судинами ксилеми та флоєми в усі органи рослини з участю білкових транспортерів (Sakata et al., 2014; Seo, 2014). Транспортери АБК локалізовані на плазматичній мембрані, мембранах тонопластів, пероксисом, хлоропластів і мітохондрій (Boursiac et al., 2013; Kretzschmar et al., 2011). АБК знаходиться в рослинах в іонній (АБК⁻) і протонованій (АБКН) формах. Остання пасивно дифундує через плазматичну мембрану (Kagurranarandian et al., 2017). Активний транспорт АБК забезпечується АТФ-зв'язаними касетними транспортерами родин ABC, нітратними транспортерами родини NRT1 і пептидними транспортерами родини PTR (рис. 1.4) (Hewage et al., 2020).

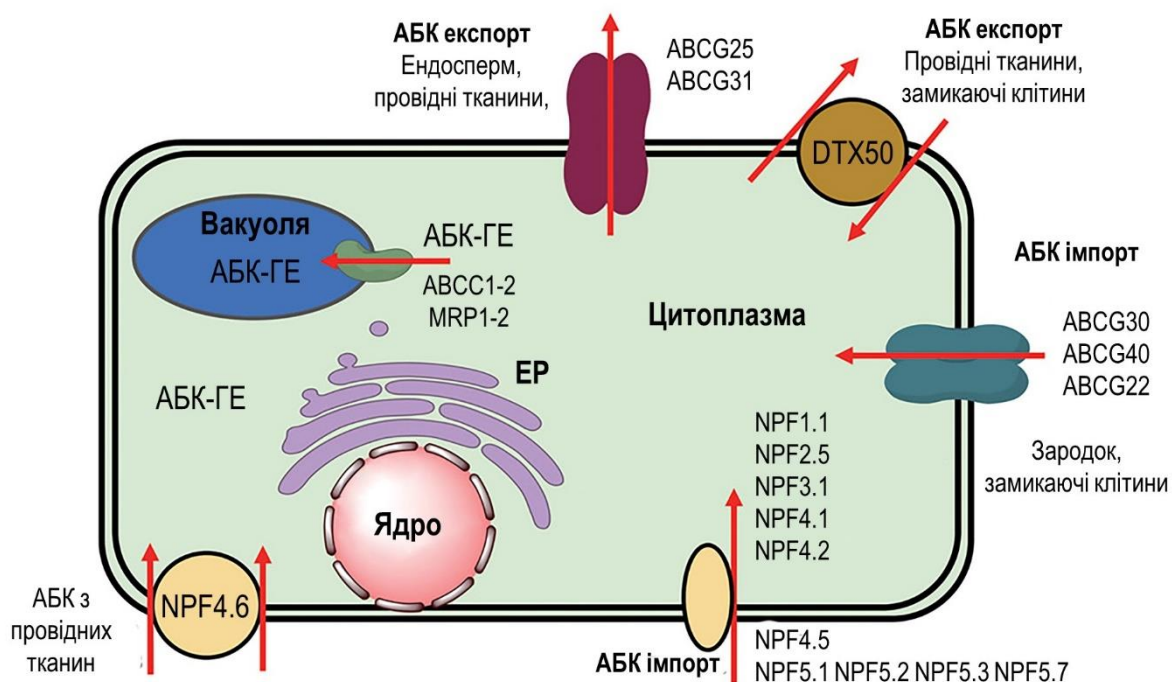


Рис. 1.4. Білки-транспортери абсцизової кислоти: ABCG22, 25, 30, 31, 40 – АТФ-залежні касетні транспортери АБК родини ABC підродина ABCG; ABCG1-2 – АТФ-залежні касетні транспортери АБК-ГЕ родини ABC підродина ABCG; NPF1.1, 2.5, 3.1, 4.1, 4.2, 4.5, 5.1, 5.2, 5.3, 5.7 – транспортери нітратів і пептидів родини NTF/NPF відомі як АВА-Importing Transporters (AIT1); MRP1-2 – АТФ-залежні касетні транспортери АБК-ГЕ родини ABC підродина ABCG/MRP (адаптовано за Hewage et al., 2020).

У функціонуванні сигнального шляху АБК (рис. 1.5) задіяні білки-рецептори гормону PYR/PYL/RCAR, корецептори PP2Cs (білкові фосфатази), кінази SnRK2 (протеїнкінази, пов'язані з SNF1) та ABI5/ABF (фактори

транскрипції). Рецептори PYR/PYL взаємодіють з PP2Cs, вивільняючи кінази SnRK2s від секвестрації з PP2Cs (Ali et al., 2020; Hewage et al., 2020). Активовані АБК протеїнкінази SNRK2 регулюють трансдукцію АБК сигналіngu шляхом фосфорилування факторів зв'язування елементів відповіді АБК (Kobayashi et al., 2005) та активують калієві іонні канали (Sato et al., 2009; Weiner et al., 2010).

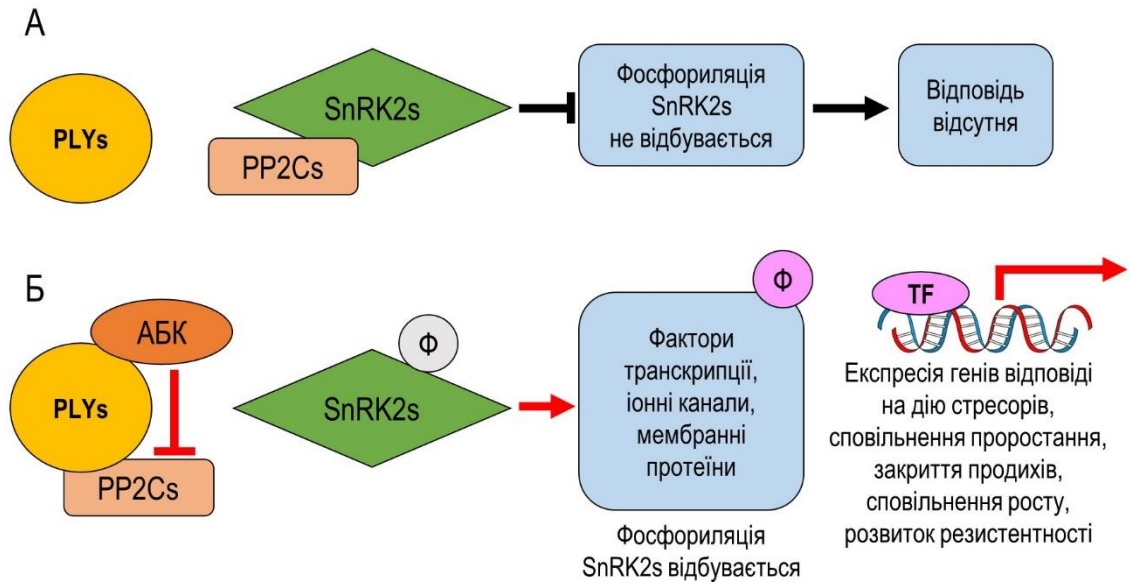


Рис. 1.5. Компоненти сигнального шляху абсцизової кислоти: А – за відсутності АБК кінази SnRK2 дефосфорилуються PP2Cs, передача сигналу не відбувається; Б – за присутності АБК PP2Cs інгібуються комплексами PLYs-АБК, кінази SnRK2 вивільняються і утворюється каскад факторів транскрипції, що змінює активність транспортерів НАДФН, відбувається фосфорилування факторів транскрипції з наступною транскрипцією генів, відповідальних за відповідь на АБК. У продихах іонні канали замикаючих клітин забезпечують контроль транспірації (адаптовано за Hewage et al., 2020).

Функціональна активність

АБК відіграє важливу роль упродовж життєвого циклу рослини: від стадії одноклітинної зиготи і до зрілої багатоклітинної рослини (рис. 1.6).

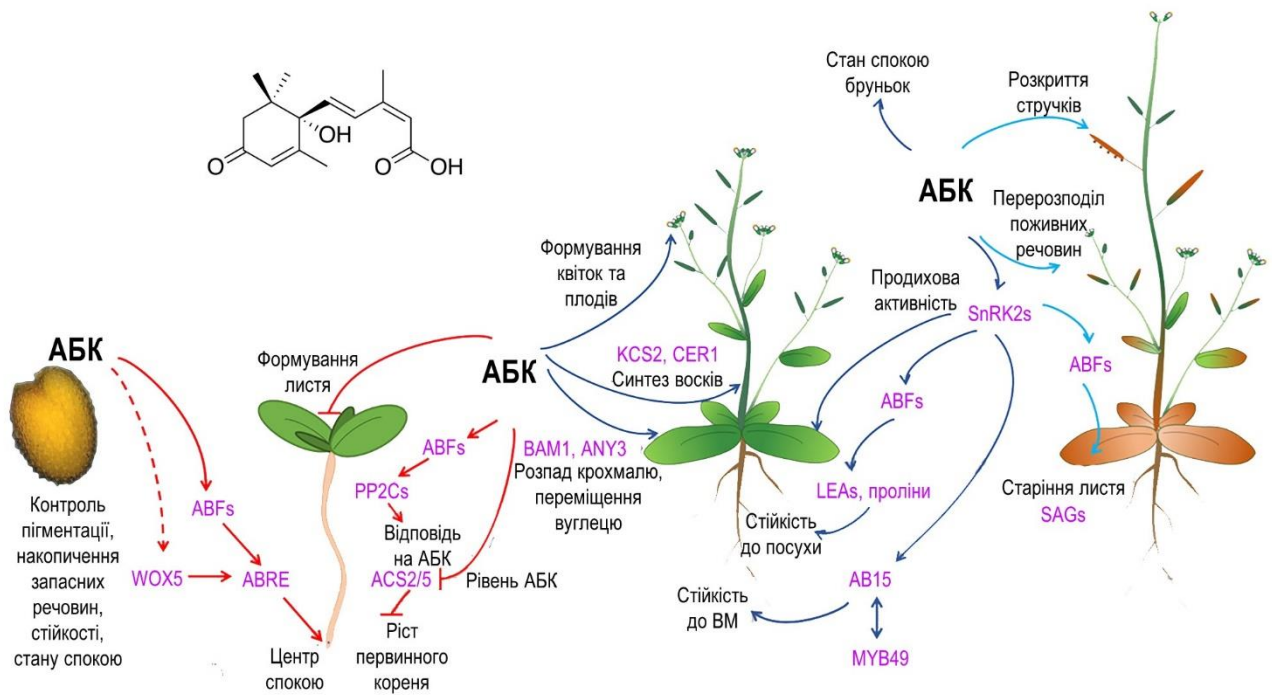


Рис. 1.6. Абсцизова кислота регулює перебіг різних фаз росту і розвитку рослин. АБК підтримує ріст стовбурових клітин і первинний ріст коренів, гальмує втрату вологи, індукує синтез воску та закриття продихів. АБК впливає на спокій бруньок, старіння листків, розпад крохмалю та транслокацію вуглецю. АБК захищає рослини від посухи, регулює накопичення LEA протеїнів і проліну (адаптовано за Chen et al., 2020).

Під час дозрівання насіння АБК запобігає передчасному проростанню, посилює накопичення запасних речовин, індукує стійкість до зневоднення, експресує гени LEA протеїнів (Hewage et al., 2020). Перший максимум у накопиченні гормону спостерігається на початку дозрівання насіння, коли завершується поділ клітин ембріону, а їхній розмір збільшується завдяки накопиченню поживних речовин. Другий максимум припадає на період пізньої фази дозрівання насіння, коли гормон індукує перехід у стан спокою, або проростання. В сприйнятті АБК-сигналу задіяний PYL5 рецептор АБК (Finkelstein, 2013). У фазах інтенсивного поділу клітин і диференціації тканин, формування зародка й ендосперму вміст АБК знижується, тоді як після припинення поділу клітин і під час акумуляції запасних речовин він зростає (Taiz, Zeiger, 2003). АБК регулює акумуляцію та транспорт вуглеводів, ліпідів і амінокислот, експресує синтез LEA протеїнів (Finkelstein et al., 2002), які накопичуються під час висихання насіння та у вегетативних тканинах за умов посухи і зневоднення (Bray, 2002; Hasegawa et al., 2000). Під час зневоднення пригнічується метаболізм, насіння переходить у стан спокою, вміст АБК

поступово зменшується (Chandrasekaran et al., 2014; Taiz, Zeiger, 2003). АБК виступає в ролі ключового регулятора спокою насіння, а джерелом ендogenous вмісту гормону є виключно ембріон (Frey et al., 2004; Karssen et al., 1983).

АБК гальмує розвиток пророслого насіння в разі негативного впливу навколишнього середовища (Barrero et al., 2005; Hwang et al., 2018; Wu et al., 2019). АБК причетна до забарвлення насінневої шкірки, розтріскування насінневих коробочок і появи корінців на ранніх стадіях дозрівання насіння (Finkelstein, Lynch, 2000; Frey et al., 2004). При взаємодії з цитокінінами та гіберелінами АБК індукує спокій бруньок за умов низької температури (Taiz, Zeiger, 2003).

АБК контролює ріст і будову кореневої системи. Взаємодіючи з іншими гормонами, пригнічує видовження і диференціацію корневих клітин, регулює перехід від проліферації до диференціювання та розвиток бічних коренів (Harris, 2015). Здатність АБК уповільнювати клітинний цикл, стримувати проліферацію клітин кореня має важливе значення для визначення розмірів бічних коренів (De Smet, 2006). В апікальній меристемі кореня АБК пригнічує поділ клітин, експресуючи інгібіторні протеїнази (Takatsuka, Umeda, 2014).

Інгібування росту первинного кореня обумовлено індукованим АБК накопиченням АФК, а також є результатом крос-току між АБК та ауксинами. АФК активують іонні Ca^{2+} -канали, що призводить до підвищення рівня кальцію в клітинах і гальмування росту коренів (Sun et al., 2018). За умов водного стресу АБК сприяє розвитку гідрофобних суберинових бар'єрів у коренях, які контролюють рівні води та поживних речовин (Yoshida et al., 2019).

АБК регулює процеси старіння листків, задіяна у деградації хлорофілу та синтезі крохмалю (Gao et al., 2016), спрямовує енергетичний потік від вихідних тканин (старіючих листків) до тканин-поглиначів (спляче насіння й квіткова меристема) (Zhao et al., 2016, 2017). АБК залучена до формування кутикулярного воску, який блокує втрату води листками та стеблами, завдяки чому підвищується посухостійкість Thalmann (Abdullah et al., 2021; Gui et al., 2016; Zhao et al., 2017). За дії осмотичного стресу АБК прискорює деградацію крохмалю, сприяє експорту цукрів з тканин листків до поглинаючих тканин кореня (Thalmann et al., 2016).

Реакції на стрес, опосередковані АБК, обумовлюють виживання рослин. Серед них найбільш дослідженими є закриття продихів. Завдяки зменшенню апертури продихів гальмується транспірація, зменшуються втрати води, запобігається проникнення патогенів (Munemasa et al., 2015). За умов посухи АБК індукує антиоксидантний захист, посилює активність

супероксиддисмутази, пероксидази, каталази, аскорбатпероксидази і глутатіонредуктази, впливає на експресію генів біосинтезу аквапоринів (Zhou et al., 2019). АБК задіяна в регуляції процесів формування та дозріванні плодів, обпадання квіткових органів (Liao et al., 2018; Zhao et al., 2018). У старіючих листках *A. thaliana* спостерігалась експресія генів, які кодують синтез ферментів біосинтезу АБК (Buchanan-Wollaston et al., 2005).

1.2. Ауксини

Ауксини – слабкі органічні кислоти з ароматичним скелетом та залишком карбонової кислоти. Вони регулюють ріст і розвиток рослин, спрямовують метаболічні та фізіологічні процеси, формують реакції на зовнішні впливи. У меристемах ауксини регулюють поділ, подовження та диференціацію клітин, впливають на органогенез та архітектуру пагонів і коренів. Роль ауксинових градієнтів у регуляції росту та розвитку рослин обумовлюється комбінацією транспортних потоків гормону, ауксиновим сигналінгом та взаємодією з іншими фітогормонами. Більшість природних ауксинів – індоліл-3-оцтова (ІОК), індоліл-3-масляна (ІМК), 4-хлоріндол-3-оцтова (4-СІ-ІОК) та індоліл-3-пропіонова (ІПрК) кислоти містять індольне кільце, натомість у фенілоцтової кислоти (ФОК), ауксину *a* (ауксентриолова кислота), ауксину *b* (ауксенолонова кислота) та фенілмасляної кислоти (ФМК) індольного кільця немає (Korasick et al., 2013) (рис. 1.7).

Вміст активних ауксинів у тканинах не перевищує 25% загального вмісту цих гормонів. Кон'юганти з глюкозою, аспарагіновою кислотою, олігосахаридами, нуклеїновими кислотами, пептидами, гліканами та білками утворюють своєрідне депо, яке використовується для підтримки гомеостазу активного ауксину і слугує транспортною формою (Korasick et al., 2013). Найпоширенішими кон'югатами ІОК є 1-О-індол-3-ацетил- β -D-глюкоза, аланіл-ІОК, лейцил-ІОК, фенілаланіл-ІОК і *міо*-інозитол (Bartel, 1997; Kowalczyk et al., 2003; Ludwig-Müller, 2011) та довголанцюгові ауксини – індолілмасляна та індолілпіровиноградна кислоти (Bajguz, Piotrowska, 2009; Tognetti et al., 2010). Утворення глікозидів каталізується UDP-глікозилтрансферазами (Jackson et al., 2001), а формування амідних кон'югатів – специфічними синтазами амінокислотних кон'югатів ІОК із родини GH3 (GRETCHEN HAGEN 3) (Staswick et al., 2005; Jain et al., M., 2006; Jiang et al., 2020).

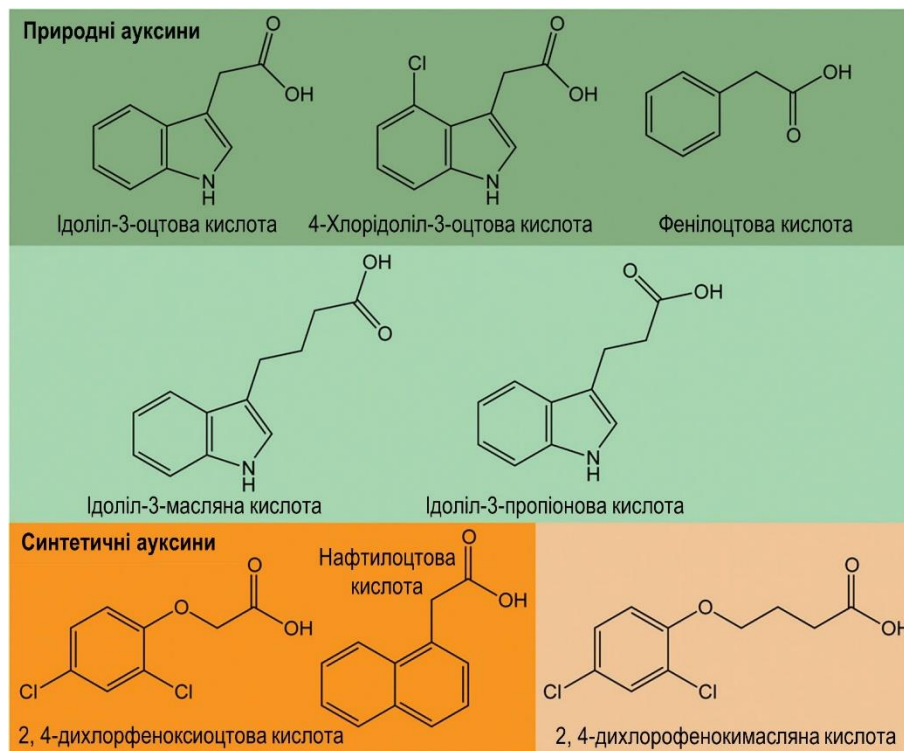


Рис. 1.7. Структурні формули природних і синтетичних ауксинів. Ауксини, які можна виявити в рослинних тканинах, представлені фізіологічно активними речовинами – індоліл-3-оцтовою (ІОК), 4-хлорідоліл-3-оцтовою та фенілоцтовою кислотами, а також неактивними попередниками ІОК – індоліл-3-масяною й індоліл-3-пропіоною кислотами. До синтетичних ауксинів відносять фізіологічно активні – 2,4-дихлорфеноксиоцтову і нафтилоцтову кислоти, а також неактивний попередник – 2,4-дихлорфеноксимасяну кислоту (адаптовано за Enders, Strader, 2015).

Біосинтез і сигналінг

Синтез ауксину відбувається триптофан-незалежним та триптофан-залежним шляхами (Casanova-Sáez, Voß, 2019; Zhao, 2018). Найпоширенішим ауксином є індоліл-3-оцтова кислота, яку знайдено у бактерій, грибів, спорових і насінневих рослин, комах і людей (Ross, Reid, 2013). ІОК синтезується з амінокислоти триптофану в два етапи. Перший полягає у видаленні аміногрупи та утворенні індоліл-3-пірувату (ІПрК), другий – у декарбоксілюванні ІПрК та утворенні ІОК (рис. 1.8).

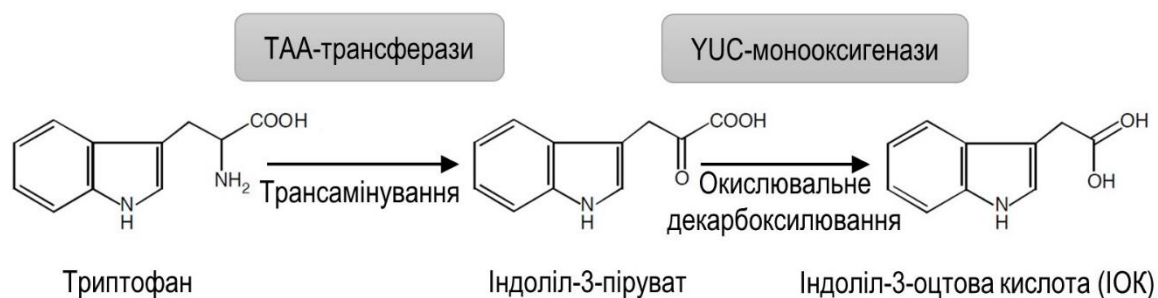


Рис. 1.8. Триптофан-залежний шлях біосинтезу індоліл-3-оцтової кислоти у рослин. Ауксин синтезується з триптофану, проходячи через два хімічні перетворення. Першим є відщеплення аміногрупи за допомогою амінотрансфераз родини ТАА. Продуктом цієї реакції є індоліл-3-піруват. Другим перетворенням є окислювальне декарбоксилювання індоліл-3-пірувата, яке каталізують флавіновмісні монооксигенази родини YUC. Продуктами реакції є індоліл-3-оцтова кислота, вуглекислий газ та вода (адаптовано за Zhao, 2014).

Цей консервативний двоступеневий шлях біосинтезу ауксину присутній у всіх представників рослинного царства (Zhao, 2014). Ферменти, рецептори та білки-транспортери, задіяні у біосинтезі гормону, локалізовані в хлоропластах, цитоплазмі, мембранах ендоплазматичного ретикулуму й мітохондріях, тоді як власне ІОК та її метаболіти транспортуються і зберігаються в апопласті й вакуолях (Ljung, 2013.; Mateo-Bonmati et al., 2019). Сайт синтезу ауксину знаходиться в апікальній меристемі пагонів та коренів, а також у молодих частинах пагона та листка (Olatunji et al., 2017; Wanga et al., 2015). Інгібування синтезу ауксину в коренях не компенсується за рахунок синтезу в наземній частині рослини, і навпаки (Chen et al., 2014; Cheng et al., 2006).

Більшість кон'югатів ІОК утворюється шляхом прямого приєднання молекули ауксину до різних речовин (Ljung, 2013; Rampey et al., 2004). У вищих рослин знайдено три основні форми ауксинових кон'югатів: складні ефіри простих і довголанцюгових вуглеводів, аміднозв'язані амінокислотні (ІОК-aa) та аміднозв'язані пептидні й білкові кон'югати (Korasick et al., 2013; Ludwig-Müller, 2011). Кон'югація ІОК з аспартатом (Asp), цистеїном (Cys), гістидином (His), ізолеїцином (Ile), лізином (Lys), проліном (Pro), триптофаном (Trp) і валіном (Val), різними спиртами і цукрами є одним із способів інактивації гормону. Натомість кон'югати з аланіном (Ala), лейцином (Leu), фенілаланіном (Phe), аспарагіном (Asn), глутаміном (Gln), глутаміновою кислотою (Glu), гліцином (Gly), метіоніном (Met), серином (Ser), треоніном (Thr) і тирозином (Tyr), міо-інозітолом та пептидами утворюють форми тимчасового збереження, які можуть

генерувати вільну ІОК шляхом гідролізу (Casanova-Sáez, Voß, 2019; Olatunji et al., 2017).

Ефірні кон'югати з цукрами є джерелом ІОК під час проростання насіння (Jakubowska, Kowalczyk, 2004; Ljung et al., 2001). Синтез кон'югатів відбувається переважно в цитоплазмі, після чого вони розподіляються всередині клітин і між органами рослини. Окремі кон'югати представляють проміжну форму деградації ауксину. ІОК може незворотно інактивуватися через окислення та кон'югацію з аспартатом і глутаматом. Такі кон'югати ауксину руйнуються після утворення ІОК (Ludwig-Müller, 2011). У рослинних тканинах у слідових кількостях присутній метиловий ефір ІОК (MeІОК), який утворюється в результаті метилювання ІОК специфічною карбоксилметилтрансферазою АМТ1. Екзогенні ІОК і MeІОК інгібували видовження первинного корення та гіпокотила у рослин арабідопсису. Більш виразними виявились ефекти кон'югату ІОК. Експресія гену *IAMT1* призводила до появи фенотипів з різною курчавістю листків та фертильністю (Qin et al., 2005). До активних ауксинів належать також 4-хлоріндол-3-оцтова (4-Cl-ІОК), індоліл-3-масляна (ІМК) і фенілоцтова кислоти (ФОК) (Gomes, Scortecchi, 2021; Hammad et al., 2003; Sauer et al., 2013; Simon, Petrášek, 2011; Tivendale et al., 2012).

Індоліл-3-масляна кислота має подібну до ІОК молекулярну будову за виключенням двох метиленових груп у бічному ланцюгу (рис. 1.7) (Damodaran, Strader, 2019; Dong et al., 2018). ІМК після *b*-окислення вуглецевого бічного ланцюга трансформується в ІОК (Damodaran, Strader, 2019). За вмістом ІМК поступається ІОК, проте є ефективнішою за ІОК (Fattorini et al., 2017; Aihebaier et al., 2019). ІМК ідентифікована у рослинах кукурудзи (*Zea mays*), гороху (*Pisum sativum*) та *Arabidopsis thaliana*, а її ефект коренеутворення встановлений на рослинах перця *Capsicum annum* (Ellendula et al., 2016), *Arabidopsis thaliana* (Fattorini et al., 2017), хурми *Diospyros kaki* (Mehra et al., 2019), оливи *Olea europaea* (Velada et al., 2020) та кави *Coffea arabica* (Vallejos-Torres et al., 2020). Однак участь ІМК у трансдукції ауксинового сигналу до кінця не з'ясована (Ludwig-Müller, 2000; Xuan et al., 2015).

Фенілоцтова кислота (ФОК) (рис. 1.7) синтезується з фенілаланіну фенілпіруватним шляхом (Cao et al., 2019; Cook, Ross, 2016). Фізіологічна активність ФОК нижча за активність ІОК, проте її вміст у рослинних тканинах набагато вищий за вміст ІОК (Sugawara et al., 2015). ФОК, знайдена у грибів, бактерій, водоростей та наземних рослин, проявляє значну антимікробну активність (Cook, 2019). ФОК ініціює ріст коренів (Weijers et al., 2005), її вміст збільшується у відповідь на інфікування агробактеріями та грибами (Jentschel et

al., 2007; Mashiguchi et al., 2018), при механічному ушкодженні (поїданні рослини) (Irmisch et al., 2015) та процесі калюсоутворення (Milborrow et al., 1975).

Передача ауксинових сигналів опосередковується значною мірою комплексом убіквітин-лігази SCFTIR1 E3, який прискорює деградацію репресора Aux/IAA у відповідь на ІОК, тим самим регулюючи експресію генів (рис. 1.9). Два класи індукованих ауксином генів кодують продукти з негативною дією (репресори транскрипції Aux/IAA і родина GH3 ферментів, які кон'югуються з ІОК), що вказує на вирішальне значення своєчасного припинення ауксинового сигналіngu (Woodward, Bartel, 2005).

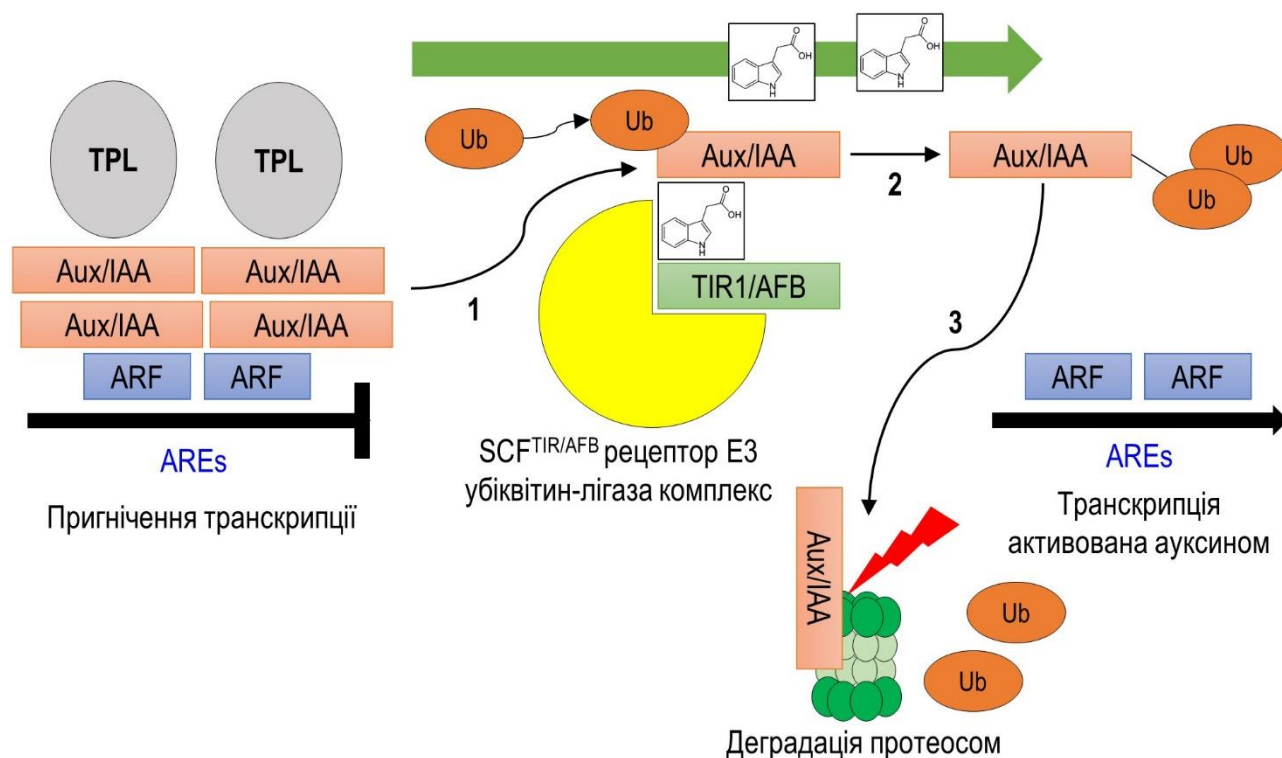


Рис. 1.9. Типовий TIR1-залежний сигнальний шлях ауксину. У TIR1-залежному шляху ауксин контролює транскрипцію ауксин-індукованих генів. Промотори цих генів містять елементи ауксинової реакції (ARE) і зв'язані димерами фактори ауксинової відповіді (ARF). Експресія блокується Aux/IAA транскрипційними репресорами через їхню взаємодію з корепресорами ARF і TOPLESS (TPL). 1 – ауксин зв'язує Aux/IAA і F-box білки родини TIR1/AFB; 2 – убіквітин-лігаза SCFTIR1/AFB рецептор E3 комплекс переносить активований убіквітин (Ub) до AUX/IAA; 3 – множинне приєднання до Aux/IAA убіквітину призводить до деградації цих комплексів у протеосомі, зменшення популяції Aux/IAA активує транскрипцію ARF (адаптовано за Kubeš, Napier, 2019).

Проте існують докази, що крім канонічного TIR1-залежного шляху ауксинового сигналіngu є два неканонічних шляхи. Один включає цитозольний

TIR1, який активує циклічний нуклеотидний іонний канал CNGC14, що призводить до надходження Ca^{2+} і деполяризації плазматичної мембрани. Другий включає трансмембранні кінази (ТМК). Події, що відбуваються на шляху зв'язування ауксину, поки залишаються недослідженими (Kubeš, Napier, 2019).

Транспорт і локація

Ефекти ауксинів визначаються концентрацією активних форм гормону в тканинах рослин. Ауксиновий гомеостаз залежить від інтенсивності біосинтезу і деградації гормону та напрямку і швидкості транспортних потоків (Korasick et al., 2013). Транспорт ауксину відбувається активним і пасивним шляхами. Пасивний транспорт не має власної регуляції і залежить від швидкості флоемного потоку. Натомість активний полярний транспорт енергозалежний і забезпечується білками транспортерами, які кодуються генами *AUX1*, *PIN* і *PGP* (Розов и др., 2013).

Відомі чотири родини білків-транспортерів ауксину: *AUX/LAX* (*AUXIN-RESISTANT1-LIKES*), *PIN* (*PIN-FORMED*), *ABCB/PGP* ((*ATP-binding cassette-B* (*ABCB*)/*P-glycoprotein* (*PGP*)) та *PILS* (*PIN-Likes*). Білки-транспортери родини *AUX/LAX* локалізовані на цитоплазматичній мембрані верхньої частини протофлоєми і забезпечують активне перенесення ІОК з апопласту в цитоплазму, а білки родини *PIN* розташовані на протилежному боці клітин і виводять ауксин з клітин назовні. Натомість білки-транспортери родин *ABCB/PGP* і *PILS* розташовані неполярно, білки родин *PILS* транспортують ІОК через внутрішньоклітинні мембрани, а білки родин *ABCB/PGP* виводять ауксин із цитозолю. Транспортери *AUX/LAX*, *ABCB* та *PIN* забезпечують транспортування ауксину на великі відстані, тоді як білки родин *PILS* та *PIN6* беруть участь у внутрішньоклітинному транспорті гормону (Emenecker, Strader, 2020; Mohanta et al., 2018; Simon et al., 2016). Зміни вектору росту органів обумовлені латеральним переміщенням ауксину з участю *PIN3* транспортеру, який локалізований на плазмалемі клітин ендодерми стебла і перициклу кореня та в клітинах кореневого чохла і везикулах (Adamowski, Friml, 2015; Friml, Palme, 2002; Zazímalová et al., 2010). Транспортування ІОК в органах відрізняється за величиною швидкості. У колеоптилях проростків злаків швидкість підтримується на рівні 8–15 мм/год, а в коренях – близько 1–2 мм/год. В органах, розташованих ближче до апікальної меристеми стебла, основного джерела ауксинів, концентрація та швидкість транспортування ауксинів завжди вища (Lomax et al., 1995). Транспорт ауксину необхідний для регуляції розвитку органів, розгалуження коренів, пагонів, фото- та гравітропізмів тощо (Ljung,

2013; Zazimalova et al., 2010). Встановлено гени білків-транспортів ауксину та проаналізовано їхню роль у регуляції морфо-фізіологічних процесів у рослин різних систематичних груп (Mohanta et al., 2018). Так, у рослин *Oryza sativa* ідентифіковані гени, які кодують синтез п'яти, а у рослин *Arabidopsis thaliana* – трьох білків-транспортів родини AUX/LAX (Chai, Subudhi, 2016). Білки-транспортів AUX/LAX беруть участь у регуляції розвитку бічних коренів (De Smet et al., 2007; Swarup et al., 2008). Білки-транспортів PIN1, PIN3, PIN4 та PIN7 забезпечують базипетальний потік ауксину до клітин кореня (Friml et al., 2002a, b; Blilou et al., 2005), а PIN1, локалізований на плазматичній мембрані, забезпечує транспорт ауксину на початкових етапах розвитку листків (Reinhardt et al., 2003). У рослин арабідопсису, рису та кукурудзи були визначені білки родини ABCB (Chai, Subudhi, 2016) та показано, що ABCB19 забезпечує платформу для локалізації PIN1-транспортів (Titariwatanakun, 2009), а білок-транспортів родини ABC AtABCG25, крім транспортування ауксину, задіяний у перенесенні абсцизової кислоти (Kuromori et al., 2010). Індоліл-3-масляна кислота (ІМК) зворотно перетворюється на ІОК і може бути як її попередником, так і кон'югатом і транспортуватись не залежно від ІОК. Перетворення ІМК на ІОК відбувається в пероксисомах (Korasick et al., 2013).

Функціональна активність

Ауксини активують поділ і видовження клітин, стимулюють формування та підтримують ріст бічних коренів, залучені до біосинтезу білків, контролюють розвиток судинних тканин, вегетативних і репродуктивних органів, прискорюють проростання насіння, дозрівання плодів, задіяні у тропізмах і апікальному домінуванні та формуванні стресостійкості (Gallavotti, 2013; Gallei et al., 2020; Kosakivska et al., 2021; Velasquez et al., 2016; Weijers, Wagner, 2016; Zazimalová et al., 2014).

У різних представників однодольних рослин, серед яких рис, кукурудза та сорго, ауксини задіяні в регуляції ембріогенезу, розвиткові кореневої системи, пагонів, листків і судин, формуванні й розвиткові волотті та колосків (Balzan et al., 2014; Wang et al., 2018). Ауксини беруть участь у регуляції розвитку репродуктивних структур, зародка, ендосперму та насінневої оболонки (Сао et al., 2020). На процеси формування апікально-базальної осі та листків під час ембріонального розвитку рослин арабідопсису впливає розподіл ауксину, який здійснюється з участю білків-транспортів родин PIN і ABCB. Підвищені рівні ауксину в зародкових коренях і сім'ядолях визначають формування бічних коренів, листків і квіток під час постембріонального розвитку (Petrášek, Friml,

2009). Характер локалізації ауксину в ембріонах впливає на початок диференціації тканин та ініціює розвиток органів (Verma et al., 202). Ауксини відіграють важливу роль у розвитку первинного та бічних коренів і кореневих волосків (Saini et al., 2013; Wang et al., 2018; Xie et al., 2021), впливають на архітектуру кореневої системи (Olatunji et al., 2017). Мутації гена *OsAUX1* призводили до різкого зменшення латеральної ініціації кореня рослин рису, тоді як за гіперекспресії *OsAUX1* збільшувалася кількість бічних коренів (Zhao et al., 2015). Мутації генів *OsIAA11*, *OsIAA13* і *OsIAA23* впливали на розвиток коронки та бічних коренів (Kitomi et al., 2012; Zhu et al., 2012), а надмірна експресія *YUCCA*-генів призводила до формування більшої кількості придаткових коренів (Yamamoto et al., 2007). Індукований ауксином ріст пагонів пригнічує ріст бруньок через відтік цукрів, необхідних для галуження пагонів і росту стебла (Kebrom, 2017). Ауксини відіграють важливу роль у забезпеченні життєздатності пилку та розвиткові пиляків у рослин різних таксонів (Cardarelli, Costantino, 2018; Salinas-Grenet et al., 2018).

Ауксини разом з етиленом задіяні у регуляції процесів партенокарпії, дозрівання та визначенні форми плодів (Ding et al., 2019; Trainotti et al., 2007). Зростання вмісту ендогенної ІОК спостерігали у колосках рису після запилення та під час подальшого розвитку плодів (Uchium, Okamoto, 2010). Розмір ембріонів рису регулювався *OsGE/CYP78B5* за рахунок підтримки необхідного рівня ІОК (Chen et al., 2015). У кукурудзи та арабідопсису ауксин регулював швидкість проліферації ендосперму та целюлярізації під час розвитку насіння (Batista et al., 2019; Bernardi et al., 2012; Figueiredo et al., 2015; Forestan et al., 2010). Синтезований в ендоспермі ауксин експортується до шкіряного покриву та регулює розвиток насінневої оболонки (Figueiredo et al., 2016). У насінні, що розвивається, ауксин стимулює проліферацію ендосперму, а в деяких видів видовження зародка (Figueiredo, Köhler, 2018). ІОК впливає на ріст і морфогенез гінецею, утворення гамет і ендосперму (Shirley et al., 2019), регулює розвиток квіток, диференціацію верхівкової меристеми, подовження тичинок, дозрівання пиляків і пилку (Salinas-Grenet et al., 2018). Зменшення кількості активного ауксину в пилку трансгенних ліній арабідопсису індукувало зміни в будові пилкової трубки, зменшення кількості пилкових зерен та їхньої життєздатності, порушення синхронізації у розкритті пиляків, зменшення кількості насіння у стручка (рис. 1.10).

У регуляції просторово-часового асиметричного розподілу ауксину ключову роль відіграють PIN-FORMED (PIN) протеїни. Гіперекспресія гена *ZmPIN1a* у рослин кукурудзи призводила до збільшення кількості бічних коренів

та зменшення їхньої довжини, утворення розвиненої кореневої системи з довгими коренями та більш щільними бічними, гальмувала ріст надземної частини, призводила також до зменшення довжини міжвузлів та висоти колоса. Завдяки таким змінам зросла врожайність в умовах високої щільності вирощування, а розвинена коренева система поліпшила стійкість рослин до посухи, вилягання та дефіциту фосфатного живлення (Li et al., 2018). Ауксини контролюють видовження клітин пагонів і коренів, активуючи H^+ -АТФази, які локалізовані на плазматичній мембрані (Du et al., 2020).

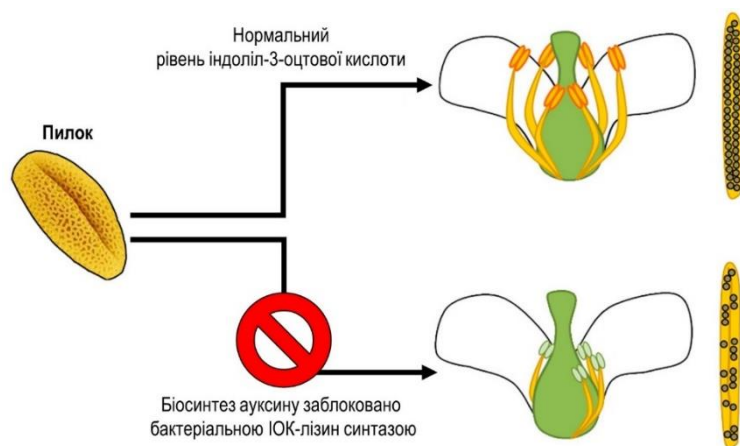


Рис. 1.10. За допомогою вбудовування гену бактеріальної ІАК-лізин синтази в геном *Arabidopsis thaliana* можлива модуляція рівня індоліл-3-оцтової кислоти в пилових зернах, що впливає на розвиток чоловічих репродуктивних структур, розкриття пиляків і кількість пилових зерен, а також на кількість зернівок у стручках (адаптовано за Salinas-Grenet et al., 2018)

Фізіологічні ефекти ауксину проявляються при взаємодії з іншими фітогормонами, які регулюють синтез, деградацію, транспорт, сигналінг і локацію один одного (Mazzoni-Putman et al., 2021). Проте розуміння такої взаємодії все ще фрагментарне і потребує подальшого вивчення.

1.3. Гібереліни

Гібереліни (ГБ) – дитерпенові тетрациклічні кислоти – утворюють найчисельніший клас фітогормонів, задіяних у життєвому циклі рослин різних систематичних груп і грибів (Ситник та ін., 2003). Серед більш як 130 форм гормону фізіологічна активність притаманна лише окремим гібереловим кислотам (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₅, ГК₆ та ГК₇), інші ж є їхніми попередниками та неактивними формами (Sponsel, Hedden, 2010). До головних біологічних функцій

ГБ належать регуляція процесів проростання насіння, координація поділу клітин і їхнього розтягу, детермінування статі, розвиток пилку і квіток, індукція цвітіння, формування насіння та плодів (Gantait et al., 2015; Gupta, Chakrabarty, 2013).

Біосинтез і сигналінг

Синтез гіберелінів відбувається в три етапи, які протікають у пластидах, ендомембранах та цитозолі (рис. 1.11). ГБ синтезуються з *транс*-геранілгераніл дифосфату за метил-еритритол-4-фосфатним шляхом завдяки послідовній дії двох пластидних терпенових циклаз з подальшим окисненням на ендоплазматичному ретикулумі цитохром P450 монооксигеназами та наступним розчиненням 2-оксоглутарат-залежними діоксигеназами GA20ox і GA3ox. Оскільки біосинтез активних ГБ є складним багатоступеневим процесом з утворенням різних проміжних продуктів (Gao et al., 2017; Hedden, 2020), точно визначити тканини чи орган, у яких гормон синтезований або локалізований, доволі складно. Гени, задіяні в біосинтезі ГБ, знаходяться у різних клітинах і тканинах, їхня активність залежить від стадії онтогенезу. Максимуми локального накопичення ГБ відповідають активному росту клітин кореня і гіпокотилу та формуванню квітки. Транспортування на великі відстані переважно обмежується неактивними попередниками ГБ (Binenbaum et al., 2018).

Завдяки генетичним дослідженням виявлені компоненти гіберелінового сигналінгу (Davière, Achard, 2016). Універсальними учасниками сигнальних шляхів, які координують процеси росту і розвитку рослин, виявились DELLA-протеїни (рис. 1.12), що утворюють одну з підродин GRAS-транскрипційних факторів (Xue et al., 2015). Для рослин *Arabidopsis thaliana* визначено п'ять DELLA-протеїнів (RGA, GAI, RGA-LIKE1 (RGL1), RGL2 та RGL3), які пригнічують активність ГБ (Dill, Sun, 2001). На N-кінці DELLA-протеїнів знаходиться консервативна для всіх вищих рослин послідовність амінокислот – DELLA-домен. Він відповідає за зв'язування з активованими рецепторами гіберелінів (GA INSENSITIVE DWARF1, GID1).

DELLA-протеїни є також негативними регуляторами генів, які експресують синтез ГБ (Colebrook et al., 2014; Hirsch, Oldroyd, 2014; Vera-Sirera et al., 2016).

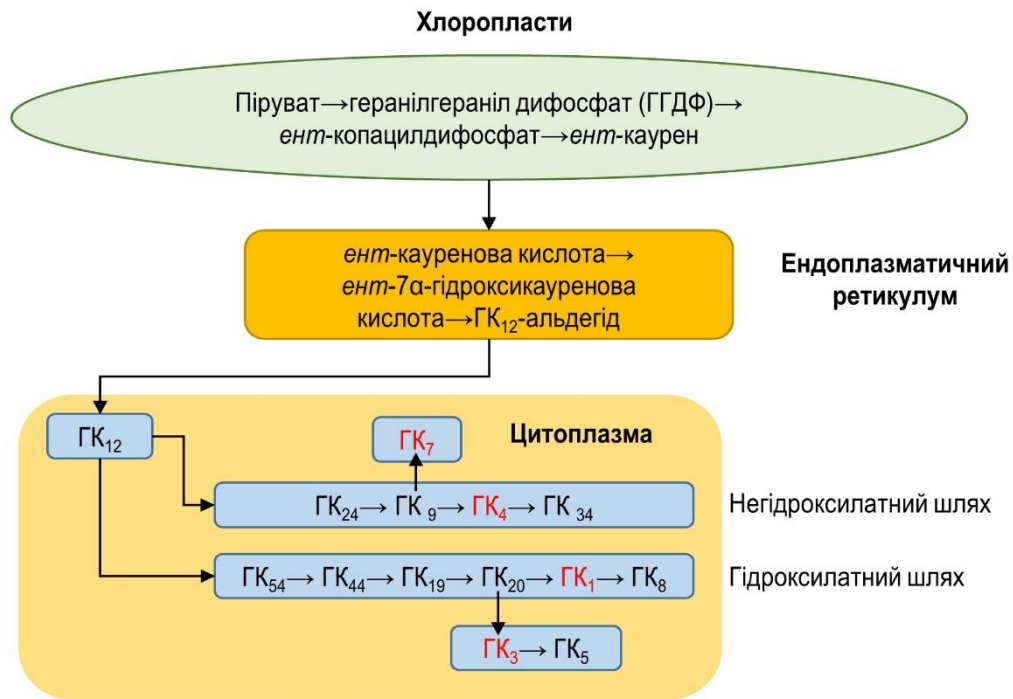


Рис. 1.11. Схема синтезу гіберелінів: у пластидах утворюється *ент*-каурен – універсальний попередник ГБ, тоді як в ендоплазматичному ретикулумі – ГК₁₂-альдегід. У цитозолі синтез розгалужується на два шляхи: негідроксильний і гідроксильний. Утворюються попередники та неактивні форми ГБ, які мають слабку фізіологічну активність, та активні (позначені червоним кольором) форми (Kosakivska, Vasyuk, 2021).

Встановлено, що підвищення вмісту ГБ та їхнє зв'язування з рецептором GID1 викликає деградацію DELLA-протеїнів, пригнічує їхню дію і вивільнює рецептор GID1, який взаємодіє з іншими молекулами DELLA-протеїнів (Hirano et al., 2012). DELLA-протеїни задіяні у підтримці гіберелінового гомеостазу. Так, у *della*-мутантів рівень експресії генів, відповідальних за синтез ГБ, виявився значно нижчим (Weston et al., 2008). Антагоніст DELLA-протеїнів SCARECROW-LIKE 3 протеїн (SCL3) активується в умовах затінення та затоплення, що призводить до накопичення ГБ і видовження стебла. Експресія *SCL3* індукується DELLA і репресується GAs. *SCL3* регулює власну транскрипцію, безпосередньо взаємодіючи з DELLA (Zhang et al., 2011).

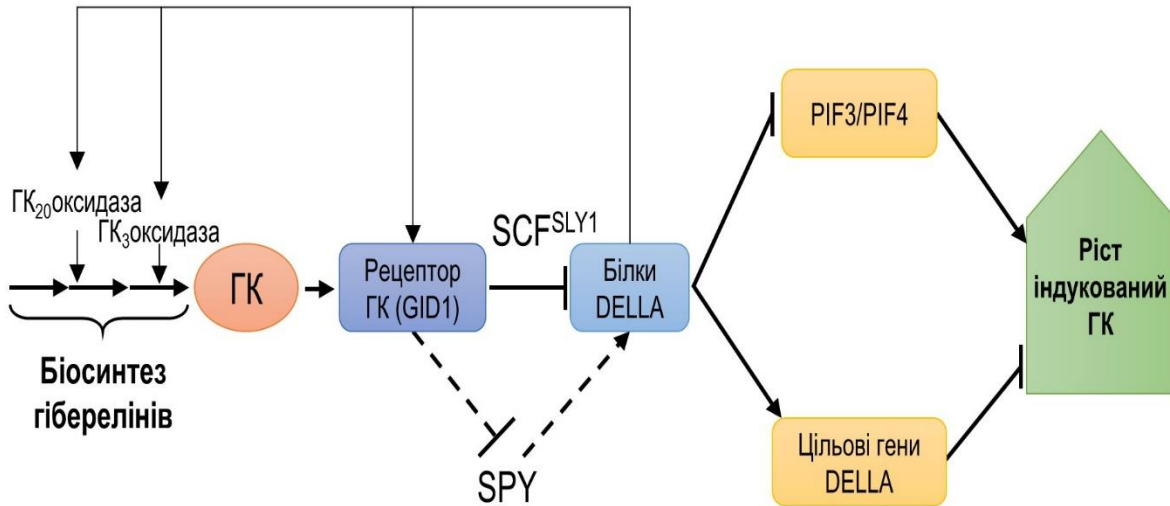


Рис. 1.12. Модель гіберелінового сигналіngu у рослинах арабідопсису. SPY (шаперон, стресовий протеїн) PIF3 та PIF4 (фактори транскрипції, що взаємодіють між собою у фітохромі та інтегрують ефекти світла та ГБ на процес видовження гіпокотилу) SCF^{SLY1} Е3лігаза (адаптовано за Sun et al., 2011).

Отже, DELLA-протеїни є головними негативними регуляторами гіберелінового сигналіngu. Вони взаємодіють з транскрипційними факторами і модулюють експресію генів, що дозволяє зробити висновок про їхню участь у перехресній системі взаємодії між ГБ та навколишнім середовищем.

Транспорт і локація

У біологічних процесах різних видів рослин беруть участь активні та неактивні (кон'юговані) форми гіберелінів, які виступають додатковим фактором впливу на локацію та транспорт гормону (Vinenbaum et al., 2018). Кон'югація розглядається як частина механізму контролю клітинних рівнів гіберелінів. Активні форми трансформуються в інші сполуки через реакції ацилювання, етерифікації та глікозилування. Кон'юговані форми утворюють пул неактивних гіберелінів, здатних перетворюватись на активні завдяки декон'югації. Окремі кон'югати, як форми тимчасового зберігання, виконують функції незворотної інактивзації, транспорту, компартменталізації та захисту від деградації (Piotrowska, Wajguz, 2011). Транспорт ГБ відбувається під час активного росту органів рослин (Vinenbaum et al., 2018). Ендогенні ГБ транспортуються в акро- і базипетальному напрямках, можуть рухатись від листків до верхівки пагонів (Eriksson et al., 2000; Ragni et al., 2011). Як слабкі кислоти гібереліни можуть надходити з позаклітинного простору та концентруватись у цитоплазмі (Kramer, 2006). Одним із транспортерів ГБ є локалізовані в цитоплазматичній мембрані протеїни NPF-AtSWEET13 та AtSWEET14 (Chiba et al., 2015).

З метою визначення шляхів транспортування та місць локації ГБ досліджується експресія генів їхнього біосинтезу та динаміка накопичення гормону. Аналіз експресії генів *GA20ox*- і *GID1* осики засвідчив, що гібереліни задіяні у двох різних процесах формування деревини. Так, гени ГБ сигналінгу відзначались низьким рівнем експресії у клітинах камбію і гіперекспресією у диференційованих клітинах флоєми і ксилеми (Mauriat, Moritz, 2009). Показано, що основною локацією синтезу ГБ є кінчик кореня арабідопсису (Dugardeyn et al., 2008). Більшість генів біосинтезу гіберелінів знаходиться в ендодермі кореня, тоді як мРНК *GA20ox1* накопичується в клітинах, які закінчили ріст (Shani et al., 2013; Ubeda-Tomas et al., 2009). Підтвердженням цього є накопичення в ендодермі арабідопсису транспортерів NPF3 GK₃ та GK₄ та інших гіберелінів (Tal et al., 2015). Використовуючи біосенсор GIBBERELLIN PERCEPTION SENSOR 1 (GPS1) для визначення наномолярних концентрацій біоактивних гіберелінів у рослин арабідопсису, дослідники показали, що градієнт концентрації біоактивних ГБ уздовж первинної осі кореня збільшувався із віддаленням від клітин, які перебували у спокої, максимальним він був у зоні розтягу (Rizza et al., 2017). На етапі цвітіння в арабідопсису показано, що GA3ox, яка каталізує останній етап активного біосинтезу ГБ, експресується в пагоні, а дія гормонів проявляється у розширенні ксилеми в гіпокотилі (Ragni et al., 2011).

Функціональна активність

Головними функціями гіберелінів є регуляція процесів проростання насіння, координація поділу і розтягу клітин, детермінування статі, розвиток пилку і квіток, індукція цвітіння, формування насіння та плодів (Косаківська та ін., 2019б; Gantait et al., 2015; Gupta, Chakrabarty, 2013). Для різних видів рослин характерні специфічний якісний склад і кількісний вміст гіберелінів, який не є постійним і змінюється впродовж росту й розвитку. У пшениці ідентифіковані GK₁₅, GK₁₇, GK₁₉, GK₂₀, GK₂₄, GK₂₅, GK₄₄, GK₅₄ і GK₅₅. В тканинах ендосперму локалізовані GK₂₄, GK₂₅ та GK₁₅ та зв'язані форми GK₁₉, GK₁₇, GK₄₄. У тканинах ембріону в слідових кількостях знайдені GK₁₉ та GK₄₄, а в епітелії – GK₁₇ та GK₁₉, у вегетативних органах – GK₁ та GK₃ (Gaskin et al., 1980). Показано, що GK₁, GK₃, GK₄ та GK₁₉ регулюють ріст стебла, GK₄, GK₉, GK₂₄, GK₃₄ та GK₅₁ беруть участь у формуванні органів, тоді як GK₁ та GK₂₀ відіграють важливу роль у розвитку плодів (Ситник та ін., 2003). Вирішальну роль у регуляції росту пшениці відіграє GK₃ (Sastry, Shekhawa, 2001), ячменя – GK₁ (Grobeldemann et al., 1992).

Гібереліни активують так звані «початкові ефекти» проростання зернівок злаків, стимулюють лінійний ріст органів і поверхні листка. Ефекти ГБ на ріст

ембріону проявляються через індукцію активності гідролітичних ензимів, які задіяні у перетворенні крохмалю, розщепленні протеїнів і ліпідів та пом'якшенні насінневого покриву шляхом експресії генів GA20-оксидази та GA3-оксидази, що беруть участь у розтягуванні та модифікації клітин (Finkelstein et al., 2008). Ці гени експресуються в епітелії ембріону під час проростання та індуюють синтез активних гіберелінів (Kaneko et al., 2003). Гібереліни транспортуються до алейронового шару, де експресують ген α -амілази через фактори транскрипції SLN1 та GAMYB (Gubler et al., 1995), тоді як DELLA SLN1 пригнічують гіберелінову активність (Zentella et al., 2002). Синтезовані в ендоспермі ГБ негативно впливають на розмір зерна та якість борошна пшениці (Endler et al., 2015).

Гібереліни відіграють важливу роль у розтягуванні клітин та подовженні міжвузлів (Sun, 2010). Так, під час видовження міжвузлів рису (*Oryza sativa* L.) експресія генів, які кодують синтез ксилоглюканової ендотрансглюкозилази, регулювалась гіберелінами. Цей ензим бере участь у реорганізації ксилоглюкану шляхом розщеплення та повторної лігації полімерів, завдяки чому зростає пластичність клітинної стінки (Uozu et al., 2000). Видовження стебла є одним із ефектів ГБ, дослідженим на генних мутантах зі зміненою чутливістю до гормону. Гени карликовості кодують протеїни, які повністю або частково втратили чутливість до гіберелінового сигналу і репресують включення гібереліном генетичних програм росту стебла. Аналіз вмісту ГБ в пагонах нечутливих до ГБ карликів ячменю (*sln*) та гороху (*la crys*) показав підвищений рівень ГБ, які синтезуються з ГК₁₉, і знижений рівень ГБ, які синтезуються з ГК₂₀, порівняно з відповідними високорослими лініями (Hedden, 2020). Експресія генів *TaGA20ox1* і *TaGA3ox2*, які кодують синтез ензимів GA20ox і GA3ox, спостерігалась у вузлах, міжвузлях, зародках та колосі пшениці (Appleford et al., 2006).

Локалізовані в інтеркалярній меристемі кореня та гіпокотилі, гібереліни регулюють активність генів циклінзалежних протеїнкіназ – ключових ензимів клітинного циклу (Fabian et al., 2000). Накопичення активних гіберелінів відбувається в зоні подовження кореня і гіпокотилі та відповідає максимуму клітинного росту. Так, синтез протеїну NTH15, який міститься в апікальній меристемі пагона тютюну, призводив до негативної регуляції гену GA20-оксидази, гіперсинтезу ГБ, посиленому поділу клітин (Sakamoto et al., 2001). Гібереліни позитивно впливають на ріст коренів. Ранній перехід від поділу клітин кореневого кінчику до їхнього розтягування, опосередкований HDT1/2 (гістон деацетилазою), відбувається завдяки пригніченню транскрипції гена

GA2ox2 (Li et al., 2017). Дослідження мутантних і трансгенних рослин арабідопсису вказують на те, що гібереліни та їхній сигнальний шлях є необхідними та достатніми для безпосереднього стимулювання посиленого ксилогенезу в гіпокотилі (Ragni et al., 2011). Максимум накопичення активних ГБ відбувається в зоні подовження кореня та гіпокотилі та контролюється гомеозисними генами, які є активаторами генів-мішеней під час ембріогенезу. Гени родини *KNOX* (*KNOTTED1-like HOMEODOMAIN*) регулюють ріст апікальної меристеми пагонів і розвиток листків кукурудзи (*KNI* і *RS1*), арабідопсису (*KNAT1*, *KNAT2* і *STM*), ячменя (*HvKNOX3*) і рису (*OSH1*). Показано, що експресія протеїну NTH15 (з гомеодомену *KNOX*), який знаходиться в апікальній меристемі пагона тютюну, призводила до негативної регуляції гену *GA20*-оксидази та зниження синтезу ГБ. Інгібування NTH15 дозволяло активувати біосинтез ГБ, що сприяло організованій клітинній проліферації (Sakamoto et al., 2001). На прикладі рослин арабідопсису було продемонстровано, що гібереліни індукують розвиток клітин кореневої меристеми та регулюють розтяг клітин у зоні видовження кореня. Біосинтез гормону відбувається в різних тканинах кореня, проте основним місцем є ендодерма (Barker et al., 2020).

Гібереліни є «внутрішнім годинником» рослини; саме вони індукують перехід з однієї стадії розвитку на іншу. В регуляції цвітіння ефекти ГБ характеризуються як видоспецифічні, проте їхня роль у розвитку квітів вважається універсальною. У злакової рослини довгого дня пажитниці п'янокі (*Lolium temulentum*) при диференціації суцвіть провідну роль відіграють ГК₁ і ГК₄, а ГК₅ і ГК₆ розглядаються як одні зі стимулів цвітіння (King et al., 2001, 2003). Синтез гіберелінів у квітках відбувається лише в тичинках і регулюється *GA20ox* і *GA3ox*. Переміщення активних гіберелінів (але не їхніх попередників) на короткі відстані від тичинки до інших квіткових органів та квітконіжки є важливим і достатнім для розвитку квітки. Також ГБ стимулюють цвітіння і спричиняють зав'язування плодів та ініціюють їхній ріст (Gupta, Gupra, 2005; Gupta, Chakrabarty, 2013).

ГБ відіграють важливу роль у детермінації статі. У мутантів арабідопсису із дефіцитом ГБ та томатах спостерігався аномальний розвиток тичинок, тоді як за екстремального дефіциту ГБ розвивалась жіноча стерильність (Hu et al., 2008). У гіберелін дефіцитних мутантів не розвивався життєздатний пилок, а чашолистки, пелюстки та маточки були недорозвиненими, що в деяких випадках призводило до передчасного відпадання квітки. Застосування біоактивних ГБ або попередника ГК₉ відновлювало нормальний розвиток квітки (Goto, Pharis, 1999).

Основним місцем синтезу ГБ є тичинка, яка за допомогою гормону регулює розвиток чоловічої квітки та ріст квітконосу.

Нормальний перебіг процесів запліднення, ендоспермогенезу та ембріогенезу обумовлює формування повноцінних насінин і регулюється фітогормонами (Tsygankova, 2015). Ранні етапи ембріогенезу контролюються численними родинками генів, в тому числі генів *GA20ox*, *GA2OX1* та *GASR6* (Khodakovskaya et al., 2006; Sun et al., 2010). Пізні стадії розвитку ембріона та ендосперму характеризуються поступовим зниженням експресії генів *ent*-каурен-синтази та *ent*-каурен-оксидази (Yamaguchi, Nambara, 2006). Ген *GASA 4* експресується в апікальній меристемі та квіткових тканинах ембріонів під час розвитку, що індукує збільшення розміру і загальної маси насіння (Sun et al., 2010). Проходження стадій розвитку рослин залежить від рівня ГБ. Так, для нормального розвитку насіння у *A. thaliana* встановлений наступний порядок ефективності ГБ: 2,2-диметил $GA_4 > GA_7 > GA_3 = GA_4 > GA_1 > GA_5 = GA_9$ (Goto, Pharis, 1999). ГБ є важливою складовою часової організації дозрівання кукурудзи (White et al., 2000), контролюють розвиток і дозрівання сухих і соковитих плодів (Kumar et al., 2014). Встановлено, що будь-яке зниження активності DELLA-протеїнів сприяє розвитку партенокарпічних сухих соковитих плодів (Dorsey et al., 2009).

1.4. Цитокініни

Цитокініни – похідні аденіну, належать до ключових компонентів фітогормонального комплексу (Веденичова, Косаківська, 2017, 2020). Вони контролюють поділ клітин (Schaller et al., 2014), формування меристем (Kurepa et al., 2019), фотосинтез і старіння (Hönig et al., 2018), поглинання макро- і мікроелементів (Pavlů et al., 2018), відповідь на дію біотичних й абіотичних стресорів (Веденичова та ін., 2021; Bielach et al., 2017; Cortleven et al., 2019). Цитокініни стимулюють біосинтез протеїнів і нуклеїнових кислот, індукують закладання і ріст бічних бруньок, сприяють формуванню бульб, пригнічують апікальне домінування. Синтетичні цитокініни широко використовуються у рослинництві й сільському господарстві (Dioran et al., 2009).

Цитокініни існують у формі вільних основ (ізопентеніладенін, дигідрозеатин, *цис*-зеатин і *транс*-зеатин), які є активними і зв'язуються з рецепторами, а також їхніх неактивних рибозидів та нуклеотидів (рис. 1.17). Гомеостаз цитокінінів у клітині підтримується поєднанням процесів біосинтезу

(фермент ізопентенілтрансфераза (IPT)), деградації (фермент цитокінінооксидаза (СКХ), який розщеплює бічний ланцюг ізопреноїдних цитокінінів) та кон'югації (ферменти *O*-глюкозилтрансфераза (ZOG), який каталізує утворення мобільних *O*-глюкозидів, і β -глюкозидаза (GLU), яка розщеплює останні) (Frebort et al., 2011). У більшості рослин домінуючими формами цитокінінів є *транс*-зеатин та його похідні; вони проявляють найвищу активність у біотестах, мають найбільшу спорідненість до рецепторів, максимуми їхнього вмісту співпадають із періодами інтенсивного росту (Веденичова, Косаківська, 2016; Romanov et al., 2018; Sakakibara, 2006).

Біосинтез і сигналінг

Ізопреноїдні цитокініни рослин синтезуються шляхом приєднання до аденинової молекули, яка утворюється під час розпаду аденозин-5-фосфатів (АТФ, АДФ й АМФ) і тРНК. Донором ізопреноїдного залишку може бути диметилалілдифосфат (ДМАФФ) або гідроксиметилбутенілдифосфат (ГМБДФ). У першому випадку утворюється нуклеотид ізопентеніладеніну, який в подальшому гідроксилується цитохром Р450 монооксидазою (CYP735A) до *транс*-зеатину (Takei et al., 2004). У другому випадку продуктом синтезу є безпосередньо *транс*-зеатин (Sakakibara, 2006).

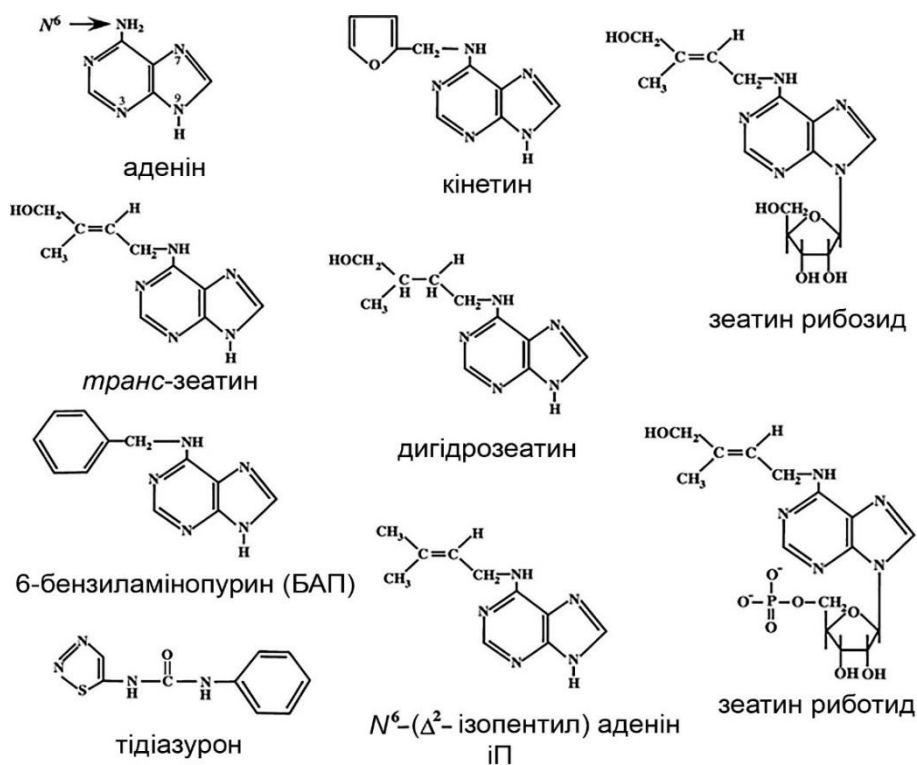


Рис. 1.17. Хімічні формули найбільш поширених природних і синтетичних цитокінінів.

Перший мевалонатний шлях біосинтезу функціонує в рослинах, тваринах, грибах і бактеріях, локалізований у цитоплазмі та мітохондріях, відповідає за синтез попередників стеролів, сесквітерпенів та убіхінону і перетинається з біосинтезом гіберелінів та АБК (Laule et al., 2003). Другий шлях – метилеритритолфосфатний, ізопентеніладенін-незалежний або прямий, локалізований у пластидах, задіяний у продукуванні терпеноїдів, каротиноїдів, хлорофілів та пластохінону (Hwang, Sakakibara, 2006).

