

Ірина Косаківська, Леся Войтенко, Валентина Васюк,
Лідія Бабенко, Катерина Романенко,
Микола Щербатюк, Оксана Футорна

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЗІОЛОГІЯ СТРЕСОСТІЙКОСТІ ЗЛАКІВ



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

**Ірина В. Косаківська, Леся В. Войтенко, Валентина А. Васюк,
Лідія М. Бабенко, Катерина О. Романенко, Микола М. Щербатюк,
Оксана А. Футорна**

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЗІОЛОГІЯ СТРЕСОСТІЙКОСТІ ЗЛАКІВ

Київ 2026

NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE

M. G. Kholodny Institute of Botany of NAS of Ukraine

**Iryna V. Kosakivska, Lesya V. Voytenko, Valentyna A. Vasyuk,
Lidiya M. Babenko, Kateryna O. Romanenko, Mykola M. Shcherbatiuk,
Oksana A. Futorna**

MOLECULAR PHYSIOLOGY OF STRESS RESISTANCE IN CEREALS

Kyiv 2026

Ірина В. Косаківська, Леся В. Войтенко, Валентина А. Васюк, Лідія М. Бабенко, Катерина О. Романенко, Микола М. Щербатюк, Оксана А. Футорна

Молекулярна фізіологія стресостійкості злаків / І. В. Косаківська, Л. В. Войтенко, В. А. Васюк, Л. М. Бабенко, К. О. Романенко, М. М. Щербатюк, О. А. Футорна. Київ: Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, 2026. 216 с.: Рис. 64. Табл. 23. Бібл. 668.

У монографії проаналізовано та узагальнено новітні відомості та результати власних досліджень щодо ролі ендогенних та екзогенних фітогормонів, фотосинтетичних пігментів, вільних амінокислот, фенолів і флавоноїдів, молекул родини ліпоксигеназ та ультраструктурних перебудов у формуванні стресостійкості злаків. Представлено сучасний погляд на молекулярні механізми регуляції процесів проростання насіння, росту та розвитку злакових рослин, обговорено характер гормональної взаємодії, наведені приклади захисних ефектів праймування та фоліарної обробки екзогенними гормонами та амінокислотними препаратами за дії абіотичних стресів.

Iryna V. Kosakivska, Lesya V. Voytenko, Valentyna A. Vasyuk, Lidia M. Babenko, Kateryna O. Romanenko, Mykola M. Shcherbatiuk, Oksana A. Futorna

Molecular physiology of stress resistance in cereals / I. V. Kosakivska, L. V. Voytenko, V. A. Vasyuk, L. M. Babenko, K. O. Romanenko, M. M. Shcherbatiuk, O. A. Futorna. Kyiv: M. G. Kholodny Institute of Botany, 2026. 216 p.: Fig. 64. Tabl. 23. Bibliograph. 668.

This monograph analyzes and summarizes recent findings, including the authors' own research, on the role of endogenous and exogenous phytohormones, photosynthetic pigments, free amino acids, phenolic compounds, flavonoids, lipoxygenase-family molecules, and ultrastructural modifications in the development of stress resistance in cereal plants. It presents a modern perspective on the molecular mechanisms regulating seed germination, growth, and development, discusses the nature of hormonal interactions, and provides examples of the protective effects of seed priming and foliar treatments with exogenous hormones and amino acid formulations under various abiotic stress conditions.

Відповідальний редактор: І. В. Косаківська, д. б. н., професор

Рецензенти: академік НАН України, д. б. н., професор В. В. Швартау (Інститут фізіології рослин і генетики НАН України) і д. б. н., професор Ю. Є. Колупаєв (Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України)

Затверджено до друку Вченою радою Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (протокол № 8 від 11-го вересня 2025 р.)

ISBN 978-617-14-0451-9 (електронне видання)

ЗМІСТ

Вступ	7
Розділ 1. Доместикація пшениць	11
Розділ 2. Фітогормональна регуляція проростання насіння	18
Розділ 3. Ендогенні фітогормони злаків за дії негативних кліматичних факторів	31
3.1. Екстракція і кількісне визначення фітогормонів злаків	31
3.2. Гормональний гомеостаз злаків за дії високої температури	39
3.3. Гормональний гомеостаз злаків за дії низької позитивної температури	50
3.4. Гормональний гомеостаз злаків за помірної ґрунтової посухи	60
Розділ 4. Ефекти передпосівного праймування екзогенними фітогормонами на ріст і гормональний гомеостаз злаків за дії негативних кліматичних факторів	70
4.1. Екзогенні фітогормони в регуляції росту і розвитку злаків за стресових умов	70
4.2. Вплив передпосівного праймування екзогенною абсцизовою кислотою на ріст і гормональний гомеостаз пшениць за температурних стресів	84
4.3. Вплив передпосівного праймування екзогенною абсцизовою кислотою на ріст і гормональний гомеостаз пшениць за дії помірної ґрунтової посухи	99
Розділ 5. Дослідження структурно-функціональних змін злаків за дії негативних кліматичних факторів	111
5.1. Вплив абіотичних стресів на пігментний комплекс злаків	111
5.2. Амінокислотний комплекс злаків за дії абіотичних стресів	119
5.3. Фенольні сполуки і флавоноїди злаків за дії абіотичних стресів	133
5.4. Ліпоксигеназна активність злаків за дії абіотичних стресів	138
5.5. Ультраструктурна будова клітин мезофілу та мікроморфологія поверхні листків злаків за дії абіотичних стресів	145
Заключення	170
Список літератури	173

CONTENT

Introduction	7
Chapter 1. Domestication of wheat	11
Chapter 2. Phytohormonal regulation of seed germination	18
Chapter 3. Endogenous phytohormones of cereals under the influence of negative climatic factors	31
3.1. Extraction and quantitative determination of cereals phytohormones	31
3.2. Hormonal homeostasis of cereals under high temperature stress	39
3.3. Hormonal homeostasis of cereals under low positive temperature stress	50
3.4. Hormonal homeostasis of cereals under moderate soil drought	60
Chapter 4. Effects of pre-sowing priming with exogenous phytohormones on the growth and hormonal homeostasis of cereals under negative climatic factors	70
4.1. Role of exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under stress conditions	70
4.2. Effect of pre-sowing priming with exogenous abscisic acid on the growth and hormonal homeostasis of wheats under temperature stresses	84
4.3. Effect of pre-sowing priming with exogenous abscisic acid on the growth and hormonal homeostasis of wheats under moderate soil drought	99
Chapter 5. Structural and functional study of cereals under negative climatic factors	111
5.1. Effect of abiotic stresses on the pigment complex of cereals	111
5.2. Effect of abiotic stresses on the amino acid complex of cereals	119
5.3. Phenolic compounds and flavonoids of cereals under abiotic stress	133
5.4. Lipoxygenase activity of cereals under abiotic stress	138
5.5. Ultrastructure of mesophyll cells and micromorphology of the surface of leaves of cereals under abiotic stresses	145
Conclusion	170
References	173

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

АБК – абсцизова кислота

АК – амінокислоти

АП – амінокислотні препарати

АФО – активні форми кисню

БТШ – білки теплового шоку

ВЕРХ – високоефективна рідинна хроматографія

ВМ – важкі метали

ГАМК – гамма-аміномасляна кислота

ГБ – гібереліни

ГБ – гліцин-бетаїн

ЖК – жасмонова кислота

ІОК – індоліл-3-оцтова кислота

ЛОГ – ліпоксигеназа

МДА – малоновийдиальдегід

МеЖК – метилжасмонат (метиловий ефір жасмонової кислоти)

МС – мас-спектрометричний детектор

NO – оксид нітрогену

ПНЖК – поліненасичені жирні кислоти

СК – саліцилова кислота

СОД – супероксиддисмутаза

УВЕРХ – ультрависокоефективна рідинна хроматографія

ФС – фенольні сполуки

ФСІ, ФСІІ – перша та друга фотосистеми

ЦК – цитокініни

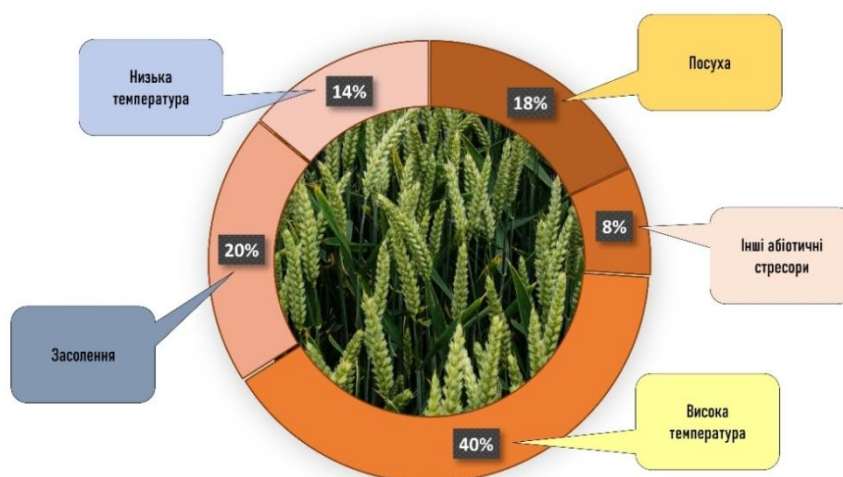
Вступ

Вивчення механізмів формування стійкості рослин до несприятливих умов довкілля належить до найактуальніших завдань біологічної науки. Це зумовлено кліматичними змінами та антропогенним навантаженням на біосферу, до якого в останні роки через війну додалось значне забруднення атмосферного повітря, ґрунтів та водойм важкими металами. Від 24 лютого 2022 року Україна втратила 19,3% посівних площ, про що свідчать результати дослідження Міжнародного центру української перемоги та Мережі захисту національних інтересів АНТС про вплив російської агресії на світову продовольчу безпеку (Ільченко, 2024). Близько 9% площі Земної кулі використовується для вирощування сільськогосподарських культур. Різноманітних стресових навантажень зазнає 91% цих земель, що призводить до втрат більше 50% врожаю (Kajlaa et al., 2015). Абіотичні стреси негативно впливають на ріст і врожайність злакових культур – найважливішої групи однодольних рослин, які впродовж тисячоліть задовольняють харчові та інші потреби людства (див. діаграму).

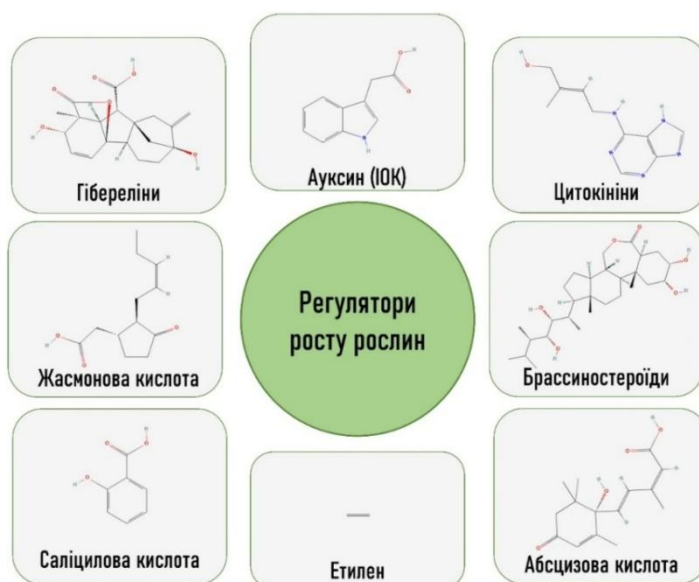
Фітогормони належать до найважливіших ендогенних речовин, задіяних у модуляції фізіологічних і молекулярних реакцій, які забезпечують виживання рослин за несприятливих умов (Kosakivska et al., 2022b; Sabagh et al., 2022). Фітогормони взаємодіють між собою, утворюючи надскладну мережу тісно переплетених шляхів біосинтезу, метаболізму, транспорту та сигналіngu (Roy, 2024). Вони відіграють ключову роль у регуляції всіх етапів життєвого циклу рослин – від проростання насіння до старіння. Тому визначення їхнього вмісту та сайтів локалізації має важливе значення для пошуку шляхів управління швидкістю росту, розвитку та формування стресостійкості (Kosakivska et al., 2024a).

Фітогормони виконують роль медіаторів у трансдукції сигналів, що надходять з довкілля (рисунок). Найбільш дослідженим «стресовим» гормоном є абсцизова кислота (АБК). Зростання вмісту гормону за дії абіотичних стресорів спричиняє закриття продихів з наступним зменшенням рівня транспірації, збереженням вмісту води, що пом'якшує їхній негативний вплив. Зміни в концентрації ендогенної АБК є сигналом для експресії генів, що кодують білки, які чутливі до стресу і безпосередньо задіяні у формуванні стійкості рослин (Войтенко, Косаківська, 2016; Rehman et al., 2022). Саліцилова кислота (СК) – фітогормон фенольної природи – задіяна в регуляції процесів росту й розвитку, фотосинтезу, дихання, транспірації, підвищенні стійкості рослин до широкого спектру абіотичних стресів (Desci et al., 2025; Kosakivska, Shcherbatiuk, 2025).

Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), один з найбільш поширених ауксинів, регулює розтяг і поділ клітин, ембріогенез, формування органів, диференціацію провідних тканин, тропізми, відповідає за апікальне домінування тощо. За дії несприятливих факторів вміст ендогенної ІОК зменшується, що свідчить про залучення цього гормону у формування адаптаційної реакції. Проте сигнальні шляхи ІОК при стресах та механізми, що регулюються цим ауксином, поки що не встановлені (Sosnowski et al., 2023; Voytenko, Kosakivska, 2025).



Діаграма розподілу втрат від абіотичних чинників



Основні класи рослинних гормонів

Цитокініни контролюють поділ клітин, стимулюють утворення та активність меристем пагонів, формують атрагуючу спроможність тканин, затримують процеси старіння листків, інгібують ріст і галуження кореня.

Молекули цитокінінів з певними варіаціями структури бічного ланцюга є медіаторами в різних сигнальних системах. Встановлена участь *транс*-зеатину та ізопентеніладеніну в передачі довгостанційних сигналів в акропетальному та базипетальному напрямках. Об'єм інформації про значення та участь цитокінінів в адаптаційних процесах зростає з кожним роком (Mandal et al., 2022; Vedenicheva, Kosakivska, 2024). Гібереліни (ГК), які об'єднують понад 130 форм, належать до відносно молодого класу фітогормонів. Фізіологічна активність притаманна лише окремим гіберелінам, інші є попередниками в біосинтезі та неактивними формами. ГК проявляють поліфункціональну активність, стимулюють лінійний ріст стебла, пагонів і коренів, збільшення поверхні листка та числа міжвузлів, індують цвітіння, детермінують стать, контролюють процеси проростання насіння. За регуляції переважної більшості процесів, ГК функціонують синергічно з ауксинами та виступають антагоністами цитокінінів і АБК (Kosakivska, Vasyuk, 2021; Castro-Camba et al., 2022b; Shah et al., 2023). Етилен бере участь у багатьох життєво важливих морфологічних процесах, регулює низку стрес-залежних біохімічних реакцій рослин за умов абіотичних впливів (Francini, Ferrante, 2023). Брасиностероїди та жасмонати діють як сигнальні молекули, регулюють різні фізіологічні та біохімічні процеси в рослинах, включаючи відповіді на біотичні та абіотичні стреси (Babenko et al., 2015; Miao et al., 2024).

Серед компонентів, задіяних у формуванні адаптивних реакцій, важливе місце посідають фотосинтетичні пігменти, вторинні метаболіти, а також ферменти, що забезпечують перебіг катаболічних процесів, зокрема ліпоксигенази (ЛОГ). Останні відносять до еволюційно давніх ферментів, поширених у широкого кола організмів від про- до еукаріот. Вони каталізують окиснення поліненасичених жирних кислот, у результаті чого утворюється низка фізіологічно активних сполук, зокрема жасмонати, які виконують важливі сигнальні функції. Продукти ліпоксигеназного шляху беруть участь у регуляції росту й розвитку рослин, а також у формуванні стійкості до дії біотичних та абіотичних стресових чинників, у взаємодії з фітогормонами. Таким чином, показники ліпоксигеназної активності можуть слугувати молекулярним маркером стресостійкості (Liavonchanka, Feussner, 2006; Babenko et al., 2017; Rai et al., 2021). Фотосинтетична активність є визначальним фактором, що забезпечує ріст і розвиток рослин. Вміст фотосинтетичних пігментів, динаміка їхнього нагромадження в рослинах є важливим показником продуктивності злакових рослин (Ashraf, Harris, 2013; Киризий и др., 2014; Романенко та ін., 2023). Ефективність фотосинтетичного комплексу визначається відповідністю його

структурно-функціональних характеристик кліматичним й екологічним умовам (Kosakivska et al., 2008). Чутливою до несприятливих кліматичних факторів є ультраструктурна будова хлоропластів і мітохондрій (Babenko et al., 2014). Крім змін у вмісті пігментів стрес порушує клітинний гомеостаз, що призводить до вторинного окислювального стресу і утворення активних форм кисню (АФК). Фенольні сполуки беруть участь в антиоксидантному захисті клітин, оскільки завдяки унікальній молекулярній структурі здатні зв'язувати вільні радикали. Активна акумуляція фенольних сполук безпосередньо залежить від функціональної активності і ультраструктурної організації хлоропластів. Саме ці клітинні органели є регуляторами біогенезу флавоноїдів, найбільш поширених у вищих рослин, представників фенолів. Серед усіх вторинних метаболітів фенольної природи флавоноїди мають найвищий антиоксидантний і радикал-нейтралізуючий потенціал (Babenko et al., 2019a, b; Kumar et al., 2020). Амінокислоти (АК) беруть участь у подоланні негативних впливів навколишнього середовища, сприяють стійкості до абіотичних стресів і є невід'ємною частиною імунної системи рослин (Zeier, 2013; Romanenko et al., 2022, 2024).

В умовах збільшення чисельності населення стрімко зростає попит на продовольчу продукцію. Виробництво злаків, серед яких домінантними є пшениця, жито, рис, кукурудза та ячмінь, стало проблемним, оскільки вони виявились достатньо вразливими до дії абіотичних і біотичних стресорів (Begsu, Dresselhaus, 2018). Посуха, засолення, екстремальні температури, забруднення важкими металами (ВМ), дефіцит поживних речовин, інтенсивне УФ-В опромінення та висока концентрація озону, патогенні збудники й захворювання негативно впливають на ріст і розвиток злаків (Mittler, 2006; Dresselhaus, Hückelhoven, 2018; Lamaoui et al., 2018). Згадані вище чинники разом із зростаючим антропогенним навантаженням належать до основних викликів при виробництві сільськогосподарських культур. Молекулярні біологи рослин намагаються зрозуміти механізми, пов'язані з реакціями на стрес, та отримати знання, які можна було б використовувати в селекційних програмах. У монографії проаналізовано сучасні відомості щодо молекулярних і фізіологічних реакцій культурних злаків на абіотичні стреси та обговорено шляхи використання таких знань для підвищення стресостійкості.

РОЗДІЛ 1. ДОМЕСТИКАЦІЯ ПШЕНИЦЬ

Пшениця належить до найстародавніших одомашнених рослин людства. Понад 10 тис. років тому люди вели переважно кочовий спосіб життя, займаючись полюванням на диких тварин та збиранням диких рослин. Потім у деяких регіонах світу, зокрема у Передній Азії, відбувся перехід від способу життя мисливців-збирачів до відтворювального господарства (зокрема, землеробства), тобто, відбулася неолітична революція. Цей важливий поворотний момент в історії людства вплинув на все його подальше життя (Faris, 2014). Неолітична революція у Західній Азії почалася на території Левантійського коридору та поширилася на територію Родючого Півмісяця, що розташований на Близькому Сході, а також охопила області, які простягаються від Йорданії, Ізраїлю, Лівану та Сирії через Південно-Східну Туреччину і вздовж річок Тигр та Євфрат через Ірак і Західний Іран (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Карта стародавнього Близького Сходу, що показує Родючий Півмісяць, де виникла гексаплоїдна пшениця спельта (адаптовано за Faris, 2014)

Ця територія стала «колыскою» сільського господарства. Були одомашнені ключові культури ранньої цивілізації та близькі родичі сучасних сортів пшениці: одностернянка *Triticum monococcum* L. і двостернянки *T. turgidum* ssp. та *T. dicoccum* L. За допомогою одомашнення люди контролювали репродукцію рослин та змінювали їхні характеристики в своїх інтересах. Для пшениці та інших зернових

культур найважливішим було отримання рослин із неламкою віссю головного колосу. Це могло б обмежити природне висипання насіння та сприяти ефективному збиранню врожаю. Інші зміни включали збільшення розміру насіння, можливість вільного обмолоту, підвищення якості зерна (Zeder, 2008).

Однозернянка *T. monosocum* була першим одомашненим видом пшениці. Генетично-молекулярний аналіз виявив дуже динамічні центромери однозернянки, що вказує на давні та новітні генетичні зсуви, викликані структурними перебудовами. Секвенування геному визначило структуру популяції та еволюційну історію однозернянки, виявило складні моделі гібридизації та інтрогресії після розповсюдження одомашнених рослин із регіону Родючого Півмісяця. Встановлено, що біля 1% геному сучасної пшениці *Triticum aestivum* L. походить від однозернянки (Ahmed et al., 2023).

В еволюції й поширенні пшениць виділяють два основних періоди. Перший – період спонтанного відбору від диких предків, який тривав до XIX століття і відзначався вирощуванням низькопродуктивних рослин; другий – період системного відбору, який характеризується поступовим поліпшенням ключових ознак та отриманням стійких, високоврожайних генотипів (Faris, 2014). Дикий емер, який дав початок культурному емеру *Triticum dicocum* ($2n = 4x = 28$, геном AuAuBB), вирощували близько 10 тис. років тому. Від нього в результаті спонтанної гібридизації з козячою травою *Aegilops tauschii* Coss. ($2n = 2x = 14$, геном DD) близько 9 тис. років тому виникла рання спельта *Triticum spelta* ($2n = 6x = 42$, геном AuAuBBDD), а в подальшому інші таксони пшениці, серед яких і *Triticum aestivum*. Голозерна м'яка пшениця *T. aestivum* та плівчаста пшениця *T. spelta* характеризуються гомологічним геномним складом і належать до гексаплоїдних пшениць (рис. 1.2).

На рисунку диплоїдні, тетраплоїдні та гексаплоїдні види розділені блакитними лініями. Оранжевий, зелений і пурпуровий кольори вказують, відповідно, на види з ламким стеблом і зернівками в щільних оболонках, на види з міцнішим стеблом і зернівками в щільних оболонках та на види з твердим міцним стеблом і зернівками в оболонках, які легко обмолочувати. Червоні стрілки вказують на випадки генетичних змін із залученням одного або декількох основних генів одомашнення – *Br*, *Tg*, або *Q*. Генотипи основних генів одомашнення вказані жирним шрифтом під таксономічними назвами та плоїдністю видів. Гомозиготність визначається на кожному локусі, а генотипи вказуються лише одноразово, щоб заощадити місце. Гіпотетичні генотипи виділено синім кольором, однак експериментальні докази щодо них відсутні. Блакитні стрілки вказують на формування гексаплоїдних підвидів *T. aestivum* ssp.

aestivum. Тверда і звичайна м'яка пшениці – дві сучасні широко культивовані форми поліплоїдної пшениці виділені жовтими прямокутниками (адаптовано за Faris, 2014).

Нині більшість учених схиляється до думки, що голозернігексаплоїдні види пшениці походять від плівчастих *T. spelta* L. та *T. macha* Dekapr. & Menabde (*T. aestivum* subsp. *macha* (Dekapr. & Menabde) McKey) (Luo et al., 2007). Припускають, що плівчаста пшениця *T. spelta* – найдавніший гексаплоїдний вид, від якого утворилися всі інші види, в тому числі пшениця м'яка, що зародилась в районі Родючого Півмісяця (рис. 1.2).

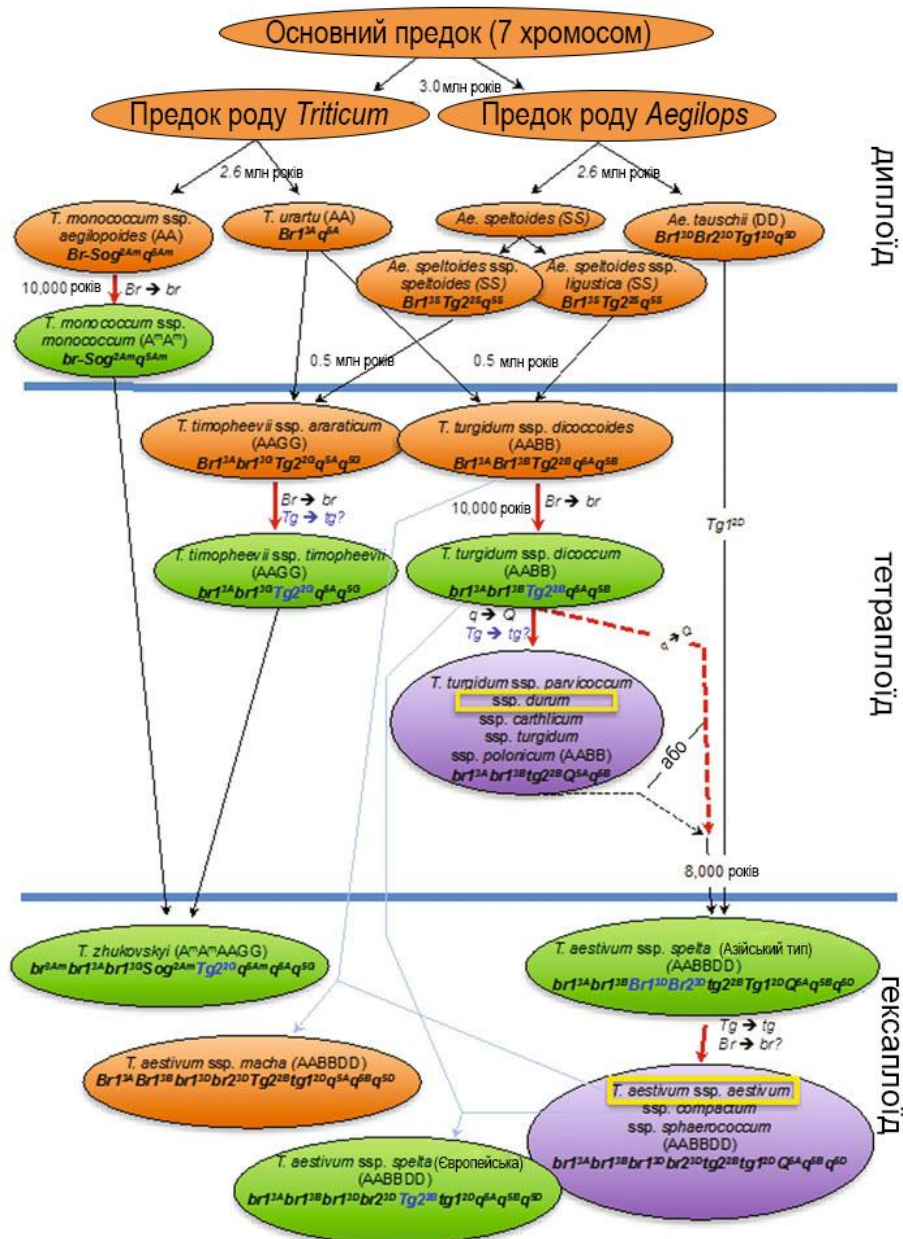


Рис. 1.2. Генеалогія сучасних видів пшениць

Пшениця належить до головних зернових культур в Україні та світі. Її справедливо вважають рослиною культурного землеробства. Вона дає стійкі врожаї тільки за високого рівня агротехнології. Важливий елемент технології її вирощування, що впливає на продуктивність, використання високо врожайних сортів, стійких до біотичних і абіотичних стресорів (Моргун та ін., 2016). Розвиток аграрної галузі впродовж останніх двох століть мав одним із наслідків генетичну ерозію культурних рослин, яка чи не найбільше позначилась на пшениці. Припинено або зведено до мінімуму культивування всіх інших видів роду *Triticum*, окрім *T. aestivum*. та *T. durum* Desf., що спричинило звуження різноманіття генів, які зумовлюють стійкість до біотичних та абіотичних стресорів (Faris, 2014). Посіви пшениці стали вразливішими, а обсяги та якість урожаю нестабільними. *Triticum aestivum* вирощується на площі майже 240 млн га. Таких обсягів не займає жодна інша зернова культура.

Внаслідок зростання чисельності населення у світі до 2030 року попит на пшеницю, як очікується, збільшиться на 40% (Dixon et al., 2009). Для задоволення харчових потреб необхідне щорічне збільшення врожайності на 2%. Проте середньорічні темпи виробництва зерна пшениці значно відстають від темпів росту населення планети. Зростаючий дисбаланс можливо скоротити збільшенням виробництва зерна як за рахунок розширення посівних площ, так і шляхом підвищення врожайності. Перевага надається саме підвищенню врожайності, оскільки посівні площі у багатьох регіонах Землі досягли, або перевищили межі екологічної безпеки (Reynolds et al., 2001). Розширення наших знань і розуміння еволюції пшениці, включаючи генетичні механізми, що лежать в основі базових процесів доместикації, які сформували теперішню пшеницю, можна буде зрозуміти, як генетичне різноманіття, доступне прабатькам дикої пшениці, може бути використане для ініціації нової сільськогосподарської революції в умовах мінливого клімату (Faris, 2014).

В Україні через несприятливі екологічні чинники спостерігається тенденція до зниження виробництва зерна пшениці. Вважається, що до 50% урожаю втрачається тільки через вплив абіотичних стресорів (екстремальні температури, посуха, засолення, важкі метали, ультрафіолетове опромінення тощо). Ще 10–30% врожаю може бути втрачено внаслідок біотичних чинників (Моргун та ін., 2016). Інтенсивна селекція, спрямована на підвищення врожайності, спричинила значне збіднення генофонду пшениці, що спонукало вчених до пошуку природних джерел господарсько-цінних ознак для її поліпшення.

Розвиток культури землеробства та споживання, особливо у розвинених країнах світу, викликав усвідомлення цих та інших негативних результатів

генетичної ерозії та привернув увагу до видового та внутрішньовидового різноманіття пшениці. Щодалі активніше використовують місцеві форми та сорти пшениці, добре адаптовані до умов вирощування (так званий первинний генофонд), види пшениці інших рівнів плоїдності, представників близько спорідненого роду *Aegilops* (вторинний генофонд), а також види інших родів – *Agropyron*, *Secale*, *Hordeum* (третинний генофонд). Спельта (*Triticum spelta* L.) належить до найпоширеніших видів полб'яних (плівчастих) пшениць, містить 46 хромосом і є генетично спорідненою з голозерною м'якою пшеницею *Triticum aestivum*. Спельта невибаглива до умов вирощування, холодо- та зимовитривала, стійка до перезволоження. Високі харчові якості та адаптованість до органічного землеробства привертають увагу до спельти в багатьох країнах Європи (Lacko-Bartosova et al., 2010; Escarnot et al., 2012; Бабенко, 2018). Спельта вища за рослини м'якої пшениці, має більші площу листків, вміст хлорофілу, біомасу вегетативної частини (Ружицька, Борисова, 2015). Для спельти характерна менша товщина мезофілу, більша кількість продихів, стебло має менш широке кільце склеренхіми з більш дрібними судинно-волокнистими пучками та меншу кількість рядів судинно-волокнистих пучків у паренхімі, ніж у пшениці двозернянки *Triticum dicoccum* (Кириленко та ін., 2016). Порівняно з м'якою пшеницею, зерно спельти має вищу енергетичну цінність, більш збалансований амінокислотний склад, містить більше бета-каротину, ретинолу, вітамінів. Клейковина спельти, суха маса якої збільшується за рахунок мономірних білків і становить 31,6–44,9%, має підвищені показники розтягування, але меншу еластичність. Засвоювання білка перевищує 80%, а його вміст у різних сортах коливається від 11,0 до 21,3%. При цьому кількість глютену становить 31,6–44,9% (Подпрятков, Ящук, 2013; Ружицька, Борисова, 2015; Liubych et al., 2017; Osokina et al., 2018). Спельта невибаглива до умов вирощування, росте на малородючих ґрунтах, стійка до холоду та надмірного зволоження, добре схрещується з тетраплоїдними пшеницями, завдяки чому широко використовується в селекційних програмах для покращення твердої та м'якої пшениць. Увага до цієї культури в країнах Європи зумовлена її придатністю до маловитратного органічного землеробства, характеризується харчовою та технологічною якістю, що дозволяє частково замінити спельтою традиційно домінуючі генотипи пшениці. Останнім часом стає актуальним збагачення харчових продуктів компонентами різних зернових культур. Тому використання спельти як джерела високого вмісту білка, багаті незамінними амінокислотами, досить перспективне для поліпшення технологічного потенціалу борошна під час виробництва хліба (Бабенко та ін., 2018).