У вищих рослин головним первинним продуктом біосинтезу є неактивний нуклеотид ізопентеніладеніну, утворення якого з АМФ і ДМАФФ каталізує ключовий у біосинтезі цитокінінів ензим ізопентенілтрансфераза (IPT) (Sakakibara et al., 2005). У рослин арабідопсису визначена родина генів, які кодують IPT (*AtIPT1* та *AtIPT3–AtIPT8*), субстратом якої є ДМАФФ. Визначені також два ензими цитохром P450 монооксидази і відповідні гени (*CYP735A*), які перетворюють нуклеотид ізопентеніладеніну в активний зеатин (Takei et al., 2004). Разом із тим, існують докази прямого шляху біосинтезу цитокінінів. Так, вміст зеатину в рослинах арабідопсису підвищувався в присутності інгібітору цитохромних ензимів (Åstot et al., 2000), а мічені попередники цитокінінів були знайдені серед продуктів прямого шляху біосинтезу. Застосування зеленого флуоресцентного протеїну показало пластидну локалізацію протеїнів *AtIPT1*, *AtIPT3* і *AtIPT5* (Kasahara et al., 2004). Залишаються дискусійними питання, який шлях переважає, чи можуть обидва вони існувати паралельно і яким чином вони взаємодіють (Frébort et al., 2011; Kamada-Nobusada, Sakakibara, 2009). Відкриття цитокінін-специфічної фосфорібогідролази «LONELY GUY» (LOG) у мутантах рису, яка здатна безпосередньо перетворювати неактивні нуклеотидні форми на активні вільні та локально впливати на розвиток меристем пагонів (Kurakawa et al., 2007), довело можливість існування інших шляхів біосинтезу цитокінінів.

Гіпотетична схема, яка поєднує різні шляхи біосинтезу цитокінінів та участь усіх вищезгаданих ензимів, представлена на рис. 1.18 (Kieber, Schaller, 2014).

Цитокініни діють як сигнальні молекули, передають інформацію на геном, запускають синтез протеїнів. Ключовим моментом є взаємодія цитокінінів зі специфічними рецепторами.

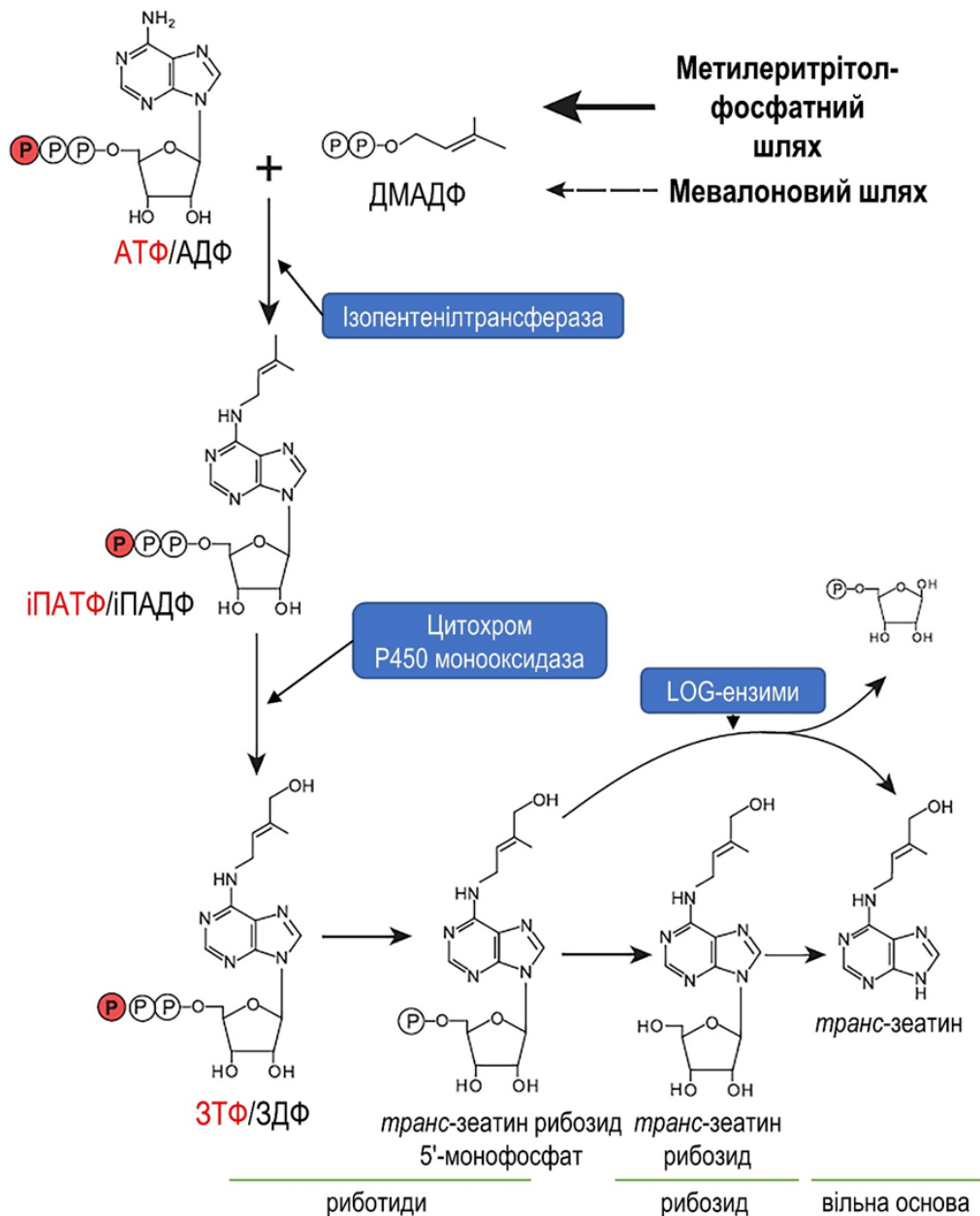


Рис. 1.18. Гіпотетична схема біосинтезу цитокінінів (на прикладі модельної рослини *Arabidopsis thaliana*: ДМАДФ – диметилалілдифосфат, іПАТФ/іПАДФ – ізопентеніладенозин-5'-трифосфат/дифосфат, ЗТФ/ЗДФ – зеатинтрифосфат/дифосфат (адаптовано за Kieber, Schaller, 2014).

Функцію рецепторів виконують цитокінін-зв'язуючі протеїни. Завдяки секвенуванню геному *Arabidopsis thaliana* було визначено, що рецептором цитокінінів є сенсорна гістидинкіназа (АНК) і виявлені гени *CRE1* (*CK response 1*) (Inoue et al., 2001), *АНК2, 3, 4* (*Arabidopsis histidine kinase 2, 3, 4*) (Suzuki et al., 2001) та *Wooden Leg* (*WOL*) (Mähönen et al., 2000), які кодують синтез рецепторів. Ними виявились трансмембранні, інтегральні, низькомолекулярні (~100 кДа) протеїни. Подібні за структурою рецептори цитокінінів були виявлені також у кукурудзи (Yonekura-Sakakibara et al., 2004) і рису (Du et al., 2007).

Дослідження останніх років показали, що 90% рецепторів асоційовані з мембранами ендоплазматичного ретикулуму (Caesar et al., 2011; Lomin et al., 2011; Wulfetange et al., 2011). Протеїнові рецептори цитокінінів мають складну доменну будову (рис. 1.19) (Lomin et al., 2012).

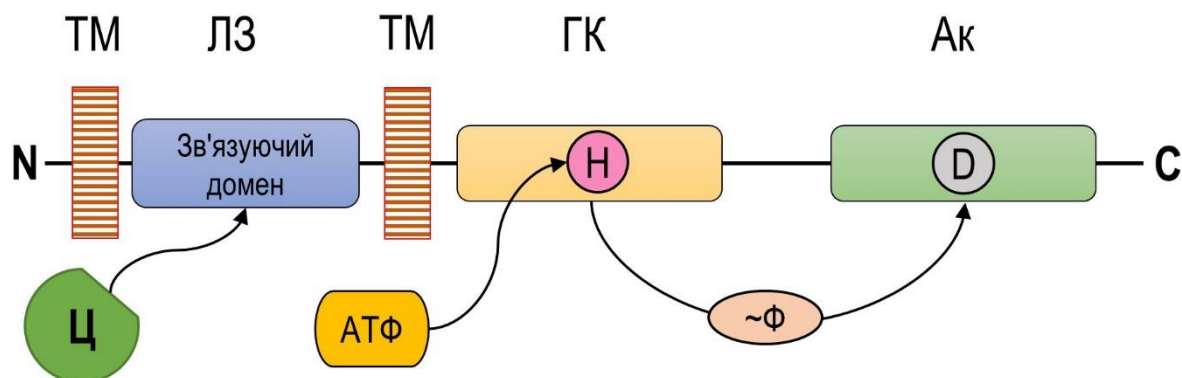


Рис. 1.19. Доменна структура рецептора цитокінінів (на прикладі CRE1/АНК4 арабідопсису). Білкові домени: АК – акцепторний; ГК – гістидинкіназний; ЛЗ – ліганд-зв'язуючий (CHASE-domain); ТМ – трансмембранний; Ц – цитокінін; D – консервативний залишок аспартату; Н – консервативний залишок гістидину; N і С – кінцеві структурні точки, також показані сайти фосфорилування і переносу високоенергетичного фосфорного залишку (~Ф) (адаптовано за Lomin et al., 2012).

На N-кінці молекули розташований CHASE-домен (cyclases/histidine kinases associated sensor extracellular), оточений трансмембранними гідрофобними доменами. В середині клітини знаходиться центральна частина протеїну з гістидинкіназною активністю. З краю домену розташований залишок консервативного гістидину, здатний акцептувати фосфат від АТФ. З С-кінцевої частини знаходиться сприймаючий домен із залишком консервативного аспартату, здатний акцептувати фосфат від фосфогістидину (Lomin et al., 2012).

Двокомпонентна система передачі цитокінінових сигналів складається із сенсорної гістидинкінази (рецептор) і регулятора відповіді (транскрипційний фактор). Гормон зв'язується з рецептором, розташованим на мембранах, в результаті чого утворюється сигнал у вигляді активованого фосфату, який за допомогою транспортних протеїнів переноситься на первинну клітинну мішень (гени відповіді) (рис. 1.20). У функціонуванні системи трансдукції цитокінінових сигналів беруть участь понад 100 генів. Існування системи не залежить від наявності цитокінінів і не регулюється ними, що забезпечує стабільну роботу і запобігає перевантаженню (Romanov et al., 2018).

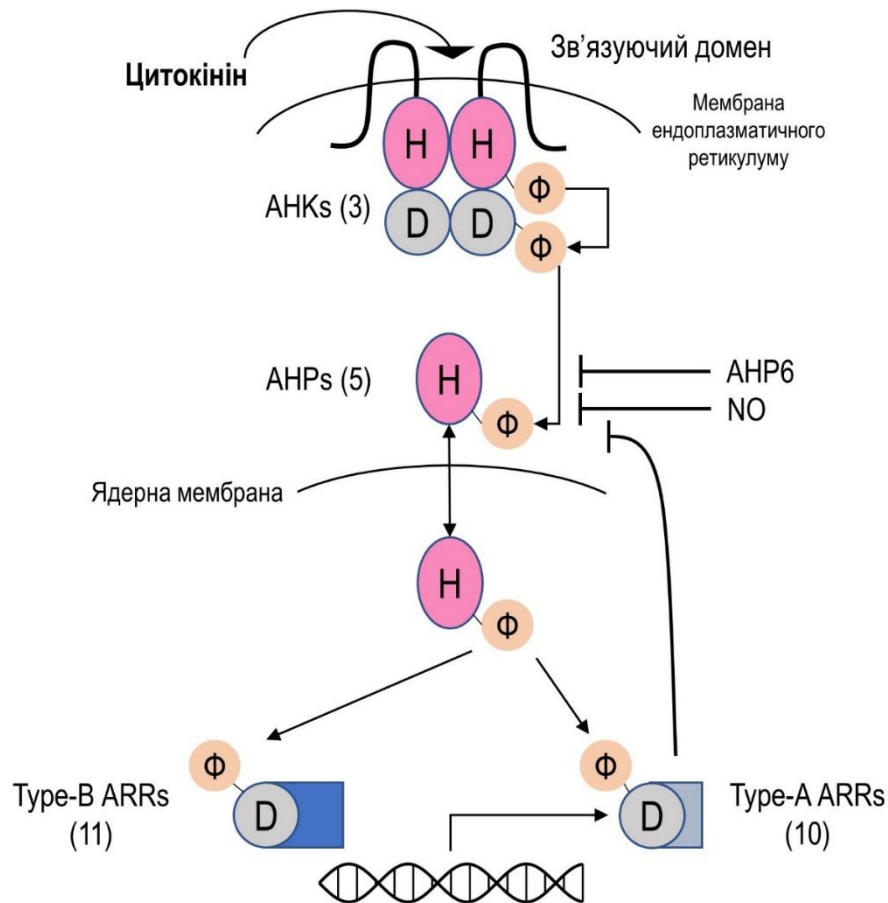


Рис. 1.20. Модель, що ілюструє передавання цитокінінового сигналу. Цитокінін приєднується до зв'язуючого домену (CHASE-domain) рецепторів (3 протеїни АНК) всередині порожнин ендоплазматичного ретикулуму (ЕР). У результаті активується каталітичний домен і відбувається автофосфорилування гістидинкінази (Н). Далі активований фосфат передається на аспарагіновий залишок (D) ресиверного домену, а звідти – на трансмітерні протеїни (5 протеїнів АНР), які курсують між цитоплазмою та ядром. В ядрі АНР-протеїни передають фосфат на протеїни-регулятори відповіді типу В (11 протеїнів Type-B ARR), які регулюють експресію багатьох генів-мішеней. Протеїни-регулятори відповіді типу А (10 протеїнів Type-A ARR), які також фосфорилуються АНР-протеїнами, за принципом зворотного зв'язку інгібують цитокініновий сигналінг. Псевдофосфотрансмітерний протеїн АНР6 і оксид азоту NO також негативно регулюють трансдукцію сигналу (адаптовано за Kieber, Schaller, 2014).

Транспорт і локація

Недостатньо вивченим є питання транспорту цитокінінів. Дослідження культури клітин *Chenopodium rubrum* (Fußeder et al., 1989) та *Arabidopsis thaliana* (Cedzich et al., 2008) показали, що поряд з дифузією відбувається активне поглинання цитокінінів клітиною. Пуринова пермеаза (PUP), яка розрізняє цитокініни і виконує функцію активного транспортера, була ізольована з мутантних клітин дріжджів (Gillissen et al., 2000). На рослинах арабідопсису

встановлений прямий активний довгодистанційний транспорт цитокінінів за допомогою транспортерів AtPUP1 і AtPUP2 (Bürkle et al., 2003). Транспортер ENT (equilibrative nucleoside transporter) бере участь у базипетальному транспорті рибозидів ізопентеніладеніну та зеатину (Hirose et al., 2008).

Цитокініни задіяні у паракринному сигналінгу. Так, локальна індукція експресії *ipt* у латеральних бруньках тютюну спричиняла ріст лише однієї бруньки у місці індукції, але не впливала на ріст інших сусідніх бруньок (Faiss et al., 1997). Цитокініни (з домінуванням зеатинрибозиду) знайдені у ксилемному соку багатьох видів рослин (Kudo et al., 2010). Мічені цитокініни (переважно зеатинрибозид) транспортуються по ксилемі з кореня (Sakakibara, 2006). Експресія гена *CYP735A2* відбувалась переважно у коренях, що вказує на локацію сайту синтезу гормону саме в цьому органі (Takei et al., 2004). Отже, синтезований в коренях зеатинрибозид транспортується по ксилемі, беручи участь в акропетальному сигналінгу. Ксилемний транспорт цитокінінів регулюється зовнішніми факторами. Так, додавання нітратів при вирощуванні кукурудзи у гідропонній культурі призводило до зростання рівня цитокінінів спершу в коренях, потім у ксилемному соку і, нарешті, в листках, при цьому в останніх підвищувалася експресія генів первинної відповіді на цитокініни (Takei et al., 2004).

У рослин томату після припинення постачання азоту зменшувався вміст зеатину та зеатинрибозиду в ксилемних ексудатах та гальмувався ріст листків (Raḥayu et al., 2005). Після додавання нітратів до коренів арабідопсису накопичувалися транскрипти *IPT3* з подальшою акумуляцією *транс*-зеатинрибозиду (Miyawaki et al., 2004). Цитокініни присутні також у флоемі рослин (Dodd, Beveridge, 2006). Так, завдяки флоемному транспорту радіоактивні цитокініни, нанесені на сім'ядолі арабідопсису, рухалися до кореневих кінчиків (Bishopp et al., 2011). Досліди з *ipt*-мутантами арабідопсису зі зниженим рівнем цитокінінів продемонстрували диференційований транспорт різних форм цих гормонів. Прищеплення пагону від дикої рослини на корені мутантної призводило до відновлення нормального рівня ізопентеніладеніну, але не *транс*-зеатину у коренях, тоді як прищеплення коренів диких рослин на мутантні пагони призводило до відновлення рівня *транс*-зеатину, але не ізопентеніладеніну в пагоні. Це свідчить про наявність довгодистанційного транспорту цитокінінів, а саме, *транс*-зеатин рухається від коренів до пагонів, а ізопентеніладенін від пагонів до коренів (Matsumoto-Kitano et al., 2008).

Функціональна активність

Цитокініни беруть участь у формуванні та функціонуванні вегетативних і генеративних органів рослин на всіх стадіях онтогенезу. Важливим є здатність цих гормонів по-різному спрямовувати розвиток різних тканин (верхівкових меристем пагону і кореню) та здійснювати обмін інформацією між підземною і надземною частинами рослини за допомогою довгодистанційного транспорту різних форм цитокінінів (Веденичова, Косаківська, 2017).

Регуляція поділу клітин та їхньої диференціації – одна з головних функцій цитокінінів. Високі рівні цитокінінів присутні в усіх мітотично активних сайтах рослини, тоді як у тканинах, де поділ клітин не відбувається, цитокініни містяться в дуже низьких концентраціях, а нанесення екзогенних цитокінінів на органи з низьким вмістом цитокінінів індукуює цитокінез (Schaller et al., 2014).

У культурі тканин цитокініни стимулюють проліферацію недиференційованих клітин і формування меристеми (Schaller et al., 2014). У верхівкових меристемах пагона рівень цитокінінів регулюється специфічними протеїнами родини KNOX. Експресія генів цих протеїнів індукуює високий рівень цитокінінів та пригнічує біосинтез гіберелінів. Водночас зростання вмісту цитокінінів збільшує експресію KNOX, утворюючи регуляторну петлю зі зворотним зв'язком (Shani et al., 2006). Дія транскрипційного фактора SHOOT-MERISTEMLESS (STM), який гальмує клітинну диференціацію апікальної меристеми пагона арабідопсису, тісно пов'язана з рівнем цитокінінів і цитокінін-залежним цикліном CYCD3 (Scofield et al., 2013). Високий рівень цитокінінів у верхівковій меристемі пагона підтримується локальною експресією одного з генів їхнього біосинтезу – *LOG*. Зокрема, *LOG4* експресується в невеликій групі клітин – шарі L1 меристеми (Chickarmane et al., 2012). При цьому утворюються активні форми цитокінінів, і вміст зеатину значно перевищує вміст ізопентеніладеніну (Skylar, Wu, 2011). Натомість у регуляції росту апікальної меристеми кореня цитокініни відіграють негативну роль. Так, у мутантів зі зниженим рівнем цитокінінів швидкість видовження коренів була значно вищою, а кількість бічних й адвентивних коренів – більшою порівняно з диким типом рослин, зростала також маса коренів і розмір меристеми (Werner et al., 2003). Підсилений ріст коренів у цитокінін дефіцитних рослин відбувався за рахунок збільшення кількості клітин, проте їхні розміри не змінювалися, тобто клітини кореневої меристеми більш тривалий час знаходилися в меристематичній фазі, проходячи більше мітотичних циклів перш, ніж перейти до видовження (Dello Ioio et al., 2007).

Ефекти цитокінінів залежать від концентрації в тканинах рослин: у низьких кількостях вони активують мітоз, тоді як у високих – інгібують його (Schaller et al., 2014). Підтвердженням цьому є експерименти із застосуванням екзогенних цитокінінів *in vitro* (Uzelac et al., 2012). У коренях цитокініни виконують не лише функції формотворчого регулятора, але й контролюють здатність поглинати поживні речовини з навколишнього середовища, які, в свою чергу, впливають на функції цитокінінів, ріст і розвиток рослини (Argueso et al., 2009). Детально досліджено роль цитокінінів в асиміляції азоту (Kiba et al., 2011). Цитокініни відіграють ключову роль в органогенезі азотфіксуючих корневих бульбочок у бобових рослин (Neckmann et al., 2011), покращують ефективність азотфіксації, підвищують активність нітратредуктази та нітрогенази (Frugier et al., 2008).

Цитокініни беруть участь в регуляції росту і розвитку листків. У цитокінін дефіцитних рослин арабідопсису гальмувався ріст листкової пластинки за рахунок зменшення кількості клітин (Werner et al., 2003). Екзогенні цитокініни індукували збільшення кількості транскриптомів у молодих листках томату, стимулювали розвиток, експресували цитокінін-залежні гени (Shi et al., 2013). Цитокініни регулюють первинні процеси утворення листкової пластинки з латеральних ділянок апікальної меристеми пагона (Shany et al., 2010). Дослідження мутантів арабідопсису *IPT7* і *CKX3* продемонстрували залежність форми листків та мозаїчність їхніх клітин від рівня ендогенних цитокінінів (Li et al., 2013).

Одним з найвідоміших ефектів цитокінінів у листках є гальмування процесів старіння та пожовтіння. Транскриптомний аналіз листків арабідопсису показав, що під час старіння різко знижується експресія генів біосинтезу цитокінінів і збільшується активність цитокініноксидаз (Breeze et al., 2011). Проте раніше вже повідомлялось (Eckardt, 2003), що у рослин з гіперсинтезом цитокінінів не подовжувалась тривалість життя листків, а у цитокінін дефіцитних рослин не спостерігалось передчасного старіння листків, кількість хлорофілу залишалася такою самою, як і в листках рослин дикого типу. Це свідчить про складний характер взаємозв'язків між регуляцією старіння і сигналіngом цитокінінів. Здатність цитокінінів затримувати старіння листків пов'язана з регуляцією транспортування асимілятів (Valibrea Lara et al., 2004). Однією з ознак проявів затримки старіння листків за дії цитокінінів є позеленіння, під час якого накопичуються фотосинтетичні пігменти та протеїни тилакоїдних мембран хлоропластів. Цитокініни експресують гени, які кодують хлоропластні протеїни (Zubo et al., 2008), стимулюють синтез хлорофілу й каротиноїдів, активують

фотосинтез (Yaronskaya et al., 2006). Водночас хлоропласти містять ензими біосинтезу цитокінінів, повний спектр ендогенних цитокінінів, включаючи вільні основи, рибозиди і глюкозиди (Hirose et al., 2008). Ідентифіковані дві родини цитокінін-залежних протеїнів-транскрипційних факторів (*GNC/CGA1* та *CRF*), які регулюють розвиток хлоропластів із пропластид, їхній ріст і поділ (Chiang et al., 2012). Експресія генів *GNC/CGA1* і *CRF* значно активується за дії екзогенних цитокінінів, а мутації цих генів впливають на біомасу, кількість хлоропластів, вміст хлорофілу та індекс продуктивності рослин (Hudson et al., 2013). Присутність у хлоропластах цитокінін-зв'язуючих протеїнів із транскрипційною активністю вказує на можливість існування відносно автономної системи рецепції гормонів у цих органелах (Brovko et al., 2010).

Цитокініни задіяні у формуванні судин ксилеми і флоєми стебла, вони стимулюють диференціацію протоксилеми та розвиток васкулярного камбію (Dettmer et al., 2009). Дефіцит цитокінінів призводив до значного зниження активності камбіальних клітин і, як наслідок, до зменшення кількості клітин судинних пучків (Werner et al., 2003). Цитокініни беруть участь у регуляції виходу насіння зі стану спокою і в проростанні. Обробка екзогенними цитокінінами та їхніми аналогами стимулювала переривання глибокого спокою та сприяла проростанню насіння багатьох видів рослин (Kucera et al., 2005).

1.5. Саліцилова кислота

Саліцилова кислота (СК) – поліфункціональний фітогормон фенольної природи, молекула якого містить ароматичне кільце та гідроксильну групу (Kleissig et al., 2018; Vlot et al., 2009). СК задіяна в регуляції процесів росту й розвитку, фотосинтезу, дихання, транспірації (Chen et al., 2009; Janda et al., 2014; Wani et al., 2017), підвищує стійкість рослин до широкого спектру абіотичних (Hayat et al., 2010; Jayakannan et al., 2015; Kang et al., 2014; Pal et al., 2013) і біотичних стресорів (Kumar, 2014).

Біосинтез і сигналінг

Генетичні та біохімічні дослідження вказують на існування незалежних фенілаланін-аміак-ліазного (PAL) та ізохоризмового (ICS) шляхів біосинтезу СК. Шикімова кислота (ShA) виступає попередником в обох випадках. За ICS-шляхом хоризмова кислота під впливом ізохоризмат-синтази перетворюється на ізохоризмову кислоту (IC), з якої в хлоропластах за участі ізохоризмат-піруват-

ліази (IPL) синтезується СК, яка експортується в цитозоль. За PAL шляхом префенова кислота синтезується з хоризмової кислоти за дії хоризмат мутази (CM), потім відновлюється до L-феніланіну (Phe), який перетворюється на *транс*-коричну кислоту (*t*-CA) за дії феніланін-амоній-ліази (PAL). З *t*-CA можуть утворюватися ортокумарова кислота (*o*-CA) та бензальдегід. СК може утворюватись безпосередньо з *o*-CA, тоді як бензальдегід спочатку перетворюється на бензойну кислоту (BA) за допомогою альдегід оксидази (AAO), а потім на СК за дії бензоат-2-гідроксилази (BA₂H) (рис. 1.13). Незважаючи на важливість СК для росту та захисту рослин, його біосинтез до кінця не вивчений.

У різних видів рослин можуть функціонувати обидва шляхи біосинтезу СК, або один із двох. Так, у рослинах рису та ячменю біосинтез СК відбувається за PAL шляхом, у *Arabidopsis thaliana* та томатів – за ICS-шляхом, а в сої синтез може протікати за обома шляхами. Цікаво, що регуляція біосинтезу СК відбувається по-різному в органах рослин (Chang et al., 2008; Нao et al., 2018; Silverman et al., 1995).

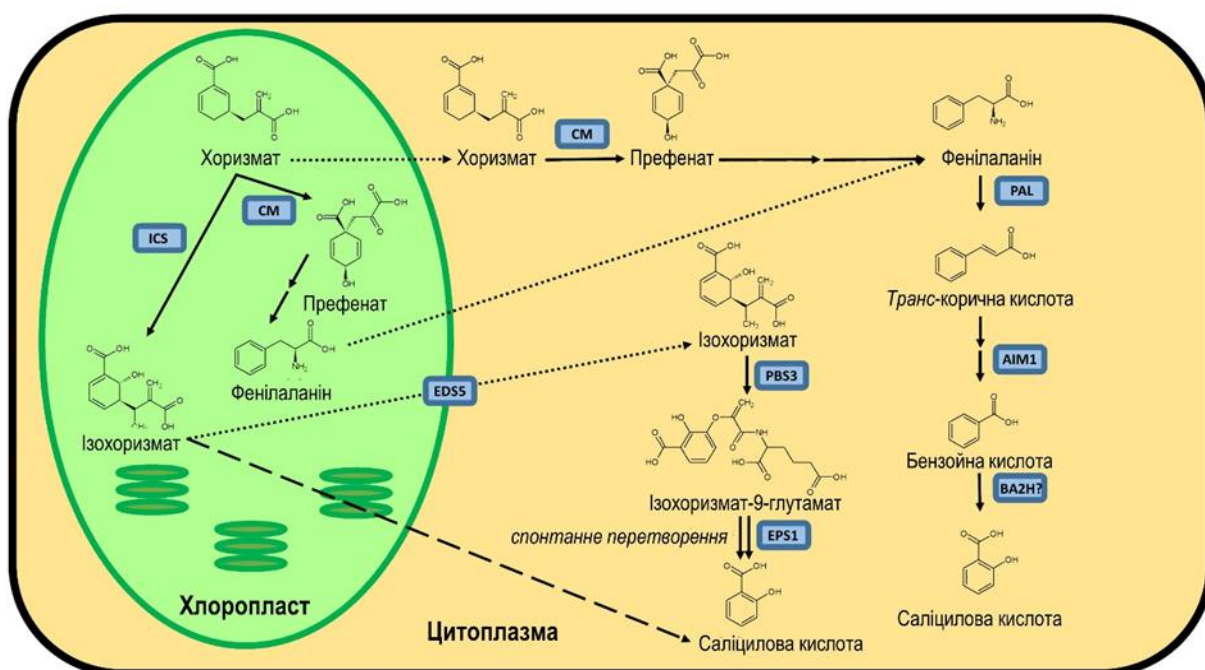


Рис. 1.13. Схема феніланін-аміак-ліазного (PAL) та ізохоризматного (ICS) шляхів біосинтезу саліцилової кислоти. Суцільні лінії – окремі етапи перетворення, пунктирні – транспорт від хлоропластів до цитоплазми. Синім кольором позначені ферменти (адаптовано за Lefevre et al., 2020).

Зниження активності СК відбувається після утворення комплексів із глюкозою. Кон'югація глюкози в гідроксильній групі СК призводить до

утворення глюкозиду (2-О-β-D-глюкозиду СК) як основного кон'югату, який зберігається у вакуолях у великих кількостях, тоді як кон'югація глюкози в карбоксильній групі продукує складний ефір глюкози у незначних кількостях. (Dean et al., 2003). Більшість молекулярних модифікацій призводить до інактивації СК (рис. 1.14).

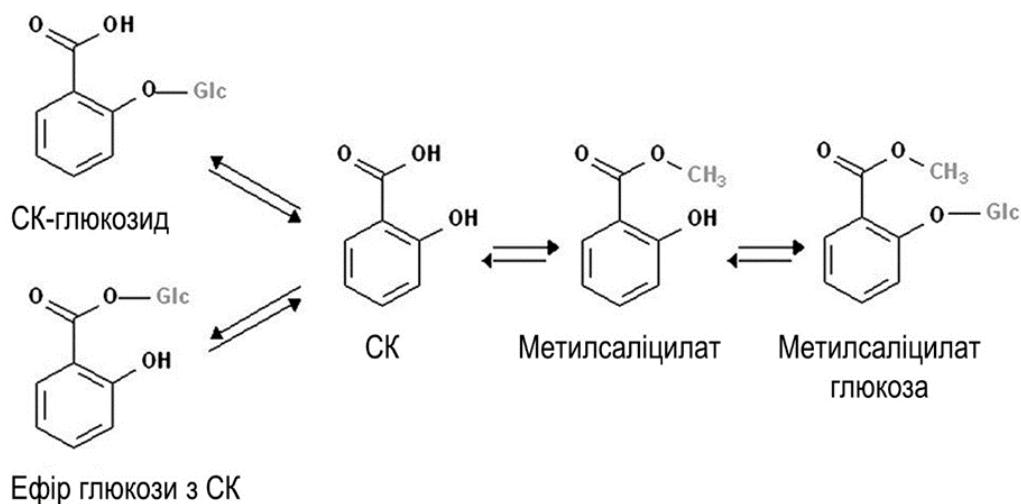


Рис. 1.14. Утворення кон'югантів саліцилової кислоти в суспензійній культурі клітин сої: 2-О-β-D-глюкозиду саліцилової кислоти; ефіру глюкози з саліциловою кислотою; метилсаліцилату; метилсаліцилату 2-О-β-D-глюкози. Скорочення: СК – саліцилова кислота; Glc – залишок глюкози (адаптовано за Dean et al., 2003. Vicente, Plasencia, 2011).

Реакції кон'югації каталізують цитозольні глюкозилтрансферази (Song, 2006). Метилування здійснюється за участі ензиму метилтрансферази. Після метилування зростає мембранна проникність і летучість СК. Метилсаліцилати виділяються рослиною для приваблення комах (Snoeren et al., 2010). Кон'югація СК з амінокислотами розглядається як один із шляхів катаболізму гормону (Maskelprang et al., 2017). У результаті гідроксилювання СК утворюються 2,3- і 2,5-дигідроксибензойні кислоти (2,3-DHBA та 2,5 DHBA) (Dempsey et al., 2011). Ідентифіковано глікозилтрансферазу, яка може перетворювати метилсаліцилат (MeSA) у глюкозид-MeSA (Chen et al., 2019). Глюкозилтрансфераза транспортується з цитозолу у вакуолі клітин, де зберігається як неактивна форма, здатна трансформуватися у вільну активну СК (Dean et al., 2005). Цікаво, що СК може трансформуватись в метилсаліцилат (MeSA) за дії карбоксилметилтрансферази. Ця летка похідна речовина належить до системи стійкості рослин тютюну та арабідопсису і може передаватись на великі відстані. MeSA може бути глюкозильованим з отриманням MeSA 2-О-β-D-глюкози, проте

цей кон'югат не зберігається у вакуолях (Hayat et al., 2010; Vlot et al., 2008). Акумуляція регулюється шляхом експресії генів, які визначають активність ензимів, задіяних у синтезі гормону (див. табл. 1.1).

Таблиця 1.1. Приклади генів, причетних до синтезу саліцилової кислоти (адаптовано за Lefevre et al., 2020)

| Рослина | Ген | Функція | Фенотип мутанту |
|--------------------------------|----------------|--|--|
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | <i>AtICS</i> | Регуляція активності ізохоризмат синтази. Синтез ізохоризмової кислоти | <i>ics1</i> : суттєве зменшення вмісту СК <i>ics2</i> : суттєві зміни у вмісті СК відсутні <i>ics1 ics2</i> : значне зменшення вмісту СК |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | <i>AtPAL</i> | Регуляція активності фенілаланін аміак-ліази; синтез <i>транс</i> -коричної кислоти з фенілаланіну | <i>pal1, pal2 pal3/4</i> : суттєві зміни в накопиченні СК відсутні <i>pal1, pal2 pal3, pal4</i> : значне зменшення вмісту СК |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | <i>AtAMII</i> | Синтез бета-окислювального багатофункціонального протеїну, трансформація <i>транс</i> -коричної кислоти в бензойну кислоту | <i>aim1</i> : аномальні суцвіття, інформація про вміст СК відсутня |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | <i>PBS3</i> | Регуляція активності глутамат-амінотрансферази, кон'югація ізохоризмової кислоти з утворенням ізохоризмат -9-глутамату | <i>pbs3</i> : значне зменшення вмісту СК |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | <i>EDS5</i> | Синтез транспортеру ізохоризмової кислоти | транспорт ізохоризмової кислоти з хлоропластів до цитозолю |
| <i>Oryza sativa</i> L. | <i>OsPAL</i> | Регуляція активності фенілаланін аміак-ліази, синтез <i>транс</i> -коричної кислоти з фенілаланіну | <i>pal6</i> : значне зменшення вмісту СК |
| <i>Oryza sativa</i> L. | <i>OsAMI 1</i> | Синтез бета-окислювального багатофункціонального протеїну, трансформація <i>транс</i> -коричної кислоти в бензойну кислоту | <i>aim1</i> : гальмування росту коренів, значне зменшення вмісту СК |

У трансдукції СК-сигналіngu беруть участь протеїнові рецептори. Досліджений рецептор метилсаліцилової кислоти SABP2. З огляду на широкий спектр дії гормону передбачається присутність декількох рецепторів, які активуються залежно від виконуваної функції у фізіологічних процесах. До потенційних рецепторів СК-сигналіngu віднесені NPR3, NPR4, NPR1 та α -кетоглутаратдегідрогенази (KGDHE2), а також декілька глутатіон-S-трансфераз (GSTF) (Kumar, 2014).

Ідентифіковані у багатьох видів рослин гени *PAL* експресують ензим фенілаланін аміак-ліазу (PAL), яка каталізує синтез із фенілаланіну (Phe) *транс*-коричної кислоти (*t*-CA) (Reichert et al., 2009). У рослинах сої ідентифіковані два *ICS*-гени і п'ять гомологів *PAL*-генів, які були задіяні в регуляції ІС- і *PAL*-шляхів біосинтезу СК (Shine et al., 2016). На *ics* мутантах ячменю було показано, що рослини, які використовують переважно *PAL*-шлях біосинтезу СК, не містять активного гена *PBS3* і використовують виключно *ICS* для біосинтезу СК-метаболітів (Qin et al., 2019). У рослинах арабідопсису та рису був ідентифікований ген *AIM1*, який регулює синтез багатофункціональних MFP-протеїнів, задіяних у метаболізмі жирних кислот, амінокислот і гормонів (Arent et al., 2010). *AIM1* експресує перетворення *транс*-коричної кислоти на бензойну. Останній етап – перетворення бензойної кислоти на СК каталізується гідроксилазою бензойної кислоти. У рослинах *Nicotiana tabacum* L. цю функцію виконує монооксигеназа P450 (Leon et al., 1995). У мутантів рису з низьким вмістом СК (*Abnormal Inflorescence Meristem1*) спостерігалось зниження активності кореневої меристеми і гальмування росту коренів. Екзогенна СК індукувала ріст кореня, що вказує на вирішальну роль *AIM1* в біосинтезі СК на етапі перетворення *транс*-коричної кислоти на бензойну (Xu et al., 2017). Неактивний *O*- β -глюкозид (SAG) експортується у вакуолі за участі локалізованого в хлоропластах протеїнового транспортеру, синтез якого кодується *EDS5*-геном. Глюкозилування СК каталізується ензимами родини UDP-глюкозилтрансферази, активність яких контролюється локалізованими в цитозолі генами *UGT74F1* і *UGT74F2* (Park et al., 2017).

Біосинтез СК за ІС-шляхом до кінця не вивчений. У геномі *Arabidopsis* ідентифіковано гени *AtICS1* і *AtICS2*, які активують синтез гормону. *PBS3*-дефіцитні мутанти *Arabidopsis* відзначались низьким вмістом СК і його глюкозиду, що є свідченням участі *PBS3*-гена в біосинтезі СК (Torrens-Spence et al., 2019). Ензим OsICS не бере участі в синтезі СК у *Oryza sativa*, тоді як у арабідопсису фактор транскрипції OsWRKY6 вважається відповідальним за накопичення СК-шляхом активації гена *OsICS* (Choi et al., 2015).

СК сигналінг сприймається активатором транскрипції NPR1, який регулює експресію генів, задіяних у процесах проростання насіння, цвітіння та старіння. Існує загальна непідтверджена думка, що СК впливає на окислювально-відновний стан рослинних клітин, оскільки інгібує активність каталази та пероксидази, і таким чином, визначає рівень активних форм кисню (АФК). СК сприяє доступності електронних фотосинтетичних акцепторів і підтримує окисно-відновлювальний стан. Олігомеризація NPR1 модулюється окисно-відновлювальним шляхом (рис. 1.15).

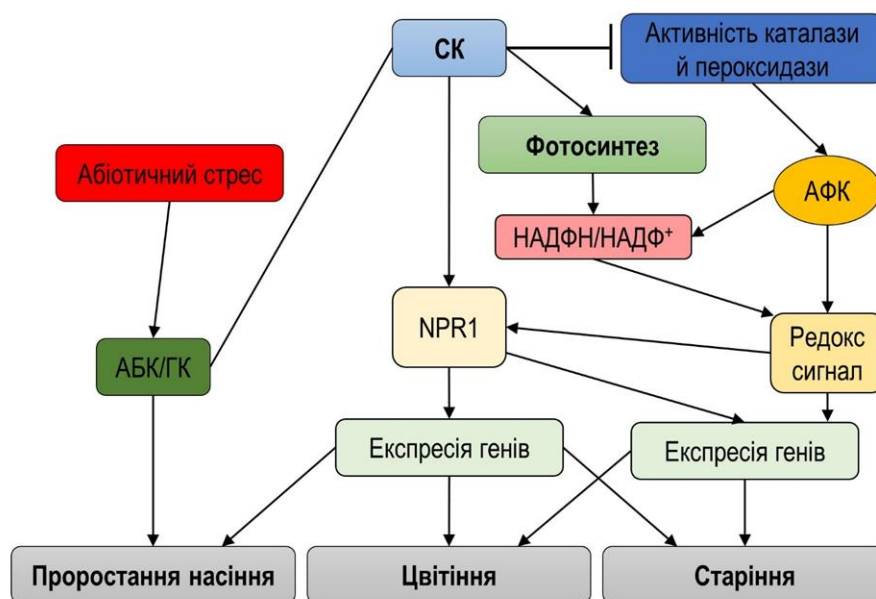


Рис. 1.15. Описова модель функцій саліцилової кислоти в регуляції росту і розвитку рослин. СК сприймається NPR1, транскрипційним активатором, що регулює експресію генів, які можуть брати участь у проростанні насіння, цвітінні та/або регуляції старіння. Крім того, СК є ключовим регулятором окислювально-відновного статусу рослинних клітин шляхом інгібування активності каталази та пероксидази і таким чином, модуляції рівня активних форм кисню (АФК). Позитивний вплив СК на фотосинтез сприяє доступності акцепторів електронів і окислювально-відновного статусу. Олігомеризація NPR1 є окислювально-відновною модуляцією (цитовано за Vicente, Plasencia, 2011).

Доведено, що одним з ключових елементів реалізації ефектів СК як сигнальної молекули є NPR1-протеїн. Він утворюється в рослинних тканинах в незначних кількостях, проте при інфікуванні патогенами або обробці екзогенною СК його рівень зростає. Встановлено, що NPR1 безпосередньо не зв'язується з СК. Залежно від концентрації СК, з нею зв'язуються NPR3- і NPR4-протеїни, які здатні керувати убіквітинзалежною деградацією NPR1. За низької концентрації СК NPR4 утворює комплекс з NPR1, виступаючи в ролі адаптера убіквітинлігази, що бере участь в протеасомній деградації NPR1. При підвищенні концентрації

СК до помірних (наномолярних) значень, вона зв'язується з NPR4, внаслідок чого NPR1 вивільняється і набуває здатності виконувати функції, пов'язані з регулюванням експресії генів PR-білків (Колупаєв, Ястреб, 2013). Послаблення СК-сигналіngu за участі DELLA-протеїнів відбувалось через зниження рівня АФК (Grant, Jones, 2009).

Транспорт і локація

Транспортні системи СК мало досліджені. Показано, що гормон синтезується в хлоропластах і цитозолі, а його неактивна форма глюкозид саліцилової кислоти (SAG) транспортується в середині клітини і між органами рослини. Припускають, що у транспортування СК залучені універсальні транспортери типу MATE та ABC, які експортують різні хімічні сполуки, в тому числі фітогормони (Hwang et al., 2016; Zhang et al., 2014).

СК акумулюється в інфікованих органах і звідти в незначних кількостях транспортується у здорові клітини через апопласт (Singh et al., 2017). СК проникає крізь плазматичні мембрани клітин завдяки рН-залежній дифузії та за участі носіїв. З хлоропластів СК екпортується до цитозолу транспортерами EDS5, після чого зв'язується з глюкозою і транспортується до вакуолі. Завдяки симпластному зовнішньому транспорту метилсаліцилова кислота (MeSA) переміщується по флоемі (Bonnetain et al., 2013; Maruri-Lopez et al., 2019). За допомогою міченої СК показано, що у водної рослини *Lemna gibba* гормон накопичується в цитозолі та вакуолях, де зберігається після кон'югації з глюкозою (Ben-Tal, Cleland, 1982). На рослинах *Nicotiana tabacum* L. показано, що швидка транслокація СК відбувається з кореня до листків (Ohashi et al., 2004). У пагонах *Oryza sativa* L. вміст СК виявився набагато вищим, ніж у коренях (Silverman et al., 1995). Експортування СК по флоемі саджанців *Ricinus communis* відбувається завдяки симпластному зовнішньому клітинному транспорту та високоспецифічній рН-залежній системі, локалізованій у сім'ядолях (Rocher et al., 2009). Фоліарна обробка *Ocimum basilicum* L. розчином СК сприяла асиміляції бору та сірки кореневою системою і посилювала накопичення цих елементів у пагонах, збільшуючи біомасу та ефективність фотосинтезу, що свідчить про транспорт СК з листків до коренів (Ghazijahani et al., 2014).

Функціональна активність

Участь СК у захисті рослин від біотичних і абіотичних стресів стала очевидною лише в останні 30 років. Раніше вважалося, що це відносно

неважлива сполука, як і багато інших фенольних вторинних метаболітів. Ефекти СК визначаються кількома ключовими факторами, серед яких вид рослини, умови навколишнього середовища (температура, вологість, освітлення тощо) та концентрації гормону (Janda et al., 2014). Ендогенна СК відіграє значну роль у регуляції фізіологічних та біохімічних процесів упродовж життєвого циклу рослини (Vicente, Plasencia, 2011). Гормон задіяний в регуляції процесів проростання насіння, вегетативного росту, фотосинтезу, дихання, термогенезу, формування квіток і насіння, старіння. СК сприяє підтримці клітинного окислювально-відновного гомеостазу за рахунок регуляції активності антиоксидантних ферментів (Joseph et al., 2010; Slaymaker et al., 2002), індукції альтернативного шляху дихання (Moore et al., 2002) (рис. 1.16).

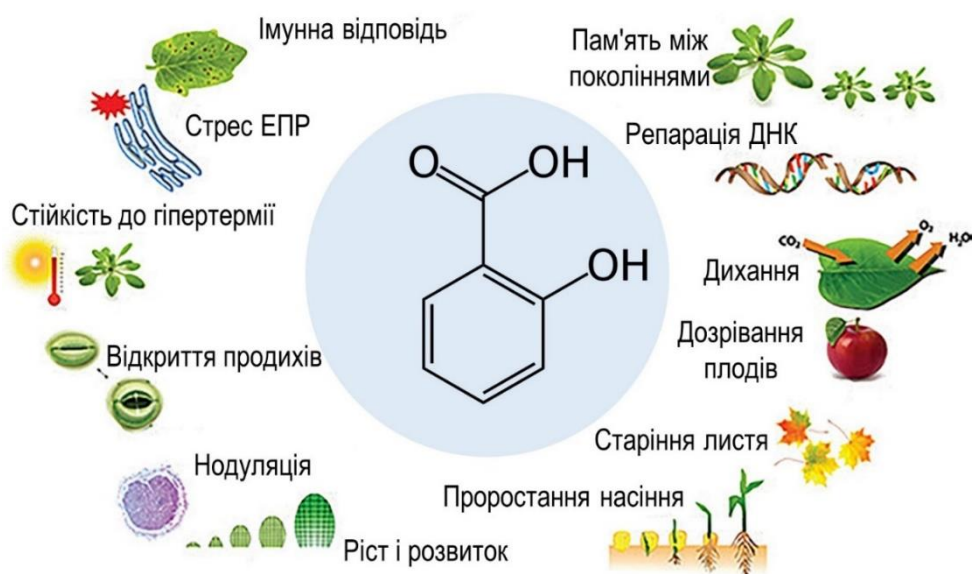


Рис. 1.16. Біологічні функції саліцилової кислоти у рослин. Саліцилова кислота регулює безліч процесів розвитку й стресових реакцій у рослин. Поряд із добре встановленими функціями СК в імунних реакціях рослин, процесах росту клітин, проростанні насіння, теплостійкості, диханні, регуляції продихової апертури, формуванні врожаю, утворенні бульбочок в симбіозі з бактеріями-азотфіксаторами (нодуляція), старінні листя виявлено нові функції СК, наприклад, її роль у стресових реакціях в ендоплазматичному ретикулумі, репарації пошкоджень ДНК і в передачі інформації між поколіннями (адаптовано за Liu et al., 2015).

Активність РНК-залежної РНК-полімерази (RdRP), яка синтезує короткі сRNA, використовуючи клітинні або вірусні РНК як шаблони, підвищувалась у заражених вірусом або оброблених СК рослин тютюну. Ген *NtRDRP1* експресувався як вірусною інфекцією, так і екзогенною СК та її біологічно активними аналогами (Xie et al., 2001).

Вміст СК суттєво варіює залежно від виду та органу рослини. Так, рівні гормону істотно відрізнялись у квітках семи та в листках 27 теплочутливих видів (Raskin et al., 1990). У листках *Nicotiana tabacum* L. вміст СК був менше 100 нг/г сирої маси (Malamy et al., 1992), тоді як у *Solanum tuberosum* L. сягав 10 мкг/г сирої маси (Navarre, Mayo, 2004). У *Arabidopsis thaliana* сумарний вміст СК коливався від 0,25 до 1 мкг/г сирої маси (Brodersen et al., 2005)

Роль СК у проростанні насіння неоднозначна. Основні дослідження цього процесу відбувались з використанням екзогенної СК, а пригнічення або прискорення проростання залежали від виду рослини і концентрації гормону. Проростання насіння ячменю та кукурудзи за концентрації СК > 3 мМ повністю пригнічувалось (Xie et al., 2007). Водночас, за концентрації СК від 0,3 до 0,9 мМ покращувались швидкість та відсоток проростання насіння кукурудзи, збільшувалась довжина пагонів (Sallam, Ibrahim, 2015). Для проростання пшениці в нормальних умовах СК непотрібна (Barakat et al., 2013; Miura, Tada, 2014).

Екзогенна СК покращує фізіологічні та молекулярні процеси, пов'язані з ростом і розвитком рослин. Як правило, високі концентрації СК (> 1 мМ) негативно впливають на ріст і розвиток рослин, а застосування оптимальних концентрацій гормону стимулює ці процеси (Koo et al., 2020). У рослинах пшениці за сольового стресу екзогенна СК посилювала накопичення розчинних цукрів і проліну, фотосинтетичних пігментів, підвищувала активність антиоксидантних ензимів, регулювала водний статус (Al-Whaibi et al., 2012; Mandavia et al. 2014). Фоліарна обробка проростків *Glycine max* L. Merr. суттєво збільшувала ріст пагонів та коренів, проте майже не впливала на швидкість фотосинтезу (Gutiérrez-Coronado et al., 1998). Праймування зернівок *Triticum aestivum* L. 10^{-5} М розчином СК сприяло збільшенню кількості листків, сирої та сухої біомаси рослин, нітрат-редуктазної та карбоангідразної активності. Однак високі концентрації гормону (10^{-3} М) інгібували ріст проростків (Hayat et al., 2005). За високої концентрації гормон негативно впливав на анатомічну будову листків та ультраструктуру тилакоїдних мембран хлоропластів рослин ячменю (Uzunova, Popova, 2000). СК регулював продихову активність рослин арабідопсису, перешкоджаючи надходженню бактеріальної інфекції (Melotto et al., 2006). Зростаючі концентрації СК (0,1 мМ, 0,5 мМ та 1 мМ), що потрапляли через корені *Hordeum vulgare* L. упродовж 7 днів, помітно вплинули на фотохімічну активність хлоропластів і проникність їхніх мембран, посилили акумуляцію малонового діальдегіду (Maslenkova et al., 2009).

СК впливала на фотосинтез у *Nicotiana tabacum* L., викликаючи закриття продихів та уповільнюючи перенос електронів у ФС II (Janda et al., 2012). Екзогенна СК (10 мкМ) посилювала асиміляцію CO₂ та підвищувала вміст фотосинтетичних пігментів у *Brassica juncea* L. (Fariduddin et al., 2003). Вивчення двох розчинних цитоплазматичних СК-зв'язуючих протеїнів показало, що гормон впливав на фотосинтез, зменшуючи активність Рубіско та карбоангідрази у *Nicotiana tabacum* L. (Slaymaker et al., 2002). Праймування насіння та фоліарна обробка ацетилсаліциловою кислотою, гліцинбетаїном і кінетином рослин з різним типом фотосинтезу сої (C₃) та кукурудзи (C₄) підвищувала провідність та транспірацію, швидкість фотосинтезу та ріст, індукувала солестійкість (Fahraji et al., 2014).

Трансгенні лінії *Arabidopsis thaliana* NahG із дефіцитом СК відзначались посиленням ростом, зменшенням вмісту АБК та меншими пошкодженнями ФС SII у репродуктивну фазу онтогенезу. Дефіцит СК індукував збільшення кількості насіння в 4,4 раза та покращення його складу, зокрема щодо вмісту вітамінів (α - та γ -токоферолу), антиоксидантів (β -каротину), концентрації азоту. Під час переходу до цвітіння рівень СК у листках зростав вдвічі (Abreu, Munne-Bosch, 2009). У рослинах арабідопсису та соняшника ключовим елементом, що пов'язує СК та цвітіння, виявився фактор транскрипції HANB10, який належить до родини HD-Zip II, індукує цвітіння, експресує специфічні перехідні гени цвітіння та пригнічує гени, пов'язані з формуванням реакції на біотичний стрес (Dezar et al., 2011). Після фоліарної обробки розчинами СК збільшились розмір плодів, вміст біоактивних сполук, цукрів та органічних кислот у яблуні, груші, черешні, апельсину, винограду, сливи та гранатах (Drogoudi et al., 2021; Коо et al., 2020).

Найбільш дослідженою є роль СК у набутті стійкості рослин до патогенів та адаптації до несприятливих умов довкілля. Як сигнальна сполука, пов'язана зі стресом, СК прямо чи опосередковано впливає на різні процеси росту та розвитку рослин. На сьогодні основні дослідження проводяться з використанням екзогенної обробки.

1.6. Жасмонати

Жасмонова кислота (ЖК) і її похідні: метилжасмонат (Me-ЖК), 7-ізожасмонат, жасмоїлглюкозиди, амінокислотні (АК) кон'югати, широко розповсюджені в рослинному світі. Присутність жасмонатів підтверджена у

понад 20 видів рослин, які належать до 150 родин, включаючи водорості, мохи, хвощі, папоротеподібні, голонасінні та гриби (Babenko et al., 2015). До цього часу триває дискусія навколо питання, що таке жасмонати: гормони чи фактори стресу, які утворюються при старінні органів? На користь гормональної природи жасмонатів свідчать їхнє поширення, специфіка реакції рослин на екзогенну обробку, взаємодія з іншими фітогормонами. Жасмонати належать до фізіологічно активних речовин, які впливають на ріст і розвиток рослин, проявляють стимулюючу та пригнічуючу дії (Wasternack, Song, 2017). Накопичення ЖК та її похідних в органах і тканинах рослин відбувається в результаті експресії ЖК-індукованих генів. ЖК залучена до регуляції цілої низки процесів, а саме: розвитку генеративних органів та зародку, старіння, визначення статі, проростання насіння, росту коренів, утворення бульб, рухів і чутливості листків (фототропізму), адаптації до дії стресових чинників (Ali, Baek, 2020; Huang et al., 2017).

Біосинтез і сигналінг

Дослідження біосинтезу ЖК та її метилового ефіру були розпочаті в 80-х роках минулого століття (Vick, Zimmerman, 1983). Жасмонати – специфічні циклопентанонові похідні ліпоксигеназного шляху окиснення поліненасичених жирних кислот. Родина ліпоксигеназ (ЛОГ) (лінолеат: кисень: оксидоредуктази, КФ 1.13.11.12.) об'єднує ензими ліпідного обміну, які каталізують регіо- та стереоспецифічне приєднання молекулярного кисню до 1,4-*цис*, *цис*-пентадієнового фрагменту поліненасичених жирних кислот (ПНЖК) (лінолевої, ліноленової та α -ліноленової). Окиснення ПНЖК є першою ланкою розгалуженого ензимного каскаду, в результаті якого утворюються біологічно-активні сполуки – оксиліпіни. Більшість ЛОГ окиснюють лінолеву та ліноленову кислоти в С-9- або С-13-положенні, продукуючи відповідно 9- та 13-гідроперокси, які започатковують щонайменше шість ензимних шляхів (Babenko et al., 2017). Синтез ЖК починається в хлоропластах із вивільнення α -ліноленової кислоти. 13-ЛОК каталізує приєднання молекулярного кисню до *цис-цис*-1,4-пентадієнної системи. Синтезований гідропероксидний продукт містить кон'югований *цис-транс* набір, який утворюється після міграції подвійного зв'язку при проходженні каталітичного циклу (рис. 1.21).

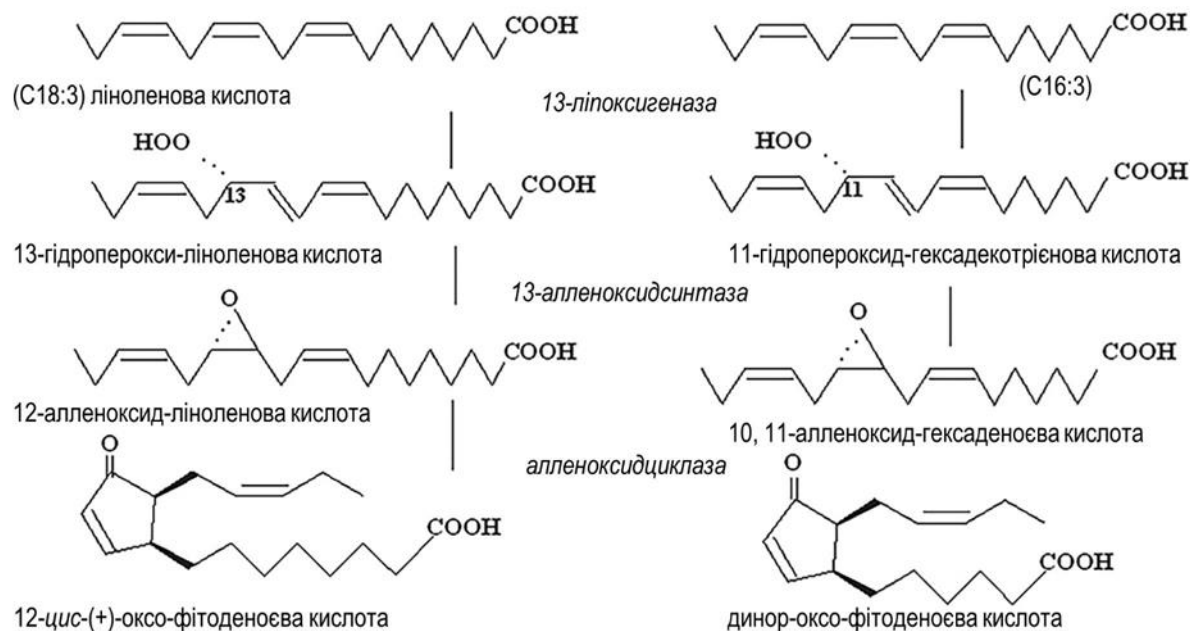


Рис. 1.21. Схема першого етапу синтезу жасмонової кислоти, який розпочинається в хлоропластах (адаптовано за Babenko et al., 2015).

13-гідропероксилінолева кислота (після розділення шляхів синтезу травматину та ЖК) конвертується в епоксид за участю 13-алленоксидсинтази (АОС) та циклізується алленоксидциклазою до утворення циклопентенону (*cis*)-12-оксофітодієнової кислоти (ОФДК). Ензими фосфоліпаза, 13-ЛОГ, АОС та АОЦ локалізовані в хлоропластах (рис. 1). Перетворення кільця циклопентенону ферментом редуктазою з наступними трьома циклами β -окиснення відбувається у пероксисомах (рис. 1.22).

Остаточний продукт (+)-7-ізо-ЖК може трансформуватись у (-)-ЖК. Один з етапів конвертації ЖК відбувається в цитозолі, а саме: кон'югація ЖК із амінокислотою ізолейцином з утворенням амінокислотного кон'югату, або метилювання з утворенням Me-ЖК. Вивільнення 12-оксо-фітадієнової кислоти, яка залучається до процесів трансформації під час синтезу ЖК, відбувається з участю галактоліпази (рис. 1.23). Заключний етап біогенезу ЖК здійснюється в пероксисомах, тоді як ензими, що задіяні на початкових етапах біосинтезу, локалізовані в пластидах. Проте, яким чином відбувається переміщення інтермедіатів синтезу ЖК між пластидами і пероксисомами, поки що не встановлено (Babenko et al., 2015; Wasternack, Feussner, 2018).

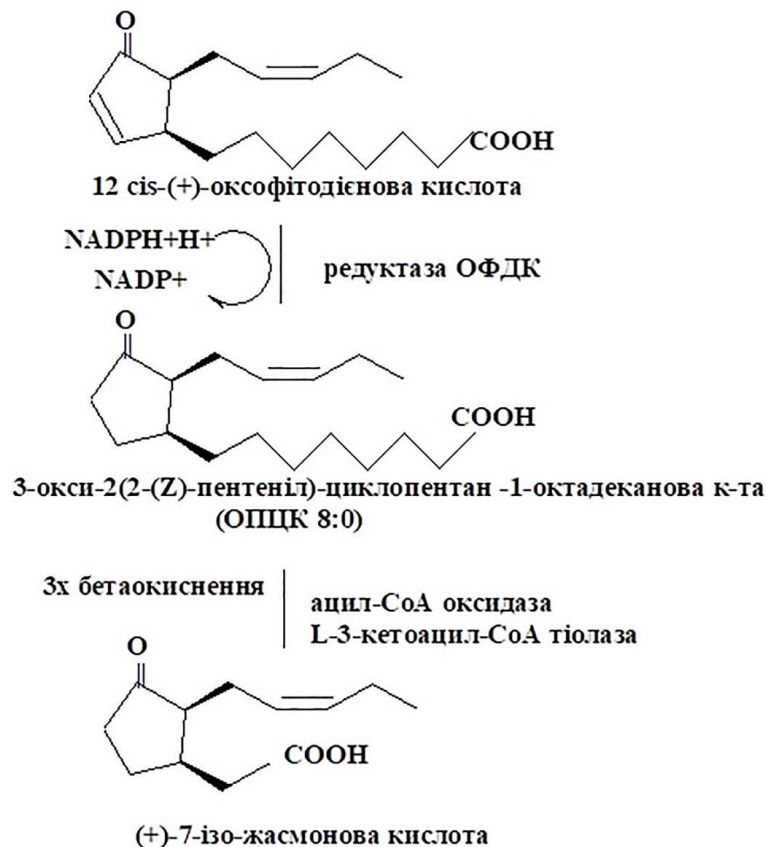


Рис. 1.22. Схема другого етапу синтезу жасмонової кислоти, який відбувається у пероксисомах (адаптовано за Vabenko et al., 2015).

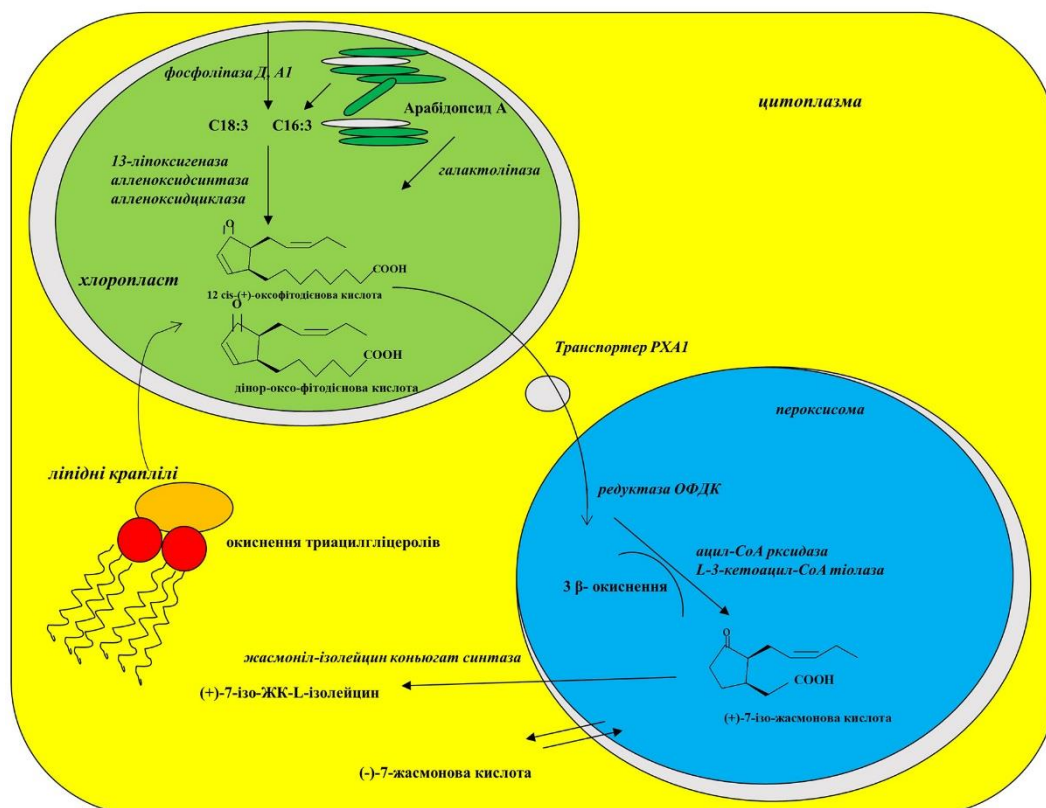


Рис. 1.23. Схема каскаду синтезу жасмонової кислоти (адаптовано за Vabenko et al., 2015).

Регуляція фізіологічних процесів у рослинній клітині з участю жасмонатів здійснюється на транскрипційному й трансляційному рівнях. На рівні транскрипції відбувається експресія певних генів, утворення значної кількості мРНК і специфічних протеїнів, тоді як на рівні трансляції – гальмування синтезу „нормальних” протеїнів при збереженні синтезу відповідних мРНК (Гуревич и др., 2000; Creelman, Mullet, 1997). ЖК-чутливі фактори транскрипції, які регулюють накопичення вторинних метаболітів, що викликане жасмонатами, належать до різних родин, серед яких AP2/ERF, bHLH, MYB і WRKY (Zhou, Memelink, 2016). Визначені окремі гени, які активуються за участі ЖК. У *Solanum tuberosum* L. – це гени-інгібітори протеїнази (*p.pin I* та *p.pin II*), у *Lycopersicon esculentum* L. – ген *t.pin I*, ген ЛОГ (*lox-3*) і гени запасних протеїнів (*vsp A* і *vsp B*), у *Glycine max* L. – ген фенілаланін-амоній-ліази (*pal*) з дріжджового гриба *Rhodotorula rubra* L., у *Petroselinium sativa* L. – ген халконсинтази (*chs*), у *Agrobacterium rhizogenes* – ген нопалінсинтази (*nos*) з тканин пухлини, який викликає хворобу “бородатий корінь”. Встановлено, що делеції промоторної зони перерахованих вище генів призводять до втрати ними чутливості до дії ЖК. Розшифровано ділянки ДНК, котрі відповідають за взаємодію з жасмонатами. Зокрема, така ділянка гена *p.pinII* знаходиться між 500 та 620 нуклеотидними послідовностями (н.п.), гена *vsp A* – між 1170 та 1270 н.п., гена *vsp B* – між 480 та 580 н.п., гена *chs* – між 120 та 170 н.п. (Гуревич и др., 2000).

Проте, значні розміри ділянок ставлять під сумнів припущення про пряму взаємодію між фітогормоном та ДНК. Вірогідно, має місце взаємодія з протеїном, котрий утворює комплекс з ЖК. Так, у промоторній зоні жасмонат-залежних генів (*vsp A*, *vsp B*, *p.pin II*, *chs*) виділено специфічну нуклеотидну послідовність G-бокс, котра містить гексануклеотид CACGTG, з яким зв'язується фактор ініціації транскрипції. Послідовність G-бокс виявлено в промоторних зонах генів у дріжджів, бактерій, рослин і ссавців. Показано, що окрім жасмонатів на активність генів впливають інші фітогормони, серед яких абсцизова (АБК) та індоліл-3-оцтова (ІОК) кислоти. Встановлено, що у генів *vsp A*, *vsp B*, *p.pin II* та *chs* на відстані 10–50 н.п. від G-боксу знаходяться дві гомологічні послідовності – бокси I та III. Розміри гомологічних боксів (у межах одного оберту спіралі ДНК) і значна відстань між ними вказують на те, що з регуляторними ділянками генів, скоріше за все, зв'язується не один, а кілька протеїнів-регуляторів, які утворюють складний комплекс для взаємодії з ЖК. Таке припущення підтверджено в дослідях з геном *p.pin II* із *Solanum tuberosum* L. Виділений фрагмент ДНК клонували в плазміді pTE2pb. У

результаті отримали афінний сорбент, за допомогою якого із суміші протеїнів виділили і охарактеризували чотири білки, котрі десорбціювали з афінного сорбенту в присутності 4 мкМ розчину Me-ЖК. Отримані протеїни виявилися субодиницями двох протеїнів-репресорів транскрипції, індуктором яких є метилжасмонат. Зв'язування протеїнів-репресорів із регуляторними ділянками гена відбувається за участі боксів G, I та III, однаково чутливих до дії АБК та ЖК (Гуревич и др., 2000). Пригнічення ЛОГ-шляху із зменшенням вмісту ЖК спостерігалось в результаті зниження експресії генів, викликаного ушкодженнями при пораненні листків томатів (Hildmann et al., 1992). За умов зневоднення у листках АБК-дефіцитного мутанту ячменю відмічалось накопичення жасмонат індукованої мРНК і протеїнів (Walker-Simmons et al., 1989). Серед жасмонатів у цитоплазмі рослинних клітин найактивнішим виявився ізолейцинжасмонат. За відсутності стресових впливів його вміст низький, через що транскрипційні фактори ЖК-сигналіngu перебувають в репресованому стані (Ali, Baek, 2020). Під впливом стресорів посилюється синтез ЖК та її трансформація в ізолейцинжасмонат, здатний зв'язуватись із F-бок-протеїном (COI₁) – рецептором жасмонату (Thines et al., 2007). Після взаємодії ізолейцинжасмонату з комплексом SCF/COI₁ останній набуває здатності до убіквітинування протеїнів родини Jasmonate-Zim-Domain (JAZ) – репресорів ЖК-сигналіngu. Протеасомна деградація JAZ призводить до вивільнення транскрипційного фактору MYC2 з JAZ-MYC2 комплексу. Таким чином експресуються жасмонат-залежні гени, які контролюються транскрипційним фактором MYC2 (Jang et al., 2020). Молекулярні механізми біосинтезу та сигналіngu жасмонатів, детально охарактеризовані на модельних рослинах, виявили вражаючі паралелі між сигналіngом жасмонатів і ауксину, що вказує на їхнє спільне походження (Han, 2017).