Визначено два напрями селекційної роботи зі спельтою – відродження її як самостійної культури та використання як джерела господарсько-цінних ознак у селекційних програмах із м'якою пшеницею. Нині селекцією спельти займаються як вітчизняні, так і зарубіжні вчені. Серед вітчизняних установ найбільшого практичного результату в селекційній роботі зі спельтою досягли Всеукраїнський науковий інститут селекції, Уманський науковий інститут садівництва та Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН України, в яких уже створені сорти внесені до Державного реєстру сортів України. Висока продуктивність *T. aestivum* забезпечується завдяки умовам культивування: тривалому та тепловому вегетаційному періоду з м'якою зимою, зрошенню, багатим на мінеральні речовини ґрунтам. В Україні, з її подекуди досить суворими та загалом різноманітними агрокліматичними умовами, вирощування зернових культур досить складна та ризикована справа. Спельта здатна давати стабільні врожаї без суворого дотримання технології виробництва в багатьох господарствах нашої країни і може бути альтернативою пшениці м'якій. Зважаючи на те, що останніми десятиріччями в Україні, як і в інших країнах, зростає попит на спельту як культуру органічного землеробства та джерела «органічної або здорової їжі» («organic / healthfood»), вирощування її стає привабливим в умовах ринкової економіки. Тому сподіваємось, що узагальнені матеріали з питань генетики, біології, походження та поширення спельти, її господарсько-цінні ознаки та інші характеристики стануть у нагоді науковцям-практикам, які планують займатись вирощуванням чи впровадженням спельти.

Жито *Secale cereale* L. належить до важливих хлібних культур і посідає перше місце серед зернових у деяких регіонах, де вирощування пшениці ускладнене, або взагалі неможливе (Bushuk, 2001). Це найбільш холодостійка з поширених злакових культур, менш вибаглива до родючості ґрунтів і режиму вологості порівняно з пшеницею. На відміну від інших зернових культур, жито можна вирощувати без гербіцидів і в більшості випадків без фунгіцидів, що забезпечує екологічний урожай (Arendt, Zannini, 2013). Родоначальником сучасного культурного жита вважається бур'янисто-польове жито (*Secale segetale* (Zhuk.) Roshev.) з Південно-Західної Азії (Hagenblad et al., 2016). Воно з незапам'ятних часів засмічувало місцеві посіви зернових. Історичні та археологічні дані свідчать про те, що жито почали культивувати значно пізніше пшениці – у бронзовому віці, який для більшості країн Європи, Передньої і Малої Азії припадає на період близько 2 тис. років до н. е. (Hagenblad et al., 2016).

На думку вчених, розповсюдження жита на територію нинішньої Східної та Західної Європи відбувалося через Кавказ. За розвитку землеробства все

виразніше виявлялися переваги жита, як рослини більш зимостійкої, витривалішої та невибагливої до ґрунтів (Behre, 1992). Людина переносила на північ посіви пшениці, засмічені бур'янисто-польовим житом, але пшениця за суворих умов гинула, а жито приносило врожаї. Північний хлібороб спирався на природний відбір. Прикладом походження культурної рослини з бур'яну-супутника є розповсюдження жита не стільки штучно, скільки природним відбором (Sencer, Hawkes, 1980). На сьогодні виробництво жита зосереджено в декількох країнах, здебільшого в Північній півкулі. Загальна площа вирощування жита в світі становить 4,46 млн га, з яких значна частина 2,16 млн га (48,4%) припадає на країни ЄС, і лише 0,14 млн га (3,3%) на Україну.

Вивчення механізмів формування стійкості рослин до несприятливих умов довкілля належить до найбільш актуальних питань біологічної науки. Це зумовлено глобальними кліматичними змінами та антропогенним навантаженням на біосферу, до якого в останні роки через війну додалось значне забруднення атмосферного повітря, ґрунтів і водойм важкими металами.

Ця монографія присвячена аналізу та узагальненню новітніх знань про роль ендогенних і екзогенних фітогормонів у формуванні адаптаційної відповіді на дію абіотичних стресів. Зважаючи на постійно зростаюче антропогенне та кліматичне навантаження, цю інформацію можна використати для відбору та створення адаптованих генотипів культурних злаків.

РОЗДІЛ 2. ФІТОГОРМОНАЛЬНА РЕГУЛЯЦІЯ ПРОРОСТАННЯ НАСІННЯ

Індукцію, підтримку та вихід насіння зі стану спокою контролюють фізіолого-біохімічні механізми, на які впливає широкий спектр ендогенних та екзогенних чинників. Серед екзогенних чинників впливу важливе місце посідають температурний, водний і світловий режими (Bewley, Black, 1994), серед ендогенних – фітогормональна система, яка регулює метаболізм і сигналінг при переході насіння зі стану спокою до проростання (Косаківська та ін., 2019б; Liu et al., 2013a, b; Chitnis et al., 2014; Shu et al., 2016). Серед рослинних гормонів АБК і гіберелінам належить ключова роль у регулюванні цих процесів: АБК задіяна в індукції переходу до стану спокою насіння та забезпечує підтримку гіберелінової активності при його проростанні (Kucera et al., 2005). Тому зміни балансу між вмістом АБК і гіберелінів та чутливість до цих гормонів формують механізм, що лежить в основі збереження спокою та проростання насіння (Shuetal., 2016; Finch-Savage, Footitt, 2017).

З'ясовано, що вміст АБК в насініні змінюється впродовж ембріогенезу. На етапі інтенсивного поділу клітин і диференціації тканин, формування зародка та ендосперму рівень АБК низький, тоді як після припинення поділу клітин і під час акумуляції запасних речовин він зростає, а при переході до стану спокою знову зменшується (Chandrasekaran, Liu, 2014). АБК належить до головних чинників захисту насіння від осмотичного стресу в період набухання (Xiong, Zhu, 2003). Деградація ендосперму в перші 36 год набухання розпочинається переважно з участю води та АБК (Tooro et al., 2000). Зріле насіння здатне витримувати посуху і несприятливий температурний режим, перебуваючи у стані спокою і зберігаючи життєздатність впродовж тривалого часу. У стані спокою знаходяться також ензими, протеїни, фітогормони та інші молекулярні компоненти насіння. Як тільки насіння починає вбирати воду, активуються метаболічні процеси, відбувається біосинтез протеїнів, поділ клітин, формування нових органел і органів проростків тощо. До регуляції всіх цих процесів залучаються фітогормони, функціональна активність яких забезпечує перехід від стану спокою до проростання насіння.

На рослинах томату було встановлено, що ендогенна АБК задіяна в регуляції росту та розвитку етіолованого гіпокотилу (Humplík et al., 2017). Гормон пригнічував подовження гіпокотилу арабідопсису, що було обумовлено його впливом на метаболізм гіберелінів та ауксинів (Lorraí et al., 2017). АБК

пригнічує передчасне проростання насіння (Fujii et al., 2009), що обумовлено гальмуванням росту кореня (Graeber et al., 2010).

Важливу роль у регуляції синтезу АБК відіграє ензим 9-цис-епоксикаротиноїдна діоксигеназа (NCED). Показано, що гени, відповідальні за синтез цього ензиму, експресуються при зневодненні у листках і насінні *Arabidopsis thaliana* (Nambara, Marion-Poll, 2005). Виявилося, що за експресії *AtNCED6* відбувався перехід до стану глибокого спокою і повністю пригнічувався процес передчасного проростання насіння. Вважається, що акумуляція АБК, контрольована рівнем експресії *AtNCED6*, може бути основним фактором, який відповідає за спокій насіння (Martinez-Andujar et al., 2011). Встановлено, що ген *AtNCED3* відповідає за розвиток бічних коренів, формування і дозрівання зародка, спокій і висипання насіння. На початку розвитку зиготи функціонує материнська АБК, тоді як у стані спокою *AtNCED3* експресує синтез АБК у базальній частині насінини та в сім'яніжці (Behnam et al., 2013). У трансдукції АБК сигналіngu задіяні рецептори гормону, якими виявилися протеїни родини PYR/PYL/RCAR (Park et al., 2009), рецептор плазматичної мембрани, пов'язаний з G-протеїном (Liu et al., 2007; Pandey et al., 2009), Н-субодоміниця Mg-хелатази (Shen et al., 2006) та регулятори активності фосфатази PP2C (Ma et al., 2009). АБК негативно регулює проростання зернівки рису (Fu et al., 2025). Фактори, що сприяють біосинтезу та сигналізації АБК, зазвичай мають негативний вплив на проростання, тоді як ті, що пригнічують біосинтез та сигналінг АБК або посилюють деградацію АБК, мають позитивний вплив (Gong et al., 2022).

АБК та гібереліни (ГБ) діють антагоністично в контролі спокою та проростання насіння. АБК регулює індукцію та підтримку стану спокою, тоді як гібереліни посилюють проростання (Tuan et al., 2018). Завдяки протеомному аналізу визначені шляхи, за якими гібереліни регулюють проростання насіння (Gallardo et al., 2002). Встановлено, що гібереліни стимулюють продукування ензимів α -амілази, протеаз та β -глюконаз, які задіяні у лізисі ендосперму (Yamaguchi, 2008). Ендосперм насінини, який складається з тонкостінних клітин з крохмальними зернами, оточеними алеїроновим шаром, є джерелом запасних поживних речовин, котрі під час проростання насіння розщеплюються на розчинні цукри, амінокислоти та інші продукти і транспортуються до зародку. Вважається, що при проростанні насіння синтез гіберелінів у алеїроновому шарі не відбувається (Gubler et al., 1995). Індукція лізису ендосперму починається після передачі гіберелінового сигналу (Ogawa et al., 2003). Гібереліни синтезуються в зародку, звідки транспортуються до алеїронового шару, де через

транскрипційні фактори SLN1 і GAMYB регулюють активність α -амілази (Fincher, 1989).

Встановлено, що експресія генів, відповідальних за синтез оксидаз, задіяних у біосинтезі гіберелінів, відбувається в епітелії і тканинах проростаючого зародка зернівок рису (Kaneko et al., 2003). Дія гіберелінів не обмежується експресією гідролітичних ензимів, гормон запускає запрограмоване відмирання клітин (Gubler et al., 2002). Визначені рецептори гіберелінів GID1a, GID2b, і GID2c специфічні для окремих видів рослин (Voegelé et al., 2011). Виявилося, що насіння гіберелін-дефіцитних мутантів проростало лише після обробки екзогенними гіберелінами (Shu et al., 2013). Натомість мутантні за ГК₂-оксидазами (ензимами, що дезактивують гібереліни) рослини демонстрували швидке проростання насіння (Yamauchi et al., 2007). Мутації DELLA генів *RGL2* (*RGA-LIKE2*) і *SPY* (*SPINDLY*), які негативно впливають на функціонування гіберелінового сигнального шляху, прискорювали проростання насіння гіберелін-дефіцитних мутантів арабідопсису (Lee et al., 2002). Обробка гібереліном рослин дикого ячменю (*Hordeum spontanium*) через 50 днів після запилення призвела до найвищої активності ферментів α -амілази, протеази та інвертази, задіяних у проростанні зернівок (Mjidi et al., 2024).

Баланс між гіберелінами та АБК є вирішальним при визначенні стану насіння (рис. 2.1). Так, високий вміст ендогенної АБК і низький гіберелінів призводять до спокою, тоді як низький рівень АБК і високий гіберелінів індукують дозрівання та проростання насіння. Регуляція балансу здійснюється на рівні синтезу гормонів і балансу їхніх сигнальних каскадів (Seo et al., 2006; Piskurewicz et al., 2008; Izydorczyk et al., 2017; Tuan et al., 2018). Повідомлялося, що АБК пригнічує біогенез гіберелінів (Seo et al., 2006). Останні також негативно впливають на синтез АБК під час проростання насіння (Shu et al., 2013). Показано, що на баланс між АБК і гіберелінами впливають температура, освітлення та активні форми кисню, утворення яких розглядається як ендогенний сигнальний фактор (Gubler et al., 2008; Ishibashi et al., 2015; Izydorczyk et al., 2017). Проростання насіння знаходиться під контролем генів спокою *QTL DOG1*, а також відповідальних за синтез гіберелінів *GID1A* і *GID1C* й АБК *ABI3*, *ABII* і *ABI5* генів, які контролюють проростання (Bassel et al., 2011; Tuan et al., 2018). Однак молекулярні механізми контролю балансу між АБК і гіберелінами до теперішнього часу залишаються до кінця нез'ясованими (Vishal, Kumar, 2018).

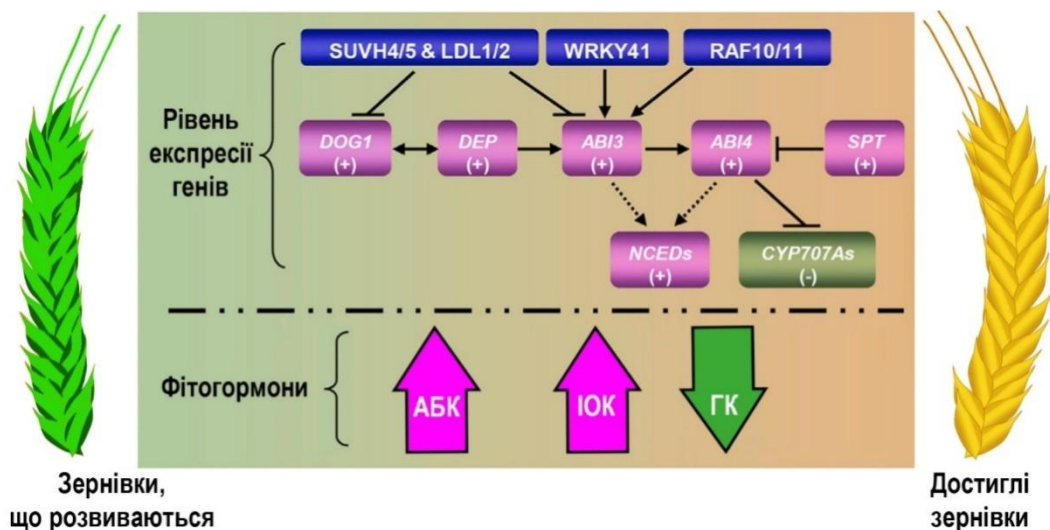


Рис. 2.1. Акумуляція фітогормонів та експресія ключових генів при дозріванні насіння

Під час дозрівання насіння відбувається пригнічення транскрипції задіяних у катаболізмі АБК генів *CYP707As* і активація генів біосинтезу АБК – *NCEDs*, що призводить до накопичення АБК. Гени регулятори стану спокою *DOG1*, *DEP*, *ABI3*, *ABI4* і *SPT* активуються і взаємодіють один з одним. 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, тоді як рівень гіберелінів зменшується.

Повідомлялось, що тканини ембріона і ендосперму на ранній тапізній стадії наливу зернівок ячменю (*Hordeum vulgare* L.) характеризуються підвищеним вмістом АБК і відносно високим рівнем гіберелінів (ГК₁ та ГК₄), ІОК, цитокінінів (ізопентеніладенозину, *транс*-зеатину й дигідрозеатину) та саліцилової кислоти. Ембріон та ендосперм демонструють пік рівня АБК на стадії фізіологічної зрілості. Ці результати вказують на те, що розвиток насіння ячменю опосередковується просторово-часовою модуляцією метаболізму та рівнів рослинних гормонів (Tuan et al., 2023).

Тривалий час участь ауксинів як регуляторів проростання насіння не розглядалась, хоча взаємодія ауксинів з АБК була зафіксована при проростанні насіння арабідопсису (Wang et al., 2011a). Встановлено, що інгібування росту ембріональної осі при проростанні насіння арабідопсису відбувалося за умови активації сигнального шляху ауксину під впливом АБК (Belin et al., 2009). Підвищення вмісту індоліл-3-оцтової (ІОК) кислоти при проростанні рекальцитратного насіння *Araucaria angustifolia* і *Ocotea odorifera* було зафіксовано на тлі зростання кількості поліамінів, фізіологічна активність котрих пов'язана з розвитком і дозріванням плодів, а також проростанням насіння (Dias et al., 2009; Pieruzzi et al., 2011). Екзогенні ауксини пригнічували проростання

насіння за умови засолення ґрунту, що засвідчило участь гормону в регуляції процесів спокою і проростання за дії абіотичних стресорів (Park et al., 2011). Екзогенна ІОК гальмувала проростання зернівок пшениці (Ramaih et al., 2003). З'ясувалось, що вихід зі стану спокою після дозрівання зернівок пшениці пов'язаний зі зниженням їхньої чутливості до ауксину (Liu et al., 2013a). Генетичні дослідження виявили подібну до АБК позитивну кореляцію між вмістом ауксину, його сигналінгом і станом спокою. Так, трансгенне насіння з гіперсинтезом ауксину відзначалось більш глибоким станом спокою. Загалом, ауксин позитивно впливав на сигналінг АБК, що сприяло реалізації його фізіологічного ефекту (Liu et al., 2013b). Екзогенні гібереліни діяли на вміст і транспорт ауксину у проростаючому насінні арабідопсису, експресуючи гени, які кодують ауксинові транспортери, а також гени, задіяні у синтезі й сигналінгу ауксинів (Ogawa et al., 2003). Дослідження експресії споріднених до ауксинів генів виявили, що під час проростання гормон знаходиться в кінчику корінця насінини, а накопичена в насінині ІОК стає основним джерелом гормону для проростків (Hentrich et al., 2013). Показано, що ауксинові PIN-транспортери, які завдяки полярній субклітинній локалізації визначають спрямованість транспорту гормону, здатні змінювати вектор ауксинових потоків і програму розвитку рослини (Friml et al., 2002, 2003). Так, транспортер PIN7, локалізований у верхній частині суспензійних клітин, спрямовував потік ауксину до молодого ембріону, тоді як у проембріона на стадії восьми клітин виявлений транспортер PIN1 без чітко вираженої полярності, а на більш пізніх етапах розвитку транспортери PIN1 і PIN7 спрямовували ауксиновий потік до кореня (Friml et al., 2003). Акумуляція ауксину слугувала сигналом для розвитку кореня та сердечка. Це дозволило припустити, що тригером для специфікації майбутньої кореневої меристеми є поляризація PIN транспортерів (Friml et al., 2004; Michniewicz et al., 2007). Якщо поляризація PIN транспортера не відбувалася, ауксин накопичувався в апікальній частині ембріона, що призводило до початку розвитку коренеподібних структур від ембріональної тканини листка (Dhonukshe et al., 2008).

Цитокініни взаємодіють з АБК та етиленом для точного налаштування часу проростання насіння (Tuan et al., 2018). У зернових культурах (пшениця, кукурудза, рис) цитокініни накопичуються в ендоспермі на ранніх стадіях розвитку зерна, що відповідає швидкому поділу клітин ембріона та впливає на тривалість періоду спокою та проростання зернівок (Stirk et al., 2012). Дозрівання зернівок пшениці відбувається на тлі зниження рівня ізопентеніладеніну (іП), що

вказує на участь цитокінінів в індукції та підтримці стану спокою (Tuan et al., 2019).

Аналіз розподілу і динаміки ендегенних цитокінінів під час набухання, появи первинного корінця та формування проростків показали, що після набухання зернівок вівса й кукурудзи перший пік у вмісті цитокінінів передував прокльовуванню первинного корінця, а другий – з'являвся після прокльовування. У досліджених зразках превалювали *цис*-зеатин, іП та ароматичні форми цитокінінів (Stirk et al., 2012). Позитивний вплив цитокінінів на проростання насіння обумовлений пригніченням транскрипції протеїну AB15, задіяного в сигналінгу АБК (Wang et al., 2011b), та індукцією його деградації (Guan et al., 2014).

Під час проростання зернівок пшениці, кукурудзи та рису вміст етилену зростає (Zarata et al., 2004). Етилен не транспортується з одних органів рослини в інші, а передача етиленового сигналу здійснюється його попередником – аміноциклопропанкарбоною кислотою (Bleecker, Kende, 2000). Подібно до цитокініну, сприйняття етиленового сигналу відбувається з участю двокомпонентного протеїнового рецептора кінази, який знаходиться на мембрані ендоплазматичного ретикулуму (Kendrick, Chang, 2008). Мутації регуляторів сигнального шляху етилену призводили до глибокого спокою насіння (Subbiah, Reddy, 2010). Встановлено, що етилен негативно впливає на біогенез і сигналінг АБК (Cheng et al., 2009; Linkies et al., 2009; Wilson et al., 2014). Протидіючі впливу АБК, етилен позитивно впливає на процес проростання насіння (Arc et al., 2013; Corbineau et al., 2014).

Брасиностероїди (БР), контролюючи інгібіторні ефекти АБК, позитивно впливають на проростання насіння (Hu, Yu, 2014). Разом із гіберелінами та етиленом БР індукують ріст зародку, посилюючи руйнування ендосперму (Finch-Savage, Leubner-Metzger, 2006). Показано, що БР безпосередньо регулюють ріст зародкової осі під час проростання насіння, проте вихід із стану спокою відбувається гіберелін-залежним шляхом (Leubner-Metzger, 2003).

Саліцилова кислота (СК) пригнічує індуковану гібереліном активність ферменту α -амілази, гальмує проростання зернівок ячменю та рису через шлях, що включає експресований АБК ген *WRKY* (Xie et al., 2007). Проростання зернівок кукурудзи повністю пригнічувалося після екзогенної обробки СК у концентрації від 3 мМ до 5 мМ (Guan, Scandalios, 1995). Вважається, що негативний ефект високих доз екзогенної СК на проростання насіння обумовлений окисним стресом, індукованим фітогормоном (Rivas-SanVicente, Plasencia, 2011).

Жасмонова кислота (ЖК) та її похідні накопичуються в органах і тканинах рослин у результаті експресії жасмонат-індукованих генів (Babenko et al., 2015). Вони є продуктами ліпоксигеназного шляху окиснення поліненасичених жирних кислот (Babenko et al., 2017). Подібно до АБК, екзогенна ЖК затримувала проростання насіння (Nambara et al., 2010). Водночас вона пригнічувала біосинтез і активність АБК під час проростання зернівок пшениці, що свідчить про антагонізм між цими двома фітогормонами (Jacobsen et al., 2013). Метилжасмонат гальмував проростання зернівок і подовження коренів кукурудзи внаслідок зниження активності й вмісту α -амілази та синтезу етилену (Norastehnia et al., 2007).

Стриголактони (СЛ) – група каротиноїдних сполук, які продукуються та виділяються кореневою системою рослин у ризосферу (Mishra et al., 2017). СЛ виступають тригером при проростанні насіння, впливаючи на баланс між АБК та гіберелінами (Toh et al., 2012).

Отже, рослинні гормони цитокініни, етилен, брасиностероїди, жасмонова і саліцилова кислоти та стриглактони задіяні в регуляції процесів проростання насіння скоріше за все через інтегровану мережу взаємодії з АБК і гіберелінами (рис. 2.2).

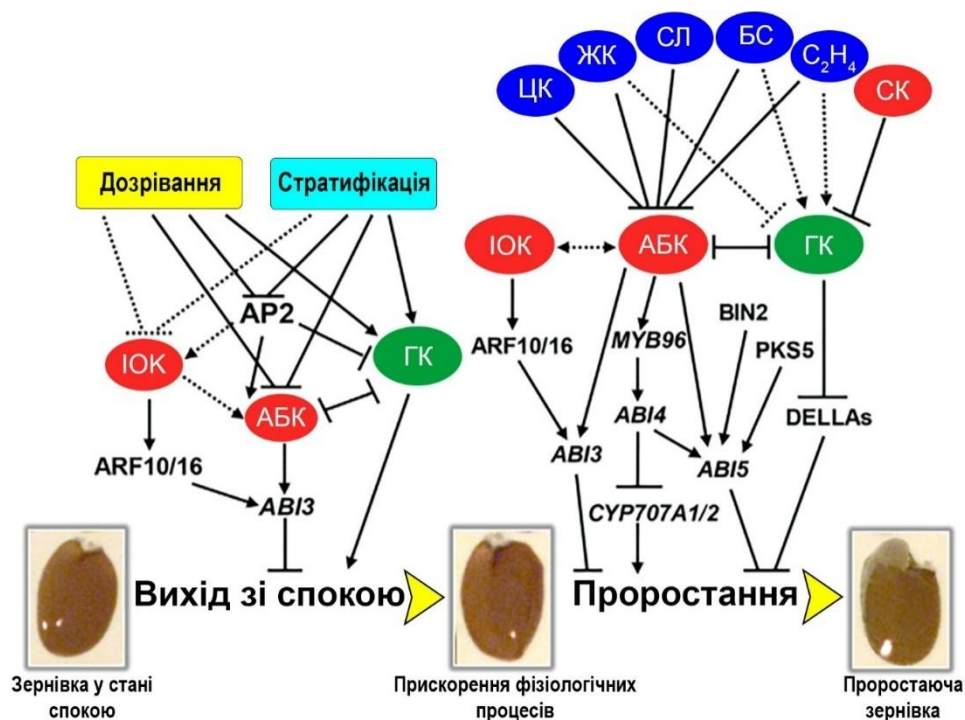


Рис. 2.2. Інтегрована мережа фітогормональної взаємодії при проростанні насіння

Зріле насіння характеризується високим вмістом АБК, низьким рівнем гіберелінів та ауксинів. У першу фазу проростання – стратифікації – вихід зі

стану спокою регулюється на рівні біогенезу, сигналіngu та взаємодії між АБК, гіберелінами та ауксинами. АБК і ауксини відповідають за спокій насіння. При цьому ауксини позитивно впливають на транскрипцію *ABI3*. AP2 домен, що включає транскрипційні фактори ABI4, DDF1, OsAP2-39 і CHO1, індукує спокій насіння, активуючи біосинтез АБК і пригнічуючи біогенез/накопичення гіберелінів. Після виходу зі стану спокою починається проростання насіння, у регуляції якого 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 та пост-транскрипції (ABI4 підвищує його експресію, фосфопротеїн BIN2 і протеїнкіназа PKS5 фосфорилують ABI5). На заключному етапі проростання насіння гібереліни індукують лізис ендосперму, що призводить до вивільнення корінця

Разом із фітогормонами процеси спокою і проростання насіння регулюються різними екологічними факторами. Показано, що світло експресує гени *GA3ox1* і *GA3ox2*, відповідальні за біосинтез гіберелінів і репресує ген катаболізму гормону – *GA2ox2* (Cho et al., 2012). Виявилось, що синє світло пригнічує проростання зернівок ячменю, посилюючи транскрипцію генів біосинтезу АБК і пригнічуючи гени, відповідальні за катаболізм гормону (Gubler et al., 2008; Barrero et al., 2014). Іншим фактором навколишнього середовища, який впливає на спокій насіння, регулюючи баланс між біогенезом АБК і гіберелінів, є температура (Footitt et al., 2011; Kendall et al., 2011). Показано, що температура викликала зміни у проникності ендосперму при дозріванні насіння. Однак виявилось, що АБК і гібереліни не були причетні до регуляції цього процесу (MacGregor et al., 2015). Хоча механізми, що лежать в основі регуляції передчасного проростання насіння у рослин пшениці фенотипу *TaMFT-RNAi* до кінця нез'ясовані, виявилось, що *MFT*, гомолог *TaMFT* у рослин арабідопсису, відігравав при цьому ключову роль у визначенні балансу між АБК і гіберелінами (Xi et al., 2010; Nakamura et al., 2011). До відомих на сьогодні шляхів мінімізації негативних впливів на проростання насіння і ріст проростків належить праймування водою, органічними екстрактами, сольовими розчинами та регуляторами росту. Гібереліни, ауксини і цитокініни – основні, фітогормони, які використовуються для праймування з метою покращання проростання насіння за стресових умов (Muhei, 2018). АБК є інгібітором проростання. Пригнічення поглинання води на початку проростання насіння затримує розвиток зародку, проте таку дію АБК можна заблокувати завдяки гіберелінам і

ауксином (Chauhan et al., 2009). Гібереліни відповідають за активність ензимів, задіяних у розщепленні крохмалю ендосперму, необхідного для розвитку зародку, і діють синергічно з ауксинами і цитокінінами. Стійкість до засолення після обробки зернівок пшениці гіберелінами зростала (Iqbal, Ashraf, 2013). Поліаміни позитивно впливали на проростання зернівок і ріст проростків пшениці за дії посухи, що було обумовлено їхнім впливом на ендогенні фітогормони (Yang et al., 2016b).

Ми дослідили проростання зернівок рослин голозерної м'якої пшениці *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, півчастої пшениці *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та озимого жита *Secale cereale* L. сорту Богуславка. Сорт-стандарт Подолянка зареєстрований у 2003 році. Оригінатори: Інститут фізіології рослин і генетики НАН України та Миронівський інститут пшениці ім. В.М. Ремесла НААН України. Сорт належить до групи сильних безостих пшениць, різновидність – лютесценс, високопродуктивний, надзвичайно стійкий до вилягання, морозостійкий, має високу посухостійкість, толерантний до ураження борошнистою росою, іржею та фузаріозу. Невибagliвий до умов вирощування, попередників і строків сівби, має високу екологічну пластичність. Характеризується доброю регенераційною здатністю, інтенсивним початком відростання і швидким приростом вегетативної маси, витривалістю до весняних похолодань, має високу кустистість, густий стеблостій (Моргун та ін., 2015).

Пшениця спельта є однією з найдавніших пшениць. Характеризується високою харчовою цінністю, адаптована до несприятливих умов навколишнього середовища, приваблива для фермерів, селекціонерів і харчових технологів (Бабенко та ін., 2018; Haliniarz et al., 2020). Сорт спельти Франкенкорн створений в 90-х роках XX століття на основі старих сортів спельти шляхом зворотного схрещування. Середньорослий, стійкий до вилягання, морозостійкий, екологічно пластичний, вважається генетично найчистішим сортом *T. spelta* (Schmitz, 2006). Жито *Secale cereale* L. належить до важливих хлібних культур і посідає перше місце серед зернових у регіонах, де вирощування пшениці ускладнене або взагалі унеможливлене (Bushuk, 2001). Це найбільш холодостійка зі злакових культур, менш вибаглива до родючості ґрунтів і режиму вологості в порівнянні з пшеницею. На відміну від інших зернових культур, жито можна вирощувати без використання гербіцидів і фунгіцидів, що забезпечує екологічний урожай (Arendt, Zannini, 2013).

Озиме жито сорту Богуславка є вітчизняним продуктом. Сорт був створений науковцями Інституту фізіології рослин і генетики НАН України та Носівської селекційної дослідної станції Чернігівського інституту агропромислового

виробництва НААН України, занесений до Державного реєстру та впроваджений у аграрне виробництво. Це – середньостиглий сорт, має середню посухостійкість, морозостійкість і хворобостійкість, успішно вирощується в багатьох фермерських господарствах України. Його рекомендував нам для дослідження академік НАН України, відомий селекціонер, директор Інституту фізіології рослин і генетики НАН України Володимир В. Моргун. З огляду на сьогодення, коли значна частина орних земель України забруднена і спалювана через російську агресію, вивчення біологічних особливостей жита Богуславка як невибагливої хлібної культури є досить актуальним.

Зернівки спельти отримані з колекції Національного центру генетичних ресурсів рослин України (м. Харків). Зернівки пшениці Подолянка та жита Богуславка отримані з колекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Колоски та зернівка в лусках *Triticum spelta* L. (1), *Triticum aestivum* L. (2) та *Secale cereale* L. (3)

Для вивчення лабораторної схожості сухі відкалібровані зернівки пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка (по 90 од.) замочували на 3 год у дистильованій воді, після чого переносили в чашки Петрі на зволожений дистильованою водою фільтрувальний папір і пророщували в термостаті за температури +22 °C впродовж трьох діб (рис. 2.4). Морфометричні показники фіксували на 24-, 48- та 72-гу год вегетації.

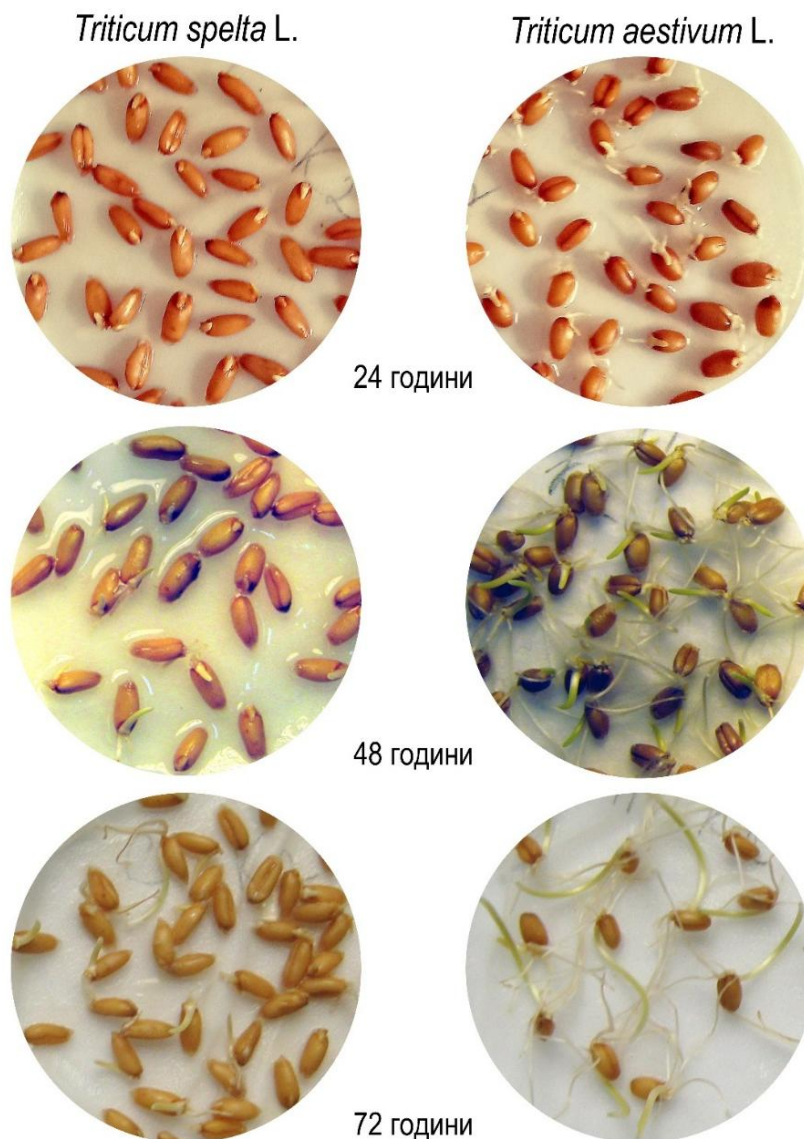


Рис. 2.4. Зернівки *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка впродовж інкубації на воді

Досліджувані види злаків відзначались високим показником лабораторної схожості. Максимум пророслих зернівок у пшениці зафіксовано через 24 год пророщування, у спельти – після 48 год, у жита – через 72 год. Показники проростання зернівок жита були найнижчими і сягали 93% (див. табл. 1.1.).

Впродовж перших 24 год пророщування у жита та спельти інтенсивніше видовжувалась плюмула, у пшениці – первинний корінь. Під час наступних етапів пророщування (48 та 72 год) довжина коренів у всіх видів була більша за висоту надземної частини. На 48-му годину розміри колеоптиля збільшились у пшениці в 1,9, спельти – в 5,2, жита – в 4,7 раза.

Таблиця 1.1. Лабораторна проростання зернівок *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка (%)

Вид	Години пророщування		
	24	48	72
<i>Triticum aestivum</i> L.	97	-	-
<i>Triticum spelta</i> L.	94	96	-
<i>Secale cereale</i> L.	78	87	93

Довжина коренів зростає більш ніж у 4 рази у спельти та жита і в 5 разів – у пшениці (рис. 2.5). За показниками біомаси корені поступались надземній частині. Біомаса проростків за три доби зростає у пшениці та спельти вдвічі, у жита – у 2,4 рази (рис. 2.6). Отримані результати продемонстрували хороші показники проростання та інтенсивний ріст проростків озимих пшениці, спельти та жита за лабораторних умов.

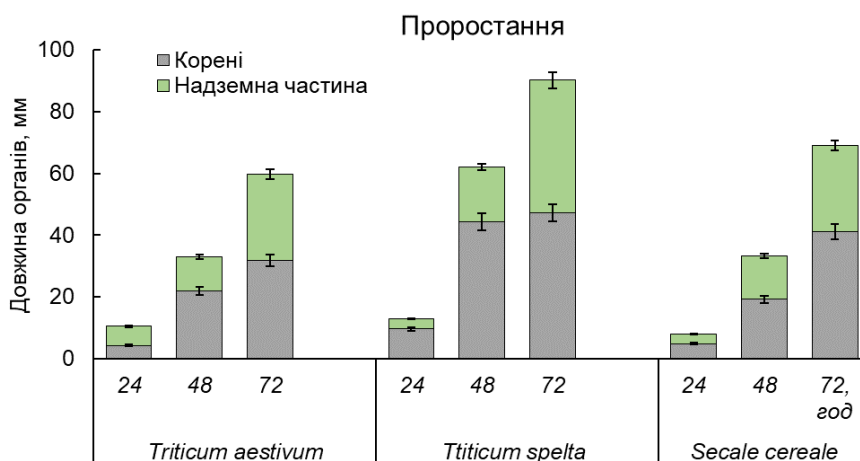


Рис. 2.5. Лінійні розміри органів проростків *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та *Secale cereale* L. сорту Богуславка

Отже, спокій і проростання насіння є результатом інтегральної взаємодії ендогенних та екзогенних факторів, які сукупно визначають характер акумуляції фітогормонів і функціонування їхніх сигнальних каскадів. Біосинтез і транспорт фітогормонів, їхні сигнальні шляхи, які регулюються генетичною системою, утворюють складну мережу зв'язку. АБК є ключовим індуктором спокою насіння, тоді як гібереліни регулюють процес його проростання. Фактори транскрипції та сигнальні компоненти цих двох фітогормонів допомагають підтримувати ендогенний баланс між ними.

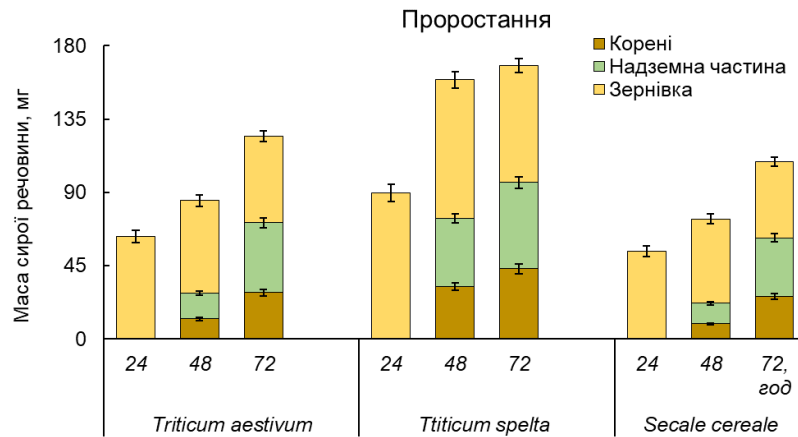


Рис. 2.6. Біомаса органів проростків *Triticum aestivum* L. сорту Подольська, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка

Проростання насіння та розвиток проростків належать до найбільш вразливих до абіотичних стресів етапів онтогенезу. За наявності сприятливих умов насіння здатне швидко прорости. Обмежуючими факторами, крім фізіологічного спокою, є абіотичні стреси.

На сьогодні досягнуто значного прогресу в розкритті молекулярних механізмів контролю балансу між АБК і гіберелінами на прикладі модельної рослини *Arabidopsis thaliana*. Однак це явище залишається малодослідженим у зернівках злакових рослин, для котрих можливі специфічні механізми регуляції переходу зі стану спокою до проростання. Частково проаналізовано участь інших рослинних гормонів у формуванні механізмів контролю спокою і проростання зернівок злаків. Встановлено, що передпосівне проростання, яке викликає значні втрати врожаю і знижує якість зернових культур, тісно пов'язане з рівнем спокою насіння. Тому розуміння молекулярних механізмів регуляції балансу між АБК і гіберелінами, участь в цьому інших фітогормонів надзвичайно важливе для розробки нових біотехнологічних підходів селекції стійких до передпосівного проростання сортів, збільшення врожайності та якості зернових культур.

РОЗДІЛ 3. ЕНДОГЕННІ ФІТОГОРМОНИ ЗЛАКІВ ЗА ДІЇ НЕГАТИВНИХ КЛІМАТИЧНИХ ФАКТОРІВ

Фітогормони відіграють ключову роль у регуляції всіх етапів життєвого циклу – від проростання насіння до старіння. Це підкреслює важливість визначення їхнього вмісту і встановлення місць локалізації в рослинному організмі. Такі відомості допоможуть знайти ефективні засоби впливу на швидкість росту й розвитку рослин, а також стануть основою для розуміння процесу формування стресостійкості. Важливо також враховувати, що рослинні гормони діють у наномолярних концентраціях, тому їхнє визначення може бути складним і вимагати використання достатньо чутливих і точних аналітичних методів.

3.1. Екстракція і кількісне визначення фітогормонів злаків

Оцінка ендogenous вмісту фітогормонів є складним аналітичним завданням через їхню надзвичайно низьку концентрацію в рослинних тканинах. Зазвичай це лише нанограми чи пікограми на грам біомаси, тоді як речовини, що ускладнюють аналіз, присутні у значно вищих концентраціях (рис. 3.1). Основну перешкоду становлять вторинні метаболіти, що й визначає головну проблему кількісного аналізу рослинних гормонів, водночас біополімери відносно легко й швидко відділяються.

На сьогодні при кількісному аналітичному визначенні рослинних гормонів використовують переважно фізико-хімічні методи. Це, насамперед, вискоефективна (ВЕРХ) та ультравискоефективна (УВЕРХ) рідинна хроматографія з використанням сучасних хроматографічних колонок (наповнених сорбентами Core-Shell) у поєднанні з чутливими мас-детекторами. Значна увага також приділяється екстрагуванню й ізоляції фітогормонів зі складних рослинних матриць. Застосування картриджів твердотільної екстракції (SPE) є основою очищення і фракціонування екстрактів у ході пробопідготовки до аналізу (Щербатюк та ін., 2021; Dobrev et al., 2012; Kosakivska et al., 2020b).

Сучасна рідинна хроматографія може ефективно й швидко розділяти складні суміші сполук із широким діапазоном полярності без необхідності їхньої дериватизації. Одним з перших для одночасного аналізу гормонів рослин чотирьох класів (ауксини, цитокініни, гібереліни й АБК) та їхніх метаболітів було розроблено метод ВЕРХ у тандемі з мас-спектрометрією за умов іонізації «електроспрей» (Chiwocha et al., 2003).

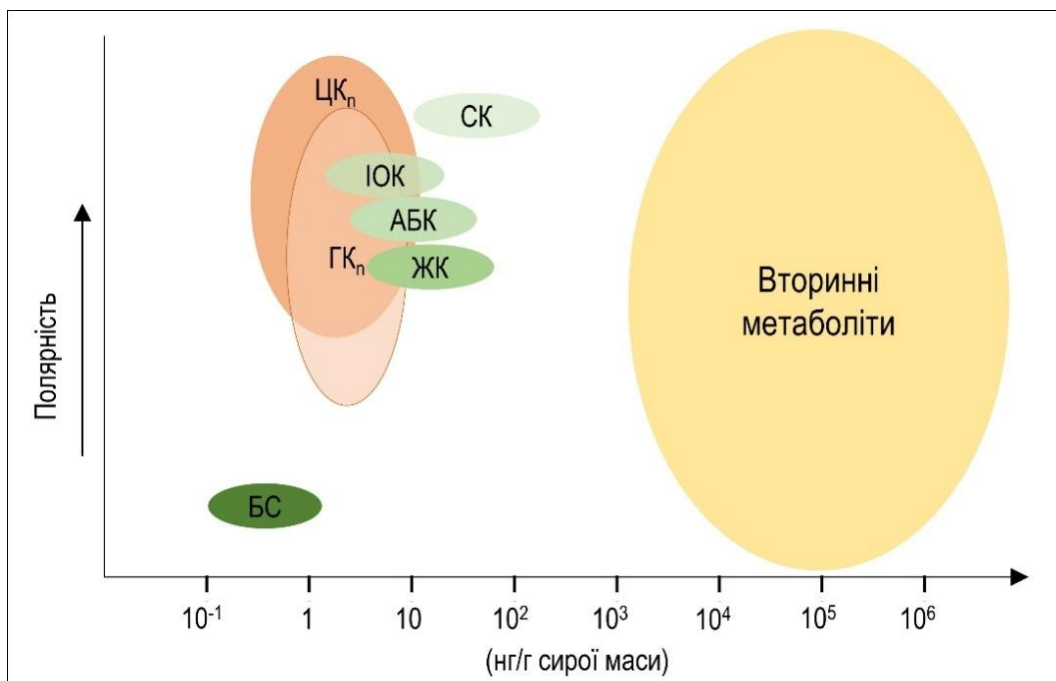


Рис. 3.1. Орієнтовні концентраційні рівні фітогормонів у тканинах нестресованих рослин і вміст вторинних метаболітів, що заважають їхньому аналізу (адаптовано за Chu et al., 2017)

Також було розроблено метод ВЕРХ/ЕС-МС/МС аналізу семи основних класів рослинних гормонів, включаючи ауксини, цитокініни, гібереліни, АБК, жасмонати, брасиностероїди та СК у тканинах *Arabidopsis thaliana* (Panetal., 2008). На сьогодні найоптимальнішим і загальноприйнятим аналітичним методом для аналізу фітогормонів є ультрависокоєфективна рідинна хроматографія УВЕРХ у тандемі з мас-спектрометричним детектором, обладнаним потрійним квадрупоєм МС/МС (рис. 3.2). Сучасні тандемні мас-спектрометри з потрійним квадрупоєм мають такі характеристики, які роблять їх ідеальними детекторами для аналізу фітогормонів, а саме: високу чутливість, селективність і швидкодію (Pan, Wang, 2009; Müller, Munné-Bosch, 2011; Tarkowská et al., 2014). Такі мас-спектрометри належать до найчутливіших типів детекторів, здатних виявити навіть кілька пікограм речовини-аналіта. Прилад дає змогу здійснювати одночасний аналіз десятків і сотень сполук в одному зразку, що значно розширює метаболічне профілювання. Це забезпечує проведення якісного та кількісного аналізу рослинних гормонів навіть без наявності хімічних стандартів.

В існуючих роботах (Dobrev, Kaminek, 2002; Müller, Munné-Bosch, 2011; Dobrev, Vankova, 2012; Tarkowská et al., 2014) докладно описані прийоми, які дозволяють визначати рівні цитокінінів, ІОК, АБК та інших рослинних гормонів у зразках з однієї проби рослинних тканин. Ми внесли певні модифікації до цих методик й розробили власний підхід, аналітична складова якого є цілком

оригінальною. Під час підготовки проб для аналізу на рідинному хроматографі з діодно-матричним детекторним блоком й одноквадрупольним мас-детектором (ВЕРХ/МС) до складу кислої фракції, що містить ІОК і АБК, також потрапляють гібереліни, зокрема ГК₃ і ГК₄, а також СК, кількість яких можна визначити. Наша методика (Kosakivska et al., 2020a, b; Щербатюк та ін., 2020, 2021) орієнтована на підготовку проб для аналізу на рідинному хроматографі з діодно-матричним детекторним блоком й одноквадрупольним мас-детектором (ВЕРХ/МС). Така комбінація аналітичного обладнання використовується у більшості вітчизняних наукових лабораторій біологічного профілю.

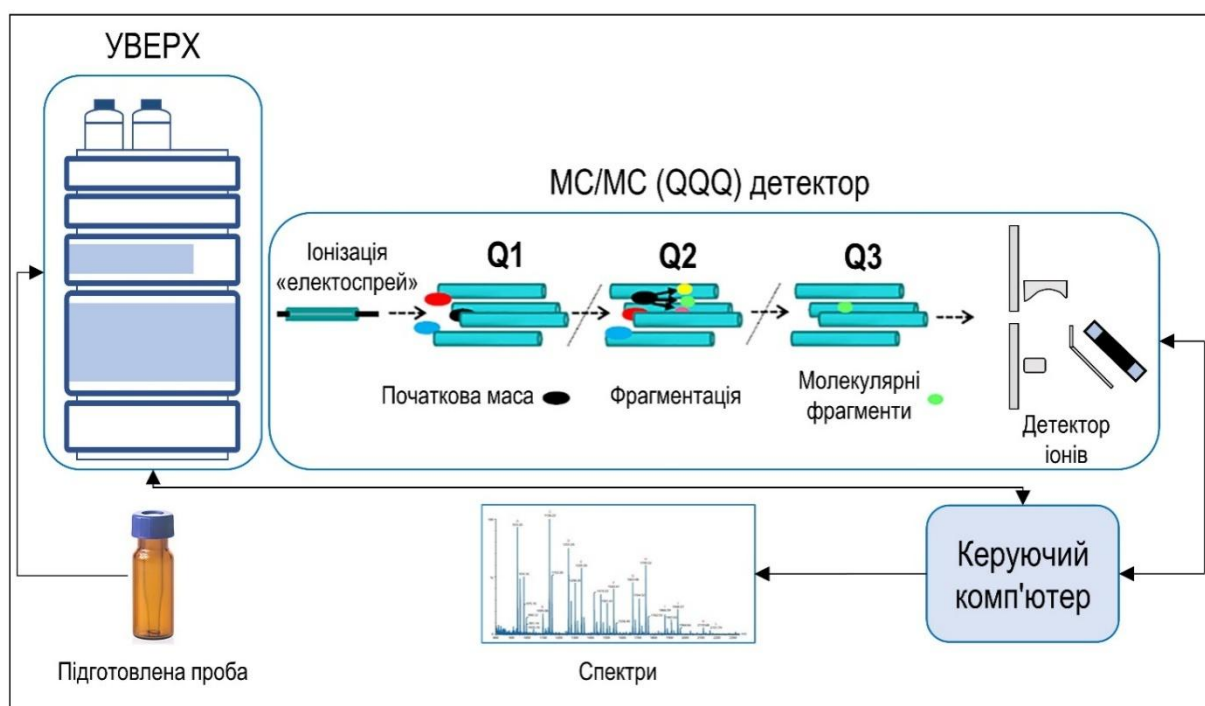


Рис. 3.2. Сучасна аналітична система для профілювання фітогормонів укомплектована ультрависокоєфективним рідинним хроматографом УВЕРХ, тандемним мас-спектрометричним детектором з потрійним квадруполем МС/МС (UHPLC-MS/MS, QQQ-MS) і комп'ютером з керуючим програмним забезпеченням, що містить бібліотеки речовин

Пробопідготовка. Для отримання достовірних, фізіологічно релевантних даних про вміст фітогормонів необхідно вжити запобіжних заходів під час збору проб. Вміст фітогормонів значно коливається впродовж доби, тому відбір проб слід проводити одночасно. Необхідно також враховувати, що рівень гормонів змінюється впродовж року. Так, зразки, відібрані взимку, суттєво відрізняються від весняних та літніх (навіть у випадку рослин, вирощених у вегетаційних камерах за однакової температури без доступу денного світла). Інтенсивність і спектр освітлення суттєво впливають на гормональний баланс, що ускладнює відтворення результатів експериментів у різних лабораторіях (Dobrev,

Vankova, 2012). Окремі тканини цілої рослини (листя, корінь, стебло) відрізняються за рівнем фітогормонів. Досить великі різниці їхньої концентрації спостерігаються між окремими листками і навіть всередині однієї листової пластинки, вищий рівень цитокінінів мають частини, які активно ростуть, наприклад, у базальній частині листових пластинок однодольних рослин. Процедура аналізу включає відбір зразків, екстракцію фітогормонів, очищення отриманих екстрактів і їхнє кількісне визначення, а також приготування витратних матеріалів, реактивів і розчинів.

Підготовка розчинників і стандартів. Екстракційний розчин містить метанол, воду подвійної дистиляції та мурашину кислоту у співвідношенні 15 : 4 : 1 і зберігається за температури $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ у темряві. Для побудови калібрувальних таблиць і перевірки втрат методу хімічні стандарти фітогормонів розчинюють у суміші метанол : вода (1 : 1). Розчином для завантаження колонок твердої екстракції SPE була 1 М мурашина кислота (37,7 мл 99%-ї мурашиної кислоти доводять до 1000 мл водою подвійної дистиляції, pH 1,4). Перший розчинник для елюції – 100%-й метанол, другий – 0,35 М NH_4OH (2,5 мл 26%-го розчину гідроксиду амонію доводять водою подвійної дистиляції до 100 мл, pH 11). Третій розчинник для елюції – лужний розчин метанолу (до 60 мл метанолу додають 2,5 мл 26%-го розчину гідроксиду амонію і доводять водою подвійної дистиляції до 100 мл).

Відбір зразків. Нарізаний тонкими смужками рослинний матеріал зважують і одразу заморожують в рідкому азоті. Наважки рослинного матеріалу повинні становити 1,5–2,0 г сирової речовини. Вага кожного зразка визначається з точністю до $\pm 1\%$ і повинна значно перевищувати мінімальну межу виявлення фітогормонів. У однодольних рослин *Triticum aestivum* L. і *Triticum spelta* L. та *Secale cereale* L. верхню третину листка для аналізу не потрібно брати, оскільки тканини там часто підсихають. Аналізують листові пластинки однакової фази онтогенезу. Кореневу систему ретельно відмивають від субстрату холодною водою, висушують фільтрувальним папером, зважують й заморожують в рідкому азоті.

Екстракція. Мета екстракції – вивільнення сполук-аналітів з клітин рослинних тканин без хімічної руйнації. Співвідношення екстракційного розчинника і зразка 5 : 1, екстракцію проводять двічі. Слід уникати деградації аналітів, працюючи за низьких температур з екстракційним розчином, який містить значну частку органічного розчинника і має низький pH. Етап екстракції включав центрифугування, завдяки чому осаджувалися біополімери: целюлоза,

нуклеїнові кислоти та білки. Екстракцію проводять, дотримуючись наступної послідовності:

1. Гомогенізують до дрібного порошку заморожений в рідкому азоті рослинний матеріал у керамічній ступці за допомогою товкачика.
2. Переносять гомогенізований і заморожений зразок у пробірку для центрифугування, попередньо охолоджену в рідкому азоті.
3. Промивають (двічі) ступки й товкачики п'ятьма об'ємами розчину для екстрагування охолодженого до -20°C . Рідину після промивання ступки зливають до зразка в пробірку. Наприклад, 0,5 г сирової речовини зразка, промивають двома послідовними об'ємами по 2,5 мл екстракційного розчину.
4. Пробірки зі зразками та екстракційним розчином переносять в морозильну камеру -20°C на одну годину.
5. Центрифугують при 15 тис. обертів на хвилину (RPM) протягом 30 хв (за 0°C).
6. Супернатанти переносять в чисті пробірки.
7. До осаду на дні центрифужних пробірок додають п'ять об'ємів екстракційного розчину та перемішують.
8. Залишають центрифужні пробірки на 30 хв при -20°C .
9. Центрифугують. Супернатанти об'єднують.
10. Екстракти упарюють до водного залишку за умов зниженого тиску у вакуумному ротаційному випаровувачі (Тур 350Р, Польща) за температури водяної бані $+40^{\circ}\text{C}$.

Очищення отриманих екстрактів. Рослинні екстракти після видалення органічного розчинника містять велику кількість коекстрактивних речовин, які суттєво заважають подальшому визначенню. Метою очищення є видалення з екстракту якомога більшої кількості інтерферуючих речовин, при цьому важливо не втратити значної кількості цільових сполук-аналітів. Для очищення використовують два типи картриджів твердої екстракції (SPE). Перший – з твердою силікагелевою фазою SPE C18, Sep-PakPlus (Waters) застосовують як фільтр для видалення більшості ліпофільних речовин, фітогормони проходять крізь нього не затримуючись. У другому картриджі з фазою MCX (Waters) гормони міцно зв'язуються, а потім послідовно елюються відповідними розчинниками. Полютанти вимивають лужним буфером і водою подвійної дистиляції. Провівши необхідну послідовність дій, отримують дві фракції. Перша містить ІОК, АБК, СК, ГК. Друга, лужна фракція, містить цитокініни. Кожну фракцію упарюють до сухого залишку в колбах-концентраторах.

Кількісне визначення на ВЕРХ/МС. Аналітичне визначення фітогормонів проводили методом вискоєфективної рідинної хроматографії (ВЕРХ) на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G1315B (США) у тандемі з одноквадрупольним мас-спектрометричним детектором Agilent G6120A. Аналіз і обрахунків вмісту фітогормонів здійснювали за допомогою програмного забезпечення Agilent OpenLAB CDS ChemStation Edition (rev. C.01.09). Для проведення аналізу виконували наступні процедури: Сухі залишки кожної фракції в колбах-концентраторах відновлювали 45%-вим розчином метанолу до об'єму 180–200 мкл. Отриманий об'єм переносили в скляні конічні вставки об'ємом 250 мкл, встановлені у хроматографічні віали. Аліквоти проб вводили у прилад за допомогою автоматичного інжектора.

Для кількісного визначення фітогормонів в отриманих зразках ми розробили чотири хроматографічні методи. Хроматографічне розділення здійснювалося в колонці Agilent ZORBAX Eclipse Plus C18 3 × 250 мм, наповненій ліпофільно-модифікованим сорбентом з розміром часток 5 мкм (оберненофазна хроматографія). Для кількісного визначення саліцилової кислоти використовували меншу хроматографічну колонку ZORBAX Eclipse Plus C18 Solvent Saver Plus 3 × 150 мм з розміром часток 3,5 мкм.

Визначення вмісту ІОК та АБК. Аліквоти об'ємом 20 мкл розділяли системою розчинників (метанол, деіонізована вода, оцтова кислота в об'ємному співвідношенні 45,0 : 54,9 : 0,1) і проводили детекцію ІОК та АБК в УФ-області поглинання за аналітичної довжини хвилі 280 та 254 нм. Швидкість рухомої фази розчинників складала 0,7 мл · хв⁻¹.

Визначення вмісту СК. Аліквоти об'ємом 10 мкл розділяли системою розчинників (ацетонітрил, ультрачиста вода, мурашина кислота в об'ємному співвідношенні 45,0 : 54,9 : 0,1) і проводили детекцію СК в УФ-області поглинання за аналітичної довжини хвилі 302 нм. Швидкість рухомої фази розчинників становила 0,5 мл · хв⁻¹.

Визначення вмісту ГК₃ і ГК₄. Градієнтна елюція використовується для швидшого розділення суміші речовин з різною спорідненістю до стаціонарної фази колонок. Застосування градієнтних профілів дозволяє розділити більш складні матриці і значно скоротити час аналізу.

Після розділення аліквот об'ємом 20 мкл системою розчинників (ацетонітрил, ультрачиста вода, оцтова кислота) у градієнтному режимі кількісно детектували ГК₃ і ГК₄ за сигналом мас-детектора. Оптимізований градієнтний профіль методу наведено в табл. 3.1. Швидкість рухомої фази розчинників

становила $0,5 \text{ мл} \cdot \text{хв}^{-1}$. Урівноваження хроматографічної колонки після аналізу (функція Postrun) тривало 15 хв.

Таблиця 3.1. Градієнтний профіль хроматографічного методу для кількісного визначення ГК₃ і ГК₄

Час, хв	Вода з 0,1% CH ₃ COOH (%)	Ацетонітрил (%)
0	70	30
20	30	70
30	0	100

Визначення складу та вмісту цитокінінів (5 речовин). Аліквоти проб фракції з цитокінінами об'ємом 20 мкл розділяли системою розчинників (метанол, вода, оцтова кислота), детекцію проводили за довжини хвилі 269 нм. Для елюції цитокінінів використовували ступінчасту градієнтну систему (табл. 3.2).

Таблиця 3.2. Градієнтний профіль хроматографічного методу для кількісного визначення цитокінінів

Час, хв	Вода з 0,5% CH ₃ COOH (%)	Метанол (%)
0	63	37
25	30	70
35	0	100

Тривалість розділення в градієнтному режимі становить 35 хв за стаціонарної швидкості потоку мобільної фази $0,5 \text{ мл} \cdot \text{хв}^{-1}$, а врівноваження колонки після аналізу (Postrun) тривало 15 хв.

Час виходу останнього аналіта 22 хв, однак загальна тривалість методу дещо більша. Подовження методу до 35 хв потрібне для аналізу цитокінінів у зразках, приготованих з рослинного матеріалу, який має складну матрицю. У цьому випадку важливо вимити речовини-забруднювачі з колонки потоком 100%-го метанолу.

Як стандарти для побудови калібрувальних таблиць використовували немічені ІОК, АБК, СК, ГК₃ та ГК₄, *транс*-зеатин-О-глюкозид (*m*-ЗГ), *транс*-зеатин (*m*-З), *транс*-зеатинрибозид (*m*-ЗР), ізопентеніладенін (іП) та ізопентеніладенозин (іПА) виробництва фірми Sigma-Aldrich (США). В окремих випадках для ідентифікації використовували внутрішні стандарти.

Наявність речовин-аналітів у пробах визначали за комбінованого режиму роботи мас-спектрометра «multimode» (електроспрей та хімічна іонізація за атмосферного тиску) для ІОК, АБК, СК, ГК₃, ГК₄ за негативної полярності іонізації молекул речовин-аналітів і позитивної – для цитокінінів. За сигналом мас-детектора можна також розрахувати кількість речовин-аналітів у пробі. Для кількісного аналізу ГК₃ і ГК₄ використовували сигнал мас-детектора MSD SIM за налаштування сканування приладом показників m/z 345 [346-H]⁻ та m/z 331 [332-H]⁻.

В окремих випадках визначали концентрацію цитокінінів у пробах за допомогою мас-детектора. Для цього використовували пропорційний метод калібрування. Його суть полягає в математичному порівнянні реакції невідомої концентрації з реакцією відомої (стандартної) концентрації, щоб визначити, яка кількість сполуки присутня. Під реакцією мається на увазі площа піку, що формується за сигналом мас-спектрометричного детектора (рис. 3.3). Ми використовували розчин хімічних стандартів цитокінінів у концентрації 1,6 нг кожної речовини в 1 мкл.

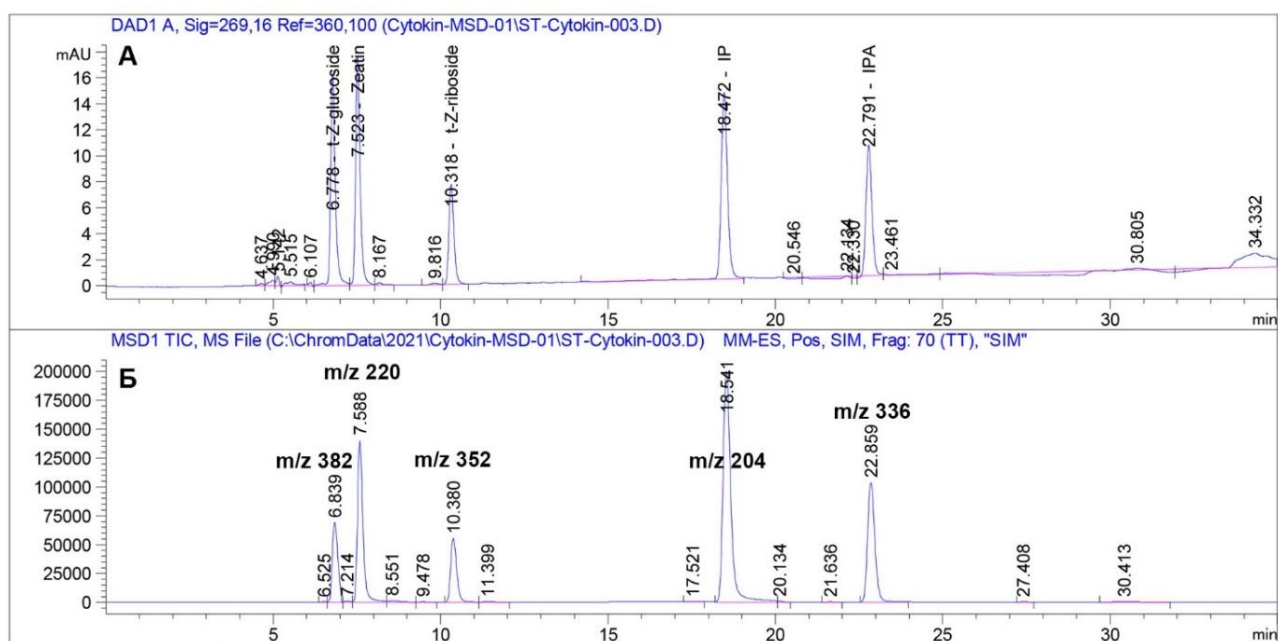


Рис. 3.3. Хроматограма розділення хімічних стандартів цитокінінів (А) і паралельний запис сигналу тандемного мас-детектора в режимі реєстрації окремих іонів згідно до заданої в інтерфейсі часової таблиці (Б). Об'єм аліквоти – 20 мкл, 1,6 нг кожної речовини в 1 мкл, детектування за довжиною хвилі 269 нм

3.2. Гормональний гомеостаз злаків за дії високої температури

Дослідження впливу змін клімату на продуктивність культурних рослин належить до провідних завдань сучасної біологічної науки. Однією з головних причин підвищеного інтересу до цієї проблеми є помітна зміна інтенсивності та частоти багатьох кліматичних явищ, значні перепади добових температур, кількість опадів тощо (Ummenhofer, Meehl, 2017). Зміни клімату індукують низку біотичних та абіотичних стресів, які негативно впливають на ріст, розвиток і продуктивність аграрних культур (Raza et al., 2019b). Аналіз, проведений науковцями Інституту космічних досліджень імені Годдарда NASA (GISS), показав, що починаючи з 1975 року швидкість потепління складає приблизно 0,15–0,20 °C кожні десять років (Lorenz et al., 2019). Температура – один із головних факторів навколишнього середовища, що впливають на ріст, розвиток і врожайність рослин. Температура вища за оптимальну індукує тепловий стрес, негативно впливає на метаболізм, пригнічує фотосинтетичну активність і посилює дихання, гальмує ріст і врожайність (Prasad et al., 2008).