Функціональна активність

ЖК та її похідні залучені до регуляції процесів розвитку генеративних органів і зародку, старіння, визначення статі, проростання насіння, росту коренів, утворення бульб, фототропізму, адаптації (Chini et al., 2016; Wasternack et al., 2013; Wasternack, Strnad, 2016). Органи рослин відрізняються за вмістом жасмонатів. Так, квітки, молоді листки й плоди *Vicia faba* L. містили значну кількість жасмонатів (10–30 мкг/г маси сирої речовини), тоді як у коренях, зрілих і старих листках знайдені лише слідові кількості гормону (Sembdner, Parthier, 1993). У зрілих плодах сої найвищий вміст ЖК (0,4 мкг/г маси сирої речовини) визначено в перикарпії (особливо в його судинних пучках), рубчику та

насіннєвій шкірці, найнижчий – в сім'ядолях і зародковій осі (0,2 мг/г маси сирої речовини). У проростків сої рівень ЖК у гіпокотилі, зоні поділу клітин і в молодих бруньках вищий, ніж у зоні розтягування, старих ділянках стебла та кореня, а також у старих листках (Панюта та ін., 2009).

ЖК відіграє важливу роль у формуванні клітинної стінки, оскільки бере участь в регуляції синтезу целюлози. Так, збільшення рівня ЖК у дефіцитних за ознакою вмісту целюлози мутантах *Arabidopsis thaliana* супроводжувалось розтягуванням клітин і компенсаторним зростанням лігніну в клітинній стінці на фоні втрати целюлози (Sanchez-Rodriguez et al., 2010). ЖК та її метаболічні попередники ініціюють утворення стресових протеїнів, серед яких інгібітори протеїназ (Farmer, Ryan, 1990).

До фізіологічних функцій жасмонатів належить регуляція процесів формування статевих органів рослин (Chuck, 2010; Ming et al., 2011). Разом із ауксинами гормон індукує видовження флоральних органів, контролює розвиток пиляків і дозрівання пилку (Chandler, 2011). У суцвіттях жасмонат-дефіцитних мутантів *ts1* та *ts2* кукурудзи після додавання ЖК відновлювався розвиток тичинок, що засвідчило участь гормону у формуванні чоловічих квіток (Acosta et al., 2009).

ЖК та її похідні задіяні не лише в процесах регуляції росту й розвитку, а й в адаптації до дії стресових чинників (Dar et al., 2015; Tuteja, Sopory, 2008). Жасмонати індукують універсальні та специфічні адаптивні реакції, впливають на активність антиоксидантних ензимів, редокс-гомеостаз, метаболізм хлорофілів (Syvash, Zolotareva, 2017). У листках квасолі, кукурудзи, бавовни, тополі, тютюну, картоплі, арабідопсису й інших покритонасінних видів рослин внаслідок механічного ушкодження утворювалася значна кількість ЖК (Chehab et al., 2008). За умов посухи в рослинах арабідопсису відбувалось транзиторне зростання вмісту ЖК (Ali, Baek, 2020; Ruan et al., 2019). Підвищення рівня ендогенної ЖК спостерігалось в листках сої у відповідь на дегідратацію (Савченко и др., 2014). Цікаво, що цей ефект за часом випереджав накопичення абсцизової кислоти, що може вказувати на первинність сигналу ЖК в умовах осмотичного стресу. Накопичення ЖК за дії сольового стресу зафіксовано в рослинах томату, картоплі та рису (Ali, Baek, 2020; Kang et al., 2005; Ryu, Cho, 2015). Схожі зміни рівня ЖК спостерігалися в рослинах арабідопсису, банану та рису у відповідь на дію низької температури (Du et al., 2013; Hu et al., 2013; Ruan et al., 2019; Wang et al., 2020). У рослин *Aquilaria sinensis* спостерігалось значне підвищення вмісту ЖК в умовах теплового стресу (Xu et al., 2020). У дослідженнях з *Arabidopsis thaliana* показано, що за дії стресів ЖК синергічно

взаємодіє з етиленом (Xu et al., 2001). Водночас, характер взаємодії з СК (Beckers, Spoel, 2006) і АБК (Anderson et al., 2004) залежно від виду стресу змінювався з синергічного на антагоністичний.

Протекторні ефекти екзогенної ЖК в умовах засолення, посухи, гіпо- та гіпертермії, УФ-опромінення залежать від виду рослини та концентрації гормону (Liu et al., 2012; Sharma, Laxmi, 2015). Екзогенні ЖК і Ме-ЖК сприяли підвищенню стійкості рослин різних видів до дії низьких позитивних та негативних температур (Игнатенко и др., 2020; Hu et al., 2017), високої температури (Karpets et al., 2014), дегідратації (Wang, 1999), засолення (Yastreb et al., 2015). За гіпертермії обробка розчином ЖК підвищувала активність антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази, каталази та аскорбатпероксидази в колеоптилях пшениці. Індукуванню антиоксидантної системи захисту передувало транзиторне посилення генерації супероксидних аніон-радикалів (Karpets et al., 2014). Встановлений позитивний ефект обробки метилжасмонатом (МеЖК) на функціонування фотосинтетичного апарату рослин пшениці за умов посухи. Зафіксовано зниження продигової провідності та швидкості транспірації, ефективне використання внутрішньотканинної води, ріст активності супероксиддисмутази, пероксидази, каталази та зниження вмісту малонового діальдегіду (Ma et al., 2014). За водного дефіциту обробка ЖК рослин ячменю індукувала збільшення вмісту ендогенної АБК, зменшувала ступінь ушкодження мембран за рахунок гальмування перекисного окислення ліпідів, підвищувала посухостійкість (Bandurska et al., 2003). Показано, що екзогенний МеЖК пом'якшує ефект УФ-опромінення у рослин ячменю завдяки посиленню антиоксидантного захисту (Fedina et al., 2009; Zhang, Ervin, 2005). Екзогенна обробка МеЖК рослин пшениці протидіяла згубному впливу УФ-опромінення за рахунок активації супероксиддисмутази, пероксидази, накопичення проліну та антоціану. Зростав вміст хлорофілів *a* і *b*, відновлювалась більшість показників флуоресценції фотосистеми II (Liu et al., 2012). За екзогенної обробки ЖК у багатьох рослин посилювався синтез антоціану. Припускають, що специфічний жасмонат-індукований протеїн F-box активує експресію генів біосинтезу антоціаніну *DFR*, *LDOX* та *UF3GT* (Shan et al., 2009). Антоціани разом з іншими флавоноїдами здатні зв'язувати АФК, серед яких пероксид водню, синглетний кисень, супероксид-гідроксил та пероксидні радикали (Gould et al., 2002). Фоліарна обробка 21-добових рослин рису в концентрації 10 мкМ розчином МеЖК посилювала синтез протеїнів, задіяних у захисті від наслідків механічного стресу (Vertini et al., 2019).

При порівнянні ефектів екзогенних ЖК і АБК за умов сольового стресу виявилось, що в коренях рису ЖК активувала пероксидазу, а також індукувала синтез 32 і 28 кДа поліпептидів, PR-1 і PR-10 протеїнів, пов'язаних із патогенезом, та протеїну SalT (salt stress-responsive protein). За обробки рослин АБК накопичення перерахованих протеїнів не відбувалось. Водночас ЖК не індукувала синтезу LEA-протеїнів (late embryogenesis proteins), що утворювались за дії АБК (Moons et al., 1997).

Отже, ЖК за участі сигнальних посередників і у взаємодії з іншими компонентами гормональної системи здатна індукувати як універсальні, так і досить специфічні фізіологічні реакції, необхідні для виживання й збереження продуктивності в екстремальних умовах.

1.7. Брасиностероїди

Брасиностероїди (БС) – подібні до стероїдних гормонів тварин фіто стероїди, задіяні в регуляції процесів росту, репродукції, формування судинної системи, розвитку квітів і плодів (Wei, Li, 2020). Вони функціонують як головні перемикачі під час запуску метаболічних реакцій у відповідь на стресові навантаження (Wajguz, 2010). БС – похідні 5 α -холестеролу – відрізняються за структурою завдяки бічним вуглецевим ланцюгам. Відповідно до кількості атомів вуглецю та алкільних груп у бічних ланцюгах виділяють С-27, -28 і -29 брасиностероїди (рис. 1.24).

У рослинних клітинах БС присутні у вільному (активні) або зв'язаному (неактивні) з жирними кислотами та цукром стані (Fujioka, Yokota, 2003). До 50% брасиностероїдів припадає на С-28. До активних форм належать 24-епібрасиноліди і 28-гомобрасиноліди (Kang, Guo, 2011). БС присутні у всіх органах рослин, але найбільша концентрація (100 нг/г біомаси) зафіксована в пилкових зернах і насінні, тоді як в пагонах і листках вміст гормону складав відповідно 0,01 і 0,1 нг/г біомаси (Bartwal, Arora, 2020). БС, зв'язуючись з рецепторами на поверхні клітин, ініціюють сигнальний каскад, що призводить до змін у експресії генів. Сигнальні шляхи БС не є лінійними, а перебувають у взаємодії з сигнальними шляхами інших гормонів (Nolan et al., 2017). На сьогодні ідентифіковано приблизно 70 БС у покритонасінних та голонасінних рослин, птеридофітів, мохоподібних і водоростей (Wajguz, Tretyn, 2003). Встановлено, що стерини трансформуються у брасиноліди за ізопреноїдним шляхом (Symons et al., 2008). Брасиноліди є кінцевим продуктом синтезу БС і належать до

високоєфективних форм гормону (Zhao, Li, 2012). БС індукують стійкість рослин до абіотичних стресорів шляхом модуляції ферментативної і неферментативної антиоксидантної активності (Bartwal, Arora, 2020; Chen et al., 2021; Chi et al., 2020; Rattan et al., 2020; Sharma et al., 2016; 2017). Повідомлялось, що БС стимулювали утворення фітохелатину (Vajguz, 2002). Щоб подолати шкідливий вплив важких металів, БС взаємодіють з ауксинами, цитокінінами, АБК, етиленом та жасмоновою кислотою (Kour et al., 2021).

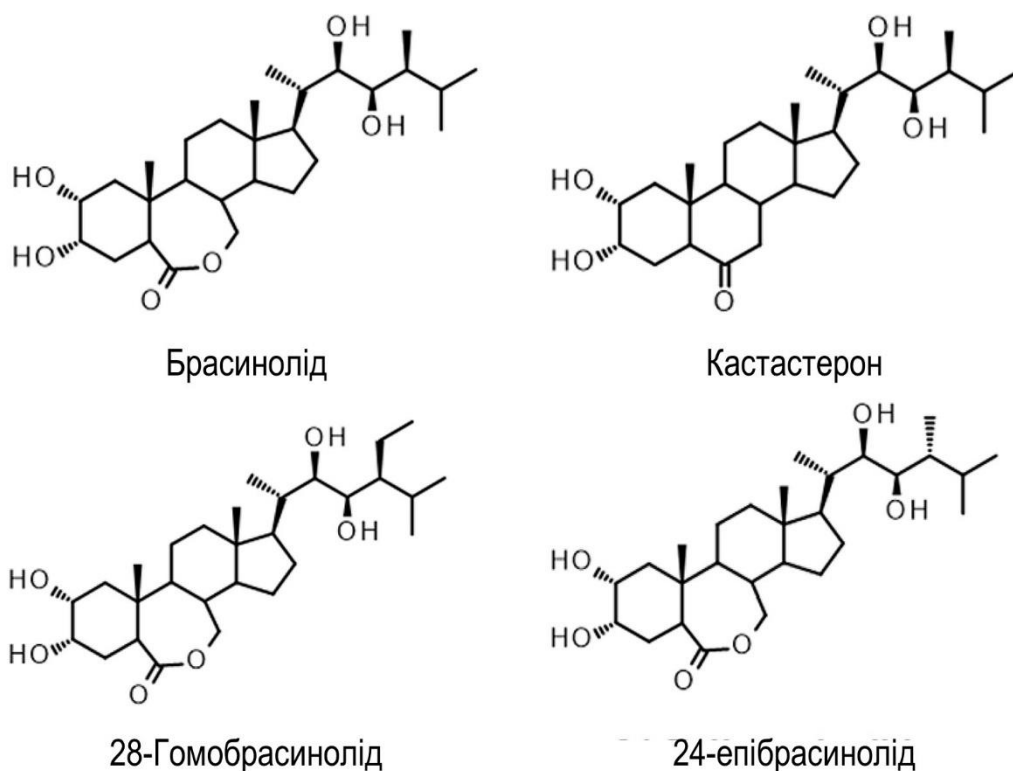


Рис. 1.24. Структура поширених брасиностероїдів (адаптовано за Peres et al., 2019).

Біосинтез і сигналінг

Генетичні та біохімічні дослідження визначили більшість ферментів, задіяних у біосинтезі БС, проте молекулярні механізми біосинтезу гормону залишаються малодослідженими (рис. 1.25). Встановлено, що біосинтез брасиноліду (28-епібрасиноліду) протікає за двома С6-окислювальними шляхами: раннім і пізнім (Fujioka et al., 1998). Попередником брасинолідів є рослинний стероїд кампестерол (Yokota et al., 1991). Специфічний БС-попередник кампестеролу спочатку трансформується в кампестанол, після чого активуються ранній та пізній С6-шляхи окислення. Визначені залучені до цього процесу ферменти, серед яких DET2, DWF4, цитохром монооксигенази (Сур

P450), ROT3, BAS1, BC оксидаза 2 (BRox2), конститутивний ген фотоморфогенезу і карликовості (CPD) і BC оксидаза 6 (BR6ox1) (Bhanu, 2019). Для синтезу брасиноліду необхідний фермент Cyp450 (CYP85A2), який прискорює перетворення 6-дезоксикастастерону в брасинолід (Kim et al., 2005).

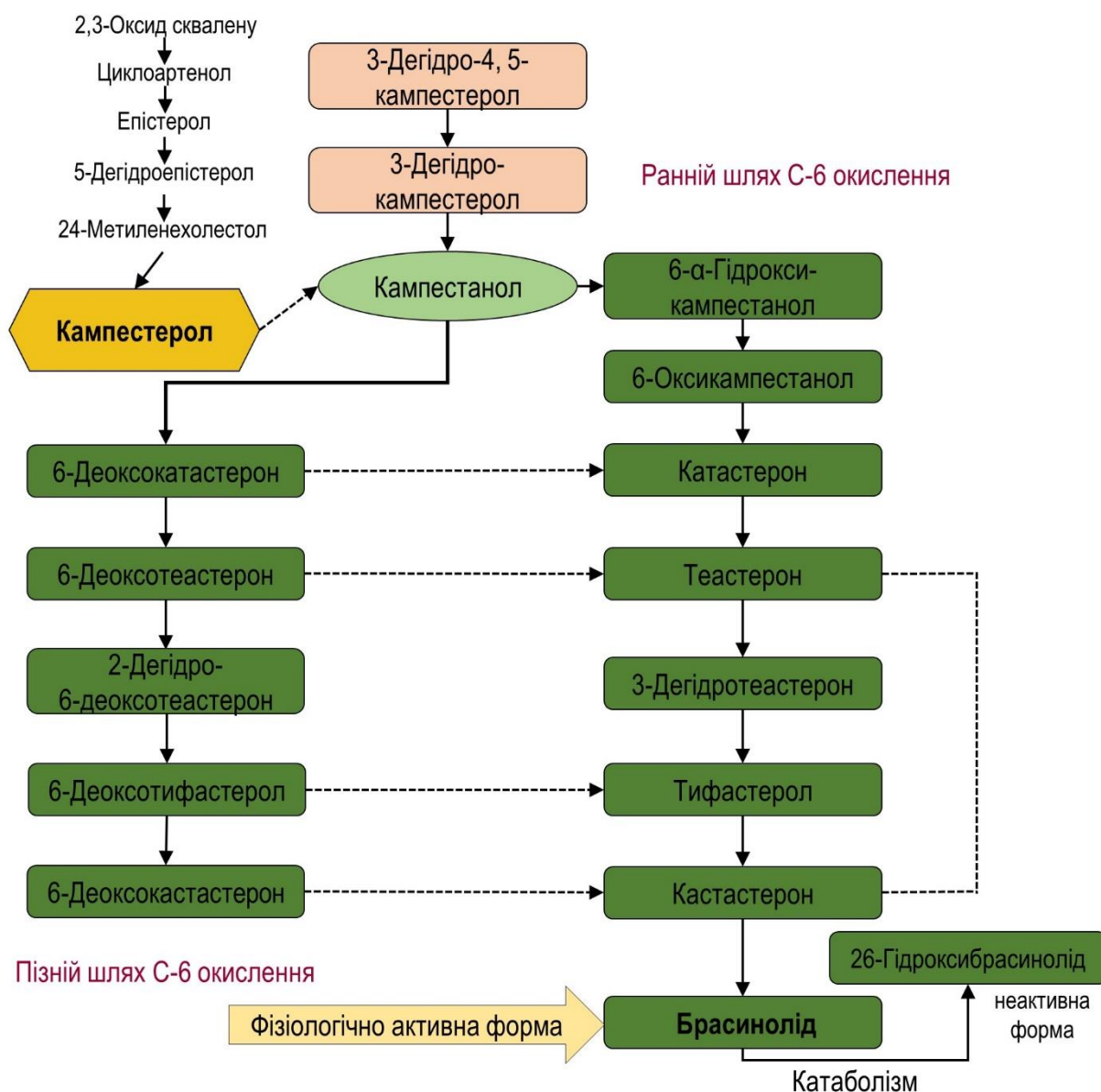


Рис. 1.25. Схематичне зображення етапів біосинтезу брасиностероїдів. Показано ранній та пізній шляхи біосинтезу за рахунок окислення в С-6-положенні (адаптовано за Kour et al., 2021).

Рівень ендогенних BC регулюється шляхом пригнічення генів біосинтезу гормону, або шляхом інактивації активних форм гормону (Yu et al., 2011). Транскрипційні фактори BES і BZR контролюють весь шлях біосинтезу BC. BZR1 бере участь у регуляції генів біосинтезу BC та в пригніченні цих генів за допомогою негативного зворотного зв'язку (He et al., 2005). На біосинтез BC

впливають ауксини. Обробка екзогенною ІОК та її синтетичним аналогом 2,4-D регулювала біосинтез БС, підвищувала ендогенний рівень БС у коренях арабідопсису та стимулювала їхнє видовження (Chung et al., 2011; Yoshimitsu et al., 2011).

Інгібітором біосинтезу БС виявився брасиназол (Брз). Рослини *Arabidopsis thaliana*, вирощені без освітлення, після обробки Брз набували ознаки рослин, вирощених за освітлення (Nagata et al., 2000). Брз знижував рівень БС у листках ячменю, проте після обробки екзогенними БС цей ефект скасовувався (Vajguz, 2019). Потужним інгібітором метаболізму БС є пропіконазол (Пкз). У рослин арабідопсису та кукурудзи, оброблених Пкз, гальмувався ріст первинного кореня та зменшувались розміри сім'ядолей. За обробки рослин Пкз та 24-епібрасинолідом довжина кореня зростала (Hartwig et al., 2012). Інгібіторами біосинтезу БС є також вориконазол, фенпропіморф і флуконазол, які пригнічують синтез ізомерів циклоевкаленолу-туптузіфоліолу, відповідальних за гальмування синтезу БС (Rozhon et al., 2019).

Сигнальний каскад, ініційований БС, розділяють на три етапи: розпізнавання БС і рання активація BRI1 рецепторних кіназ; інактивація інгібіторів BIN2, фосфатаз і кіназ; регуляція транскрипційних факторів BES1 і BZR1. БС розпізнається BRI1 рецепторною кіназою, локалізованою на плазматичній мембрані (Clouse, 2011). BRI1 є ліганд-незалежним гомодимером, відповідає за зв'язування, стабілізацію, ініціацію та передачу сигналів БС (Albrecht et al., 2008). Рецепторні кінази рослин за окремими характеристиками виявились подібними до рецепторних кіназ ссавців TGF- β і RTKs (Wang et al., 2008). Сигнальна активність БС призводить до деактивації брасиностероїд-нечутливої-2 (BIN2) кінази, що розглядається як основний ефект БС-сигналінгу (Chung, Choe, 2013). Основними транскрипційними факторами є стійкий до брасиназолу BZR1 і супресор BRI 1-EMS-1 (BES1). BZR1 і BES1 регулюють активність генів, задіяних у різних фізіологічних процесах, зокрема: регуляції росту й розвитку, білковому метаболізмі, міжклітинному транспорті, біосинтезі компонентів клітинної стінки, хроматину та цитоскелету, формуванні реакції на чинники навколишнього середовища та міжгормональній взаємодії (Peres et al., 2019). BES1 діє як індуктор, тоді як BZR1 – репресор у сигнальному каскаді БС (He et al., 2005).

Функціональна активність

Брасиностероїди беруть участь у регуляції цілої низки процесів, серед яких ріст і розвиток, поділ і подовження клітин, диференціювання судин,

репродуктивний розвиток, модуляція активності генів тощо (Bajguz, 2007). БС-дефіцитні та БС-нечутливі мутанти *Arabidopsis thaliana* характеризувались карликовим ростом, мали короткі черешки, в них уповільнювався процес цвітіння та відзначалась низька фертильність. Такі ж БС-мутанти інших видів, зокрема дводольних рослин *Solanum lycopersicum*, *Pisum sativum* і *Petunia hybrida*, а також однодольних рослин *Oryza sativa*, *Hordeum vulgare* і *Zea mays* характеризувались аналогічними фенотиповими ознаками (Clouse, 2011; Verhoef et al., 2013; Vrijet et al., 2012).

БС підвищують швидкість проростання насіння та ріст сходів. Вони контролюють гени α -субодиниці G-білка 1 (GPA1) і рецептора 1, пов'язаного з G-білком (GCR1), які відповідають за проростання насіння (Lapik, Kaufman, 2003; Mahesh et al., 2013). БС відіграють ключову роль у диференціації рослинних клітин. Дефіцитні за вмістом БС мутанти рису, в яких відсутня активність С-6-оксидази, відзначались аномальною будовою, видовженням клітин листка, стебла та інших органів (Hong et al., 2002). У БС-дефіцитних мутантів зменшувались розмір і кількість клітин епідермісу та мезофілу листків (Hong et al., 2002), тоді як у рослин з гіперекспресією рецептора БС BRI1 розміри клітин епідермісу та мезофілу були значно більшими (Caco-Delgado et al., 2004). При застосуванні БС зростала площа та біомаса листків, вміст хлорофілу та інтенсивність фотосинтезу (Yuan et al., 2012). Регулюючи активність, хлорофілази, брасиностероїди сприяють стабілізації тилакоїдних мембран (Bajguz, Nayat, 2009). Вони експресують ген Рубіско активизи, яка відіграє ключову роль у фотосинтезі за умов посухи і теплового стресу. В оброблених БС проростків зростала асиміляція CO₂ та квантовий вихід фотосистеми II; карбоксилазна та оксигеназна активність Рубіско, експресувалися гени біосинтезу великих і малих субодиниць Рубіско, що позитивно впливало на фотосинтез (Xia et al., 2009). БС підтримують іонний гомеостаз у листках, коренях та епикотилі, сприяють надходженню незамінних неорганічних іонів та зменшують надходження токсичних (Liu et al., 2014). 24-епібрасинолід посилював азотний обмін, активність нітратредуктази, глутамін синтетази, глутамат синтази і глутамат дегідрогенази в проростках томатів (Shu et al., 2016).

Взаємодія БС з іншими рослинними гормонами є надзвичайно важливою для регуляції ростових процесів та формування стресостійкості. БС підвищують стійкість рослин до біотичних і абіотичних стресів шляхом активації BZR1/BES1-факторів транскрипції. БС регулюють продукування АФК та активують антиоксидантний захист. Транскриптомний аналіз виявив, що БС регулюють активність тисяч (39,829) генів для посилення системи захисту

рослин (Anwar et al., 2018). Завдяки взаємодії з АБК експресуються причетні до формування стресостійкості гени (Zhang et al., 2009). Екзогенні БС індукували зростання вмісту ендогенних саліцилової та жасмонової кислот і етилену (Wu et al., 2017) та позитивно впливали на накопичення ендогенних БС (Yuan et al., 2010). БС та ауксини розглядаються як головні регулятори розвитку коренів (Wei, Li, 2015; Zhao, 2010). Обробка БС проростків арабідопсису продемонструвала, що активність ауксинів визначається БС-сигналігом (Vert et al., 2008). При регуляції генів, задіяних у подовженні клітин кінчика кореня, БС та ауксини взаємодіють антагоністично. Для оптимального росту кореня необхідна збалансованість у вмісті цих гормонів (Chaiwanon, Wang, 2015). БС задіяні в регуляції росту стебла. Вони індукують біосинтез гіберелінів і наступну деградацію DELLA-протеїнів. Моделювання та аналіз крос-току між БС і ГБ показали, що взаємодія між BZR1/BES1–DELL впливає на динаміку сигнальних шляхів цих гормонів (Allen, Ptashnyk, 2017). При надмірній експресії гену *SKX3*, відповідального за деградацію цитокінінів, зменшувався рівень ЦК в коренях, що викликало гальмування їхнього росту та послаблення росту листків рослин арабідопсису (Werner et al., 2010).

1.8. Міжгормональна взаємодія

Ріст і розвиток рослин регулюються шляхом складної збалансованої взаємодії між різними класами фітогормонів.

Дозрівання та проростання насіння

Головними інтеграторами дозрівання, спокою та проростання насіння є гібереліни та абсцизова кислота (Косаківська та ін., 2019а; Shu et al., 2018). ГБ активують проростання насіння, в той час як АБК забезпечує його спокій. Баланс між гіберелінами та АБК є вирішальним при визначення стану насіння (рис. 1.26).

При проростанні АБК пригнічує експресію α -амілази в алейроновому шарі зернівок злаків. Промотор α -амілази (*GAMYb*) відповідає за активацію ГБ завдяки протеїну SLR1 родини DELLA. Індуковані АБК-протеїнкіназа Ser/Thr та PKABA1 інгібують *GAMYb* та α -амілазу через DELLA (Gómez-Cadenaset al., 2001). У зрілому сухому насінні високий рівень АБК активує TFs, ABSCISIC ACID INSENSITIVE 3 (*ABI3*) та *ABI5*, які негативно впливають на рівень ГБ. За низьких рівнів ГБ-білок RGL2 родини DELLA індукує зростання вмісту

ендогенної АБК через експресію *ABI5* – репресора проростання (Piskurewicz et al., 2008).

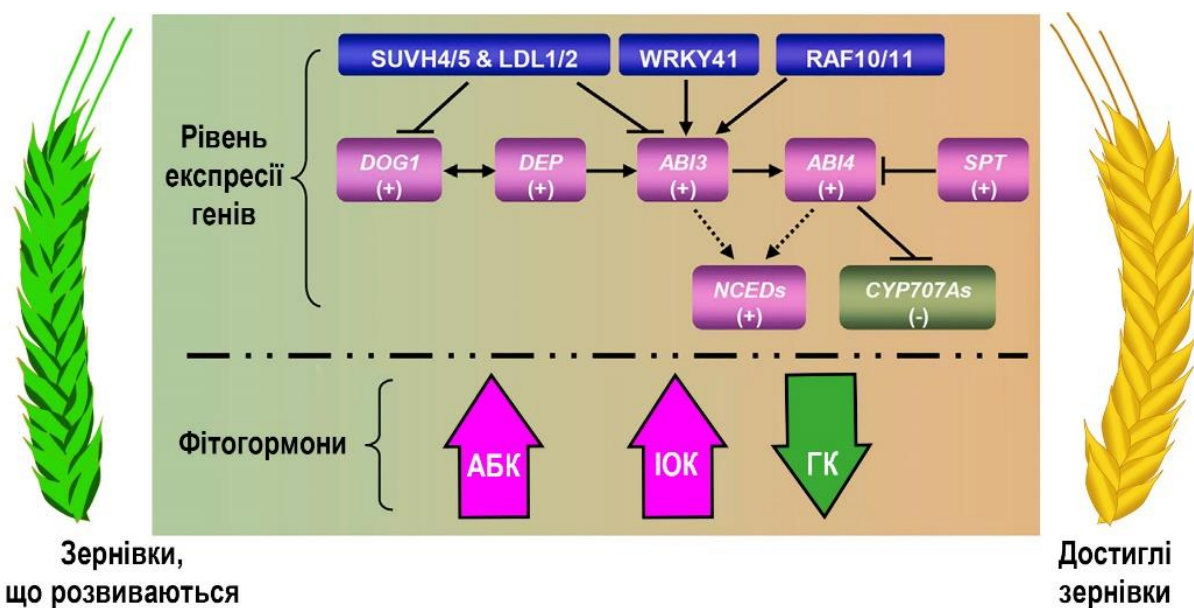


Рис. 1.26. Акумуляція фітогормонів та експресія ключових генів при дозріванні зернівок злаків. За високого вмісту ендогенної АБК і низького гіберелінів зернівки переходять у стан спокою, тоді як за низького рівня АБК і високого гіберелінів індукуються дозрівання й проростання зернівок. Баланс регулюється на рівні синтезу гормонів і балансу їхніх сигнальних каскадів. Проростання зернівок контролюють гени спокою *QTL DOG1*, а також відповідальні за синтез гіберелінів гени *GID1A* і *GID1C* й АБК *ABI3*, *ABI1* і *ABI5*, які контролюють схожість. Під час дозрівання зернівок пригнічується транскрипція задіяних у катаболізмі АБК генів *CYP707As* та активуються гени біосинтезу АБК – *NCEDs*, що призводить до накопичення АБК. Гени-регулятори стану спокою *DOG1*, *DEP*, *ABI3*, *ABI4* і *SPT* активуються і взаємодіють між собою. Епігенетичні регулятори *SUVH4*, *SUVH5*, *LDL1* і *LDL2* пригнічують транскрипцію *DOG1* і *ABI3*, тоді як *WRKY41* і *RAF10/11* безпосередньо контролюють експресію *ABI3*. Вміст ауксинів зростає, а рівень гіберелінів спадає (Косаківська та ін., 2019б).

До сигнальних компонентів гіберелінової регуляції проростання насіння належать ауксини (Ogawa et al., 2003). Ауксин активує проростання насіння за допомогою AUXIN RESPONSE FACTOR (ARF), тоді як АБК пригнічує цей процес через ABIs, що вказує на існування зв'язку між АБК та ауксином (Liu et al., 2013). Під час проростання активується транспорт ауксину до зони подовження зародкової осі. АБК, посилюючи сигналінг ауксину в зоні подовження, гальмує розвиток ембріону (Belin et al., 2009). Синергічна взаємодія між ауксинами, гіберелінами та цитокінінами індукує початок росту та морфогенезу та усуває блокування фази G1/S (Muthoni et al., 2014). Саліцилова

кислота в залежності від концентрації здатна пригнічувати або активувати проростання насіння. Негативний ефект обумовлюється окислювальним стресом, який індукує СК (Rivas-San Vincent, Plasencia, 2011). Під час проростання насіння арабідопсису спостерігалась синергічна взаємодія між гіберелінами та СК (Alonso-Ramírez et al., 2009). Водночас, при проростанні насіння ячменю взаємодія між цими двома гормонами мала антагоністичний характер. Інгібування проростання насіння та ріст проростків були обумовлені пригніченням екзогенною СК активності стимульованої ГБ α -амілази. Експресія гіберелінами гену *HvWRKY38* у клітинах алейронового шару розглядається як крос-ток між задіяними в регуляції проростання насіння СК та АБК (Xie et al., 2007). Екзогенна СК посилювала синтез АБК-регульованих LEA протеїнів у рослинах арабідосису, що вказує на взаємозв'язок між сигнальними шляхами цих гормонів (Rajjou et al., 2006). Показано, що NPR1, ключовий перемикач сигналіngu СК, взаємодіє з лігазами E3, які беруть участь у синтезі ГБ. (Spoel et al., 2009). DELLA-протеїни є потенційними інтеграторами сигналіngu СК при проростанні насіння (Harberd et al., 2009; Navarro et al., 2008; (Smirnov, Grant, 2008; Weiss, Ori, 2007) і за відсутності ГБ стримують ріст рослин (Achard et al., 2006). Ауксини та етилен також модулюють ріст рослин і морфогенез за допомогою механізму, який залежить від DELLA-протеїнів (Achard et al., 2007). Вміст гіберелінів та цитокінінів значно зростає при проростанні та під час росту коренів і розвитку картоплі, тоді як ауксини і АБК сприяли переходу до стану спокою (Saidi, Najibarat, 2021).

Отже, рослинні гормони цитокініни, етилен, брасиностероїди, жасмонова та саліцилова кислоти, стриголактони задіяні в регуляції процесів проростання насіння через інтегровану мережу взаємодії з АБК і гіберелінами (рис. 1.27).

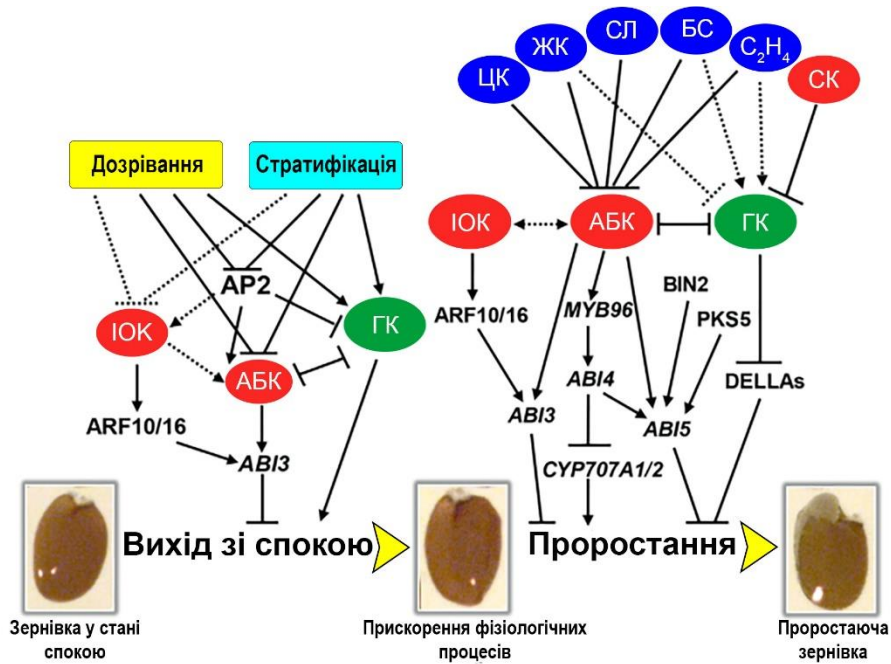


Рис. 1.27. Інтегрована мережа фітогормональної взаємодії при проростанні зернівок злаків. Зрілі зернівки характеризуються високим вмістом АБК, низьким рівнем гіберелінів і ауксинів. У першу фазу проростання – стратифікації – вихід зі стану спокою регулюється на рівні біогенезу, сигналіngu та взаємодії між АБК, гіберелінами й ауксинами. АБК і ауксини відповідають за спокій зернівок, при цьому ауксини позитивно впливають на транскрипцію *ABI3*. AP2-домен, що включає транскрипційні фактори *ABI4*, *DDF1*, *OsAP2-39* і *CHO1*, індукуює спокій зернівок, активуючи біосинтез АБК і пригнічуючи біогенез/накопичення гіберелінів. Після виходу зі стану спокою зернівки починають проростати, у регуляції цього процесу ключову роль відіграє баланс між АБК і гіберелінами. Транскрипційним факторам ARFs, MYB96, *ABI3*, *ABI4* і *ABI5*, генам *CYP707A1* і *CYP707A2*, а також регуляторам сигналіngu гіберелінів DELLA належить провідна роль у цьому процесі. Регуляція *ABI5* здійснюється на рівні транскрипції і посттранскрипції (*ABI4* підвищує його експресію, фосфопротеїн BIN2 і протеїнкіназа PKS5 фосфорилують *ABI5*). На заключному етапі проростання зернівок гібереліни індукують лізис ендосперму, що призводить до вивільнення корінця (Косаківська та ін., 2019б).

Ріст коренів

Після ініціації проростання насіння починається активний ріст коренів, який контролюється різними класами фітогормонів (рис. 1.28). Джерелом недиференційованих клітин є меристема, ріст і розвиток якої контролюється завдяки антогоністичній взаємодії між цитокінінами та ауксинами. У кореневій меристемі цитокініни, пригнічуючи передачу сигналів і транспорт ауксинів, сприяють диференціації клітин (Moubauidin et al., 2010; Perilli et al., 2010). В свою чергу, ауксин підтримує активність кореневої меристеми, сприяючи поділу клітин (Dello Ioio et al., 2008).

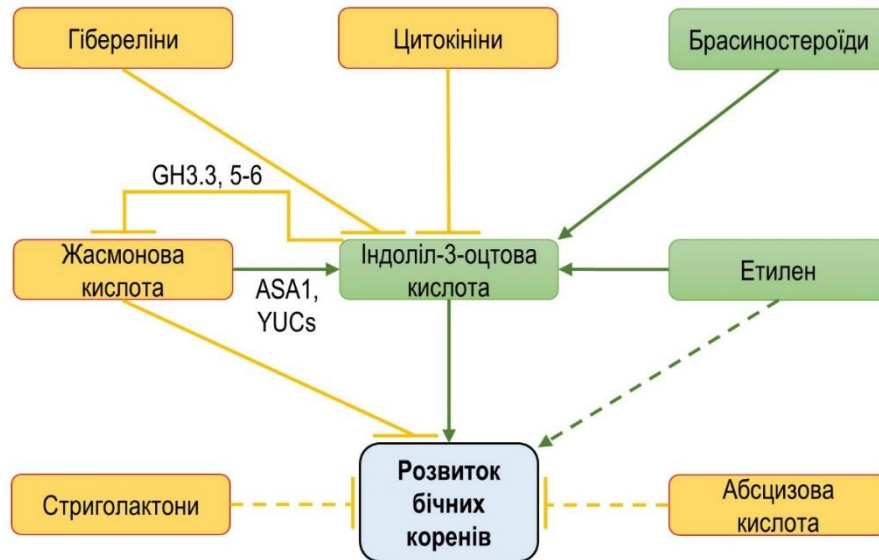


Рис. 1.28. Інтегрована схема міжгормональної взаємодії під час регуляції росту кореневої системи. Індоліл-3-оцтова кислота виступає центральним модулятором процесу. Разом із цим фітогормоном розвиток кореневої системи стимулюють етилен і брасиностероїди, тоді як цитокініни, жасмонова кислота, гібереліни, стриглактони та абсцизова кислота виступають негативними регуляторами. Суцільні та пунктирні лінії вказують, відповідно, на встановлену і можливу міжгормональну взаємодію. Зелений і жовтий кольори позначають, відповідно, позитивний та негативний характер регуляції (адаптовано за Lakehal Bellini, 2019).

Скоординована дія цих двох гормонів важлива для підтримки розміру кореневої меристеми та забезпечення росту коренів (Moubayidin et al., 2009). Родина DELLA-протеїнів діє як репресор центрального шляху регуляції росту. Гібереліни протидіють цитокінінам у диференціації клітин, подовженні пагонів і коренів, підтримці розвитку меристем. Високі рівні гібереліну в молодій меристемі пригнічують експресію *ARR1*, що супроводжується гальмуванням транскрипції *IAA3/SHY2*. Фактор транскрипції *ARR1*, що реагує на цитокініни, активує ген *SHY2*, який негативно регулює *PIN*-гени, що кодуєть транспортери ауксину. Таким чином, ГБ формує ланцюг, який регулює баланс між сигналігом ауксину та цитокінінів (Greenboim-Wainberg et al., 2005). У рослин арабідопсису регуляторний фактор цитокінінів (*ARR*) взаємодіє з *DELLA* та залучає їх до коактивації цільових генів (Marín-de la Rosa et al. 2015). На прикладі коренів кукурудзи була продемонстрована участь ауксинів у трансдукції АБК-сигналігу (Brady et al., 2003; Suzuki et al., 2001). Ауксин викликає апікальне домінування пагонів та розвиток коренів, тоді як гібереліни регулюють ріст клітин стебла, листків та інших надземних частин, викликаючи подовження клітин та збільшення розмірів міжвузлів (Bora, Sarma, 2006). Ріст коренів у арабідопсису

відбувався на тлі аногоністичної взаємодії АБК/ГБ та синергічної ІОК/ГБ через регулювання DELLA-протеїнами (Achard et al., 2006; Fu, Harberd, 2003). Водночас показано пригнічення ГБ-сигналізації та транспорту ауксину через багатоступеневий процес, що включає сигнальні компоненти цитокінінів (Frigerio et al., 2006; Moubayidin et al., 2010). Ауксини та цитокініни проявляють синергічну дію в регуляції розвитку пагонів та антагоністичну – коренів (Dello Ioio et al., 2008; Swarup et al., 2002).

Розвиток бічних коренів регулюється ауксинами, цитокінінами та АБК. У *ABI4*-мутантів арабідопсису з порушеннями у синтезі АБК-регульованого фактору транскрипції домену AP2 збільшувалась кількість бічних коренів (Shkolnik-Inbar, Bar-Zvi, 2010). СК регулює біосинтез і транспорт ІОК, завдяки чому впливає на будову кореневої системи (Pérez-Llorca et al., 2019). Виявлено взаємодію між БС, ауксинами та АБК у регуляції росту коренів арабідопсису (Rodrigues et al., 2009). Взаємодія між БС і ауксинами мала синергічний характер під час регуляції розвитку бічних коренів і подовженні гіпокотіля арабідопсису (Bao et al., 2004). БС стимулюють активність протеїну PIN-FORMED (PIN), який бере участь у полярному транспорті ауксину від кінчика кореня до гіпокотіля (Li et al., 2005). Припускають, що БС регулюють перерозподіл ауксинів, а не їхні ендогенні рівні. Встановлено, що фактор транскрипції BREVIS RADIX (BRX) забезпечує зворотний зв'язок між рівнями БС і сигналами ауксинів під час росту коренів за рахунок експресії *CPD (CONSTITUTIVE PHOTOMORPHISM AND DWARFISM)* гену (Mouchel et al., 2006). Жасмонова кислота пригнічує первинне подовження кореня та сприяє утворенню бічних коренів, експресуючи ауксинові гени *ASA1, YUC2, YUC8* та *YUC9* (Cai et al., 2014).

Ріст пагонів

ГБ та цитокініни, контролюючи активність меристеми, антагоністично впливають на ріст пагонів (Nadolska-Orczyk et al., 2017; Pacifici et al., 2015). Цитокініни діють на початкових етапах ініціації росту проростка, контролюючи активність меристеми (Schmulling, 2002), тоді як ГБ – на пізніх, регулюючи поділ та розтяг клітин пагонів (Richards et al., 2001). У пагонах, як і в коренях, взаємодія цитокінінів та ГБ регулюється на рівні біосинтезу і трансдукції сигналів. До факторів, які контролюють активність меристем та пригнічують накопичення гіберелінів, належать KNOX-протеїни (Sakamoto et al., 2001). Вони експресують *GA2ox*, який дезактивує ГБ, та активують ген біосинтезу цитокінінів *IPT7* (Jasinski et al. 2005). Взаємодія між ГБ та цитокінінами відбувається за участі SPINDLY (SPY) протеїну, який посилює ефекти цитокініну та інгібує передачу

гіберелінового сигналу. SPY-протеїн відіграє ключову роль у взаємодії цитокінінів і гіберелінів під час розвитку рослин (Greenboim-Wainberg et al., 2005). Гібереліни, завдяки деградації DELLA RGA протеїнів, експресують *ARR1*-гени, що призводить до посилення біосинтезу цитокінінів. Взаємозв'язок цитокінінів з ауксинами відбувається при регулюванні активності *SHY2*-генів за участі *ARR1*-генів. Ауксини та цитокініни антогоністично впливають на галуження та розвиток меристем пагонів. Цитокініни репресують активність АБК-чутливих генів (El-Showk et al., 2013).

Ауксини і брасиностероїди регулюють процеси поділу та видовження клітин на різних етапах розвитку рослин. Їхня взаємодія може мати як синергічний, так і антогоністичний характер. На *Arabidopsis thaliana* показано, що синергізм ауксину та брасиностероїдів проявляється в експресії загальних генів-мішеней за допомогою їхніх факторів транскрипції (Hardtke, 2007; Hardtke et al., 2007; Mouchel et al., 2006). СК та ауксини взаємодіють на рівні транскрипційних факторів dof протеїнів OBP1, OBP2 та OBP3, які забезпечують взаємозв'язок між сигнальними шляхами цих гормонів (Kang, Singh, 2000). Після обробки екзогенною СК проростків пшениці зростала швидкість поділу клітин внаслідок збільшення рівня ендогенної ІОК (Shakirova et al., 2003). Послаблення апікального домінування в рослинах арабідопсису спостерігалось за зростання рівня СК та зниження вмісту ауксинів. Екзогенна СК репресувала гени транспортерів *UX1* і *PIN7*, а також рецепторів *TIR1* та *AFB1*, послаблювала трансдукцію ауксинового сигналу (Wang et al., 2007).

Ауксини і брасиностероїди регулюють поділ, видовження та диференціацію судинних клітин. Полярний транспорт ауксину в поєднанні з сигналінгом БС визначає радіальний малюнок судинних пучків у пагонах (Ibanes et al., 2009; Woodward, Bartel, 2005). Закриття продихів регулюється завдяки синергічній взаємодії між саліциловою та абсцизовою кислотами (Melotto et al., 2006)

Цвітіння та розвиток плодів

На стадії цвітіння ауксини пригнічують гібереліновий сигналінг та біосинтез цих гормонів (Frigerio et al., 2006). Антагоністично взаємодіють з гіберелінами також жасмонати, тоді як характер взаємодії з брасиностероїдами, навпаки, має синергічний характер (Bao et al., 2020). Роль АБК у регуляції цвітіння залишається суперечливою. Повідомлялось як про стимулюючу, так і гальмівну дію гормону (Domagalska et al., 2010; Shu et al., 2015).

Показано, що пізній розвиток тичинки арабідопсису (подовження ниток, зникнення пиляків та дозрівання пилку) регулюється ГБ в координації з ЖК, тоді як ранній розвиток пиляків контролюється лише ГБ (Song et al., 2013). Опосередкований сигналінг ГБ через DELLA-протеїни під час цвітіння є регуляторним центром, який узгоджує перехресний зв'язок між різними генетичними та фітогормональними шляхами, що реагують на навколишнє середовище. Гібереліни залучені в динамічну регуляцію цвітіння через інтегратори FT, SOC1 і LFY (рис. 1.29). DELLA-протеїни переважно взаємодіють з факторами транскрипції BZR1 на шляху синтезу брасиностероїдів, а також MYC2 та MYC3 на шляху синтезу жасмонової кислоти (Bao et al., 2020).

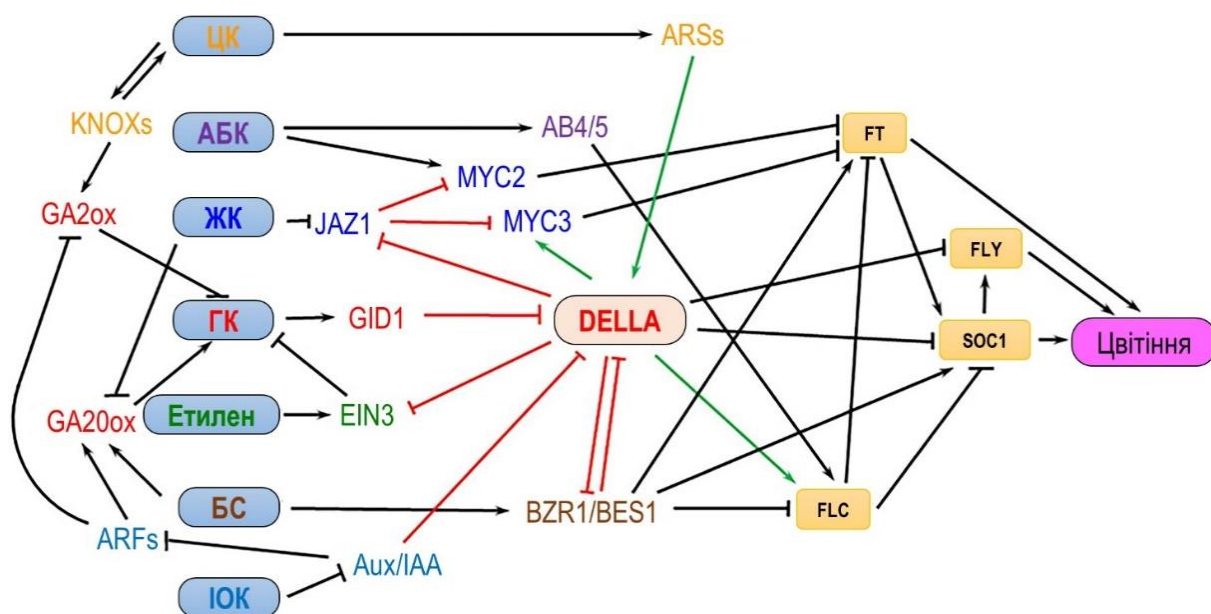


Рис. 1.29. Взаємодія фітогормонів під час процесу цвітіння рослин. Чорні стрілки та лінії з тупими кінцями вказують, відповідно, на стимулюючий або інгібуючий ефекти на рівні транскрипції генів або на рівні сигналінгу фітогормонів. Зелені або червоні вказують, відповідно, на стимулюючі або інгібуючі ефекти на рівні DELLA-протеїнів. Гени-інтегратори формування квітки подані в боксах золотистого кольору (адаптовано за Bao et al., 2020).

Екзогенні ІОК та етилен пригнічували індукцію цвітіння у рослини короткого дня *Pharbitis nil*. Водночас застосування ІОК підвищувало біосинтез етилену. Інгібуючий ефект ІОК на цвітіння був пов'язаний з його впливом на біосинтез етилену. Етилен, в свою чергу, затримував цвітіння через DELLA-протеїни, інгібуючи ефект ауксинів (Kęsy et al., 2008). Етилен впливає на біосинтез гіберелінів, регулює активність DELLA-протеїнів, зменшує рівень біоактивних гіберелінів. Посилене етиленом накопичення DELLA-протеїнів

індукує затримку цвітіння через репресію генів квіткової меристеми (Achard et al., 2007a).

Під час формування плодів спостерігається синергічна взаємодія між ауксинами і гіберелінами та антогоністична між АБК та ГБ (Jong et al., 2009; Mahouachi et al., 2005). Співвідношення між ауксинами, гіберелінами, цитокінінами та АБК у верхівковій, центральній та базальній частинах колосу впливало на кількість зерен (рис. 1.30) (Youssef, Hansson, 2019). Цитокініни концентруються у верхній частині колоса, тоді як ІОК – у базальній. Зменшення вмісту ІОК в апікальній частині контролюється цитокінінами, які регулюють експресію генів, що кодують білки надходження (AUXIN RESISTANT 2; LAX2) і витовку (PINs) ІОК (Ruzicka et al., 2009; Zhang et al., 2013). Натомість ГБ при проростанні та цвітінні не впливають на ЦК, а низька концентрація ГБ в цій частині колоса корелює з низьким рівнем ІОК (Dorcey et al., 2009). Накопичення АБК обернено корелювало з вмістом гіберелінів (Gómez-Cadenas et al., 2001). У центральній частині колоса зниження вмісту АБК регулюється ГБ, які активували катаболізм АБК (Liao et al., 2018).

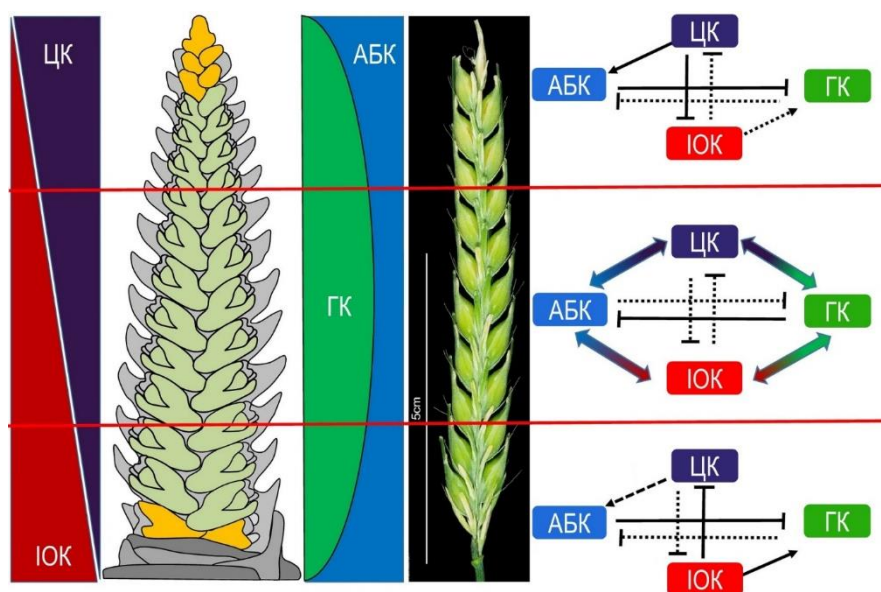


Рис. 1.30. Схема гормональної взаємодії у верхівковій, центральній та базальній частинах колосу *Hordeum vulgare* L. Чорна суцільна лінія зі стрілкою вказує на посилення біосинтезу гормону, чорна суцільна лінія з тупим кінцем – на пригнічення біосинтезу. Пунктирна чорна лінія з тупим кінцем вказує на втрату стимулюючого/супресивного ефекту на біосинтез гормонів. Подвійні кольорові стрілки вказують на взаємодії між фітогормонами, що залежать від їхнього балансу (адаптовано за Youssef, Hansson, 2019).

За високого рівня ГБ та низького АБК розвивається фертильне суцвіття та в центральній частині колоса формується зерно (Boden et al., 2014; Cao et al.,

2000). У базальній частині колоса ключовим регулятором міжгормональної взаємодії виступає ІОК. За високої концентрації ІОК знижується вміст цитокінінів та посилюється біосинтез стриголактонів (Sorefan et al., 2003). Останні разом із ІОК регулюють активність генів метаболізму цитокінінів і пригнічують біосинтез цих гормонів (Cai et al., 2018; Rees et al., 1989). Завдяки взаємоз'язку між ІОК та ЦК підтримується базально-апикальний градієнт цих гормонів, що визначає формування колосу (Youssef et al., 2017; Zwirek et al., 2019). Антагоністична взаємодія між гіберелінами та АБК обумовлює відповідно високий та низький вміст цих гормонів у базальній частині колоса (Youssef, Hansson, 2019).

Старіння

Абсцизова, жасмонова, саліцилова кислоти та етилен активують старіння, натомість цитокініни та ГБ затримують цей процес (Rivas-San Vincent, Plasencia, 2011). Більшість генів виявляють СК-залежну експресію під час старіння листків, пелюсток і стручків. Етилен експресує гени, задіяні в процесах старіння стручка та пелюсток, тоді як гени, пов'язані з біосинтезом ауксинів та їхньою дією, активуються в пелюстках, але пригнічуються в листках (Wagstaff et al., 2009). У регуляції старіння листків ключова роль належить етилену, жасмоновій та абсцизовій кислотам (рис. 1.31.). Етилен, пригнічуючи синтез і транспорт ауксину або посилюючи деградацію гормону, індукує опадання листків (Kim et al., 2011). Екзогенний 6-бензиладенін, який гальмував біосинтез етилену, викликав призупинення процесу старіння листків (Iqbal et al., 2017).

Фактор транскрипції *WRKY53* є основним регулятором старіння. Експресія генів *WRKY53* та *ESR* антагоністично регулюється СК та ЖК (Miao, Zentgraf, 2007). СК експресує *WRKY53*-гени на початковій стадії старіння листків (Buchanan-Wollaston et al., 2005; Hinderhofer, Zentgraf, 2001).

Жасмонова, саліцилова, абсцизова кислоти та брасиностероїди індукують старіння квіток, тоді як цитокініни, гібереліни ауксин, навпаки, гальмують цей процес (Reid, Chen, 2007). Ключову роль у старінні рослин, включаючи дозрівання плодів, старіння квітів і листків, окрім АБК, відіграє етилен (Abeles et al., 1992; Trivellini et al., 2011).

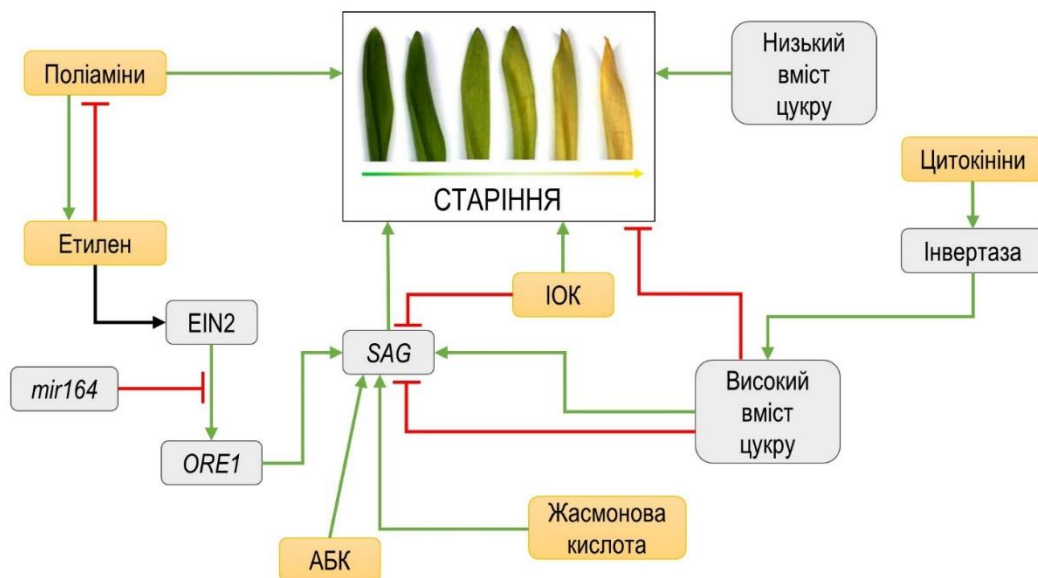


Рис. 1.31. Фітогормональна регуляція процесу старіння листків. Зелені стрілки вказують на позитивний ефект, червоні лінії з тупими кінцями – на негативний. Позначення: EIN2 – ген нечутливості до етилену 2; *mir164* – ген, пов'язаний з процесом перемикання від вегетативного до генеративного розвитку; ORE1 – ген, пов'язаний з процесом регуляції старіння; SAG (SAGs) – асоційовані зі старінням гени (адаптовано за Wojciechowska et al., 2018).

Профільовання транскриптому гібіскуса показало, що старіння викликалось посиленням сигналів біосинтезу етилену (Trivellini et al., 2016). У тканинах квітки під час старіння поряд із транскриптами генів біосинтезу *ACO* і *ACS* спостерігались зміни факторів відповіді на етилен *ERF* (рис. 1.32).

Вже повідомлялось, що процес старіння квіток *Iris germanica* не регулюється ендогенними етиленом, ауксином, гіберелінами та цитокінінами, тоді як екзогенні цитокініни затримували старіння (Van Doorn et al., 2013).

Отже, фітогормони контролюють усі етапи онтогенезу рослин. Гібереліни, ауксини та брасиностероїди регулюють ріст у напрямку поздовжньої осі і визначають розмір органів. Етилен і цитокініни індукують ріст клітин уздовж поперечних осей. АБК протидіє стимулюючим ефектам гіберелінів і брасиностероїдів. Жасмонати задіяні в захисті рослин від патогенів та беруть участь у регуляції ростових процесів.

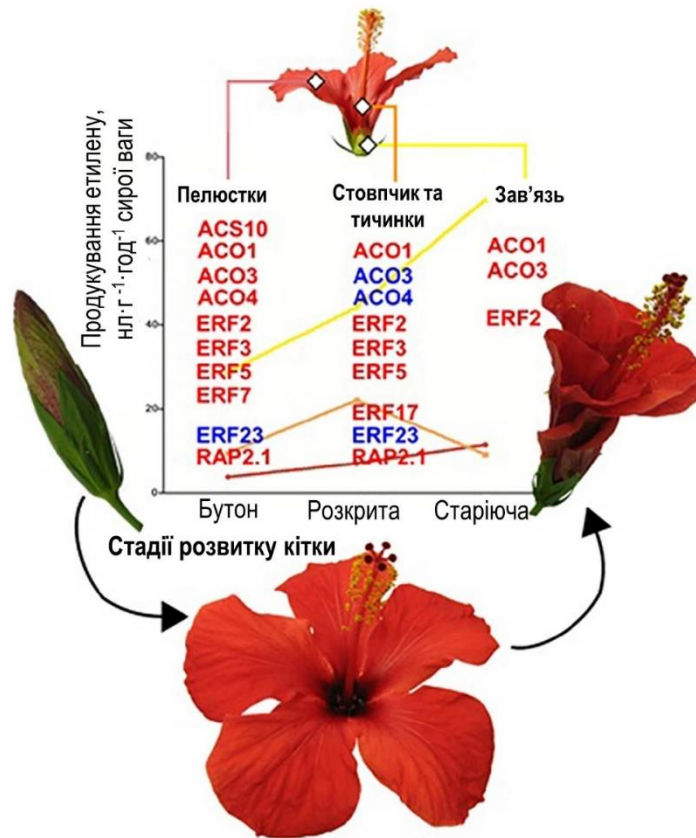


Рис. 1.32. Динаміка біосинтезу етилену в різних органах старіючої квітки *Hibiscus rosa-sinensis* L.: в пелюстках (рожева лінія діаграми), стовпчику-стигмі й тичинках (S-S+S; помаранчева лінія діаграми) та зав'язі (жовта лінія діаграми). Гени біосинтезу етилену (*ACS* та *ACO*) і гени фактора відповіді на етилен (*ERF*) по-різному експресуються в старіючих органах квітки. Червоний та синій колір аббревіатур генів позначають відповідно посилення і послаблення ефектів регуляції (адаптовано за Iqbal et al., 2017).

Поділ і розтяг клітин, які є ключовими складовими всіх процесів росту та морфогенезу, знаходяться під контролем ауксинів і цитокінінів. Архітектура органів визначається ауксинами, цитокінінами та гіберелінами. Ауксини, локалізовані в меристемі, пригнічують ріст бічних бруньок, тоді як цитокініни знімають таке домінування і викликають розгалуження. Гібереліни прискорюють ріст рослин, активуючи апікальні та інтеркалярні меристеми. Ауксини сприяють утворенню коренів і регулюють фото- та геотропізми. Формування фотосинтетичного апарату та процеси фотосинтезу і транспірації регулюються гормонами-антагоністами цитокінінами та АБК. Цитокініни індукують диференціювання хлоропластів і відкриття прорихів, тоді як АБК пригнічує ці процеси. Для багатьох рослин гібереліни, цитокініни та етилен є індукторами цвітіння. Зав'язування і ріст плодів стимулюються ауксинами,

гіберелінами та цитокінінами, які синтезуються в сім'ядолях або насінні. Дозрівання та опадання плодів і листків контролюються етиленом та АБК. Цитокініни та гібереліни регулюють процеси проростання насіння та підвищують їхню схожість (рис. 1.33).

Дослідження, проведені на листках і пелюстках, підтвердили важливу роль фітогормонів у регуляції старіння цих органів. Етилен, жасмонова кислота та АБК сприяють старінню, тоді як цитокініни його пригнічують. Незважаючи на численні дослідження, молекулярні механізми, що лежать в основі взаємин між фітогормонами під час старінням, до кінця не з'ясовані.

За допомогою сучасних генетичних і молекулярних досліджень виявлені специфічні для кожного гормону сигнальні шляхи. Особливості трансдукції сигналів, компоненти сигнальних шляхів і рецептори гормонів ідентифіковані переважно при вивченні рослин *Arabidopsis thaliana*. Показано, що метаболічні та фізіологічні процеси регулюються гормонами через незалежні сигнальні шляхи та завдяки перехресній взаємодії.

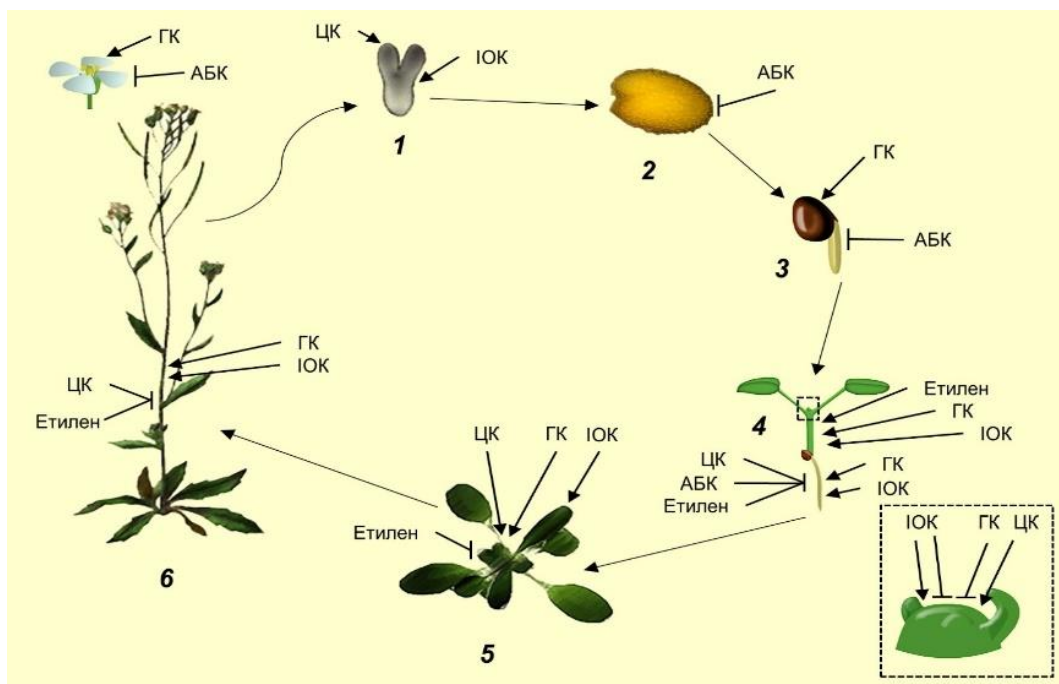


Рис. 1.33. Участь фітогормонів у регуляції різних стадій онтогенезу на прикладі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. 1 – ембріогенез, 2 – насіння у стані спокою, 3 – проростання насіння, 4 – ріст гіпокотилу та кореня, 5 – вегетативний ріст, формування латеральних органів, 6 – репродуктивний ріст, цвітіння (адаптовано за Deruydt, Hardtke, 2011).

Сигнальний шлях включає метаболізм гормонів, передачу сигналів і наступну експресію відповідних генів (рис. 1.34).

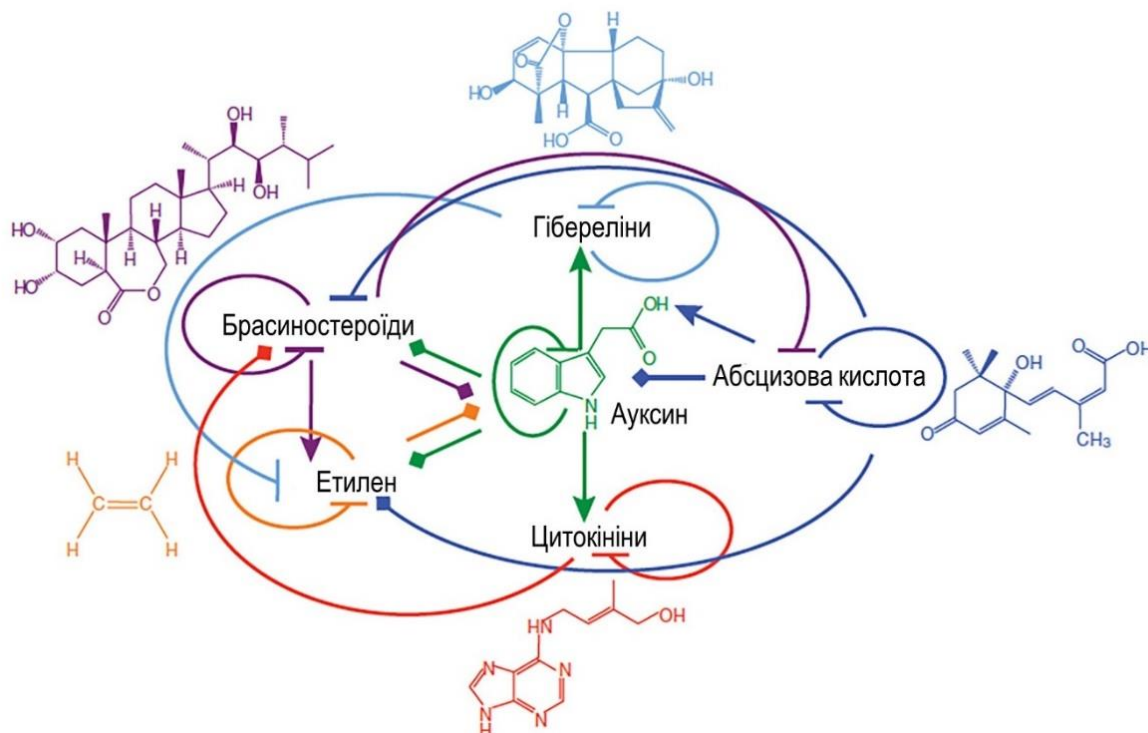


Рис. 1.34. Гормональний крос-ток. Лінії зі стрілками вказують на посилення експресії генів біосинтезу та послаблення експресії генів інактивації фітогормонів; лінії з тупими закінченнями вказують на зниження експресії генів, що беруть участь у біосинтезі фітогормонів, або на посилення експресії генів, що відповідають за інактивацію фітогормонів; лінії з ромбічними закінченнями та стрілки вказують на зміни в експресії генів неоднозначного характеру (адаптовано за Jaillais, Chory 2010).