Культурні злаки стали предметом інтенсивних досліджень, спрямованих на розуміння фізіологічних, молекулярних і генетичних механізмів формування реакції на тепловий стрес, пошук шляхів уникнення або пом'якшення негативних наслідків дії високої температури (Janni et al., 2020). Такі зернові культури, як рис (*Oryza sativa* L.), пшениця (*Triticum aestivum* L.), кукурудза (*Zea mays*) L., ячмінь (*Hordeum vulgare* L.) і просо (*Pennisetum glaucum* L.), задовольняють потреби у виробництві харчових продуктів для більшості населення земної кулі (Jeyasri et al., 2021). За дії високої температури скорочується тривалість усіх етапів онтогенезу, пригнічується фотосинтетична активність, порушується стабільність клітинних мембран, зменшується вміст води та індекс площі листків, загальна біомаса та врожайність пшениці (Narayanan, 2018).

Фітогормони – сигнальні біомолекули різної структури та фізико-хімічних властивостей, діють у наномолярних концентраціях і регулюють більшість фізіологічних і метаболічних процесів рослин на всіх етапах життєвого циклу від проростання насіння до старіння. Тому визначення їхнього вмісту і сайтів локалізації має важливе значення для пошуку шляхів управління швидкістю росту і розвитку та формування стресостійкості (Sabagh et al., 2022).

Фізіологічні та генетичні дослідження виокремили функціональну активність різних класів гормонів і виявили складну мережу перехресування й взаємодії їхніх сигнальних шляхів (Vanstraelen, Benková, 2012). АБК, активність

якої визначається концентрацією й розподілом у клітинах, тканинах та органах рослини, належить до головних регуляторів стресових реакцій (Войтенко, Косаківська, 2016). За нормальних умов гормон індукує вегетативний ріст, контролює процеси проростання насіння, обпадання листків і дозрівання плодів (Косаківська та ін., 2019б; Vishwakarma et al., 2017). За дії стресу концентрація гормону стрімко зростає, відбувається гальмування метаболічних процесів і росту в цілому. Це сприяє збереженню життєздатності за несприятливих умов і забезпечує подальше відновлення після припинення стресового впливу. Індуковане гормоном закриття продихів відбувається одразу від початку дії стресора (Geiger et al., 2011). Регулюючи продихову активність, АБК посилює стресостійкість (Zhang et al., 2016; Islam et al., 2018), контролює поглинання і транспорт води кореневою системою (Maurel et al., 2015), активує ріст коренів та уповільнює пагонів (McAdam et al., 2016). АБК відіграє ключову роль в акумуляції білків теплового шоку (HSP). Експресія факторів синтезу низькомолекулярних HSP 17.2, HSP 17.4 і HSP 26 індукується АБК-сигналінгом за дії теплового стресу (Hu et al., 2010b). Завдяки перехресчуванню сигнальних шляхів АБК і HSP 70 забезпечується захист нативних білків і ферментів від неправильного згортання та протеолізу (Hu et al., 2010a; Li et al., 2014). Показано, що індукована АБК оверекспресія генів *TaHsfC2a-B* за дії високої температури призводить до активації генів *TaHSP70d* і *TaGalSyn*, внаслідок чого поліпшується теплостійкість зерна пшениці під час наливу (Hu et al., 2018). Здатність АБК переміщуватись на великі відстані дозволяє гормону виконувати роль критичного месенджера стресу. Транспорт АБК є дифузним процесом, який відбувається з участю АБК транспортерів при проходженні крізь біологічні мембрани (Boursiac et al., 2013). Вважають, що при стресах за участі АБК здійснюється зв'язок між коренем та стеблом, регулюється транспорт води та солей, а при взаємодії з іншими сигнальними молекулами гормон контролює комунікацію між органами (Xu et al., 2013; Vishwakarma et al., 2017).

ІОК бере участь у регуляції поділу, подовження й диференціації клітин, фото- та гравітропізмі, апікальному домінуванні, ембріо-, органо- та морфогенезі, розвитку кореневої системи (Teale et al., 2006; Sosnowski et al., 2023). Ауксини задіяні у регуляції росту і розвитку злаків за дії абіотичних стресорів (Voytenko, Kosakivska, 2025). Молоді листки характеризуються найвищим вмістом і біосинтезом гормону (Ljung et al., 2001) і є найбільш чутливими до дії стресорів (Mühlenbock et al., 2008). Пригнічення експресії генів *YUC2* та *YUC6* біосинтезу гормону за дії високої температури призводило до зменшення вмісту ауксинів у пиляках рослин ячменю і арабідопсису, що

гальмувало розвиток пилку. Екзогенне ж застосування ІОК запобігало розвиткові чоловічої стерильності. Зниження вмісту ауксинів у відповідь на підвищення температури загалом негативно впливало на ріст і розвиток рослин, знижуючи їхню врожайність (Sakata et al., 2010). Показано, що за дії стресорів локалізація ауксину змінювалась завдяки зміні вектору та інтенсивності транспортних потоків (Shibasaki et al., 2009). В умовах дегідратації були зафіксовані зміни в експресії багатьох, пов'язаних з ауксином, генів (Jain, Khurana, 2009). В окремих роботах повідомлялось про перехреснування сигнальних шляхів АБК та ІОК за теплового стресу. Завдяки взаємодії гормонів регулювались ростові процеси, що сприяло адаптації (Du et al., 2012). Зменшення вмісту ІОК і зростання кількості АБК спостерігалось у колосках рису за теплового стресу (Tang et al., 2008). Водночас показано, що після теплового стресу за попередньої фоліарної обробки рослин рису цитокініновими препаратами у колосках зростав рівень ІОК, тоді як вміст АБК зменшувався. Однак у рисових зернах вміст обох гормонів збільшувався (Yang et al., 2016a). За оверекспресії гена *OsGH3-2*, який знижує вміст вільної ІОК, зменшувалась посухостійкість і рівень ендогенної АБК у рослинах рису (Du et al., 2012). Зміни у вмісті ендогенних ауксинів у відповідь на різні абіотичні стреси зафіксовані в багатьох сільськогосподарських рослин. Вони обумовлені змінами у спрямованості та інтенсивності транспортних потоків ауксинів на великі відстані (з пагонів до коренів) та короткі – у місцях локального біосинтезу, а також метаболічними перетвореннями (Korver et al., 2018).

Гібереліни утворюють найчисельніший клас рослинних гормонів. Вони нараховують більше 130 ізоформ, синтезуються в пластидах, контролюють процеси проростання насіння, цвітіння, детермінації статі, подовження стебла і ріст листків, затримують старіння (Colebrook et al., 2014; Gantait et al., 2015). Фізіологічна активність притаманна лише окремим гібереловим кислотам (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₅, ГК₆ і ГК₇), інші ж належать до їхніх попередників і неактивних форм (Sponsel, Hedden, 2010). Гібереліни регулюють процеси росту та розвитку рослин, впливаючи на деградацію DELLA білків, родини репресорів транскрипції, які інгібують проліферацію та розтягування клітин (Vera-Sirera et al., 2016). Гібереліни задіяні у формуванні реакції на стресові впливи. При цьому вони взаємодіють з іншими гормонами (Castro-Camba et al., 2022a). Зменшення вмісту гіберелінів за дії стресорів обмежує ріст, водночас посилений біосинтез гормону запобігає можливим пошкодженням (Colebrook et al., 2014; Kosakivska, Vasyuk, 2021). Експресія генів, які кодують задіяні в синтезі гіберелінів ферменти, регулюється зовнішніми сигналами. Так, за дії негативних чинників

синтез гіберелінів пригнічується завдяки експресії генів *GA2ox*, які кодують GA2-інактивуючі ензими, а також гена *DELLA RGL3*, який кодує супресор росту (Colebrook et al., 2014; Minguet et al., 2014). Гібереліни позитивно впливають на ріст коренів. Показано, що HDT1/2 (гістондеацетилази) опосередковує ранній перехід від поділу клітин кореневого кінчику до їхнього розтягування завдяки пригніченню транскрипції гена *GA2ox2* – інактиватора гіберелінів (Li et al., 2017). Гіберелін-чутливий ген карликовості *Ddw1* негативно не впливав на глибину вкорінення, довжину кореня та загальний розподіл довжини кореня рослин жита в польовому досліді. Загалом рослини жита не втрачали ознак розгалуженої кореневої системи за умови інтрогресії гена *Ddw1* (Kottmann et al., 2023).

СК – фітогормон фенольної природи, задіяна в регуляції росту й розвитку, фотосинтезу, дихання, транспірації (Janda et al., 2014), підвищує стійкість рослин до широкого спектру абіотичних стресорів (Kang et al., 2014; Jayakannan et al., 2015; Kosakivska, Shcherbatiuk, 2025). Механізм формування стресостійкості за дії СК достатньо складний і до кінця не з'ясований. Він включає продукування осмолітів, індукцію антиоксидантної активності та взаємодію з іншими гормонами (Khan et al., 2015). Накопичення ендогенної СК у відповідь на водний стрес спостерігали у рослинах сої (Hamayun et al., 2010), за умови сольового стресу – в рослинах кукурудзи (Elhakem, 2020), забруднення важкими металами (цинком) – в озимій пшениці (Kosakivska et al., 2019). Слід зазначити, що вміст СК у рослинах за абіотичних стресів зазвичай зростає повільніше, ніж посилюється генерація активних форм кисню (АФК) (Larkindale, Huang, 2004), через що СК розглядають як сигнальну молекулу, задіяну в сприйнятті, посиленні та трансдукції первинних АФК-сигналів. За дії стресорів включаються молекулярні механізми взаємодії гіберелінів і саліцилової кислоти. На прикладі насіння арабідопсису чітко встановлено взаємозв'язок між синтезом гіберелінів і СК через DELLA протеїни. Показано, що з участю генів родини *GASA* (*Giberellic Acid Stimulated*) експресуються гени СК – *ics1* та *npr1*, які беруть участь у біосинтезі гормону (Alonso-Ramírez et al., 2009).

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 та абіотичних стресорів (Bielach et al., 2017; Cortleven et al., 2019; Веденичова та ін., 2021). Цитокініни утворюються в кінчиках коренів, незрілих плодах і насінні. Ці гормони відповідають за стимуляцію росту бічних пагонів, стимулюють

цитокінез (Sosnowski et al., 2023). Вони 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 і нуклеотидів. Гомеостаз цитокінінів у клітині підтримується поєднанням процесів біосинтезу (фермент ізопентенілтрансфераза (IPT)), деградації (фермент цитокініноксидаза (СКХ), який розщеплює бічний ланцюг ізопреноїдних цитокінінів) та кон'югації (фермент *O*-глюкозилтрансфераза (ZOG), який каталізує утворення мобільних *O*-глюкозидів і β -глюкозидаза (GLU), яка розщеплює останні) (Frébort et al., 2011). У більшості рослин домінуючими формами цитокінінів є *транс*-З та його похідні, вони проявляють найвищу активність у біотестах, мають найбільшу спорідненість до рецепторів, максимуми їхнього вмісту співпадають із періодами інтенсивного росту (Sakakibara, 2006; Веденичова, Косаківська, 2016; Romanov et al., 2018). Вплив високої температури на баланс цитокінінів досліджено здебільшого в репродуктивний період розвитку злаків (Cheikh, Jones, 1994; Wang et al., 2020). Зокрема, у суцвіттях і коренях рису за дії високої температури зменшувався вміст активних форм цитокінінів (Wu et al., 2017). За нетривалого теплового стресу зафіксовані зміни у вмісті окремих форм цитокінінів у рослин пшениці та арабідопсису (Farkhutdinov et al., 1997; Todorova et al., 2005). За температури +40 °C упродовж перших 30 хв рівень активних форм цитокінінів зростав у листках і зменшувався в коренях, а після 2 год стресу вміст цитокінінів у листках та коренях арабідопсису знизився (Dobrá et al., 2015).

Ми проаналізували вплив теплового стресу (+40 °C, 2 год) на ростові характеристики 14-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка та 21-добових рослин після відновлення (табл. 3.3). Короткотривала дія високої температури суттєво не вплинула на лінійні показники надземної частини і коренів 14-добових рослин досліджуваних видів. Певні зміни відбулись у накопиченні біомаси і сухої маси органами злаків. Так, біомаса та суха маса надземної частини стресованих рослин спельти Франкенкорн зменшилась на 10,7% та 12,4% відповідно. У пшениці Подолянка зросли показники сухої маси надземної частини, тоді як біомаса практично не змінилась. У рослин жита Богуславка достовірних змін у показниках біомаси та сухої маси надземної частини не зафіксовано.

У коренях стресованих рослин пшениці Подолянка біомаса та суха маса зросли на 33,3% та 12,2% відповідно, тоді як у стресованих рослин спельти Франкенкорн і жита Богуславка ці показники не зазнали суттєвих змін. На 21-шу добу вегетації за морфометричними показниками відновлені стресовані рослини

поступалися контрольним. Гальмування росту надземної частини відбулась у всіх досліджуваних злаків. Зменшились на 9,1% суха маса надземної частини пшениці Подолянка та на 7,2% біомаса надземної частини жита Богуславка (табл. 3.3).

Таблиця 3.3. Морфофенологічна характеристика рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка після теплового стресу (+40 °C, 2 год) та в період відновлення

Варіант	Надземна частина		Корені	
	Висота, см	Біомаса/суха маса, мг	Довжина, см	Біомаса/суха маса, мг
<i>Triticum aestivum</i> L. сорт Подолянка				
Контроль, 14 доба	29,6±1,2	$\frac{165,2 \pm 4,6^1}{20,8 \pm 0,6^2}$	7,8±0,4	$\frac{47,7 \pm 2,6^1}{8,2 \pm 0,9^2}$
Тепловий стрес, 14 доба	30,8±1,5	$\frac{167,8 \pm 8,4^1}{23,0 \pm 0,7^2}$	7,9±0,4	$\frac{63,6 \pm 3,2^{1*}}{9,2 \pm 0,7^2}$
Контроль, 21 доба	41,0±2,2	$\frac{323,5 \pm 16,2^1}{50,8 \pm 2,5^2}$	16,6±0,8	$\frac{98,7 \pm 4,9^1}{14,7 \pm 0,7^b}$
Відновлення, 21 доба	39,0±2,1	$\frac{312,2 \pm 15,6^1}{42,1 \pm 2,1^2}$	14,9±0,7	$\frac{81,5 \pm 4,1^1}{11,4 \pm 0,7^2}$
<i>Triticum spelta</i> L. сорт Франкенкорн				
Контроль, 14 доба	29,1±1,6	$\frac{192,0 \pm 9,6^1}{26,6 \pm 0,7^2}$	12,3±0,6	$\frac{112,6 \pm 5,6^1}{24,5 \pm 1,1^2}$
Тепловий стрес, 14 доба	28,9±1,4	$\frac{171,5 \pm 8,6^{1*}}{23,3 \pm 0,7^2}$	12,1±0,6	$\frac{106,5 \pm 5,3^1}{25,2 \pm 1,2^2}$
Контроль, 21 доба	44,0±2,2	$\frac{231,7 \pm 11,6^1}{43,4 \pm 0,6^2}$	15,4±0,8	$\frac{146,4 \pm 7,3^1}{25,3 \pm 0,8^2}$
Відновлення, 21 доба	42,8±2,1	$\frac{229,0 \pm 11,5^1}{42,0 \pm 0,6^2}$	12,5±0,6	$\frac{128,1 \pm 6,4^{1*}}{24,4 \pm 1,2^2}$
<i>Secale cereale</i> L. сорт Богуславка				
Контроль, 14 доба	18,3±0,9	$\frac{119,2 \pm 6,0^1}{14,6 \pm 0,7^2}$	15,0±0,8	$\frac{121,3 \pm 6,3^1}{15,3 \pm 0,8^2}$
Тепловий стрес, 14 доба	18,3±0,9	$\frac{124,4 \pm 6,1^{1*}}{13,8 \pm 0,7^2}$	15,1±0,8	$\frac{124,9 \pm 6,2^{1*}}{15,7 \pm 0,6^2}$
Контроль, 21 доба	23,7±1,2	$\frac{150,1 \pm 7,5^1}{21,2 \pm 1,1^2}$	17,2±0,9	$\frac{135,0 \pm 6,8^1}{17,7 \pm 0,9^2}$
Відновлення, 21 доба	22,6±0,9	$\frac{139,3 \pm 7,0^{1*}}{20,5 \pm 0,4^2}$	17,4 ±0,9	$\frac{137,2 \pm 6,9^1}{17,9 \pm 0,9^2}$

Примітка: ¹ – біомаса органу; ² – суха маса органу. * – Достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем. Представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, n = 90.

У рослин спельти Франкенкорн показники біомаси та сухої маси надземної частини відповідали показникам контрольних рослин. Довжина коренів 21-добових відновлених стресованих рослин пшениці та спельти була менш за контрольні на 10% та 18% відповідно, тоді як довжина коренів відновлених стресованих рослин жита досягла показників контрольних рослин (табл. 3.3).

Отже, серед 14-добових досліджуваних злаків найбільш стійкою до теплового стресу виявилась пшениця Подолянка, а найбільш вразливою – надземна частина спельти Франкенкорн. Успішне відновлення відбулось у кореневій системі 21-добових рослин жита Богуславка і надземній частині спельти Франкенкорн.

Зафіксовані морфологічні зміни відбувались на тлі перебудови фітогормонального балансу (Kosakivska et al., 2021). У контрольних умовах АБК та ІОК домінували в надземній частині 14- та 21-добових рослин спельти Франкенкорн, натомість у пшениці Подолянка АБК домінувала в надземній частині, тоді як ІОК у коренях. У 14-добових рослин жита Богуславка в контрольних умовах ІОК локалізувалась у надземній частині, де її вміст був у 1,2 раза вищим, ніж у коренях. Рівні АБК у досліджуваних органах були практично однаковими. За короткотривалого високотемпературного стресу в рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн та жита Богуславка характер накопичення АБК та ІОК мав однакову спрямованість: вміст АБК зростав, а ІОК зменшувався. АБК та ІОК локалізувались у надземних органах досліджених злаків за виключенням ІОК у пшениці. Не зважаючи на близький кількісний вміст АБК та ІОК у всіх трьох видів, інтенсивність змін ендогенного вмісту цих гормонів за дії високої температури була різною. У період відновлення спостерігалось подальше накопичення АБК в органах пшениці та зменшення у спельти й жита з домінуванням гормону в надземній частині. Вміст АБК у всіх органах рослин пшениці, надземній частині жита та коренях спельти, що відновлювалися, був вище за контроль. Натомість у надземній частині спельти рівень АБК не досягав контролю, а в коренях жита був на його рівні. Вміст ІОК після припинення стресу збільшився лише у пшениці, але не досягав контролю. При цьому рівні ІОК у спельти та жита продовжували зменшуватись і також не досягали контролю. У відновлювальний період ІОК накопичувалась у надземних частинах всіх злаків (рис. 3.4).

У пшениці вміст СК був на порядок вищим ніж у спельти, тоді як накопичення ГК₃ було кількісно однаковим. Обом спорідненим видам пшениць властиве переважання СК у надземній частині, а ГК₃– у коренях. В органах контрольних рослин жита також виявлено домінування СК. При цьому вміст

гормону поступався відповідному показнику у пшениці, проте переважав показник у спельти. ГК₃ і ГК₄ домінували у коренях контрольних рослин жита, і перевищували відповідні показники надземної частини у 14-добових рослин удвічі та в 1,8 раза відповідно. Високотемпературний стрес в цілому негативно вплинув на накопичення гіберелінів в органах 14-добових рослин пшениці, спельти та жита. При цьому превалювання ГБ спостерігалось у коренях пшениці та жита, а у спельти – в надземній частині. У період відновлення у пшениці рівні ГБ не досягали, а у спельти переважали показники контролю. У жита вміст гормонів відповідав контролю. При цьому гормони акумулювались у коренях всіх злаків. Виявлено специфічні зміни у накопиченні і розподілі СК в органах досліджуваних злаків після дії високої температури: у спельти та жита вміст гормону збільшився, тоді як у пшениці він зменшився. Сайтом акумуляції СК були надземні органи злаків, де її вміст у пшениці та спельти був майже втричі, а у жита вдвічі вищим, ніж у коренях. На 21-шу добу після відновлення кількість СК у пагонах і коренях спельти була втричі вищою за контроль. Натомість у надземній частині пшениці рівень СК був нижче, а в коренях на рівні контролю. У надземній частині жита СК суттєво превалювала над контролем, а в коренях не досягала його показників. При цьому сайтом акумуляції СК у всіх видів злаків були надземні частини, вміст якої у пшениці та спельти майже втричі, а у жита вдвічі переважали над коренями (рис. 3.4).

Отримані нами результати дозволяють зробити висновок, що зміни у балансі й локалізації АБК, ІОК, гіберелінів та СК в органах пшениці, спельти та жита свідчать про участь цих гормонів у формуванні стратегії адаптації до дії високої температури.

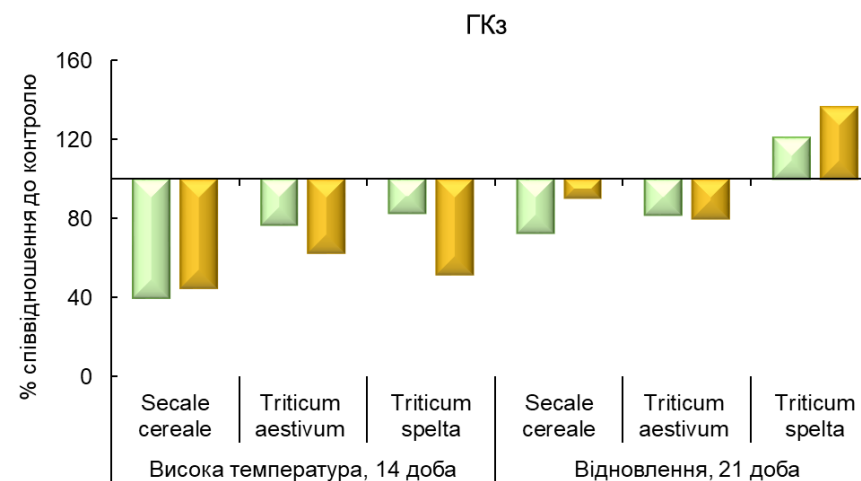
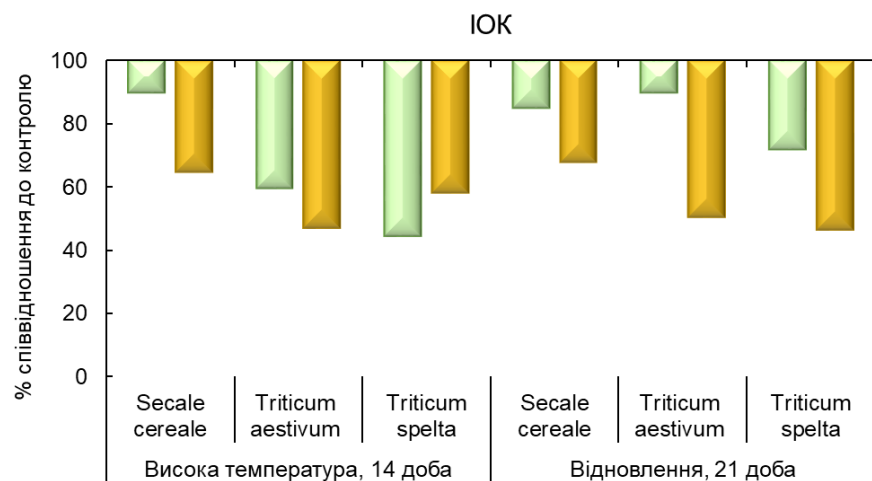
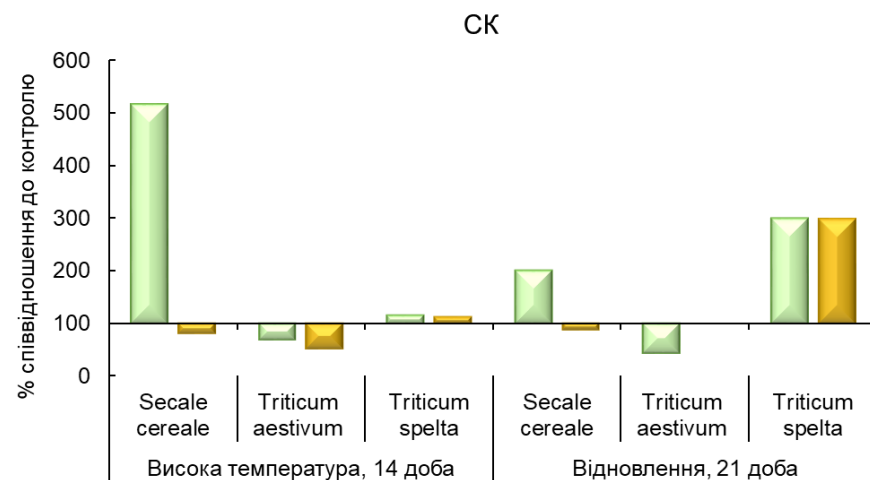
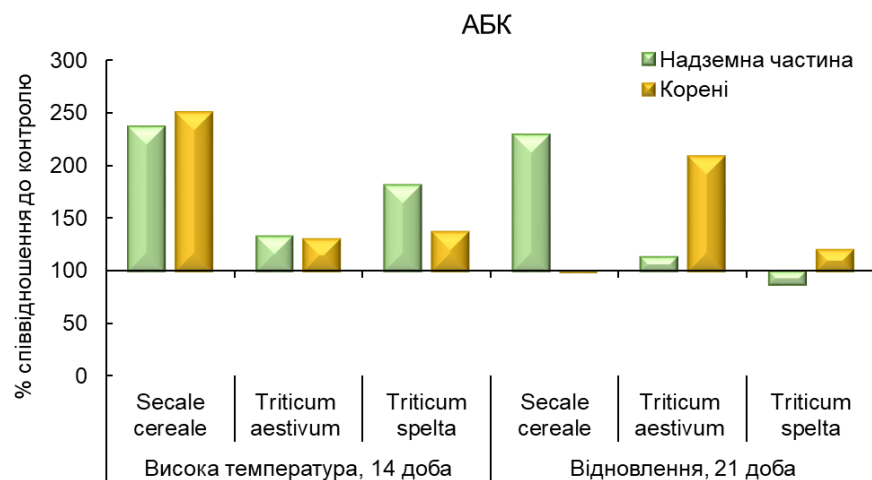


Рис. 3.4. Вплив теплового стресу (+40 °С, 2 год) на накопичення ендогенних фітогормонів у надземній частині та коренях 14-добових рослин *Secale cereale* L. сорту Богуславка, *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка та *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та у 21-добових рослин після відновлення, % до контролю. Озима пшениця сорту Подолянка – посухостійка, озиме жито сорту Богуславка – холодостійке, середньо посухостійке, спельта сорту Франкенкорн – екологічно пластична, морозостійка

У стресованих і відновлених рослин відбулись складні перебудови цитокінінових гормонів, характер яких залежав від виду та органу рослини (рис. 3.5).

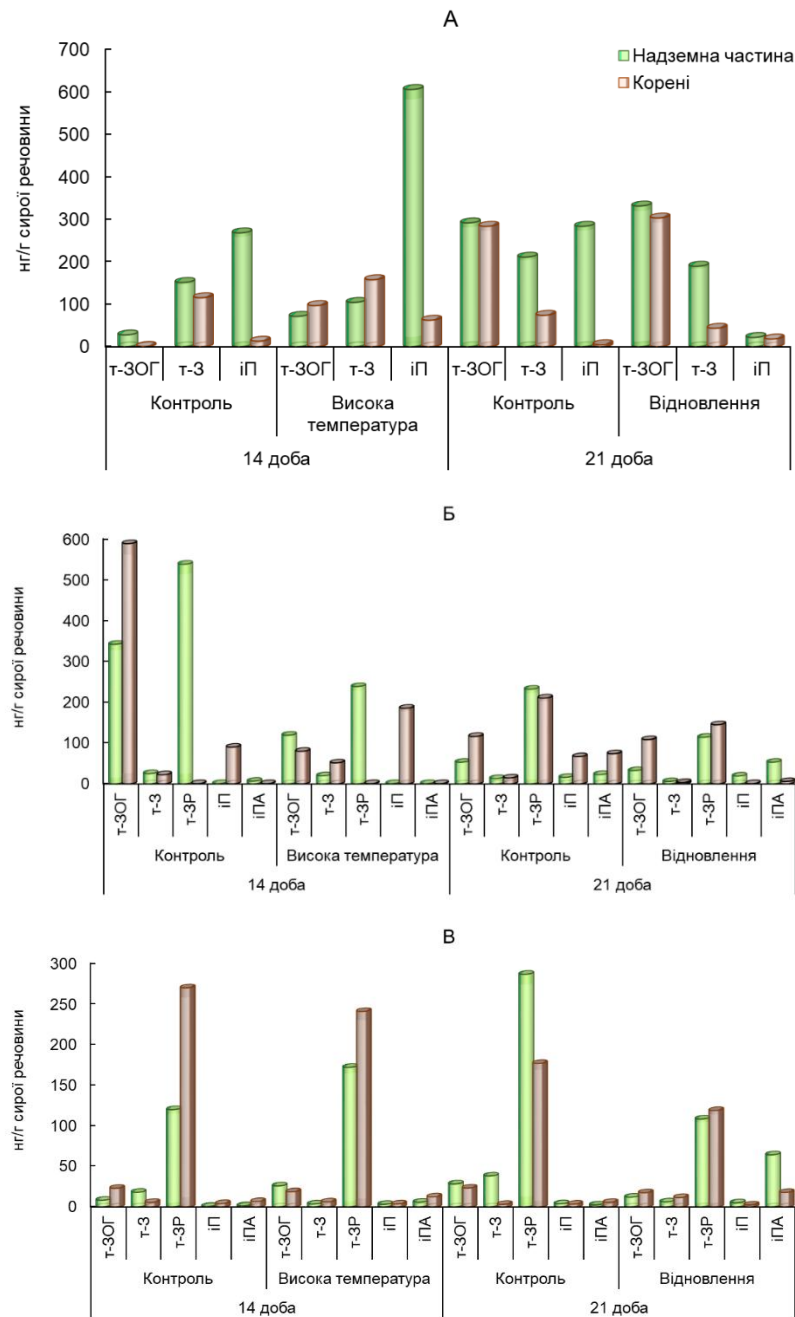


Рис. 3.5. Вміст і розподіл ендogenous цитокінінів в органах 14-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка (А), *Triticum spelta* L сорту Франкенкорн (Б) та *Secale cereale* L. сорту Богуславка (В) після теплового стресу (+40 °С, 2 год) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сирої речовини. Позначення (тут і далі в рисунках): т-3 – транс-зеатин, т-3ОГ – транс-зеатин-О-глюкозид, т-3Р – транс-зеатинрибозид, іП – ізопентеніладенін, іПА – ізопентеніладенозин

Збільшення загального вмісту цитокінінів у надземній частині та коренях пшениці відбувалось за рахунок накопичення т-3ОГ та іР (рис. 3.5, А). У спельти тепловий стрес призвів до зменшення сумарного вмісту цитокінінів більше ніж

удвічі. В надземній частині це відбулось переважно за рахунок *m*-ЗОГ та *m*-ЗР, тоді як у коренях за рахунок *m*-ЗОГ. Водночас у коренях рівні *m*-З та іП продовжували зростати (рис. 3.5, Б). У жита висока температура викликала зменшення вмісту цитокінінів у коренях і збільшення у надземній частині через зміни у накопиченні зеатинових форм гормону, серед яких домінував *m*-ЗР. У період відновлення рівні цитокінінів у пшениці досягали контрольних показників завдяки накопиченню *m*-ЗОГ у коренях. Натомість у надземній частині сумарний вміст цитокінінів не досяг контролю. Рівні всіх форм, за виключенням іП, були нижче контрольних. У відновлених рослинах спельти та жита кількість цитокінінів не досягла показників контролю (рис. 3.5, В).