Фітогормони сприймаються різноманітними рецепторами, серед яких рецепторні кінази локалізовані на плазматичній мембрані (брасиностероїди), гістидинкінази, які подібні до бактеріальних двокомпонентних рецепторів і локалізовані в ендоплазматичному ретикулумі (етилен) або плазматичній мембрані (цитокініни), а також рецептори різних класів, що знаходяться в цитозолі та ядрі (абсцизова кислота, гібереліни та ауксини). Сигнальні компоненти можуть інтегрувати вхідні дані від кількох гормонів для регулювання росту. Аналіз транскрипційних ефектів АБК, ГБ, ауксину, цитокінінів, БС і ЖК виявив напрочуд низьку кількість загальних цільових генів. Хоча деталі точних механізмів передачі сигналів тільки розкриваються, у всіх випадках гормональний сигналінг індукує зміни в експресії сотень генів, задіяних у метаболічних і фізіологічних процесах.

РОЗДІЛ 2. ВПЛИВ МЕТАЛІВ НА РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

Метали кальцій (Ca), магній (Mg) та калій (K) у рослинному організмі виконують як структурні, так і регуляторні функції. Поглинання їх рослинами та вміст у тканинах є високими. Ці метали відносять до макроелементів. За перевищення, навіть багатократного, вмісту макроелементів у ґрунті чи поживному розчині негативних ефектів у рослин зазвичай не спостерігається. Серед інших металів, деякі мають важливе значення для процесів росту та розвитку рослин як мікроелементи, відіграючи значну роль в обміні речовин. Є дані, що іони 17 ВМ можуть надходити у рослини, серед яких залізо (Fe), молібден (Mo) і марганець (Mn) є найважливішими мікроелементами (Luo et al., 2016). Метали цинк (Zn), мідь (Cu), нікель (Ni) та кобальт (Co) також фізіологічно важливі, однак при перевищенні певної, досить низької концентрації, яка викликає інтоксикацію в клітинах, вони стають небезпечними для рослин, аналогічно іншим важким металам, які не виконують ніяких функцій у живих організмах. До них належать вкрай небезпечні елементи ртуть (Hg), свинець (Pb), кадмій (Cd), олово (Sn) срібло (Ag), уран (U) та напівметали арсен (As) і стибій (Sb).

Поглинання мікроелементів кореневою системою рослин суворо регулюється, оскільки вони необхідні лише в мізерній кількості (Гончарук, Загоскіна 2017; Luo et al., 2016). Більшість мікроелементів, необхідних для росту та розвитку рослин, здатні утворювати комплексні сполуки, в яких метал, знаходячись у центрі, сполучається з атомом або групою атомів, що належать лігандам. Метал просторово розташовується між будь-якими двома атомами азоту, кисню або сірки. Ліганди, об'єднуючись, здатні формувати стабільні хелатні комплекси. Лігандами можуть бути амінокислоти, органічні кислоти, білки, пептиди, порфірини. Центральними атомами комплексних сполук найчастіше є Fe, Cu, Mo, Zn, Mn, Co. Іони металів утворюють комплекси з одними й тими ж лігандами, тому можуть проявляти себе як антагоністи. Внаслідок комплексотворення змінюється окисно-відновний потенціал металу, комплекси стають сильнішими окислювачами, полегшується приєднання або відщеплення електронів, збільшується ліпофільність лігандів (Коць, Петерсон, 2005).

У рослин утворення комплексів найбільш детально вивчене для лігандів фітохелатину та металотіонеїну. Зокрема, важливими їхніми функціями є поглинання та накопичення як есенціальних, так і не життєво необхідних для метаболізму рослин ВМ. Ці металозв'язуючі білки формують комплекси, які

накопичуються у вакуолях і в підсумку зменшують токсичний вплив ВМ (Clemens, 2001; Clemens, Ma, 2016). Повідомлялось, що до біосинтезу фітохелатину залучені фітогормони. Так, у *Chlorella vulgaris* брасиностероїди збільшували загальний вміст фітохелатину під час стресу, спричиненого дією свинця (Bajguz, 2002). Припускають, що АБК бере участь в регуляції активності фітохелатинсинтази в бульбах картоплі (Stroinski et al., 2010).

Іони металів-мікроелементів входять до складу каталітичних центрів ферментів. Вони здатні з'єднувати субстрат з ферментом або фермент із коферментом. Іони металів також здатні підтримувати третинну і четвертинну будову багатьох білків. З усіх мікроелементів рослини в найбільшій кількості потребують залізо. Цей метал завдяки змінній валентності та окисно-відновним властивостям забезпечує перенесення електронів у процесах фотосинтезу й дихання. Активність заліза значно зростає після його включення в порфіринове ядро, сполучене зі специфічним білком (ферменти каталаза, пероксидаза). Марганець, як кофактор, потрібен для функціонування багатьох ферментів і підтримки мембранної структури хлоропластів. Потреба в молібдені у рослин незначна, однак цей елемент вкрай важливий для функціонування редуктаз, зокрема нітрогенази та нітратредуктази, які є ключовими для азотного обміну. У незначній кількості необхідним мікроелементом, особливо для бобових рослин, є нікель.

Мідь задіяна у функціонуванні механізмів електронного транспорту, зокрема, входить до складу пластоцианіну, є критично важливою для підтримання активності Cu-залежних ферментів, що беруть участь у багатьох фізіологічних процесах. Цинку належить важлива роль у метаболізмі, адже він є компонентом понад 300 ферментів. Іони цього металу активують РНК- та ДНК-полімерази, за його дефіциту порушується загальний синтез білків. Цинк, як і магній, необхідний для стабілізації структури рибосом. Іони цинку входять до складу ферментів протеаз, амінопептидаз і карбоксипептидаз, які каталізують розщеплення білків, також містяться в активному центрі багатьох дегідрогеназ, активують ізомеразу та альдолазу. У хлоропластах цинк активує карбоангідразу, яка каталізує гідрування діоксиду вуглецю в бікарбонат, реакція може йти і в протилежному напрямку та залежно від потреб постачати рослині HCO_3^- або CO_2 . Карбоангідраз особливо важлива для рослин із C4-типом фотосинтезу, в яких субстратом карбоксилаз є карбонат-іон. Від карбоангідраз залежить підтримка запасів CO_2 і, відповідно, ефективність фотосинтезу. Супероксиддисмутаза, що каталізує детоксикацію активної форми кисню O_2^- ,

містить іони цинку та міді. Крім того, для рослин важлива участь іонів цинку в синтезі попередника ауксину – амінокислоти триптофану.

Таким чином, метали-мікроелементи впливають на найважливіші фізіологічні процеси рослин: ріст, розвиток, розмноження, входять до складу каталітичних центрів ферментів, задіяних у фотосинтезі та дихальному ланцюзі, виконують субстратну й регуляторну роль. Водночас, вони належать до ВМ і, за умов забруднення, можуть спричиняти навіть загибель рослин. Використовуючи солі металів (у тому числі важких) у якості мінеральних добрив, треба суворо дотримуватись правил дозування. Їхній позитивний вплив на рослини виявляється лише за умови забезпечення рослин макроелементами.

2.1. Джерела забруднення важкими металами

Метали, які називають важкими (умовно густина яких понад 5 г на см³), у складі різних хімічних сполук є невід’ємними природними складовими земної кори. Промислові, сільськогосподарські та побутові відходи забруднюють навколишнє середовище, завдають шкоди рослинам, здоров’ю людей і тварин. Із таких відходів виділяються неорганічні забруднювачі. Неорганічні забруднювачі, як правило, є речовинами мінерального походження, серед яких ВМ та їхні солі. Ці речовини присутні в природі, але через виробничу діяльність людини вони зазнали змін, відбувся інтенсивний перерозподіл і значне локальне накопичення їх в екосистемах (Bücker-Neto et al., 2017). ВМ потрапляють у навколишнє середовище після осушення шахт, спалювання викопного палива, як відходи металургійних і хімічних процесів, а також окремих природних явищ (рис. 2.1). Їхня токсичність обумовлена, головним чином, через накопичення в харчових ланцюгах (Kabata-Pendias, 1995; Vincevica-Gaile, Klavins, 2012; Wong, 2012).

Швидкий розвиток промислового виробництва й транспорту спричинив збільшення концентрації свинцю, ртуті, кадмію та цинку в містах, поблизу видобувних кар’єрів й виробничих потужностей, електростанцій, магістралей наземного транспорту, летовищ (Жовинский, Кураева 2002). Джерелом надходження ВМ до навколишнього середовища є відходи практично всіх галузей господарства. Найбільш токсичними є іони металів Pb, Cr, Mn, Hg, Cd, Sn, Cu, Fe.



Рис. 2.1. Основні джерела надходження важких металів у навколишнє середовище.

Хоч алюміній (Al) не прийнято відносити до ВМ, проте він може негативно впливати на рослини. Техногенний пил, який виділяється внаслідок функціонування підприємств важкої промисловості, в середньому містить 6,72% цинку, 0,11% свинцю, 0,01% кадмію. Грунтова аномалія забруднення при цьому спостерігається в радіусі 7 км. Викиди від таких підприємств поширюються в радіусі 10–40 км, осідаючи на рослинах та проникаючи в ґрунт на глибину 10–15 см (Стеценко, Долін, 2009). Тривалість перебування іонів ВМ у ґрунтах значно більша, ніж в інших частинах біосфери, що, у свою чергу, призводить до значних втрат врожаю (Світовий та ін., 2014; Bücken-Neto et al., 2017).

Забруднення навколишнього середовища ВМ, що є відходами промислових підприємств, носить локальний характер, тоді як викиди, що виникають при спалюванні викопного палива (до 95% у вигляді високодисперсних аерозолів), значно поширюються (Гончарук, Загоскіна, 2017). Сильне забруднення свинцем, цинком і кадмієм виявлене поблизу автомагістралей. Ширина зони підвищеної концентрації цинку в ґрунті біля доріг досягає 50–100 м (Андрієвська, 2009). При надходженні цинку на поверхню ґрунту, він накопичується в ґрунтовій товщі, особливо у верхніх гумусових горизонтах, і повільно видаляється завдяки ерозії, рослинам і вилугованню. Перший період напіввидалення елементів з ґрунтів (видалення половини від початкової концентрації) за природних умов значно варіюється. Для цинку, наприклад, він складає від 70 до 510 років (Андрієвська, 2009). Цинк міститься у повітрі, воді, ґрунтах, що значною мірою впливає на формування та розвиток

рослин, тварин і людей. Валового цинку (рухома та нерухома форма) в ґрунтах України міститься від 20 до 320 мг/кг. У межах впливу викидів промислових підприємств чорної та кольорової металургії максимальний вміст цинку досягає 1200 мг/кг (Світовий та ін., 2014).

Нині забруднення природних екосистем важкими металами є всесвітньою екологічною проблемою, яка загрожує агроценозам (Recatala et al., 2006). У країнах, що розвиваються, ця проблема виникла завдяки тривалому використанню неочищених стічних вод для систем зрошення, що призвело до збільшення концентрації ВМ у ґрунтах (Arora et al., 2008; Lu et al., 2015). Це перешкоджає рослинам максимально розгортати свою генетичну програму для росту, розвитку та відтворення. Після потрапляння ВМ у ґрунт рослини активно поглинають ці елементи й вводять їх до різноманітних харчових ланцюгів, підвищуючи ризик отруєння людей і тварин (Roy, McDonald, 2015; Vincevica-Gaile, Klavins, 2012).

Кадмій, свинець, ртуть і напівметал арсен згубно впливають на довкілля. Згідно з даними Всесвітньої організації охорони здоров'я, до списку внесено десять хімічних речовин, поширення яких є найбільш проблемним. Проникаючи в біохімічні цикли і нагромаджуючись у тканинах рослин, ВМ представляють небезпечний вид забруднення, що не підлягає біодеструкції. ВМ належать до основних забруднювачів прісних водойм, оскільки індустріально розвинені регіони розташовані на берегах водосховищ і річок. Водночас, у межах міст невеликі замкнені водойми також зазнають згубного впливу ВМ через відпрацьовані гази автотранспорту, слугують стічними резервуарами для природних опадів.

Таким чином, ВМ є одними з найтоксичніших забруднювачів антропогенного походження. Небезпека надходження ВМ у довкілля визначається тим, що, на відміну від органічних забруднювачів, вони не руйнуються, а переходять з однієї форми в іншу, зокрема включаються у склад комплексних солей, оксидів, металоорганічних сполук і зберігаються в екосистемі тривалий час. Розподіл ВМ у ґрунтах значною мірою визначається джерелами забруднення. У техногенному розумінні розглядають два головні типи розсіювання ВМ: техногенний, внаслідок викидів підприємств і агрогенний, внаслідок використання мінеральних та органічних добрив (Стеценко, Долін, 2009). Крім згубного впливу на природні екосистеми, забруднення ґрунту і водних ресурсів ВМ призводить до значних втрат врожаю. Нині ці питання викликають жвавий науковий інтерес. Розуміння молекулярних

і фізіологічних реакцій рослин на вплив неприродних концентрацій ВМ надасть можливість підвищити їхню стресостійкість і продуктивність.

2.2. Надходження і розподіл важких металів у рослинах

Ґрунт – унікальний незамінний природний ресурс і основа життя рослин. Набір і склад хімічних елементів визначає хімічні властивості ґрунтів. У результаті складних біохімічних і геохімічних процесів, що протікають у ґрунті, відбувається перерозподіл окремих елементів між його горизонтами, при цьому властивості, успадковані ґрунтом від материнської породи, зберігаються.

Рослини в природних умовах отримують мінеральні речовини, в тому числі ВМ з ґрунту (Біланіч, 2008; Гончарук, Загоскіна, 2017). Певне виключення складають фітопланктон та плаваючі на поверхні води макрофіти. Однак, слід зазначити, що водойми підтримують рівновагу за складом макро- й мікроелементів з оточуючим ґрунтами й породами. Із ґрунту хімічні елементи абсорбуються кореневими системами рослин. Коренева система знаходиться в складних біологічних і фізико-хімічних взаєминах із ґрунтовими частинками, розчином, мікроорганізмами та грибами.

Іони мінеральних солей можуть надходити в клітини кореневої системи рослин як з ґрунтового розчину, так і в результаті контактного обміну з ґрунтовими частинками. Обидва ці процеси зазвичай пов'язані з обміном іонів H^+ на катіони і аніони HCO_3^- , OH^- та органічних кислот на мінеральні аніони. Більша частина мінеральних речовин знаходиться не в ґрунтовому розчині, а адсорбується на ґрунтових частках. Тому в мінеральному живленні рослин велике значення має процес обмінної адсорбції, яка здійснюється як на неорганічній (алюмосилікати), так і органічній (гумус) частинах ґрунту. Здебільшого ґрунти мають властивості катіонообмінників, хоча в них присутні також аніонозв'язуючі групи (Стеценко, Долін, 2009). Так, цинк міцно адсорбований ґрунтовими колоїдами (у формі Zn^{2+} , $ZnOH^+$, $ZnCl^+$). У ґрунтовому розчині цинк переважно знаходиться в органічних комплексах із амінокислотами, органічними кислотами і фульвокислотами. Розчинність цинку залежить від рН ґрунту і є дуже незначною в лужних ґрунтах. Імовірно, що рослини здатні мобілізувати в ґрунті необхідний їм цинк за допомогою фітосидерофорів. Рослини поглинають іони цинку у вигляді Zn^{2+} . Його надходження пов'язане з роботою протонної помпи і відбувається за рахунок енергії АТФ. У вакуолю через тонопласт Zn^{2+} надходить за допомогою

специфічних переносників. По ксилемі він пересувається як Zn^{2+} , незв'язаний з лігандами, аналогічно іншим мікроелементам. Нормальна концентрація цинку в листі рослин коливається в межах 20–100 мікрограм на один грам сухої маси (Коць, Петерсон, 2005).

Іони мікроелементів, в тому числі ВМ, що були поглинуті клітинами епіблеми кореня, та продукти їхньої асиміляції у вигляді хелатів рухаються до судин центрального циліндра по симпласту та апопласту. По апопласту іони та молекули води можуть рухатись до ендодерми. В ендодермі відбувається перехід іонів з апопластного на симпластний шлях. Для цього речовини повинні пройти крізь плазмалему клітин ендодерми за рахунок активного транспорту. Активний транспорт, на відміну від пасивного, може регулюватися рослинами в широких межах. Переміщення ВМ від коренів до пагонів і листків здійснюється, головним чином, з ксилемним транспортом по судинах, що забезпечується активною нагнітальною дією кореневої системи та транспірацією через продихові щілини (рис. 2.2). У незначній мірі, можливий також низхідний транспорт елементів мінерального живлення (Page, Feller, 2015). Він здійснюється по ситовидних трубках флоєми.

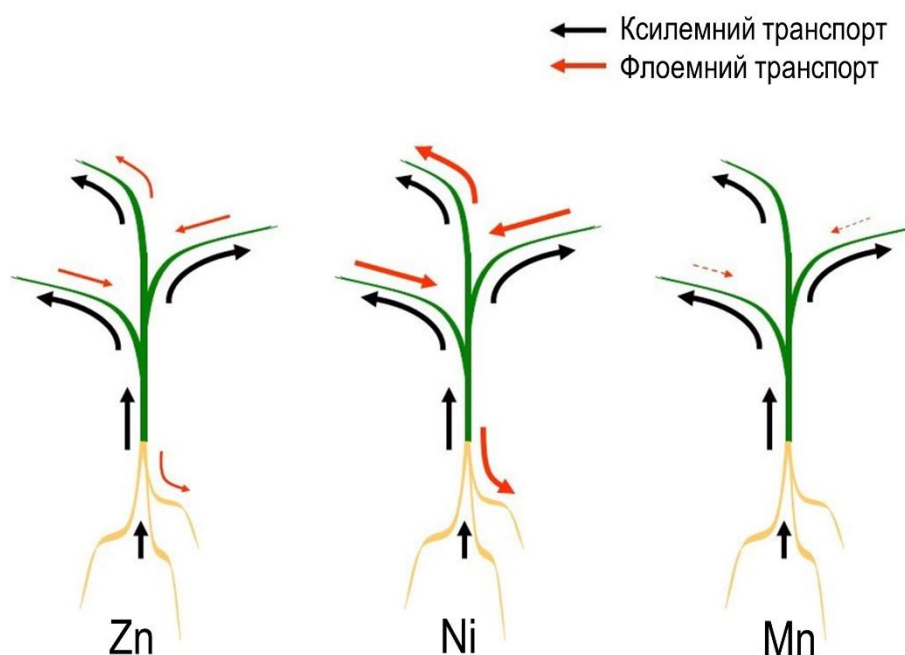


Рис. 2.2. Транспортування ВМ по ксилемі й флоємі інтактної рослини. Іони цинку, нікелю і марганцю легко переміщуються до пагона за рахунок ксилемного транспорту. Марганець майже нерухомий у флоємі, тоді як нікель швидко перерозподіляється до наймолодших частин рослини, що активно ростуть. Цинк, у свою чергу, повільніше ніж нікель перерозподіляється через флоєму і накопичується в меристемах (адаптовано за Page, Feller, 2015).

Рослини характеризуються специфічністю щодо поглинання іонів ВМ з ґрунту і стійкістю до їхньої дії, що дозволило розділити їх на три головні групи (Серегин, Иванов, 2001; Antosiewicz, 1992; Baker, 1981). До першої відносяться рослини, що акумулюють ВМ у своїх тканинах. Це рослини, які в процесі еволюції, існуючи на ґрунтах геохімічних аномалій, сформували конститутивні механізми стійкості до дії ВМ, що дозволяє їм накопичувати токсичні елементи в метаболічно інертних органах і органелах, або включати їх у хелати, переводячи у фізіологічно безпечні форми. Друга група – це рослини-індикатори, вміст металу в тканинах яких відповідає його концентрації в ґрунті. Третя група – рослини, що володіють здатністю до підтримання низької концентрації металів у клітинах, незважаючи на високу концентрацію в навколишньому середовищі.

Рослини, які акумулюють ВМ у тканинах, активно використовують для очищення забруднених територій. Наземні папороті *Dennstaedtia davallioides*, *Hypolepis muelleri*, *Nephrolepis cordifolia*, *Pteris vittata* успішно розвивались за умов забруднення важкими металами (Kachenko et al., 2007). В їхніх тканинах акумулювалась значна кількість полютантів, адсорбованих з ґрунту. Макрофіт *Salvinia biloba* також демонструє високу здатність до видалення з води іонів свинцю. Адсорбція іонів свинцю досягала максимальної ефективності за його вмісту у воді – 12,62 мг/л (Loria et al., 2019). Результати цього дослідження демонструють, що *S. biloba* має значний потенціал накопичення іонів свинцю й проявляє стійкість до високої концентрації цього елемента у воді. Макрофіт активно задіює ефективні механізми детоксикації, включаючи клітинні антиоксидантні механізми, які відіграють головну роль у захисті фотосинтетичної системи від окислювального стресу. Крім того, завдяки таким особливостям, як висока швидкість накопичення біомаси в природних умовах, папороть *S. biloba* є стійким та невибагливим вільноплаваючим водним макрофітом, що є важливим для фітореMediaції забруднених свинцем водойм (Loría et al., 2019). Стійкість до свинцю також демонструвала інша папороть *Salvinia minima* (Estrella-Gómez et al., 2009). У цього водного макрофіту механізм толерантності до ВМ пов'язаний з високою активністю фітохелатинів у занурених ваях.

Таким чином, мінеральні елементи з ґрунту завдяки механізмам активного транспорту поглинаються у вигляді катіонів (в тому числі ВМ) та аніонів. Потрапляючи в клітини, елементи беруть участь у метаболізмі в формі вільних іонів, зв'язуються з органічними сполуками, або ж включаються до складу органічних молекул після ряду окисно-відновних перетворень.

2.3. Токсичність важких металів для рослин: пряма і непряма дія

ВМ здатні викликати уповільнення росту і продуктивності рослин (Біланіч, 2008; Гончарук, Загоскіна, 2017; Світовий та ін., 2014). За підвищених концентрацій ВМ негативно впливають на морфологію, фізіологію та біохімію рослин (Gangwar et al., 2010; Gautam et al., 2016; Ivanov et al., 2016; Mathur et al., 2016; Zhang et al., 2011). ВМ знижують накопичення біомаси рослинами внаслідок прямого впливу на ключові метаболічні процеси, такі як фотосинтез (Beyer et al., 2013; Ebbs et al., 2015; Ghavri, Singh, 2012; Zhao et al., 2012), мінеральне живлення (Vernay et al., 2007) та водний обмін (Mukhopadhyay, Mondal, 2015). Під впливом ВМ відбувається інгібування активності ряду ферментів – фосфатаз, протеаз, дегідрогеназ, інвертаз тощо (Белявская и др., 2018; Гуральчук, 1994; Косаківська та ін., 2019в).

За дії ВМ відбувається значна зміна водного статусу рослин. Так, у промислових районах багато рослин характеризуються зниженою оводненістю тканин і меншою інтенсивністю транспірації, що порушує тепловий режим листків (Серегин, Иванов, 2001; Das et al., 1997). Зміна водного статусу рослини є наслідком зниження ефективності осморегуляції, зменшення еластичності клітинних стінок, порушення здатності кореневої системи поглинати воду (Perfus-Barbeoch et al., 2002). Ця здатність знижується внаслідок інгібування формування нових бічних коренів і корневих волосків, уповільнення лінійного росту кореня, зниження контакту кореневої системи з ґрунтом, гальмування транспорту асимілятів з пагонів у кореневу систему. Крім цього, прискорюється відмирання кінчика кореня, зростає лігніфікація і суберинізація клітин, збільшується вміст абсцизової кислоти, що в свою чергу викликає закривання продихів (Серегин, Кожевникова, 2008; Vücker-Neto et al., 2017).

У присутності ВМ зменшується поглинання макро- і мікроелементів коренями рослин, обумовлене конкуренцією з фізіологічно важливими елементами важких металів (Chaffei et al., 2004). Причиною порушення іонного гомеостазу стає відтік іонів (зокрема калію) з коренів внаслідок зміни активності мембранних ферментів і пошкодження мембран (Титов и др., 2014; Sharma, Angrawal, 2005). Реакція на надмірний вміст полютантів залежить від виду рослини. Так, у коренях *Arrhenatherum* sp., *Trifolium* sp., *Zea mays* L., і *Brassica oleracea* L. у присутності кадмію знижувалася акумуляція міді, тоді як у коренях *Oryza sativa* L. вона збільшувалася, а в коренях *Cucurbita pepo* L. і *Cucumis sativus* L. суттєво не змінювалася (Казнина и др., 2014).

Крім безпосереднього впливу на метаболізм, ВМ діють опосередковано на клітини, індукуючи накопичення активних форм кисню (АФК), що супроводжується окислювальним стресом (Anjum et al., 2016; Nanda, Agrawal, 2016; Rui et al., 2016; Thounaojam et al., 2012; Vanhoudt et al., 2010). Під час проходження процесів дихання й фотосинтезу також виникають АФК. Ці АФК, зокрема такі, як гідроксил, перекис водню або супероксид можуть пошкоджувати біологічні молекули, включаючи ліпіди, ДНК і білки (Noctor, Foyer, 1998). Швидкість появи АФК у клітинах зростає за умов дії абіотичних та біотичних стресорів.

Метали, що проявляють біологічну активність, зважаючи на їхню фізико-хімічні властивості, поділяються на дві групи: окислювально-відновні, такі як Cr, Cu, Mn, Fe, а також метали, котрі не проявляють окисно-відновних властивостей, зокрема Cd, Ni, Hg, Zn і Al. Метали першої групи можуть безпосередньо здійснювати окислювальний вплив у рослинах, що призводить до появи АФК і окислювального стресу через порушення рівноваги між клітинними реакціями окислення і відновлення (Jozefczak et al., 2012). На відміну від цього, метали, котрі не проявляють окисно-відновних властивостей, опосередковано виступають у ролі окислювальних стресорів за допомогою декількох механізмів, зокрема створюючи дефіцит глутатіону, зв'язування з сульфгідрильними групами білків, інгібування антиоксидантних ферментів або індукування ферментів, що продукують АФК, таких як НАДФН-оксидази (Bielen et al., 2013).

Таким чином, ВМ негативно діють на метаболічні процеси і життєздатність рослин. Вони впливають на різні функціональні групи біологічно важливих речовин, витісняють фізіологічно необхідні метали з металовмісних комплексів, а також генерують активні форми кисню, що призводить до виникнення у клітинах окисного вибуху і загибелі рослин.

РОЗДІЛ 3. СИСТЕМИ ЗАХИСТУ РОСЛИН: ГОРМОНИ ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

У рослинному організмі на дію ВМ формуються реакції-відповіді, дослідження яких має вирішальне значення для пошуку шляхів підвищення стресостійкості, збільшення продуктивності рослин, очищення забруднених ґрунтів і водойм. В останні роки активно вивчається участь фітогормонів (рис. 3.1) в індукції та інтеграції захисних реакцій рослин на дію ВМ (Косаківська та ін., 2019в; Kosakivska et al., 2021a, b; Bucker-Neto et al., 2017; Rajewska et al., 2016; Sah et al., 2016). Виконуючи функції сигнальних молекул, вони виступають головним засобом, за допомогою якого рослини реагують на абіотичні та біотичні стреси (Белявская и др., 2018; Chan, 2012; Colebrook et al., 2014; Nishiyama et al., 2011).

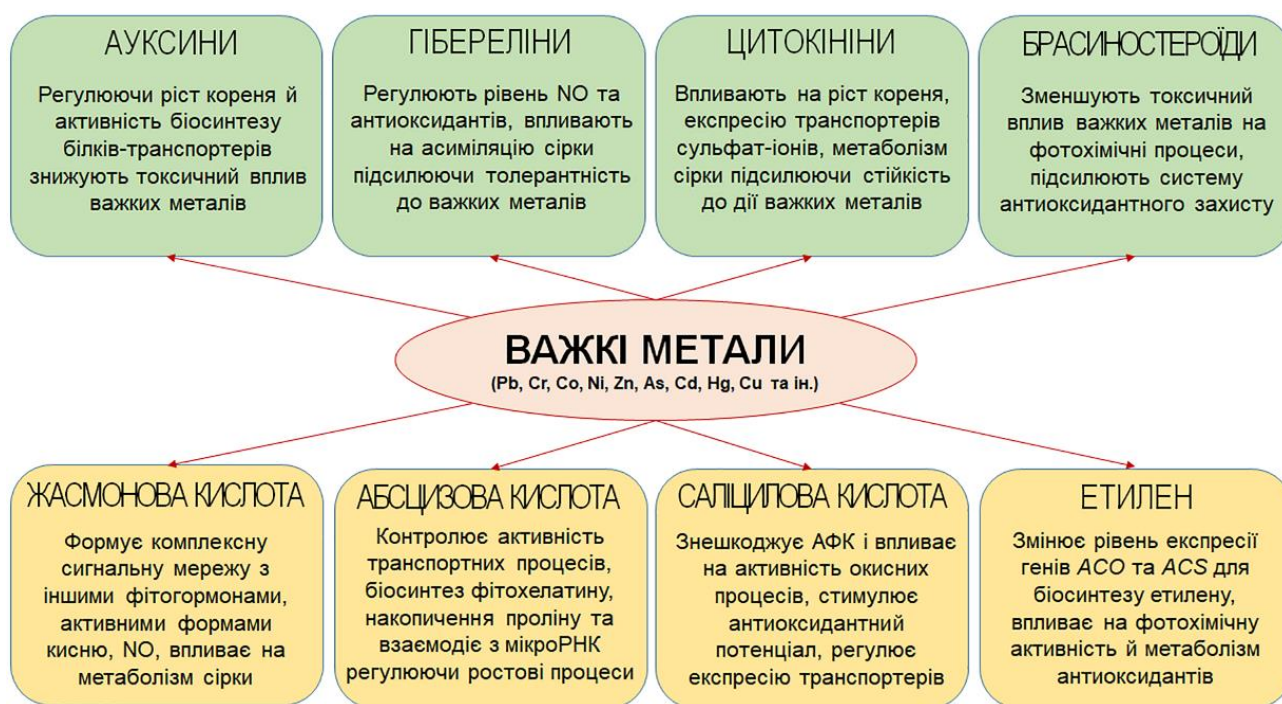


Рис. 3.1. Участь фітогормонів різних класів у захисних реакціях за дії важких металів (Косаківська та ін., 2019в).

Встановлено, що фітогормони підвищують інтенсивність захисних реакцій на дію ВМ (Agami, Mohamed, 2013; Al-Nakimi, 2007; El-Monem et al., 2009; Masood et al., 2016; Zhu et al., 2012, 2013). Зокрема, зафіксовані фітопротекторні ефекти абсцизової (АБК) (Pantin et al., 2013) і саліцилової кислот (Metwally et al., 2003). Індоліл-3-оцтова кислота пом'якшувала дію арсенідів (Pandey, Gupta, 2015), брасиностероїди індукували синтез металозв'язуючого протеїну фітохелатину (Wajguz, 2002); гібереліни і цитокініни також були причетні до

формування стресостійкості (Al-Nakimi, 2007; El-Monem, 2009; Gangwar et al., 2010; Masood et al., 2016; Zhu et al., 2012). Важкі метали впливають на метаболізм більшості фітогормонів. За забруднення ВМ підвищуються рівні абсцизової та саліцилової кислот, брасиностероїдів, етилену, жасмонатів, тоді як вміст ауксинів, цитокінінів і гіберелінів зменшується. Зниження рівнів фітогормонів-стимуляторів призводить до пригнічення росту, що полегшує реакцію рослин на стрес, а також готує рослину до поживлення ростових процесів за умови зменшення токсичного навантаження. Комплексна взаємодія між ендogenousними фітогормонами запускає захисні механізми та механізми відповіді рослин (Piotrowska-Niczyporuk et al., 2020; Thao et al., 2015).

3.1. Фітогормони в регуляції росту і розвитку рослин за дії ВМ

Зміни у вмісті і розподілі фітогормонів під впливом ВМ індукують затримку росту та розвитку рослин (рис. 3.2). Під час стресу в рослинах посилюється біосинтез АБК та активуються її сигнальні шляхи. Транскриптомний аналіз рослин *Oryza sativa* L. виявив гіперекспресію генів біосинтезу АБК та активізацію її сигнальних генів *PYL/PYR/RCAR*, *PP2C* і *SnRK2* за дії арсену (Huang et al., 2012) та ванадію (Lin et al., 2013). АБК гальмує відтік асимілятів та поживних речовин з органів, де вони накопичуються, пригнічує транспортування іонів ВМ до флоєми, завдяки чому ВМ накопичуються у листках та призупиняють їхній ріст. За підвищення вмісту кадмію рівень АБК суттєво підвищується у водних макрофітах *Myriophyllum heterophyllum* Michx. та *Potamogeton crispus* L. Сплеск у накопиченні АБК корелював зі зростанням рівня Cd і подовженням впливу (Sivaci et al., 2009). Зростання вмісту ендogenousної АБК в коренях рогозу й очерету (Fediuc et al., 2005), бульбах картоплі (Stroinski et al., 2010), тканинах рису (Kim et al., 2014) спостерігали за дії кадмію. Подібний ефект зафіксований після обробки розчинами ртуті, кадмію й міді у проростаючих зернівках пшениці (Munzuro et al., 2008). Після стресу, спричиненого високими концентраціями міді та цинку, сповільнювалось проростання насіння гарбуза й значно зростав вміст АБК (Wang et al., 2014b). Свинець викликав подібну реакцію у рослин нуту (Atici et al., 2005). Рівень фітогормону зростав у водянки чорної за умов експозиції рослин на середовищі з додаванням міді й нікелю (Monni et al., 2001).

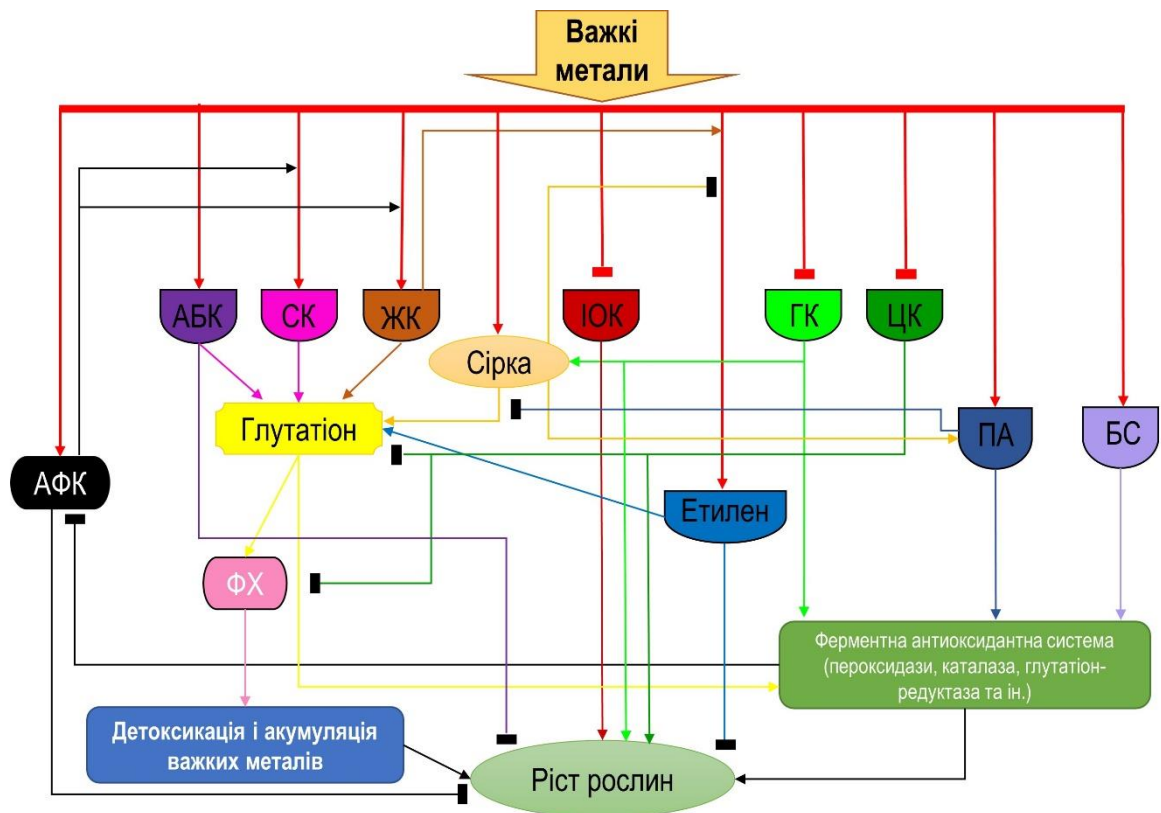


Рис. 3.2. Фітогормональна передача сигналів у відповідь на стрес, зумовлений дією важких металів, включає ранні ефекти пригнічення ростових процесів етиленом, зменшення рівня активних форм кисню шляхом посилення синтезу антиоксидантів, а також детоксикацію й накопичення (зв'язування) важких металів шляхом стимуляції біосинтезу глутатіону та фітохелатину. Стрілками на рисунку показано стимулюючі або посилюючі ефекти, лінії з пласким закінченням вказують на пригнічуючі ефекти. Скорочення: АБК – абсцизова кислота; АФК – активні форми кисню; БС – брасиностероїди; ГК – гібереліни; ЖК – жасмонова кислота; ІОК – індоліл-3-оцтова кислота; ПА – поліамін; СК – саліцилова кислота; ФХ – фітохелатин; ЦК – цитокініни (адаптовано за Nguyen et al., 2021).

Відомо, що токсичні концентрації ВМ порушують водний баланс рослин (Mukhopadhyay, Mondal, 2015; Rauser, Dumbroff, 1981; Schat et al., 1997). Синтезована за стресових умов АБК з ксилемним соком транспортується до замикаючих клітин продохів, ініціює їхнє закриття, затримує випаровування води і знижує водний потенціал (Pantin et al., 2013; Sauter et al., 2001; Wilkinson, Davies, 2002). Після обробки розчинами солей нікелю і цинку вміст ендогенної АБК у листках 10-добових рослин квасолі зростав, відбувалось зниження водного потенціалу і зменшення продигової транспірації (Rauser, Dumbroff, 1981). Повідомлялося про подібну реакцію на забруднення кадмієм у гірчиці

салатної (Salt et al., 1995). У проростків квасолі, оброблених кадмієм, зростає вміст АБК, сповільнювалося поглинання води та закривалися продихи (Poschenrieder et al., 1989). Отримані результати дозволили припустити, що індукована гормоном стійкість до посухи може також допомогти виживанню рослин на забруднених важкими металами територіях (Pandolfini et al., 1996).

Повідомлялось, що за дії токсичних концентрацій кадмію та міді в рослинах рису зростала MAP-кіназна активність (Yeh et al., 2003, 2004), індукована АБК (Burnett et al., 2000; Knetsch et al., 1996). З цим явищем пов'язують стійкість окремих сортів рису до кадмію (Hsu, Kao, 2003). Виявилось, що толерантні до кадмію сорти рису відзначалися високим вмістом іонів кальцію та активних форм кисню (АФК) (Yeh et al., 2007). Оскільки утворення АФК може здійснюватися без сигналіngu АБК, припускають, що АФК синтезуються до початку біосинтезу АБК (Galvez-Valdivieso et al., 2009). У відповідь на стрес, спричинений ВМ, АБК сповільнювала ріст і розвиток рослин. Повідомлялось, що сорти рису з високим вмістом ендогенної АБК характеризувалися підвищеною стійкістю до ВМ внаслідок сповільненого росту листків і гальмування транспорту запасних речовин до коренів (Moza et al., 1995).

За дії важких металів спостерігалось зменшення вмісту ендогенних ауксинів. Забруднення арсеном зменшувало концентрації ІОК, індоліл-3-масляної (ІМК) та нафтилоцтової (НОК) кислот у рослинах рапсу (Srivastava et al., 2013). Короткотривала дія кадмію порушувала гомеостаз ІОК у кінчиках коренів ячменю (Zelinová et al., 2015) й пригнічувала подовження коренів арабідопсису (Besson-Bard et al., 2009). На характер накопичення і локалізацію ІОК в рослинах арабідопсису за дії важких металів впливали транспортери ауксину – протеїни родини PIN (Wang et al., 2014a). Виявилось, що зміни в архітектурі кореневої системи за дії важких металів відбувалися під час взаємодії ІОК з іншими фітогормонами. Етилен експресував залучені до біосинтезу ауксину гени і стимулював транспорт ауксину до зони подовження кореня (Ruzicka et al., 2007). У рослинах арабідопсису за умов дефіциту бору ауксин, етилен та АФК разом сповільнювали елонгацію клітин кореня (Camacho-Cristóbal et al., 2015). Ауксин і оксид азоту (II), NO за дії токсичної концентрації міді залучались до трансдукції сигналу, який впливав на морфологічну будову кореневої системи проростків арабідопсису та контролювали видовження первинних коренів (Peto et al., 2011). За дії кадмію виявлено вплив NO на акумуляцію ауксину і наступне пригнічення росту кореневої меристеми рослин арабідопсису (Yuan, Huang, 2016). Взаємодія між ВМ та ІОК є вирішальною для виживання і відтворення стійкого до високих концентрацій міді моху

Scopelophila cataractae, у клітинах якого під впливом важких металів акумулюються значні кількості гормону, необхідні для експресії відповідальних за ріст і диференціацію клітин гени (Nomura et al., 2015).

За дії ВМ спостерігаються зміни в накопиченні і локалізації цитокинінів. Показано, що цитокиніни пом'якшували негативні ефекти кадмію на синтез фотосинтетичних пігментів і мембранну систему хлоропластів у *Chlorella vulgaris* (Piotrowska-Niczyporuk et al., 2012). Антагоніст цитокинінів PI-55 та інгібітор деструкції гормону INCYDE покращували ріст лікарських рослин *Bulbine natalensis* і *Rumex crispus* за кадмієвого стресу (Gemrotová et al., 2013). За дії арсену у рослин *Brassica juncea* пригнічувалась активність рецептора цитокиніну, що викликало експресію сульфатних транспортерів (Srivastava et al., 2009). На рослинах *Arabidopsis thaliana* пригнічення синтезу цитокинінів, індукване експресією цитокинін оксидази/дегідрогенази, ініціювало накопичення фітохелатинів та стійкість до арсену (Mohan et al., 2016). Під час стресу, викликаного високими концентраціями міді, гальмувався ріст первинного кореня у рослин арабідопсису, що було пов'язано зі значним зростанням вмісту цитокинінів (Lequeux et al., 2010). Кадмій провокував окиснення ліпідів і збільшення активності антиоксидантних ензимів у сої. Відповідно спостерігали сповільнення ростових процесів на тлі зниження концентрації зеатину й зеатинрибозиду в тканинах (Hashem, 2014). Повідомлялося, що зеатинрибозид пом'якшував індукване свинцем інгібування росту коренів *Picea abies* (Vodnik et al., 1999). У генетично трансформованих рослин тютюну з експресованим геном ізопентенілтрансферази, яка відповідає за акумуляцію цитокинінів, виявлено більш високу толерантність до забруднення Cu у порівнянні з нетрансформованими рослинами (Thomas et al., 2005).

Збільшення вмісту етилену за дії ВМ впливало на полярні транспортери ауксину AUX1 і PIN2 та призводило до перерозподілу гормону. Водночас за накопичення жасмонатів активувались сигнальні шляхи етилену (Sun et al., 2010). У рослинах *A. thaliana* транскрипційні фактори EIN3 і EIL1, які є компонентами перехресних сигнальних шляхів етилену та жасмонату і забезпечують синергетичну взаємодію між цими двома гормонами в експресії генів, контролювались етиленом (Zhu et al., 2011). За синергетичної взаємодії етилену та жасмонату зменшувався вміст ауксину, гальмувався ріст коренів, пригнічувався біосинтез цитокинінів та їхнє переміщення від коренів до пагонів (Kudo et al., 2010). Деградація цитокинінів за дії ВМ розглядається як одна з основних причин гальмування росту і розвитку рослин. Підвищення активності цитокинін оксидази, яке спостерігалось в рослинах пшениці за дії Cd, спричиняло

зниження вмісту цитокінінів (Veselov et al., 2003). Ці результати засвідчили, що стимулювання або відновлення цитокінінового та ауксинового пулів за дії ВМ допомагає рослинам подолати стрес і відновити нормальний ріст і розвиток (рис. 3.2).

Оптимізувати баланс ендогенних фітогормонів і адаптованість рослин в умовах стресу можна за допомогою ріст стимулюючих бактерій. Такі дослідження набувають все ширшого розповсюдження і дозволяють нехімічним шляхом модулювати урожайність і стійкість рослин (Babenko et al., 2021; Schikora et al., 2016).

3.2. Фітогормони у пом'якшенні наслідків окислювального стресу

Токсичні рівні ВМ провокують утворення АФК, надмірний вміст котрих переважує антиоксидантну систему, створює окислювальний стрес (рис. 3.3), який призводить до серйозних порушень у метаболізмі рослин (Gill, Tuteja, 2010). Відбувається зміни динаміки біосинтезу й активності антиоксидантних ензимів супероксиддисмутази (СОД), аскорбатпероксидази (АПО) та глутатіонредуктази (ГР) (Khan et al., 2015b; Montero-Palmero et al., 2014a; Mostofa et al., 2015; Sun et al., 2010; Yuan et al., 2013). Етилен відіграє важливу роль у формуванні реакції рослин на вплив ВМ. За дії Cd спостерігалась взаємодія між етиленом і АФК у рослинах *Solanum lycopersicum* L., завдяки якій була упереджена загибель клітин (Liu et al., 2008). Використання етефону (попередника етилену), або 2,5-норборнадієну (інгібітору етилену) посилювало накопичення гормону, зменшувало окислювальний стрес, пом'якшувало негативний вплив на фотосинтез у рослин за дії ВМ. Застосування етефону посилювало активність ГР у оброблених Cd рослин *Brassica juncea* (Masood et al., 2012), тоді як етефон і 2,5-норборнадієн стимулювали активність антиоксидантних ензимів СОД, АПО та ГР у *B. juncea* за дії Ni та Zn (Khan, Khan, 2014).

Водночас, брасиностероїди, гібереліни, саліцилова кислота та поліаміни здатні опосередковано стимулювати антиоксидантні реакції та сприяти знешкодженню АФК у рослин, вирощених за дії важких металів (Hayat et al., 2007; Nguyen et al., 2021; Noriega et al., 2012). Брасиностероїди відіграють важливу роль у регуляції антиоксидантного захисту. Вони посилювали активність КАТ, СОД, глутатіон пероксидази, аскорбат пероксидази, а також накопичення неферментних антиоксидантів аскорбінової кислоти (вітамін С),

токоферолу (вітамін Е), каротиноїдів і глутатіону, завдяки чому підвищувалась стійкість рослин до ВМ (Xia et al., 2009). Гібереліни зменшують шкідливий вплив важких металів, контролюючи окислювальний стрес і стимулюючи антиоксидантну систему рослин.

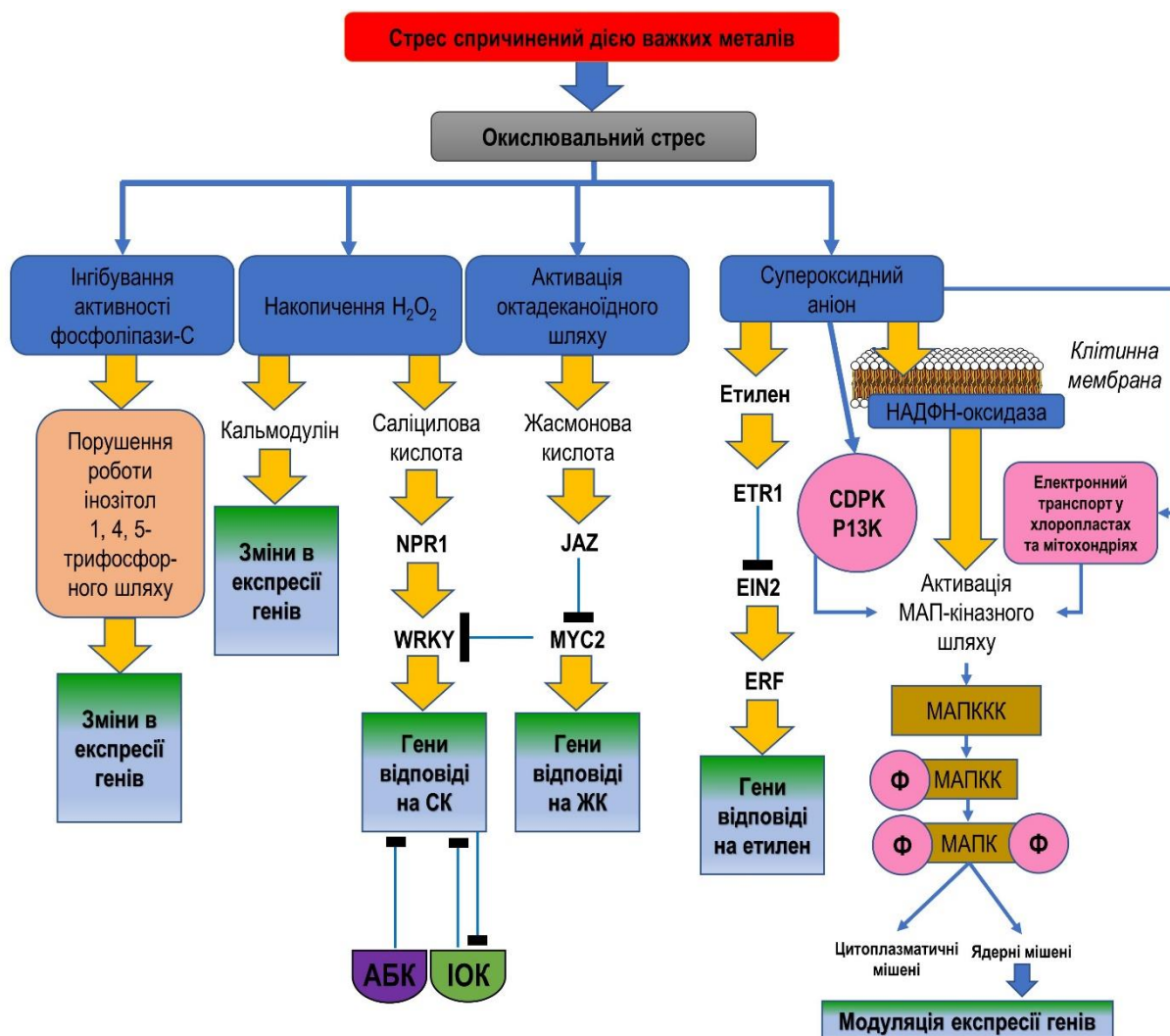


Рис. 3.3. Сигнальні каскади за дії важких металів. Діаграма ілюструє негативний стресовий вплив важких металів і подальшу активацію різних взаємопов'язаних сигнальних систем, опосередкованих окислювальними пошкодженнями. Зокрема, показані кальмодуліновий шлях, гормональні та МАП-кіназні сигнальні каскади для регуляції експресії цільових генів, що пов'язані з відповіддю на стрес та асоційовані із загальною реакцією рослин для адаптації до стресу спричиненого важкими металами. EIN2 – етилен-нечутливий білок 2, ETR1 – етиленовий рецептор 1, ERF – фактор відповіді на етилен, JAZ – жасмонатний протеїновий ZIM домен, MYC2 та WRKY – фактори транскрипції, NPR1 – рецептор натрійуретичного пептиду 1. Лінії з тупими кінцями вказують на пригнічуючі ефекти (адаптовано за Dutta et al., 2018).

У проростків *Triticum aestivum* гібереліни пом'якшували окислювальний стрес, спричинений Ni на ріст, вміст хлорофілу та активність карбоангідрази (Siddiqui et al., 2011). Гібереліни усували токсичність Cd і Pb у *Vicia faba* L. і *Lupinus albus* L. завдяки посиленню активності каталази, протеази і пероксидаз (Sharaf et al., 2009). У *Arabidopsis thaliana* гібереліни пом'якшували негативні ефекти важких металів, пригнічуючи поглинання Cd і перекисне окислення ліпідів (Zhu et al., 2012). Застосування екзогенних гіберелінів та транскриптомний аналіз виявили підвищення GAST1, транскрипту, стимульованого гібереліном, що бере участь у регуляції накопичення АФК (Sun et al., 2013).

За умов окислювального стресу активатором антиоксидантного захисту виступає саліцилова кислота (Ghanta et al., 2014). Гормон стимулював біосинтез глутатіону, підвищував антиоксидантну спроможність та стійкість до ВМ у рослин *Triticum aestivum*, *Oryza sativa*, *Pisum sativum* L. та *Brassica napus* L. (Guo et al., 2009; Khademi et al., 2014; Kovács et al., 2014; Srivastava, Dwivedi, 1998). Жасмонати, навпаки, стимулювали продукування АФК у *Arabidopsis thaliana* за умов забруднення Cu та Cd (Maksimiec, Krupa, 2006). На противагу цьому, через жасмонатний сигналінг експресуються гени біосинтезу глутатіону та пом'якшуються негативні ефекти індукованих жасмонатами АФК (Mhamdi et al., 2010; Xiang, Oliver, 1998).

3.3. Фітогормони в регуляції накопичення ВМ рослинами

Хелатування відіграє вирішальну роль у секвестрації ВМ і подальшому осадженню їх у вакуолях рослинних клітин. Одним з найпоширеніших природних хелаторів є хлорофіл з лігандом у його структурі, який зв'язує магній. До інших органічних сполук із властивостями хелаторів належать органічні кислоти, амінокислоти, фітин, металотіонеїни та поліпептиди, серед яких глутатіон, фітохелатини та тіонеїни (Rauser, 1999, Palacios et al., 2011). Наявність специфічних лігандів обумовлює стійкість рослин *Deschampsia cespitosa* до дії ВМ, тоді як механізми, які змінюють вміст хелаторів, дозволяють рослинам пристосуватися до надмірного впливу ВМ (Nguyen et al., 2018).

Про активацію хелаторів ВМ можуть свідчити зміни у концентрації фітогормонів. Наприклад, у *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv спостерігався сплеск у вмісті АБК з наступним зниженням рівня цитокінінів та підвищенням концентрації фітохелатинів у відповідь на вплив Cd. Цікаво, що екзогенна

обробка АБК контрольних рослинах викликала зміни у вмісті фітохелатинів і цитокінінів, подібні до обробки Cd (Hayward et al., 2013).

Більшість досліджень щодо впливу фітогормонів на хелатування металів зосереджена на олігомерах глутатіону. Біосинтез фітохелатинів безпосередньо пов'язаний з продукцією глутатіону і доступністю цистеїну та інших сірковмісних сполук (Cobbett, 2000; Inouhe, 2005). АБК, етилен, гібереліни, жасмонати та СК позитивно впливають на біосинтез фітохелатинів, тоді як між цитокінінами, поліамінами та фітохелатинами виявлена антагоністична взаємодія (рис. 3.4). За оптимальних умов росту для біосинтезу етилену та глутатіону потрібен цистеїн (Iqbal et al., 2013). Вищий рівень експресії генів біосинтезу глутатіону спостерігався у трансгенних рослин *Nicotiana tabacum* із гіперекспресією етилен-чутливого фактору 1, які згодом показали вищу стійкість до Cd. Ці результати підтверджують регуляторну роль етилену в біосинтезі глутатіону під впливом ВМ (Guan et al., 2015).

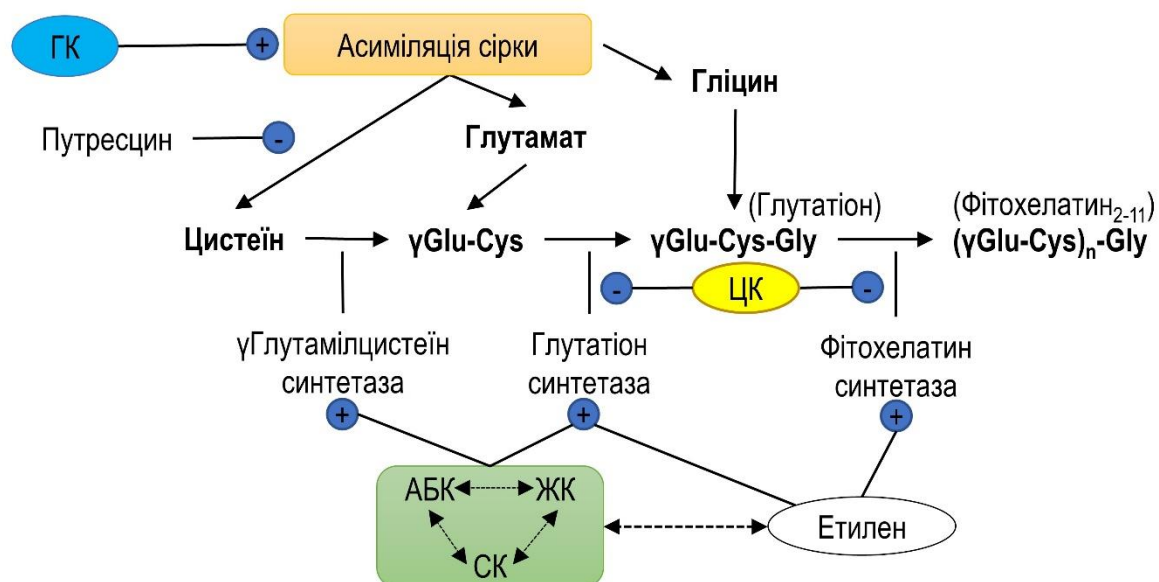


Рис. 3.4. Біосинтез фітохелатинів з амінокислот-попередників: глутаміну, цистеїну та гліцину. Математичні символи плюс та мінус вказують на позитивний і негативний регуляторні ефекти на клітинний метаболізм, активність ферментів або ж експресію генів відповідно (адаптовано за Cobbett, 2000; Inouhe, 2005).

Зростання вмісту АБК підвищує стійкість до ВМ, посилюючи продукування фітохелатинів (Bücker-Neto et al., 2017). У рослинах *D. Deschampsia cespitosa* за дії Cd сплеск у накопиченні АБК супроводжувався синтезом фітохелатинів (Hayward et al., 2013). У рослинах *Phragmites australis* та *Typha latifolia* L. за дії Cd АБК підвищувала активність О-ацетилсерин (тіол)

ліази, ферменту, який контролює біосинтез цистеїну (Fediuc et al., 2005). Посилення сигналіngu АБК та експресії генів біосинтезу фітохелатину, а також вмісту фітохелатину спостерігали під впливом Cd у бульбах *Solanum tuberosum* L. Подібним чином змінювалась динаміка біосинтезу фітохелатину після обробки АБК (Stroinski et al., 2010). АБК по-різному впливала на активність глутатіон редуктази у різних за стресостійкістю генотипах *Zea mays* L. (Kellös et al., 2008). Обробка ж глутатіоном посилювала накопичення АБК, що свідчить про існування крос-току між цими двома сполуками (Cheng et al., 2015).

Гібереліни сприяють біосинтезу фітохелатинів, посилюючи асиміляцію сульфатів, а сірковмісні метаболіти відіграють ключову роль у системі захисту рослин від ВМ. За участі гіберелінів у рослинах *Arabidosis thaliana* під час стресу відбувалась експресія аденозин-50-фосфосульфатредуктази, ключового ферменту асиміляції сульфату, (Koprivova et al., 2008). Після обробки гіберелінами та сіркою у рослинах *Brassica juncea* за умови кадмієвого забруднення посилювалась фотосинтетична активність і пригнічувався синтез етилену (Masood, Khan, 2013).

У низці робіт повідомлялось про позитивний зв'язок між жасмонатами та глутатіоном, проте безпосередня участь жасмонату в синтезі фітохелатину не була підтверджена (Xiang, Oliver, 1998; Cobbett, 2000). Додавання жасмонату посилювало продукування глутатіону в рослинах *Arabidosis thaliana* в умовах забруднення Cu (Xiang, Oliver, 1998). За умов забруднення Cd після обробки метил-жасмонатом суттєво збільшився вміст глутатіону в рослинах *Orisa sativa* (Singh, Shah, 2014). Виявилось, що глутатіон є необхідним для активації біосинтезу жасмонату та його сигнального шляху (Cheng et al., 2015; Han et al., 2013).

Встановлений захисний ефект саліцилової кислоти за дії ВМ. Обробка СК допомагала рослинам *Zea mays* впоратися зі стресом шляхом індукції синтезу фітохелатинів (Szalai et al., 2013). Підвищення рівня СК в коренях проростків *Triticum aestivum* індукувало синтез глутатіону, активувало антиоксидантну систему та синтез фітохелатинів, що підвищило стійкість до Cd (Kovács et al., 2014). Молекули фітохелатинів подовжувалися завдяки збільшенню повторів (γ -Glu-Cys) після обробки СК за дії Cd. Вміст фітохелатинів зростав у рослинах *Orisa sativa* за дії хрому (Cr) і обробки СК (Huda et al., 2016).

Антагоністичний характер взаємодії між цитокінінами та фітохелатинами було виявлено у водоростях (Piotrowska-Niczyporuk et al., 2020), і лише у декількох публікаціях повідомлялось про участь цитокінінів у біосинтезі фітохелатинів у вищих рослинах (Cassina et al., 2012; Mohan et al. ін., 2016).

Рослини *Orisa sativa* і *Nicotinia tabacum* з порушеннями у біосинтезі цитокінінів демонстрували підвищену стійкість до As, що було обумовлено експресією генів біосинтезу фітохелатинів та глутатіону (Mohan et al., 2016). Обробка екзогенними цитокінінами рослин *Alyssum murale* Waldst, які здатні до гіперакумуляції Ni, не призвела до істотних змін у накопиченні Ni, γ -глутамілцистеїну, глутатіону і фітохелатинів, хоча біомаса рослин і швидкість транспірації значно зросли (Cassina et al., 2012).

Глутатіон та інші тіолові сполуки, які беруть участь у транспорті ауксину, належать до важливих регуляторів росту коренів (Eckardt, 2010; Koprivova et al., 2010). Припускають, що в коренях продукуються фітохелатини та глутатіон, які необхідні для детоксикації під час росту (Begum et al., 2016; de Benedictis et al., 2018; Eckardt, 2010; Koprivova et al., 2010). Прямого ж зв'язку між накопиченням глутатіону, фітохелатинів та ауксинів у рослинах, що перебували в стані стресу важких металів, не спостерігалось (Sofa et al., 2013). Однак за відсутності у коренях мутантів *Orisa sativa* ауксинів спостерігалось значне зниження вмісту цистеїну, глутатіону та фітохелатинів (Begum et al., 2016). Водночас, блокування синтезу фітохелатинів призводило до зниження рівня ауксинів у мутантах *Arabidosis thaliana* (de Benedictis et al., 2018). Взаємозв'язок між гомеостазом ауксинів та фізіологічними реакціями рослин *A. thaliana* на забруднення Cd, Zn та Cu не виявлений (Sofa et al., 2013). Не було встановлено також кореляції між накопиченням брасиностероїдів та синтезом фітохелатинів. Брасиностероїди позитивно впливали на акумуляцію глутатіону в рослинах *Raphanus sativus* L. за дії Cu (Choudhary et al., 2010). Проте, дослідження на рослинах *A. thaliana* за дії Cd показали, що синтез фітохелатинів не залежав від брасиностероїдів (Villiers et al., 2012).

Отже, за дії важких металів фітогормони активно впливають на роботу системам захисту рослин, регулюють ріст і метаболізм. Завдяки такій взаємодії відбуваються анатомічні та морфологічні зміни на рівні клітин та органів рослин; пом'якшується негативний вплив АФК завдяки стимуляції антиоксидантної системи; посилюється продукування лігандів або органічних хелаторів, таких як глутатіон і фітохелатини, які зв'язують ВМ і моделюють транслокацію токсичних сполук між коренями, пагонами та листками.

РОЗДІЛ 4. ЕФЕКТИ ПРАЙМУВАННЯ ТА ФОЛІАРНОЇ ОБРОБКИ ЕКЗОГЕННИМИ ГОРМОНАМИ ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Перспективним біотехнологічним підходом підвищення стійкості до негативного впливу важких металів є передпосівне праймування та фоліарна обробка рослин екзогенним фітогормонами (Kosakivska et al., 2021a, b). Так, праймування (передпосівна обробка) забезпечує оптимальні умови для запуску метаболічних процесів проростання, допомагає мінімізувати виникнення та прояв проблем, пов'язаних із якістю та структурою насіння, забезпечує рівномірні сильні сходи (Muhie, 2018). Цей простий, економічно ефективний, підхід пом'якшує негативний вплив дефіциту вологи, засолення ґранту, температурних флуктуацій (Ali et al., 2013; Kaya et al., 2010), індукує антиоксидантні системи (Eisvand et al., 2010), поліпшує проростання насіння за стресових умов (Atici et al., 2003; Gratão et al., 2005; Hu et al., 2013; Jisha et al., 2013; Masood et al., 2012).

4.1. Екзогенні фітогормони модулятори стійкості рослин до важких металів

Екзогенна АБК призводила до змін у транспортуванні іонів кадмію, нікелю та збільшенню їхньої концентрації в коренях рису (Rubio et al., 1994), а також порушувала переміщення кадмію від кореня до стебла в арабідопсису (Perfus-Barbeoch et al., 2002). Перешкоджання переміщенню ВМ за обробки екзогенною АБК може значно зменшувати їхнє накопичення в плодах і насінні рослин за умови вирощування на забруднених ґрунтах (Rubio et al., 1994). Вивчення АБК-опосередкованої стійкості до ВМ виявило, що за дії свинцю у рослин *Atractylodes macrocephala* ефекти екзогенної обробки гормоном були пов'язані зі збільшенням активності антиоксидантних ензимів і зниженням окислювального стресу (Wang et al., 2013a). У тополі сіріючої за цинкового стресу екзогенна АБК стимулювала акумуляцію ендогенних гіберелінів, абсцизової і саліцилової кислот, а також сприяла зниженню концентрації цинку у тканинах шляхом впливу на гени, залучені до транспортних механізмів (Shi et al., 2015). Отже, АБК є найважливішим регулятором відповіді у рослин на згубний вплив різних концентрацій ВМ і відіграє важливу роль в сповільненні транспортних і ростових процесів у відповідь на стрес, спричинений ВМ та безпосередньо пов'язаний з адаптацією до дії ВМ. Обробка насіння сої за свинцевого стресу та голубиного

гороху за кадмієвого стресу розчинами АБК сприяла проростанню та схожості насіння і суттєво впливала на активність антиоксидантних ферментів каталази та пероксидази (Sneideris et al., 2015). Екзогенна АБК зменшувала токсичну дію кадмію та свинцю на рослини рису (Hsu, Kao, 2003). В умовах цинкового навантаження екзогенна АБК індукувала зменшення вмісту ендогенної АБК у коренях *Populus canescens*, яке спостерігалось за збільшення тривалості експозиції, та зростання рівня АБК у листках. Концентрації ендогенних СК, ІОК і ГК₃ також залежали від тривалості обробки цинком та АБК (Shi et al., 2015). Пом'якшення негативних ефектів важких металів екзогенною АБК відбувається за рахунок залучення гормону до захисних сигнальних каскадів, експресії генів, котрі беруть участь у детоксикації ВМ (Stroinski et al., 2010), та підвищення активності антиоксидантних ферментів (Wang et al., 2013a).

Екзогенна ІОК зменшувала накопичення алюмінію у верхівці кореня пшениці та підвищувала кислотність ризосфери (Wang et al., 2013b). Повідомлялося, що екзогенна обробка ІОК відновлювала ендогенний вміст гормону та посилювала накопичення біомаси коренів і стебел соняшника, вирощених на забрудненому свинцем ґрунті (Liphadzi et al., 2006). Обробка ІОК також поліпшувала ріст рапсу за умов впливу арсену (Srivastava et al., 2013). Обробка розчином L-триптофану (попередника у синтезі ауксину) коренів проростків рису за умови забруднення ґрунту кадмієм, посилювала ріст і врожайність рослин (Fargoq et al., 2015). Взаємодія між ВМ і ауксинами може використовуватися як захист при вирощуванні рослин на забруднених ґрунтах, а також для детоксикації забруднених полювантами територій. Екзогенні ІОК, ІМК і НОК стимулювали очищення забрудненої води, активуючи поглинання ВМ водно-болотними та суходільними видами рослин (Tandon et al., 2015). Сумісне використання ІОК і селену більш ефективно зменшувало дію арсену на рослини рису порівняно з роздільною обробкою (Pandey, Gupta, 2015). Кон'югат ауксину позитивно впливав на каталазну й пероксидазну активність, зменшував вміст пероксиду водню в рослинах гороху за дії кадмію (Ostrowski et al., 2016). Після обробки сумішшю, що містила свинець та ІОК або НОК, відбувалося зниження рівня дезорганізації мембранних структур і, як наслідок, зменшувалась токсична дія ВМ (Nac-Wydro et al., 2016). Після обробки кадмієм і НОК посилювався синтез геміцелюлози, задіяної у фіксації ВМ, зростала утримуюча здатність води коренів арабідопсису, що сприяло детоксикації (Zhu et al., 2013). Взаємодія між ВМ та ІОК є вирішальною для виживання і відтворення стійкого до високих концентрацій міді моху *Scopelophila cataractae*, у клітинах якого під впливом ВМ акумулюються значні кількості гормону, необхідні для експресії

відповідальних за ріст і диференціацію клітин гени (Nomura et al., 2015). Таким чином, можна зробити висновок, що ауксини є важливим компонентом у формуванні реакції-відповіді та адаптації рослин до дії ВМ.

Екзогенні гібереліни через зниження рівня оксиду азоту (NO) зменшували експресію *IRT1* і таким чином пом'якшували наслідки кадмієвого стресу у рослин *Arabidopsis thaliana* (Zhu et al., 2012). Повідомлялося, що за дії нікелю гальмувався ріст проростків пшениці, зменшувалися вміст хлорофілу та активність карбоангідрази. Проте, після інкубації зернівок у розчині, що містив гібереліни і кальцій, внаслідок посилення антиоксидантного захисту ці ефекти значною мірою послаблювалися (Siddiqui et al., 2011). Гібереліни зменшували токсичну дію хрому на ріст і засвоєння азоту, підсилюючи активність антиоксидантної системи у проростків гороху (Gangwar et al., 2011). Гібереліни пом'якшували індуковане кадмієм гальмування процесу проростання насіння і ріст проростків *Brassica napus* шляхом регулювання інтенсивності окислювального стресу та зменшення пошкоджень, нанесених активними формами кисню (Meng et al., 2009). Негативні ефекти кадмію та свинцю пом'якшувалися завдяки індукції гіберелінами протеазної, каталазної і пероксидазної активності у рослин квасолі та люпину. У роботі відмічено, що за дії ВМ активність цих ферментів суттєво знижується. Обробка ГК₃ значною мірою відновлювала їхню активність, що сприяло формуванню стійкості (Sharaf et al., 2009). У рослин сої, інокульованих *Penicillium funiculosum*, за дії токсичних концентрацій міді спостерігалось накопичення біомаси, обумовлене секрецією гіберелінів ендofітом і зниженням рівня АБК (Khan, Lee, 2013). При дослідженні ефективності захисту рослин томату від надлишку алюмінію виявлено аналогічну дію ендofіту *P. janthinellum* та екзогенної гіберелової кислоти ГК₃ (Khan et al., 2015a). На рослинах *Arabidopsis thaliana* було продемонстровано, що активність ключового ензиму асиміляції сульфату аденозин-5'-фосфосульфат-редуктази збільшувалася завдяки гібереліновому сигналінгу, що вказує на участь гормону в оптимізації метаболізму сірки за стресових умов, оскільки відомо, що ВМ інактивують різні ферменти шляхом приєднання до їхніх сірковмісних груп (Koprivova et al., 2008). Отже, гібереліни за дії ВМ впливають на окиснювальні процеси, сприяють зменшенню рівня активних форм кисню, експресують транспортери металів, а також регулюють метаболізм сірки. Зведені відомості щодо використання екзогенних фітогормонів для пом'якшення токсичних ефектів важких металів наведені в табл. 4.1.

Таблиця 4.1. Використання екзогенних фітогормонів для пом'якшення токсичних ефектів важких металів

| Рослина | Важкий метал | Фітогормон | Ефект | Джерело |
|----------------------------------|---|---------------------------------|--|-------------------|
| <i>Vitis vinifera</i> L. | ZnSO ₄ , 0.765 μM- 10 μM M | АБК, 10 μM | Зменшення накопичення Zn, експресія генів, пов'язаних з детоксикацією, посилення стійкості до Zn | Song et al., 2019 |
| <i>Lactuca sativa</i> L. | Cd, 100 μM | АБК, 1, 5, 20 μM/л | За обробки АБК 0,5 μM/л зросла біомаса надземної частини. За обробки АБК 20 μM/л зросла біомаса коренів. За обробки АБК 0,5 μM/л зменшилось накопичення Cd | Tang et al., 2019 |
| <i>Populus canescens</i> | Zn, 2 μM | АБК, 10 μM | Підвищення рівнів ендогенних АБК, СК і ГК. Експресія генів протеїну стійкості до кадмію | Shi et al., 2015 |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | Cd, 10 μM | АБК, 0.1–0.5 μM | Пригнічення поглинання Cd корінням, підвищення стійкості до Cd | Fan et al., 2014 |
| <i>Vigna radiata</i> L. | CdCl ₂ , 1, 3, 5, 7, 9 μM | АБК, 10 μM | Підвищення вмісту фенолів, активності антиоксидантних ферментів | Li et al., 2014 |
| <i>Atractylodes macrocephala</i> | Pb, 300 μM | АБК, 2.5, 5, 10 мг/л | Покращення росту, збільшення вмісту розчинних цукрів і білків. Підвищення активності антиоксидантних ферментів | Wang et al., 2012 |
| <i>Brassica napus</i> L. | Cd, 10, 50, 100, 200, 400 μM | АБК, 10 μM | Зменшення симптомів токсичності Cd. Збільшення біомаси коренів і пагонів, зниження рівня МДА та антиоксидантних ферментів, накопичення Cd | Meng et al., 2009 |
| <i>Oryza sativa</i> L. | Pb, 0.25 μM M | АБК, 0.1 мг/дм ⁻³ | Обмеження транслокації Pb від коренів до пагонів. Підвищення активності ПОД і КАТ та зниження активності СОД | Zhao et al., 2009 |

| Рослина | Важкий метал | Фітогормон | Ефект | Джерело |
|--|--|---|---|----------------------------|
| <i>Oryza sativa</i> L. | Cd, 0.5, 1, 1.5 μM | АБК, 1-10 μM | Зменшення поглинання Cd, зростання швидкості транспірації | Hsu, Kao, 2003 |
| <i>Triticum aestivum</i> L. | Zn, 228 мг/л | АБК, 10^{-6}M | Пом'якшилась токсична дія цинку на проростання насіння, стимулювався ріст коренів | Kosakivska et al., 2019 |
| <i>Atractylodesma crocephala</i> Koidz | Pb, 3.5 μM | АБК, 2,5 мг/л | Покращився ріст, збільшився вміст розчинних цукрів, білків та активність СОД, каталази, аскорбатпероксидази та пероксидази | Wang et al., 2013a |
| <i>Spinacia oleracea</i> L. | Cd, 40 мг/кг грунту | ІОК, 10^{-3}M | Зросли біомаса і суха маса та фітоекстракція Cd | Rizwan et al., 2017 |
| <i>Trigonella foenum-graecum</i> | Cd, 3 та 9 мг/кг грунту | ІОК, 10 та 100 μM | Підвищення активності антиоксидантних ферментів СОД, пероксидази, каталази, зниження рівня АФК | Bashri, Prasad, 2016 |
| <i>Oryza sativa</i> L. | NaAsO_2 , 150 μM Na_2SeO_4 , 20 μM | ІОК, 3 μM | Покращення ростових показників, збільшення вмісту білків, хлорофілу та МДА, підвищення рівня цистеїну та проліну | Pandey, Gupta, 2015 |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | Cd, 50 μM | α -НОК, 0.05 μM | Зменшення симптомів хлорозу, покращення росту пагонів, зменшення рівня оксиду азоту, утримання Cd в коренях | Zhu et al., 2013 |
| <i>Oryza sativa</i> L. | Cd, 0.1 μM /л | ІОК, 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7}M /л | Подовження первинного та додаткових коренів | Zhao et al., 2013 |
| <i>Raphanus sativus</i> L. | Забруднені As-Zn-Cu- Co-Pb відходи піриту | ІБК, 10 мг/л фоліарна обробка, 0.1 та 1 мг/л внесення до субстрата | Фіторемедіація забруднених металами субстратів, покращення росту коренів і пагонів | Vamerali et al., 2011 |

| Рослина | Важкий метал | Фітогормон | Ефект | Джерело |
|--------------------------------|---------------------------------------|---|---|-------------------------|
| <i>Helianthus annuus</i> L. | Pb, 2.5 μ M Zn, 15 μ M | ІОК, 10 ⁻¹² , 10 ⁻¹¹ , 10 ⁻¹⁰ , 10 ⁻⁹ M | Покращення росту коренів, збільшення сухої ваги, довжини, об'єму та площі поверхні коренів. Значне зниження поглинання металу | Fassler et al., 2010 |
| <i>Helianthus annuus</i> L. | Pb, 440 мг/кг, Zn, 128 мг/кг | Ауксин, 70 мг/л | Регулювання продигової провідності, індукція поділу клітин і росту пагонів | Tassi et al., 2008 |
| <i>Helianthus annuus</i> L. | Cu, 80 μ M | ІОК, 100 μ M | Подовження коренів і формування корневих волосків, підвищення вмісту хлорофілу та каротиноїдів, ефективніше використання води | Ouzounido u, Pias, 2005 |
| <i>Triticum aestivum</i> L. | Al, 50 μ M | ІОК, 25 мкМ та інгібітори аніонних каналів NIF або A9C, 5 мкМ або ІОК інгібітори транспорту ТІВА або NPA, 5 мкМ | Зменшується накопичення Al у верхівці кореня, кислотність ризосфери, активність H ⁺ АТФ плазматичної мембрани | Wang et al., 2013b |
| <i>Triticum aestivum</i> L. | Ni, 50 mM | ГК ₃ , 10 ⁻⁶ M + Ca ²⁺ 40 mM | Зменшився негативний вплив за рахунок активації антиоксидантної системи та накопичення проліну | Siddiqui et al., 2010 |
| <i>Hordeum vulgare</i> L. | Mo, 100 μ M Cd, 150 μ M | ГК ₃ , 0,5 μ M | Зростання накопичення цукру та амінокислот в ендоспермі | Amri et al., 2016 |
| <i>Arabidopsis thaliana</i> L. | Cd, 50 μ M | ГК ₃ , 0,1- 5 μ M | Знизився рівень оксиду азоту (NO), зменшилась експресія <i>IRT1</i> | Zhu et al., 2012 |

| Рослина | Важкий метал | Фітогормон | Ефект | Джерело |
|-----------------------------|--------------------------------|---|---|-----------------------|
| <i>Oryza sativa</i> L. | Cd, 0.1 mM Ni, 0.5 mM | ГК ₃ , 14 μM | Покращились ріст, мобілізація запасів вуглеводів у насінні, підвищився вміст цукру в коренях та листках, змінився розподіл вуглеводів | Moysa et al., 1995 |
| <i>Pisum sativum</i> L. | Cd, 25 та 50 μM | Кінетин, 10 і 20 mM | Підвищувався вміст проліну, вільних амінокислот і розчинних цукрів | Al-Hakimi, 2007 |
| <i>Solanum melongena</i> L. | Cd, 3 та 9 мг/кг ґрунту | Кінетин, 10 mM | Підвищувалась активність фотосинтетичних та антиоксидантних ферментів | Singh, Prasad, 2014 |
| <i>Zea mays</i> L. | Pb, 7,5 mM/л | ЖК, 1.0 mM/л, СК, 1.0 mM/л, пролін, 7.5 mM/л | Покращились ріст рослин і біосинтез пігментів, зменшився виток електролітів, накопичення МДА та концентрація Pb, зросло накопичення розчинних цукрів, глутатіону, аскорбінової кислоти, фенолу, збільшилась активність СОД, каталази, пероксидази | Sofy et al., 2020 |
| <i>Oryza sativa</i> L | Cd, 50 mM | МеЖК, 5 μM | Пом'якшилися ефекти окисного стресу внаслідок активації антиоксидантних ферментів, збільшився біосинтез ЖК | Singh, Shah, 2014 |
| <i>Triticum aestivum</i> L. | Co, 50, 150, 250, 350 mM | СК, 0.5 mM | Знижувалось поглинання та накопичення Co. Зросли сира та суха біомаса, висота пагонів, вміст води та загальної кількості фотосинтетичних пігментів. | Mohamed, Hassan, 2019 |
| <i>Hordéum vulgare</i> L. | Cd, 25 μM | СК, 0.5 mM | Пригнічувалась Cd-індукована активізація активності антиоксидантного ферменту. | Metwally et al., 2003 |

| Рослина | Важкий метал | Фітогормон | Ефект | Джерело |
|-----------------------------|-----------------------------------|--|--|-----------------------|
| <i>Hordéum vulgare</i> L. | Cd, 25 μ M | СК, 0.5 mM | Пригнічувалась індукована Cd ауксин-опосередкована продукція АФК | Tamás et al., 2015 |
| <i>Zea mays</i> L. | Cd, 10, 15, 25 mM | СК, 500 mM | Зросла активність антиоксидантних ферментів, знята токсична дія Cd на активність Рубіско | Krantev et al., 2008 |
| <i>Zea mays</i> L. | Mn, 550 мг/кг ґрунту | 24-ЕБЛ, 0.1 мг/л | Підвищився вміст фотосинтетичних пігментів, інтенсивність фотосинтезу та накопичення сухої маси, знизився рівень H ₂ O ₂ , зросла активність антиоксидантних ферментів | Wang et al., 2009 |
| <i>Oryza sativa</i> L. | Cr, 1,0 mM | 24-ЕБЛ, 0,1mM, 0.01mM, 0.1 nM | Зменшилось накопичення металу в тканинах, посилюється антиоксидантний захист | Sharma et al., 2013 |
| <i>Zea mays</i> L. | Ni, 0,5, 1,0, 1,5 i 2,0 mM | 28-ГБЛ, 10 ⁻⁴ , 10 ⁻⁶ , 10 ⁻⁸ mM | Підвищились активність антиоксидантних ферментів (крім СОД) і вміст білка, зменшилось перекисне окислення ліпідів | Bhardwaj et al., 2007 |
| <i>Raphanus sativus</i> L. | Cr, 0.5, 1.0, 1.5 mM. | 28-ГБЛ 10 ⁻⁷ ,10 ⁻⁹ ,10 ⁻¹¹ M | Підвищився вміст антиоксидантних ферментів, покращився ріст, зріс вміст хлорофілу, білка, проліну. | Sharma et al., 2016 |
| <i>Triticum aestivum</i> L. | Cd, 500 та 1000 M10 μ M | СК 500 та 10 μ M ІОК 500 та10 μ M, | Покращився ріст рослин, зростали вміст пігментів фотосинтезу та оводненість листків, активність антиоксидазних ферментів. | Agami, Mohamed, 2013 |
| <i>Zea mays</i> L. | Cd, 10, 15 та 25 mM | СК 500 mM | Покращився фотосинтез, змінилися рівні H ₂ O ₂ та проліну, зменшились інтенсивність перекисного окислення ліпідів, виток електролітів, зросла активність антиоксидантних ферментів | Krantev et al., 2008 |

| Рослина | Важкий метал | Фітогормон | Ефект | Джерело |
|----------------------------|-------------------|---------------------------|--|----------------------|
| <i>Oryza sativa</i> L. | Cd, 100 µM | СК, 1,12, 11,2 і 112 мг/л | Посилився захисту від окисного стресу | Panda, Patra, 2007 |
| <i>Hordeum vulgares</i> L. | Cd, 150 µM | СК, 10 µM | Покращились ріст рослин, фотохімічна активність обох фотосистем, потік електронів від QA до пластохінону, енергетичний розподіл між пігментно-білковими комплексами та кінетичні параметри кисню | Yotsova et al., 2018 |
| <i>Hordeum vulgares</i> L. | Cd, 250 та 500 µM | СК, 1,68 мг/л | Відбувалося інгібування Cd-індукованого ІОК-опосередкованого генерування АФК | Tamás et al., 2015 |

Екзогенний кінетин у концентраціях 10 і 20 мкМ підвищував вміст проліну, вільних амінокислот і розчинних цукрів, протидіючи негативному впливу ВМ (Al-Nakimi, 2007). У проростків *Solanum melongena* екзогенний кінетин підвищував активність антиоксидантних ферментів за кадмієвого стресу (Singh, Prasad, 2014). Для зменшення витрат і підвищення рентабельності екзогенного застосування гормонів в останні роки пропонується використання екстрактів рослинного походження з високим вмістом цитокінінів (Bajwa et al., 2018; Bakhtavar et al., 2015).

За умови забруднення ґрунту миш'яком МеЖК покращував ріст і врожайність рису завдяки пом'якшенню окислювального стресу, активації ферментів антиоксидантного захисту та аскорбат глутатіонового циклу, зростанню вмісту хлорофілу та ендогенної ЖК. МеЖК пригнічував експресію генів білків-транспортерів заліза та миш'яку в клітинах кореня, що зменшувало накопичення важких металів і сприяло переміщенню заліза в надземну частину (Mousavi et al., 2020). За умови забруднення миш'яком екзогенний МеЖК впливав на сигналінг ЖК, поглинання, транслокацію та детоксикацію важкого металу в рослинах рису (Verma et al., 2020). Фоліарна обробка рослин рису МеЖК посилювала активність антиоксидантних ферментів і ліпоксигенази, індукувала синтез ЖК, завдяки чому зменшувався токсичний вплив кадмію (Singh, Shah, 2014). ЖК та її похідні з участю сигнальних посередників і у взаємодії з іншими компонентами гормональної системи здатна індукувати як універсальні, так і

досить специфічні фізіологічні реакції, необхідні для виживання й збереження продуктивності злаків в екстремальних умовах.

СК відіграє важливу роль у захисті рослин від важких металів (Sharma et al., 2020). Гормон безпосередньо впливав на поглинання та накопичення кобальту проростками пшениці (Mohamed, Hassan, 2019), кадмію рослинами кукурудзи (Pal et al., 2002) і ячменю (Metwally et al., 2003); разом з оксидом азоту посилював стійкість рису до кадмію, зв'язуючи АФК та активуючи антиоксидантний захист (Mostofa et al., 2019); індукував стійкість ячменю до кадмію, взаємодіючи з ауксинами та нейтралізуючи АФК (Tamás et al., 2015). Фоліарна обробка СК нівелювала токсичний вплив свинцю і ртуті на рослини рису (Mishra, Choudhuri, 1999). Після праймування насіння кукурудзи посилювалась активність антиоксидантних ферментів, знімалась токсична дія кадмію на Рубіско (Krantev et al., 2008). Дослідженню роль сигнального шляху СК в регуляції стійкості до кадмію за попереднього праймування насіння, фоліарної обробки та гідропонної експозиції. Низькі рівні СК пом'якшували негативну дію Cd, тоді як високі, навпаки, посилювали його токсичність. СК сприяла зміні рівнів АФК, які регулювали адаптивні реакції, що проявлялися в ремодуляції будови клітинної стінки, регуляції поглинання Cd та інших іонів, активації систем антиоксидантного захисту, інтенсивності фотосинтезу та старінні (Guo et al., 2019).

Після використання БС зменшувались та частково обмежувались токсичні ефекти важких металів. За високої концентрації марганцю у ґрунті фоліарна обробка рослин кукурудзи розчином 24-ЕБЛ індукувала зростання вмісту фотосинтетичних пігментів, збільшення інтенсивності фотосинтезу, накопичення сухої біомаси, зниження вмісту H_2O_2 та підвищення активності антиоксидантних ферментів (Wang et al., 2009). Подібні ефекти виявлені після обробки рослин кукурудзи 28-ГБЛ в умовах забруднення нікелем (Bhardwaj et al., 2007). Праймування насіння рису 24-ЕБЛ зменшило негативний вплив хрому, знизило концентрацію металу в тканинах, посилило системи захисту за рахунок підвищення активності антиоксидантних ферментів (Sharma et al., 2016). Праймування насіння та фоліарна обробка рослин БС забезпечують пролонговану активацію неспецифічної стійкості. Біопрепарати «Вітазим» («Plant Designs», США), «Епін», «Епін Плюс» (Інститут біоорганічної хімії, Беларусь), «V-AGRO» (ТОВ НВП "5-ий елемент", Україна) створені з використанням брасиностероїдів, діють у низьких концентраціях, підвищують урожайність і якість продукції, прискорюють проростання насіння, скорочують тривалість дозрівання, збільшують стійкість до стресорів, сприяють

оздоровленню ґрунту. Після фоліарної обробки препаратами з брасиностероїдами залишки пестицидів у рослинах зменшувались на 30–70% (Zhou et al., 2015).

4.2. Вплив екзогенної абсцизової кислоти на проростання зернівок і ріст проростків озимої пшениці за цинкового стресу

Поява сходів, формування кореневої системи, кушіння рослин є вирішальними етапами онтогенезу, які впливають на продуктивність посівів і врожай пшениці. Проростання зернівок відбувається в умовах забезпеченості вологою і киснем, відповідного температурного та світлового режимів (Cardoso et al., 2015), наявності мікроелементів (Khan et al., 2009; Mirshekari et al., 2012) та регулюється фітогормональною системою (Косаківська та ін., 2019б; Han, Yang, 2015; Vishal, Kumar, 2018).

Вплив цинку на схожість насіння залежав від концентрації металу та стійкості до нього рослин. Так, цинк не впливав на схожість насіння кукурудзи (Mahmood et al., 2005) і люцерни посівної (Peralta et al., 2001). Низькі концентрації цинку покращували проростання насіння томату, збільшували вміст білка в проростках, каротиноїдів і хлорофілу в сім'ядолях рослин (Kosesakal, Ünal, 2012). У той же час надмірна кількість цинку негативно впливала на проростання насіння томату (Kösesakal, Ünal, 2012) і голубиноного гороху (Madhava, Sresty, 2000). Проведені нами дослідження показали, що за інкубації на розчині, що містить 57 мг/л цинку (0,87 мМ), кількість пророслих зернівок озимої пшениці на 6% перевищувала контроль. За концентрації цинку 114 мг/л (1,74 мМ) проростання зернівок було на рівні контролю, а за 228 мг/л (3,48 мМ) – на 17% менше (рис. 4.1). Виявлене нами пригнічення процесу проростання зернівок пшениці на розчині цинку надлишкової концентрації можна пояснити адаптивною стратегією насіння, спрямованою на запобігання проростання в умовах стресу і захист проростків (Gill et al., 2003). Нами було встановлено, що ефекти екзогенної АБК у концентрації 10^{-6} М були наближені до контролю, що дало підставу розглядати таку концентрацію гормону як фізіологічну (Косаківська та ін., 2019а). За умови інкубації на розчині АБК 10^{-6} М кількість пророслих зернівок озимої пшениці була на 4,3% менше за контроль, і на 13,5% більше за надмірну концентрацію цинку (рис. 4.1).

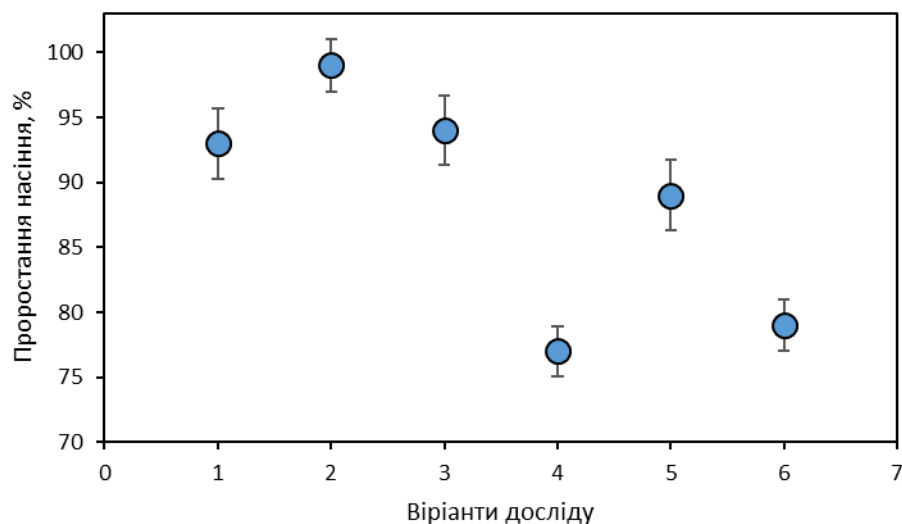


Рис. 4.1. Вплив цинку і АБК на проростання зернівок озимої пшениці сорту Подолянка (24 год): 1 – контроль, вода; 2 – Zn (57 мг/л); 3 – Zn (114 мг/л); 4 – Zn (228 мг/л); 5 – АБК 10^{-6} М; 6 – Zn (228 мг/л) + АБК 10^{-6} М.

Відомо, що в перші 36 годин набухання насіння відбувається деградація ендосперму переважно за рахунок води за участі АБК (Nambara et al., 2010; Tooro et al., 2000). Повідомлялося також, що інкубація насіння китайської капусти на живильному середовищі, що містить 10^{-6} М АБК, прискорювала, а при збільшенні концентрації гормону до 10^{-4} М сповільнювала процес проростання (Ren, Bewley, 1999). З'ясувалося, що інгібуюча дія АБК на проростання насіння обумовлена уповільненням росту первинного кореня (Graeber et al., 2010). За комбінованої дії цинку та АБК ми спостерігали збільшення кількості пророслих зернівок на 13,5% порівняно з інкубацією на надмірній концентрації цинку (рис. 4.1). Відомо, що АБК належить до головних факторів захисту насіння від осмотичного стресу в період набухання (Xiong, Zhu, 2003). У той же час надлишкові концентрації цинку викликають окислювальний стрес пригнічуючи роботу антиоксидантних ферментів (Bielen et al., 2013). Таким чином, присутність АБК в інкубаційній суміші пом'якшувала гальмівну дію надлишкової концентрації цинку на проростання зернівок озимої пшениці, що свідчить про участь гормону у формуванні захисної реакції на дію металу.

Морфометричні параметри ростових процесів за дії стресових факторів є інтегральними показниками фізіологічного стану рослин. У перший день проростання зернівок пшениці активізуються ензими, зростає інтенсивність дихання, відбувається гідроліз запасних речовин, які зародок використовує для проростання. На 2-3-тю добу з'являються зародкові корінці, які забезпечують надходження води і мінеральних речовин до проростка. За сприятливих умов при

проростанні у ґрунті на 3–4-ту добу проросток виходить на поверхню. У цей період відбувається перехід від гетеротрофного до автотрофного живлення. У створеній нами моделі всі використані розчини гальмували ріст проростків. Екзогенна АБК уповільнювала ріст пагона, а сульфат цинку – ріст кореня (рис. 4.2).

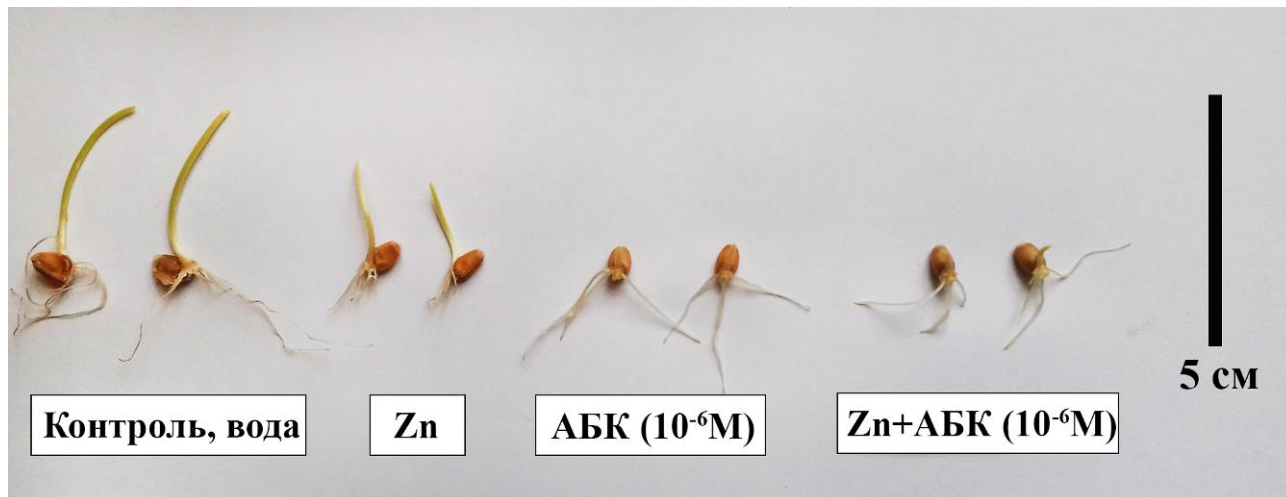


Рис. 4.2. Тридобові проростки пшениці *Triticum aestivum* сорту Подолянка за умов вирощування на розчинах АБК та цинку.

Сумісне використання розчинів АБК та цинку пом'якшувало індивідуальний інгібуючий вплив цих речовин, проте ростові показники менші за контроль. Слід зазначити, що за показниками біомаси переважали проростки, вирощені на розчині сульфату цинку. Аналіз біомаси окремих органів проростків показав, що її збільшення відбувалося за рахунок пагонів. При інкубації на суміші АБК+цинк біомаса проростків була менша за контроль (табл. 4.2).

Таблиця 4.2. Морфометричні характеристики тридобових проростків *Triticum aestivum* сорту Подолянка за умов впливу цинку та АБК

| Параметри | Контроль, вода | АБК, 10^{-6} М | Zn, 228 мг/л | Zn, 228 мг/л + АБК, 10^{-6} М |
|------------------------|----------------|------------------|--------------|---------------------------------|
| Висота пагона, мм | 36,3±1,8 | 7,5±0,3 | 24,1±1,2 | 7,9±0,3 |
| Біомаса пагона, мг | 38±1,9 | 5±0,3 | 23±1,2 | 4±0,2 |
| Довжина кореня, мм | 63,4±3,2 | 27,9±1,4 | 18,0±0,8 | 24,1±1,2 |
| Біомаса кореня, мг | 27±1,4 | 19±1,0 | 13±0,7 | 18±0,9 |
| Біомаса проростка, мг | 145,2±7,3 | 90,4±4,5 | 104,1±5,2 | 98,4±4,9 |
| Суха маса проростка, % | 30,3±1,5 | 43,5±2,2 | 37,8±1,9 | 45,7±2,4 |

Раніше повідомлялося, що в перші години інкубації насіння на розчинах АБК гормон не гальмує синтезу гідролаз і не впливає на розщеплення запасних речовин, задіяних у запуску ростових процесів (Leung, Girandat, 1998). Тому можна припустити, що АБК відповідно фізіологічній функції гальмувала ранній розвиток надземних органів тридобових проростків озимої пшениці. Вплив цинку та екзогенної АБК на ріст пшениці спостерігали на другу, третю і сьому доби вегетації. Цинк у концентраціях 57 мг/л і 228 мг/л пригнічував ріст рослин. Слід відзначити, що на другу і третю доби інкубації на розчині цинку (114 мг/л) ріст пагонів не пригнічувався (рис. 4.3).

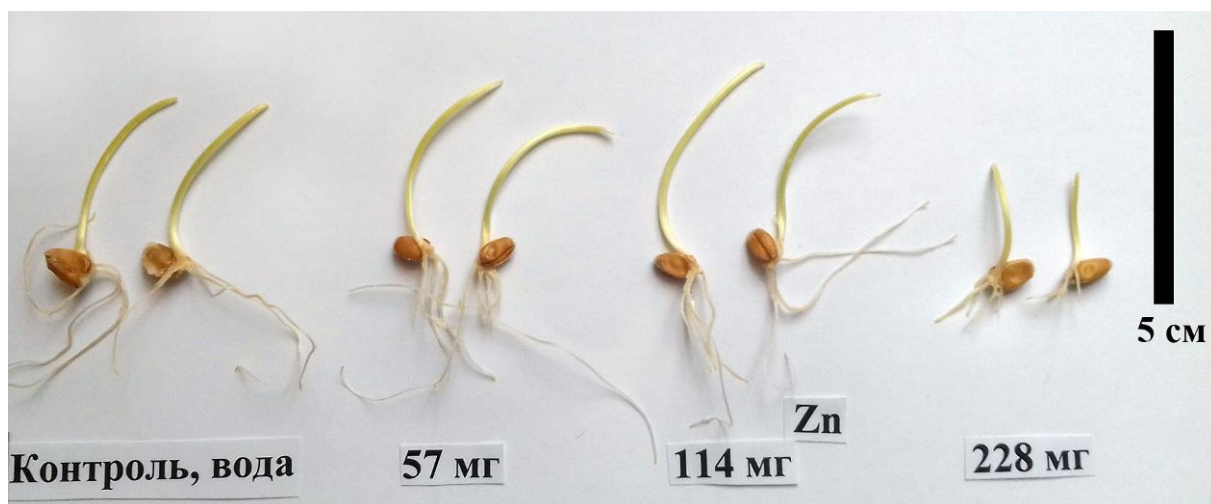


Рис. 4.3. Проростки озимої пшениці сорту Подолянка вирощені на розчинах цинку (72 год).

Чутливішими до дії цинку виявилися корені, довжина яких істотно зменшилась. Інгібування росту проростків підсилювалось зі збільшенням концентрації металу до 228 мг/л (табл. 4.2). Показано, що зміни в архітектурі кореневої системи саджанців сосни (*Pinus sylvestris* L.) і гальмування їхнього росту є найбільш виразними наслідками токсичної дії цинку (Ivanov et al., 2016). На другу та третю добу вегетації на розчині АБК 10^{-6} М ми спостерігали пригнічення ростових процесів. Висота пагонів була меншою (у 2 і 4 рази відповідно) за контроль і значно відставала від показників, які були отримані при вирощуванні на розчинах цинку. Зафіксовано також суттєве сповільнення росту коренів. На сьому добу вегетації фітогормон посилював ростові процеси кореневої системи (табл. 4.2).

При інкубації проростків на суміші АБК і цинку негативні ефекти були менш виразними, проте морфологічні показники не перевищували контрольних. На сьому добу зафіксовано стимулюючу дію АБК на ріст коренів у присутності цинку (рис. 4.4), який негативно впливав на накопичення біомаси проростками

пшениці. Найбільш виразний негативний ефект спостерігали за концентрації металу 228 мг/л на другу й третю добу вегетації. Подібним чином екзогенна АБК впливала на акумуляцію біомаси. Тільки на сьому добу вегетації гормон індукував істотне збільшення біомаси проростків, обумовлене активним ростом кореневої системи (рис. 4.4., табл. 4.3).

Таблиця 4.3. Вплив екзогенної АБК і цинку на ростові показники проростків озимої пшениці сорту Подолянка

| Варіанти дослідів | Показники | | | |
|-------------------------------------|-------------------|--------------------|-----------------------|------------------------|
| | Висота пагона, мм | Довжина кореня, мм | Біомаса проростка, мг | Суха маса проростка, % |
| Друга доба | | | | |
| Контроль, вода | 12,9±0,6 | 32,1±1,6 | 98,2±4,9 | 41,0±2,1 |
| Zn 57 мг/л | 12,6±0,6 | 18,7±0,9* | 98,3±4,9 | 44,3±2,3* |
| Zn 114 мг/л | 14,5±0,7* | 21,4±1,1* | 93,9±4,7* | 42,1±2,1* |
| Zn 228 мг/л | 12,0±0,6 | 12,6±0,6* | 85,2±4,3* | 45,3±2,3* |
| 10 ⁻⁶ М АБК | 5,5±0,3* | 13,3±0,6* | 89,4±4,5* | 45,7±2,4* |
| Zn 228 мг/л +10 ⁻⁶ М АБК | 6,2±0,3* | 13,0±0,6* | 88,1±4,4* | 45,8±2,4* |
| Третя доба | | | | |
| Контроль, вода | 36,3±1,8 | 63,4±3,2 | 145,2±7,3 | 30,3±1,5 |
| Zn 57 мг/л | 32,2±1,6* | 42,0±2,1* | 130,8±6,6* | 28,2±1,4* |
| Zn 114 мг/л | 36,5±1,8 | 40,5±2,1* | 137,7±6,9* | 30,1±1,5 |
| Zn 228 мг/л | 24,1±1,2* | 18,0±0,8* | 104,1±5,2* | 37,8±1,9* |
| 10 ⁻⁶ М АБК | 7,5±0,3* | 27,9±1,4* | 90,4±4,5* | 43,5±2,2* |
| Zn 228 мг/л +10 ⁻⁶ М АБК | 7,9±0,3* | 24,1±1,2* | 98,4±4,9* | 45,7±2,4* |
| Сьома доба | | | | |
| Контроль, вода | 133,3±6,7 | 70,5±3,5 | 182,1±9,1 | 23,7±1,2 |
| Zn 57 мг/л | 91,4±4,6* | 39,4±2,0* | 140,7±7,1* | 26,4±1,3* |
| Zn 114 мг/л | 124,3±6,2* | 76,2±3,8* | 150,3±7,5* | 24,5±1,2* |
| Zn 228 мг/л | 65,2±3,3* | 21,0±1,1* | 141,4±7,1* | 29,8±1,5* |
| 10 ⁻⁶ М АБК | 60,8±3,1* | 66,3±3,3* | 152,7±7,5* | 31,6±1,6* |
| Zn 228 мг/л +10 ⁻⁶ М АБК | 51,7±2,6* | 46,9±2,5* | 150,6±6,6* | 42,7±2,1* |

Примітка: зірочками позначені достовірні відмінності між показниками в контрольній та експериментальній групах ($P \leq 0.05$, $n = 10$).

Суша маса проростків пшениці в процесі вегетації зменшувалася. У рослин, вирощених на розчинах цинку і фітогормону, цей показник був вище за контроль. Найбільшою була суха маса у проростків пшениці, вирощених на суміші розчинів гормону та важкого металу (табл. 4.3). Вміст сухої речовини розглядається як індикатор стратегії використання рослинами своїх внутрішніх ресурсів, спрямованих на досягнення компромісу між швидкою асиміляцією і ростом, з одного боку, та ефективним збереженням запасних речовин в тканинах і органах – з другого (Vaieretti et al., 2007; Wilson et al., 1999). Отримані нами результати свідчать про те, що за стресових умов стратегія адаптації проростків пшениці була спрямована на збереження запасних речовин.

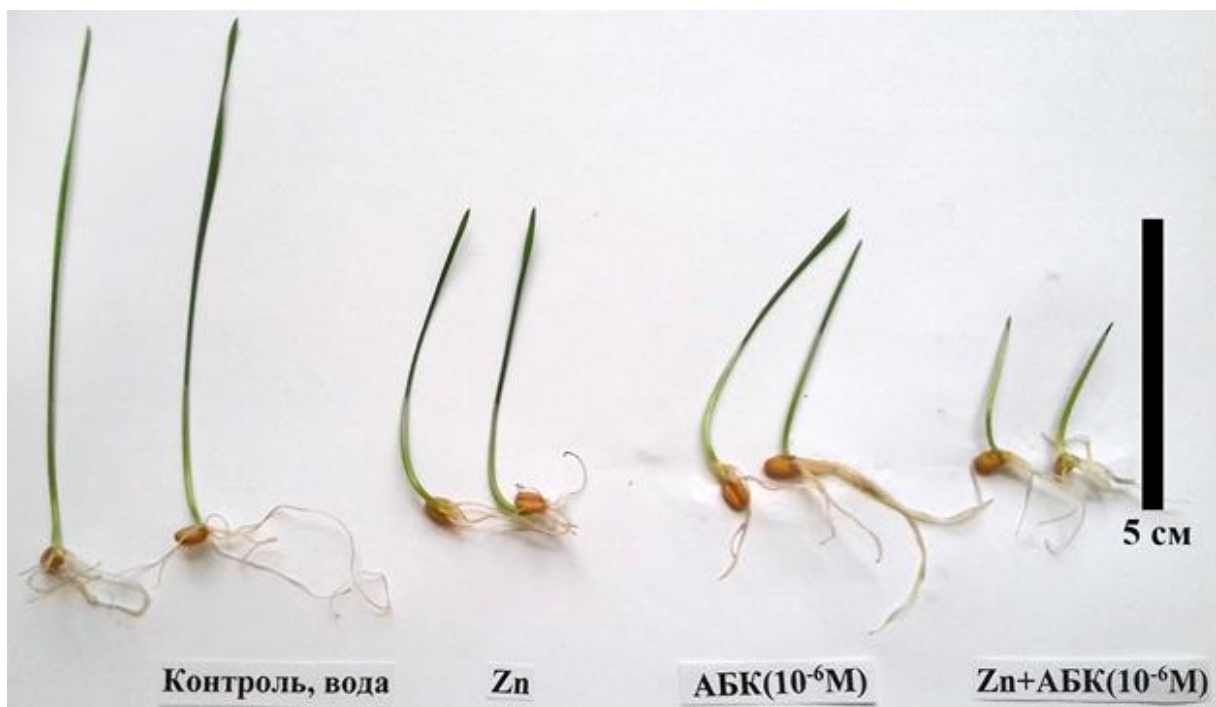


Рис. 4.4. Рослини озимої пшениці сорту Подолянка, вирощені на розчинах цинку (228 мг/л), АБК (10^{-6} М) і суміші Zn+АБК (сьома доба).

Цинк є важливим мікроелементом для рослин і доступність його в ґрунті має велике значення для багатьох культур. Це обумовлено його фізико-хімічними властивостями як двовалентного катіону. Багато ензимів містять цинк як кофактор, зокрема, алкогольдегідрогеназа, супероксиддисмутаза, карбоангідраза та РНК-полімераза. За дефіциту цинку пригнічується синтез протеїнів, він потрібен також для синтезу триптофану – ключової амінокислоти у біосинтезі ІОК (Brown et al., 1993; Castillo-Gonzales et al., 2018). Цинк задіяний у синтезі ферментів вуглеводного обміну – фруктозо-1,6-дифосфатази і альдолази (Hafeez et al., 2013). Показано, що зменшення інтенсивності

фотосинтезу за надлишку цинку у рослин озимої пшениці пов'язано зі змінами у вмісті пігментів і зниженням квантової ефективності ФС II, тоді як при нестачі металу – зі зміною активності ферментів, що беруть участь в темнових реакціях фотосинтезу (Kaznina, Titov, 2017).

Ми визначили, що на сьому добу вегетації при переході з гетеротрофного на автотрофне живлення інкубація на суміші АБК і цинку надлишкової концентрації гальмувала розвиток проростків, однак присутність гормону пом'якшувала інгібуючий ефект металу на ріст коренів (табл. 4.3). На сьому добу інкубації на розчинах цинку в концентраціях 57 мг/л і 114 мг/л площа листової пластинки пшениці дещо зменшилася. При вегетації на суміші цинку 228 мг/л і АБК спостерігалось зменшення цього показника вдвічі, що було викликано порушенням водного балансу. Відомо, що важкі метали в токсичній концентрації погіршують водний баланс рослин (Mukhopadhyay, Mondal, 2015). За інкубації проростків на суміші гормону і металу площа листової пластинки збільшилася, що пояснюється зниженням інтенсивності транспірації, викликаного екзогенною АБК (рис. 4.5).

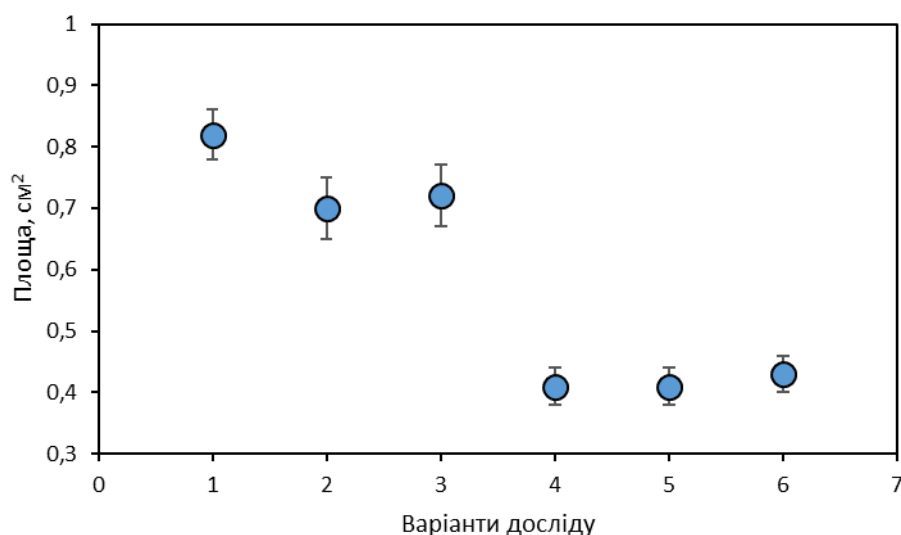


Рис. 4.5. Вплив екзогенної АБК і цинку на площу листової пластинки рослин озимої пшениці сорту Подолянка. 1 – контроль, вода, 2 – Zn (57 мг/л), 3 – Zn (114 мг/л), 4 – Zn (228 мг/л), 5 – АБК 10^{-6} М, 6 – Zn (228 мг/л)+АБК 10^{-6} М.

Накопичення ендогенної АБК і подальше гальмування росту розглядається як адаптивна реакція, що сприяє збереженню життєздатності рослини за несприятливих умов і подальшому відновленню після припинення стресового впливу (Bücker-Neto et al., 2017). У той же час повідомлялося, що площа листової пластинки пшениці, ячменю і вівса при надлишку цинку залишалася без змін, що автори (Kaznina et al., 2005) пояснюють здатністю злаків до

збереження розміру асиміляційної поверхні. Таким чином, інкубація на розчині з надлишковою концентрацією цинку викликала гальмування ростових процесів, зменшення висоти пагону, довжини коренів і площі листової поверхні проростків озимої пшениці. Низькі концентрації цинку не пригнічували схожості зернівок і стимулювали ріст пагонів озимої пшениці сорту Подолянка. Негативні ефекти металу частково нівелювалися за додавання АБК, що свідчить про участь гормону в індукції захисного механізму від токсичності металу.

4.3. Гормональний комплекс озимої пшениці за дії цинку та абсцизової кислоти

Вплив цинку і АБК на акумуляцію ІОК

Ауксини задіяні в регуляції процесів проростання насіння, поділу, розтягування та диференціації клітин, фото- та гравітропізмах, апікальному домінуванні, ембріо-, органо- та морфогенезі, розвиткові кореневої системи (Cheng, Zhao, 2007; Ludwig-Muller, 2011; Mano, Nemoto, 2012; Teale et al., 2006). За дії ВМ гомеостаз ауксину порушується, що негативно впливає на ріст і розвиток рослин (Hu et al., 2013). Цинк бере участь у метаболізмі ІОК, а надлишок металу впливає на показник вмісту гормону (Yamaji et al., 2013). Так, за надлишкової концентрації цинку і обробці екзогенною АБК спостерігалось зменшення концентрації ІОК у коренях і листках *Populus anescanscens* (Shi et al., 2015). Водночас, за цинкового стресу виявлено підвищення вмісту ІОК у листках *Quercus suber* (Disante et al., 2014), тоді як у коренях і пагонах *Arabidopsis thaliana* концентрація гормону не змінювалася (Sofa et al., 2013). Нами було показано, що інкубація на розчинах АБК і сульфату цинку викликала зменшення вмісту ендогенної ІОК у тридобових проростках пшениці удвічі та тричі відповідно, тоді як після використання суміші фітогормону і ВМ – у 2,6 рази. Отже, додавання гормону дещо пом'якшувало негативний вплив цинку на акумуляцію ІОК (рис. 4.6а).

Вплив цинку та АБК на акумуляцію АБК

Абсцизова кислота відіграє ключову роль у формуванні захисних механізмів рослин (Войтенко, Косаківська, 2016; Vishwakarma et al., 2017), регуляції процесів дозрівання і проростання насіння (Finkelstein et al., 2008), впливає на архітектуру кореневої системи (Harris, 2015). Встановлено, що за дії ВМ вміст гормону у тканинах ячменя суттєво зростає (Hollenbach et al., 1997), а

екзогенна АБК, зменшуючи рівень транспірації, обмежувала надходження цинку до надземних органів проростків рису (Zhao et al., 2009). Надлишкові концентрації цинку сповільнювали проростання насіння огірка, нута, квасолі та призводили до збільшення вмісту ендогенної АБК (Atıcı et al., 2005; Wang et al., 2014 b; Zengin, 2006). Раніше повідомлялось, що цинк не впливав або зменшував вміст гормону в проростка арабідопсису (Sofa et al., 2013). Збільшення тривалості цинкового навантаження за умов експозиції проростків на АБК спричиняло зменшення вмісту гормону в коренях і збільшення в листках тополі (Shi et al., 2015). У нашому дослідженні було показано, що при вирощуванні на розчині АБК вміст ендогенної АБК у тридобових проростках озимої пшениці зростав у 10,5 раза. За дії цинку – залишався на рівні контролю, тоді як сумісне використання АБК і цинку викликало зростання вмісту гормону майже в 4 рази (рис. 4.6б).

Вплив цинку та АБК на акумуляцію ГК₃

Гібереліни є активаторами процесів, які відбуваються при проростанні зернівок, вони стимулюють лінійний ріст осьових органів і збільшення поверхні листка (Gantait et al., 2015). Відомо, що при проростанні насіння вміст ГК₃ зростає (Atıcı et al., 2003; Debeaujon, Koornneef, 2000). Вміст гіберелінів у тканинах рослин значною мірою залежить від умов навколишнього середовища. Так, висока концентрація цинку викликала зменшення вмісту ГК₃ у проростаючому насінні нуту (Atıcı et al., 2005), коренях арабідопсису, що відбувалося через гіперсинтез DELLA-білків – репресорів сигнального шляху гормону (Khan et al., 2015a; Sofa et al., 2013). Надлишок цинку викликав зниження концентрації ГК₃ у коренях і листках тополі незалежно від тривалості експозиції (Shi et al., 2015). Водночас, низькі концентрації цинку ініціювали акумуляцію ендогенної ГК₃, тоді як високі діяли як стресовий фактор (Atıcı et al., 2005). Нами було показано, що за інкубації зернівок пшениці на розчині цинку відбувалося збільшення вмісту ендогенної ГК₃, тоді як за вирощування на розчинах АБК та суміші АБК й сульфату цинку кількість гібереліну зменшувалася майже в 4 рази (рис. 4.6в). Цинк позитивно впливав на накопичення гібереліну, однак збільшення розмірів надземної частини у тридобових проростків пшениці при цьому не спостерігалось.

Вплив цинку та АБК на акумуляцію цитокінінів

Цитокініни контролюють поділ клітин, стимулюють утворення та активність меристем пагонів, формують атрагуючу спроможність тканин, затримують процес старіння листків, інгібують ріст і галуження кореня, беруть участь у регуляції процесу проростання насіння, формуванні відповіді на стресові впливи тощо (Веденичова, Косаківська, 2016; 2017; Veselov et al., 2017; Wybouw, De Rybel, 2019). Під час проростання насіння нуту за цинкового стресу виявлено поступове зростання вмісту зеатину та зменшення зеатинрибозиду. Припускають, що зеатин відіграє домінуючу роль при подоланні такого стресу та може синтезуватися *de novo* (Atıcı et al., 2005). У нашому дослідженні було встановлено, що у тридобових проростках озимої пшениці цитокініни *транс*-ЗГ, *транс*-ЗР та іПА знаходилися у слідових кількостях (менше 0,5 нг/г сирової речовини). У достовірних кількостях були визначені лише *транс*-З та іПА. Екзогенна АБК викликала збільшення вмісту *транс*-З у тричі, тоді як цинк частково пригнічував акумуляцію гормону, а при сумісній дії екзогенної АБК і ВМ зафіксований найнижчий рівень *транс*-З. Характер накопичення іПА мав протилежну спрямованість, а саме за дії екзогенної АБК вміст гормону зменшувався, а за дії цинку – збільшувався. Вирощування на суміші АБК і ВМ пригнічувало акумуляцію іПА (рис. 4.6г).

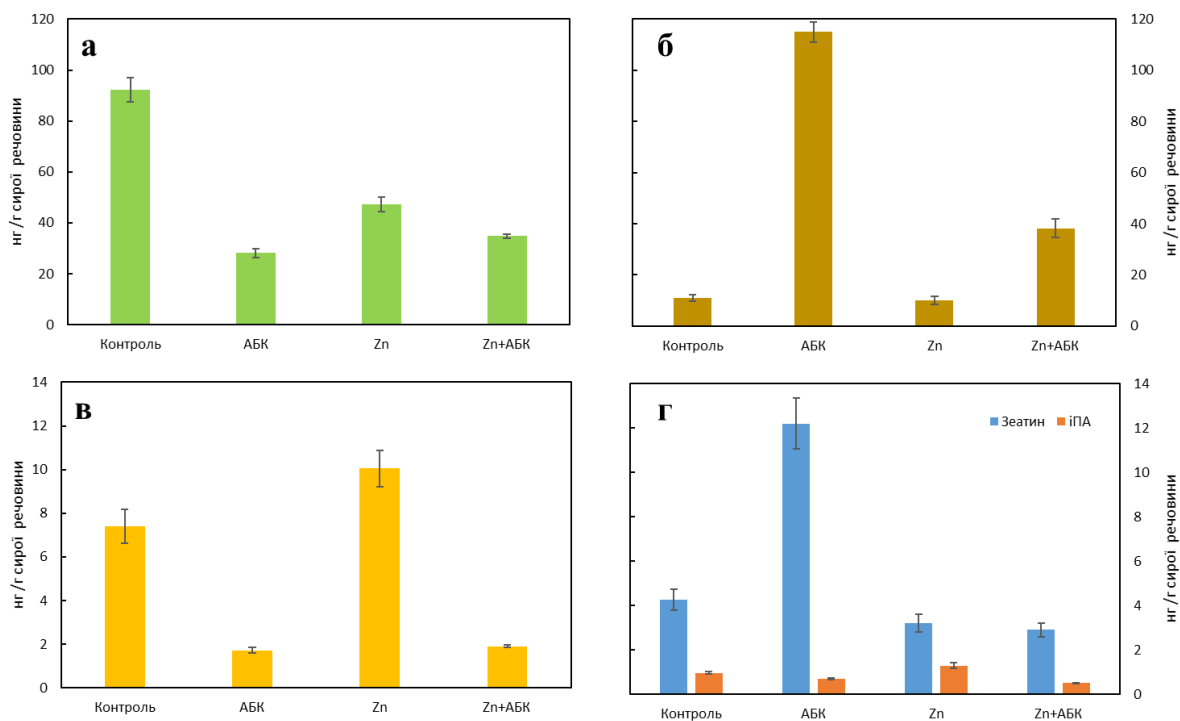


Рис. 4.6. Вміст ендогенних фітогормонів у тридобових проростках *Triticum aestivum* L. сорту Подолька при вирощуванні на розчинах АБК та цинку (нг/г сирової речовини). Позначення: а – ІОК, б – АБК, в – ГК₃, г – цитокініни.

Вплив цинку та АБК на акумуляцію СК

Саліцилова кислота відіграє ключову роль у формуванні стійкості проростаючого насіння та дорослих рослин за дії різноманітних біотичних стресорів (Vicente, Plasencia, 2011), завдяки чому гормон розглядається як ефективний засіб захисту (Dempsey, Klessig, 2017). Повідомлялося, що за дії ВМ екзогенна СК посилює антиоксидантний захист, сповільнює перекисне окислення ліпідів, підвищує фотосинтетичну активність (Noriega et al., 2012; Sytar et al., 2019). Збільшення вмісту ендогенної СК зафіксовано у листках *Thlaspi praecox* за гіперакумуляції ВМ (Luganu et al., 2013). Відмічено посилення біосинтезу СК за дії ВМ у коренях і листі тополі (Shi et al., 2015). Нами було показано, що за інкубації на розчині сульфату цинку у тридобових проростках пшениці вміст СК зростав удвічі, тоді як за дії екзогенної АБК – у сім разів. Підвищення вмісту СК у 10 разів спостерігалось за сумісної дії розчинів сульфату цинку й АБК (рис. 4.7).

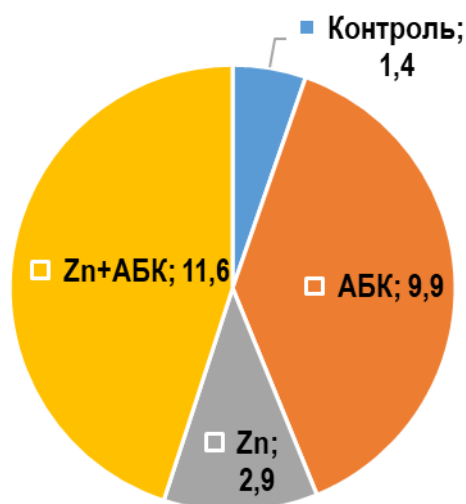


Рис. 4.7. Вміст саліцилової кислоти у тридобових проростках *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка при вирощуванні на розчинах АБК та цинку (нг/г сирової речовини).

Вплив цинку та АБК на баланс ендогенних фітогормонів

За контрольних умов вирощування у тридобових проростках пшениці домінувала ендогенна ІОК, вміст якої сягав 92 нг/г сирової речовини. Співвідношення сумарного вмісту фітогормонів стимуляторів ІОК, ГК₃ та цитокінінів із сумарним вмістом стресових гормонів АБК і СК за контрольних

умов дорівнювало 9 : 1, за дії АБК – 0,3 : 1, цинку – 4,8 : 1, цинку + АБК – 1,3 : 1 (рис. 4.8).

Характер змін у вмісті ендogenous фітогормонів засвідчив, що цинк і екзогенна АБК діяли як абіотичні стресори. Зафіксовані у нашому дослідженні зміни морфометричних параметрів опосередковано вказують на причетність гормонів-стимуляторів ІОК, зеатин, іПА та ГК₃ до регуляції росту пагонів проростків пшениці за дії цинку. Збільшення вмісту СК зафіксовано у всіх дослідних варіантах, що свідчить про включення гормону до формування захисних механізмів.



Рис. 4.8. Співвідношення сумарного вмісту фітогормонів ІОК + ГК₃ + цитокініни з АБК + СК у відсотках за контрольних умов та за дії АБК і Zn у тридобових проростках *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка

Таким чином, на ювенільній стадії розвитку в проростках *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка за високих концентрацій цинку та екзогенної АБК відбуваються зміни в акумуляції і балансі гормонів-стимуляторів ростових процесів і гормонів, задіяних у формуванні захисних механізмів. Цинк у концентрації 228 мг/л гальмував ріст кореневої системи тридобових проростків пшениці, яка першою підпадала під згубний вплив надмірної концентрації іонів ВМ. За цих умов відмічено зменшення вмісту ендogenous ІОК, зеатину та АБК і збільшення ГК₃, іПА та СК. Інкубація проростків на розчині АБК концентрацією 10⁻⁶ М індукувала ріст кореневої системи. При сумісній дії гормону та цинку спостерігалось нівелювання гальмівного ефекту ВМ, а вміст стресових гормонів СК та АБК зростав. Наші результати, узгоджуються з даними інших дослідників щодо участі АБК у запуску сигнальних каскадів СК та ІОК, здатних зменшувати токсичну дію ВМ (Noriega et al., 2012; Trinh et al., 2014). Отже, стратегія адаптації проростків пшениці до цинкового навантаження за дії екзогенної АБК спрямовувалась на гальмування росту пагонів і активацію росту коренів. Зміни в балансі фітогормонів здатні ініціювати захисні механізми та подальшу

адаптацію рослин до впливу надмірної концентрації ВМ, а праймування зернівок екзогенною АБК може бути використаним для підвищення стресостійкості.

Таким чином, підвищення ефективності використання земельних ресурсів і поліпшення якості продукції є ключовими проблемами сучасного сільського господарства. Забруднення наземних і водних екосистем ВМ спонукає до пошуку й розробки нових екологічно безпечних технологій, спрямованих на пом'якшення негативного впливу на навколишнє середовище, а дослідження в цій галузі суттєво поглиблюють розуміння механізмів поглинання, транспорту та детоксикації ВМ. Фітогормони є інтегруючою ланкою сигнальних систем, що регулюють реакцію рослин на стресори. Відповідь рослинного організму на стрес, спричинений високим рівнем ВМ, проявляється у швидкій зміні рівнів фітогормонів. Толерантність рослин до дії ВМ формується в результаті прямої або опосередкованої дії фітогормонів.

Підсумки і перспективи

Промислова діяльність та інтенсифікація сільського господарства належать до головних антропогенних джерел забруднення довкілля важкими металами. ВМ індукують окислювальний стрес, посилюють поглинання мінералів кореневою системою, пошкоджують клітини, змінюють ферментативну активність, гальмують роботу фотосинтетичного апарату, викликають хлороз, знижують біомасу та врожайність (рисунок).

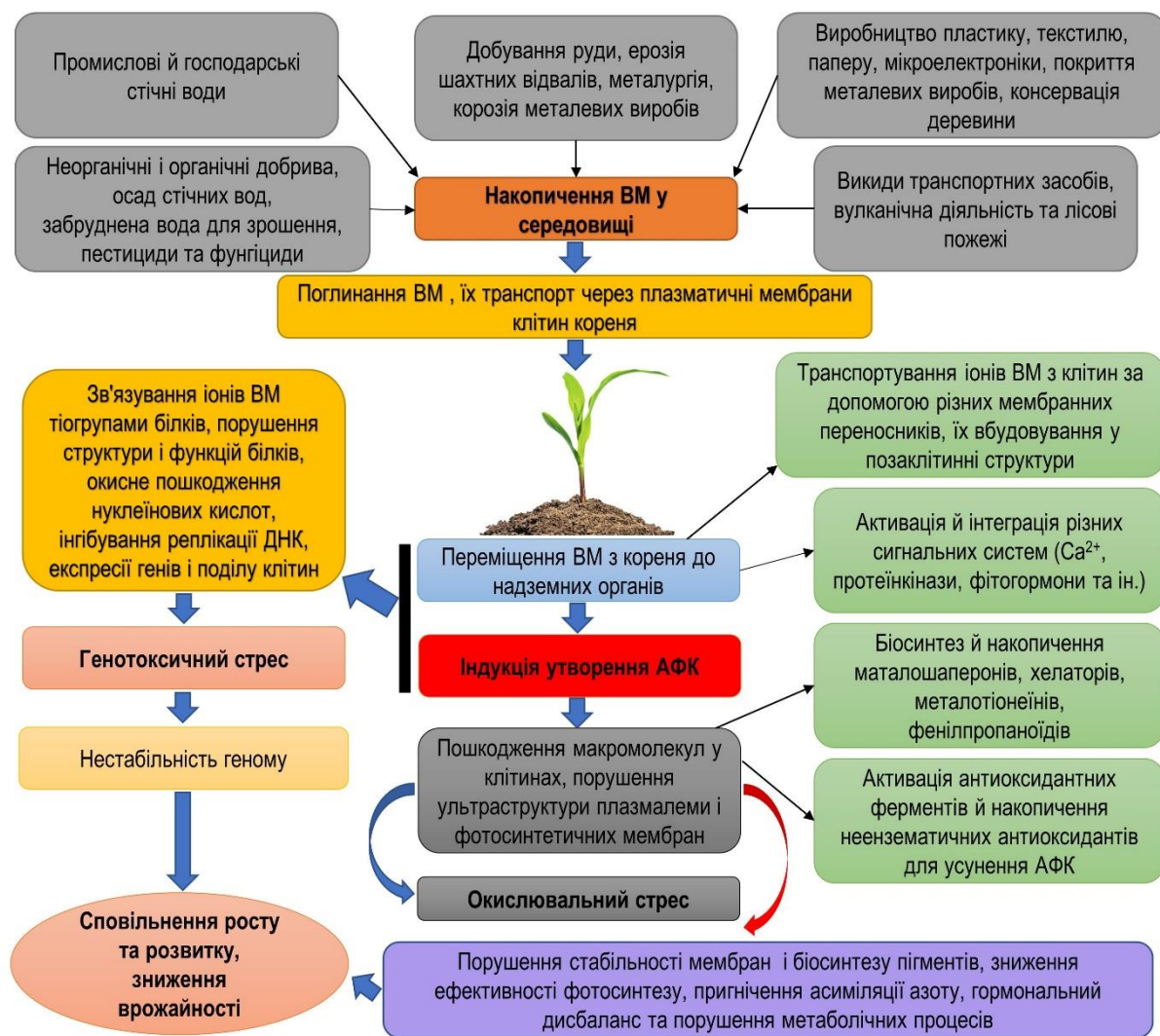


Рисунок. Схема, що ілюструє різні джерела надходження ВМ у середовище та зумовлені забрудненням відповіді рослин.

Культурні рослини відіграють важливу роль у задоволенні глобальних потреб людства в продуктах харчування. Зі зростанням населення на земній кулі стає виробництво аграрних культур вимагатиме удосконалення існуючих та створення нових агротехнологій, отримання стресостійких високопродуктивних сортів, оптимізації посівних площ, очистки та поліпшення ґрунтів. Підвищення

ефективності використання земельних ресурсів і поліпшення якості продукції є ключовими питаннями, що стоять перед сучасним сільським господарством. Забруднення наземних і водних екосистем ВМ спонукає до пошуку і розробки нових екологічно безпечних технологій, спрямованих на пом'якшення негативного впливу на навколишнє середовище, а дослідження в цій галузі суттєво поглиблюють розуміння механізмів поглинання, транспорту й детоксикації ВМ. Фітогормони є інтегруючою ланкою сигнальних систем, що регулюють реакцію рослин на стресори. Відповідь рослинного організму на стрес, спричинений високим рівнем ВМ, проявляється у швидкій зміні рівнів фітогормонів. Толерантність рослин до дії ВМ формується в результаті прямої або опосередкованої дії фітогормонів.

Обробка фітогормонами не може повністю подолати негативних наслідків дії ВМ на транспорт поживних речовин у рослинах, але така обробка може ефективно пригнічувати поглинання іонів важких металів, наприклад при закритті продихів, зумовленого абсцизовою кислотою, що, в кінцевому рахунку, знижує надходження та переміщення токсичних металів від коренів до пагонів і листя. Перспективною також є можливість використання фітогормонів для праймування насіння та фоліарної обробки з метою індукування стійкості до ВМ.

У реакції на зростання концентрації ВМ функціонує декілька перехресних шляхів сигналізації. АБК відіграє ключову роль у формуванні відповіді на інтоксикацію ВМ. Враховуючи важливість фітогормонів у формуванні стресостійкості, подальші дослідження сприятимуть розумінню особливостей метаболічних процесів у шкідливих для рослин умовах. Проведені вже дослідження підтверджують важливість рослинних гормонів в подоланні дії ВМ, а також інших абіотичних стресів.

Підсумовуючи, слід зазначити, що малодослідженим залишається питання міжгормональної взаємодії при формуванні стійкості до ВМ. Актуальним є поглиблення досліджень, спрямованих на вивчення молекулярних механізмів, регульованих фітогормонами за стресу, зумовленого ВМ. Крім того, поглиблення наших знань про метаболізм гормонів у рослин важливе для розробки ефективних фізіологічних, біохімічних і біотехнологічних підходів для пом'якшення цілого спектру абіотичних стресів, які ми можемо спостерігати в сучасних умовах.