Отримані результати виявили риси подібності та відмінності в реакції фітогормональної системи споріднених видів пшениць та жита на короткотривалий тепловий стрес і засвідчили причетність ендогенних фітогормонів до формування стратегії адаптації злаків.

3.3. Гормональний гомеостаз злаків за дії низької позитивної температури

Щороку 85% посівних площ пшениці у світі зазнають весняних заморозків, що зазвичай відбувається в березні–квітні на ранній стадії розвитку (Yue et al., 2016). Низькі температури негативно впливають на вегетативний і репродуктивний ріст пшениці, затримують проростання зернівок й зумовлюють часткову загибель рослин через порушення у розвитку зародку. У паростках зменшуються кількість і швидкість поглинання води й поживних речовин, що призводить до зневоднення клітин, порушення процесів живлення і спричиняє втрати врожаю на 10–30% (Ji et al., 2017; Wu et al., 2023). За холодового стресу в рослинах пшениці змінюється інтенсивність фотосинтезу, дихання та транспорту речовин (Hassan et al., 2021). Охолодження індукує продукування активних форм кисню (Foyer et al., 2002) і перекисне окислення ліпідів (Thakur et al., 2010). В перші години дії низької позитивної температури на рослину відбувається структурно-функціональна реорганізації фотосинтетичного та енергетичного апарату (Babenko et al., 2019a, b).

Рослини пшениці, які зазнають ранніх весняних холодів, мають краще виживання, вищу фотосинтетичну активність, більш стійкі до пізнього весняного заморозку, що призводить до менших втрат урожаю (Li et al., 2014). Одним із критичних етапів онтогенезу пшениці є стадія 3-х листків, коли відбувається перехід від живлення за рахунок запасів зернівки до засвоєння поживних речовин ззовні через кореневу систему. Для високопродуктивних сучасних генотипів пшениці, локальних видів і диких попередників притаманні специфічні температурні оптимуми та окремі анатомо-морфологічні й біохімічні відмінності. З'ясувалось, що сучасні сорти пшениці порівняно з дикими видами мають вищу стійкість фотосинтетичного апарату, ширші діапазони оптимальних температур, що дозволяє підтримувати нормальний ріст рослин упродовж всього вегетаційного сезону і, в результаті, сприяє підвищенню врожайності (Brestic et al., 2018).

Вивчення механізмів формування холодостійкості має важливе значення для подальшої оптимізації вирощування й виробництва сільськогосподарських культур (Soualiou et al., 2022). Ключову роль у надбанні холодостійкості відіграють фітогормони. Вони є компонентами складних сигнальних каскадів, які регулюють ріст та ініціюють морфологічні й молекулярні адаптивні зміни, що підвищують холодостійкість (Tian et al., 2022). Про зменшення довжини, біомаси, розгалуженості коренів, площі кореневої поверхні у різних зернових культур

повідомлялось в роботі Hussain et al. (2018). Відзначалось, що у рослинах кукурудзи за дії низької температури сповільнювався ріст і змінювалась морфологічна будова первинного кореня (Hussain et al., 2020), знижувалось накопичення біомаси коренями (Frey et al., 2020), зменшувався кут розгалуження між первинним і бічними коренями (Nagel et al., 2009). Повідомлялось, що корені чутливих до холоду генотипів рису характеризувались меншими показниками сухої маси, мали більш короткі й тонкі кореневі волоски, що негативно впливало на площу коренів (Rativa et al., 2020). Дослідженнями Wu et al. (2023) продемонстровано, що холодове праймування (10°C : 6°C, 1 доба) підвищувало холодостійкість проростків пшениці. Найбільший фенотип стійкості був зафіксований через 9 днів після праймування. Холодова обробка індукувала високу фотохімічну здатність гасіння фотосистеми II, збільшення вмісту фотосинтетичних пігментів і посилення біосинтезу світлозбиральних протеїнів. Стрессова пам'ять, індукована праймінгом, проявлялась у 3–4 листках на 6–12-ту добу після відновлення та з часом її ознаки поступово зменшувались.

Зміни в динаміці ростових процесів відбувались на тлі перебудов у балансі ендогенних фітогормонів. Серед рослинних гормонів АБК є головним регулятором стійкості рослин до абіотичних стресів, що координує різноманітні реакції, пов'язані з пристосуванням та адаптацією (Sreenivasulu et al., 2012). Гормон відіграє важливу роль в індукції стійкості до дії низької температури. Guo et al. (2023) показали, що дефіцит АБК пригнічував реакцію на дію низької температури (0 °C, 24 год) рослин ячменю на ранніх етапах вегетації (фаза 3-х листків), порушуючи ультраструктуру хлоропластів, змінюючи метаболізм крохмалю та сахарози, знижуючи активність антиоксидантних ензимів та індукуючи зміни у гормональній мережі. На 14-добових рослинах холодостійкого сорту ячменю було показано, що за дії низької температури (+5 °C, 1 доба) значно зростав вміст ендогенної АБК (Ahres et al., 2023). Відомості щодо ролі АБК у пом'якшенні ефектів холодового стресу та підвищенні холодостійкості базуються переважно на результатах, отриманих за екзогенного застосування гормону. Зокрема, після обробки рослин нуту (*Cicer arietinum* L.) екзогенною АБК значно пом'якшився негативний вплив холодового стресу на показники відносного вмісту води в листках та вміст хлорофілу (Kumar et al., 2008). У роботі Huang et al. (2017) показано, що за умов тривалого холодового стресу (+4 °C, 7 діб) після обробки АБК зменшувався вміст АФК та зростав рівень хлорофілу *a* у рослинах бермудської трави *Cynodon dactylon* (L.) Pers (родина *Poaceae*). Екзогенна АБК сприяла посиленню холодостійкості надземної частини і коренів холодостійкого сорту озимої пшениці шляхом підвищення активності

антиоксидантних ензимів (Yu et al., 2020). Про інтенсивне накопичення ендогенної АБК у надземній частині озимої і ярої пшениць за дії низької (+4 °C) температури повідомлялось в роботі Kosova et al. (2012). Авторами було показано, що реакція озимої пшениці виявилась більш швидкою і виразною, ніж ярої пшениці. Разом із зростанням рівня АБК збільшувався вміст протекторного протеїну дегідрину WCS120, проте за більш тривалої дії стресу (3–7 діб) концентрація АБК знижувалась.

Як сигнальна сполука, пов'язана зі стресом, СК прямо чи опосередковано впливає на різні процеси росту та розвитку рослин. СК відіграє важливу роль в індукції холодостійкості пшениці, регулюючи утворення АФК (Wang et al., 2018). УАБК-дефіцитних мутантів ячменю вміст СК за дії низької температури зменшувався, але був вищим, ніж у дикого генотипу Steptoe (Guo et al., 2023). У листках озимої пшениці після тривалої дії холоду (+4 °C, 3 доби) зростав рівень ендогенної СК (Kosova et al., 2012). Проте у проростках толерантного та чутливого сортів ячменю після тривалого холодowego стресу (+5/7 °C, 3 доби) вміст ендогенної СК зменшувався (Mutlu et al., 2015).

Гібереліни відіграють вирішальну роль в інтеграції реакцій рослин на активовані абіотичними стресорами сигнали інших фітогормонів (Achard et al., 2006). Важливо, що експресія генів, які кодують синтез ензимів, каталізаторів основних етапів синтезу ГБ, зазвичай регулюється з участю екологічних сигналів, через що вміст ендогенних ГБ стає надзвичайно чутливим до змін зовнішнього середовища (Colebrook et al., 2014). У роботі Kosova et al. (2012) показано, що за дії низької температури у пагонах і коренях озимої та ярої пшениць рівні біологічно активних гіберелінів знижуються, а рівні неактивних гідроксильованих форм зростають, що призводить до швидкого пригнічення росту. Холодовий стрес сприяв зниженню рівнів ендогенних ГК₄ і ГК₇ у пиляках рису і не впливав на вміст їхнього попередника ГК₁₂, що було обумовлено зниженням активності *GA20ox3* та *GA3ox1* (Sakata et al., 2014). За низької температурі гальмувався ріст листків пшениці і накопичувались активні ГБ, які стимулювали видовження клітин. За цих умов збільшувався поріг чутливості до дії ГБ (Tonkinson et al., 1997). Встановлено, що в умовах холоду передусім пошкоджується клітинна мембрана. При цьому вміст ГК₃ знижувався і зростала відносна електропровідність тканин. Рівень АБК збільшувався, а з цим і співвідношення АБК/ІОК та АБК/ЗР (Huang et al., 2015).

Гальмування ростових процесів на початковому етапі формування відповіді на холодний стрес тісно пов'язане з пригніченням біосинтезу гіберелінів, ауксинів і цитокінінів, котрі стимулюють клітинну проліферацію та ріст клітин

розтягненням. У свою чергу сповільнення біосинтезу та сигналіngu цих фітогормонів спричиняє тимчасове уповільнення вегетативного росту та розвитку репродуктивних структур, дозволяючи злакам ефективно перерозподіляти енергетичні та пластичні ресурси, необхідні для синтезу протекторних молекул, активації антиоксидантних систем і перебудови мембранних структур (Rahman, 2013; Vanková et al., 2014). Потенційний зв'язок між ІОК й АБК досліджували у лініях рису з надлишковою експресією *OsGH3-2* гену, що кодує фермент, відповідальний за кон'югацію ІОК з амінокислотами. Зниження вмісту вільної ІОК викликало супутнє підвищення рівнів АБК і стійкість до холоду (Du et al., 2012). Градієнт ауксинів, що формується внаслідок їхнього внутрішньоклітинного транспорту, є важливим механізмом регуляції гормональних взаємодій, що впливають на ріст, розвиток і врожайність рослин за зміни температур (Rahman, 2013). Під час холодowego стресу спостерігалось зменшення вмісту ІОК у листках і коренях ярої та озимої пшениці *Triticum monosocum*, тоді як у фазу адаптації (21 доба) зафіксовано накопичення ендогенних ауксинів та підвищення рівня фенольних сполук, які беруть участь у стабілізації рівня гормону (Vanková et al., 2014). Про зменшення вмісту ауксинів у першу добу дії низької температури (+4 °C) у листках озимої та ярої пшениць повідомлялось у роботі (Kosová et al., 2012). Garbero et al. (2012) було показано, що короткотривалий холодний стрес (+5 °C) викликав гальмування росту та зниження вмісту ІОК у чутливого сорту *Digitaria eriantha* (родини *Poaceae*) у період відновлення, тоді як стійкий сорт, навпаки, характеризувався підвищеним рівнем гормону.

Цитокініни задіяні у контролі багатьох фізіологічних і метаболічних процесів та причетні до формування адаптивних реакцій на дію абіотичних стресорів (Веденичова, Косаківська, 2020; Cortleven et al., 2019). Проте роль цитокінінів у формуванні реакції рослин на дію низької температури до кінця не з'ясована. За низької температури вміст цитокінінів, як правило, зменшується і пригнічується цитокініновий сигналінг (Maruyama et al., 2014), що відповідає гальмуванню ростових процесів. Встановлено, що у формуванні реакції на холод задіяний сигнальний шлях цитокінінів та пов'язані з цитокінінами фактори транскрипції. Функція самого гормону на сьогодні однозначно не встановлена. Гени цитокінінів (за виключенням *CRF2* і *CRF3*, які експресуються холодом і сприяють ініціації та формуванню бічних коренів та *CRF4*, що є позитивним регулятором стійкості до замерзання) в цілому не дуже сприйнятливі до низьких температур (Ramireddy et al., 2014). Після короткотривалого холодowego стресу (+2 °C, 2 год.) сумарний вміст цитокінінів у коренях і надземній частині 14-

добових рослин озимої пшениці морозостійкого сорту Володарка зменшувався. Сайт накопичення гормону знаходився у надземній частині, *m*-ЗР домінував у коренях, а *m*-З у надземній частині (Kosakivska et al., 2016). Також було встановлено, що після холодового стресу вміст цитокінінів зеатинового ряду суттєво зменшувався у коренях жаростійкого сорту озимої пшениці Ятрань 60, натомість у надземній частині відбулось зростання рівнів цих форм гормону (Косаківська та ін., 2015).

В роботах інших дослідників повідомлялось, що за холодового стресу в рослинах пшениці однозернянки *Triticum monosocum* вміст цитокінінів зменшувався, натомість у фазу адаптації (через 21 добу) рівень активних форм гормону зростав і сягав максимальних значень (Vanková et al., 2014). У відповідь на холодний стрес (+4 °C) у рослинах озимої та ярої пшениці зменшувався вміст біоактивних цитокінінів. Після 3–7 діб дії низької температури рівень ендогенних цитокінінів зростав, а на 21 добу знижувався. Ці реакції виявилися більш швидкими і виразнішими в рослинах озимої пшениці (Kosová et al., 2012). Дослідження змін у вмісті цитокінінів за коротко- і довготривалої холодової обробки виявили суттєві відмінності між чутливими та холодостійкими генотипами пшениці. Зменшення вмісту активних форм цитокінінів у відповідь на холодний стрес відбувалось в холодостійких генотипів пшениці та супроводжувалось активацією гену, що кодує ізопентенілтрансферазу, ключовий ензим біосинтезу цитокінінів (Kalapos et al., 2017).

Ми дослідили вплив холодового стресу (+4 °C, 2 год) на ростові характеристики 14-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка та 21-добових рослин після відновлення. Короткотривала дія низької позитивної температури не вплинула на лінійні показники надземної частини і коренів 14-добових рослин досліджуваних видів. Певні зміни відбулись у накопиченні біомаси та сухої маси органами злаків. Так, біомаса та суха маса надземної частини пшениці Подолянка зросла на 5,6% і 6,1% відповідно. Біомаса коренів зменшилась на 5,1%, тоді як суха маса збільшилась на 12,9%. Біомаса та суха маса надземної частини спельти Франкенкорн підвищилася на 6,1% та 13,3% відповідно, тоді як біомаса коренів зменшилась на 10,5%. Біомаса надземної частини рослин жита Богуславка збільшилась на 5,9% (табл. 3.4).

У період відновлення висота надземної частини 21-добових рослин пшениці Подолянка та жита Богуславка не досягла контрольних показників, тоді як у спельти Франкенкорн вона підвищилась на 12,4%. Довжина коренів пшениці та спельти відповідала контрольним показникам, у жита довжина коренів зросла на

7,4%. Біомаса надземної частини і коренів пшениці Подолянка була на 9,6% та 10%, а суха маса на 5,9% та 14,4% нижче за контрольні показники (табл. 3.4).

Таблиця 3.4. Морфофенологічна характеристика 14-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка за дії позитивної низької температури (+4 °C, 2 год) та 21-добових рослин після відновлення

Варіант	Надземна частина		Корені	
	Висота, см	Біомаса/сухамаса, мг	Довжина, см	Біомаса/суха маса, мг
<i>Triticum aestivum</i> L. сорт Подолянка				
Контроль, 14 доба	27,9±1,4	$\frac{124,2 \pm 6,2^1}{19,7 \pm 1,0^2}$	11,6±0,6	$\frac{79,3 \pm 4,0^1}{7,0 \pm 0,4^2}$
Охолодження, 14 доба	28,0±1,4	$\frac{131,1 \pm 6,6^{1*}}{20,9 \pm 1,5^2}$	11,8±0,6	$\frac{75,2 \pm 3,8^{1*}}{7,9 \pm 0,4^2}$
Контроль, 21 доба	38,7±1,9	$\frac{157 \pm 7,9^1}{28,6 \pm 1,4^2}$	12,5±0,6	$\frac{88,2 \pm 4,4^1}{11,1 \pm 0,6^2}$
Відновлення, 21 доба	38,1±1,8	$\frac{142 \pm 7,1^{1*}}{26,9 \pm 1,3^2}$	12,3±0,6	$\frac{80,0 \pm 4,0^1}{9,5 \pm 0,5^{2*}}$
<i>Triticum spelta</i> L. сорт Франкенкорн				
Контроль, 14 доба	25,7±1,3	$\frac{148 \pm 7,4^1}{22,6 \pm 1,1^2}$	12,1±0,6	$\frac{86 \pm 4,3^1}{10,7 \pm 0,5^2}$
Охолодження, 14 доба	25,6±1,3	$\frac{157,4 \pm 7,9^{1*}}{25,4 \pm 1,3^2}$	12,1±0,6	$\frac{77 \pm 3,9^{1*}}{11,1 \pm 0,6^2}$
Контроль, 21 доба	35,5±1,8	$\frac{164,0 \pm 8,2^1}{27,2 \pm 1,4^2}$	13,8±0,7	$\frac{98 \pm 4,9^1}{13,3 \pm 0,7^2}$
Відновлення, 21 доба	39,9±2,0	$\frac{159,1 \pm 8,0^{1*}}{28,2 \pm 1,4^2}$	13,7±0,7	$\frac{89 \pm 4,5^{1*}}{12,7 \pm 0,6^{2*}}$
<i>Secale cereale</i> L. сорт Богуславка				
Контроль, 14 доба	18,3±0,9	$\frac{119,2 \pm 6,0^1}{14,6 \pm 0,7^2}$	15,0±0,6	$\frac{126,1 \pm 6,3^1}{15,6 \pm 0,8^2}$
Охолодження, 14 доба	18,1±0,9	$\frac{126,3 \pm 6,3^1}{15,3 \pm 0,8^2}$	14,9±0,6	$\frac{124,2 \pm 6,2^1}{15,9 \pm 0,8^2}$
Контроль, 21 доба	23,7±1,2	$\frac{150,1 \pm 7,5^1}{21,2 \pm 1,1^2}$	17,2±0,9	$\frac{135,0 \pm 6,8^1}{17,7 \pm 0,9^2}$
Відновлення, 21 доба	21,2±1,1	$\frac{141,9 \pm 7,1^{1*}}{19,2 \pm 1,0^{2*}}$	17,6±0,9	$\frac{139,2 \pm 7,0^1}{18,1 \pm 0,9^2}$

Примітка: ¹ – біомаса органу; ² – суха маса органу, * – достовірність відмінності при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем. Представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, n = 40.

Біомаса коренів спельти Франкенкорн на 9,2% поступалась контролю, тоді як біомаса і суха маса надземної частини та суха маса коренів знаходились у його

межах. У 21-добових рослин жита Богуславка висота, біомаса та суха маса надземної частини були на 10,5%, 5,5% та 9,4% відповідно нижче за контроль (табл. 3.4).

Отже, за показниками біомаси стійкою до холодового стресу виявилась надземна частина всіх 14-добових досліджуваних злаків і коренева система жита Богуславка. За лінійними показниками успішне відновлення відбулось у надземній частині спельти Франкенкорн і коренях жита Богуславка.

У 14-добових рослин пшениці й спельти у відповідь на дію низької позитивної температури відбулись подібні за характером і спрямованістю зміни в накопиченні та розподілі ендогенних АБК, ІОК, гіберелінів і СК (Voytenko et al., 2024a, b) (рис. 3.6). Сумарний вміст ендогенної АБК збільшився в обох видів, однак у пшениці такі зміни були набагатоінтенсивнішими (на 396%), ніж у спельти (на 74%). Натомість зменшення сумарного вмісту ІОК і гіберелінів та збільшення рівня СК в обох видів було подібним. У пшениці сумарний вміст цитокінінів збільшився на 57,9%, тоді як у спельти зменшився на 26,2%. Після відновлення на 21 добу вегетації вміст ендогенної АБК у рослин пшениці перевищив контрольні показники на 130%, натомість у рослин спельти відповідав контролю. Накопичення ендогенної ІОК в обох видів не досягло контрольних показників. У післястресових рослин пшениці повністю відновились рівні гіберелінів та СК, а у рослин спельти лише гіберелінів. Кількість СК у рослин спельти перевищила контроль на 53,9%. Після дії низької температури сумарний вміст цитокінінів у рослин пшениці зменшився, але був вище за контроль на 21,9%, а у рослин спельти рівень цитокінінів на 65,3% був нижче контролю (рис. 3.6).

У відповідь на короткотривале охолодження відбулось накопичення АБК та СК (особливо в органах надземної частини) жита Богуславка. Після припинення дії охолодження вміст АБК у досліджуваних органах вирівнявся за рахунок накопичення у коренях. Ендогенний вміст СК також збільшився у коренях і був у 2,5 раза вище, ніж у надземній частині. Сумарний вміст АБК і СК у відновлювальних рослинах жита після охолодження був відповідно на 35,7% вище та на 6,6% нижче за контроль. У коренях вміст ауксину зменшився на 17,9% і продовжував знижуватись після відновлення, особливо у надземній частині. Рівні ауксину після припинення дії позитивної низької температур були нижче контрольних на 51,7% у надземній частині та на 29,1% у коренях жита Богуславка. Спостерігалось також зменшення вмісту гіберелінів особливо у коренях (рис. 3.6).

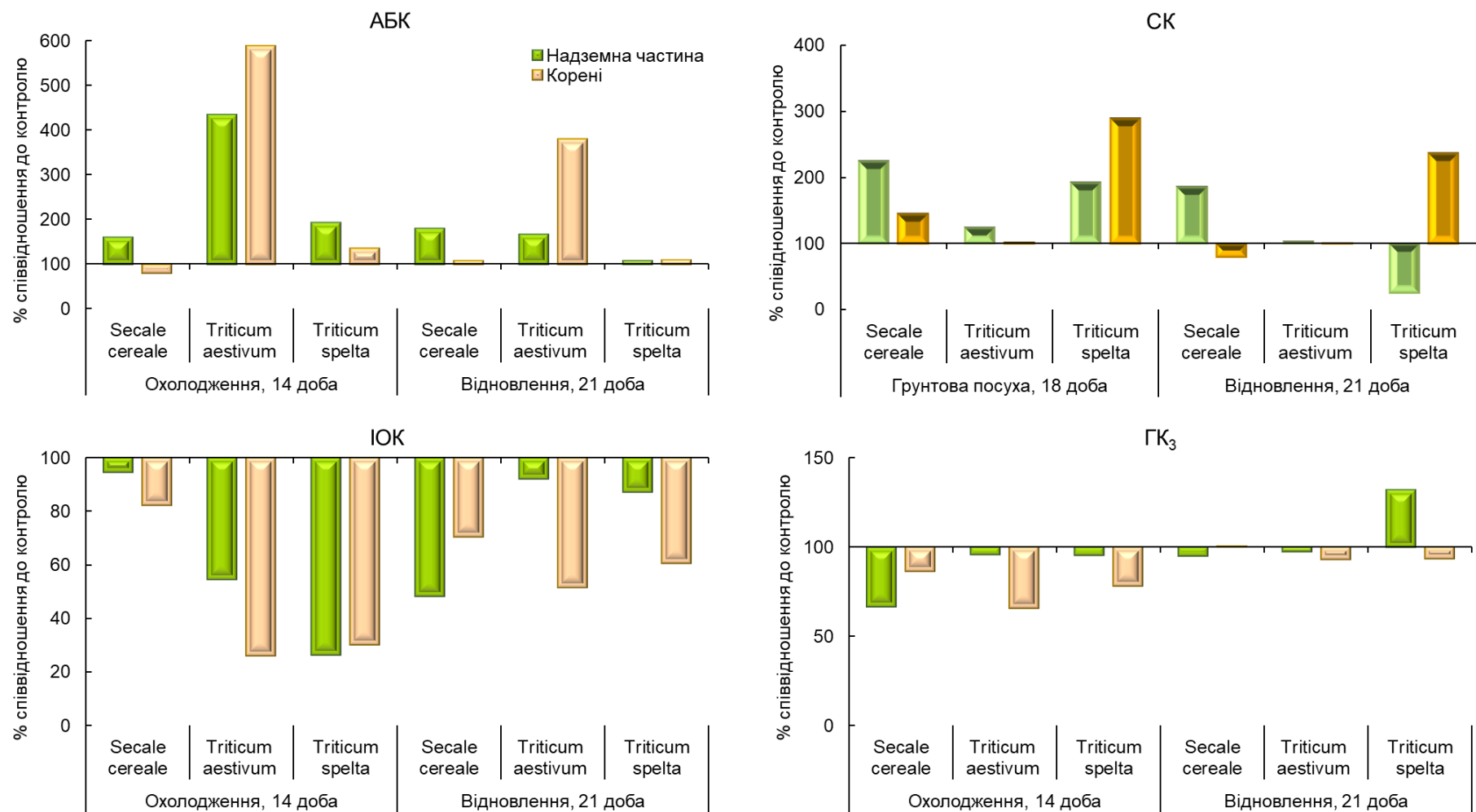


Рис. 3.6. Вплив короткотривалого охолодження (+4 °C, 2 год) на накопичення ендогенних фітогормонів у надземній частині та коренях 14-добових рослин *Secale cereale* L. сорту Богуславка, *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка та *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та у 21-добових рослин після відновлення, % до контролю

Охолодження індукувало комплексні зміни вмісту та розподілу цитокінінів, залежних від виду та органу рослини. Після охолодження загальний вміст цитокінінів у коренях пшениці збільшився втричі за рахунок накопичення *m*-ЗОГ, *m*-З, іП та іПА. Стрес не вплинув на накопичення *m*-ЗР у коренях, але спричинив збільшення його вмісту в 4 рази в надземній частині пшениці (рис. 3.7, А).

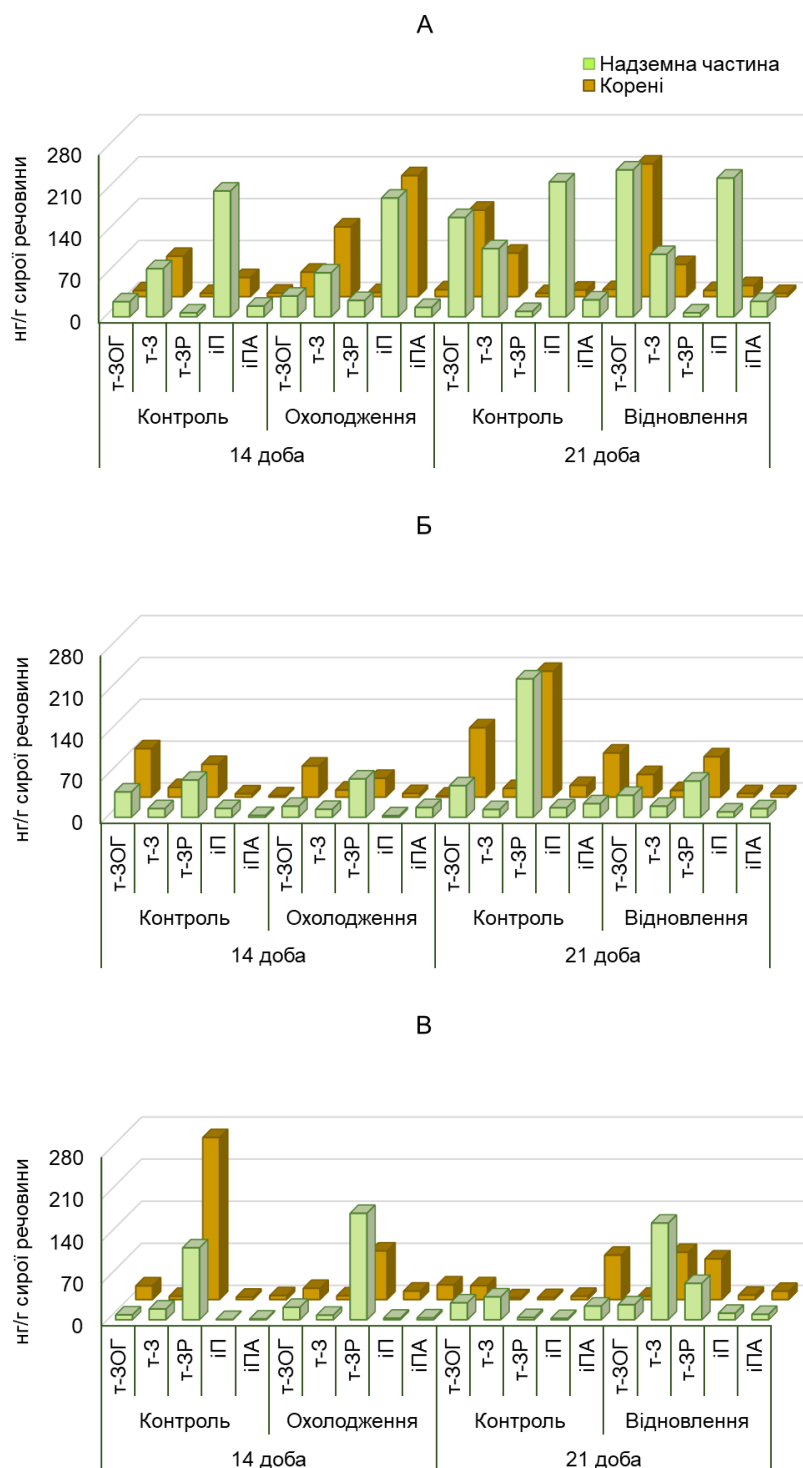


Рис. 3.7. Вміст і розподіл ендогенних цитокінінів в органах 14-добових рослин *Triticum aestivum* L. Сорту Подольанка (А), *Triticum spelta* L. Сорту Франкенкорн (Б) і *Secale cereale* L. Сорту Богуславка (В) після охолодження (+4 °С, 2 год) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сирої речовини

Загальний вміст цитокінінів у коренях спельти зменшився в 1,4 рази за рахунок зниження вмісту *m*-ЗОГ і *m*-ЗР, а в надземній частині в 1,2 рази за рахунок зниження рівня *m*-ЗОГ та іП (рис. 3.5, Б). Загальний вміст цитокінінів у пагонах жита збільшився на 43,2% тут домінували зеатинові форми гормону. Натомість, у коренях він зменшився на 52,6%. При цьому сумарний вміст зеатинових форм був у 2,8 раза нижче, а ізопентенільних форм у 2,8 раза вище за контрольні показники. Серед зеатинових форм домінував *m*-ЗР (рис. 3.7, В).

У цілому, охолодження індукувало зростання вмісту цитокінінів у пагонах 18-добових рослин жита на 43,1%, у коренях пшениці на 146,5%, а після відновлення – у пагонах і коренях 21-добових рослин пшениці.

Загалом, отримані результати продемонстрували спільні риси, а також органо-і видоспецифічні особливості перебудови гормонального гомеостазу досліджених видів злаків при формуванні швидкої адаптації до холодового стресу в період відновлення, що додало нові уявлення про реакцію злакових рослин на дію низької позитивної температури на ранніх етапах вегетації.