Список літератури

- Андрієвська О.А. 2009. Геохімічний огляд розподілу цинку у компонентах техногенних ландшафтів поблизу військових полігонів України. *Пошукова та екологічна геохімія*, 9(1): 48–52.
- Бабенко Л.М., Господаренко Г.М., Рожков Р.В., Парій Я.Ф., Парій М.Ф., Бабенко А.В., Косаківська І.В. 2018. *Triticum spelta* L.: походження, біологічна характеристика, перспективи використання в селекції та сільському господарстві. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 9(2): 250–257. <https://medicine.dp.ua/index.php/med/article/view/436/461>
- Белявская Н.А., Федюк О.М., Золотарева Е.К. 2018. Растения и тяжелые металлы: рецепция и сигналинг. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*, 3(45): 10–30. <https://doi.org/10.35550/vbio2018.03.010>
- Біланіч М.М. 2008. Сучасний стан дослідження впливу важких металів на рослинний світ. *Вісник Прикарпат. нац. ун-ту. Серія Біологія*, 7: 161–175.
- Вайнер А.А., Луговая А.А., Колупаев Ю.Е., Мирошниченко Н.Н. 2015. Влияние жасмоновой кислоты на продуктивность и устойчивость растений проса к неблагоприятным абиотическим факторам. *Агробиология*, 4: 62–67.
- Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. 2007. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота. *Прикладная биохимия и микробиология*, 43(4): 405–411.
- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2016. Новітні аспекти дослідження цитокінінів: еволюція та взаємодія з іншими фітогормонами. *Фізіологія рослин і генетика*, 48(1): 3–19. <https://doi.org/10.15407/frg2016.01.003>
- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2017. *Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання*. Київ: Наш формат, 200 с.
- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2020. Цитокініни в онтогенезі й адаптації злаків. *Фізіологія рослин і генетика*, 52(1): 3–30. <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003>
- Веденичова Н.П., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. (2021) Ендогенні цитокініни *Secale cereale* L. за дії високої температури: динаміка і локалізація у фазі тривоги, аклімації і відновлення. *Фізіологія рослин і генетика*, 53(4): 292–306. <https://doi.org/10.15407/frg2021.04.292>
- Войтенко Л.В., Косаківська І.В. 2016. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*, 1(37): 27–41.
- Гончарук Е.А., Загоскина Н.В. 2017. Тяжелые металлы: поступление, токсичность и защитные механизмы растений (на примере ионов кадмия). *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*, 1(40): 35–49.
- Гуральчук Ж.З. 1994. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам. *Физиология и биохимия культ. растений*, 26(2): 107–117.
- Гуревич А.И., Тузова Т.П., Шпак Е.Д., Старкова Н.Н., Есипов Р.С. 2000. Механизм действия растительного гормона – жасмоната. 1. Белки – регуляторы транскрипции гена *p.pinII* картофеля, взаимодействующие с жасмонатами. *Биоорганическая химия*, 22(2): 101–107.
- Жовинский Э.Я., Кураева И.В. 2002. *Геохимия тяжелых металлов в почвах Украины*. Киев: Наукова думка, 213 с.
- Игнатенко А.А., Таланова В.В., Репкина Н.С., Титов А.Ф. 2020. Влияние метилжасмоната на устойчивость растений огурца, подвергнутых действию низкой повреждающей температуры. *Труды Карельского науч. центра РАН*, 3: 121–129. <https://doi.org/10.17076/eb1193>
- Казнина Н.М., Титов А.Ф., Батова Ю.В. 2014. Содержание непротеиновых тиолов в клетках корня дикорастущих многолетних злаков при действии кадмия и свинца. *Труды Карельского науч. центра РАН*, 5: 182–187.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Косаковская И.В. 2016. Оксид азота и пероксид водорода как сигнальные посредники при индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы

- экзогенными жасмоновой и салициловой кислотами. *Физиология растений и генетика*, 48: 158–166.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Луговая А.А., Обозный А.И. 2014. Влияние экзогенной жасмоновой кислоты на про-/антиоксидантную систему колеоптилей пшеницы в связи с устойчивостью к гипертермии. *Физиология растений*, 61(3): 367–375.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. 2013. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов. *Физиология и биохимия культ растений*, 45(2): 113–126.
- Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2019а. Вплив екзогенної абсцизової кислоти на проростання зернівок і морфометричні показники проростків споріднених видів пшениць *Triticum aestivum* L. та *Triticum spelta* L. *Физиология растений и генетика*, 51(1): 55–66. <https://doi.org/10.15407/frg2019.04.324>
- Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Веденичова Н.П., Бабенко Л.М., Щербатюк М.М. 2019б. Фітогормональна регуляція проростання насіння. *Физиология растений и генетика* 51(3): 187–206. <https://doi.org/10.15407/frg2019.03.187>
- Косаківська І.В., Щербатюк М.М., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2019в. Гормональна система рослин за дії важких металів. *Вісник Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія*, 3(48): 6–22. <https://doi.org/10.35550/vbio2019.03.006>
- Коць С.Я., Петерсон Н.В. 2005. *Мінеральні елементи і добрива у живленні рослин*. Київ: Логос. 150 с.
- Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В. 2004. *Клуб 100 центнерів. Сучасні сорти та системи живлення і захисту озимої пшениці*. Київ, 150 с.
- Панюта О.О., Шаблій В.А., Белавя В.Н. 2009. Жасмонова кислота та її участь у захисних реакціях рослинного організму. *Укр. біохім. журн.*, 81(2): 14–26.
- Розов С.М., Загорская А.А., Дейнеко Е.В., Шумный В.К. 2013. Ауксин: регуляция и возможные пути ее модуляции. *Успехи современной биологии*, 133(2): 115–123.
- Савченко Т.В., Застрижная О.М., Климов В.В. 2014. Оксипирины и устойчивость растений к абиотическим стрессам. *Биохимия*, 79(4): 458–475.
- Світовий В.М., Геркіял О.М., Жиляк І.Д. 2014. Цинк і купрум у чорноземі опідзоленому та вирощеній на ньому пшениці озимій. *Вісник Дніпропетров. держ. аграр.-економ. ун-ту*, 34: 169–171.
- Серегин И.В., Иванов В.Б. 2001. Физиологические аспекты действия кадмия и свинца на высшие растения. *Физиология растений*, 48: 606–630.
- Серегин И.В., Кожевникова А.Д. (2008) Роль тканей корня и побега в транспорте и накоплении кадмия, свинца, никеля и стронция. *Физиология растений*, 55: 3–26.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденичова Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.І., Нестерова А.Н. 2003. *Гормональний комплекс рослин і грибів*. Київ, 186 с.
- Стеценко Д.О., Долін В.В. 2009. Важкі метали у ґрунтах радіоактивно забруднених лісових екосистем. *Пошукова та екологічна геохімія*, 1(9): 42–47.
- Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. 2014. *Тяжелые металлы и растения*. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 194 с.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М. 2011. *Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам*. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 71 с.
- Abdullah H.M., Rodriguez J., Salacup J.M., Castañeda I.S., Schnell D.J., Pareek A., Dhankher O.P. 2021. Increased cuticle waxes by overexpression of *wsd1* improves osmotic stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Camelina sativa*. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(10): 5173. <https://doi.org/10.3390/ijms22105173>
- Abeles F.B., Morgan P.W., Saltveit M.E.Jr. 1992. In: *Ethylene in Plant Biology*. 2nd Ed. San Diego, CA: Academic Press, pp. 1–13.
- Abreu M.E., Munne-Bosch S. 2009. Salicylic acid deficiency in NahG transgenic lines and *sid2* mutants increases seed yield in the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 60(4): 1261–1271. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern363>

- Achard P., Baghour M., Chapple A., Hedden P., Van Der Straeten D., Genschik P., Moritz T., Harberd N.P. 2007a. The plant stress hormone ethylene controls floral transition via DELLA-dependent regulation of floral meristem-identity genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 104: 6484–6489. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610717104>
- Achard P., Cheng H., De Grauwe L., Decat J., Schoutteten H., Moritz T., Van der Straeten D., Peng J.R., Harberd N.P. 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*, 311: 91–94.
- Achard P., Liao L., Jiang C., Desnos T., Bartlett J., Fu X., Harberd N.P. 2007. DELLAs contribute to plant photomorphogenesis. *Plant Physiology*, 143: 1163–1172. <https://doi.org/10.1104/pp.106.092254>
- Ackova D.G. 2018. Heavy metals and their general toxicity on plants. *Plant Science Today*, 5(1): 14–18. <https://doi.org/10.14719/pst.2018.5.1.355>
- Acosta I.F., Laparra H., Romero S.P., Schmelz E., Hamberg M., Mottinger J.P., Moreno M.A., Dellaporta S.L. 2009. tasselseed1 is a lipoxygenase affecting jasmonic acid signaling in sex determination of maize. *Science*, 323(5911): 262–265. <https://doi.org/10.1126/science.1164645>
- Adamowski M., Friml J. 2015. PIN-Dependent Auxin Transport: Action, Regulation, and Evolution. *Plant Cell*, 27: 20–32. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.134874>
- Agami R.A., Mohamed G.F. 2013. Exogenous treatment with indole-3-acetic acid and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 94: 164–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.04.013>
- Aihebaier S., Muhammad T., Wei A., Mamat A., Abuduaini M., Pataer P., Yigaimu A., Yimit A. 2019. Membrane-Protected Molecularly Imprinted Polymer for the Microextraction of Indole-3-butyric Acid in Mung Bean Sprouts. *ACS Omega*, 4(16): 16789–16793. <https://doi.org/10.1021/acsomega.9b01550>
- Albrecht C., Russinova E., Kemmerling B., Kwaaitaal M., de Vries S.C. 2008. Arabidopsis SOMATIC EMBRYOGENESIS RECEPTOR KINASE proteins serve brassinosteroid-dependent and-independent signaling pathways. *Plant Physiology*, 148: 611–619. <https://doi.org/10.1104/pp.108.123216>
- Al-Hakimi A.M.A. 2007. Modification of cadmium toxicity in pea seedlings by kinetin. *Plant Soil Environment*, 53(3): 129–135. <https://doi.org/10.17221/2228-PSE>
- Ali H., Iqbal N., Shahzad A.N., Sarwar N., Ahmad S., Mehmood A. 2013. Seed priming improves irrigation water use efficiency, yield, and yield components of late-sown wheat under limited water conditions. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 37: 534–544. <http://dx.doi.org/10.3906/tar-1207-70>
- Ali M.S., Baek K-H. 2020. Jasmonic Acid Signaling Pathway in Response to Abiotic Stresses in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(2): 621–630. <https://doi.org/10.3390/ijms21020621>
- Alonso-Ramírez A., Rodríguez D., Reyes D., Jimenez J.A., Nicolás G., López-Climent M., Gómez-Cadenas A., Nicolás C. 2009. Evidence for a role of gibberellins in salicylic acid-modulated early plant responses to abiotic stress in Arabidopsis seeds. *Plant Physiology*, 150: 1335–1344. <https://doi.org/10.1104/pp.109.139352>
- Al-Wahaibi M.H., Siddiqui M.H., Basalah M.O. 2012. Salicylic acid and calcium-induced protection of wheat against salinity. *Protoplasma*, 249(3): 769–778. <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0322-1>
- Amri B., Khamassi K., Ali M.B., Teixeira da Silva J.A., Kaab L.B.B. 2016. Effects of gibberellic acid on the process of organic reserve mobilization in barley grains germinated in the presence of cadmium and molybdenum. *South African Journal of Botany*, 106: 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.05.007>
- Anderson J.P., Badruzsafari 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: 3460–3479. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.025833>

- Anjum S.A., Tanveer M., Hussain S., Shahzad B., Ashraf U., Fahad S., Hassan W., Jan S., Khan I., Saleem M.F., Bajwa A.A., Wang L., Mahmood A., Samad R.A., Tung S.A. 2016. Osmoregulation and antioxidant production in maize under combined cadmium and arsenic stress. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(12): 11864–11875.
- Antosiewicz D.M. 1992. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metal. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 61: 281–299.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2007. Effect of 24-epibrassinolide on the growth and antioxidant enzyme activities in radish seedlings under lead toxicity. *Indian Journal of Plant Physiology*, 12: 396–400.
- Anwar A., Liu Y., Dong R., Bai L., Yu X., Li Y. 2018. The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress. *Journal of Biological Research*, 51: 46 <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0195-2>
- Appleford N.E.J., Evans D.J., Lenton J.R., Gaskin P., Croker S.J., Devos K.M., Phillips A.L., Hedden P. 2006. Function and transcript analysis of gibberellin-biosynthetic enzymes in wheat. *Planta*, 223(3): 568–582. <https://www.jstor.org/stable/23389231>
- Arent S., Christensen C.E., Pye V.E., Norgaard A., Henriksen A. 2010. The multifunctional protein in peroxisomal beta-oxidation: structure and substrate specificity of the *Arabidopsis thaliana* protein MFP2. *Journal of Biological Chemistry*, 285(1): 24066–24077. <https://doi.org/10.1074/jbc.M110.106005>
- Argueso C.T., Ferreira F.J., Kieber J.J. 2009. Environmental perception avenues: the interaction of cytokinin and environmental response pathways. *Plant Cell Environment*, 32(9): 1147–1160. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01940.x>
- Arora M., Kiran B., Rani S., Rani A., Kaur B., Mittal N. 2008. Heavy metal accumulation in vegetables irrigated with water from different sources. *Food Chemistry*, 111: 811–815. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.04.049>
- Arora N., Bhardwaj R., Sharma P., Arora H. 2008. Effects of 28-homobrassinolide on growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities in seedlings of *Zea mays* L. under salinity stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30: 833–839. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0188>
- Arora P., Bhardwaj R. 2010. 24-epibrassinolide induced antioxidative defense system of *Brassica juncea* L. under Zn metal stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 16: 285–293. <https://doi.org/10.1007/s12298-010-0031-9>
- Asgher M., Khan N.A., Khan M. I.R. , Fatma V., Masood A.F. 2014. Ethylene production is associated with alleviation of cadmium-induced oxidative stress by sulfur in mustard types differing in ethylene sensitivity. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 106: 54–61. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.04.017>
- Astot C., Dolezal K., Nordström A., Wang Q., Kunkel T., Moritz T., Chua N.H., Sandberg G. 2000. An alternative cytokinin biosynthesis pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97(26): 14778–14783. <https://doi.org/10.1073/pnas.260504097>
- Atıcı Ö., Agar G., Battal P. 2003. Interaction between endogenous plant hormones and α -amylase in germinating chickpea seeds under cadmium exposure. *Fresenius Environmental Bulletin*, 12: 781–785.
- Atıcı Ö., Agar G., Battal P. (2005) Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress. *Biologia Plantarum*, 49: 215–222. <https://doi.org/10.1007/s10535-005-5222-9>
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Skaterna T.D. 2015. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes. *Biotechnologia Acta*, 8(2): 36–51. <https://doi.org/10.15407/biotech8.02.036>
- Babenko L.M., Romanenko K.O., Iungin O.S., Kosakivska I.V. 2021. Acyl homoserine lactones for crop production and stress tolerance of agricultural plants. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 56(1): 3–19. <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2021.1.3eng>
- Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Skaterna T.D, Kosakivska I.V. (2017) Lipoygenases and their metabolites in formation of plant stress tolerance. *Ukr. Biochem J.* 89(1): 5–21. <https://doi.org/10.15407/ubj89.01.005>

- Bajguz A. 2002. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in *Chlorella vulgaris*. *Journal of Plant Physiology*, 159(2): 321–324. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00654>
- Bajguz A. 2007. Metabolism of brassinosteroids in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45: 95–107. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.01.002>
- Bajguz A. 2010. An enhancing effect of exogenous brassinolide on the growth and antioxidant activity in *Chlorella vulgaris* cultures under heavy metals stress. *Environmental and Experimental Botany*, 68: 175–179. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.11.003>
- Bajguz A. 2019. Brassinosteroids in microalgae: application for growth improvement and protection against abiotic stresses. In: *Brassinosteroids: Plant Growth and Development*. Singapore: Springer, pp. 45–58.
- Bajguz A., Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.10.002>
- Bajguz A., Piotrowska A. 2009. Conjugates of auxin and cytokinin. *Phytochemistry*, 70(8): 957–969. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.05.006>
- Bajguz A., Tretyn A. 2003. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. *Phytochemistry*, 62: 1027–104. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(02\)00656-8](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(02)00656-8)
- Bajwa A.A., Farooq M., Nawaz A. 2018. Seed priming with sorghum extracts and benzyl aminopurine improves the tolerance against salt stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 24: 239–249. <https://doi.org/10.1007/s12298-018-0512-9>
- Baker A.J.M. 1981. Accumulators and excluders – strategies in response of plants to heavy metals. *Journal of Plant Nutrition*, 3: 643–654. <http://dx.doi.org/10.1007/s12010-012-9657-0>
- Bakhtavar M.A., Afzal I., Basra S.M.A., Ahmad A-u-H., Noor M.A. 2015. Physiological Strategies to Improve the Performance of Spring Maize (*Zea mays* L.) Planted under Early and Optimum Sowing Conditions. *PLoS ONE*, 10(4): e0124441. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124441>
- Balibrea Lara M.E., Gonzalez Garcia M.C., Fatima T., Ehness R., Lee T.K., Proels R., Tanner W., Roitsch T. 2004. Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *Plant Cell*, 16(5): 1276–1287. <https://doi.org/10.1105/tpc.018929>
- Balzan S., Johal G.S., Carraro N. 2014. The role of auxin transporters in monocots development. *Frontiers in Plant Science*, 5: 393–399. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00393>
- Bandurska H., Stroinski A., Kubis J. 2003. The effect of jasmonic acid on the accumulation of ABA, proline and spermidine and its influence on membrane injury under water deficit in two barley genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 25: 279–285. <https://doi.org/10.1007/s11738-003-0009-0>
- Bao S., Hua C., Shen L., Yu H. 2020. New insights into gibberellin signaling in regulating flowering in *Arabidopsis*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(1): 118–131. <https://doi.org/10.1111/jipb.12892>
- Bao S., Shen J., Brady S.R., Muday G.K., Asami T., Yang Z. 2004. Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 134: 1624–1631. <https://doi.org/10.1104/pp.103.036897>
- Barakat N., Laudadio V., Cazzato E., Tufarelli V. 2013. Antioxidant potential and oxidative stress markers in wheat (*Triticum aestivum*) treated with phytohormones under salt-stress condition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 15(5): 843–849. <http://www.fspublishers.org>
- Barker R., Garcia M.N.F., Powers S.J., Vaughan S., Bennett M.J., Phillips A.L., Thomas S.G., Hedden P. 2020. Mapping sites of gibberellin biosynthesis in the *Arabidopsis* root tip. *New Phytologist*, 229(3): 1521–1534 <https://doi.org/10.1111/nph.16967>
- Barrero J.M., Piqueras P., Gonzalez-Guzman M., Serrano R., Rodriguez P.L., Ponce M.R., Micol J.L. 2005. A mutational analysis of the *ABA1* gene of *Arabidopsis thaliana* highlights the involvement of ABA in vegetative development. *Journal of Experimental Botany*, 56(418): 2071–2083. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri206>
- Bartel B. 1997. Auxin biosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48: 51–66. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.51>

- Bartels D., Sunkar R. 2005. Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 24(1): 23–58. <https://doi.org/10.1080/07352680590910410>
- Bartwal A., Arora S. 2020. Brassinosteroids: Molecules with Myriad Roles. In: *Co-Evolution of Secondary Metabolites*. Springer Nature Switzerland AG, pp. 869–895. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_18
- Batista R.A., Figueiredo D.D., Santos-Gonzalez J., Kohler C. 2019. Auxin regulates endosperm cellularization in Arabidopsis. *Genes & Development*, 33: 466–476. <https://doi.org/10.1101/gad.316554.118>
- Beckers G.J., Spoel S.H. 2006. Fine-tuning plant defence signalling: salicylate versus jasmonate. *Plant biology* (Stuttgart, Germany), 8(1): 1–10. <https://doi.org/10.1055/s-2005-872705>
- Begum M.C., Islam M., Sarkar M.R., Azad M.A.S., Huda A.K.M.N., Kabir A.H. 2016. Auxin signaling is closely associated with Zn-efficiency in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Plant Interactions*, 11: 124–129. <https://doi.org/10.1080/17429145.2016.1220026>
- Belin C., Megies C., Hauserova E., Lopez-Molina L. 2009. Abscisic acid represses growth of the Arabidopsis embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*, 21: 2253–2268 <https://doi.org/10.1105/tpc.109.067702>
- Belkadhi A., Djebali W., Hediji H., Chaibi W. 2016. Cellular and signalling mechanisms supporting Cd-tolerance in salicylic acid treated seedlings. *Plant Science Today*, 3: 41–47. <https://doi.org/10.14719/pst.2016.3.1.180>
- Ben-Tal Y., Cleland C.F. 1982. Uptake and metabolism of [¹⁴C] salicylic acid in *Lemna gibba* G₃. *Plant Physiology*, 70(1): 291–296. <https://doi.org/10.1104/pp.70.1.291>
- Bernardi J., Lanubile A., Li Q.B., Kumar D., Kladnik A., Cook S.D., Ross J.J., Marocco A., Chourey P.S. 2012. Impaired auxin biosynthesis in the defective endosperm18 mutant is due to mutational loss of expression in the *ZmYuc1* gene encoding endosperm-specific YUCCA1 protein in maize. *Plant Physiology*, 160: 1318–1328. <https://doi.org/10.1104/pp.112.204743>
- Bertini L., Palazzi L., Proietti S., Pollastri S., Arrigoni G., Polverino de Laureto P., Caruso C. 2019. Proteomic Analysis of MeJa-Induced Defense Responses in Rice against Wounding. *International Journal of Molecular Sciences*, 20: 2525. <https://doi.org/10.3390/ijms20102525>
- Besson-Bard A., Gravot A., Richaud P., Auroy P., Tacconnat L., Renou J., Pugin A., Wendehenne D. 2009. Nitric oxide contributes to cadmium toxicity in Arabidopsis by promoting cadmium accumulation in roots and by up-regulating genes related to iron uptake. *Plant Physiology*, 149(3): 1302–1315. <https://doi.org/10.1104/pp.108.133348>
- Beyer W.N., Green C.E., Beyer M., Chaney R.L. 2013. Phytotoxicity of zinc and manganese to seedlings grown in soil contaminated by zinc smelting. *Environmental Pollution*, 179: 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.04.013>
- Bhanu A.N. 2019. Brassinosteroids: Relevance in Biological Activities of Plants and Agriculture. *Journal of Plant Science Research*, 35: 1–15. <https://doi.org/10.32381/jpsr.2019.35.01.1>
- Bhardwaj R., Arora N., Sharma P., Arora H.K. 2007. Effects of 28-homobrassinolide on seedling growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities under nickel stress in seedlings of *Zea mays* L. *Asian Journal of Plant Sciences*, 6: 765–772. <https://doi.org/10.3923/ajps.2007.765.772>
- Bielach A., Hrtyan M., Tognetti V.B. 2017. Plants under stress: Involvement of auxin and cytokinin. *International Journal of Molecular Sciences*, 18(7): 1427. <https://doi.org/10.3390/ijms18071427>
- Bielen A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. 2013. The influence of metal stress on the availability and redox state of ascorbate, and possible interference with its cellular functions. *International Journal of Molecular Sciences*, 14: 6382–6413.
- Binenbaum J., Weinstain R., Shani E. 2018. Gibberellin localization and transport. *Trends in Plant Science*, 23(5): 410–421. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.02.005>
- Bishopp A., Help H., El-Showk S., Weijers D., Scheres B., Friml J., Benková E., Mähönen A.P., Helariutta Y. 2011. A mutually inhibitory interaction between auxin and cytokinin specifies vascular pattern in roots. *Current Biology*, 21(11): 917–926. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.04.017>

- Blilou I., Xu J., Wildwater M., Willemsen V., Paponov I., Friml J., Heidstra R., Aida M., Palme K., Scheres B. 2005. The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in Arabidopsis roots. *Nature*, 433: 39–44. <https://doi.org/10.1038/nature03184>
- Boden S.A., Weiss D., Ross J.J., Davies N.W., Trevaskis B., Chandler P.M., Swain S.M. 2014. EARLY FLOWERING3 regulates flowering in spring barley by mediating gibberellin production and flowering locus t expression. *Plant Cell*, 26(4): 1557–1569. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.123794>
- Bonnemain J.L., Chollet J.F., Rocher F. 2013. Transport of salicylic acid and related compounds. In: *Efficiency of salicylic acid application on postharvest perishable crops*. Eds S. Hayat, A. Ahmad, M.N. Alyemini. Dordrecht: Springer, pp. 43–59.
- Bora R.K., Sarma C.M. 2006. Effect of gibberellic acid and cycocel on growth, yield and protein content of pea. *Asian Journal of Plant Sciences*, 5(2): 324–330. <https://doi.org/10.3923/ajps.2006.324.330>
- Boursiac Y., Leran S., Corratge-Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. 2013. ABA transport and transporters. *Trends in Plant Science*, 18: 325–333. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.01.007>
- Brady S.M., Sarkar S.F., Bonetta D., McCourt P. 2003. The *ABSCISIC ACID INSENSITIVE3 (ABI3)* gene is modulated by farnesylation and is involved in auxin signaling and lateral root development in Arabidopsis. *Plant Journal*. 34: 67–75. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01707.x>
- Bray E.A. 2002. Abscisic acid regulation of gene expression during water-deficit stress in the era of the Arabidopsis genome. *Plant, Cell & Environment*, 25(2): 153–161. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00746.x>
- Breeze E., Harrison E., McHattie S., Hughes L., Hickman R., Hill C., Kiddle S., Kim Y.S., Penfold C.A., Jenkins D., Zhang C., Morris K., Jenner C., Jackson S., Thomas B., Tabrett A., Legaie R., Moore J.D., Wild D.L., Ott S., Rand D., Beynon J., Denby K., Mead A., Buchanan-Wollaston V. 2011. High-resolution temporal profiling of transcripts during *Arabidopsis* leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation. *Plant Cell*, 23(3): 873–894. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.083345>
- Brodersen P., Petersen M., Pike H.M., Olszak B., Skov S., Odum N., Jorgensen L.B., Brown R.E., Mundy J. 2002. Knockout of *Arabidopsis ACCELERATED-CELL-DEATH11* encoding a sphingosine transfer protein causes activation of programmed cell death and defense. *Genes & Development*, 16: 490–502. <http://www.genesdev.org/cgi/doi/10.1101/gad.218202>
- Brovko F.A., Vasil'eva V.S., Lushnikova A.L., Selivankina S.Y., Karavaiko N.N., Boziev K.M., Shepelyakovskaya A.O., Moshkov D.A., Pavlik L.L., Kusnetsov V.V., Kulaeva O.N. 2010. Cytokinin-binding protein (70 kDa) from etioplasts and amyloplasts of etiolated maize seedlings and chloroplasts of green plants and its putative function. *Journal of Experimental Botany*, 61(12): 3461–3474. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq170>
- Brown P.H., Cakman I., Zhang O. 1993. Form and function of zinc plants. In: *Zinc in soils and plants. Developments in Plant and Soil Sciences*. Chapter 55. Ed. A.D. Robson. Dordrecht: Springer, pp. 93–106.
- Buchanan-Wollaston V., Page T., Harrison E., Breeze E., Lim P.O., Nam H.G., Lin J.F., Wu S.H., Swidzinski J., Ishizaki K., Leaver C.J. 2005. Comparative transcriptome analysis reveals significant differences in gene expression and signalling pathways between developmental and dark/starvation-induced senescence in Arabidopsis. *The Plant Journal*, 42(4): 567–585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02399.x>
- Bücker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Genetics and Molecular Biology*, 40: 373–386. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2016-0087>
- Bürkle L., Cedzich A., Döpke C., Stransky H., Okumoto S., Gillissen B., Kühn C., Frommer W.B. 2003. Transport of cytokinins mediated by purine transporters of the PUP family expressed in phloem, hydathodes, and pollen of *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 34(1): 13–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01700.x>

- Burnett E.C., Desikan R., Moser R.C., Neill S.J. 2000. ABA activation of an MBP kinase in *Pisum sativum* epidermal peels correlates with stomatal responses to ABA. *Journal of Experimental Botany*, 51(343): 197–205. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.343.197>
- Caesar K., Thamm A.M., Witthöft J., Elgass K., Huppenberger P., Grefen C., Horak J., Harter K. 2011. Evidence for the localization of the Arabidopsis cytokinin receptors AHK3 and AHK4 in the endoplasmic reticulum. *Journal of Experimental Botany*, 62(15): 5571–5580. <https://doi.org/10.1093/jxb/err238>
- Cai L., Zhang L., Fu Q., Xu Z.F. 2018. Identification and expression analysis of cytokinin metabolic genes *IPTs*, *CYP735A* and *CKXs* in the biofuel plant *Jatropha curcas*. *Peer J*, 6: e4812. <https://doi.org/10.7717/peerj.4812>
- Cai X.T., Xu P., Zhao P.X., Liu R., Yu L.H., Xiang C. 2014. Arabidopsis ERF109 mediates cross-talk between jasmonic acid and auxin biosynthesis during lateral root formation. *Nature Communications*, 5: 1–13. <https://doi.org/10.1038/ncomms6833>
- Camacho-Cristóbal J.J., Martín-Rejano E.M., Herrera-Rodríguez M.B., Navarro-Gochicoa M.T., Rexach J., González-Fontes A. 2015. Boron deficiency inhibits root cell elongation via an ethylene/auxin/ROS-dependent pathway in Arabidopsis seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 66(13): 3831–3840. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv186>
- Cao F., Chen F., Sun H., Zhang G., Chen Z.-H., Wu F. 2014. Genome-wide transcriptome and functional analysis of two contrasting genotypes reveals key genes for cadmium tolerance in barley. *BMC Genomics*, 15(1): 611–625. doi: [10.1186/1471-2164-15-611](https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-611)
- Cao J., Li G., Qu D., Li X., Wang Y. 2020. Into the seed: auxin controls seed development and grain yield. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(5): 1662. <https://doi.org/10.3390/ijms21051662>
- Cao S., Xu Q., Cao Y., Qian K., An K., Zhu Y., Binzeng H., Zhao H., Kuai B. 2005. Loss-of-function mutations in DET2 gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in Arabidopsis. *Physiologia Plantarum*, 123: 57–66.
- Cao W.X., Wang Z., Dai T.B. 2000. Changes in levels of endogenous plant hormones during floret development in wheat genotypes of different spike sizes. *Journal of Integrative Plant Biology*, 42: 1026–1032.
- Cao X., Yang H., Shang C., Ma S., Liu L., Cheng J. 2019. The roles of auxin biosynthesis *YUCCA* gene family in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(24): 6343. <https://doi.org/10.3390/ijms20246343>
- Cardarelli M., Costantino P. 2018. An auxin switch for male fertility. *Nature Plants*, 4(7): 408–409. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0200-3>
- Cardoso A.A., Obolari A.M.M., Borges E.E.L., Silva C.J., Rodrigues H.S. 2015. Environmental factors on seed germination, seedling survival and initial growth of sacha inchi (*Plukenetia volubilis* L.). *Research Journal of Seed Science*, 37(2): 111–116. <https://doi.org/10.1590/2317-1545v37n2145054>
- Casanova-Sáez R., Voß U. 2019. Auxin Metabolism Controls Developmental Decisions in Land Plants. *Trends in Plant Science*, 24(8): 741–754. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.05.006>
- Cassina L., Tassi E., Pedron F., Petruzzelli G., Ambrosini P., Barbafieri M. 2012. Using a plant hormone and a thioligand to improve phytoremediation of Hg-contaminated soil from a petrochemical plant. *The Journal of Hazardous Materials*, 231–232: 36–42.
- Castillo-Gonzales J., Ojeda-Barrios D, Hernández-Rodríguez A., González-Franco A.C., Robles-Hernández L., López-Ochoa G.R. 2018. Zinc metalloenzymes in plant. *Interciencia*, 43(4): 242–248.
- Caco-Delgado A., Yin Y., Yu C., Vafeados D., Mora-García S., Cheng J.C., Nam K.H., Li J., Chory J. 2004. BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in Arabidopsis. *Development*, 131: 5341–5351. <https://doi.org/10.1242/dev.01403>
- Cedzich A., Stransky H., Schulz B., Frommer W.B. 2008. Characterization of cytokinin and adenine transport in Arabidopsis cell cultures. *Plant Physiology*, 148(4): 1857–1867. <https://doi.org/10.1104/pp.108.128454>

- Chaffei C., Pageau K., Suzuki A., Gouia H., Ghorbel H.M., Mascalaux-Daubresse C. 2004. Cadmium toxicity induced changes in nitrogen management in *Lycopersicon esculentum* leading to a metabolic safe-guard through an amino acid storage strategy. *Plant & Cell Physiology*, 45: 1681–1693.
- Chai C., Subudhi P.K. 2016. Comprehensive analysis and expression profiling of the OsLAX and OsABCB auxin transporter gene families in rice (*Oryza sativa*) under phytohormone stimuli and abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 3(7): 593. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00593>
- Chaiwanon J., Wang Z.Y. 2015. Spatiotemporal brassinosteroid signaling and antagonism with auxin pattern stem cell dynamics in Arabidopsis roots. *Current Biology*, 25: 1031–1042. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.02.046>
- Chan Z. 2012. Expression profiling of ABA pathway transcripts indicates crosstalk between abiotic and biotic stress responses in Arabidopsis. *Genomics*, 100: 110–115. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2012.06.004>
- Chandler J.W. 2011. The hormonal regulation of flower development. *Journal of Plant Growth Regulation*, 30(2): 242–254. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9180-x>
- Chandrasekaran U., Liu A. 2014. Endogenous abscisic acid signaling towards storage reserve filling in developing seed tissues of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 72: 203–207. <https://doi.org/10.1007/s10725-013-9846-z>
- Chang A., Lim M.H., Lee S.W., Robb E.J., Nazar R.N. 2008. Tomato phenylalanine ammonia-lyase gene family, highly redundant but strongly underutilized. *Journal of Biological Chemistry*, 283: 33591–33601. <https://doi.org/10.1074/jbc.M804428200>
- Chehab E.W., Kaspi R., Savchenko T., Rowe H., Negre-Zakharov F., Kliebenstein D., Dehesh K. 2008. Distinct roles of jasmonates and aldehydes in plant defense responses. *PLoS One*, 34: 1904–1915. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001904>
- Chen J., Fei K., Zhang W., Wang Z., Zhang J., Yang J. 2021. Brassinosteroids mediate the effect of high temperature during anthesis on the pistil activity of photo-thermosensitive genetic male-sterile rice lines. *Crop Journal*, 9: 109–119.
- Chen K., Li G-J., Bressan R.A., Song C-P., Zhu J-K., Zhao Y. 2020. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(1): 25–54. <https://doi.org/10.1111/jipb.12899>
- Chen L., Wang W.S., Wang T., Meng X.F., Chen T.T., Huang X.X., Li Y.-J., Hou B.-K. 2019. Methyl salicylate glucosylation regulates plant defense signaling and systemic acquired resistance. *Plant Physiology*, 180(4): 2167–2181. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00091>
- Chen Q., Dai X., De-Paoli H., Cheng Y., Takebayashi Y., Kasahara H., Kamiya Y., Zhao Y. 2014. Auxin overproduction in shoots cannot rescue auxin deficiencies in Arabidopsis roots. *Plant & Cell Physiology*, 55: 1072–1079. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu039>
- Chen Y., Liu L., Shen Y., Liu S., Huang J., Long Q., Wu W., Yang C., Chen H., Guo X., Cheng Z., Jiang L., Wan J. 2015. Loss of function of the cytochrome P450 gene *CYP78B5* causes giant embryos in rice. *Plant Molecular Biology*, 33: 69–83. <https://doi.org/10.1007/s11105-014-0731-3>
- Chen Z., Zheng Z., Huang J, Lai Z., Fan B. 2009. Biosynthesis of salicylic acid in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 4: 493–496. <https://doi.org/10.4161/psb.4.6.8392>
- Cheng M-C., Ko K., Chang W-L., Kuo W-C., Chen G-H., Lin T-P. 2015. Increased glutathione contributes to stress tolerance and global translational changes in Arabidopsis. *Plant Journal*, 83: 926–939. <https://doi.org/10.1111/tpj.12940>
- Cheng Y., Dai X., Zhao Y. 2006. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in Arabidopsis. *Genes & Development*, 20: 1790–1799. <https://doi.org/10.1101/gad.1415106>
- Cheng Y., Zhao Y. 2007. A role for auxin in flower development. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49: 99–104. <https://doi.org/10.1111/j.1672-9072.2007.00412.x>
- Chi C., Li X., Fang P., Xia X., Shi K., Zhou Y., Zhou J., Yu J. 2020. Brassinosteroids act as a positive regulator of NBR1-dependent selective autophagy in response to chilling stress in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 71: 1092–1106. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz466>

- Chiang Y.H., Zubo Y.O., Tapken W., Kim H.J., Lavanway A.M., Howard L., Pilon M., Kieber J.J., Schaller G.E. 2012. Functional characterization of the GATA transcription factors GNC and CGA1 reveals their key role in chloroplast development, growth, and division in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 160(1): 332–348. <https://doi.org/10.1104/pp.112.198705>
- Chiba Y., Shimizu T., Miyakawa S., Kanno Y., Koshiba T., Kamiya Y., Seo M. 2015. Identification of *Arabidopsis thaliana* NRT1/ PTR family (NPF) proteins capable of transporting plant hormones. *Journal of Plant Research*, 128(4): 679–686. <https://doi.org/10.1007/s10265-015-0710-2>
- Chickarmane V.S., Gordon S.P., Tarr P.T., Heisler M.G., Meyerowitz E.M. 2012. Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical-basal axis of the growing *Arabidopsis* shoot meristem. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109(10): 4002–4007. <https://doi.org/10.1073/pnas.1200636109>
- Chini A., Gimenez-Ibanez S., Goossens A., Solano R. 2016. Redundancy and specificity in jasmonate signaling. *Current Opinion in Plant Biology*, 33: 147–156. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.07.005>
- Choi C., Hwang S.H., Fang I.R., Kwon S.I., Park S.R., Ahn I., Kim J.B., Hwang D.-L. 2015. Molecular characterization of *Oryza sativa* WRKY6, which binds to W-box-like element 1 of the *Oryza sativa* pathogenesis-related (PR) 10a promoter and confers reduced susceptibility to pathogens. *New Phytologist*, 208(3): 846–859. <https://doi.org/10.1111/nph.13516>
- Choudhary S.P., Bhardwaj R., Gupta B.D., Dutt P., Gupta R.K., Biondi S., Kanwar M. 2010. Epibrassinolide induces changes in indole-3-acetic acid, abscisic acid and polyamine concentrations and enhances antioxidant potential of radish seedlings under copper stress. *Physiologia Plantarum*, 140: 280–296. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2010.01403.x>
- Choudhary S.P., Kanwar M., Bhardwaj R., Gupta B.D., Gupta R.K. 2011. Epibrassinolide ameliorates Cr (VI) stress via influencing the levels of indole-3-acetic acid, abscisic acid, polyamines and antioxidant system of radish seedlings. *Chemosphere*, 84(5): 592–600. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.03.056>
- Chuck G. 2010. Molecular mechanisms of sex determination in monoecious and dioecious plants. *Advances in Botanical Research*, 54: 53–83. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2296\(10\)54002-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2296(10)54002-3)
- Chung Y., Choe S. 2013. The regulation of brassinosteroid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32: 396–410. <https://doi.org/10.1080/07352689.2013.797856>
- Chung Y., Maharjan P.M., Lee O., Fujioka S., Jang S., Kim B., Suguru Takatsuto S., Tsujimoto M., Kim H., Cho S., Park T., Cho H., Hwang I., Choe S. 2011. Auxin stimulates DWARF4 expression and brassinosteroid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 66: 564–578. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2011.04513.x>
- Clemens S. (2001) Molecular mechanisms of plant metal tolerance and homeostasis. *Planta*, 4: 475–486. <https://doi.org/10.1007/s004250000458>
- Clemens S., Ma J.F. 2016. Toxic heavy metal and metalloids accumulation in crop plants and foods. *Annual Review of Plant Biology*, 67: 489–512. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-112301>
- Clouse S.D. 2011. Brassinosteroid signal transduction: from receptor kinase activation to transcriptional networks regulating plant development. *Plant Cell*, 23: 1219–1230. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.084475>
- Cobbett C.S. 2000. Phytochelatin biosynthesis and function in heavy metal detoxification. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 211–216.
- Coelho Filho M.A., Colebrook E.H., Lloyd D.P.A., Webster C.P., Mooney S.J., Phillips A.L., Hedden P., Whalley W.R. 2013. The involvement of gibberellin signalling in the effect of soil resistance to root penetration on leaf elongation and tiller number in wheat. *Plant and Soil*, 371: 81–94. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1662-8>
- Colebrook E.H., Thomas S.G., Phillips A.L., Hedden P. 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *Journal of Experimental Biology*, 217(1): 67–75. <https://doi.org/10.1242/jeb.089938>

- Cook S.D. (2019) An Historical Review of Phenylacetic Acid. *Plant & Cell Physiology*, 60(2): 243–254. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcz004>
- Cook S.D., Ross J.J. 2016. The auxins, IAA and PAA, are synthesized by similar steps catalyzed by different enzymes. *Plant Signaling and Behavior*, 11(11): e1250993. <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1250993>
- Cortleven A., Leuendorf J.E., Frank M., Pezzetta D., Bolt S., Schmölling T. 2019. Cytokinin action in response to abiotic and biotic stress in plants. *Plant, Cell & Environment*, 42(3): 998–1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
- Creelman R.A., Mullet J.E. 1997. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48(1): 355–381. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.48.1.355>
- Crozier A., Yokota T., Bishop G.J., Kamiya Y. 2000. Biosynthesis of hormones and elicitor molecules. In: *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. Eds B.B. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones. Rockville, MD: American Society of Plant Physiologists, pp. 850–929.
- Cui F., Brosché M., Lehtonen M.T., Amiryousefi A., Xu E., Punkkinen M., Valkonen J.P., Fujii H., Overmyer K. 2016. Dissecting abscisic acid signaling pathways involved in cuticle formation. *Molecular Plant*, 9(6): 926–938. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.04.001>
- DalCorso G., Farinati S., Furini A. 2010. Regulatory networks of cadmium stress in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 5(6): 663–667. <https://doi.org/10.4161/psb.5.6.11425>
- Damodaran S., Strader L.C. 2019. Indole 3-Butyric Acid metabolism and transport in *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*, 10: 851. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00851>
- Danquah A., de Zelicourt A., Colcombet J., Hirt H. 2014. The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnology Advances*, 32(1): 40–52. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.09.006>
- Dar T.A., Moin U., Khan M.M.A., Hakeem K.R., Jaleel H. 2015. Jasmonates counter plant stress: A review. *Environmental and Experimental Botany*, 115: 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.02.010>
- Dar T.A., Uddin M., Khan M.M.A., Hakeem K.R., Jaleel H. 2015. Jasmonates counter plant stress: A review. *Environmental and Experimental Botany*, 115: 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.02.010>
- Darussalam C.M.A., Patrick J.W. 1998. Auxin control of photoassimilate transport to and within developing grains of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25: 69–77. <https://doi.org/10.1071/PP97080>
- Das P., Samantaray S., Rout G.R. 1997. Studies on cadmium toxicity in plants. *Environmental Pollution*, 98: 29–36.
- Davière J.M., Achard P. 2016. A pivotal role of DELLA in regulating multiple hormone signals. *Molecular Plant*, 9(1): 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.09.011>
- Davies P.J. 2010. *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action*. Revised 3rd ed. Dordrecht: Springer, 743 p.
- de Benedictis M., Brunetti C., Brauer E.K., Andreucci A., Popescu S.C., Commisso M., Guzzo F., Sofo A., Ruffini Castiglione M., Vatamaniuk O.K., di Toppi L.S. 2018. The *Arabidopsis thaliana* knockout mutant for phytochelatin synthase1 (cad1-3) is defective in callose deposition, bacterial pathogen defense and auxin content, but shows an increased stem lignification. *Frontiers in Plant Science*, 9: 19–25.
- De Smet I., Tetsumura T., De Rybel B., Frey N.F. dit, Laplaze L., Casimiro I., Swarup R., Naudts M., Vanneste S., Audenaert D., Inzé D., Bennett M.J., Beeckman T. 2007. Auxin-independent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*. *Development*, 134: 681–690. <https://doi.org/10.1242/dev.02753>
- De Smet I., Zhang H., Inzé D., Beeckman T. 2006. A novel role for abscisic acid emerges from underground. *Trends in Plant Science*, 11(9): 434–439. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.07.003>

- Dean J.V., Mohammed L.A., Fitzpatrick T. 2005. The formation, vacuolar localization, and tonoplast transport of salicylic acid glucose conjugates in tobacco cell suspension cultures. *Planta*, 221(2): 287–296. <https://www.jstor.org/stable/23388874>
- Dean J.V., Shah R.P., Mohammed L.A. 2003. Formation and vacuolar localization of salicylic acid glucose conjugates in soybean cell suspension cultures. *Physiologia Plantarum*, 118(3): 328–336. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00117.x>
- Debeaujon I., Koornneef M. 2000. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by test characteristics and embryonic abscisic acid. *Plant Physiology*, 122(2): 415–424. <https://doi.org/10.1104/pp.122.2.415>
- Dello Ioio R., Linhares F.S., Scacchi E., Casamitjana-Martinez E., Heidstra R., Costantino P., Sabatini S. 2007. Cytokinins determine *Arabidopsis* root-meristem size by controlling cell differentiation. *Current Biology*, 17(8): 678–682. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.02.047>
- Dello Ioio R., Nakamura K., Moubayidin L., Perilli S., Taniguchi M., Morita M., Aoyama T., Costantino P., Sabatini S. 2008. A genetic framework for the control of cell division and differentiation in the root meristem. *Science*. 322: 1380–1384. <https://doi.org/10.1126/science.1164147>
- D'Emilio M., Caggiano R., Macchiato M., Ragosta M., Sabia S. 2012. Soil heavy metal contamination in an industrial area: analysis of the data collected during a decade. *Environmental Monitoring and Assessment*, 185(7): 5951–5964. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2997-y>
- Dempsey A.D., Klessig D.F. 2017. How does the multifaceted plant hormone salicylic acid combat disease in plants and are similar mechanisms utilized in humans? *BMC Plant Biology*, 15 (1): 1–11. <https://bmcbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12915-017-0364-8>
- Dempsey D.A., Vlot A.C., Wildermuth M.C., Klessig D.F. 2011. Salicylic acid biosynthesis and metabolism. *Arabidopsis Book*, 9:e0156. <https://doi.org/10.1199/tab.0156>
- Depuydt S., Hardtke C.S. 2011. Hormone signalling crosstalk in plant growth regulation. *Current Biology*, 21(9): 365–373. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.013>
- Desikan R., Last K., Harrett-Williams R., Tagliavia C., Harter K., Hooley R., Hancock J.T., Neil, S.J. 2006. Ethylene-induced stomatal closure in *Arabidopsis* occurs via AtrbohF-mediated hydrogen peroxide synthesis. *Plant Journal*, 47(6): 907–916. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02842.x>
- Dettmer J., Elo A., Helariutta Y. 2009. Hormone interactions during vascular development. *Plant Molecular Biology*, 69(4): 347–360. <https://doi.org/10.1007/s11103-008-9374-9>
- Dezar C.A., Giacomelli J.I., Manavella P.A., Re D.A., Alves-Ferreira M., Baldwin I.T., Bonaventure G., Chan R.L. 2011. HAHB10, a sunflower HD-Zip II transcription factor, participates in the induction of flowering and in the control of phytohormone-mediated responses to biotic stress. *Journal of Experimental Botany*. 62: 1061–1076. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq339>
- Dietrich J.T., Kaminek M., Blevins D.G., Reinbott T.M., Morris R.O. 1995. Changes in cytokinins and cytokinin oxidase activity in developing maize kernels and the effects of exogenous cytokinin on kernel development. *Plant Physiology and Biochemistry*, 33: 327–336.
- Dill A., Sun T. 2001. Synergistic derepression of gibberellin signaling by removing RGA and GAI function in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*, 159(2): 777–785. <https://doi.org/10.1093/genetics/159.2.777>
- Ding Y., Zeng W., Wang X., Wang Y., Niu L., Pan L., Lu Z., Cui G., Li G., Wang Z. 2019. Over-expression of Peach *PpIAA19* in Tomato Alters Plant Growth, Parthenocarpy, and Fruit Shape. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38: 103–112. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9813-z>
- Diopan V., Adam V., Havel L., Kizek R. 2009. Phytohormones as important biologically active molecules – their simple simultaneous detection. *Molecules*, 14(5): 1825–1839. <https://doi.org/10.3390/molecules14051825>
- Disante K.B., Cortina J., Vilagrosa A., Fuentes D., Hernandez E.I., Ljung K. 2014. Alleviation of Zn toxicity by low water availability. *Physiologia Plantarum*, 150: 412–424. <https://doi.org/10.1111/ppl.12095>

- Dodd I.C., Beveridge C.A. 2006. Xylem-borne cytokinins: still in search of a role? *Journal of Experimental Botany*, 57(1): 1–4. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj021>
- Domagalska M.A., Sarnowska E., Nagy F., Davis S.J. 2010. Genetic analyses of interactions among gibberellin, abscisic acid, and brassinosteroids in the control of flowering time in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 5: e14012.
- Doncheva S., Georgieva K., Vassileva V., Stoyanova Z., Popov N., Ignatov G. 2005. Effects of succinate on manganese toxicity in pea plants. *Journal of Plant Nutrition*, 28: 47–62. <https://doi.org/10.1081/PLN-200042161>
- Dong H., Guo M., Liang Y., Fan C., Ding G., Zhang W., Tang G., Yang J., Kong D., Cao Y. 2018. Preparation and characterization of indole-3-butyric acid nanospheres for improving its stability and utilization. *Materials Science and Engineering C: Materials for Biological Applications*, 89: 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.msec.2018.04.004>
- Dorcey E., Urbez C., Blázquez M.A., Carbonell J., Perez-Amador M.A. 2009. Fertilization-dependent auxin response in ovules triggers fruit development through the modulation of gibberellin metabolism in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 58(2): 318–332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03781.x>
- Drogoudi P., Pantelidis G.E. Vekiari S.A. 2021. Physiological disorders and fruit quality attributes in pomegranate: effects of meteorological parameters, canopy position and acetylsalicylic acid foliar sprays. *Frontiers in Plant Science*, 12: 645547. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.645547>
- Du H., Liu H., Xiong L. 2013. Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice. *Frontiers in Plant Science*, 4: 397. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00397>
- Du L., Jiao F., Chu J., Jin G., Chen M., Wu P. 2007. The two-component signal system in rice (*Oryza sativa* L.): a genome-wide study of cytokinin signal perception and transduction. *Genomics*, 89(6): 697–707. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2007.02.001>
- Du M., Spalding E.P., Gray W.M. 2020. Rapid auxin-mediated cell expansion. *Annual Review of Plant Biology*, 71: 379–402. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-073019-025907>
- Dugardeyn J., Vandebussche F., Van Der Straeten D. 2008. To grow or not to grow: what can we learn on ethylene-gibberellin cross-talk by *in silico* gene expression analysis? *Journal of Experimental Botany*, 59(1): 1–16. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm349>
- Dutta S., Mitra M., Puja A., Mahapatra K., De S., Sett U., Roy S. 2018. Oxidative and genotoxic damages in plants in response to heavy metal stress and maintenance of genome stability. *Plant Signaling & Behavior*, 13(8): e1460048. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1460048>
- Ebbs S.D., Bradfield S.J., Kumar P., White J.C., Musante C., Ma X. 2015. Accumulation of zinc, copper, or cerium in carrot (*Daucus carota*) exposed to metal oxide nanoparticles and metal ions. *Environmental Science: Nano*, 3: 114–126. <https://doi.org/10.1039/C5EN00161G>
- Eckardt N.A. 2003. A new classic of cytokinin research: cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants provide new insights into cytokinin biology. *Plant Cell*, 15(11): 2489–2492. <https://doi.org/10.1105/tpc.151110>
- Eckardt N.A. 2010. Redox regulation of auxin signaling and plant development. *Plant Cell*, 22: 295.
- Eisvand H.R., Tavakkol-Afshari R., Sharifzadeh F., Maddah A.H., Hesamzadeh H.S.M. 2010. Effects of hormonal priming and drought stress on activity and isozyme profiles of antioxidant enzymes in deteriorated seed of tall wheatgrass (*Agropyron elongatum* Host). *Seed Science and Technology*, 38: 280–297.
- Ellendula R., Narra M., Kota S., Kalva B., Velivela Y., Savitikadi P., Allini V.R. 2016. An efficient and high frequency regeneration protocol in two cultivars of *Capsicum annum* L. cvs. G3 and G4. *International Journal of Current Biotechnology*, 4: 1–8.
- El-Monem A.E., Sharaf A.E.-M.M., Farghal I.I., Sofy M.R. 2009. Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of Cd and Pb on broad bean and lupin plants. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 5: 6–13.
- El-Showk S., Ruonala R., Helariutta Y. (2013) Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk. *Development*, 140(7): 1373–1383. <https://doi.org/10.1242/dev.086371>

- Emamverdian A., Ding Y., Mokhberdoran F., Xie Y. 2015. Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response. *Scientific World Journal*. Article ID 756120. <https://doi.org/10.1155/2015/756120>
- Emenecker R.J., Strader L.C. 2020. Auxin-abscisic acid interactions in plant growth and development. *Biomolecules*, 10(2): 281–296. <https://doi.org/10.3390/biom10020281>
- Enders T.A., Strader L.C. 2015. Auxin activity: past, present, and future. *American Journal of Botany*, 102(2): 180–196. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400285>
- Endler P.C., Scherer-Pongratz W., Lothaller H., Stephen S. 2015. Wheat and ultra high diluted gibberellic acid – further experiments and re-analysis of data. *Homeopathy*. 104(4): 257–262. <https://doi.org/10.1016/j.homp.2015.09.007>
- Endo A., Okamoto M., Koshihara T. 2014. ABA biocynthetic and catabolic pathways. In: *Abscisic acid: metabolism, transport and signaling*. Ed. D.P. Zhang. Dordrecht: Springer, pp. 21–46. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9424-4_2
- Eriksson M.E., Israelsson M., Olsson O., Moritz T. 2000. Increased gibberellin biosynthesis in transgenic trees promotes growth, biomass production and xylem fiber length. *Nature Biotechnology*, 18(7): 784–788. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01391>
- Estrella-Gómez N., Mendoza-Cózatl D., Romero-Sánchez R., Gonzáles-Mendoza D., Zapata-Pérez O., Martínez-Hernández A., Santamaría J.M. 2009. The Pb-hyperaccumulator aquatic fern *Salvinia minima* Baker, responds to Pb²⁺ by increasing phytochelatin synthesis via changes in *SmPCS* expression and in phytochelatin synthase activity. *Aquatic Toxicology*, 91: 320–328.
- Fabian T., Lorbiecke R., Umeda M., Sauter M. 2000. The cell cycle genes *cycA1;1* and *cdc2Os-3* are coordinately regulated by gibberellin in plant. *Planta*, 211(3): 376–383. <https://doi.org/10.1007/s004250000295>
- Fahraji S.S., Kheradmand M., Fatahi E. 2014. Effect of Salicylic acid on germination, leaf area, shoot and root growth in crop plants. *International Research Journal of Applied and Basic Sciences (IRJABS)*, 8(9): 1454–1458 <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.591911>
- Faiss M., Zalubilová J., Strnad M., Schmölling T. 1997. Conditional transgenic expression of the *ipt* gene indicates a function for cytokinins in paracrine signaling in whole tobacco plants. *Plant Journal*, 12(2): 401–15. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1997.12020401.x>
- Fariduddin Q., Hayat S., Ahmad A. 2003. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity, and seed yield in *Brassica juncea*. *Photosynthetica*, 41: 281–284. <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000011962.05991.6c>
- Fariduddin Q., Yusuf M., Hayat S., Ahmad A. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in *Brassica juncea* plants exposed to different levels of copper. *Environmental and Experimental Botany*, 66: 418–424.
- Farmer E.E., Ryan C.A. 1990. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 87(19): 7713–7716. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.19.7713>
- Farooq H., Asghar H.N., Khan M.Y., Saleem Mand Zahir Z.A. 2015. Auxin-mediated growth of rice in cadmium-contaminated soil. *The Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 39: 272–276. <https://doi.org/10.3906/tar-1405-54>
- Fattorini L., Velocchia A., Della Rovere F., D'Angeli S., Falasca G., Altamura M.M. 2017. Indole-3-butyric acid promotes adventitious rooting in *Arabidopsis thaliana* thin cell layers by conversion into indole-3-acetic acid and stimulation of anthranilate synthase activity. *BMC Plant Biology*, 17(1): 121. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1071-x>
- Fedina I., Nedeva D., Genrgieva K., Velitchkova M. 2009. Methyl jasmonate counteracts UV-B stress in barley seedlings. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(3): 204–212. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00358.x>
- Fediuc E., Lips S.H., Erdei L. 2005. O-acetylserine (thiol) lyase activity in *Phragmites* and *Typha* plants under cadmium and NaCl stress conditions and the involvement of ABA in the stress response. *Journal of Plant Physiology*, 162(8): 865–872. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.11.015>

- Feigl G., Kumar D., Lehotai N., Tugyi N., Molnár A., Ordög A., Kolbert Z. 2013. Physiological and morphological responses of the root system of Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern.) and rapeseed (*Brassica napus* L.) to copper stress. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 94: 179–189. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.04.029>
- Figueiredo D.D., Batista R.A., Roszak P.J., Hennig L., Köhler C. 2016. Auxin production in the endosperm drives seed coat development in Arabidopsis. *eLife*, 5: e20542. <https://doi.org/10.7554/eLife.20542>
- Figueiredo D.D., Batista R.A., Roszak P.J., Köhler C. 2015. Auxin production couples endosperm development to fertilization. *Nature Plants*, 1: 15184. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.184>
- Figueiredo D.D., Köhler C. 2018. Auxin: a molecular trigger of seed development. *Genes & Development*, 32(7–8): 479–490. <https://doi.org/10.1101/gad.312546>
- Finkelstein R. 2013. Abscisic acid synthesis and response. *Arabidopsis Book*, 11: e0166. <https://doi.org/10.1199/tab.0166>
- Finkelstein R., Reeves W., Ariizumi T., Steber C. 2008. Molecular aspects of seed dormancy. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 387–415. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092740>
- Finkelstein R.R., Gampala S.S., Rock C.D. 2002. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 14: 15–45. <https://doi.org/10.1105/tpc.010441>
- Finkelstein R.R., Lynch T.J. 2000. The Arabidopsis abscisic acid response gene *ABI5* encodes a basic leucine zipper transcription factor. *Plant Cell*, 12(4): 599–609. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.4.599>
- Forestan C., Meda S., Varotto S. 2010. ZmPIN1-mediated auxin transport is related to cellular differentiation during maize embryogenesis and endosperm development. *Plant Physiology*, 152: 1373–1390. <https://doi.org/10.1104/pp.109.150193>
- Frebort I., Kowalska M., Hluska T., Frebortova J., Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *Journal of Experimental Botany*, 62(8): 2431–2452. <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
- Frey A., Godin B., Bonnet M., Sotta B., Marion-Poll A. 2004. Maternal synthesis of abscisic acid controls seed development and yield in *Nicotiana plumbaginifolia*. *Planta*, 218(6): 958–964. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1180-7>
- Frigerio M., Alabadí D., Pérez-Gómez J., García-Cárcel L., Phillips A.L., Hedden P., Blázquez M.A. 2006. Transcriptional regulation of gibberellin metabolism genes by auxin signaling in Arabidopsis. *Plant Physiology*, 142: 553–563. <https://doi.org/10.1104/pp.106.084871>
- Friml J., Benková E., Blilou I., Wisniewska J., Hamann T., Ljung K., Woody S., Sandberg G., Scheres B., Jürgens G., Palme K. 2002a. AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in Arabidopsis. *Cell*, 108: 661–673. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(02\)00656-6](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(02)00656-6)
- Friml J., Palme K. 2002. Polar auxin transport – old questions and new concepts? *Plant Molecular Biology*, 49: 273–284. <https://doi.org/10.1023/A:1015248926412>
- Friml J., Wiśniewska J., Benková E., Mendgen K., Palme K. 2002b. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis. *Nature*, 415: 806–809. <https://doi.org/10.1038/415806a>
- Frugier F., Kosuta S., Murray J.D., Crespi M., Szczyglowski K. 2008. Cytokinin: secret agent of symbiosis. *Trends in Plant Science*, 13(3): 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.01.003>
- Fu X., Harberd N.P. 2003. Auxin promotes Arabidopsis root growth by modulating gibberellin response. *Nature*, 421: 740–743. <https://doi.org/10.1038/nature01387>
- Fujioka S., Noguchi T., Yokota T., Takatsuto S., Yoshida S. 1998. Brassinosteroids in *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 48: 595–599. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(98\)00065-x](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(98)00065-x)
- Fujioka S., Yokota T. 2003. Biosynthesis and metabolism of brassinosteroids. *Annual Review of Plant Biology*, 54: 137–164. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.134921>
- Fußeder A., Ziegler P., Peters W., Beck E. 1989. Turnover of O-glucosides of dihydrozeatin and dihydrozeatin-9-riboside during the cell growth cycle of photoautotrophic cell suspension cultures of *Chenopodium rubrum*. *Botanica Acta*, 102(4): 335–340. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1989.tb00114.x>

- Gadallah M. 1999. Effects of kinetin on growth, grain yield and some mineral elements in wheat plants growing under excess salinity and oxygen deficiency. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27: 63–74.
- Gallavotti A. 2013. The role of auxin in shaping shoot architecture. *Journal of Experimental Botany*, 64(9): 2593–608. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert141>
- Gallei M., Luschnig C., Friml J. 2020. Auxin signalling in growth: Schrödinger’s cat out of the bag. *Current Opinion in Plant Biology*, 53: 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.10.003>
- Galvez-Valdivieso G., Fryer M.J., Lawson T., Slattery K., Truman W., Asami T., Davies W.J., Jones A.M., Baker N.R., Mullineaux P.M. 2009. The high light response in Arabidopsis involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells. *Plant Cell*, 21(7): 2143–2162. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.061507>
- Gangwar S., Singh V.P., Prasad M.S., Maurya J.N. 2010. Modulation of manganese toxicity in *Pisum sativum* L. seedlings by kinetin. *Scientia Horticulturae*, 126(4): 467–474. <http://doi.org/10.1016%2Fj.scienta.2010.08.013>
- Gangwar S., Singh V.P., Srivastava P.K., Maurya J.N. 2011. Modification of chromium (VI) phytotoxicity by exogenous gibberellic acid application in *Pisum sativum* (L.) seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33: 1385–1397. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0672-x>
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali M.N., Sahu N.C. 2015. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. *Current Protein & Peptide Science*, 16(5): 406–412. <https://doi.org/10.2174/1389203716666150330125439>
- Gao S., Gao J., Zhu X., Song Y., Li Z., Ren G., Zhou X., Kuai B. 2016. ABF2, ABF3, and ABF4 promote ABA-mediated chlorophyll degradation and leaf senescence by transcriptional activation of chlorophyll catabolic genes and senescence-associated genes in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 9: 1272–1285. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.06.006>
- Gao X., Zhang Yi., He Z., Fu X. 2017. *Gibberellins. Hormone metabolism and signaling in plants*. Ed. J. Li. Elsevier Ltd., Pp. 107–160. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811562-6.00004-9>
- Gaskin P., Kirkwood P.S., Lenton J.S., Macmillan J., Radley M.E. 1980. Identification of gibberellins in developing wheat grain. *Agricultural and Biological Chemistry*, 44(7): 1589–1593. <https://doi.org/10.1080/00021369.1980.10864158>
- Gautam S., Anjani K., Srivastava N. 2016. *In vitro* evaluation of excess copper affecting seedlings and their biochemical characteristics in *Carthamus tinctorius* L. (variety PBNS-12). *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 22: 121–129. <https://doi.org/10.1007/s12298-016-0339-1>
- Gemrotová M., Kulkarni M.G., Stirk W.A., Strnad M., Van Staden M., Spichal J.L. 2013. Seedlings of medicinal plants treated with either a cytokinin antagonist (PI-55) or an inhibitor of cytokinin degradation (INCYDE) are protected against the negative effects of cadmium. *Plant Growth Regulation*, 71: 137–145. <http://dx.doi.org/10.1007%2Fs10725-013-9813-8>
- Ghavri S.V., Singh R.P. 2012. Growth, biomass production and remediation of copper contamination by *Jatropha curcas* plant in industrial wasteland soil. *Journal of Environmental Biology*, 33: 207–214.
- Ghazijahani N., Hadavi E., Jeong B.R. 2014. Foliar sprays of citric acid and salicylic acid alter the pattern of root acquisition of some minerals in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 5: 573–579. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00573>
- Gill P.K., Sharma A.D., Singh P., Bhullar S.S. 2003. Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds under various abiotic stresses. *Plant Growth Regulation*, 40: 157–162.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 5: 26–33. <https://doi.org/10.4161/psb.5.1.10291>
- Gillissen B., Bürkle L., André B., Kühn C., Rentsch D., Brandl B., Frommer W.B. 2000. A new family of high-affinity transporters for adenine, cytosine, and purine derivatives in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12(2): 291–300. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.2.291>

- Gomes G.L.B., Scortecci K.C. 2021. Auxin and its role in plant development: structure, signalling, regulation and response mechanisms. *Plant Biology* (Stuttg.), 23(6): 894–904. <https://doi.org/10.1111/plb.13303>
- Gómez-Cadenas A., Zentalla R., Walker-Simmons M., Ho T.H.D. 2001. Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells: site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. *Plant Cell*, 13: 667–679.
- Gonzalez-Guzman M., Apostolova N., Belles J.M., Barrero J.M., Piqueras P., Ponce M.R., Micol J.L., Serrano R., Rodriguez P.L. 2002. The short-chain alcohol dehydrogenase ABA2 catalyzes the conversion of xanthoxin to abscisic aldehyde. *Plant Cell*, 14: 1833–1846. <https://doi.org/10.1105/tpc.002477>
- Goto N., Pharis R.P. 1999. Role of gibberellins in the development of floral organs of the gibberellin-deficient mutant, *gal-1*, of *Arabidopsis thaliana*. *Canadian Journal of Botany*, 77(2): 944–954. <https://doi.org/10.1139/b99-090>
- Gould K.S., Mckelvie J., Markham K.R. (2002) Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury. *Plant, Cell & Environment*, 25(10): 1261–1269. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00905.x>
- Graeber K., Linkies A., Muller K., Wunchova A., Rott A., Leubner-Metzger G. 2010. Cross-species approaches to seed dormancy and germination: conservation and biodiversity of ABA-regulated mechanisms and the Brassicaceae *DOG1* genes. *Plant Molecular Biology*, 73: 67–87. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9583-x>
- Grant M.R., Jones J.D.G. 2009. Hormone (dis)harmony moulds plant health and disease. *Science*, 324(5928): 750–752. <https://doi.org/10.1126/science.1173771>
- Gratao P.L., Polle A., Lea P.J., Azevedo R.A. 2005. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. *Functional Plant Biology*, 32: 481–494. <https://doi.org/10.1071/FP05016>
- Greenboim-Wainberg Y., Maymon I., Borochoy R., Alvarez J., Olszewski N., Ori N., Eshed Y., Weiss D. 2005. Cross talk between gibberellin and cytokinin: The *Arabidopsis* GA response inhibitor SPINDLY plays a positive role in cytokinin signaling. *Plant Cell*, 17: 92–102. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.028472>
- Grobelindemann E., Lewis M.J., Hedden P., Graebe, J.E. 1992. Gibberellin biosynthesis from gibberellin A₁₂-aldehyde in a cell-free system from germinating barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Himalaya) embryos. *Planta*, 188: 252–257.
- Guan C., Ji J., Wu D., Li X., Jin C., Guan W., Wang G. 2015. The glutathione synthesis may be regulated by cadmium induced endogenous ethylene in *Lycium chinense*, and overexpression of an ethylene responsive transcription factor gene enhances tolerance to cadmium stress in tobacco. *Molecular Breeding*, 35: 307.
- Gubler F., Kalla R., Roberts J.K., Jacobsen J.V. 1995. Gibberellin-regulated expression of a *myb* gene in barley aleurone cells: evidence for Myb transactivation of a high-pI alpha-amylase gene promoter. *Plant Cell*, 7(11): 1879–1891. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.11.1879>
- Guo B., Liang Y., Zhu Y. 2009. Does salicylic acid regulate antioxidant defense system, cell death, cadmium uptake and partitioning to acquire cadmium tolerance in rice? *Journal of Plant Physiology*, 166: 20–31. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.01.002>
- Gupta D.K., Inouhe M., Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Sandalio L.M. 2013. Oxidative stress and arsenic toxicity: Role of NADPH oxidase. *Chemosphere*, 90(6): 1987–1996. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2012.10.066>
- Gupta N.K., Gupta S. 2005. Growth regulators. In: *Plant physiology*. Eds N.K. Gupta, S. Gupta. Oxford and IBH Publishing, New Delhi, pp. 286–349.
- Gupta N.K., Gupta S., Shukla D.S., Deshmukh P.S. 2003. Differential responses of BA injection on yield and specific grain growth in contrasting genotypes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Growth Regulation*, 40: 201–205. <https://doi.org/10.1023/A:1025023822806>
- Gupta R., Chakrabarty S.K. 2013. Gibberellic acid in plant: Still a mystery unresolved. *Plant Signaling and Behavior*, 8(9): e25504. <https://doi.org/10.4161/psb.25504>

- Gutiérrez-Coronado M.A., Trejo-López C., Larqué-Saavedra A. 1998. Effect of salicylic acid on the growth of roots and shoots in soybean. *Plant Physiology and Biochemistry*, 36(8): 563–565. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(98\)80003-X](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(98)80003-X)
- Hac-Wydro K., Sroka A., Jabło K. 2016. The impact of auxins used in assisted phytoextraction of metals from the contaminated environment on the alterations caused by lead (II) ions in the organization of model lipid membranes. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 143: 124–130. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2016.03.018>
- Hafeez B., Khanif Y.M., Saleem M. 2013. Role of zinc in plant nutrition. *American Journal of Experimental Agriculture*, 3(2): 374–391.
- Hammad Y., Nalin R., Marechal J., Fiasson K., Pepin R., Berry A.M., Normand P., Domenach A-M. 2003. A possible role for phenyl acetic acid (PAA) on *Alnus glutinosa* nodulation by *Frankia*. In: *Frankia Symbiosis. Developments in Plant and Soil Sciences. V. 100*. Eds P. Normand, J.O. Dawson, K. Pawlowski. Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1601-7_21
- Han C., Yang P. 2015. Studies on the molecular mechanisms of seed germination. *Proteomics*. 15: 1671–1679. <https://doi.org/10.1002/pmic.201400375>
- Han G.Z. 2017. Evolution of jasmonate biosynthesis and signalling mechanisms. *Journal of Experimental Botany*, 68(6): 1323–1331. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw470>
- Han Y., Mhamdi A., Chaouch S., Noctor G. 2013. Regulation of basal and oxidative stress triggered jasmonic acid-related gene expression by glutathione. *Plant & Cell Environment*, 36: 1135–1146. <https://doi.org/10.1111/pce.12048>
- Hanaa H., Safaa A. 2019. Foliar application of IAA at different growth stages and their influence on growth and productivity of bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Physics: Conference Series*, 1294: 1–8. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1294/9/092029>
- Hanaka A., Wojcik M., Dreslar S., Mroczek-Zdyrska M., Maksymiec W. 2016. Does methyl jasmonate modify the oxidative stress response in *Phaseolus coccineus* treated with copper? *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 124: 480–488. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.11.024>
- Hao Q., Wang W., Han X., Wu J., Lyu B., Chen F., Caplan A., Li C., Wu J., Wang W., Xu Q., Fu D. 2018. Isochorismate-based salicylic acid biosynthesis confers basal resistance to *Fusarium graminearum* in barley. *Molecular Plant Pathology*, 19(8): 1995–2010. <https://doi.org/10.1111/mpp.12675>
- Harberd N.P., Belfield E., Yasumura Y. 2009. The angiosperm gibberellin-GID1-DELLA growth regulatory mechanism: how an ‘inhibitor of an inhibitor’ enables flexible response to fluctuating environments. *Plant Cell*, 21: 1328–1339. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.066969>
- Hardtke C.S. 2007. Transcriptional auxin-brassinosteroid crosstalk: who's talking? *Bioassays*, 29(11): 1115–1123. <https://doi.org/10.1002/bies.20653>
- Hardtke C.S., Dorcey E., Osmont K.S., Sibout R. 2007. Phytohormone collaboration: zooming in on auxin-brassinosteroid interactions. *Trends in Cell Biology*, 17(10): 485–492. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2007.08.003>
- Harris M.J. 2015. Abscisic Acid: Hidden Architect of Root System Structure. *Plants*, 4(3): 548–572. <https://doi.org/10.3390/plants4030548>
- Harris M.J., Dugger W.M. 1986. The occurrence of abscisic acid and abscisyl-beta-d-glucopyranoside in developing and mature citrus fruit as determined by enzyme immunoassay. *Plant Physiology*, 82(2): 339–345. <https://doi.org/10.1104/pp.82.2.339>
- Hartwig T., Corvalan C., Best N.B., Budka J.S., Zhu J.-Y., Choe S., Schulz B. 2012. Propiconazole Is a Specific and Accessible Brassinosteroid (BR) Biosynthesis Inhibitor for Arabidopsis and Maize. *PLoS One*, 7: e36625. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036625>
- Hasan S.A., Hayat S., Ahmad A. 2011. Brassinosteroids protect photosynthetic machinery against the cadmium induced oxidative stress in two tomato cultivars. *Chemosphere*, 84(10): 1446–1451. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2011.04.047>

- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51: 463–499. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.463>
- Hashem H.A. 2014. Cadmium toxicity induces lipid peroxidation and alters cytokinin content and antioxidant enzyme activities in soybean. *Botany*, 92: 1–7. <https://doi.org/10.1139/cjb-2013-0164>
- Hayat Q., Hayat S., Irfan M., Ahmad A. 2010. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: a review. *Environmental and Experimental Botany*, 68(1): 14–25. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.08.005>
- Hayat S. 2012. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 19: 325–335. <https://doi.org/doi:10.1016/j.sjbs.2012.03.005>
- Hayat S., Ali B., Hasan S.A., Ahmad A. 2007. Brassinosteroid enhanced the level of antioxidants under cadmium stress in *Brassica juncea*. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 33–41. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2006.06.002>
- Hayat S., Fariduddin Q., Ali B., Ahmad A. 2005. Effect of salicylic acid on growth and enzyme activities of wheat seedlings. *Acta Agronomica Hungarica*, 53: 433–437. <https://doi.org/10.1556/AAgr.53.2005.4.9>
- Hayward A.R., Coates K.E., Galer A.L., Hutchinson T.C., Emery R.J.N. 2013. Chelator profiling in *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. reveals a Ni reaction, which is distinct from the ABA and cytokinin associated response to Cd. *Plant Physiology and Biochemistry*, 64: 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.12.018>
- He J.X., Gendron J.M., Sun Y., Gampala S.S., Gendron N., Sun C.Q., Wang Z.-Y. 2005. BZR1 is a transcriptional repressor with dual roles in brassinosteroid homeostasis and growth responses. *Science*, 307: 1634–1638. <https://doi.org/10.1126/science.1107580>
- He J.X., Li Q.F. 2013. Mechanism of signalling crosstalk between brassinosteroids and gibberelins. *Plant Signaling & Behavior*, 8(7): 7e2486. <https://doi.org/10.4161/psb.24686>
- Heckmann A.B., Sandal N., Bek A.S., Madsen L.H., Jurkiewicz A., Nielsen M.W., Tirichine L., Stougaard J. 2011. Cytokinin induction of root nodule primordia in *Lotus japonicus* is regulated by a mechanism operating in the root cortex. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24(11): 1385–1395. <https://doi.org/10.1094/MPMI-05-11-0142>
- Hedden P. 2020. The Current Status of Research on Gibberellin Biosynthesis. *Plant & Cell Physiology*, 61(11): 1832–1849. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa092>
- Hewage K.A.H., Yang J-F., Wang D., Hao G-F., Yang G-F., Zhu J-K. 2020. Chemical manipulation of abscisic acid signaling: A new approach to abiotic and biotic stress management in agriculture. *Advanced Science*, 7(18): article 2001265. <https://doi.org/10.1002/advs.202001265>
- Hiderhofer K., Zentgraf U. 2001. Identification of a transcription factor specifically expressed at the onset of leaf senescence. *Planta*, 213: 469–473.
- Hildmann T., Ebnet M., Pena-Cortes H., Sánchez-Serrano J.J., Willmitzer L., Prat S. 1992. General roles of abscisic and jasmonic acid in gene activation as a result of mechanical wounding. *Plant Cell*, 4(9): 1157–1164. <https://doi.org/10.1105/tpc.4.9.1157>
- Hirai N., Yoshida R., Todoroki Y., Ohigashi H. 2000. Biosynthesis of abscisic acid by the non-mevalonate pathway in plants, and by the mevalonate pathway in fungi. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 64(7): 1448–1458. <https://doi.org/10.1271/bbb.64.1448>
- Hirano K., Kouketu E., Katoh H., Aya K., Ueguchi-Tanaka M., Matsuoka M. 2012. The suppressive function of the rice DELLA protein SLR1 is dependent on its transcriptional activation activity. *Plant Journal*, 71(3): 443–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05000.x>
- Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. 2008. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation. *Journal of Experimental Botany*, 59(1): 75–83. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm157>
- Hirsch S., Oldroyd G.E.D. 2014. GRAS-domain transcription factors that regulate plant development. *Plant Signaling & Behavior*, 4(8): 698–700. <https://doi.org/10.4161/psb.4.8.9176>

- Hollenbach B., Schreiber L., Hartung Wand Dietz K.J. 1997. Cadmium leads to stimulated expression of the lipid transfer protein genes in barley: Implications for the involvement of lipid transfer proteins in wax assembly. *Planta*, 203: 9–19.
- Hong Z., Ueguchi-Tanaka M., Shimizu-Sato S., Inukai Y., Fujioka S., Shimada Y., Takatsuto S., Agetsuma M., Yoshida S., Watanabe Y. 2002. Loss-of-function of a rice brassinosteroid biosynthetic enzyme, C-6 oxidase, prevents the organized arrangement and polar elongation of cells in the leaves and stem. *Plant Journal*, 32: 495–508.
- Hönig M., Plíhalová L., Husíčková A., Nisler J., Doležal K. 2018. Role of cytokinins in senescence, antioxidant defence and photosynthesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(12): 4045. <https://doi.org/10.3390%2Fijms19124045>
- Hosseini S.M., Poustini K., Ahmadi A. 2008. Effects of foliar application of BAP on source and sink strength in four six-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Journal of Plant Growth Regulation*, 54: 231–239.
- Hsu Y.T., Kao C.H. 2003. Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant, Cell & Environment*, 25: 867–874. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01018.x>
- Hu J., Mitchum M.G., Barnaby N., Ayele B.T., Ogawa M., Nam E. 2008. Potential sites of bioactive gibberellin production during reproductive growth in Arabidopsis. *Plant Cell*, 20(2): 320–336. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.057752>
- Hu Y., Jiang L., Wang F., Yu D. 2013. Jasmonate Regulates the INDUCER OF CBF EXPRESSION–C-REPEAT BINDING FACTOR/DRE BINDING FACTOR1 cascade and freezing tolerance in Arabidopsis. *Plant Cell*, 25(8): 2907–2924. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.112631>
- Hu Y., Jiang Y., Han X., Wang H., Pan J., Yu D. 2017. Jasmonate regulates leaf senescence and tolerance to cold stress: crosstalk with other phytohormones. *Journal of Experimental Botany*, 68(6): 1361–1369. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx004>
- Hu Y.F., Zhou G.Y., Na X.F., Yang L.J., Nan W.B., Liu X., Bi Y.R. 2013. Cadmium interferes with maintenance of auxin homeostasis in Arabidopsis seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 170: 965–975. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.02.008>
- Huang H., Liu B., Liu L., Song S. 2017. Jasmonate action in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, 68(6): 1349–1359. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw495>
- Huang T.L., Nguyen Q.T., Fu S.F., Lin C.Y., Chen Y.C., Huang, H.J. 2012. Transcriptomic changes and signalling pathway induced by arsenic stress in rice roots. *Plant Molecular Biology*, 80: 587–608. <https://doi.org/10.1007/s11103-012-9969-z>
- Huda A.K.M.N., Swaraz A.M., Reza M.A., Haque M.A., Kabir A.H. 2016. Remediation of chromium toxicity through exogenous salicylic acid in rice (*Oryza sativa* L.). *Water, Air, & Soil Pollution*, 227(8): 278. <https://doi.org/10.1007/s11270-016-2985-x>
- Hudson D., Guevara D.R., Hand A.J., Xu Z., Hao L., Chen X., Zhu T., Bi Y.M., Rothstein S.J. 2013. Rice cytokinin GATA transcription Factor1 regulates chloroplast development and plant architecture. *Plant Physiology*, 162(1): 132–144. <https://doi.org/10.1104/pp.113.217265>
- Hwang I., Sakakibara H. 2006. Cytokinin biosynthesis and perception. *Physiologia Plantarum*, 126(4): 528–538. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00665.x>
- Hwang J.U., Song W.-Y., Hong D., Ko D., Yamaoka Y., Jang, S., Yim S., Lee E., Khare D., Kim K., Palmgren M., Yoon H.S., Martinoia E., Lee Y. 2016. Plant ABC transporters enable many unique aspects of a terrestrial plant's lifestyle. *Molecular Plant*, 9(3): 338–355. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.02.003>
- Hwang J.U., Yim S., Do T.H.T., Kang J., Lee Y. 2018. Arabidopsis thaliana Raf22 protein kinase maintains growth capacity during postgerminative growth arrest under stress. *Plant, Cell & Environment*, 41(7): 1565–1578. <https://doi.org/10.1111/pce.13199>
- Ibanes M., Fabregas N., Chory J., Cano-Delgado A.I. 2009. Brassinosteroid signaling and auxin transport are required to establish the periodic pattern of Arabidopsis shoot vascular bundles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 106: 13630–13635. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906416106>

- Iglesias M.J., Terrile M.C., Bartoli C.G., D'Ippolito S., Casalongue C.A. 2010. Auxin signalling participates in the adaptive response against oxidative stress and salinity by interacting with redox metabolism in Arabidopsis. *Plant Molecular Biology*, 74(3): 215–222. <https://doi.org/10.1007/s11103-010-9667-7>
- Inoue T., Higuchi M., Hashimoto Y., Seki M., Kobayashi M., Kato T., Tabata S., Shinozaki K., Kakimoto T. 2001. Identification of CRE1 as a cytokinin receptor from Arabidopsis. *Nature*. 409(6823): 1060–1063. <https://doi.org/10.1038/35059117>
- Inouhe M. (2005) Phytochelatin. *Braz J Plant Physiol.* 17: 65-78. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202005000100006>
- Iqbal N., Khan N.A., Ferrante A., Trivellini A., Francini A., Khan M.I.R. 2017. Ethylene role in plant growth, development and senescence: interaction with other phytohormones. *Frontiers in Plant Science*, 8: 475. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00475>
- Iqbal N., Masood A., Khan M.I.R., Asgher M., Fatma M., Khan N.A. 2013. Crosstalk between sulfur assimilation and ethylene signaling in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 8(1): e22478. <https://doi.org/10.4161/psb.22478>
- Irmisch S., Zeltner P., Handrick V., Gershenzon J., Köllner T.G. 2015. The maize cytochrome P450 CYP79A61 produces phenylacetaldoxime and indole-3-acetaldoxime in heterologous systems and might contribute to plant defense and auxin formation. *BMC Plant Biology*, 15: 128. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0526-1>
- Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Ivanova A.I., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. 2016. Effects of zinc on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings grown in hydroculture. *Plant Physiology and Biochemistry*, 102: 1–9.
- Izquierdo-Bueno I., Gonzalez-Rodriguez V.E., Simon A., Dalmais B., Pradier J.M., Le Pecheur P., Mercier A., Walker A.S., Garrido C., Collado I.G., Viaud M. 2018. Biosynthesis of abscisic acid in fungi: Identification of a sesquiterpene cyclase as the key enzyme in *Botrytis cinerea*. *Environmental Microbiology*, 20(7): 2469–2482. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14258>
- Jackson R.G., Lim E.-K., Li Y., Kowalczyk M., Sandberg G., Hoggett J., Ashford D.A., Bowles D.J. 2001. Identification and biochemical characterization of an Arabidopsis indole-3-acetic acid glucosyltransferase. *Journal of Biological Chemistry*, 276(6): 4350–4356. <https://doi.org/10.1074/jbc.M006185200>
- Jaillais Y., Chory J. 2010. Unraveling the paradoxes of plant hormone signaling integration. *Nature Structural & Molecular Biology*, 17: 642–645. <https://doi.org/10.1038/nsmb0610-642>
- Jain M., Kaur N., Tyagi A.K., Khurana J.P. 2006. The auxin-responsive *GH3* gene family in rice (*Oryza sativa*). *Functional and Integrative Genomics*, 6: 36–46. <https://doi.org/10.1007/s10142-005-0142-5>
- Jakubowska A., Kowalczyk S. 2004. The auxin conjugate 1-O-indole-3-acetyl-beta-D-glucose is synthesized in immature legume seeds by IAGlc synthase and may be used for modification of some high molecular weight compounds. *Journal of Experimental Botany*, 55(398): 791–801. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh086>
- Janda K., Hideg E., Szalai G., Kovács L., Janda T. 2012. Salicylic acid may indirectly influence the photosynthetic electron transport. *Journal of Plant Physiology*, 169(10): 971–978. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.02.020>
- Janda T., Gondor O.K., Yordanova R., Szalai G., Pál M. 2014. Salicylic acid and photosynthesis: signalling and effects. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36: 2537–2546. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1620-y>
- Jang G., Yoon Y., Choi Y.D. 2020. Crosstalk with Jasmonic Acid Integrates Multiple Responses in Plant Development. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(1): 305. <https://doi.org/10.3390/ijms21010305>
- Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L., Rieu I., Phillips A., Hedden P., Tsiantis M. 2005. KNOX action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities. *Current Biology*, 15(17): 1560–1565. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.07.023>

- Javid M.G., Sorooshzadeh A., Sanavy S.A.M.M., Allahdadi I., Moradi F. 2011. Effects of the exogenous application of auxin and cytokinin on carbohydrate accumulation in grains of rice under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 65: 305–313. <https://doi.org/doi: 10.1007/s10725-011-9602-1>
- Jayakannan M., Bose J., Babourina O., Rengel Z., Shabala S. 2015. Salicylic acid in plant salinity stress signalling and tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, 75: 25–40. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0028-z>
- Jentschel K., Thiel D., Rehn F., Ludwig-Müller J. 2007. Arbuscular mycorrhiza enhances auxin levels and alters auxin biosynthesis in *Tropaeolum majus* during early stages of colonization. *Physiologia Plantarum*, 129: 320–333. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00812.x>
- Jiang W., Yin J., Zhang H., He Y., Shuai S., Chen S., Cao S., Li W., Ma D., Chen H. 2020. Genome-wide identification, characterization analysis and expression profiling of auxin-responsive *GH3* family genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Molecular Biology Reports*, 47(5): 3885–3907. <https://doi.org/10.1007/s11033-020-05477-5>
- Jiao Y., Sun L., Song Y., Wang L., Liu L., Zhang L., Liu B., Li N., Miao C., Hao F. 2013. AtrbohD and AtrbohF positively regulates primary root growth by affecting Ca²⁺ signalling and auxin response of roots in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 64(14): 4183–4192. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert228>
- Jisha K.C., Vijayakumari K., Puthur J.T. 2013. Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35: 1381–1396.
- Jong M.D., Mariani C., Vriezen W.H. 2009. The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set. *Journal of Experimental Botany*, 60(5): 1523–1532. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp094>
- Joseph B., Jini D., Sujatha S. 2010. Insight into the Role of Exogenous Salicylic Acid on Plants Grown under Salt Environment. *Asian Journal of Crop Science*, 2(4): 226–235. <https://doi.org/10.3923/ajcs.2010.226.235>
- Jozefczak M., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. 2012. Glutathione is a key player in metal-induced oxidative stress defences. *International Journal of Molecular Sciences*, 13(3): 3145–3175. <https://doi.org/10.3390/ijms13033145>
- Kabata-Pendias A. 1995. Agricultural Problems Related to Excessive Trace Metal Contents of Soils. In: *Heavy metals. environmental science*. Eds U. Förstner, W. Salomons, P. Mader. Heidelberg: Springer, Berlin, pp. 3–18.
- Kachenko A.G., Singh B., Bhatia N.P. 2007. Heavy metal tolerance in common fern species. *Australian Journal of Botany*, 55(1): 63–73.
- Kamada-Nobusada T., Sakakibara H. 2009. Molecular basis for cytokinin biosynthesis. *Phytochemistry*, 70(4): 444–449. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.02.007>
- Kaneko M., Itoh H., Inukai Y., Sakamoto T., Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Matsuoka M. 2003. Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? *Plant Journal*, 35(1): 104–115 <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01780.x>
- Kang D., Seo Y., Lee J.D., Ishii R., Kim K.U., Shin D.H., Lee I. 2005. Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191(4): 273–282. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2005.00153.x>
- Kang G.Z., Li G., Guo T. 2014. Molecular mechanism of salicylic acid induced abiotic stress tolerance in higher plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36: 2287–2297. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1603-z>
- Kang H.G., Singh K.B. 2000. Characterization of salicylic acid-responsive Arabidopsis Dof domain proteins: overexpression of OBP3 leads to growth defects, *Plant Journal*, 21: 329–339. doi: [10.1046/j.1365-313x.2000.00678.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00678.x)
- Kang Y.Y., Guo S.R. 2011. Role of brassinosteroids on horticultural crops. In: *Brassinosteroids: A class of plant hormone*. Dordrecht: Springer, pp. 269–288.
- Kanwar M.K., Bhardwaj R., Chowdhary S.P., Arora P., Sharma Priyanka, Kumar S. 2013. Isolation and characterization of 24-Epibrassinolide from *Brassica juncea* L. and its effects on growth, Ni

- ion uptake, antioxidant defence of Brassica plants and *in vitro* cytotoxicity. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(4): 1351–1362. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1175-8>
- Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Kapoor N., Bhardwaj R., Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Kapoor N. 2014. 24-Epibrassinolide mediated changes in photosynthetic pigments and antioxidative defence system of radish seedlings under cadmium and mercury stress. *Physiology and Biochemistry*, 10(3): 110–121.
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Lugovaya A.A., Oboznyi A.I. 2014. Effect of jasmonic acid on the pro-/antioxidant system of wheat coleoptiles as related to hyperthermia tolerance. *Russian Journal of Plant Physiology*, 61: 339–346. <https://doi.org/10.1134/S102144371402006X>
- Karssen C.M., Brinkhorst van der Swan D.L., Breeklund A.E., Koornneef M/ 1983. Induction of dormancy during seed development by endogenous abscisic acid: Studies on abscisic acid deficient genotypes of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh *Planta*, 157(2): 158–165. <https://doi.org/10.1007/BF00393650>
- Karuppanapandian T., Geilfus C.M., Mühlhling K.H., Novák O., Gloser V. 2017. Early changes of the pH of the apoplast are different in leaves, stem and roots of *Vicia faba* L. under declining water availability. *Plant Science*, 255: 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.11.010>
- Kasahara H., Takei K., Ueda N., Hishiyama S., Yamaya T., Kamiya Y., Yamaguchi S., Sakakibara H. (2004) Distinct isoprenoid origins of *cis*- and *trans*-zeatin biosyntheses in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*. 279(14): 14049–14054. <https://doi.org/10.1074/jbc.M314195200>
- Kaya G., Demir I., Tekin A., Yasar F., Demir K. 2010. The effect of priming application on germination, fatty acids, sugar content and enzyme activity at the temperature of stress of pepper seeds. *Journal of Agricultural Science*, 16(1): 9–16.
- Kaznina N.M., Laidinen G.F., Titov A.F., Talanov A.V. 2005. Effect of lead on the photosynthetic apparatus of annual grasses. *Biology Bulletin*, 32 (2): 147–150.
- Kaznina N.M., Titov A.F. 2017. Effect of zinc deficiency and excess on the growth and photosynthesis of winter wheat. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 13: 88–94.
- Kebrom T.H. 2017. A growing stem inhibits bud outgrowth – the overlooked theory of apical dominance. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1874. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01874>
- Kelepertzis E. 2014. Accumulation of heavy metals in agricultural soils of mediterranean: insights from argolida basin, Peloponnese, Greece. *Geoderma*, 221: 82–90. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.01.007>
- Kellós T., Tímár I., Szilágyi V., Szalai G., Galiba G., Kocsy G. 2008. Stress hormones and abiotic stresses have different effects on antioxidants in maize lines with different sensitivity. *Plant Biology* (Stuttg), 10(5): 563–572. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00071.x>
- Kęsy J., Maciejewska B., Sowa M., Szumilak M., Kawałowski K., Borzuchowska M., Kopcewicz J. 2008. Ethylene and IAA interactions in the inhibition of photoperiodic flower induction of *Pharbitis nil*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 55(1): 43–50. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9256-9-9>
- Keunen E., Schellingen K., Vangronsveld J., Cuypers A. 2016. Ethylene and metal stress: Small molecules, big molecules. *Front Plant Science*, 7: 23. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00023>
- Khademi S., Khavari-Nejad R.A., Saadatmand S., Najafi F. 2014. The effects of exogenous salicylic acid in the antioxidant defense system in canola plants (*Brassica napus* L.) exposed to copper. *International Journal of Biological Sciences*, 5: 64–73.
- Khan A.L., Lee I.J. 2013. Endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 secretes gibberellin that reprograms *Glycine max* L. growth during copper stress. *BMC Plant Biology*, 13: 86. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-86>
- Khan A.L., Waqas M., Hussain J., Al-Harrasi A., Hamayun M., Lee I.J. 2015a. Phytohormones enabled endophytic fungal symbiosis improves aluminum phytoextraction in tolerant *Solanum lycopersicum*: An example of *Penicillium janthinellum* LK₅ and comparison with exogenous GA₃. *Journal of Hazardous Materials*, 295: 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.04.008>

- Khan H.A., Ayub C.M., Pervez M.A., Bilal R.M., Shahid M.A., Ziaf K. 2009. Effect of seed priming with NaCl on salinity tolerance of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) at seedling stage. *Soil & Environment*, 28(1): 81–87.
- Khan M.I., Iqbal N., Masood A., Per T.S., Khan N.A. 2013. Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signaling & Behavior*, 8(11): e26374. <https://doi.org/10.4161%2Fpsb.26374>
- Khan M.I.R., Khan N.A. 2014. Ethylene reverses photosynthetic inhibition by nickel and zinc in mustard through changes in PS II activity, photosynthetic nitrogen use efficiency, and antioxidant metabolism. *Protoplasma*, 251(5): 1007–1019. <https://doi.org/10.1007/s00709-014-0610-7>
- Khan M.I.R., Nazir F., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. 2015b. Selenium and sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat. *Journal of Plant Physiology*, 173: 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.09.011>
- Khan N.A., Nazar R., Iqbal N., Anjum N.A. 2012. *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Berlin: Springer Verlag, 308 p.
- Khodakovskaya M., Zhao D., Smith W., Li Y., McAvoy R. 2006. Expression of *ipt* gene controlled by an ethylene and auxin responsive fragment of the LEACO1 promoter increases flower number in transgenic *Nicotiana tabacum*. *Plant Cell Reports*, 25: 1181–1192. <https://doi.org/10.1007/s00299-006-0181-y>
- Kiba T., Kudo T., Kojima M., Sakakibara H. 2011. Hormonal control of nitrogen acquisition: roles of auxin, abscisic acid, and cytokinin. *Journal of Experimental Botany*, 62(4): 1399–1409. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq410>
- Kieber J.J., Schaller G.E. 2014. Cytokinins. *The Arabidopsis Book*. 11: e0168. <https://doi.org/10.1199/tab.0168>
- Kim J.H., Chung K.M., Woo H.R. 2011. Three positive regulators of leaf senescence in *Arabidopsis*, ORE1, ORE3 and ORE9, play roles in crosstalk among multiple hormone-mediated senescence pathways. *Genes & Genomics*, 33: 373–381. <https://doi.org/10.1007/s13258-011-0044-y>
- Kim T.W., Hwang J.Y., Kim Y.S., Joo S.H., Chang S.C., Lee J.S., Takatsuto S., Kim S.-K. 2005. Arabidopsis CYP85A2, a cytochrome P450, mediates the Baeyer-Villiger oxidation of castasterone to brassinolide in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Cell*, 17: 2397–2412. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.033738>
- Kim Y-H., Khan A.L., Kim D-H., Lee S-Y., Kim K-M., Waqas M., Jung H-Y., Shin J-H., Kim J-G., Lee I-J. 2014. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones. *BMC Plant Biology*, 14: 13–20. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-13>
- King R.W., Evans L.T., Mander L.N., Moritz T. 2003. Synthesis of gibberellin GA₆ and its role in flowering of *Lolium temulentum*. *Phytochemistry*, 62(1): 77–82. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(02\)00447-8](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(02)00447-8)
- King R.W., Moritz T., Evans L.T., Junttila O. 2001. Long-day induction of flowering in *Lolium temulentum* involves sequential increases in specific gibberellins at the shoot apex. *Plant Physiology*, 127(2): 624–632. <https://doi.org/10.1104/pp.127.2.624>
- Kitomi Y., Inahashi H., Takehisa H., Sato Y., Inukai Y. 2012. *OsIAA13*-mediated auxin signaling is involved in lateral root initiation in rice. *Plant Science*, 190: 116–122. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.04.005>
- Klessig D.F., Choi H.W., Dempsey D.M.A. 2018. Systemic acquired resistance and salicylic acid: past, present, and future. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 31: 871–888. <https://doi.org/10.1094/MPMI-03-18-0067-CR>
- Knetsch M.L.W., Wang M., Snaar-Jagalska E., Heimovaara-Dijkstrab S. 1996. Abscisic acid induces Mitogen-Activated Protein Kinase activation in barley aleurone protoplasts. *Plant Cell*, 8: 1061–1067. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.6.1061>
- Kobayashi Y., Murata M., Minami H., Yamamoto S., Kagaya Y., Hobo T., Yamamoto A., Hattori T. 2005. Abscisic acid-activated SNRK2 protein kinases function in the gene-regulation pathway of

- ABA signal transduction by phosphorylating ABA response element-binding factors. *Plant Journal*, 44: 939–949. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02583.x>
- Kong J., Dong Y., Xu L., Liu S., Bai X. 2014. Effects of foliar application of salicylic acid and nitric oxide in alleviating iron deficiency induced chlorosis of *Arachis hypogaea* L. *Botanical Studies*, 55(1): 9–21. <https://doi.org/10.1186/1999-3110-55-9>
- Koo Y.M., Heo A.Y., Choi H.W. 2020. Salicylic acid as a safe plant protector and growth regulator. *Journal of Plant Pathology*, 36(1): 1–10. <https://doi.org/10.5423/PPJ.RW.12.2019.0295>
- Koprivova A., Mugford S.T., Kopriva S. 2010. Arabidopsis root growth dependence on glutathione is linked to auxin transport. *Plant Cell Reports*, 29(10): 1157–1167. <https://doi.org/10.1007/s00299-010-0902-0>
- Koprivova A., North K.A., Kopriva S. 2008. Complex signaling network in regulation of adenosine 5'-phosphosulfate reductase by salt stress in Arabidopsis roots. *Plant Physiology*, 146(3): 1408–1420. <https://dx.doi.org/10.1104%2Fpp.107.113175>
- Korasick D.A., Enders T.A., Strader L.C. 2013. Auxin biosynthesis and storage forms. *Journal of Experimental Botany*, 64(9): 2541–2555. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert080>
- Korver R.A., Koevoets I.T., Testerink C. 2018. Out of shape during stress: a key role for auxin. *Trends in Plant Science*, 23(9): 783–793. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.05.011>
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Romanenko K.O., Korotka I.Y., Potters G. 2021. Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress. *Cell Biology International*, 45(2): 258–272. <https://doi.org/10.1002/cbin.11503>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A. 2021. Gibberellins in regulation of plant growth and development under abiotic stresses. *Biotechnologia Acta*, 7(11): 847–859. <https://doi.org/10.1038/nrm2020>
- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. 2021a. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports*, 49(1): 617–628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2019. Effect of zinc on growth and phytohormones accumulation in *Triticum aestivum* L. priming with abscisic acid. *Доповіди НАН України*. 11: 93–99. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/162656>
- Kösesakal T., Ünal M. 2012. Effects of zinc toxicity on seed germination and plant growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Fresenius Environmental Bulletin*, 21(2): 315–324.
- Kour J., Kohli S.K., Khanna K., Bakshi P., Sharma P., Singh A.D., Ibrahim M., Devi K., Sharma N., Ohri P., Skalicky M., Brestic M., Bhardwaj R., Landi M., Sharma A. 2021. Brassinosteroid signaling, crosstalk and, physiological functions in plants under heavy metal stress. *Frontiers in Plant Science*, 12: 608061. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.608061>
- Kovács V., Gondor O.K., Szalai G., Darkó E., Majláth I., Janda T., Pál M. 2014. Synthesis and role of salicylic acid in wheat varieties with different levels of cadmium tolerance. *Journal of Hazardous Materials*, 280: 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2014.07.048>
- Kowalczyk S., Jakubowska A., Zielinska E., Bandurski R.S. 2003. Bifunctional indole-3-acetyltransferase catalyses synthesis and hydrolysis of indole-3-myoinositol in immature endosperm of *Zea mays*. *Physiologia Plantarum*, 119: 165–174. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00158.x>
- Kramer E.M. 2006. How far can a molecule of weak acid travel in the apoplast or xylem? *Plant Physiology*, 141(4): 1233–1236. <https://doi.org/10.1104/pp.106.083790>
- Krantev A., Yordanova R., Janda T., Szalai G., Popova L. 2008. Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. *Journal of Plant Physiology*, 165: 920–931. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.11.014>
- Kretzschmar T., Burla B., Lee Y., Martinoia E., Nagy R. 2011. Functions of ABC transporters in plants. *Essays in Biochemistry*, 50(1): 145–160. <https://doi.org/10.1042/bse0500145>
- Kubeš M., Napier R. 2019. Non-canonical auxin signalling: fast and curious. *Journal of Experimental Botany*, 70(10): 2609–2614. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz111>

- Kucera B., Cohn M., Leubner-Metzger G. 2005. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Science Research*, 15(4): 281–307. <https://doi.org/10.1079/SSR2005218>
- Kudo T., Kiba T., Sakakibara H. 2010. Metabolism and long-distance translocation of cytokinins. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52(1): 53–60. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00898.x>
- Kumar D. 2014. Salicylic acid signaling in disease resistance. *Plant Science*, 228: 127–134. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.04.014>
- Kumar R., Khurana A., Sharma A.K. 2014. Role of plant hormones and their interplay in development and ripening of fleshy fruits. *Journal of Experimental Botany*, 65(16): 4561–4575. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru277>
- Kurakawa T., Ueda N., Maekawa M., Kobayashi K., Kojima M., Nagato Y., Sakakibara H., Kyojuka J. 2007. Direct control of shoot meristem activity by a cytokinin-activating enzyme. *Nature*, 445(7128): 652–655. <https://doi.org/10.1038/nature05504>
- Kurepa J., Shull T.E., Smalle J.A. 2019. Antagonistic activity of auxin and cytokinin in shoot and root organs. *Plant Direct*, 3: 1–9. <https://doi.org/10.1002/pld3.121>
- Kuromori T., Miyaji T., Yabuuchi H., Shimizu H., Sugimoto E., Kamiya A., Moriyama Y., Shinozaki K. 2010. ABC transporter AtABCG25 is involved in abscisic acid transport and responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 2361–2366. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912516107>
- Lakehal A., Bellini C. 2019. Control of adventitious root formation: Insights into synergistic and antagonistic hormonal interactions. *Physiologia Plantarum*, 165(1): 90–100. <https://doi.org/10.1111/ppl.12823>
- Lander H.M. 1997. An essential role for free radicals and derived species in signal transduction. *FASEB Journal*, 11(2): 118–124.
- Lapik Y.R., Kaufman L.S. 2003. The arabidopsis cupin domain protein AtPirin1 interacts with the G protein α -subunit GPA1 and regulates seed germination and early seedling development. *Plant Cell*, 15(7): 1578–1590. <https://doi.org/10.1105/tpc.011890>
- Laule O., Fürholz A., Chang H.S., Zhu T., Wang X., Heifetz P.B., Grisse W., Lange M. 2003. Crosstalk between cytosolic and plastidial pathways of isoprenoid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 100(11): 6866–6871. <https://doi.org/10.1073/pnas.1031755100>
- Lee K.H., Piao H.L., Kim H.Y., Choi S.M., Jiang F., Hartung W., Hwang I., Kwak J.M., Lee I.J., Hwang I. 2006. Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid. *Cell*, 126(6): 1109–1120. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.07.034>
- Lefevre H., Bauters L., Gheysen G. 2020. Salicylic acid biosynthesis in plants. *Frontiers in Plant Science*, 11: 338–343. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00338>
- Lenton J.R., Appleford N.E.J. 1991. Gibberellin Production and Action during Germination of Wheat. In: *Gibberellins*. Eds N. Takahashi, B.O. Phinney, J. MacMillan. New York: Springer-Verlag, pp. 125–135.
- Leon J., Shulaev V., Yalpani N., Lawton M.A., Raskin I. 1995. Benzoic acid 2-hydroxylase, a soluble oxygenase from tobacco, catalyzes salicylic acid biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 92(22): 10413–10417. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.22.10413>
- Lequeux H., Hermans C., Lutts S., Verbruggen N. 2010. Response to copper excess in *Arabidopsis thaliana*: Impact on the root system architecture, hormone distribution, lignin accumulation and mineral profile. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(8): 673–682. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.05.005>
- Leung J., Girandot J. 1998. Abscisic acid and signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49: 199–222.
- Lewis D.R., Negi S., Sukumar P., Munday G.K. 2011. Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*, 138(16): 3485–3495. <https://doi.org/10.1242/dev.065102>

- Leymarie J., Vitkauskaitė G., Hoang H.H., Gendreau E., Chazoule V., Meimoun P., Corbineau F., El-Maarouf-Bouteau H., Bailly C. 2012. Role of reactive oxygen species in the regulation of Arabidopsis seed dormancy. *Plant & Cell Physiology*, 53: 96–106. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr129>
- Li H., Torres-García J., Latrasse D., Benhamed M., Schilderink S., Zhou W., Kulikova O., Hirt H., Bisseling T. 2017. Plant-specific histone deacetylases HDT1/2 regulate GIBBERELLIN 2-OXIDASE2 expression to control Arabidopsis root meristem cell number. *Plant Cell*, 29: 2183–2196. <https://doi.org/10.1105/tpc.17.00366>
- Li H., Xu T., Lin D., Wen M., Xie M., Duclercq J., Bielach A., Kim J., Reddy G.V., Zuo J., Benková E., Friml J., Guo H., Yang Z. 2013. Cytokinin signaling regulates pavement cell morphogenesis in Arabidopsis. *Cell Research*, 23(2): 290–299. <https://doi.org/10.1038/cr.2012.146>
- Li L., Xu J., Xu Z.H., Xue H.W. 2005. Brassinosteroids stimulate plant tropisms through modulation of polar auxin transport in Brassica and Arabidopsis. *Plant Cell*, 17(10): 2738–2753. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.034397>
- Li Z., Zhang X., Zhao Y., Li Y., Zhang G., Peng Z., Zhang J. 2018. Enhancing auxin accumulation in maize root tips improves root growth and dwarfs plant height. *Plant Biotechnology Journal*, 16(1): 86–99. <https://doi.org/10.1111/pbi.12751>
- Liao X., Li M., Liu B., Yan M., Yu X., Zi H., Liu R., Yamamuro C. 2018. Interlinked regulatory loops of ABA catabolism and biosynthesis coordinate fruit growth and ripening in woodland strawberry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 115(49): E11542–E11550. <https://doi.org/10.1073/pnas.1812575115>
- Lin C-Y., Trinh N.N., Lin C-W., Huang H-J. 2013. Transcriptome analysis of phytohormone, transporters and signaling pathways in response to vanadium stress in rice roots. *Plant Physiology and Biochemistry*, 66: 98–104. <https://doi.org/10.1186/s12284-014-0018-1>
- Liphadzi M.S., Kirkham M.B., Paulsen G.M. 2006. Auxin enhanced root growth for phytoremediation of sewage sludge amended soil. *Environmental Technology*, 27(6): 695–704. <https://doi.org/10.1080/09593332708618683>
- Liu J., Gao H., Wang X., Zhang Q., Wang C., Wang X., Wang Q. 2014. Effects of 24-epibrassinolide on plant growth, osmotic regulation and ion homeostasis of salt-stressed canola. *Plant Biology*, 16(2): 440–450. <https://doi.org/10.1111/plb.12052>
- Liu K-L., Shen L., Wang J-Q., Sheng J-P. 2008. Rapid inactivation of chloroplastic ascorbate peroxidase is responsible for oxidative modification to Rubisco in tomato (*Lycopersicon esculentum*) under cadmium stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(4): 415–426. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00621.x>
- Liu X., Chi H., Yue M., Li W., Jia E. 2012. Regulation of exogenous jasmonic acid on uv-b stress tolerance in wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31(3): 436–447.
- Liu X., Rockett K.S., Kørner C.J., Pajerowska-Mukhtar K. 2015. Salicylic acid signalling: new insights and prospects at a quarter-century milestone. *Essays in Biochemistry*, 58: 101–113. <https://doi.org/10.1042/bse0580101>
- Liu X., Zhang H., Zhao Y., Feng Z., Li Q., Yang H.Q., Luan S., Li J., He Z.H. 2013. Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India*, 110(38): 15485–15490. <https://doi.org/10.1073/pnas.1304651110>
- Ljung K. 2013. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development*, 140: 943–950. <https://doi.org/10.1242/dev.086363>
- Ljung K., Bhalerao R.P., Sandberg G. 2001. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in Arabidopsis during vegetative growth. *Plant Journal*, 28(4): 465–474. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01173.x>
- Lomax T.L., Muday G.K., Rubery P.H. 1995. Auxin transport. In: *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry, and Molecular Biology* Ed. P.J. Davies. Dordrecht: Kluwer, pp. 509–530.
- Lomin S.N., Krivosheev D.M., Steklov M.Y., Osolodkin D.I., Romanov G.A. 2012. Receptor properties and features of cytokinin signaling. *Acta Naturae*. 4(3): 31–45.

- Lomin S.N., Yonekura-Sakakibara K., Romanov G.A., Sakakibara H. 2011. Ligand-binding properties and subcellular localization of maize cytokinin receptors. *Journal of Experimental Botany*, 62(14): 5149–5159. <https://doi.org/10.1093/jxb/err220>
- Lopez-Carbonell M., Gabasa M., Jáuregui O. 2009. Enhanced determination of abscisic acid (ABA) and abscisic acid glucose ester (ABA-GE) in *Cistus albidus* plants by liquid chromatography-mass spectrometry in tandem mode. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47(4): 256–261. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.12.016>
- Loría K.C., Emiliani J., Bergara C.D., Herrero M.S., Salvatierra L.M., Martín Pérez L. 2019. Effect of daily exposure to Pb-contaminated water on *Salvinia biloba* physiology and phytoremediation performance. *Aquatic Toxicology*, 210: 158–166. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2019.02.019>
- Lu Y., Yao H., Shan D., Jiang Y., Zhang S., Yang J. 2015. Heavy metal residues in soil and accumulation in maize at longterm wastewater irrigation area in Tongliao, China. *Journal of Chemistry*. Article ID 628280. <https://doi.org/10.1155/2015/628280>
- Ludwig-Müller J. 2000. Indole-3-butyric acid in plant growth and development. *Plant Growth Regulation*, 32: 219–230. <https://doi.org/10.1023/A:1010746806891>
- Ludwig-Muller J. 2011. Auxin conjugates: their role for plant development and in the evolution of land plants. *Journal of Experimental Botany*, 62(6): 1757–1773. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq412>
- Lugany M., Martin S.R., Barcelo J., Poschenrieder C. 2013. Endogenous jasmonic and salicylic acids levels in the Cd-hyperaccumulator *Noccaea* (Thlaspi) *praecox* exposed to fungal infection and/or mechanical stress. *Plant Cell Reports*, 32(8): 1243–1249. <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1427-0>
- Luo Z.-B., He J., Polle A., Rennenberg H. 2016. Heavy metal accumulation and signal transduction in herbaceous and woody plants: Paving the way for enhancing phytoremediation efficiency. *Biotechnology Advances*, 34(6): 1131–1148. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2016.07.003>
- Ma C., Wang Z.Q., Zhang L.T., Sun M.M., Lin T.V. 2014. Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate. *Photosynthetica*, 52(3): 377–385. <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0041-x>
- Ma H.Y., Zhao D.D., Ning Q.R., Wei J.P., Li Y., Wang M.M., Liu X.L., Jiang C.J., Liang Z.W. 2018. A Multi-year beneficial effect of seed priming with gibberellic acid-3 (GA₃) on plant growth and production in a perennial grass, *Leymus chinensis*. *Scientific Reports*, 8: 13214. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31471-w>
- Mackelprang R., Okrent, R.A., Wildermuth M.C. 2017. Preference of *Arabidopsis thaliana* GH3.5 acyl amido synthetase for growth versus defense hormone acyl substrates is dictated by concentration of amino acid substrate aspartate. *Phytochemistry*, 143: 19–28. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2017.07.001>
- Madhava R.K.V., Sresty T.V.S. 2000. Antioxidative parameters in seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* L. Millspaugh) in response to Zn and Ni stress. *Plant Science*, 157(1): 113–128. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(00\)00273-9](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(00)00273-9)
- Mahesh K., Balaraju P., Ramakrishna B., Rao S.S.R. 2013. Effect of brassinosteroids on germination and seedling growth of radish under PEG-6000 induced water stress. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 2305–2313. <http://doi.org/10.4236/ajps.2013.412285>
- Mahmood S., Hussain A., Saeed Z., Athar M. 2005. Germination and seedling growth of corn (*Zea mays* L.) under varying levels of copper and zinc. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 274(3): 269–274.
- Mähönen A.P., Bonke M., Kauppinen L., Riikonen M., Benfey P.N., Helariutta Y. 2000. A novel two-component hybrid molecule regulates vascular morphogenesis of the *Arabidopsis* root. *Genes & Development*, 14(23): 2938–2943. <https://doi.org/10.1101/gad.189200>
- Mahouachi J., Gomez-Cadenas A., Primo-Millo E., Talon M. 2005. Antagonistic changes between abscisic acid and gibberellins in citrus fruits subjected to a series of different water conditions. *Plant Growth Regulation*, 24(3): 179–187. <https://doi.org/10.1007/s00344-004-0001-y>

- Maksymiec W. 2007. Signaling responses in plants to heavy metal stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29: 177–187. <https://doi.org/10.1007/s11738-007-0036-3>
- Maksymiec W. 2011. Effects of jasmonate and some other signaling factors on bean and onion growth during the initial phase of cadmium action. *Biologia Plantarum*, 55: 112–118. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0015-9>
- Maksymiec W., Krupa Z. 2006. The effects of short-term exposition to Cd, excess Cu ions and jasmonate on oxidative stress appearing in *Arabidopsis thaliana*. *Environmental and Experimental Botany*, 57(1–2): 187–194. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.05.006>
- Maksymiec W., Wójcik M., Krupa Z. 2007. Variation in oxidative stress and photochemical activity in *Arabidopsis thaliana* leaves subjected to cadmium and excess copper in the presence or absence of jasmonate and ascorbate. *Chemosphere*, 66(3): 421–427. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.06.025>
- Malamy J., Hennig J., Klessig D.F. 1992. Temperature-dependent induction of salicylic acid and its conjugates during the resistance response to tobacco mosaic virus infection. *Plant Cell*, 4: 359–366. <https://doi.org/10.1105/tpc.4.3.359>
- Mandavia C., Mandavia M.K, P. Cholke, Raval L. 2014. Influence of brassinolide and salicylic acid on biochemical parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress. *Indian Journal of Agricultural Biochemistry*, 27(1): 73–76.
- Mano Y., Nemoto K. 2012. The pathway of auxin biosynthesis in plants. *Journal of Experimental Botany*, 63(8): 2853–2872. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers091>
- Marín-de la Rosa N., Pfeiffer A., Hill K., Locascio A., Bhalerao R.P., Miskolczi P., Grønlund A.L., Wanchoo-Kohli A., Thomas S.G., Bennett M.J., Lohmann J.U., Blázquez M.A., Alabadí D. 2015. Genome wide binding site analysis reveals transcriptional coactivation of cytokinin-responsive genes by DELLA proteins. *PLoS Genetics*, 11: e1005337. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005337>
- Maruri-Lopez I., Aviles-Baltazar N.Y., Buchala A., Serrano M. 2019. Intra and extracellular journey of the phytohormone salicylic acid. *Frontiers in Plant Science*, 10: 423. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00423>
- Mashiguchi K., Hisano H., Takeda-Kamiya N., Takebayashi Y., Ariizumi T., Gao Y., Ezura H., Sato K., Zhao Y., Hayashi K., Kasahara H. 2018. *Agrobacterium tumefaciens* Enhances Biosynthesis of Two Distinct Auxins in the Formation of Crown Galls. *Plant and Cell Physiology*. 60(1): 29–37. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy182>
- Maslenkova L., Peeva V., Stojnova Z., Popova L. 2009. Salicylic acid-induced changes in photosystem II reactions in barley plants. *Biotechnology & Biotechnological Equipmen*. (23/2009/se special edition/on-line)
- Masood A., Iqbal N., Khan N.A. 2012. Role of ethylene in alleviation of cadmium-induced capacity inhibition by sulphur in mustard. *Plant, Cell & Environment*, 35(3): 524–533. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02432.x>
- Masood A., Khan M.I.R., Fatma M., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. 2016. Involvement of ethylene in gibberellic acid-induced sulfur assimilation, photosynthetic responses, and alleviation of cadmium stress in mustard. *Plant Physiology and Biochemistry*, 104: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.03.017>
- Masood A., Khan N.A. 2013. Ethylene and gibberellic acid interplay in regulation of photosynthetic capacity inhibition by cadmium. *Plant Biochemistry and Physiology*, 1(3): 1000111. <https://doi.org/10.4172/2329-9029.1000111>
- Mateo-Bonmatí E., Casanova-Sáez R., Ljung K. 2019. Epigenetic regulation of auxin homeostasis. *Biomolecules*, 9: 623–635. <https://doi.org/10.3390/biom9100623>
- Mathur S., Kalaji H.M., Jajoo A. 2016. Investigation of deleterious effects of chromium phytotoxicity and photosynthesis in wheat plant. *Photosynthetica*, 54(2): 1–9. <https://doi.org/10.1007/s11099-016-0198-6>
- Matsumoto-Kitano M., Kusumoto T., Tarkowski P., Kinoshita-Tsujimura K., Václavíková K., Miyawaki K., Kakimoto T. 2008. Cytokinins are central regulators of cambial activity.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 105(50): 20027–20031. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805619105>
- Mauriat M., Moritz T. 2009. Analyses of *GA20ox*- and *GID1*-over-expressing aspen suggest that gibberellins play two distinct roles in wood formation. *Plant Journal*, 58(6):989–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03836.x>
- Mazzoni-Putman S.M., Brumos J., Zhao C., Alonso J.M., Stepanova A.N. 2021. Auxin Interactions with Other Hormones in Plant Development. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 13(10): a039990. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a039990>
- Mehra U., Negi M., Awasthi M. 2019. Effect of rooting media and indole-3-butyric acid on rooting of cuttings in persimmon (*Diospyros kaki* L.) cv. Fuyu. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 8(3): 400–403.
- Melotto M., Underwood W., Koczan J., Nomura K.I., He S.Y. 2006. Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion. *Cell*, 126: 969–980. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2006.06.054>
- Meng H., Hua S., Shamsi I.H., Jilani G., Li Y., Jiang L. 2008. Cadmium-induced stress on the seed germination and seedling growth of *Brassica napus* and its alleviation through exogenous plant growth regulators. *Plant Growth Regulation*, 58(1): 47–59. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9351-y>
- Metwally A., Finkemeier I., Georgi M., Dietz K.J. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Plant Physiology*, 132(1): 272–281. <https://doi.org/10.1104/pp.102.018457>
- Mhamdi A., Hager J., Chaouch S., Queval G., Han Y., Taconnat L., Saindrenan P., Gouia H., Issakidis-Bourguet E., Renou J-P., Noctor G. 2010. *Arabidopsis* glutathione reductase1 plays a crucial role in leaf responses to intracellular hydrogen peroxide and in ensuring appropriate gene expression through both salicylic acid and jasmonic acid signaling pathways. *Plant Physiology*, 153(3): 1144–1160. <https://doi.org/10.1104/pp.110.153767>
- Miao C., Xiao L., Hua K., Zou C., Zhao Y., Bressan R.A., Zhu J.K. 2018. Mutations in a subfamily of abscisic acid receptor genes promote rice growth and productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 115(23): 6058–6063. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804774115>
- Miao Y., Zentgraf U. 2007. The antagonist function of *Arabidopsis* WRKY53 and ESR/ESP in leaf senescence is modulated by the jasmonic acid and salicylic acid equilibrium. *Plant Cell*, 19(3): 819–830. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.042705>
- Milborrow B.V., Purse J.G., Wightman F. 1975. On the Auxin Activity of Phenylacetic Acid. *Annals of Botany*, 39: 1143–1146.
- Mimura A., Sumioka H., Matsunami K., Otsuka H. 2010. Conjugates of an abscisic acid derivative and phenolic glucosides, and a new sesquiterpene glucoside from *Lindera strychnifolia*. *Journal of Natural Medicines*, 64(2): 153–160. <https://doi.org/10.1007/s11418-010-0391-z>
- Ming R., Bendahmane A., Renner S.S. 2011. Sex chromosomes in land plants. *Annual Review of Plant Biology*, 62: 485–514. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103914>
- Mirshekari B., Baser S., Allahyari S., Hamendanlun H. 2012. 'On-farm' seed priming with Zn plus Mn is an effective way to improve germination and yield of marigold. *African Journal of Microbiology Research*, 6(28): 5796–5800.
- Mitchum M.G., Yamaguchi S., Hanada A., Kuwahara A., Yoshioka Y., Kato T., Tabata S., Kamiya Y., Sun T.-P. 2006. Distinct and overlapping roles of two gibberellin 3-oxidases in *Arabidopsis* development. *Plant Journal*, 45: 804–818. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02642.x>
- Miura K., Tada Y. (2014) Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Frontiers in Plant Science*, 5(4): article 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00004>
- Miyawaki K., Matsumoto-Kitano M., Kakimoto T. 2004. Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in *Arabidopsis*: tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate. *Plant Journal*, 37(1): 128–138. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01945.x>

- Mohamed H.E., Hassan A.M. 2019. Role of salicylic acid in alleviating cobalt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Journal of Agricultural Science*, 11(10): 112–120. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n10p112>
- Mohan T.C., Castrillo G., Navarro C., Zarco-Fernandez S., Ramireddy E., Mateo C., Zamarreno A.M., Paz-Ares J., Munoz R., Garcia-Mina J.M., Hernandez L.E., Schumling T., Leyva A. 2016. Cytokinin determines thiol-mediated arsenic tolerance and accumulation. *Plant Physiology*, 171: 1418–1426. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00372>
- Mohanta T.K., Bashir T., Hashem A., Abd_Allah E.F., Khan A.L., Al-Harrasi A.S. 2018. Molecular players of auxin transport systems: Advances in genomic and molecular events. *Journal of Plant Interactions*, 13: 483–495. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1523476>
- Monni S., Uhlig C., Hansen E., Magel E. 2001. Ecophysiological responses of *Empetrum nigrum* to heavy metal pollution. *Environmental Pollution*, 112(2): 121–129. [https://doi.org/10.1016/s0269-7491\(00\)00125-1](https://doi.org/10.1016/s0269-7491(00)00125-1)
- Montero-Palmero M.B., Ortega-Villasante C., Escobar C., Hernández L.E. 2014. Are plant endogenous factors like ethylene modulators of the early oxidative stress induced by mercury? *Frontiers in Environmental Science*, 2: 87. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00034>
- Moons A., Prinsen E., Bauw G., Van Montagu M. 1997. Antagonistic effects of abscisic acid and jasmonates on salt stress-inducible transcripts in rice roots. *Plant Cell*, 9(12): 2243–2259. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.12.2243>
- Moore A.L., Albury M.S., Crichton P.G., Affourtit C. 2002. Function of the alternative oxidase: is it still a scavenger? *Trends in Plant Science*, 7(11): 478–481. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02366-x](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02366-x)
- Mostofa M.G., Hossain M.A., Fujita M., Tran L-S.P. 2015. Physiological and biochemical mechanisms associated with trehalose-induced copper stress tolerance in rice. *Scientific Reports*, 5: 11433.
- Moubayidin L., Di Mambro R., Sabatini S. 2009. Cytokinin– auxin crosstalk. *Trends in Plant Science*, 14(10): 557–562. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.06.010>
- Moubayidin L., Perilli S., Dello Ioio R., Di Mambro R., Costantino P., Sabatini S. 2010. The rate of cell differentiation controls the Arabidopsis root meristem growth phase. *Current Biology*, 20: 1138–1143. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.035>
- Mouchel C.F., Osmont K.S., Hardtke C.S. 2006. BRX mediates feedback between brassinosteroid levels and auxin signalling in root growth. *Nature*, 443: 458–461. <https://doi.org/10.1038/nature05130>
- Moya J.L., Ros R., Picazo I. 1995. Heavy metal-hormone interactions in rice plants: Effects on growth, net photosynthesis, and carbohydrate distribution. *Journal of Plant Growth Regulation*, 14: 61–67. <https://doi.org/10.1007/BF00203115>
- Muhie S.H. 2018. Seed priming with phytohormones to improve germination under dormant and abiotic stress conditions. *Advances in Crop Science and Technology*, 6: 6. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
- Mukhopadhyay M., Mondal T.K. 2015. Effect of zinc and boron on growth and water relations of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze cv. T-78. *National Academy Science Letters*, 38(3): 283–286. <https://doi.org/10.1007/s40009-015-0381-5>
- Munemasa S., Hauser F., Park J., Waadt R., Brandt B., Schroeder J.I. 2015. Mechanisms of abscisic acid-mediated control of stomatal aperture. *Current Opinion in Plant Biology*, 28: 154–162. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.10.010>
- Munzuro Ö., Fikriye K.Z., Yahyagil Z. 2008. The abscisic acid levels of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Çakmak 79) seeds that were germinated under heavy metal (Hg⁺⁺, Cd⁺⁺, Cu⁺⁺) stress. *Gazi University Journal of Science*. 21(1): 1–7.
- Mutasa-Göttgens E., Hedden P. 2009. Gibberellin as a factor in floral regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, 60(7): 1979–1989. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp040>
- Muthoni J., Kabira J., Shimelis H., Melis R. 2014. Regulation of potato tuber dormancy: a review. *Australian Journal of Crop Science*, 8(5): 754–759.

- Nadolska-Orczyk A., Rajchel K., Orczyk W., Gasparis S. (2017) Major genes determining yield-related traits in wheat and barley. *Theoretical and Applied Genetics*, 130(6): 1081–1098. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2880-x>
- Nagata N., Min Y.K., Nakano T., Asami T., Yoshida S. 2000. Treatment of dark-grown *Arabidopsis thaliana* with a brassinosteroid-biosynthesis inhibitor, brassinazole, induces some characteristics of light-grown plants. *Planta*, 211: 781–790. <https://doi.org/10.1007/s004250000351>
- Nambara E., Marion-Poll A. (2005) Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annual Review of Plant Biology*, 56: 165–185. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144046>
- Nambara E., Okamoto M., Tatematsu K., Yano R., Seo M., Kamiya Y. 2010. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Science Research*, 20(2): 55–67. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000012>
- Nanda R., Agrawal V. 2016. Elucidation of zinc and copper induced oxidative stress, DNA damage and activation of defence system during seed germination in *Cassia angustifolia* Vahl. *Environmental and Experimental Botany*, 125: 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.02.001>
- Navarre D.A., Mayo D. 2004. Differential characteristics of salicylic acid-mediated signaling in potato. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 64(4): 179–188. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2004.09.001>
- Navarro L., Bari R., Achard P., Lison P., Nemri A., Harberd N.P., Jones J.D.G. 2008. DELLAs control plant immune responses by modulating the balance of jasmonic acid and salicylic acid signaling. *Current Biology*, 18(9): 650–655. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.060>
- Nawrath C., Heck S., Parinthewong N., Metraux J.P. 2002. EDS5, an essential component of salicylic acid-dependent signaling for disease resistance in *Arabidopsis*, is a member of the MATE transporter family. *Plant Cell*, 14(1): 275–286. <https://doi.org/10.1105/tpc.010376>
- Newman J.D., Chappell J. 1999. Isoprenoid biosynthesis in plants: carbon partitioning within the cytoplasmic pathway. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 34(2): 95–106. <https://doi.org/10.1080/10409239991209228>
- Nguyen T.Q., Hayward A.R., Bruce K.E., Hutchinson T.C., Emery R.N. 2018. Chelator production by *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. in adaptive Ni/Cu hypertolerance derived from fields in the Sudbury region and lab assessment. *Botany*, 96(11): 711–721.
- Nguyen T.Q., Sesin V., Kisiala A., Emery R.J.N. 2021. Phytohormonal roles in plant responses to heavy metal stress: implications for using macrophytes in phytoremediation of aquatic ecosystems. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 40(1): 7–22. <https://doi.org/10.1002/etc.4909>
- Nishiyama R., Watanabe Y., Fujita Y., Le D.T., Kojima M., Werner T., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Kakimoto T., Sakakibara H., Schumling T., Tran L.S. 2011. 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. *Plant Cell*, 23(6): 2169–2183. <https://doi.org/10.1105/2Ftpc.111.087395>
- Noctor G., Foyer C.H. 1998. Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 49: 249–279. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.249>
- Nolan T., Chen J., Yin Y. 2017. Cross-talk of Brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. *Biochemical Journal*, 474: 2641–2661. <https://doi.org/10.1042/bcj20160633>
- Nomura T., Itouga M., Kojima M., Kato Y., Sakakibara H. 2015. Copper mediates auxin signalling to control cell differentiation in the copper moss *Scopelophila cataractae*. *Journal of Experimental Botany*, 66(5): 1205–1213. <https://doi.org/10.1093/2Fjxb/2Feru470>
- Noriega G., Caggiano E., Lecube M.L., Cruz D.S., Batlle A., Tomaro M., Balestrasse K.B. 2012. The role of salicylic acid in the prevention of oxidative stress elicited by cadmium in soybean plants. *International Journal on the Role of Metal Ions in Biology, Biochemistry, and Medicine*, 25: 1155–1165. <https://doi.org/10.1007/s10534-012-9577-z>

- Ogawa M., Hanada A., Yamauchi Y., Kuwahara A., Kamiya Y., Yamaguchi S. 2003. Gibberellin biosynthesis and response during Arabidopsis seed germination. *Plant Cell*, 15(7): 1591–1604. <https://doi.org/10.1105/tpc.011650>
- Ohashi Y., Murakami T., Mitsuhara I., Seo S. 2004. Rapid down and upward translocation of salicylic acid in tobacco plants. *Plant Biotechnology*, 21(2): 95–101. <https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.21.95>
- Olatunji D., Geelen D., Verstraeten I. 2017. Control of endogenous auxin levels in plant root development. *International Journal of Molecular Sciences*, 18: 2587. <https://doi.org/10.3390/ijms18122587>
- Opdenakker K., Remans T., Keunen E., Vangronsveld J., Cuypers A. 2012. Exposure of *Arabidopsis thaliana* to Cd or Cu excess leads to oxidative stress mediated alterations in MAPKinase transcript levels. *Environmental and Experimental Botany*, 83: 53–61. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.04.003>
- Osakabe Y., Keishi Osakabe K., Shinozaki K., Tran L-S.P. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5: 86. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Ostrowski M., Ciarkowska A., Jakubowska A. 2016. The auxin conjugate indole-3-acetyl-aspartate affects responses to cadmium and salt stress in *Pisum sativum* L. *Journal of Plant Physiology*, 191: 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.11.012>
- Pacifici E., Polverari L., Sabatini S. 2015. Plant hormone cross-talk: the pivot of root growth. *Journal of Experimental Botany*, 66(4): 1113–1121. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru534>
- Page V., Feller U. 2015. Heavy Metals in Crop Plants: Transport and Redistribution Processes on the Whole Plant Level. *Agronomy*, 5(3): 447–463. <https://doi.org/10.3390/agronomy5030447>
- Pál M., Condor O.K., Janda T. 2013. Role of salicylic acid in acclimation to low temperature. *Acta Agronomica Hungarica*, 61: 161–172. <https://doi.org/10.1556/AAgr.61.2013.2.7>
- Palacios O., Atrian S., Capdevila M. 2011. Zn- and Cu-thioneins: a functional classification for metallothioneins? *Journal biological inorganic chemistry*, 16(7): 991–1009. <https://doi.org/10.1007/s00775-011-0827-2>
- Panda B.B., Sekhar S., Dash S.K., Behera L., Shaw B.P. 2018. Biochemical and molecular characterization of exogenous cytokinin application on grain filling in rice. *BMC Plant Biology*, 18: 89. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1279-4>
- Pandey C., Gupta M. 2015. Selenium and auxin mitigates arsenic stress in rice (*Oryza sativa* L.) by combining the role of stress indicators, modulators and genotoxicity assay. *Journal of Hazardous Materials*, 287: 384–391. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.01.044>
- Pandolfini T., Gabbriellini R., Ciscato M. 1996. Nickel toxicity in two durum wheat cultivars differing in drought sensitivity. *Journal of Plant Nutrition*, 19(12): 1611–1627. <https://doi.org/10.1080/01904169609365225>
- Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B. 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytologist*, 197: 65–72. <https://doi.org/10.1111/nph.12013>
- Park J., Lee Y., Martinoia E., Geisler M. 2017. Plant hormone transporters: what we know and what we would like to know. *BMC Plant Biology*, 15(1): Article number 93. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0443-x>
- Pavlů J., Novák J., Koukalová V., Luklová M., Brzobohatý B., Černý M. 2018. Cytokinin at the crossroads of abiotic stress signalling pathways. *International Journal of Molecular Sciences*, 19: 2450. <https://doi.org/10.3390/ijms19082450>
- Peralta J.R., Gardea-Torresdey J.L., Tiemann K.J., Gomez E., Arteaga S., Rascon E., Parsons J.G. 2001. Uptake and effects of five heavy metals on seed germination and plant growth in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 66(7): 727–734. <https://doi.org/10.1007/s001280069>
- Peres A.L.G., Soares J.S., Tavares R.G., Righetto G., Zullo M.A., Mandava N.B., Menossi M. 2019. Brassinosteroids, the sixth class of phytohormones: a molecular view from the discovery to

- hormonal interactions in plant development and stress adaptation. *International Journal of Molecular Sciences*, 20: 331. <https://doi.org/10.3390/ijms20020331>
- Pérez-Llorca M., Muñoz P., Müller M., Munné-Bosch S. 2019. Biosynthesis, metabolism and function of auxin, salicylic acid and melatonin in climacteric and non-climacteric fruits. *Frontiers in Plant Science*, 10: 136. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00136>
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., Forestier C. 2002 Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *Plant Journal*, 32(4): 539–548. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01442.x>
- Perilli S., Moubayidin L., Sabatini S. 2010. The molecular basis of cytokinin function. *Current Opinion in Plant Biology*, 13: 21–26. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.09.018>
- Peto A., Lehotai N., Lozano-Juste J., León J., Tari I., Erdei L., Kolbert Z. 2011. Involvement of nitric oxide and auxin in signal transduction of copper-induced morphological responses in *Arabidopsis* seedlings. *Annals of Botany*, 108(3): 449–457. <https://doi.org/10.1093/aob/abq176>
- Petrášek J., Friml J. 2009. Auxin transport routes in plant development. *Development*, 136: 2675–2688. <https://doi.org/10.1242/dev.030353>
- Piotrowska A., Bajguz A. 2011. Conjugates of abscisic acid, brassinosteroids, ethylene, gibberellins, and jasmonates. *Phytochemistry*, 72(17): 2097–2112. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.08.012>
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Kotowska U., Zambrzycka-Szelewa E., Sienkiewicz A. 2020. Auxins and cytokinins regulate phytohormone homeostasis and thiol-mediated detoxification in the green alga *Acutodesmus obliquus* exposed to lead stress. *Scientific Reports*, 10: 10193.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Zambrzycka E., Godlewska-Zylkiewicz B. 2012. Phytohormones as regulators of heavy metal biosorption and toxicity in green alga *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae). *Plant Physiology and Biochemistry*, 52: 52–65. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.11.009>
- Piskurewicz U., Jikumaru Y., Kinoshita N., Nambara E., Kamiya Y., Molin L.-L. 2008. The Gibberellic Acid Signaling Repressor RGL2 Inhibits *Arabidopsis* Seed Germination by Stimulating Abscisic Acid Synthesis and ABI5 Activity. *Plant Cell*, 20: 2729–2745. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.061515>
- Poonam S., Kaur H., Geetika S. 2013. Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress makers in *Cajanus cajan* (L.) Milsp. seedlings under copper stress. *American Journal of Plant Sciences*, 4: 817–823. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.44100>
- Poschenrieder C., Gunsé B., Barceló J. 1989. Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance, and abscisic Acid content in expanding bean leaves. *Plant Physiology*, 90(4): 1365–1371. <https://doi.org/10.1104/pp.90.4.1365>
- Potters G., Pasternak T.P., Guisez Y., Palme K.J., Jansen M.A. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends in Plant Science*, 12(3): 98–105. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.004>
- Qin G., Gu H., Zhao Y., Ma Z., Shi G., Yang Y., Pichersky E., Chen H., Liu, Chen Z., Li-Jia Qu. (2005) An Indole-3-Acetic Acid Carboxyl Methyltransferase Regulates *Arabidopsis* Leaf Development. *Plant Cell*, 17: 2693–2704. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.034959>
- Qin Y., Torp A.M., Glauser G., Pedersen C., Rasmussen S.K., Thordal-Christensen H. 2019. Barley isochorismate synthase mutant is phyloquinone-deficient, but has normal basal salicylic acid level. *Plant Signaling & Behavior*, 14(11): Article: 1671122. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1671122>
- Rady M.M. 2011. Effect of 24-epibrassinolide on growth, yield, antioxidant system and cadmium content of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants under salinity and cadmium stress. *Scientia Horticulturae*, 129(2): 232–237. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.03.035>
- Rady M.M., Osman A.S. 2012. Response of growth and antioxidant system of heavy metal-contaminated tomato plants to 24-epibrassinolide. *African Journal of Agricultural Research*, 7(21): 3249–3254. <https://doi.org/10.5897/AJAR12.079>

- Ragni L., Nieminen K., Pacheco-Villalobos D., Sibout R., Schwechheimer C., Hardtke C.S. 2011. Mobile gibberellin directly stimulates *Arabidopsis* hypocotyl xylem expansion. *Plant Cell*, 23(4): 1322–1336. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.084020>
- Rahayu Y.S., Walch-Liu P., Neumann G., Römheld V., von Wirén N., Bangerth F. 2005. Root-derived cytokinins as long-distance signals for NO₃-induced stimulation of leaf growth. *Journal of Experimental Botany*, 56(414): 1143–52. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri107>
- Rajewska I., Talarek M., Bajguz A. 2016. Brassinosteroids and Response of Plants to Heavy Metals Action. *Frontiers in Plant Science*, 7: 629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00629>
- Rajjou L., Belghazi M., Huguet R., Robin C., Moreau A., Job C., Job D. 2006. Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Physiology*, 141(3): 910–923. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082057>
- Ramakrishna B., Rao S.S.R. 2013. Preliminary studies on the involvement of glutathione metabolism and redox status against zinc toxicity in radish seedlings by 28-Homobrassinolide. *Environmental and Experimental Botany*, 96: 52–58. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.08.003>
- Rampey R.A., LeClere S., Kowalczyk M., Ljung K., Sandberg G., Bartel B. 2004. A family of auxin-conjugate hydrolases that contributes to free indole-3-acetic acid levels during *Arabidopsis* germination. *Plant Physiology*, 135(2): 978–988. <https://doi.org/10.1104/pp.104.039677>
- Raskin I., Skubatz H., Tang W., Meeuse B.J.D. 1990. Salicylic acid levels in thermogenic and non-thermogenic plants. *Annals of Botany*, 66: 376–373. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088037>
- Rattan A., Kapoor D., Kapoor N., Bhardwaj R., Sharma A. 2020. Brassinosteroids regulate functional components of antioxidative defense system in salt stressed maize seedlings. *Plant Growth Regulation*, 39(4): 1465–1475. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00344-020-10097-1>
- Rausser W.E. 1999. Structure and function of metal chelators produced by plants: The case for organic acids, amino acids, phytin, and metallothioneins. *Cell Biochemistry and Biophysics*, 31(1): 19–48. <https://doi.org/10.1007/BF02738153>
- Rausser W.E., Dumbroff E.B. 1981. Effects of excess cobalt, nickel and zinc on the water relations of *Phaseolus vulgaris*. *Environmental and Experimental Botany*, 21: 249–255. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(81\)90032-0](https://doi.org/10.1016/0098-8472(81)90032-0)
- Ray S., Chaudhary M.A. 1981. Effect of plant growth regulators on grain filling and yield of rice. *Annals of Botany*, 47(6): 755–758. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a086074>
- Recatala L., Peris M., Sa J. 2006. Assessing heavy metal sources in agricultural soils of an European Mediterranean area by multivariate analysis. *Chemosphere*, 65(5): 863–872. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.03.016>
- Rees C.R., Alvarado R., Palmaz J.C., Reuter S.R. 1989. Nonselective digital subtraction angiography. Compact contrast material bolus for improved image quality. *Investigative Radiology*, 24(4): 277–281. <https://doi.org/10.1097/00004424-198904000-00004>
- Rehman R.S., Ali M., Zafar S.A., Hussain M., Pasha A., Naveed M.S., Ahmad M., Waseem M. 2022. Abscisic acid mediated abiotic stress tolerance in plants. *Asian Journal of Crop Science*, 7(1): 1–17. <https://doi.org/10.9734/AJRCS/2022/v7i130128>
- Reichert A.I., He X.Z., Dixon R.A. 2009. Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) from tobacco (*Nicotiana tabacum*): characterization of the four tobacco PAL genes and active heterotetrameric enzymes. *Biochemical Journal*, 424(2): 233–242. <https://doi.org/10.1042/BJ20090620>
- Reid M., Chen J.C. 2007. “Flower senescence”. In: Senescence Process in Plant. *Annual Review of Plant Biology*, 26: 256–277. <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0272>
- Reinhardt D., Pesce E-R., Stieger P., Mandel T., Baltensperger K., Bennett M., Traas J., Friml J., Kuhlemeier C. 2003. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport. *Nature*, 426: 255–260. <https://doi.org/10.1038/nature02081>