3.4. Гормональний гомеостаз злаків за помірної ґрунтової посухи

Через глобальні кліматичні зміни і антропогенне навантаження на ґрунти і водойми одним із найбільш загрозливих абіотичних чинників стає ґрунтова посуха, яка гальмує та пригнічує метаболічні процеси, ріст, розвиток і врожайність рослин. Головним тригером сигнального каскаду при формуванні реакції-відповіді злаків на дію посухи визнана АБК. Рецептори та ключові фактори трансдукції АБК-сигналіngu ідентифіковані у таких культурних злаків, як пшениця, рис, кукурудза та ячмінь (Daszkowska-Golec, Szarejko, 2013). З'ясувалось, що активація біосинтезу АБК (Estrada-Melo et al., 2015) та гіперекспресія компонентів її сигнального шляху (Mao et al., 2010) підвищували посухостійкість. У першому випадку зменшувалась апертура продихів і відбувались стрес-індуковані зміни транскриптому, тоді як у другому були ідентифіковані лише зміни в транскриптомі. Накопичення ендогенної АБК за умов посухи відіграє важливу роль для підтримки росту коренів (Giuliani et al., 2005), формування та подовження кореневих волосків (Chen et al., 2006; Xu et al., 2013). Зростання вмісту ендогенної АБК в коренях томату індукувало збільшення об'єму ризосфери, завдяки чому покращувалось надходження води та поживних речовин в умовах посухи (Karanja et al., 2021).

Зниження показників урожайності, вмісту білка і вуглеводів у зерні пшениці було пов'язано зі зменшенням рівнів ендогенних ІОК, зеатинрибозиду, та ГК₁₊₃ і підвищенням вмісту АБК (Xie et al., 2003). В умовах посухи накопичені у кореневій системі пшениці ауксини регулювали використання води у денний та нічний час, моделювали гідравлічні властивості, підтримували водо-забезпечення, підвищували врожайність (Sadok, Schoppach, 2019). Адаптація рослин пшениці до ґрунтової посухи забезпечувалась завдяки підтримці водного балансу, затримці росту надземної частини та посиленню росту кореневої системи (Косаківська та ін., 2018). Стійкість до посухи корелювала з ауксин-залежним зменшенням вмісту активних форм кисню (Shi et al., 2014). Показано, що за умови посухи експресія гену флавінмонооксигенази *YUCCA7*, задіяного у триптофан-залежному шляху біосинтезу ауксину, відбувається переважно в коренях із підвищеним рівнем ІОК, які відзначаються покращеним ростом і будовою кореневої системи (Lee et al., 2012).

У низці публікацій повідомлялось, що за дії стресорів відбуваються зміни у вмісті ендогенних гіберелінів, які впливають на ростові процеси і сприяють адаптації. Так, мутантні лінії зі зниженим вмістом гіберелінів проявляли соле- і посухостійкість завдяки зменшенню біосинтезу або посиленню деградації

гормону (Llanes et al., 2016). Карликові сорти рису та ячменя з низьким рівнем гіберелінів демонстрували стійкість до різних стресорів, у тому числі до посухи (Vettakkorumakankav et al., 1999). У листках кукурудзи, пагонах квасолі й люпину під час посухи значно зменшувався вміст ГК₃ (Abass, Mohamed, 2011; Abdalla, 2011; Llanes et al., 2016). Повідомлялось також про зниження рівня ендегенних гіберелінів на ранніх етапах наливу зернівок рису за дії посухи (Yang et al., 2001). У коренях емеру *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* за дії посухи збільшувався вміст гіберелінів, посилювався ріст коренів і гальмувався ріст пагонів (Krugman et al., 2011). За використання інгібіторів гіберелінового синтезу було показано, що стійкість до посухи досягалась одночасно зі збільшенням біомаси та врожайності злакових рослин (Plaza-Wüthrich et al., 2016). З'ясувалось, що експресія генів, які кодують задіяні в синтезі гіберелінів ензими, регулюється зовнішніми сигналами. Так, за дії негативних чинників синтез гіберелінів пригнічується завдяки експресії генів *GA2ox*, які кодують GA2-інактивуючі ензими, а також гена *DELLA RGL3*, який кодує супресор росту (Colebrook et al., 2014; Minguet et al., 2014). Повідомлялося, що задіяні у синтезі та сигналінгу ГБ гени *SD1*, *GDD1*, *SLR1*, *EUI*, *GID1*, *SD1* та *DI* регулюють ріст і розвиток органів рослин рису та їхню архітектуру, врожайність і формування реакції на стрес (Colebrook et al., 2014; Liu et al., 2018). Маніпулювання рівнем гіберелінів у карликових сортів рису призвело до збільшення врожаю зерна, розгалуженню кореневої системи та підвищенню посухостійкості й стійкості до негативних біотичних чинників (Lo et al., 2017).

Ендегенна та екзогенна СК посилювали первинні реакції рослин на дію абіотичних стресорів, а в трансдукції саліцилового сигналінгу були задіяні іони кальцію та активні форми кисню і азоту (Kolupaev et al., 2015). На рослинах арабідопсису показано, що абіотичні стреси посилюють накопичення ендегенної СК, яка бере участь у трансдукції сигналів при формуванні реакцій на посуху (He et al., 2014). СК індукувала зростання вмісту перекису водню, який стимулював синтез захисних антиоксидантних сполук, що посилювало стресостійкість (Hara et al., 2012). Відзначалось, що зміни у вмісті ендегенних СК та АБК в рослинах *Brassica napus* L. залежали від інтенсивності та тривалості дії посухи. На початковому етапі дії стресору відбувалось швидке зниження інтенсивності фотосинтезу, накопичення H₂O₂ та Ca²⁺ і зростання рівнів СК та АБК. Пізня фаза характеризувалася симптоматичними стресовими реакціями, опосередкованими АБК зі значним підвищенням експресії генів, пов'язаних з АБК (*NCED3* і *MYC2*), та супутнім пригніченням генів, пов'язаних з СК (*ICS1* та *NPR1*) (Park et al., 2021). На прикладі двох генотипів ячменю – сучасного сорту

Maresi та дикого виду *Hordeum spontaneum* було досліджено вплив помірного (ПЕГ -0,75 МПа) та сильного (ПЕГ -1,5 МПа) водного дефіциту на вміст СК у листках і коренях. Показано, що за дефіциту води вміст СК зростав у коренях і не змінювався у надземній частині рослин. Рівень СК в коренях контрольних рослин Maresi був вдвічі вищий, ніж у *H. spontaneum*. Після 6 год помірного стресу рівень СК у дикого виду і нового генотипу зріс у 2,0 і 2,5 раза відповідно. В умовах сильного стресу рівень СК збільшився вдвічі в обох генотипах через 24 год після стресу. Обробка рослин СК пом'якшувала дію дефіциту води на мембрану клітин листків. Захисний ефект був більш виразним у *H. spontaneum*. Обробка СК підвищувала вміст АБК у листках обох генотипів, тоді як накопичення проліну спостерігалось лише у *H. spontaneum*. Отримані результати засвідчили, що АБК і пролін можуть сприяти розвитку антистресових реакцій, індукованих СК (Bandurska, Stroński, 2005).

Цитокініни регулюють ріст рослин та підтримують стабільне функціонування фотосинтетичного апарату за умов посухи (Rivero et al., 2009; Prerostova et al., 2018). Повідомлялось, що екзогенна обробка та моделювання вмісту ендogenous цитокінінів позитивно впливали на посухостійкість (Rulcova, Pospíšilova, 2001). Цікаво, що надбання посухостійкості спостерігалось як за зменшення, так і зростання вмісту ендogenous цитокінінів (Rivero et al., 2007; Werner et al., 2010; Nishiyama et al., 2011). Зниження вмісту цитокінінів переважно відбувається за гіперекспресії *цитокініноксидази/дегідрогенази (СКХ)* (Werner et al., 2010). Експресія гену *СКХ*, що кодує фермент деградації цитокінінів, призводила до уповільнення темпів росту та збільшення вмісту захисних сполук, що сприяло підвищенню посухостійкості арабідопсису (Nishiyama et al., 2011; Werner et al., 2001), тютюну (Macková et al., 2013) та ячменю (Pospíšilová et al., 2016), що проявлялось зокрема у зростанні коефіцієнта виживаності. Підвищений вміст цитокінінів у *SAG12:ipt* мутантах мітлиці повзучої *Agrostis stolonifera* L. (Merewitz et al., 2012; Xu et al., 2016) значно посилював стійкість до посухи, стимулюючи активність антиоксидантної системи. Оцінюючи вплив цитокінінів на посухостійкість, слід враховувати фенотипові ознаки рослин, які можуть мати надмірно розвинену кореневу систему, карликові пагони, змінену морфологію листка та уповільнений ріст (Werner et al., 2010). Через зменшення розмірів поверхні листка та низьку провідність продихів уповільнюється транспірація, завдяки чому за умов посухи підтримується високий вміст води (Lubovská et al., 2014).

Prerostova зі співавторами (2018) повідомляють, що зниження вмісту ендogenous цитокінінів під час посухи супроводжувалось меншими втратами

вологи листками трансгенних рослин арабідопсису та зростанням посухостійкості. Проте, ці рослини повільніше відновлювались після поливу. Зростання ж вмісту цитокінінів за посухи в інших мутантів арабідопсису призводило до значної втрати рослинами вологи. Однак ці рослини швидше й енергійніше відновлювались. У всіх досліджених рослин за посухи пригнічувався ріст, зростав вміст ендогенної АБК та зменшувався ІОК.

Ми дослідили вплив помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на ростові характеристики 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн і *Secale cereale* L. сорту Богуславка та 21-добових рослин після відновлення (табл. 3.5).

За ґрунтової посухи висота та біомаса надземної частини 18-добових рослин пшениці Подолянка зменшилась відповідно на 6,5% і 25,9%, відбулось також незначне зменшення довжини та біомаси коренів. Суха маса органів пшениці залишалась в межах контролю. Висота та біомаса надземної частини спельти Франкенкорн зменшились відповідно на 12% і 26%. Зафіксовано також зменшення довжини та біомаси коренів відповідно в 1,1 та 1,3 раза та показників сухої маси надземної частини і коренів відповідно на 10% і 25%. Висота надземної частини 18-добових рослин жита Богуславка зменшилась на 14,3%, а довжина коренів на 3,8%. Відмічено зменшення біомаси надземної частини на 24,6% і коренів на 22,5%, а також показників сухої маси органів, яке відбулось у межах похибки (табл. 3.5).

У період відновлення на 21-шу добу висота та біомаса надземної частини рослин пшениці Подолянка були відповідно в 1,4 та 1,5 раза менші за контроль. Довжина та біомаса коренів поступалися контрольним відповідно на 27% і 8,6%. Суха маса надземної частини зменшилась на 15%. Висота та біомаса надземної частини 21-добових рослин спельти Франкенкорн після відновлення були відповідно в 1,4 та 1,3 раза менші за контроль. Поступалися контрольним також показники довжини та біомаси коренів стресованих рослин (на 16% і 15% відповідно). Суха маса коренів зменшилась на 13%. Після відновлення поливу ростові показники рослин жита Богуславка не досягали контролю. Лінійні показники надземної частини та коренів поступалися контрольним відповідно на 8% і 5%, біомаса на 7% і 6%, а суха маса надземної частини на 10% (табл. 3.5).

Таблиця 3.5. Морфологічна характеристика 18-добових злакових рослин за дії помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та 21-добових рослин після відновлення

Варіант	Надземна частина		Корені	
	Висота, см	Біомаса/суха маса, мг	Довжина, см	Біомаса/суха маса, мг
<i>Triticum aestivum</i> L. сорт Подолянка				
Контроль, 18 доба	33,6±7	$\frac{223,7 \pm 11,2^1}{35,8 \pm 1,8^2}$	12,2±0,6	$\frac{51,5 \pm 2,6^1}{10,0 \pm 0,5^2}$
Ґрунтова посуха, 18 доба	31,4±1,6	$\frac{166,0 \pm 8,3^{1*}}{35,9 \pm 1,8^{2*}}$	11,4±0,6	$\frac{48,6 \pm 2,4^{1*}}{10,8 \pm 0,5^2}$
Контроль, 21 доба	44,0±2,2	$\frac{323,5 \pm 16,2^1}{50,8 \pm 2,5^2}$	16,6±0,8	$\frac{88,7 \pm 4,9^1}{14,7 \pm 0,7^2}$
Відновлення, 21 доба	31,5±1,6	$\frac{210,3 \pm 2,5^{1*}}{43,1 \pm 1,7^{2*}}$	12,1±0,6	$\frac{81,0 \pm 4,3^1}{13,1 \pm 0,7^2}$
<i>Triticum spelta</i> L. сорт Франкенкорн				
Контроль, 18 доба	34,5±1,7	$\frac{204,7 \pm 10,2^1}{28,2 \pm 1,4^2}$	14,2±0,7	$\frac{139,9 \pm 7,0^1}{22,9 \pm 1,1^2}$
Ґрунтова посуха, 18 доба	30,3±1,5	$\frac{150,9 \pm 7,5^{1*}}{25,4 \pm 1,3^{2*}}$	12,5±0,6	$\frac{109,5 \pm 5,5^{1*}}{17,7 \pm 0,9^{2*}}$
Контроль, 21 доба	44,0±2,2	$\frac{231,7 \pm 11,6^1}{30,6 \pm 1,5}$	15,4±0,8	$\frac{146,4 \pm 7,3^1}{22,3 \pm 1,1}$
Відновлення, 21 доба	31,6±1,5	$\frac{184,8 \pm 9,2^{1*}}{29,8 \pm 1,5}$	12,9±0,6	$\frac{124,3 \pm 6,2^{1*}}{19,4 \pm 1,0^{2*}}$
<i>Secale cereale</i> L. сорт Богуславка				
Контроль, 18 доба	21,0±1,0	$\frac{126,3 \pm 6,4^1}{15,4 \pm 0,8^2}$	15,6±0,8	$\frac{120 \pm 5,9^1}{14,8 \pm 0,7^2}$
Ґрунтова посуха, 18 доба	18,1±0,9	$\frac{95,1 \pm 4,7^{1*}}{14,7 \pm 0,6^2}$	15,0±0,8	$\frac{93,3 \pm 4,7^{1*}}{13,8 \pm 0,7^2}$
Контроль, 21 доба	23,9±1,2	$\frac{149,1 \pm 7,5^1}{19,1 \pm 0,9^2}$	17,3±0,9	$\frac{134,1 \pm 6,0^1}{16,7 \pm 0,8^2}$
Відновлення, 21 доба	22,1±1,1	$\frac{138,4 \pm 6,9^{1*}}{17,2 \pm 0,6^{2*}}$	16,4±0,8	$\frac{126,2 \pm 5,0^{1*}}{16,0 \pm 0,8^2}$

Примітка: ¹ – сира маса органу; ² – суха маса органу. * – Достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем. Представлені дані є середніми значеннями $\pm SE$, $n = 40$.

Отже, досліджені злакові рослини виявились достатньо чутливими до посухи, що проявилось у пригніченні і подальшому гальмуванні ростових процесів. У 18-добових рослин спелти Франкенкорн вразливішими виявились корені, тоді як у пшениці Подолянка – надземна частина. Посуха мала пролонговану дію на ріст рослин. На 21-шу добу після відновлення поливу повної

реабілітації стресованих рослин не відбулось. Чутливі втрати були зафіксовані для показників біомаси надземної частини всіх досліджених видів. За показниками сухої маси краще відновлювались рослини жита Богуславка. Загалом, за морфометричними показниками, молоді рослини жита Богуславка найкраще переносили помірну ґрунтову посуху та краще відновлювались. На 21-шу добу після відновлення більш потужна коренева система спельти виявилась стійкішою до зневоднення, тоді як корені пшениці Подолянка, котрі за біомасою значно поступались кореням спельти, суттєво потерпали від зневоднення. Відмінності в реакції пшениці та спельти на вплив помірної ґрунтової посухи, на нашу думку, зумовлені більшою стійкістю спельти, яку вважають вірогідним диким попередником пшениць (рис. 3.8).

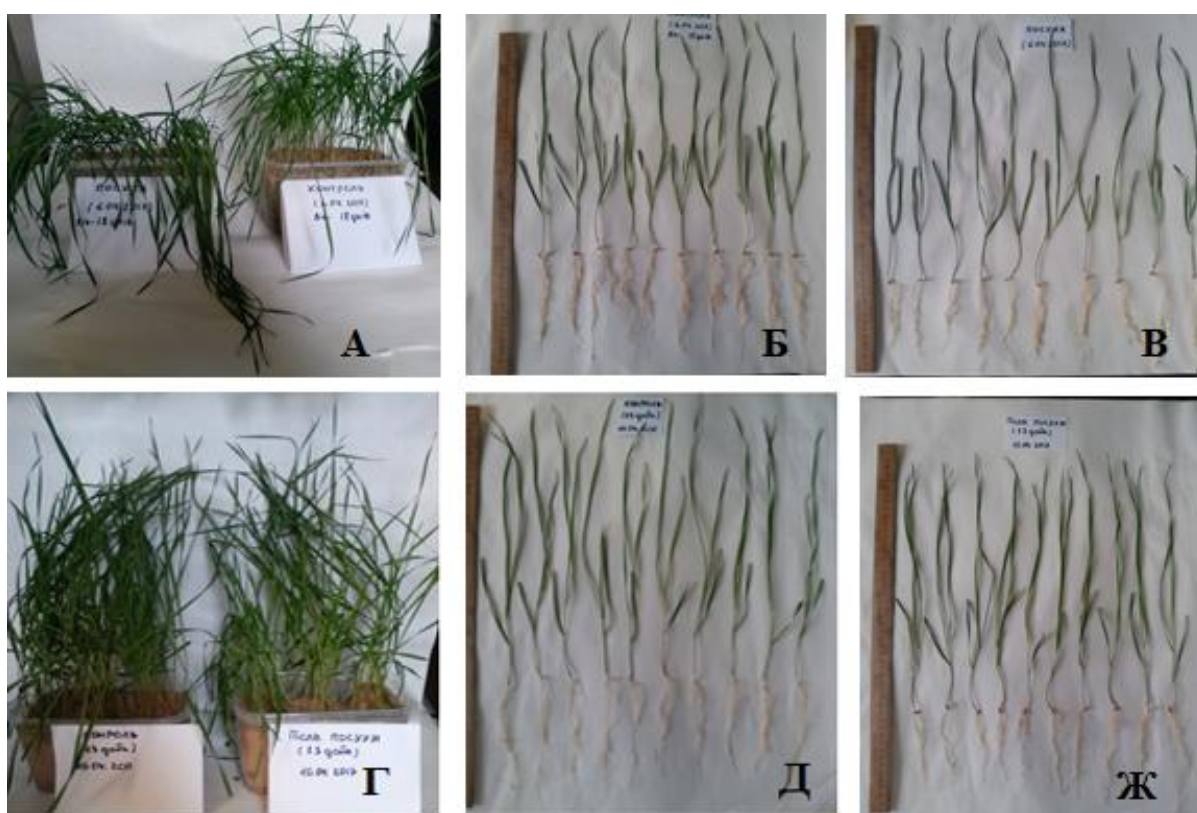


Рис. 3.8. Рослини *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи. А: зовнішній вигляд 18-добових рослин (ліворуч – стресовані, праворуч – контроль); Б: контроль, 18-добові рослини; В: 18-добові рослини після припинення поливу на 14 добу; Г: зовнішній вигляд 21-добових рослин; Д: контроль, 21-добові рослини; Ж: 21-добові рослини, що зазнали впливу ґрунтової посухи

Ми дослідили вплив помірної ґрунтової посухи на вміст і розподіл фітогормонів у надземній частині та коренях пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн (Kosakivska et al., 2022a) та озимого жита Богуславка. За помірної ґрунтової посухи вміст ендогенної АБК помітно зріс в органах 18-добових рослин пшениці з домінуванням у коренях. Натомість у спельти гормон

накопичувався у надземній частині. ІОК домінувала у надземній частині пшениці та спельти, а вміст гормону зменшився в органах обох досліджуваних видів. У період відновлення на 21-шу добу АБК накопичувалася в коренях і надземній частині пшениці та в надземній частині спельти. Вміст ІОК зріс у надземній частині й коренях спельти та в коренях пшениці, проте не досяг показників контролю. Сайт накопичення ІОК у пшениці змістився до кореневої системи, тоді як у спельти залишився в надземній частині. Вміст АБК та ІОК у стресованих рослин і в період відновлення був на порядок вище у пшениці, ніж у спельти. Зменшення вмісту ГК₃ за помірної ґрунтової посухи відбулося в обох видах. У пшениці гормон домінував у коренях, тоді як у спельти – у надземній частині. На 21-шу добу після відновлення сайт акумуляції гібереліну знаходився в коренях рослин пшениці та спельти. За кількісним вмістом ГК₃ переважали корені пшениці. Рівень СК в органах 18-добових рослин пшениці та спельти зростав у надземній частині більше, ніж у коренях. Вміст СК на 21-шу добу після відновлення у стресованих рослин пшениці фактично відповідав контролю, тоді як у спельти значно перевищував контрольні показники. Посуха індукувала неспецифічні і специфічні зміни у накопиченні і розподілі ендогенних фітогормонів у рослинах жита Богуславка. Неспецифічною реакцією на посуху виявилось накопичення стресових гормонів АБК і СК та пригнічення в акумуляції гормонів росту ІОК і гіберелінів. Проте зміни в динаміці та локалізації гормонів мали органоспецифічний характер. Значне зростання вмісту АБК і СК спостерігалось у пагонах стресованих і відновлених рослин, що відповідало гальмуванню ростових процесів. Пролонгована дія посухи відображалась у посиленій акумуляції АБК у пагонах і коренях відновлених рослин. Натомість рівень СК у коренях зменшився, тоді як пагони продовжували акумулювати гормон. Посуха індукувала суттєве зменшення вмісту ІОК особливо у пагонах жита, водночас у коренях значно зменшився вміст гіберелінів. Після відновлення рівень ІОК зріс, проте не досяг показників контролю. Рівень гіберелінів в коренях збільшився, натомість у надземній частині зменшився (рис. 3.9).

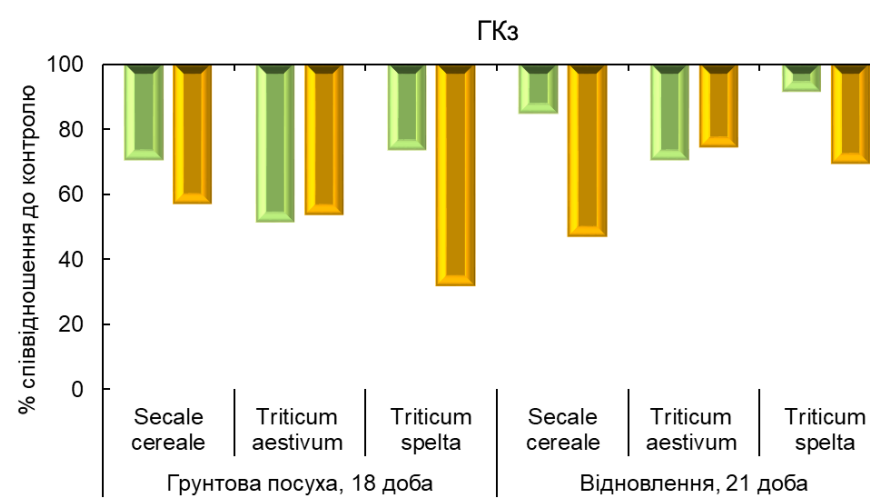
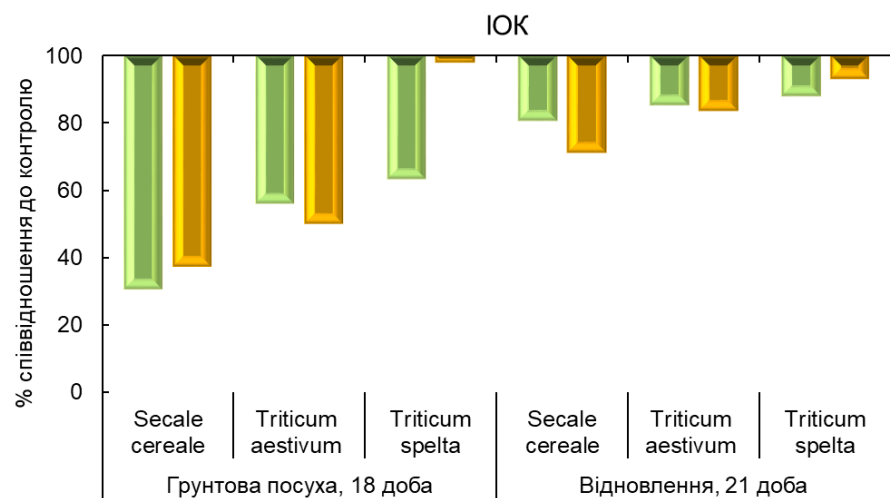
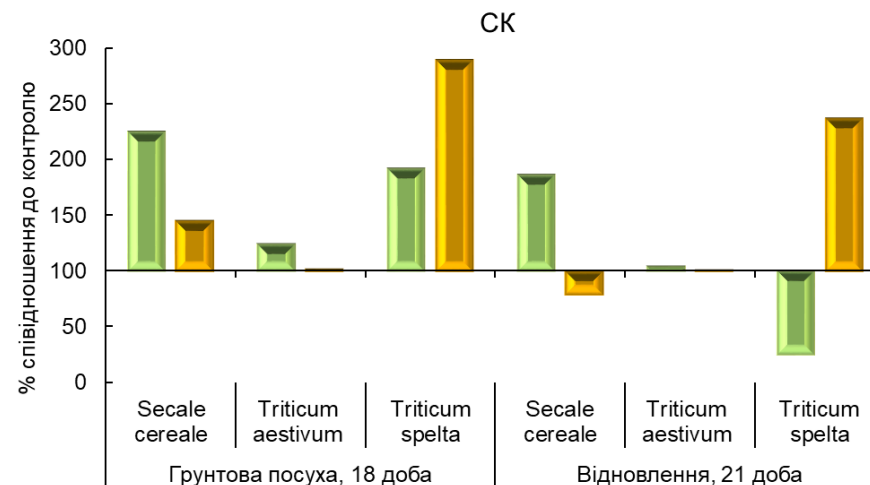
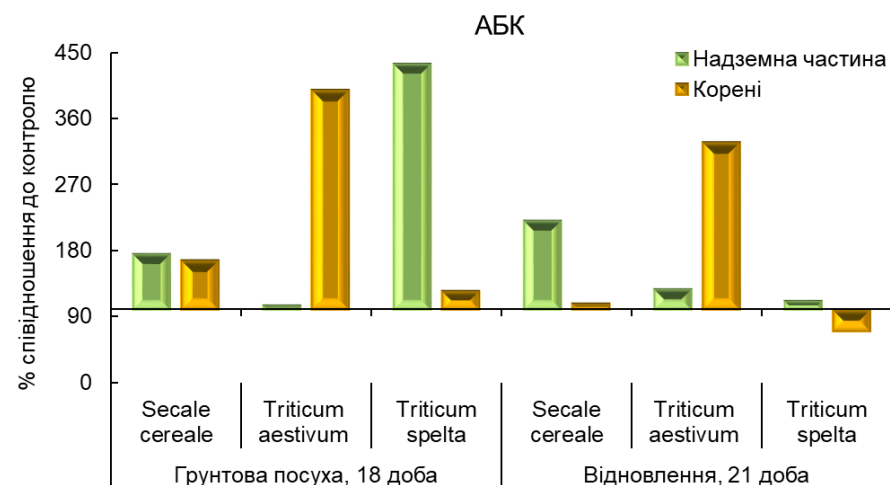


Рис. 3.9. Вплив помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на накопичення ендогенних фітогормонів у надземній частині та коренях 18-добових рослин *Secale cereale* L. сорту Богуславка, *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка та *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн та у 21-добових рослин після відновлення, % до контролю

Посуха викликала складні перебудови у вмісті та розподілі цитокінінів. У коренях і пагонах 18-добових рослин пшениці Подолянка вміст *m*-З збільшився, натомість значно зменшилась кількість *m*-ЗОГ та іП. Після відновлення вміст активних форм *m*-З та іП у пагонах і *m*-З у коренях перевищував такий у контрольних 21-добових рослинах. Водночас рівні *m*-ЗОГ у пагонах і коренях та іП у коренях залишалися нижчими за контроль (рис. 3.10, А).

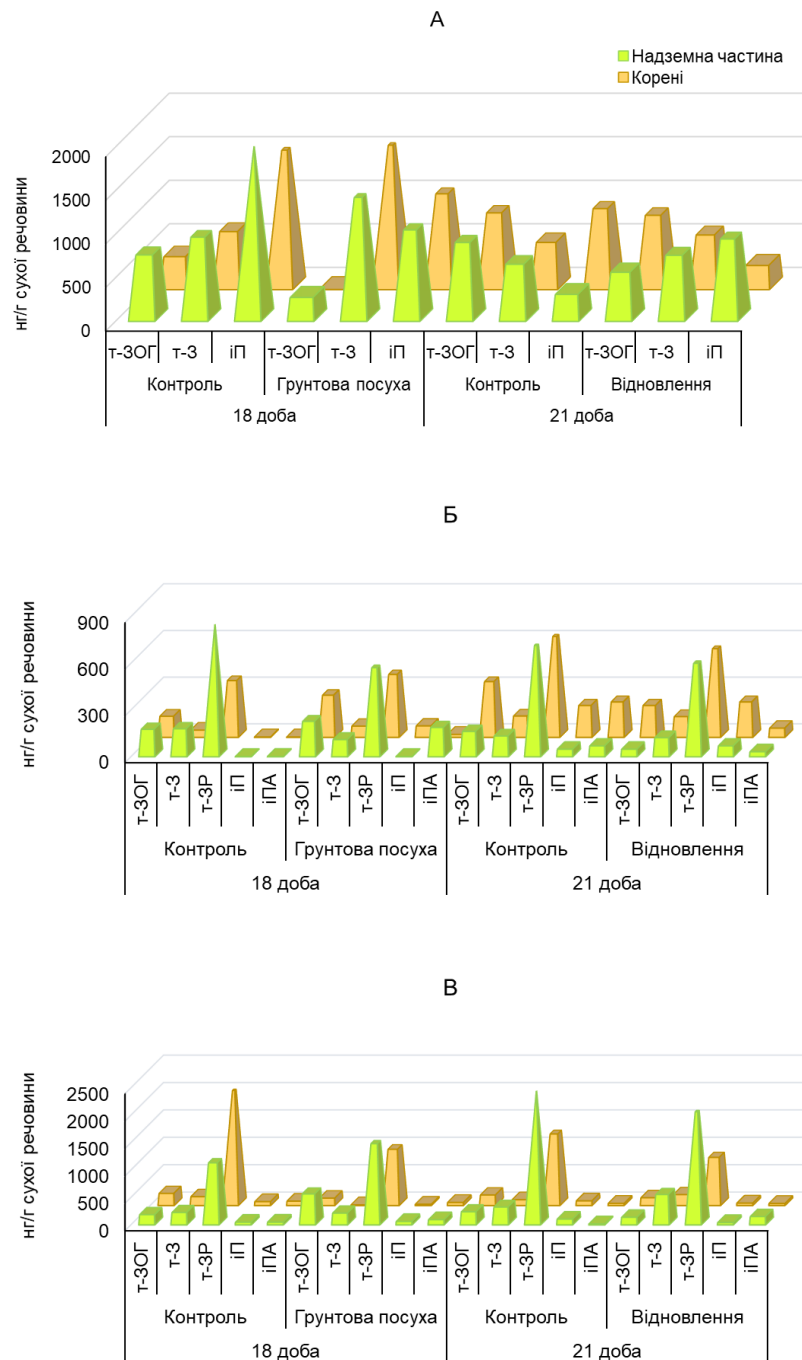


Рис. 3.10. Вміст і розподіл ендогенних цитокінінів в органах 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка (А), *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн (Б) та *Secale cereale* L. сорту Богуславка (В) після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сирої речовини

У пагонах спельти Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи зменшився вміст *m*-З, *m*-ЗР, *m*-ЗОГ та іПА. Натомість вміст усіх форм цитокінінів, крім *m*-З, у коренях зріс. Після відновлення у 21-добових рослин зріс вміст *m*-З, *m*-ЗР, *m*-ЗОГ та іП, однак не досяг контрольних показників (рис. 3.10, Б).

В цілому, за дії посухи сумарний вміст цитокінінів у надземній частині 18-добових рослин пшениці та спельти зменшився, тоді як у коренях зріс. Накопичення цитокінінів активніше відбувалось у коренях стресованих рослин пшениці. На 21-шу добу після відновлення сумарний вміст цитокінінів у пшениці зменшився, проте перевищив контрольні показники, натомість у спельти – зріс, але не досяг контролю. Після посухи сумарний вміст цитокінінів підвищився у пагонах 18-добових рослин жита Богуславка на 47,2%, натомість у коренях зменшився на 52,4%, Домінували зеатинові форми, вміст яких у пагонах майже вдвічі перевищував такий у коренях. Рівень ізопентенільних форм у пагонах збільшився в 1,6 раза і зменшився в коренях у 1,9 раза.

Найбільші зміни спостерігались у накопиченні *m*-ЗР за всіх досліджених стресів, що може свідчити про залучення цього цитокініну до регуляції стресостійкості жита. За вмістом цитокінінів післястресові рослини поступались контрольним (рис. 3. 10, В).

У цілому зміни в характері акумуляції, локалізації та співвідношенні між фітогормонами окремих класів в органах рослин пшениці, спельти та жита за дії модельованої помірної ґрунтової посухи розглядаються нами як один із головних чинників, який активує стрес-протекторну систему, формуючи стратегію адаптації. Отримані результати є підґрунтям для подальшого вивчення механізмів стійкості злакових культур і розробки стратегії підвищення їхнього адаптаційного потенціалу.

РОЗДІЛ 4. ЕФЕКТИ ПЕРЕДПОСІВНОГО ПРАЙМУВАННЯ ЕКЗОГЕННИМИ ФІТОГОРМОНАМИ НА РІСТ І ГОРМОНАЛЬНИЙ ГОМЕОСТАЗ ЗЛАКІВ ЗА ДІЇ НЕГАТИВНИХ КЛІМАТИЧНИХ ФАКТОРІВ

4.1. Екзогенні фітогормони в регуляції росту та розвитку злаків за стресових умов

Перспективним підходом підвищення стійкості та врожайності злаків є екзогенна обробка рослин фітогормональними препаратами, яка успішно використовується для пом'якшення негативних впливів (рис. 4.1) (Kosakivska et al., 2022b). Передпосівне праймування забезпечує оптимальні умови для запуску метаболічних процесів проростання, допомагає мінімізувати виникнення проблем, пов'язаних із якістю та структурою насіння, забезпечує рівномірні міцні сходи (Muhie, 2018). Механізми, завдяки яким праймування екзогенними фітогормонами покращує проростання насіння, наступний ріст і розвиток рослин, малодосліджені та до кінця незрозумілі. Припускають, що праймування активує метаболічні процеси, завдяки чому покращується ріст рослин (Varier et al., 2010). Обробка насіння та дорослих рослин екзогенними фітогормонами впливає на баланс і розподіл ендогенних гормонів в органах рослин (Cai et al., 2018).

Ауксини. Після фоліарної обробки рослин пшениці ауксинами прискорювався ріст, збільшувалась площа прапорцевого листка, вміст хлорофілу, довжина колоса та кількість і маса зерен, підвищувалась врожайність (Hanaa, Safaa, 2019). Ефекти фоліарної обробки розчином індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) на інтенсивність росту та розвитку цілої рослини та окремих органів, формування зернівок, його маси і врожайності у рослин *Triticum turgidum* залежали від термінів нанесення препарату та органу, який піддавали обробці (Darussalam, Patrick, 1998). Використання екзогенної ІОК знімало негативний ефект високої температури, за якої пригнічувалась активність *YUCCA* генів та біосинтез ендогенного ауксину в пиляках ячменю з утворенням стерильного пилку (Sakata et al., 2010). Екзогенна ІОК підвищувала посухостійкість озимої пшениці, позитивно впливала на накопичення біомаси, збереження водного потенціалу та біосинтез білків (Muhammad et al., 2016).

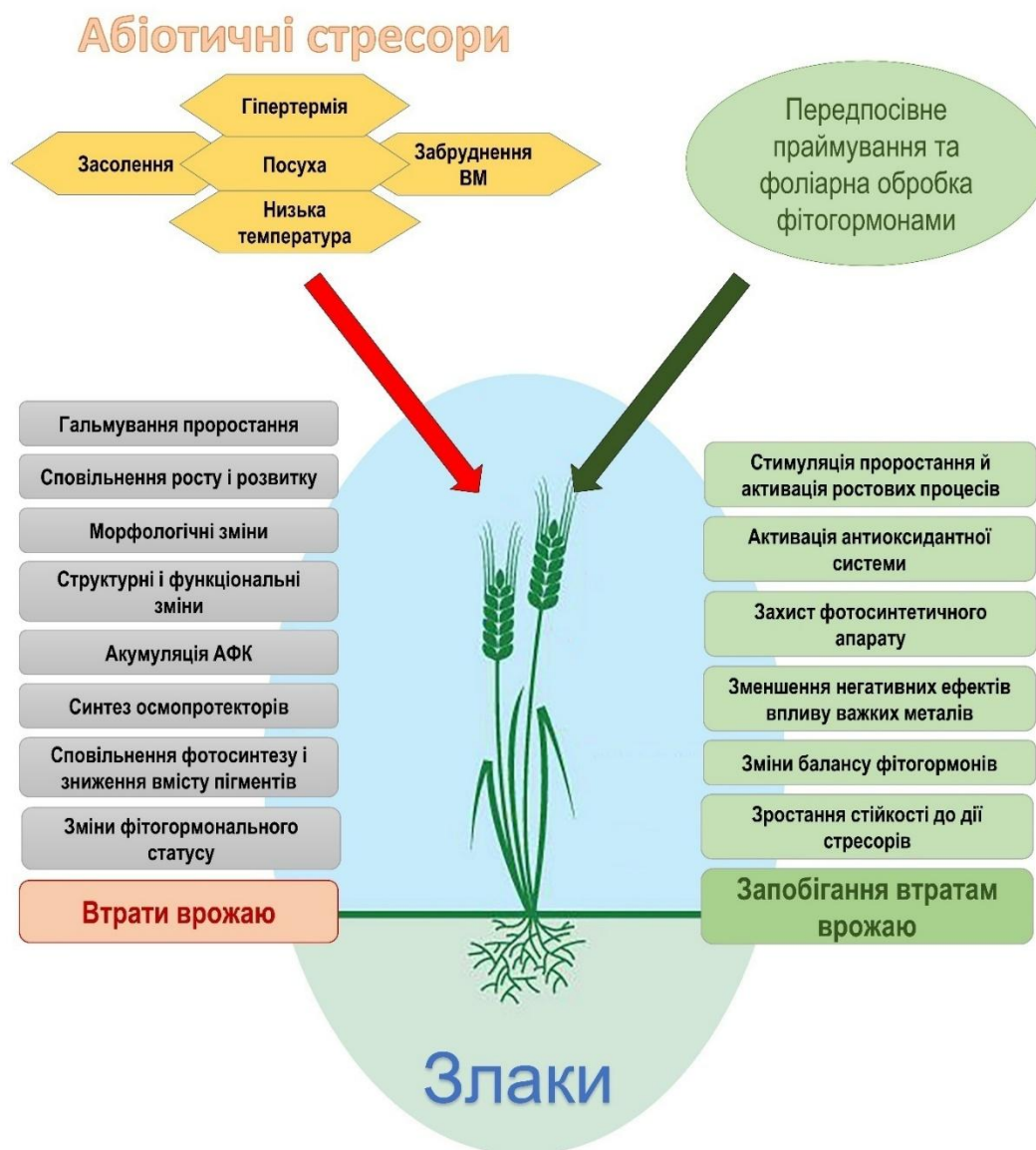


Рис. 4.1. Вплив абіотичних стресів та екзогенних фітогормонів на зернові культури

Фоліарна обробка листків розчином ІОК разом із внесенням у ґрунт фосфату калію пом'якшувала негативну дію сольового стресу на рослини кукурудзи. У листках знижувався вміст іонів натрію і збільшувався калію, кальцію та фосфору, зростала біомаса пагонів, маса зерен та врожайність, збільшувався вміст фотосинтетичних пігментів, зменшувалась проникність клітинних мембран (Кауа et al., 2013). Праймування розчинами ІОК покращувало проростання зернівок озимої пшениці за умов засолення, зменшувало надходження іонів натрію в корені та подальше переміщення їх до пагонів, стимулювало накопичення ендогенної саліцилової кислоти (Iqbal, Ashraf, 2007), а уповільнення проростання зернівок пшениці було знято завдяки праймування розчинами гіберелової кислоти (ГК₃) та ІОК (Gulnaz et al., 1999). Обробка зернівок пшениці розчином ІОК індукувала збільшення довжини

гіпокотилія, біомаси та сухої маси проростків за сольового стресу (Akbari et al., 2007). Екзогенна ІОК зменшувала накопичення алюмінію у верхівці кореня пшениці та підвищувала кислотність ризосфери (Wang et al., 2013).

Гібереліни. Фоліарна обробка рослин кукурудзи розчином ГК₃ покращувала морфофізіологічні показники в умовах посухи. Зафіксовані збільшення індексу листової поверхні, швидкості приросту сухої речовини, довжини та діаметра качана, кількості та маси зерен, покращання стійкості та врожайності (Sarwar et al., 2018). Праймування розчинами гіберелової та саліцилової кислот індукувало проростання зернівок жита *Secale montanum*, підвищувало індекс схожості, коефіцієнт швидкості проростання за умов посухи. Після обробки збільшувався вміст антиоксидантних ферментів каталази та аскорбатпероксидази (Ansari et al., 2013). Позакореневе внесення ГК₃ покращувало врожайність пшениці в умовах водного дефіциту (Naque et al., 2022). За ґрунтової посухи екзогенний гормон сприяв стабілізації клітинних мембран, зростанню сухої біомаси, вмісту поживних речовин і хлорофілу, збереженню відносної вологості в листках кукурудзи (Кауа et al., 2006). У пшениці за умов сольового стресу після праймування ГК₃ у пагонах і коренях стабілізувався іонний гомеостаз, зменшилась концентрація поліамінів та АБК, зріс вміст ендогенної саліцилової кислоти. Підвищення врожайності відбулося за рахунок збільшення кількості продуктивних стебел і маси зерна в колосі (Iqbal, Ashraf, 2013). Фоліарна обробка ГК₃ рослин кукурудзи за умов засолення сприяла кращому засвоєнню кальцію, збільшенню рівня хлорофілу, проте зменшувала активність антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази, пероксидази і поліфенолоксидази та вміст проліну, хоча ці показники перевищували відповідні контрольні (Tuna et al., 2008). Праймування зернівок ячменю розчином ГК₃ полегшувало вихід рослин із сольового стресу, позитивно впливало на проростання і подальший ріст, індукувало синтез білків, серед яких 74,41 кДа – гібереліновий рецептор (Abdel-Hamid, Mohamed, 2014). Обробка ГК₃ відновлювала нормальний розвиток пилкових зерен рису, який відбувався через порушення мікроспорогенезу за дії помірних низьких температур, що сприяло значному підвищенню врожайності (Sakata et al., 2014). За короткотривалої гіпертермії (+50 °C) після обробки ГК₃ карликових рослин *Hordeum vulgare* відновлювався нормальний ріст, проте зменшувався вміст фотосинтетичних пігментів (Vettakkorumakankav et al., 1999). Праймування зернівок *Triticum aestivum* ГК₃ у поєднанні з Ca²⁺ за умов забруднення нікелем сприяло відновленню ростових характеристик (висота рослини, довжина кореня, сира та суха біомаса), а також збільшенню вмісту хлорофілу й проліну та

зростанню активності ангідрази, пероксидази, каталази, супероксиддисмутази, аскорбатпероксидази, глутатіонредуктази (Siddiqui et al., 2011). Ефекти праймування гіберелінами залежали від концентрації гормону, виду рослин та умов їхнього вирощування. Так, урожайність *T. aestivum* суттєво зростала після обробки зернівок 10–100 мкМ ГК₃ (Ulfat et al., 2017). Після праймування зернівок колосняку китайського (*Leymus chinensis*) 50 мкМ ГК₃ проростання прискорилося на 14–27%, спостерігалось активне накопичення біомаси, збільшення висоти й кущистості рослин. Стимулюючий ефект зберігався на другий рік вегетації (Ma et al., 2018).

Цитокініни. Застосування екзогенних цитокінінів та їхніх аналогів покращувало врожайність пшениці (Gupta et al., 2003), кукурудзи (Dietrich et al., 1995), рису (Ray, Chaudhary, 1981), ячменю (Hosseini et al., 2008). Обприскування розчином бензиламінопурину (БАП) прискорювало швидкість наповнення зернівок, стимулювало поділ клітин ендосперму та підвищувало вагу зерна пшениці за умов гіпертермії. При цьому рівень зеатинрибозиду та ІОК зростав, а ГК₃ й АБК знижувався (Yang et al., 2016a). Негативні наслідки теплового стресу були усунуті після нанесення розчину БАП на стебла рису (Wu et al., 2016). У мітлиці повзучої (*Agrostis stolonifera*) обробка БАП кореневої зони підвищувала рівень цитокінінів у пагоні й пом'якшувала ушкодження внаслідок дії високих температур у ґрунті та повітрі (Liu et al., 2012), а фоліарна обробка розчином зеатинрибозиду перешкождала зменшенню рівня хлорофілу, ефективності фотосинтезу та вмісту розчинних білків (Veerasamy et al., 2007). Обприскування листків проростків пшениці розчином БАП значно покращувало стан рослин при комбінованому стресі гіпертермія/посуха, що проявлялося у підвищенні стабільності мембран, вмісті фотосинтетичних пігментів і поліпшенні загальних ростових показників (Kumari et al., 2018). Праймування зернівок та фоліарна обробка рослин кукурудзи кінетином за низьких температур підвищувала енергію проростання, індекс площі листової поверхні, оводненність, ефективність фотосинтезу, вміст фенолів та урожайність (Bakhtavar et al., 2015).

Екзогенні цитокініни сприяли подоланню негативного впливу засолення (Iqbal et al., 2018). Праймування зернівок солестійкого та нестійкого сортів пшениці в розчині кінетину прискорювало проростання нестійкого та швидкий ріст проростків стійкого сорту, а в польових умовах – покращувало ріст і врожайність обох сортів (Iqbal et al., 2006). Обробка БАП усувала спричинене засоленням передчасне старіння листків райграсу (*Lolium perenne*), позитивно впливала на антиоксидантні ферменти та пригнічувала накопичення іонів Na⁺ (Ma et al., 2016). Обприскування листків пшениці розчином кінетину

підтримувало іонний гомеостаз і знижувало ступінь пошкодження мембран (Gadallah, 1999). Праймування зернівок пшениці розчином БАП значно покращувало ріст рослин за умов засолення, при цьому збільшувався вміст фенолів, розчинних цукрів, хлорофілу, іонів K^+ , активність амілази (Bajwa et al., 2018). Фоліарне нанесення зеатину на проростки пшениці за умов азотного голодування суттєво підвищувало швидкість росту кущових бруньок і знімало інгібуючий ефект екзогенної ІОК (Cai et al., 2018). Екзогенний БАП індукував накопичення ендогенних цитокінінів, покращував наповнення зерен рису (Panda et al., 2018).

Механізм позитивного ефекту цитокінінів на ростові показники та стресостійкість рослин пов'язаний зі змінами низки важливих біохімічних показників (вміст пігментів, фенолів, вуглеводів тощо) та впливом на гормональний баланс. Передпосівна обробка зернівок жита розчином зеатину призвела до істотних змін цитокінінового статусу надземної частини та коренів молодих рослин. Вплив гіпертермії на вміст цитокінінів у рослин, вирощених із праймованих зернівок, був менш вираженим порівняно з рослинами, вирощеними з необроблених зернівок (Vedenicheva et al., 2022; Vedenicheva, Kosakivska, 2024). Для зменшення витрат і підвищення рентабельності екзогенного застосування гормонів в останні роки пропонується використання екстрактів рослинного походження з високим вмістом цитокінінів (Bakhtavar et al., 2015; Bajwa et al., 2018).

Абсцизова кислота. Екзогенна АБК успішно застосовується для покращання стійкості злаків. Фоліарна обробка рослин пшениці на стадії цвітіння значно прискорила налив зерна і накопичення крохмалю, посилила ремобілізацію поживних речовин, підвищила врожайність, вміст ендогенних зеатинрибозиду та ІОК (Yang et al., 2014). За умови забруднення кадмієм екзогенна АБК суттєво знизила вміст важкого металу в рослинах рису (Hsu, Kao, 2003). Негативні ефекти цинку на проростання зернівок озимої пшениці частково нівелювалися при додаванні до інкубаційного середовища 10^{-6} М АБК, а на 7-му добу вегетації була зафіксована стимулююча дія гормону на ріст коренів (Kosakivska et al., 2019). Фоліарна обробка проростків рису розчином АБК в концентраціях 10 і 50 мкМ впродовж 24 год за дії модельованого лужного стресу значно покращила виживання рослин і збільшила накопичення біомаси, посилила подовження коренів, зменшила ураження клітинних мембран (Wei et al., 2015a). Обробка екзогенною АБК рослин рису дикого типу за теплового стресу підвищила вміст вуглеводів, АТФ і білків теплового шоку, посилила теплостійкість (Li et al., 2020). Після обробки екзогенною АБК зросла

солестійкість молодих рослин рису, посилювся синтез стресових білків, активувались ферменти, задіяні в метаболічних процесах і формуванні захисних механізмів (Li et al., 2010). Праймування зернівок рису 10^{-5} М розчином АБК впродовж 24 год з додаванням 3 мМ кремнію суттєво покращило ріст в умовах засолення, збільшило суху біомасу, зменшило накопичення іонів натрію в пагонах солечутливого генотипу (Gurmani et al., 2013).

АБК є тригером сигнального каскаду при формуванні реакції-відповіді злаків на дію посухи. Рецептори та ключові фактори трансдукції гормонального сигналіngu ідентифіковані в рослин пшениці, рису, кукурудзи та ячменю (Daszkowska-Golec, Szarejko, 2013). За умов водного стресу екзогенна АБК індукувала ріст активності антиоксидантних ферментів у листках кукурудзи (Jiang, Zhang, 2002). У молодих рослин озимої пшениці, які впродовж 5 діб зазнавали дії посухи, екзогенна АБК (10 мкМ) стимулювала ріст пагонів, накопичення сухої маси пагонів і коренів, зниження вмісту пероксиду водню та малонового діальдегіду, підвищення рівнів глутатіону та аскорбату (Wei et al., 2015b).

Посилення посухостійкості за позакореневої обробки АБК спостерігалось у молодих рослин кукурудзи. АБК регулювала вміст води у листках, швидкість транспірації, вміст каталази та пероксидази, проліну, малонового діальдегіду та пероксиду водню (Todorov et al., 1998). У рослин кукурудзи, коренева система яких піддавалась посусі, екзогенна АБК стимулювала накопичення у листках осмопротектора гліцинбетаїну, а також підвищувала відносний вміст води та суху масу (Zhang et al., 2012). Праймування розчинами АБК та саліцилової кислоти зернівок пшениці індукувало посухостійкість (Khan et al., 2012). Екзогенні АБК і мелатонін посилювали холодостійкість *Elymus nutans* Griseb. за рахунок активації антиоксидантних ферментів, підвищення вмісту антиоксидантів і зниження рівня АФК. Індукція мелатоніном антиоксидантного захисту реалізувалась через АБК-залежний сигнальний шлях (Fu et al., 2017). Обробка листків і коренів молодих рослин озимої пшениці 10^{-7} моль/л розчином АБК стимулювала холодостійкість, зростання вмісту хлорофілу, розчинних цукрів і білків, зменшила проникність мембран, прискорила ріст (Jing et al., 2008; Liu et al., 2019). В умовах осмотичного стресу екзогенна АБК стимулювала солестійкість, посилюючи накопичення проліну в листках ярої пшениці (Pal et al., 2018) та рису (Sripinyowanich et al., 2013).

Саліцилова кислота. Стрес-протекторні ефекти СК, як і більшості інших фітогормонів, реалізуються за участю сигнальної мережі рослинних клітин (Saleem et al., 2021). Встановлено залучення активних форм кисню (АФО) і

газотрансмітеранітроген оксиду (NO) у передачу сигналів СК. Зокрема, показано, що в реалізації протекторної дії СК на проростки пшениці за умов теплового стресу беруть участь АФО, що утворюються внаслідок активації НАДФН-оксидази і позаклітинної пероксидази (Kolupaev et al., 2011; 2012). Нітроген оксид, поряд з АФО, розглядається як посередник у реалізації фізіологічних ефектів СК. Показано підвищення кількості NO у відповідь на дію СК у коренях проростків пшениці (Karpets et al., 2016). У сигнальному ланцюгу, який активується СК, NO розташований нижче гідроген пероксиду, оскільки його накопичення, індуковане дією СК, усувалося в присутності скавенджера H_2O_2 диметилтіосечовини (Karpets et al., 2016). Перендбачається, що АФО і NO залученої в реалізацію багатьох ефектів, що зумовлюють протекторну дію СК за умов абіотичних стресів, зокрема, в активацію антиоксидантної системи, синтезу стресових білків, накопичення осмолітів, регуляцію стану протекторів (Kalachova et al., 2013; Prodhan et al., 2018). Повідомлялось також про залучення ще одного газотрансмітера – гідроген сульфід (H₂S) в трансдукцію сигналів СК, що зумовлюють активацію ряду адаптивних рецій рослин. Так, у роботі Li та співавт. (2015) показано, що індукування теплостійкості проростків кукурудзи екзогенною СК супроводжувалося підвищенням вмісту сірководню в пагонах. Виявлено також, що спричинюване підвищення активності антиоксидантних ферментів в проростках пшениці відбувалося після транзитного зростання вмісту в них H₂S, і цей ефект усувався дією інгібіторів L-цистеїндесульфгідрази (основного ферменту гідроген сульфід з L-цистеїну) (Karpets et al., 2020). Показано залучення гідроген сульфід як посередника в індукування СК стійкості рослин до дії холодового, осмотичного стресів, а також впливу важких металів (Pan et al., 2020; Кауа, 2021). Таким чином, є підстави вважати, що гідроген сульфід є посередником в індуванні саліциловою кислотою антиоксидантної системи і можливо інших захисних систем рослин за абіотичних стресів. Однак, залишається не вивченим зв'язок між H₂S та іншими компонентами сигнальної мережі (АФО, NO, Ca²⁺) в процесі передачі сигналів СК (Kolupaev et al., 2024).

Ефекти екзогенної СК залежать від виду рослин та умов їхнього вирощування, інтенсивності та тривалості стресового впливу, способу обробки (фоліарна, праймування, внесення в середовище культивування), концентрації гормону. Після обробки рослин кукурудзи розчином СК зросла кількість листків і площа їхньої поверхні, збільшились суха маса і діаметр стебел (Hussein et al., 2007). У рослин пшениці екзогенна СК пом'якшувала негативний вплив теплового стресу на фотосинтетичну активність і біосинтез хлорофілу. Після

фоліарної обробки 0,5 мМ розчином СК зростав вміст проліну, підвищувались осмотичний та водний потенціали, краще засвоювався азот (Kang et al., 2014). За обробки СК зменшувалась інтенсивність перекисного окислення ліпідів, зростала вегетативна маса, підвищувалась стійкість пшениці до посухи, посилювався синтез 76 білків, пов'язаних зі сигналінгом, фотосинтезом, метаболізмом вуглеводів, білковим та енергетичним обміном (Kang et al., 2012). СК як ключова сигнальна сполука бере участь в активації захисних реакцій за умов УФ-В опромінення. Після фоліарної обробки рослин тонконога лучного (*Poa pratensis* L.) зростав вміст α -токоферолу, хлорофілу, активність СОД та каталази (Ervin et al., 2004).

СК відіграє важливу роль у захисті рослин від важких металів (ВМ) (Kosakivska, Shcherbatiuk, 2025). 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). 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). Екзогенна СК пом'якшувала токсичні ефекти засолення (Hamada, Al-Nakimi, 2001). Праймування зернівок пшениці індукувало зростання осмотичного потенціалу, співвідношення іонів K^+/Na^+ , вмісту фотосинтетичних пігментів за умов сольового стресу та в контролі (Kaydan et al., 2007). Фоліарна обробка СК за умов сольового стресу позитивно впливала на врожайність, підвищувала антиоксидантний захист і стабілізувала фотосинтетичну активність кукурудзи (Tahjib-Ul-Arif et al., 2018). У пшениці СК індукувала морозостійкість завдяки посиленню активності антиоксидантних ферментів, нейтралізації АФК і підтримці окислювально-відновного гомеостазу (Taşgín et al., 2003), накопиченню проліну та запобігала зниженню вмісту ІОК і цитокінінів за зберігання високого рівня АБК (Shakirova et al., 2007). За високої концентрації екзогенна СК пригнічувала ріст, активність Рубіско та інтенсивність фотосинтезу в рослин пшениці (Sahu et al., 2008), підсилювала процеси перекисного окислення ліпідів (Chen et al., 2016), зменшувала холодостійкість (Taşgín et al., 2003). Екзогенне застосування СК дозволяє усунути та пом'якшити симптоми токсичності, спричинені стресорами у злакових рослинах.

Жасмонова кислота (ЖК) – циклопентанонова похідна ліпоксигеназного (ЛОГ) шляху окиснення поліненасичених жирних кислот (ПНЖК)

накопичується в органах і тканинах рослин у результаті експресії жасмонат-індукованих генів (Babenko et al., 2015, 2017). ЖК та її похідні залучені до регуляції розвитку генеративних органів і зародку, старіння, визначення статі, проростання насіння, росту коренів, утворення бульб, фототропізму, адаптації (Chini et al., 2016; Wasternack, Strnad, 2016). Протекторні ефекти екзогенної ЖК за дії засолення, посухи, гіпо- та гіпертермії, ультрафіолетового опромінення залежать від виду рослини і концентрації гормону (Liu et al., 2012; Sharma, Laxmi, 2016). У рослин ячменю, вирощених у водній культурі з додаванням ЖК, за осмотичного стресу зріс вміст ендогенної АБК, зменшилось ушкодження клітинних мембран завдяки гальмуванню перекисного окислення ліпідів, підвищилась посухостійкість (Bandurska et al., 2003). Встановлений захисний ефект метилжасмонату (МеЖК) на функціонування фотосинтетичного апарату пшениці за посухи. Зафіксовано зниження продихової провідності та швидкості транспірації, ефективне використання води, ріст активності супероксид-дисмутази, пероксидази, каталази та зниження вмісту малонового діальдегіду (Ma et al., 2014a). Екзогенний МеЖК, завдяки посиленню антиоксидантного захисту, пом'якшив ефекти ультрафіолетового опромінення на рослини ячменю (Fedina et al., 2009). За дії УФ-опромінення у рослин пшениці під впливом метилжасмонату зросла активність супероксиддисмутази, пероксидази, відбулось накопичення проліну та антоціану, збільшився вміст хлорофілів *a* і *b*, зросли максимальний потенційний і ефективний квантові виходи, швидкість транспорту електронів (Liu et al., 2012). За екзогенної обробки ЖК у багатьох рослин посилювався синтез антоціану. Припускають, що специфічний жасмонат індукований білок F-box активує експресію генів біосинтезу антоціану *DFR*, *LDOX* та *UF3GT* (Shan et al., 2009). Антоціани разом з іншими флавоноїдами здатні зв'язувати АФК, серед яких пероксид водню, синглетний кисень, супероксидгідроксил та пероксидні радикали (Gould et al., 2002). Фоліарна обробка 21-добових рослин рису 10 мкМ розчином МеЖК посилювала синтез білків, задіяних у захисті від наслідків механічного стресу (Bertini et al., 2019). За умови забруднення ґрунту миш'яком МеЖК покращував ріст і врожайність рису завдяки пом'якшенню окислювального стресу, активації ферментів антиоксидантного захисту та аскорбатглутатіонового 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, внаслідок чого зменшувався токсичний вплив кадмію (Singh, Shah, 2014). ЖК та її похідні з участю сигнальних посередників та у взаємодії з іншими компонентами гормональної системи здатна індукувати як універсальні, так і досить специфічні фізіологічні реакції, необхідні для виживання та збереження продуктивності злаків за екстремальних умов.

Брасиностероїди (БС) – подібні до стероїдних гормонів тварин фітостероїди, задіяні в регуляції росту, формування судинної системи, розвитку квітів і плодів (Arora et al., 2008). БС успішно використовуються для пом'якшення негативних ефектів абіотичних стресів. В активації захисних систем за дії БС беруть участь ключові компоненти сигнальної мережі рослинних клітин, зокрема, АФО і кальцій. Так, показано, що ефекти підвищення активності антиоксидантних ферментів і розвиток теплостійкості проростків пшениці, спричинювані обробкою 24-епібрасинолідом (24-ЕБЛ), залежали від кальцієвого і АФО-гомеостазу і усувалися під дією антагоністів кальцію та антиоксидантів (Kolupaev et al., 2014). Праймування насіння кукурудзи та рису 28-гомобрасинолідом (28-ГБЛ) та 24-ЕБЛ за солового стресу покращувало ріст, активувало антиоксидантні ферменти, підвищувало фотосинтетичну активність, зменшувало перекисне окиснення ліпідів і вміст малонового діальдегіду (Anuradha, RamRao, 2003; Arora et al., 2008; Agami, 2013; Sharma et al., 2013). Фоліарна обробка 24-ЕБЛ за солового стресу сприяла накопиченню біомаси та зростанню площі листків пшениці (Shahbaz et al., 2008), підвищувала врожайність, збільшувала розмір і масу зерна (Ali et al., 2008). Праймування зернівок розчинами 24-ЕБЛ та 28-ГБЛ і наступна фоліарна обробка рослин пшениці у фазу формування колосу за посухи активували ферменти азотного обміну, зменшували пошкодження клітинних мембран (Sairam, 1994), підвищували врожайність (Janeczko et al., 2010). Після праймування зернівок проса розчинами 24-ЕБЛ і 28-ГБЛ за гіпертермії та посухи підвищилось виживання проростків. Зафіксовані активація супероксиддисмутази, каталази, гваяколпероксидази та зменшення вмісту малонового діальдегіду. Протекторний ефект 24-ЕБЛ виявився виразнішим. В умовах ґрунтової посухи праймовані розчином 24-ЕБЛ зернівки краще проростало і мали вищу активність антиоксидантних ферментів (Vayner et al., 2014). БС посилювали ріст рослин рису завдяки покращенню асиміляції CO₂, зменшенню втрат води, активації синтезу проліну, антоціанів і розчинних фенольних сполук. Ефективнішою виявилась фоліарна обробка розчинами 24-ЕБЛ і 28-ГБЛ (Farooq et al., 2009).

Обробка 24-ЕБЛ проростків жита напередодні холодової акліматизації підвищувала морозостійкість (Pocięcha et al., 2016). 24-ЕБЛ нейтралізував негативні ефекти низької температури на ріст і розвиток кукурудзи (Singh et al., 2012). В умовах гіпертермії після обробки розчином 24-ЕБЛ покращувалась фотосинтетична активність рослин рису (Thussagunpanit et al., 2015) та ячменю (Janeczko et al., 2011). Розчин 28-ГБЛ зменшував токсичний вплив засолення на проростки кукурудзи, стимулював активність антиоксидантних ферментів і зменшував окислювальні пошкодження (Bhardwaj et al., 2008). Характер експресії генів, які кодують синтез білків, задіяних у метаболічних процесах за стресових умов, вказує на взаємодію БС з іншими фітогормонами при формуванні реакцій-відповідей на стрес (Müssig et al., 2006).

Після використання БС зменшувались та частково пом'якшувались токсичні ефекти важких металів. За високої концентрації марганцю в 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 розчином 28-ГБЛ в умовах забруднення нікелем (Bhardwaj et al., 2007). Праймування зернівок рису розчином 24-ЕБЛ зменшило негативний вплив хрому, знизило концентрацію металу в тканинах, посилило системи захисту за рахунок підвищення активності антиоксидантних ферментів (Sharma et al., 2016). Після фоліарної обробки препаратами з брасиностероїдами залишки пестицидів у рослинах зменшились на 30–70% (Zhou et al., 2015).

Міжгормональна взаємодія. На рис. 4.2 представлено схему міжгормонального сигналіngu при формуванні реакцій-відповідей культурних злаків на абіотичні стреси. Взаємодія між ауксинами, гіберелінами, цитокінінами та АБК впливала на тривалість розвитку верхівкової, центральної та базальної частин колосу ячменю (*Hordeum vulgare* L.), що забезпечує врожайність та адаптованість до зовнішніх чинників і розглядається як можливий механізм управління урожайністю цієї культури (Helmy, Hansson, 2019). Динамічні та взаємодоповнюючі ефекти ауксинових і цитокінінових сигнальних шляхів регулюють розвиток та визначають характер реакцій-відповідей на стрес (Bielach et al., 2017).

Покращання ростових параметрів і врожайності пшениці в умовах засолення після праймування зернівок у розчині БАП супроводжувалося зростанням вмісту ІОК та зниженням рівня АБК (Iqbal et al., 2006).