- Ren C., Bewley J.D. 1999. Developmental and Germinative Events can Occure Concurrently in Precociously Germinating Chinese Cabbage (*Brassica rapa* ssp. *Pekinensis*) Seeds. *Journal of Experimental Botany*, 50(341): 1751–1761.
- Richards D.E., King K.E., Ait-ali T., Harber N.P. 2001. How gibberellin regulates plant growth and development: A molecular genetic analysis of gibberellin signaling. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52: 67–88. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.67>
- Rivas-San Vincent M., Plasencia J. 2011. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, 62(10): 3321–3338. <https://doi.org/10.1093/jxb/err031>
- Rizza A., Walia A., Lanquar V., Frommer W., Jones A. 2017. *In vivo* gibberellin gradients visualized in rapidly elongating tissues. *Nature Plants*, 3(10): 803–813. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0021-9>
- Rocher F., Chollet J.-F., Legros S., Jousse C., Lemoine R., Faucher M., Bush D.R., Bonnemain G.-L. 2009. Salicylic acid transport in *Ricinus communis* involves a pH-dependent carrier system in addition to diffusion. *Plant Physiology*, 150(4): 2081–2091. <https://doi.org/10.1104/pp.109.140095>
- Rodrigues A., Santiago J., Rubio S., Saez A., Osmont K.S., Gadea J., Hardtke C.S., Rodriguez P.L. 2009. The short-rooted phenotype of the *brevis radix* mutant partly reflects root ABA hypersensitivity. *Plant Physiology*, 149: 1917–1928.
- Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Pazmino D.M., Testillano P.S., Risueno M.C., del Rio L.A., Sandalio L.M. 2009. Cellular responses of pea plants to cadmium toxicity: Cross talk between ROS, Nitric oxide and calcium. *Plant Physiology*, 150(1): 229–243. <https://doi.org/10.1104/pp.108.131524>
- Romanov G.A., Lomin S.N., Schmulling T. (2018) Cytokinin signaling: from the ER or from the PM? That is the question! *New Phytologist*, 218(1): 41–53. <https://doi.org/10.1111/nph.14991>
- Ross A.R., Ambrose S.J., Cutler A.J., Feurtado J.A., Kermode A.R., Nelson K., Zhou R., Abrams S.R. 2004. Determination of endogenous and supplied deuterated abscisic acid in plant tissues by high-performance liquid chromatography-electrospray ionization tandem mass spectrometry with multiple reaction monitoring. *Analytical Biochemistry*, 329(2): 324–333. <https://doi.org/10.1016/j.ab.2004.02.026>
- Ross J.J., Reid J.B. 2013. Evolution of growth-promoting plant hormones. *Functional Plant Biology*, 7: 795–805. <https://doi.org/10.1071/FP10063>
- Roy M., McDonald L.M. 2015. Metal uptake in plants and health risk assessments in metal-contaminated smelter soils. *Land Degradation and Development*, 26: 785–792.
- Rozhon W., Akter S., Fernandez A., Poppenberger B. 2019. Inhibitors of brassinosteroid biosynthesis and signal transduction. *Molecules*, 24: 4372. <https://doi.org/10.3390/molecules24234372>
- Ruan J., Zhou Y., Zhou M., Yan J., Khurshid M., Weng W., Cheng J., Zhang K. 2019. Jasmonic acid signaling pathway in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(10): 2479. <https://doi.org/10.3390/ijms20102479>
- Rubio M.I., Escrig I., Martinez-Cortina C., Lopez-Benet F.J., Sanz A. 1994. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effects on mineral nutrition and possible interactions of abscisic and gibberellic acids. *Plant Growth Regulation*, 14(2): 151–157.
- Rui H., Chen C., Zhang X., Shen Z., Zhang F. 2016. Cd-induced oxidative stress and lignification in the roots of two *Vicia sativa* L. varieties with different Cd tolerances. *Journal of Hazardous Materials*, 301: 304–313. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2015.08.052>
- Ruzicka K., Ljung K., Vanneste S., Podhorská R., Beeckman T.D., Friml J., Benková E. 2007. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell*, 19(7): 2197–2212. <https://doi.org/10.1105/2007.052126>
- Ruzicka K., Simásková M., Duclercq J., Petrásek J., Zazimalová E., Simon S., Friml J., Van Montagu M.C., Benková E. 2009. Cytokinin regulates root meristem activity via modulation of the polar

- auxin transport. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 106(11): 4284–4289. <https://doi.org/10.1073/pnas.0900060106>
- Ryu H., Cho Y.-G. 2015. Plant hormones in salt stress tolerance. *Journal of Plant Biology*, 58(3): 147–155. <https://doi.org/10.1007/s12374-015-0103-z>
- Sah S.K., Reddy K.R., Li J. (2016) Abscisic Acid and Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Frontiers in Plant Science*, 7: 571. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>
- Saidi A., Hajibarat Z. 2021. Phytohormones: plant switchers in developmental and growth stages in potato. *Journal of Genetic Engineering & Biotechnology*, 19: 89. <https://doi.org/10.1186/s43141-021-00192-5>
- Saini S., Sharma I., Kaur N., Pati P.K. 2013. Auxin: a master regulator in plant root development. *Plant Cell Reports*, 32(6): 741–757. <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1430-5>
- Sakakibara H. 2006. Cytokinins: Activity, biosynthesis and translocation. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 431–449. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105231>
- Sakakibara H., Kasahara H., Ueda N., Kojima M., Takei K., Hishiyama S., Asami T., Okada K., Kamiya Y., Yamaya T., Yamaguchi S. 2005. Agrobacterium tumefaciens increases cytokinin production in plastids by modifying the biosynthetic pathway in the host plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 102(28): 9972–9977. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500793102>
- Sakamoto T., Kamiya N., Ueguchi-Tanaka M., Iwahori S., Matsuoka M. 2001. KNOX homeodomain protein directly suppresses the expression of a gibberellin biosynthetic gene in the tobacco shoot apical meristem. *Genes & Development*, 15(5): 581–590. <https://doi.org/10.1101/gad.867901>
- Sakata Y., Komatsu K., Takezawa D. 2014. In: *ABA as a universal plant hormone. progress in botany*, 75. Eds U. Lüttge et al. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 57–96. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-38797-5_2
- Salinas-Grenet H., Herrera-Vásquez A., Parra S., Cortez A., Gutiérrez L., Pollmann S., León G., Blanco-Herrera F. 2018. Modulation of Auxin Levels in Pollen Grains Affects Stamen Development and Anther Dehiscence in Arabidopsis. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9): 2480. <https://doi.org/10.3390/ijms19092480>
- Sallam A.M., Ibrahim H.I.M. 2015. Effect of grain priming with salicylic acid on germination speed, seedling characters, anti-oxidant enzyme activity and forage yield of teosinte. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 15: 744–753. <https://doi.org/10.5829/idosi.ajeaes.2015.15.5.12616>
- Salt D.E., Prince R.C., Pickering I.J., Raskin I. (1995) Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian Mustard. *Plant Physiology*, 109(4): 1427–1433. <https://doi.org/10.1104/pp.109.4.1427>
- Sanchez-Rodriguez C., Rubio-Somoza I., Sibout R., Persson S. 2010. Phytohormones and the cell wall in Arabidopsis during seedling growth. *Trends in Plant Science*, 15(5): 291–301. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.03.002>
- Sastry E.V.D., Shekhawa V.P.S. 2001. Alleviatory effect of GA₃ on the effect of salt at seedling stage in wheat (*Triticum aestivum*). *Indian Journal of Agricultural Research*, 35(4): 226–231.
- Sato A., Sato Y., Fukao Y., Fujiwara M., Umezawa T., Shinozaki K., Hibi T., Taniguchi M., Miyake H., Goto D.B., Uozumi N. 2009. Threonine at position 306 of the KAT1 potassium channel is essential for channel activity and is a target site for ABA-activated SnRK2/OST1/SnRK2.6 protein kinase. *Biochemical Journal*, 424(3): 439–448. <https://doi.org/10.1042/BJ20091221>
- Sauer M., Robert S., Kleine-Vehn J. 2013. Auxin: simply complicated. *Journal of Experimental Botany*, 64(9): 2565–2577. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert139>
- Sauter A., Davies W.J., Hartung W. 2001. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: The fate of the hormone on its way from root to shoot. *Journal of Experimental Botany*, 52(363): 1991–1997. <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.363.1991>
- Sauter A., Dietz K.-J., Hartung W. 2002. A possible stress physiological role of abscisic acid conjugates in root-to-shoot signalling. *Plant, Cell & Environment*, 25(2): 223–228. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00747.x>

- Savage J.A., Clearwater M.J., Haines D.F., Klein T., Mencuccini M., Sevanto S., Turgeon R., Zhang C. 2016. Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem physiology affect plant ecology? *Plant, Cell & Environment*, 39: 709–725. <https://doi.org/10.1111/pce.12602>
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. 2014. Cytokinins and the cell cycle. *Current Opinion in Plant Biology*, 21: 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.015>
- Schat H., Sharma S.S., Vooijs R. 1997. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. *Physiologia Plantarum*, 101(3): 477–482. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb01026.x>
- Schellingen K., Straeten Van Der, Vandenbussche F., Prinsen E., Remans T. 2014. Cadmium-induced ethylene production and responses in *Arabidopsis thaliana* rely on ACS2 and ACS6 gene expression. *BMC Plant Biology*, 14: 214–228. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0214-6>
- Schikora A., Schenk S.T., Hartmann A. 2016. Beneficial effects of bacteria-plant communication based on quorum sensing molecules of the N-acyl homoserine lactone group. *Plant Molecular Biology*, 90(6): 605–612. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0457-8>
- Schmulling T. 2002. New insights into the functions of cytokinins in plant development. *Journal of Plant Growth Regulation*, 21(1): 40–49. <https://doi.org/10.1007/s003440010046>
- Schopfer P. 2001. Hydroxyl radical-induced cell wall loosening in vitro and in vivo: Implications for the control of elongation growth. *Plant Journal*, 28(6): 679–688. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01187.x>
- Scofield S., Dewitte W., Nieuwland J., Murray J.A.H. 2013. The Arabidopsis homeobox gene SHOOT MERISTEMLESS has cellular and meristem-organisational roles with differential requirements for cytokinin and CYCD3 activity. *Plant Journal*, 75(1): 53–66. <https://doi.org/10.1111/tpj.12198>
- Seiler C., Harshavardhan V.T., Rajesh K., Reddy P.S., Strickert M., Rolletschek H., Scholz U., Wobus U., Sreenivasulu N. 2011. ABA biosynthesis and degradation contributing to ABA homeostasis during barley seed development under control and terminal drought-stress conditions. *Journal of Experimental Botany*, 62: 2615–2632. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq446>
- Sembdner G., Parthier B. 1993. The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Annual Review of Plant Biology*, 44: 569–589. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.44.060193.003033>
- Seo M. 2014. ABA Transmembrane Transport and Transporters. In: *Abscisic Acid: Metabolism, Transport and Signaling*. Ed. D.P. Zhang. Dordrecht: Springer, pp. 47–59. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9424-4_3
- Seo M., Peeters A.J., Koiwai H., Oritani T., Marion-Poll A., Zeevaart J.A., Koornneef M., Kamiya Y., Koshihara T. 2000. The Arabidopsis aldehyde oxidase 3 (AAO3) gene product catalyzes the final step in abscisic acid biosynthesis in leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 97: 12908–12913. <https://doi.org/10.1073/pnas.220426197>
- Shakirova F.M., Sakhabutdinova A.R., Bezrukova V., Fatkhutdinova R.A., Fatkhutdinova D.R. 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Science*, 164(3): 317–322. [http://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00415-6](http://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00415-6)
- Shan X., Yan J., Xie D. 2012. Comparison of phytohormones signaling mechanisms. *Current Opinion in Plant Biology*, 15(1): 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.09.006>
- Shan X.Y., Zhang Y.S., Peng W., Wang Z.L., Xie D.X. 2009. Molecular mechanism for jasmonate-induction of anthocyanin accumulation in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 60(13): 3849–3860. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp223>
- Shani E., Ben-Gera H., Shleizer-Burko S., Burko Y., Weiss D., Ori N. 2010. Cytokinin regulates compound leaf development in tomato. *Plant Cell*, 22(10): 3206–3217. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.078253>
- Shani E., Weinstain R., Zhang Y., Castillejo C., Kaiserli E., Chory J., Tsien R.Y., Estelle M. 2013. Gibberellins accumulate in the elongating endodermal cells of Arabidopsis root. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 110(12): 4834–4839. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300436110>

- Shani E., Yanai O., Ori N. 2006. The role of hormones in shoot apical meristem function. *Current Opinion in Plant Biology*, 9(5): 484–489. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.07.008>
- Sharaf A.E.M.M., Farghal I.I., Sofy M.R. 2009. Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of cadmium and lead on the broad bean and lupin plants. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 5(5): 668–673.
- Sharma A., Thakur S., Kumar V., Kanwar M.K., Kesavan A.K., Thukral A.K., Bhardwaj R., Alam P., Ahmad P. 2016. Pre-sowing seed treatment with 24-epibrassinolide ameliorates pesticide stress in *Brassica juncea* L. through the modulation of stress markers. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1569. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01569>
- Sharma A., Thakur S., Kumar V., Kesavan A.K., Thukral A.K., Bhardwaj R. 2017. 24-epibrassinolide stimulates imidacloprid detoxification by modulating the gene expression of *Brassica juncea* L. *BMC Plant Biology*, 17: 56.
- Sharma I., Ching E., Saini S., Bhardwaj R., Pati P.K. 2013. Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati-1. *Plant Physiology and Biochemistry*, 69: 17–26. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.04.013>
- Sharma I., Pati P.K., Bhardwaj R. 2011a. Effect of 24-epibrassinolide on oxidative stress markers induced by nickel-ion in *Raphanus sativus* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33: 1723–1735. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0709-1>
- Sharma I., Pati P.K., Bhardwaj R. 2011b. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence system in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity. *Ecotoxicology*, 20(4): 862–874. <https://doi.org/10.1007/s10646-011-0650-0>
- Sharma M., Laxmi A. 2015. Jasmonates: Emerging Players in Controlling Temperature Stress Tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1129–1150. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01129>
- Sharma R.K., Agrawal M. 2005. Biological effects of heavy metals: An overview. *Journal of Environmental Biology*, 26(24): 301–313.
- Shi G.R., Cai Q.S., Liu Q.Q., Wu L. 2009. Salicylic acid-mediated alleviation of cadmium-toxicity in hemp plants in relation to cadmium uptake, photosynthesis and antioxidant enzymes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(5): 969–977. <http://doi.org/10.1007/s11738-009-0312-5>
- Shi W-G., Li H, Liu T-X., Polle A., Peng C-H., Luo Z-B. (2015) Exogenous abscisic acid alleviates zinc uptake and accumulation in *Populus canescens* exposed to excess zinc. *Plant, Cell & Environment*, 38(1): 207–223. <https://doi.org/10.1111/pce.12434>
- Shi X., Gupta S., Lindquist I.E., Cameron C.T., Mudge J., Rashotte A.M. 2013. Transcriptome analysis of cytokinin response in tomato leaves. *PLoS One*, 8(1): e55090. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055090>
- Shine M.B., Yang J.W., El-Habbak M., Nagyabhyru P., Fu D.Q., Navarre D., Ghabria S., Kachroo P., Kachroo A. 2016. Cooperative functioning between phenylalanine ammonia lyase and isochorismate synthase activities contributes to salicylic acid biosynthesis in soybean. *New Phytologist*, 212(3): 627–636. <https://doi.org/10.1111/nph.14078>
- Shinozawa A., Otake R., Takezawa D., Umezawa T., Komatsu K., Tanaka K., Amagai A., Ishikawa S., Hara Y., Kamisugi Y., Cuming A.C., Hori K., Ohta H., Takahashi F., Shinozaki K., Hayashi T., Taji T., Sakata Y. 2019. SnRK2 protein kinases represent an ancient system in plants for adaptation to a terrestrial environment. *Communications Biology*, 2: 30. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0281-1>
- Shirley N.J., Aubert M.K., Wilkinson L.G., Bird D.C., Lora J., Yang X., Tucker M.R. 2019. Translating auxin responses into ovules, seeds and yield: Insight from Arabidopsis and the cereals. *Journal of Integrative Plant Biology*, 61(3): 310–336. <https://doi.org/10.1111/jipb.12747>
- Shkolnik-Inbar D., Bar-Zvi D. 2010. ABI4 mediates abscisic acid and cytokinin inhibition of lateral root formation by reducing polar auxin transport in Arabidopsis. *Plant Cell*, 22: 3560–3573. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.074641>
- Shu K., Chen Q., Wu Y., Liu R., Zhang H., Wang S., Tang S., Yang W., Xie Q. 2015. ABSCISIC ACID-INSENSITIVE 4 negatively regulates flowering through directly promoting Arabidopsis

- FLOWERING LOCUS C transcription. *Journal of Experimental Botany*, 67(1): 195–205. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv459>
- Shu S., Tang Y., Yuan Y., Sun J., Zhong M., Guo S. 2016. The role of 24-epibrassinolide in the regulation of photosynthetic characteristics and nitrogen metabolism of tomato seedlings under a combined low temperature and weak light stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 107: 344–353. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.06.021>
- Shukla A., Srivastava S., Suprasanna P. 2017. Genomics of Metal Stress-Mediated Signalling and Plant Adaptive Responses in Reference to Phytohormones. *Current Genomics*, 18(6): 512–522. <https://doi.org/10.2174%2F1389202918666170608093327>
- Siddiqui M.H., Al-Whahibi M.H., Basalah M.O. 2011. Interactive effect of calcium and gibberellins on nickel tolerance in relation to antioxidant system in *Triticum aestivum* L. *Protoplasma*, 248(3): 503–511. <https://doi.org/10.1007/s00709-010-0197-6>
- Silverman P., Seskar M., Kanter D., Schweizer P., Mettraux J.P., Raskin I. 1995. Salicylic acid in rice (biosynthesis, conjugation, and possible role). *Plant Physiology*, 108(2): 633–639. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.108.2.633>
- Simon S., Petrášek J. 2011. Why plants need more than one type of auxin. *Plant Science*, 180: 454–460. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.12.007>
- Simon S., Skůpa P., Viaene T., Zwiewka M., Tejos R., Klíma P., Čarná M., Rolčík J., De Rycke R., Moreno I., Dobrev P.I., Orellana A., Zažímalová E., Friml J. 2016. PIN6 auxin transporter at endoplasmic reticulum and plasma membrane mediates auxin homeostasis and organogenesis in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 211: 65–74. <https://doi.org/10.1111/nph.14019>
- Singh A., Banerjee A., Roychoudhury A. 2022. Fluoride tolerance in rice is negatively regulated by the 'stress-phytohormone' abscisic acid (ABA), but promoted by ABA-antagonist growth regulators, melatonin, and gibberellic acid. *Protoplasma*. <https://doi.org/10.1007/s00709-022-01740-7>
- Singh A., Lim G.-H., Kachroo P. 2017. Transport of chemical signals in systemic acquired resistance. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59: 336–344. <https://doi.org/10.1111/jipb.12537>
- Singh A., Dixit G., Mishra S., Dwivedi S., Tiwari M., Mallick S., Pandey V., Trivedi P.K., Chakrabarty D., Tripathi R.D. 2015. Salicylic acid modulates arsenic toxicity by reducing its root to shoot translocation in rice (*Oryza sativa* L.). *Frontiers in Plant Science*, 6: 340. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00340>
- Singh I., Shah K. 2014. Exogenous application of methyl jasmonate lowers the effect of cadmium-induced oxidative injury in rice seedlings. *Phytochemistry*, 108: 57–66. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.09.007>
- Singh S., Prasad S.M. 2014. Growth, photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: mechanism of toxicity amelioration by kinetin. *Scientia Horticulturae*, 176: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.06.022>
- Singh V.P., Kumar J., Singh M., Singh S., Prasad S.M., Dwivedi R., Singh M.P.V.V.B. 2016. Role of salicylic acid-seed priming in the regulation of Cr(VI) and UV-B toxicity in maize seedlings. *Plant Growth Regulation*, 78: 79–91. <https://doi.org/10.1007%2Fs10725-015-0076-4>
- Sirhindi G., Mir M.A., Sharma P., Gill S Singh, Kaur Harpreet, Mushtaq R. 2015. Modulatory role of jasmonic acid on photosynthesis pigments, antioxidants and stress makers of *Glycine max* L. under nickel stress. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 21(4): 559–565. <https://doi.org/10.1007%2Fs12298-015-0320-4>
- Sivaci A., Elmas E., Gumus F. 2008. Changes in abscisic acid contents of some aquatic plants exposed to cadmium and salinity. *International Journal of Botany*, 4: 104–108.
- Skylar A., Wu X. 2011. Regulation of meristem size by cytokinin signaling. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53(6): 446–454. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2011.01045.x>
- Slaymaker D.H., Navarre D.A., Clark D., del Pozo O., Martin G.B., Klessig D.F. 2002. The tobacco salicylic acid-binding protein 3 (SABP3) is the chloroplast carbonic anhydrase, which exhibits antioxidant capacity and plays a role in the hypersensitive response. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 99(18): 11640–11645. <https://doi.org/10.1073/pnas.182427699>

- Smirnoff N., Grant M. 2008. Plant biology: do DELLAs do defense? *Current Biology*, 18: R617–R619.
- Snoeren T.A., Mumm R., Poelman E.H., Yang Y., Pichersky E., Dicke M. 2010. The herbivore-induced plant volatile methyl salicylate negatively affects attraction of the parasitoid *Diadegma semiclausum*. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 479–489. <https://doi.org/10.1007/s10886-010-9787-1>
- Sofa A., Vitti A., Nuzzaci M., Tataranni G. 2013. Correlation between hormonal homeostasis and morphogenic responses in *Arabidopsis thaliana* seedlings growing in a Cd/Cu/Zn multi-pollution context. *Physiologia Plantarum*, 149(4): 487–498. <https://doi.org/10.1111/pp1.12050>
- Sofy M.R., Seleiman M.F., Alhammad B.A., Alharbi B.M., Mohamed H.I. 2020. Minimizing adverse effects of Pb on maize plants by combined treatment with jasmonic, salicylic acids and proline. *Agronomy*, 10(5): 699. <https://doi.org/10.3390/agronomy10050699>
- Song J.T. 2006. Induction of a salicylic acid glucosyltransferase, AtSGT₁, is an early disease response in *Arabidopsis thaliana*. *Molecules and Cells*, 22(2): 233–238.
- Song S., Qi T., Huang H., Xie D. 2013. Regulation of stamen development by coordinated actions of jasmonate, auxin, and gibberellin in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 6(4): 1065–1073. <https://doi.org/10.1093/mp/sst054>
- Sorefan K., Booker J., Haurigné K., Goussot M., Bainbridge K., Foo E., Chatfield S., Ward S., Beveridge C., Rameau C., Leyser O. 2003. *MAX4* and *RMS1* are orthologous dioxygenase-like genes that regulate shoot branching in *Arabidopsis* and pea. *Genes & Development*, 17(12): 1469–1474. <https://doi.org/10.1101/gad.256603>
- Spoel S.H., Mou Z., Tada Y., Spivey N.W., Genshik P., Dong X. 2009. Proteasome-mediated turnover of the transcription coactivator NPR1 plays dual roles in regulating plant immunity. *Cell*, 137(5): 860–872. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2009.03.038>
- Sponsel V., Hedden P. 2010. Gibberellin Biosynthesis and Inactivation. In: *Plant Hormones*. Ed. P.J. Davies. Dordrecht: Springer, pp. 63–94. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_4
- Srivastava A.K., Venkatachalam P., Raghobama K.G., Sahi S.V. 2007. Identification of lead-regulated genes by suppression subtractive hybridization in the heavy metal accumulator *Sesbania drummondii*. *Planta*, 225(6): 1353–1365. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0445-3>
- Srivastava M.K., Dwivedi U.N. 1998. Salicylic acid modulates glutathione metabolism in pea seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 153: 409–414.
- Srivastava S., Chiappetta A., Beatrice M. 2013. Identification and profiling of arsenic stress-induced miRNAs in *Brassica juncea*. *Journal of Experimental Botany*, 64(1): 303–315. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers333>
- Srivastava S., Srivastava A.K., Suprasanna P., D'Souza S.F. 2009. Comparative biochemical and transcriptional profiling of two contrasting varieties of *Brassica juncea* L. in response to arsenic exposure reveals mechanisms of stress perception and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 60: 3419–3431. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp181>
- Staswick P.E., Serban B., Rowe M., Tiryaki I., Maldonado M.T., Maldonado M.C., Suza W. 2005. Characterization of an *Arabidopsis* enzyme family that conjugates amino acids to indole-3-acetic acid. *Plant Cell*, 17(2): 616–627. <https://doi.org/10.1105/tpc.104.026690>
- Steffens B. 2014. The role of ethylene and ROS in salinity, heavy metal, and flooding responses in rice. *Frontiers in Plant Science*, 5: 685. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00685>
- Stroinski A., Chadzinikolau T., Gizewska K., Zielezinska M. 2010. ABA or cadmium induced phytochelatin synthesis in potato tubers. *Biologia Plantarum*, 54(1): 117–120. <https://doi.org/10.1007/s10535-010-0017-z>
- Sugawara S., Mashiguchi K., Tanaka K., Hishiyama S., Sakai T., Hanada K., Kinoshita-Tsujimura K., Yu H., Dai X., Takebayashi Y., Takeda-Kamiya N., Kakimoto T., Kawaide H., Natsume M., Estelle M., Zhao Y., Hayashi K., Kamiya Y., Kasahara H. 2015. Distinct Characteristics of Indole-3-Acetic Acid and Phenylacetic Acid, Two Common Auxins in Plants. *Plant & Cell Physiology*, 56(8): 1641–54. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv088>

- Sun L.R., Wang Y.B., He S.B., Hao F.S. 2018. Mechanisms for abscisic acid inhibition of primary root growth. *Plant Signaling & Behavior*, 13(9): e1500069. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1500069>
- Sun P., Tian Q-Y., Chen J., Zhang W-H. 2010. Aluminium-induced inhibition of root elongation in Arabidopsis is mediated by ethylene and auxin. *Journal of Experimental Botany*, 61(2): 347–356. <https://dx.doi.org/10.1093/jxb/ert021>
- Sun S., Wang H., Yu H., Zhong C., Zhang X., Peng J., Wang X. 2013. GASA14 regulates leaf expansion and abiotic stress resistance by modulating reactive oxygen species accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 64(6): 1637–1647. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert021>
- Sun T. 2010. Gibberellin Signal Transduction in Stem Elongation & Leaf Growth. In: *Plant Hormones*. Ed. P.J. Davies. Dordrecht: Springer, 707 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2686-7_15
- Sun T.-P. 2011. The Molecular Mechanism and Evolution of the GA–GID1–DELLA Signaling Module in Plants. *Current Biology*, 21(9): R338–R345 <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.02.036>
- Sun X., Shantharaj D., Kang X., Ni M. 2010. Transcriptional and hormonal signaling control of Arabidopsis seed development. *Current Opinion in Plant Biology*, 13: 611–620. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.08.009>
- Suzuki M., Kao C.Y., Cocciolone S., McCarty D.R. 2001. Maize VP1 complements Arabidopsis abi3 and confers a novel ABA/auxin interaction in roots. *Plant Journal*, 28: 409–418. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113X.2001.01165.x>
- Suzuki T., Miwa K., Ishikawa K., Yamada H., Aiba H., Mizuno T. 2001. The Arabidopsis sensor His-kinase, AHK4, can respond to cytokinins. *Plant & Cell Physiology*, 42(2): 107–113. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce037>
- Swarup K., Benkova E., Swarup R., Casimiro I., Peret B., Yang Y., Parry G., Nielsen E., De Smet I., Vanneste S., Levesque M.P., Carrier D., James N., Calvo V., Ljung K., Kramer E., Roberts R., Graham N., Marillonnet S., Patel K., Jones J.D.G., Taylor C.G., Schachtman D.P., May S., Sandberg G., Benfey P., Friml J., Kerr I., Beeckman T., Laplaze L., Bennett M.J. 2008. The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. *Nature Cell Biology*, 10: 946–954. <https://doi.org/10.1038/ncb1754>
- Swarup R., Parry G., Graham N., Allen T., Bennett M. 2002. Auxin cross-talk: integration of signalling pathways to control plant development. *Plant Molecular Biology*, 49(3–4): 411–426. https://doi.org/10.1007/978-94-010-0377-3_12
- Swarup R., Perry P., Hagenbeek D., Van Der Staeten D., Beemster G.T.S., Sandberg G., Bhalerao R., Ljung K., Bennett M.J. 2007. Ethylene upregulates auxin biosynthesis in Arabidopsis seedlings to enhance inhibition of root cell elongation. *Plant Cell*, 19(7): 2186–2196. <https://doi.org/10.1105/tpc.107.052100>
- Symons G.M., Ross J.J., Jager C.E., Reid J.B. 2008. Brassinosteroid transport. *Journal of Experimental Botany*, 59: 17–24. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm098>
- Sytar O., Kumari P., Yadav S., Brestic M., Rastogi A. 2019. Phytohormone Priming: Regulator for Heavy Metal Stress in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38 (2): 739–752. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9886-8>
- Syvash O.O., Zolotareva O.K. 2017. Regulation of chlorophyll degradation in plant tissues. *Biotechnologia Acta*, 10(3): 20–30. <https://doi.org/10.15407/biotech10.03.020>
- Szalai G., Krantev A., Yordanova R., Popova L.P., Janda T. 2013. Influence of salicylic acid on phytochelatin synthesis in *Zea mays* during Cd stress. *Turkish Journal of Botany*, 37(4): 708–714. <https://doi.org/10.3906/bot-1210-6>
- Tada Y., Spoel S.H., Pajerowska-Mukhtar K., Mou Z., Song J., Wang C., Zuo J., Dong X. 2008. Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins. *Science*, 321(5891): 952–956. <https://doi.org/10.1126/science.1156970>

- Taiz L., Eduardo Zeiger E, Ian M. Møller I.M., Murphy A. 2015. Hormone biosynthetic pathways. Appendix 3. In: *Plant Physiology and Development*. 6th edition. <http://6e.plantphys.net/app03.html#>
- Taiz L., Zeiger E. 2003. Abscisic acid: A seed maturation and antistress signal. In: Taiz L., E. Zeiger (eds.). *Plant Physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, pp. 539–558.
- Takatsuka H., Umeda M. 2014. Hormonal control of cell division and elongation along differentiation trajectories in roots. *Journal of Experimental Botany*, 65(10): 2633–2643. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert485>
- Takei K., Yamaya T., Sakakibara H. 2004. Arabidopsis CYP735A1 and CYP735A2 encode cytokinin hydroxylases that catalyze the biosynthesis of trans-zeatin. *Journal of Biological Chemistry*, 279: 41866–41872. <https://doi.org/10.1074/jbc.M406337200>
- Takino J., Kozaki T., Sato Y., Liu C., Ozaki T., Minami A., Oikawa H. 2018. Unveiling biosynthesis of the phytohormone abscisic acid in fungi: unprecedented mechanism of core scaffold formation catalyzed by an unusual sesquiterpene synthase. *Journal of the American Chemical Society*, 140(39): 12392–12395. <https://doi.org/10.1021/jacs.8b08925>
- Tal I., Zhang Y., Jørgensen M.E., Pisanty O., Barbosa I.C.R., Zourelidou M., Regnault T., Crocoll C., Olsen C.E., Weinstain R. Schwechheimer C., Halkier B.A., Nour-Eldin H.H., Estelle M., Shani E. 2015. The *Arabidopsis* NPF3 protein is a GA transporter. *Nature Communications*, 7: 11486. <https://doi.org/10.1038/ncomms11486>
- Tamás L., Mistrík I., Alemayehu A., Zelinová V., Bočová B., Huttová J. 2015. Salicylic acid alleviates cadmium-induced stress responses through the inhibition of Cd-induced auxin-mediated reactive oxygen species production in barley root tips. *Russian Journal of Plant Physiology*, 173: 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.08.018>
- Tandon S.A., Kumar R., Parsana S. 2015. Auxin treatment of wetland and non-wetland plant species to enhance their phytoremediation efficiency to treat municipal wastewater. *Journal of Scientific and Industrial Research*, 74: 702–707.
- Tanimoto E., Hirano K. 2013. Role of Gibberellins in Root Growth. In: *Plant Roots. The Hidden Half*. Fourth edition. Eds A. Eshel, T. Beekman. Boca Raton: CRC Press, pp. 13–14. <https://doi.org/10.1201/b14550>
- Teale W.D., Paponov I.A., Palme K. 2006. Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 7(11): 847–859. <https://doi.org/10.1038/nrm2020>
- Thalman M., Pazmino D., Seung D., Horrer D., Nigro A., Meier T., Kölling K., Pfeifhofer H.W., Zeeman S.C., Santelia D. 2016. Regulation of leaf starch degradation by abscisic acid is important for osmotic stress tolerance in plants. *Plant Cell*, 28(8): 1860–1878. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00143>
- Thines B., Katsir L., Melotto M., Niu Y., Mandaokar A., Liu G., Browse J. 2007. JAZ repressor proteins are targets of the SCF(COI₁) complex during jasmonate signalling. *Nature*, 448(7154): 661–666. <https://doi.org/10.1038/nature05960>
- Thomas J.C., Perron M., LaRosa P.C., Smigocki A.C. 2005. Cytokinin and the regulation of a tobacco metallothionein-like gene during copper stress. *Physiologia Plantarum*, 123: 262–271. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00440.x>
- Thounaojam T.C., Panda P., Mazumdar P., Kumar D., Sharma G.D., Sahoo L., Panda S.K. 2012. Excess copper induced oxidative stress and response of antioxidants in rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, 53: 33–39. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.01.006>
- Titapiwatanakun B., Blakeslee J.J., Bandyopadhyay A., Yang H., Mravec J., Sauer M., Cheng Y., Adamec J., Nagashima A., Geisler M., Sakai T., Friml J., Peer W.A., Murphy A.S. 2009. ABCB19/PGP19 stabilizes PIN1 in membrane microdomains in *Arabidopsis*. *Plant Journal*, 57: 27–44. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03668>
- Tivendale N.D., Davidson S.E., Davies N.W., Smith J.A., Dalmais M., Bendahmane A.I., Quittenden L.J., Sutton L., Bala R.K., Le Signor C., Thompson R., Horne J., Reid J.B., Ross J.J. 2012.

- Biosynthesis of the halogenated auxin, 4-chloroindole-3-acetic acid. *Plant Physiology*, 159: 1055–1063. <https://doi.org/10.1104/pp.112.19845>
- Tognetti V.B., Van Aken O., Morreel K., Vandenbroucke K., van de Cotte B., De Clercq I., Chiwocha S., Fenske R., Prinsen E., Boerjan W., Genty B., Stubbs K.A., Inzé D., Van Breusegem F. 2010. Perturbation of indole-3-butyric acid homeostasis by the UDP-glucosyltransferase UGT74E2 modulates Arabidopsis architecture and water stress tolerance. *Plant Cell*, 22(8): 2660–2679. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.071316>
- Tooro P.E., Van Aelst A.C., Hilhors H.W.M. 2000. The Second Step of the Biphasic Endosperm Cap Weakening that Mediates Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Seed Germination is Under Control of ABA. *Journal of Experimental Botany*, 51(349): 1371–1379.
- Torrens-Spence M.P., Bobokalonova A., Carballo V., Glinkerman C.M., Pluskal T., Shen, A., Weng J.-K. 2019. PBS3 and EPS1 complete salicylic acid biosynthesis from isochorismate in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 12: 1577–1586. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2019.11.005>
- Trainotti L., Tadiello A., Casadoro G. 2007. The involvement of auxin in the ripening of climacteric fruits comes of age: the hormone plays a role of its own and has an intense interplay with ethylene in ripening peaches *Journal of Experimental Botany*, 58(12): 3299–308. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm178>
- Trinh N., Huang T., Chi W., Fu S., Chen C. 2014. Chromium stress response effect on signal transduction and expression of signaling genes in rice. *Physiologia Plantarum*, 150(2): 205–224. <https://doi.org/10.1111/ppl.12088>
- Trivellini A., Cocetta G., Hunter D. A., Vernieri P., Ferrante A. 2016. Spatial and temporal transcriptome changes occurring during flower opening and senescence of the ephemeral hibiscus flower. *Journal of Experimental Botany*, 67: 5919–5931. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw295>
- Trivellini A., Ferrante A., Vernieri P., Serra G. 2011. Effects of promoters and inhibitors of ABA and ethylene on flower senescence of *Hibiscus rosa-sinensis* L. *Journal of Plant Growth Regulation*, 30: 175–184. <https://doi.org/10.1093/jxb/err218>
- Tsygankova V.A. 2015. Genetic Control and Phytohormonal Regulation of Plant Embryogenesis. *International Journal of Medical Biotechnology & Genetics*, 3(1): 90–20.
- Tuteja N., Sopory S.K. 2008. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 3(8): 525–536. <https://doi.org/10.4161%2Fpsb.3.8.6186>
- Ubeda-Tomas S., Federici F., Casimiro I., Beemster G.T.S., Bhalerao R., Swarup R., Doerner P., Haseloff J., Bennett M.J. 2009. Gibberellin signaling in the endodermis controls Arabidopsis root meristem size. *Current Biology*, 19(14): 1194–1199. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.06.023>
- Uchiumi T., Okamoto T. 2010. Rice fruit development is associated with an increased IAA content in pollinated ovaries. *Planta*, 232: 579–592. <https://doi.org/10.1007/s00425-010-1197-7>
- Ulfat A., Majid S.A., Hameed A. 2017. Hormonal seed priming improves wheat (*Triticum aestivum* L.) field performance under drought and non-stress conditions. *Pakistan Journal of Botany*, 49: 1239–1253.
- Uozu S., Tanaka-Ueguchi M., Kitano H., Hattori K., Matsuoka M. 2000. Characterization of XET-related genes of rice. *Plant Physiology*, 122(3): 853–859. <https://doi.org/10.1104%2Fpp.122.3.853>
- Uzelac B., Janošević D., Stojičić D., Budimir S. 2012. Effect of cytokinins on shoot apical meristem in *Nicotiana tabacum*. *Archives of Biological Sciences*, 64(2): 511–516. <http://doi.org/10.2298/ABS1202511U>
- Uzunova A.N., Popova L.P. 2000. Effect of salicylic acid on leaf anatomy and chloroplast ultrastructure of barley plants. *Photosynthetica*, 38: 243–250. <https://doi.org/10.1023/A:1007226116925>
- Vaieretti M.V., Di'az S., Vile D., Garnier E. 2007. Two Measurement Methods of Leaf Dry Matter Content Produce Similar Results in a Broad Range of Species. *Annals of Botany*, 99: 955–958. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm022>

- Vallejos-Torres G., Arévalo L.A., Ríos O., Cerna A., Marín C. 2020. Propagation of rust-tolerant *Coffea arabica* L. plants by sprout rooting in microtunnels. *J Soil Sci Plant Nutr.* 20 (3): 933–940. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00180-7>
- Van Doorn W.G., Fisun G.C., Pak C., Harkema H. 2013. Delay of Iris flower senescence by cytokinins and jasmonates. *Physiologia Plantarum*, 148: 105–120. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01690.x>
- Vanhoudt N., Vandenhove H., Horemans N., Wannijn J., Bujanic A., Vangronsveld J., Cuypers A. 2010. Study of oxidative stress related responses induced in *Arabidopsis thaliana* following mixed exposure to uranium and cadmium. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(10–11): 879–886. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.005>
- Vassilev A., Lidon F., Scotti P., Da Graca M., Yordanov I. 2004. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants. *Biologia Plantarum*, 48: 153–156. <https://doi.org/10.1023/B:BIOP.0000024295.27419.89>
- Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2019. Effect of exogenous abscisic acid on seed germination and growth of winter wheat seedlings under zinc stress. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 15: 68–78.
- Velada I., Cardoso H., Porfirio S., Peixe A. 2020. Expression profile of PIN-formed auxin efflux carrier genes during IBA-induced in vitro adventitious rooting in *Olea europaea* L. *Plants*, 9: 1–15. <https://doi.org/10.3390/plants9020185>
- Velasquez S.M., Barbez E., Kleine-Vehn J., Estevez J.M. 2016. Auxin and Cellular Elongation. *Plant Physiology*, 170: 1206–1215. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01863>
- Vera-Sirera F., Gomez M.D., Perez-Amador M.A. 2016. DELLA proteins, a group of GRAS transcription regulators that mediate gibberellin signaling. In: *Plant Transcription Factors*. Academic Press, pp. 313–328. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800854-6.00020-8>
- Verhoef N., Yokota T., Shibata K., De Boer G.J., Gerats T., Vandebussche M., Koes R., Souer E. 2013. Brassinosteroid biosynthesis and signalling in *Petunia hybrida*. *Journal of Experimental Botany*, 64(8): 2435–2448. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert102>
- Verma S., Attuluri V.P.S., Robert H.S. 2021. An Essential Function for Auxin in Embryo Development. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 13: a039966. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a039966>
- Vernay P., Gauthier-Moussard C., Hitmi A. 2007. Interaction of bioaccumulation of heavy metal chromium with water relation, mineral nutrition and photosynthesis in developed leaves of *Lolium perenne* L. *Chemosphere*, 68(8): 1563–1575. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.02.052>
- Vert G., Walcher C.L., Chory J., Nemhauser J.L. 2008. Integration of auxin and brassinosteroid pathways by Auxin Response Factor 2. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. 105(28): 9829–9834. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803996105>
- Veselov D.S., Kudoyarova G. R., Symonyan M., Veselov St. 2003. Effect of cadmium on ion uptake, transpiration and cytokinin content in wheat seedlings. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 29: 353–359.
- Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Kudryakova N.V., Kusnetsov V.V. 2017. Role of cytokinins in stress resistance of plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 64(1): 15–27.
- Vicente M.R.-S., Plasencia J. 2011. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany*, 62(10): 3321–3338. <https://doi.org/10.1093/jxb/err031>
- Vick B., Zimmerman D. 1983. The biosynthesis of jasmonic acid: a physiological role for plant lipoxygenases. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 11(2): 470–477. [https://doi.org/10.1016/0006-291x\(83\)90330-3](https://doi.org/10.1016/0006-291x(83)90330-3)
- Villiers F., Jourdain A., Bastien O., Leonhardt N., Fujioka S., Tichtinck G., Parcy F., Bourguignon J., Hugouvieux V. 2012. Evidence for functional interaction between brassinosteroids and cadmium response in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 63(3): 1185–1200. <http://doi.org/10.1093/jxb/err335>

- Vincevica-Gaile Z., Klavins M. 2012. Transfer of metals in food chain: an example with copper and lettuce. *Environmental and Climate Technologies*, 10: 21–24. <https://doi.org/10.2478/v10145-012-0021-y>
- Vishal B., Kumar P.P. 2018. Regulation of seed germination and abiotic stresses by gibberellins and abscisic acid. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00838>
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. 2017. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in Plant Science*, 8: 161–173. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
- Vlot A.C., Dempsey D.A., Klessig D.F. 2009. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 177–206. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.050908.135202>
- Vlot A.C., Klessig D.F., Park S.-W. 2008. Systemic acquired resistance: the elusive signal(s). *Current Opinion in Plant Biology*, 11: 436–442. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.05.003>
- Vodnik D., Gaberscik A., Gogala N. 1999. Lead phototoxicity in Norway spruce: the effects of lead and zeatin-riboside on root respiratory potential. *Phyton*, 39: 155–159.
- Voytenko L.V., Vasyuk V.A. Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2019. Effect of exogenous treatment with abscisic acid on phytohormones accumulation in winter wheat seedlings under zinc stress. *Advances in Biology & Earth Sciences*, 4(3): 184–195.
- Vriet C., Russinova E., Reuzeau C. 2012. Boosting Crop Yields with Plant Steroids. *Plant Cell*, 24(3): 842–857. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.094912>
- Wagstaff C., Yang J.W., Stead A.D., Buchanan-Wollaston V., Roberts J.A. 2009. A molecular and structural characterization of senescing Arabidopsis siliques and comparison of transcriptional profiles with senescing petals and leaves. *Plant Journal*, 57(4): 690–705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2008.03722.x>
- Walker-Simmons M., Kudrna D., Warner R. 1989. Reduced accumulation of ABA during water stress in a molybdenum cofactor mutant of barley. *Plant Physiology*, 90(2): 28–43. <https://doi.org/10.1104/pp.90.2.728>
- Wang D., Pajerowska-Mukhtar K., Hendrickson Culler A, Dong X. 2007. Salicylic acid inhibits pathogen growth in plants through repression of the auxin signaling pathway. *Current Biology*, 17(20): 1784–1790. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.09.025>
- Wang F., Yu G., Liu P. 2019. Transporter-mediated subcellular distribution in the metabolism and signaling of jasmonates. *Frontiers in Plant Science*, 10: 390–399. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00390>
- Wang H., Feng T., Peng X., Yan M., Zhou P., Tang X. 2009. Ameliorative effects of brassinosteroid on excess manganese-induced oxidative stress in *Zea mays* L. leaves. *Agricultural Sciences in China*, 8: 1063–1074. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(08\)60314-4](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(08)60314-4)
- Wang J., Chen J., Pan K. 2013. Effect of exogenous abscisic acid on the level of antioxidants in *Atractylodesma crocephala* Koidz under lead stress. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(3): 1441–1449. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-1048-0>
- Wang J., Song L., Gong X., Xu J., Li M. 2020. Functions of Jasmonic Acid in Plant Regulation and Response to Abiotic Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(4): 1446. <https://doi.org/10.3390/ijms21041446>
- Wang P., Xue L., Batelli G., Lee S., Hou Y.J., Van Oosten M.J., Zhang H., Tao W.A., Zhu J.K. 2013. Quantitative phosphoproteomics identifies SnRK2 protein kinase substrates and reveals the effectors of abscisic acid action. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 110(27): 11205–11210. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308974110>
- Wang R., Wang J., Zhao L., Yang S., Song Y. 2014a. Impact of heavy metal stresses on the growth and auxin homeostasis of Arabidopsis seedlings. *BioMetals*, 28(1): 123–132. <https://doi.org/10.1007/s10534-014-9808-6>
- Wang S.Y. 1999. Methyl jasmonate reduces water stress in strawberry. *Journal of Plant Growth Regulation*, 18(3): 127–134. <https://doi.org/10.1007/pl00007060>

- Wang X., Kota U., He K., Blackburn K., Li J., Goshe M.B., Huber S.C., Clouse S.D. 2008. Sequential transphosphorylation of the BRI1/BAK1 receptor kinase complex impacts early events in brassinosteroid signaling. *Developmental Cell*, 15: 220–235. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2008.06.011>
- Wang Y., Wang Y., Kai W., Zhao B., Chen P., Sun L., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Wang Y., Pei Y., Leng P. 2014b. Transcriptional regulation of abscisic acid signal core components during cucumber seed germination and under Cu²⁺, Zn²⁺, NaCl and simulated acid rain stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 76: 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.01.003>
- Wang Y., Zhang T., Wang R., Zhao Y. 2018. Recent advances in auxin research in rice and their implications for crop improvement. *Journal of Experimental Botany*, 69(2): 255–263. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx228>
- Wanga B., Chub J., Yua T., Xua Q., Sunb X., Yuana J., Xionga G., Wang G., Wang Y., Lia J. 2015. Tryptophan-independent auxin biosynthesis contributes to early embryogenesis in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 112 (15): 4821–4826. <https://doi.org/10.1073/pnas.1503998112>
- Wani A.B., Chadar H., Wani A.H., Singh S., Upadhyay N. 2017. Salicylic acid to decrease plant stress. *Environmental Chemistry Letters*, 15: 101–123.
- Wasternack C., Feussner I. 2018. The oxylipin pathways: Biochemistry and function. *Annual Review of Plant Biology*, 69: 363–386. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040440>
- Wasternack C., Forner S., Strnad M., Hause B. 2013. Jasmonates in flower and seed development. *Biochimie*, 95(1): 79–85. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2012.06.005>
- Wasternack C., Song S. 2017. Jasmonates: Biosynthesis, metabolism, and signaling by proteins activating and repressing transcription. *Journal of Experimental Botany*, 68(6): 1303–1321. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw443>
- Wasternack C., Strnad M. 2016. Jasmonate signaling in plant stress responses and development – active and inactive compounds. *New Biotechnology*, 33: 604–613. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.11.001>
- Wei Z., Li J. 2015. Brassinosteroids Regulate Root Growth, Development, and Symbiosis. *Molecular Plant*, 9(1): 86–100. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.12.003>
- Weijers D., Benkova E., Jäger K.E., Schlereth A., Hamann T., Kientz M., Wilmoth J.C., Reed J.W., Jürgens G. 2005. Developmental specificity of auxin response by pairs of ARF and Aux/IAA transcriptional regulators. *EMBO Journal*, 24(10): 1874–1885. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600659>
- Weijers D., Wagner D. 2016. Transcriptional Responses to the Auxin Hormone. *Annual Review of Plant Biology*, 67: 539–574. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-112122>
- Weiner J.J., Peterson F.C., Volkman B.F., Cutler S.R. 2010. Structural and functional insights into core ABA signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 13: 495–502. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.09.007>
- Weiss D., Ori N. 2007. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones. *Plant Physiology*, 144: 1240–1246.
- Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmülling T. 2003. Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity. *Plant Cell*, 15(11): 2532–2550. <https://doi.org/10.1105/tpc.014928>
- Weston D.E., Elliott R.C., Lester D.R., Rameau C., Reid J.B., Murfet I.C., Ross J.J. 2008. The Pea DELLA proteins LA and CRY are important regulators of gibberellin synthesis and root growth. *Plant Physiology*, 147(1): 199–205. <https://doi.org/10.1104/pp.108.115808>
- White C.N., Proebsting W.M., Hedden P., Rivin C.J. 2000. Gibberellins and seed development in maize. I. Evidence that gibberellin/abscisic acid balance governs germination versus maturation pathways. *Plant Physiology*, 122: 1081–1088. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1081>

- Wie Z., Li J. 2020. Regulation of brassinosteroid homeostasis in higher plants. *Frontiers in Plant Science*, 11: 583–622. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.583622>
- Wilkinson S., Davies, W.J. 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant, Cell & Environment*, 33(4): 510–525. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02052.x>
- Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143: 155–162.
- Wojciechowska N., Sobieszczuk-Nowicka E., Bagniewska-Zadworna A. 2018. Plant organ senescence – regulation by manifold pathways. *Plant Biology*, 20(2): 167–181. <https://doi.org/10.1111/plb.12672>
- Wong M.H. 2012. *Environmental Contamination: Health Risks and Ecological Restoration*. 1st edition. USA: Taylor & Francis Group. Boca Raton, FL: CRC Press. 518 p.
- Woodward A.W., Bartel B. 2005. Auxin: regulation, action, and interaction. *Annals of Botany*, 95(5): 707–735. <https://doi.org/10.1093/aob/mci083>
- Wu J., Ichihashi Y., Suzuki T., Shibata A., Shirasu K., Yamaguchi N., Ito T. 2019. Abscisic acid-dependent histone demethylation during postgermination growth arrest in Arabidopsis. *Plant Cell Environment*, 42(7): 2198–2214. <https://doi.org/10.1111/pce.13547>
- Wu W., Zhang Q., Ervin E.H., Yang Z., Zhang X. 2017. Physiological mechanism of enhancing salt stress tolerance of perennial ryegrass by 24-epibrassinolide. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01017>
- Wulfetange K., Lomin S.N., Romanov G.A., Stolz A., Heyl A., Schmülling T. 2011. The cytokinin receptors of Arabidopsis are located mainly to the endoplasmic reticulum. *Plant Physiology*, 156(4): 1808–1818. <https://doi.org/10.1104/pp.111.180539>
- Wybouw B., De Rybel B. 2019. Cytokinin – A Developing Story. *Trends in Plant Science*, 24(2): 177–185. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.10.012>
- Xia X., Wang Y., Zhou Y., Tao Y., Mao W., Shi K., Asami T., Chen Z., Yu J. 2009. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance. *Plant Physiology*, 150(2): 801–814. <https://doi.org/10.1104/PP.109.138230>
- Xia X-J., Huang L-F., Zhou Y-H., Mao W-H., Shi K., Wu J-X., Asami T., Chen Z., Yu J-Q. 2009. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of Rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus* L. *Planta*, 230: 1185. <https://doi.org/10.1007/s00425-009-1016-1>
- Xiang C., Oliver D.J. 1998. Glutathione metabolic genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in Arabidopsis. *Plant Cell*, 10(9): 1539-1550. <https://doi.org/10.1105/tpc.10.9.1539>
- Xie X., Wang Y., Datla R., Ren M. 2021. Auxin and Target of Rapamycin Spatiotemporally Regulate Root Organogenesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(21): 11357. <https://doi.org/10.3390/ijms222111357>
- Xie Z., Fan B., Chen C., Chen Z. 2001. An important role of an inducible RNA-dependent RNA polymerase in plant antiviral defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 98(11): 6516–6521. <https://doi.org/10.1073/pnas.111440998>
- Xie Z., Zhang Z-L., Hanzlik S., Cook E., Shen Q.J. 2007. Salicylic acid inhibits gibberellin-induced alpha-amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic-acid-inducible WRKY gene. *Plant Molecular Biology*, 64: 293–303. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9152-0>
- Xiong L., Zhu J.-K. 2003. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiology*, 133 (1): 29–36. <https://doi.org/10.1104/pp.103.025395>
- Xu L., Zhao H., Ruan W., Deng M., Wang F., Peng J., Luo J., Chen Z., Yi K. 2017. Abnormal inflorescence meristem functions in salicylic acid biosynthesis to maintain proper reactive oxygen species levels for root meristem activity in rice. *Plant Cell*, 29(3): 560–574. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00665>

- Xu L.H., Liu F.Q., Wang Z.L., Peng W., Huang R.F., Huang D.F., Xie D.X. 2001. An Arabidopsis mutant *cex1* exhibits constant accumulation of jasmonate-regulated *AtVSP*, *Thi2.1* and *PDF1.2*. *FEBS Letters*, 494(3): 161–164. [https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(01\)02331-6](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(01)02331-6)
- Xu Y.H., Liao Y.C., Zhang Z., Liu J., Sun P.W., Gao Z.H., Wei J.H. 2020. Jasmonic acid is a crucial signal transducer in heat shock induced sesquiterpene formation in *Aquilaria sinensis*. *Scientific Reports*, 6: 21843. <https://doi.org/10.1038/srep21843>
- Xu Y-X., Mao J., Chen W., Qian T-T., Liu S-C., Hao W-J., Li C-F., Chen L. 2016. Identification and expression profiling of the auxin response factors (ARFs) in the tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) under various abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 98: 46–56. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.11.014>
- Xu Z.J., Nakajima M., Suzuki Y., Yamaguchi I. 2002. Cloning and characterization of the abscisic acid-specific glucosyltransferase gene from adzuki bean seedlings. *Plant Physiology*, 129(3): 1285–1295. <https://doi.org/10.1104/pp.001784>
- Xu Z.-Y., Lee K.H., Dong T., Jeong J.C., Jin J.B., Kanno Y., Kim D.H., Kim S.Y., Seo M., Bressan R.A., Yun D.J., Hwang I. 2012. A vacuolar β -glucosidase homolog that possesses glucose-conjugated abscisic acid hydrolyzing activity plays an important role in osmotic stress responses in Arabidopsis. *Plant Cell*, 24(5): 2184–1299. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.095935>
- Xu Z.Y., Yoo Y.J., Hwang I. 2014. ABA Conjugates and Their Physiological Roles in Plant Cells. In: *Abscisic Acid: Metabolism, Transport and Signaling*. Ed. Zhang. Dordrecht, Netherlands: Springer, pp. 77–87. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9424-4_5
- Xuan W., Audenaert D., Parizot B., Möller B.K., Njo M.F., De Rybel B., De Rop G., Van Isterdael G., Mähönen A.P., Vanneste S., Beeckman T. 2015. Root Cap-Derived Auxin Pre-patterns the Longitudinal Axis of the Arabidopsis Root. *Current Biology*, 25(10): 1381–1388. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.03.046>
- Xue L., Cui H., Buer B., Vijayakumar V., Delaux P-M., Junkermann S., Bucher M. 2015. Network of GRAS transcription factors involved in the control of arbuscule development in *Lotus japonicus*. *Plant Physiology*, 167(3): 854–871. <https://doi.org/10.1104/pp.114.255430>
- Yamaguchi S., Nambara E. 2006. Seed development and germination. In: *Plant Hormone Signaling*. Eds P. Hedden, S.G. Thomas. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., p. 311–338.
- Yamaji N., Xia J.X., Mitani-Ueno N., Yokosho K., Ma J.F. 2013. Preferential delivery of zinc to developing tissues in rice is mediated by P-type heavy metal ATPase OsHMA2. *Plant Physiology*, 162: 927–939.
- Yamamoto Y., Kamiya N., Morinaka Y., Matsuoka M., Sazuka T. 2007. Auxin biosynthesis by the *YUCCA* genes in rice. *Plant Physiology*, 143(3): 1362–1371. <https://doi.org/10.1104/pp.106.091561>
- Yang D., Li Y., Shi Y., Cui Z., Luo Y., Zheng M., Chen J., Li Ya., Yin Y., Wang Z. 2016. Exogenous cytokinins increase grain yield of winter cultivars by improving stay-green characteristics under heat stress. *PLoS One*, 11(5): e0155437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155437>
- Yaronskaya E., Vershilovskaya I., Poers Y., Alawady A.E., Averina N., Grimm B. 2006. Cytokinin effects on tetrapyrrole biosynthesis and photosynthetic activity in barley seedlings. *Planta*, 224(3): 700–709. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0249-5>
- Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E., Shvidenko N.V., Lugovaya A.A., Dmitriev A.P. 2015. Salt stress response in *Arabidopsis thaliana* plants with defective jasmonate signaling. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 51: 451–454. <https://doi.org/10.1134/S000368381504016X>
- Yeh C., Hsiao L., Huang H. 2004. Cadmium activates a mitogen-activated protein kinase gene and MBP kinases in rice. *Plant and Cell Physiology*, 45(9): 1306–1312. <https://doi.org/10.1093/pcp/pch135>
- Yeh C., Hung W., Huang H. 2003. Copper treatment activates mitogen-activated protein kinase signalling in rice. *Physiologia Plantarum*, 119(3): 392–399. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00191.x>
- Yokota T., Ogino Y., Suzuki H., Takahashi N., Saimoto H., Fujioka S., Sakurai A. 1991. Metabolism and biosynthesis of brassinosteroids. In: *Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity, and*

- Application, ACS Symposium Series 474*. Eds H.G. Cutler, T. Yokota, G. Adam. Washington, DC: American Chemical Society, pp. 86–89.
- Yonekura-Sakakibara K., Kojima M., Yamaya T., Sakakibara H. 2004. Molecular characterization of cytokinin-responsive histidine kinases in maize. Differential ligand preferences and response to *cis*-zeatin. *Plant Physiology*, 134(4): 1654–1661. <https://doi.org/10.1104/pp.103.037176>
- Yoon G.M., Kieber J.J. 2013. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid as a signalling molecule in plants. *AoB Plants*, 5: plt017. <https://doi.org/10.1093%2Faobpla%2Fplt017>
- Yoshida T., Christmann A., Yamaguchi-Shinozaki K., Grill E., Fernie A.R. 2019. Revisiting the Basal Role of ABA - Roles Outside of Stress. *Trends in Plant Science*, 24(7): 625–635. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.04.008>
- Yoshimitsu Y., Tanaka K., Fukuda W., Asami T., Yoshida S., Hayashi K.I., Kamiya Y., Jikumaru Y., Shigeta T., Nakamura Y., Matsuo T., Okamoto S. 2011. Transcription of *DWARF4* plays a crucial role in auxin-regulated root elongation in addition to brassinosteroid homeostasis in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 6: e23851. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023851>
- Youssef H.M., Eggert K., Koppolu R., Alqudah A.M., Poursarebani N., Fazeli A., Sakuma S., Tagiri A., Rutten T., Govind G., Lundqvist U., Graner A., Komatsuda T., Sreenivasulu N., Schnurbusch T. 2017. VRS2 regulates hormone-mediated inflorescence patterning in barley. *Nature Genetics*, 49(1): 157–161. <https://doi.org/10.1038/ng.3717>
- Youssef H.M., Hansson M. 2019. Crosstalk among hormones in barley spike contributes to the yield. *Plant Cell Reports*, 38: 1013–1016. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02430-0>
- Yu L., Luo Y.F., Liao B., Xie L.J., Chen L., Xiao S., Li J., Hu S., Shu W. 2012. Comparative transcriptomics analysis of transporters, phytohormone and lipid metabolism pathways in response to arsenic stress in rice (*Oryza sativa*). *New Phytologist*, 195(1): 97–112. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04154.x>
- Yu X., Li L., Zola J., Aluru M., Ye H., Foudree A., Guo H., Anderson S., Aluru S., Liu P., Rodermel S., Yin Y. 2011. A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal*, 65: 634–646. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2010.04449.x>
- Yuan G.F., Jia C.G., Zhen L., Bo S., Zhang L.P., Na L., Wang Q.M. 2010. Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress. *Scientia Horticulturae*, 126(2): 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.06.014>
- Yuan H., Huang X. 2016. Inhibition of root meristem growth by cadmium involves nitric oxide-mediated repression of auxin accumulation and signalling in *Arabidopsis*. *Plant, Cell & Environment*, 39(1): 120–135. <https://doi.org/10.1111/pce.12597>
- Yuan H-M., Xu H-H., Liu W-C., Lu Y-T. 2013. Copper regulates primary root elongation through PIN1-mediated auxin redistribution. *Plant and Cell Physiology*, 54(5): 766–778. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct030>
- Yuan L., Shu S., Sun J., Guo S., Tezuka T. 2012. Effects of 24-epibrassinolide on the photosynthetic characteristics, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in *Cucumis sativus* L. under Ca (NO₃)(2) stress. *Photosynthesis Research*, 112(3): 205–214. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9774-1>
- Yusuf M., Fariduddin Q., Ahmad A. 2012. 24-Epibrassinolide modulates growth, nodulation, antioxidant system, and osmolyte in tolerant and sensitive varieties of *Vigna radiate* under different levels of nickel: A shotgun approach. *Plant Physiology and Biochemistry*, 57: 143–153. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.05.004>
- Yusuf M., Fariduddin Q., Hayat S., Hasan S.A., Ahmad A. 2010. Protective response of 28-Homobrassinolide in cultivars of *Triticum aestivum* with different levels of nickel. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 60(1): 68–76. <https://doi.org/10.1007/s00244-010-9535-0>
- Zazimalova E., Murphy A. S., Yang H., Hoyerova K., Hosek P. 2010. Auxin transporters—why so many? *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2: a001552. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001552>

- Zazimalova E., Petrasek J., Benkova E. 2014. *Auxin and Its Role in Plant Development*. Dordrecht, Netherlands: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1526-8>
- Zelinová V., Alemayehu A., Bocová B., Huttová J., Tamás L. 2015. Cadmium-induced reactive oxygen species generation, changes in morphogenic responses and activity of some enzymes in barley root tip are regulated by auxin. *Biologia*, 70: 356–364. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.08.018>
- Zengin F.K. 2006. The effects of Co^{2+} and Zn^{2+} on the contents of protein, abscisic acid, proline and chlorophyll in bean (*Phaseolus vulgaris* cv. Strike) seedlings. *Journal of Environmental Biology*, 27(2): 441–448.
- Zentella R., Yamauchi D., Ho T.H. 2002. Molecular dissection of the gibberellin/abscisic acid signaling pathways by transiently expressed RNA interference in barley aleurone cells. *Plant Cell*, 14: 2289–2301. <https://doi.org/10.1105/2Ftpc.003376>
- Zhang F., Zhang H., Xia Y., Wang G., Xu L., Shen Z. 2011a. Exogenous application of salicylic acid alleviates Cd-toxicity and reduces hydrogen peroxide accumulation in root apoplasts of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa*. *Plant Cell Reports*, 30(8): 1475–1483. <https://doi.org/10.1007/s00299-011-1056-4>
- Zhang H., Zhu H., Pan Y., Yu Y., Luan S., Li L. 2014. A DTX/MATE-type transporter facilitates abscisic acid efflux and modulates ABA sensitivity and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 7: 1522–1532. <https://doi.org/10.1093/mp/ssu063>
- Zhang S., Cai Z., Wang X. 2009. The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 106(11): 4543–4548. <https://doi.org/10.1073/2Fpnas.0900349106>
- Zhang W., Swarup R., Bennett M., Schaller G.E., Kieber J.J. 2013. Cytokinin induces cell division in the quiescent center of the *Arabidopsis* root apical meristem. *Current Biology*, 23(20): 1979–1989. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.008>
- Zhang X.Z., Ervin E.H. 2005. Effects of methyl jasmonate and salicylic acid on UV-B tolerance associated with free radical scavenging capacity in *Poa pratensis*. *International Turfgrass Society Research Journal*, 10: 910–915.
- Zhang Y., Zheng G.H., Liu P., Song J.M., Xu G.D., Cai M.Z. 2011. Morphological and physiological responses of root tip cells to Fe^{2+} toxicity in rice. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33(3): 683–689. <http://dx.doi.org/10.1007/2Fs11738-010-0590-y>
- Zhang Z.L., Ogawa M., Fleet C.M., Zentella R., Hu J., Heo J-O., Lim J., Kamiya Y., Yamaguchi S., Sun T-P. 2011. Scarecrow-like 3 promotes gibberellin signaling by antagonizing master growth repressor DELLA in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 108(5): 2160–2165. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012232108>
- Zhao B., Li J. 2012. Regulation of brassinosteroid biosynthesis and inactivation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 54(10): 746–759. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2012.01168.x>
- Zhao H., Ma T., Wang X., Deng Y., Ma H., Zhang R., Zhao J. 2015. OsAUX1 controls lateral root initiation in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant, Cell & Environment*, 38: 2208–2222. <https://doi.org/10.1111/pce.12467>
- Zhao H., Wu L., Chai T., Zhang Y., Tan J., Ma S. 2012. The effects of copper, manganese and zinc on plant growth and elemental accumulation in the manganese-hyperaccumulator *Phytolacca americana*. *Journal of Plant Physiology*, 169(13): 1243–1252. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.04.016>
- Xiong J., Li L.P., Zhu C. 2009. Low concentration of exogenous abscisic acid increases lead tolerance in rice seedlings. *Biologia Plantarum*, 53(4): 728–732.
- Zhao Y. (2010) Auxin Biosynthesis and Its Role in Plant Development. *Annu Rev Plant Biol.* 61: 49–64. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112308>
- Zhao Y. 2014. Auxin biosynthesis. *The Arabidopsis Book*, (12). <https://bioone.org/journals/the-arabidopsis-book/volume-2014/issue-12>

- Zhao Y. 2018. Essential Roles of local auxin biosynthesis in plant development and in adaptation to environmental changes. *Annual Review of Plant Biology*, 69: 417–435. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040226>
- Zhao Y., Chan Z., Gao J., Xing L., Cao M., Yu C., Hu Y., You J., Shi H., Zhu Y., Gong Y., Mu Z., Wang H., Deng X., Wang P., Bressan R.A., Zhu J.K. 2016. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 113 (7): 1949–1954. <https://doi.org/10.1073/pnas.1522840113>
- Zhao Y., Gao J., Im Kim J., Chen K., Bressan R.A., Zhu J-K. 2017. Control of Plant water use by ABA induction of senescence and dormancy: An overlooked lesson from evolution. *Plant & Cell Physiology*, 58(8): 1319–1327. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx086>
- Zhao Y., Zhang Z., Gao J., Wang P., Hu T., Wang Z., Hou Y.J., Wan Y., Liu W., Xie S., Lu T., Xue L., Liu Y., Macho A.P., Tao W.A., Bressan R.A., Zhu J.K. 2018. Arabidopsis duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity. *Cell Reports*, 23(11): 3340–3351. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.05.044>
- Zhou M., Memelink J. 2016. Jasmonate-responsive transcription factors regulating plant secondary metabolism. *Biotechnology Advances*, 34: 441–449. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2016.02.004>
- Zhou R., Cutler A.J., Ambrose S.J., Galka M.M., Nelson K.M., Squires T., Loewen M., Mary K., Jadhav A.S., Ross A.R.S., Taylor D.C., Abrams S.R. 2004. A new abscisic acid catabolic pathway. *Plant Physiology*, 134(1): 361–369. <https://doi.org/10.1104/pp.103.030734>
- Zhou Y., He R., Guo Y., Liu K., Huang G., Peng C., Liu Y., Zhang M., Li Z., Duan L. 2019. A novel ABA functional analogue B2 enhances drought tolerance in wheat. *Scientific Reports*, 9: 2887. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39013-8>
- Zhu X.F., Jiang T., Wang Z.W., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. 2012. Gibberellic acid alleviates cadmium toxicity by reducing nitric oxide accumulation and expression of IRT1 in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Hazardous Materials*, 239: 302–307. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2012.08.077>
- Zhu X.F., Wang Z.W., Dong F., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. 2013. Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose 1 and increasing the cadmium fixation capacity of root cell walls. *Journal of Hazardous Materials*, 263: 398–403. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2013.09.018>
- Zhu Z., An F., Feng Y., Li P., Xue L., Mu A., Jiang Z., Kim J-M., To T.K., Li W., Zhang X., Yu Q., Dong Z., Chen W-Q., Seki M., Zhou J-M., Guo H. 2011. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 108: 12539–12544. <https://doi.org/10.1073/pnas.1103959108>
- Zhu Z.X., Liu Y., Liu S.J., Mao C.Z., Wu Y.R., Wu P. 2012. A gain-of-function mutation in *OsIAA11* affects lateral root development in rice. *Molecular Plant*, 5(1):154–161. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr074>
- Zubo Y.O., Yamburenko M.V., Selivankina S.Y., Shakirova F.M., Avalbaev A.M., Kudryakova N.V., Zubkova N.K., Liere K., Kulaeva O.N., Kusnetsov V.V., Börner T. 2008. Cytokinin stimulates chloroplast transcription in detached barley leaves. *Plant Physiology*, 148(2): 1082–1093. <https://doi.org/10.1104/pp.108.122275>
- Zwirek M., Waugh R., McKim S.M. 2019. Interaction between row-type genes in barley controls meristem determinacy and reveals novel routes to improved grain. *New Phytologist*, 221(4): 1950–1965. <https://doi.org/10.1111/nph.15548>

Наукове видання

Ірина Василівна **КОСАКІВСЬКА**
Валентина Анатоліївна **ВАСЮК**
Леся Василівна **ВОЙТЕНКО**
Микола Миколайович **ЩЕРБАТЮК**

Гормональна система рослин за дії важких металів

(монографія)

Відповідальний редактор: І. В. Косаківська
Редактори – І. В. Косаківська, В. А. Васюк
Коректор – М. Д. Алейнікова
Графічний дизайн та верстка – М. М. Щербатюк

Підписано до друку 09.06.2022 р.
Формат 60×84/16. Умов. друк. арк. 9,8
Гарнітура *Times New Roman, Arial*
Електронне видання

Видавець і виготовлювач
«Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України»
01601, м. Київ, вул. Терещенківська, 2, тел./факс (044) 234-40-41
E-mail: inst@botany.kiev.ua



Ірина Василівна Косаківська, д. б. н., професор



Валентина Анатоліївна Васюк, к. б. н.,
старший науковий співробітник



Леся Василівна Войтенко, к. б. н.,
старший науковий співробітник



Микола Миколайович Щербатюк, к. б. н.,
старший науковий співробітник