пероксидазу, індукувала синтез 32 кДа та 28 кДа поліпептидів, PR-1 та PR-10 білків, пов'язаних із патогенезом, та білку SalT (saltstress-responsive protein). Натомість за обробки рослин АБК накопичення вказаних білків не відбувалось. Водночас ЖК не індукувала синтезу LEA-білків (lateembryogenesisproteins), що утворювались за дії АБК (Moons et al., 1997). Накопичення осмолітиків, які захищають клітини від окислювального стресу, регулюється за взаємодії між АБК, БС, цитокінінами, етиленом, жасмонатами та СК (Sharma et al., 2019).

Фітогормональна інженерія. Рослини синхронізовано реагують на стресори завдяки перехресцуванню та взаємодії між різними гормональними сигнальними шляхами. Зміни вмісту та співвідношення фітогормонів належать до перших реакцій рослин у відповідь на стреси (рис. 4.2).

Останніми роками особлива увага вчених зосереджена на вивченні молекулярних механізмів регулювання синтезу гормонів, їхнього сигналіngu та активності. Фітогормональна інженерія відкриває нові можливості для підвищення врожайності, вона розглядається як важливий перспективний підхід для подолання шкоди, яку завдають несприятливі зовнішні фактори (Raza et al., 2019a).

Маніпуляції з генами синтезу та метаболізму цитокінінів дозволяють управляти рівнями гормону і підвищувати врожайність культурних злаків. Так, мутаціями гену *СКХ*, що кодує головний фермент інактивації цитокінінів, можна досягти збільшення розмірів кореневої системи та покращити архітектуру суцвіття ячменю, пшениці, рису, підвищити їхню продуктивність (Chen et al., 2020). Моделювати стресостійкість можливо, змінюючи експресію генів, які кодують ферменти біосинтезу і деградації цитокінінів або специфічні білки-промотори. Так, рослини ячменю зі зниженим рівнем цитокінінів за рахунок оверекспресії *СКХ* формували більш розвинуту кореневу систему, краще переносили посуху, зберігали оводненність і давали більший врожай (Pospíšilová et al., 2016; Ramireddy et al., 2018). Рослини рису зі специфічним для суцвіть геном *OsCKX2* накопичували *транс*-зеатин, дигідрозеатин, ізопентеніладенін і кінетин у флоральній меристемі та відрізнялися підвищеною солестійкістю та врожайністю. Їхні листки містили більше фотосинтетичних пігментів і води, виявляли менше окисне ушкодження за умов сольового стресу (Joshi et al., 2018). Змінюючи експресію генів *IPT* за допомогою специфічного промотору старіння та дозрівання SARK, можна досягти покращання посухостійкості рису (Peleg et al., 2011) і мітлиці повзучої (Merewitz et al., 2016). У SARK-модифікованих рослин кукурудзи за умов водного дефіциту підтримувався нормальний рівень фотосинтезу та продихової провідності (Oneto et al., 2016), а у рису не

змінювалася асиміляція вуглецю та азоту (Reguera et al., 2013). У трансформованих рослин мітлиці з активованим геном *IPT*, який має підвищену стійкість до гіпертермії, зростала концентрація багатьох білків, задіяних в енергетичному обміні та захисті від стресу (Xu et al., 2010).

4.2. Вплив передпосівного праймування екзогенною абсцизовою кислотою на ріст і гормональний гомеостаз пшениць за температурних стресів

Для підвищення стійкості злаків успішно використовуються, окрім селекційних підходів, праймування зернівок і фоліарна обробка рослин фізіологічно активними речовинами (Akter, Islam, 2017; Kosakivska et al., 2024a). Серед фітогормонів, причетних до формування стресостійкості рослин, провідна роль належить абсцизовій кислоті (Войтенко, Косаківська, 2016; Vishwakarma et al., 2017; Olds et al., 2018). Праймування насіння фітогормонами є важливим засобом для мінімізації втрат у стресових умовах (Muhei, 2018). Передпосівне праймування екзогенними фітогормонами впливає на ріст, розвиток і стійкість рослин. Проте залишається не до кінця з'ясованим питання, чи вплив екзогенних гормонів на ріст є прямим, чи він залежить від змін вмісту та розподілу ендогенних гормонів).

Вплив екзогенної АБК на проростання зернівок і морфофізіологічні показники проростків пшениці та спельти. Ми дослідили вплив екзогенної АБК на проростання зернівок пшениці та спельти (Косаківська та ін., 2019a). Сухі відкалібровані зернівки пшениці та спельти (по 50 од.) замочували на 3 год у дистильованій воді, після чого містили в чашки Петрі на фільтрувальний папір, зволожений дистильованою водою (контроль) та 10^{-5} – 10^{-7} М розчинами АБК. Енергію проростання зернівок і морфофізіологічні показники визначали кожні 24 год упродовж 3-х діб. Встановлено гальмівний ефект праймування розчинами АБК на проростання зернівок пшениці та спельти. Найсильніший гальмівний ефект чинила АБК в концентрації 10^{-5} М (рис. 4.3).

На 24-ту годину кількість зернівок *Triticum aestivum* з чітко вираженим зародковим коренем і захищеною колеоптилем плюмулою у дослідних рослин була вдвічі меншою за контроль (табл. 4.1). За дії АБК в концентрації 10^{-7} М кількість пророслих зернівок наближалась до контролю. Водночас кількість зернівок, які наклюнулися і мали прикритий колеоризою корінець, а також непророслих зернівок за умов інкубації на 10^{-5} та 10^{-6} М розчинах АБК, переважала контроль. На 48-му годину за дії АБК в концентрації 10^{-5} та 10^{-6} М кількість пророслих зернівок залишалася меншою, ніж у контролі й за 10^{-7} М АБК, а енергія проростання зернівок, оброблених гормоном, була в межах 88–92% (табл. 4.1).

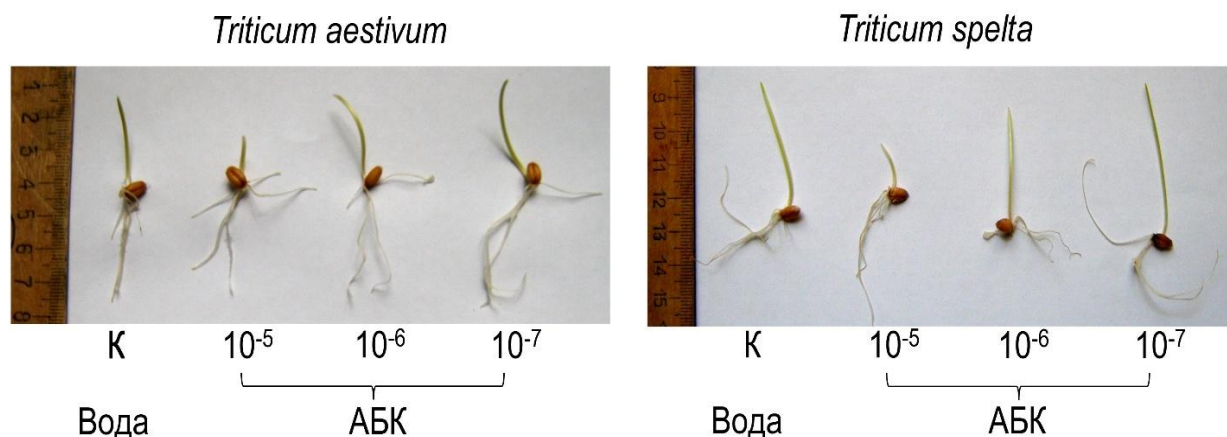


Рис. 4.3. Тридобові проростки пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн, вирощені на папері, змоченому водою (контроль) та розчинами АБК 10^{-5} – 10^{-7} М

Таблиця 4.1. Вплив екзогенної АБК на проростання зернівок пшениці Подолянка (у %)

Зразок	Пророслі зернівки <i>Triticum aestivum</i>	Зернівки, які наклюнулись (поява кореня, прикритого колеоризою)	Непророслі зернівки	Енергія проростання зернівок
24 год інкубації				
Контроль	50	44	6	94
АБК 10^{-5} М	20	66	14	86
АБК 10^{-6} М	28	60	12	88
АБК 10^{-7} М	46	48	6	94
48 год інкубації				
Контроль	82	15	3	97
АБК 10^{-5} М	55	33	12	88
АБК 10^{-6} М	51	39	10	90
АБК 10^{-7} М	73	19	8	92

У дослідях з полб'яною пшеницею *Triticum spelta* були досліджені особливості проростання зернівок за наявності луски та без неї (табл. 4.2 та 4.3). Енергія проростання зернівок спельти Франкенкорн була вищою у порівнянні з пшеницею Подолянка. З'ясувалося, що за відсутності луски через 24 год після замочування понад 90% зернівок наклюнулись, тоді як пророслих зернівок із чітко вираженим зародковим коренем не було. На 48-му годину інкубації зафіксовано появу пророслих зернівок. Найменше їх спостерігали за інкубації на

10^{-5} М АБК. Енергія проростання оброблених гормоном зернівок становила 90–94% (табл. 4.2).

Таблиця 4.2. Вплив екзогенної АБК на проростання зернівок спельти Франкенкорн без лусок (у %)

Зразок	Пророслі зернівки	Зернівки, які наклюнулись	Непророслі зернівки	Енергія проростання зернівок
24 год інкубації				
Контроль	не було	94	6	94
АБК 10^{-5} М	не було	90	10	90
АБК 10^{-6} М	не було	92	8	92
АБК 10^{-7} М	не було	92	8	92
48 год інкубації				
Контроль	14	82	4	96
АБК 10^{-5} М	6	84	10	90
АБК 10^{-6} М	16	74	10	90
АБК 10^{-7} М	18	76	6	94

За наявності луски на 24-ту годину кількість зернівок із чітко вираженим зародковим корінцем і захищеною колеоптилем плюмулою становила 65–83%, а гальмівний ефект спостерігався після інкубації на 10^{-5} М розчині АБК. Енергія проростання складала 100% (табл. 4.3).

Таблиця 4.3. Вплив екзогенної АБК на проростання зернівок спельти Франкенкорн за наявності луски (у %)

Зразок	Пророслі зернівки (чітко виражено)	Зернівки, які наклюнулись	Непророслі зернівки	Енергія проростання зернівок
24 год інкубації				
Контроль	78	22	не було	100
АБК 10^{-5} М	65	35	не було	100
АБК 10^{-6} М	83	17	не було	100
АБК 10^{-7} М	81	19	не було	100
48 год інкубації				
Контроль	92	8	не було	100
АБК 10^{-5} М	82	18	не було	100
АБК 10^{-6} М	86	14	не було	100
АБК 10^{-7} М	94	6	не було	100

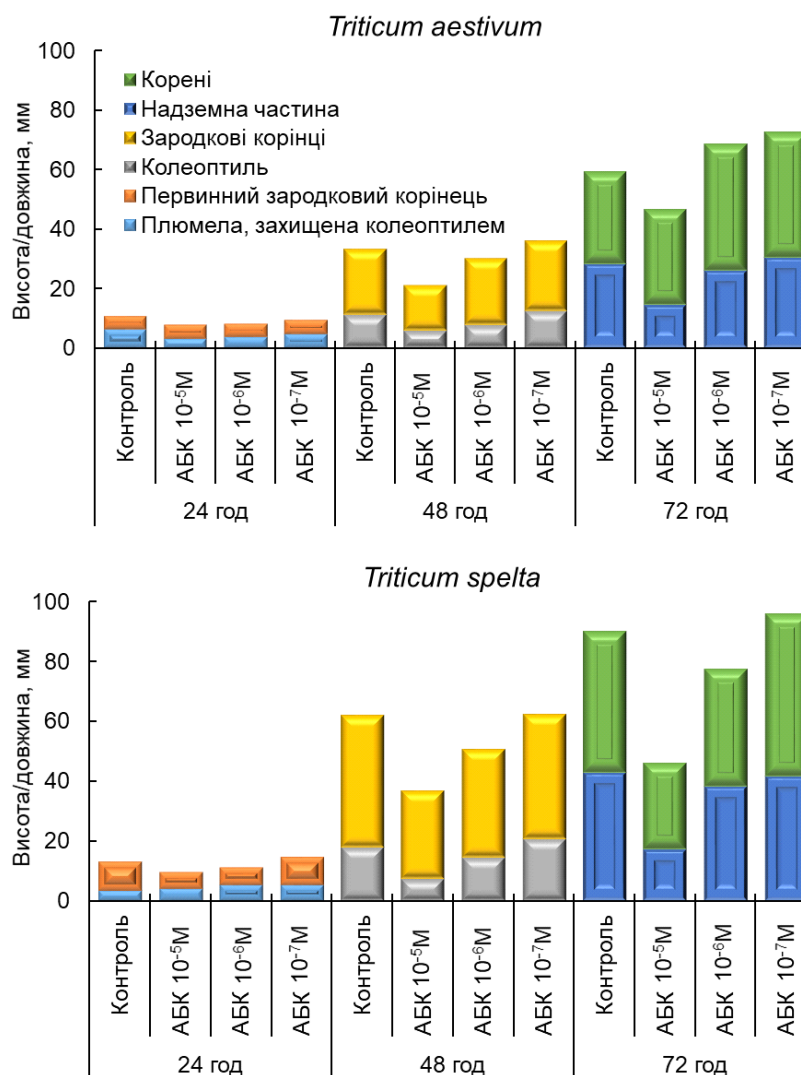


Рис. 4.4. Вплив екзогенної АБК на лінійні показники органів проростків пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн

Істотно відрізнялись види пшениць за динамікою накопичення сирової біомаси проростків. У пшениці цей показник збільшився за інкубації на розчинах АБК (10^{-6} та 10^{-7} М), тоді як у спельти частково зменшився на 2-у та 3-ю добу. Найбільший гальмівний ефект спостерігався на 72-у год інкубації на 10^{-5} М розчині АБК (рис. 4.5). Біомаса тридобових проростків пшениці Подолянка зросла, тоді як спельти Франкенкорн зменшилась.

Вплив екзогенної АБК на морфологічні показники рослин пшениці та спельти за короткотривалої дії високої температури. Ми проаналізували вплив екзогенної АБК (10^{-6} М) на ріст надземної частини і коренів пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн.

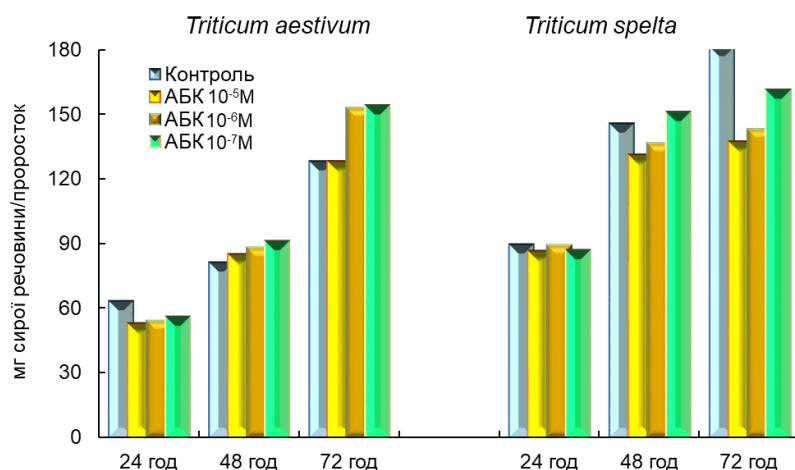


Рис. 4.5. Вплив екзогенної АБК на накопичення біомаси проростками пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн, мг сирої речовини/проросток

Морфологіологічні показниками визначали до і після короткотривалого теплового стресу (+40 °C, 2 год) на 14-ту добу та в період відновлення рослин на 21-шу добу. Праймування зернівок пшениці Подолянка розчином АБК призвело до подовження коренів і збільшення їхньої біомаси на 9% і 19% відповідно у стресованих 14-добових рослин. Натомість у непраймованих рослин біомаса коренів зростає на 33% за рахунок підвищення вологості, тоді як довжина залишалась без змін (табл. 4.4). Виявлені зміни у характері накопичення біомаси коренів після теплового стресу можуть бути наслідком порушень механізмів надходження та транспортування води в рослинах. Архітектура кореневої системи представлена головним первинним коренем і окремими бічними й додатковими коренями. У більшості видів первинний корінь формується під час ембріогенезу та є основою кореневої системи, продукуючи бічні корені по всій довжині.

Повідомлялось, що між розвитком кореневої системи та екологічними факторами існує тісний зв'язок, а формування бічних коренів за стресових умов знаходиться під контролем АБК, яка локалізована переважно в ендодермі та забезпечує сигналінг при формуванні реакції на стрес (Duan et al., 2013). Праймування зернівок АБК не призвело до суттєвих змін показників сухої маси пагонів та коренів (табл. 4.4).

Вміст сухої речовини належить до індикаторів стратегії використання рослинами своїх внутрішніх ресурсів, спрямованих на досягнення компромісу між швидкою асиміляцією та ростом, з одного боку, та ефективним збереженням запасних речовини в тканинах і органах, з другого (Wilson et al., 1999; Vaieretti et al., 2007). За дії теплового стресу цей показник у пагонах та коренях

непраймованих рослин пшениці Подолянка зростав на 10% та 12% відповідно, а у праймованих не змінювався.

Таблиця 4.4. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) на морфофізіологічні показники 14-добових рослин *Triticum aestivum* сорту Подолянка та 21-добових рослин після відновлення

Варіант	Вода		АБК	
	контроль	тепловий стрес	контроль	тепловий стрес
14-та доба				
Надземна частина: висота, см	29,6±1,2	30,8±1,5	28,2±1,3	29,9±1,5
біомаса, мг/рослину	165,2±4,6	167,8±8,4	145,6±7,3*	148,4±7,4*
суха маса, мг/г сирової речовини	20,8±1,3	23,0±1,2	20,7±1,0	21,5±1,5*
Корені: довжина, см	7,8±0,4	7,9±0,4	8,1±0,4	8,8±0,5*
біомаса, мг/рослину	47,7±2,6	63,6±3,2	54,1±2,7*	64,8±3,2
суха маса, мг/г сирової речовини	8,2±0,4	9,2±0,5	8,8±0,4	8,9±0,5
21-ша доба				
Надземна частина: висота, см	44,0±2,2	42,7±2,1	43,4±2,2	39,1±2,0*
біомаса, мг/рослину	323,5±16,2	312,2±15,6*	316,4±15,8*	243,9±12,2*
суха маса, мг/г сирової речовини	50,8±2,5	42,1±2,1	47,1±2,4*	33,2±1,7*
Корені: довжина, см	16,6±0,8	14,9±0,7	16,3±0,8	14,2±0,7
біомаса, мг/рослину	98,7±4,9	81,5±4,1	75,0±3,8*	73,5±3,9*
суха маса, мг/г сирової речовини	14,7±0,7	11,4±0,6	11,5±0,6*	9,9±0,5

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно праймовані рослини з непраймованими; представлені дані є середніми значеннями $\pm SE$, $n = 90$.

Отримані нами результати свідчать про те, що за стресових умов стратегія адаптації проростків пшениці була спрямована на збереження запасних речовин. Праймування зернівок розчином АБК стабілізувало зміну ростових показників,

індукувало ріст кореневої системи в контролі та нівелювало гальмівний ефект короткотривалої гіпертермії на подовження коренів озимої пшениці.

У контрольних умовах за показниками висоти і біомаси надземної частини та коренів переважали 21-добові непраймовані рослини. Впродовж їхнього росту суха маса надземної частини непраймованих рослин збільшилася в 2,4 раза, а в праймованих – удвічі. Подібна тенденція спостерігалась і для коренів, де суха маса в непраймованих рослин збільшилася в 1,8, а у праймованих – у 1,3 раза (табл. 4.4). У післястресовий період всі морфометричні показники дослідних рослин поступалися контрольним. Після відновлення довжина та біомаса коренів контрольних рослин зменшилася на 10% і 17% відповідно, тоді як біомаса коренів праймованих рослин не зазнала суттєвих змін. У період відновлення зафіксовано значне зменшення сухої маси для надземної частини: у контрольних рослин на 17%, у праймованих на 30%. Суха маса коренів у непраймованих рослин знижувалась на 22%, у праймованих – на 14% (табл. 4.4). Праймування зернівок розчином АБК сприяло мінімізації негативного короткотривалої впливу високої температури на ріст і розвиток кореневої системи в період відновлення озимої пшениці.

За контрольованих умов праймування зернівок спелі сорту Франкенкорн 10^{-6} М розчином АБК призводило до зменшення висоти і біомаси надземної частини 14-добових рослин і не впливало на довжину та біомасу коренів (табл. 4.5).

Після короткотривалої дії високої температури біомаса надземної частини та коренів праймованих рослин дещо збільшувалась, тоді як їхні розміри залишалися без змін. Тепловий стрес не впливав на висоту надземної частини та довжину коренів непраймованих рослин, проте викликав зменшення їхньої біомаси на 10% і 5% відповідно (табл. 4.5). Після теплового стресу суха маса надземної частини 14-добових непраймованих рослин спелі зменшувалась на 13%, а праймованих дещо зростала. Також спостерігали зниження сухої маси коренів праймованих рослин на 20%, тоді як у непраймованих рослин цей показник суттєво не змінювався. На 21-шу добу після відновлення у непраймованих рослин зафіксовано зменшення довжини коренів на 19% та біомаси на 12%, тоді як у праймованих рослин довжина кореня зменшилась на 13%, біомаса – на 19%, а суха маса – на 33% (табл. 4.5).

Таблиця 4.5. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) на морфофізіологічні показники 14-добових рослин *Triticum spelta* сорту Франкенкорн та 21-добових рослин після відновлення

Варіант	Вода		АБК	
	контроль	тепловий стрес	контроль	тепловий стрес
14-та доба				
Надземна частина: висота, см	29,1±1,6	28,9±1,4	27,0±1,4*	26,5±1,3*
біомаса, мг/рослину	192,0±9,6	171,5±8,6	166,1±8,3*	176,2±8,8
суха маса, мг/г сирої речовини	26,7±1,3	23,3±1,2	22,4±1,2*	24,5±1,2*
Корені: довжина, см	12,3±0,6	12,1±0,6	12,6±0,6	12,2±0,6
біомаса, мг/рослину	112,6±5,6	106,5±5,3	115,0±5,8*	120,1±7,0*
суха маса, мг/г сирої речовини	24,5±1,5	25,2±1,6	27,0±1,7*	21,6±1,1*
21-ша доба				
Надземна частина: висота, см	44,0±2,2	42,8±2,1	44,1±2,2	43,8±2,2*
біомаса, мг/рослину	231,7±11,6	229,0±11,5	238,6±11,6	242,4±12,1*
суха маса, мг/г сирої речовини	43,4±2,1	42,0±2,0	34,4±1,7*	33,7±1,6*
Корені: довжина, см	15,4±0,8	12,5±0,6*	14,9±0,8	12,9±0,6
біомаса, мг/рослину	146,4±7,3	128,1±6,4	163,2±8,2*	132,3±6,6*
суха маса, мг/г сирої речовини	25,3±1,4	24,4±1,4	35,6±1,8*	23,8±1,2

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно праймовані рослини з непраймованими; представлені дані є середніми значеннями $\pm SE$, $n = 90$.

Отже, надземна частина рослин спельти сорту Франкенкорн, зернівки яких були праймовані розчином АБК, краще відновлювалась після короткотривалого теплового стресу.

Вплив екзогенної АБК на гормональний гомеостаз рослин пшениці та спельти за короткотривалої дії високої температури. Успішне вирощування

високопродуктивних стресостійких зернових культур вимагає глибокого розуміння механізмів протікання та управління метаболічними і ростовими процесами, в яких провідна роль належить фітогормональній системі. Фітогормони стимулюють толерантність і сприяють пристосуванню рослин до різноманітних стресових чинників. Рослини синхронізовано реагують на стресори завдяки перехресцюванню та взаємодії між різними гормональними сигнальними шляхами. Зміни вмісту та співвідношення фітогормонів належать до перших реакцій рослин у відповідь на дію стресорів. Рослинний гормон АБК є важливим інструментом у формуванні стійкості рослин. Оскільки універсальною реакцією на дію будь-якого стресору є зростання вмісту ендогенної АБК, обробка екзогенним гормоном може сприйматися рослиною як стресовий сигнал і запускати клітинні захисні механізми (Tuteja, 2007).

Ми проаналізували вплив теплового стресу на характер накопичення та розподіл ендогенних фітогормонів у рослинах озимої пшениці сорту Подолянка (Косаківська та ін., 2021) та спельти сорту Франкенкорн (Kosakivska et al., 2022c), вирощених із зернівок, праймованих екзогенною АБК (10^{-6} М). Вивчалися 14-добові рослини, які зазнали впливу короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) і 21-добові рослини після відновлення.

За умови праймування зернівок сумарний вміст АБК у пшениці та спельти перевищував контрольні показники на 46,3% та 8,3% відповідно, тоді як після короткотривалої дії високої температури ці показники у пшениці зрівнялись з контрольними, натомість у спельти вміст гормону був на 21,1% вищим. На 21-шу добу після відновлення вміст гормону у праймованих рослин пшениці зріс, тоді як у спельти зменшився. Гормон домінував у надземній частині всіх досліджених зразків (рис. 4.6).

Після короткотривалої дії високої температури вміст СК у праймованих рослинах пшениці зменшився, однак був на 21,3% вище за контроль. Натомість у спельти кількість гормону в праймованих рослинах зросла і перевищила контроль. Сумарний вміст гормону в праймованих рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн на 21-шу добу після відновлення був на 14,1% та 16,6% нижче, ніж у непраймованих рослин. СК домінувала у надземній частині всіх досліджених зразків (рис. 4.7).

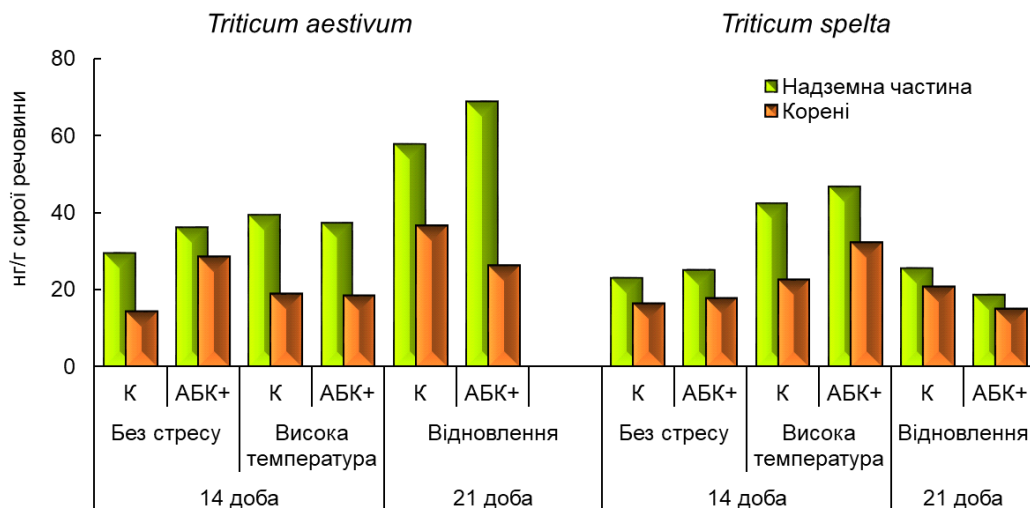


Рис. 4.6. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) на вміст і розподіл АБК в органах 14-добових рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн і в 21-добових рослинах після відновлення за праймування зернівок екзогенною АБК, нг/г сирої речовини. Позначення (тут і далі в рисунках): К – рослини, вирощені на воді, АБК+ – рослини, вирощені з праймованих розчином АБК (10^{-6} М) зернівок

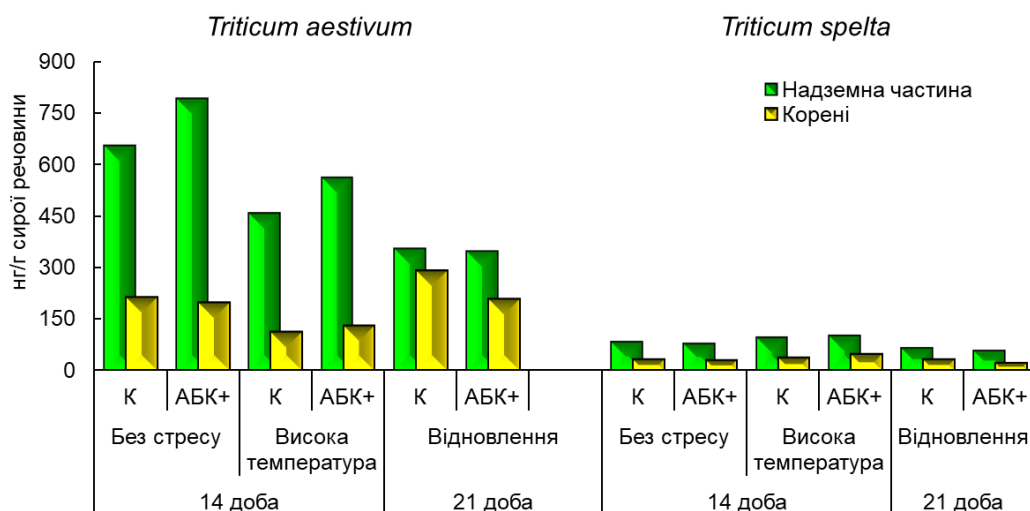


Рис. 4.7. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) на вміст і розподіл СК в органах 14-добових рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн та у 21-добових рослин після відновлення за праймування зернівок екзогенною АБК, нг/г сирої речовини

Після теплового стресу вміст ІОК у праймованих рослинах пшениці та спельти зменшився. При цьому гормон домінував у коренях пшениці та в надземній частині спельти. Сумарний вміст гормону в рослинах пшениці поступався на 13,1% контролю, натомість у спельти був на 37,5% вище за контроль. На 21-шу добу після відновлення в контрольних рослинах пшениці та спельти сумарний вміст ІОК зменшився, тоді як у праймованих рослинах пшениці відбулись незначні зміни (у межах похибки на 3,6%), а в рослинах спельти рівень гормону зріс на 47,9%. Загалом у відновлених праймованих

рослинах пшениці та спельти вміст ІОК був на 66% та 50% вищим, ніж у контролі (рис. 4.8).

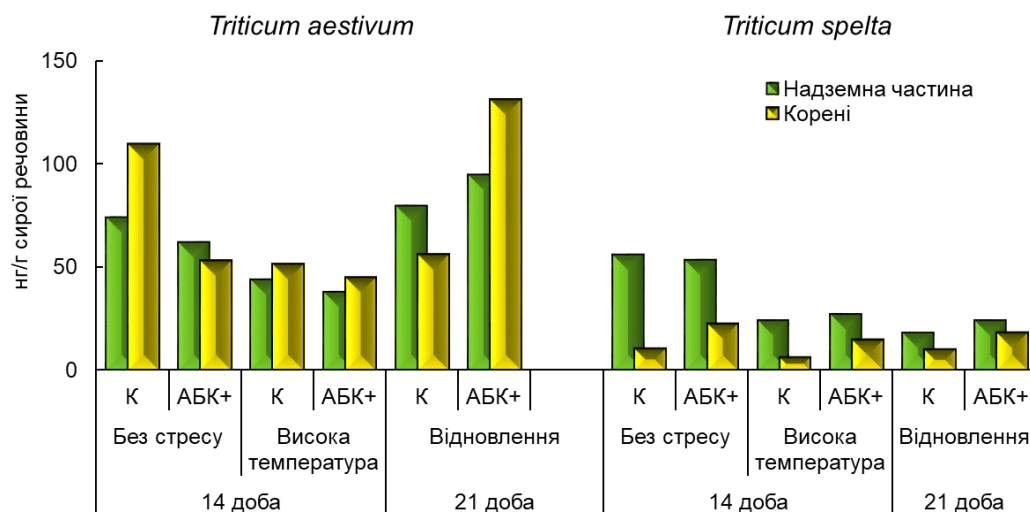


Рис. 4.8. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) на вміст і розподіл ІОК в органах 14-добових рослин пшениці Подільська та спельти Франкенкорн і у 21-добових рослинах після відновлення за праймування зернівок екзогенною АБК, нг/г сирої речовини

У 14-добових праймованих рослинах пшениці сумарний вміст ГК₃ був на 6% вищим, ніж у непраймованих рослин, тоді як у рослин спельти на 22,2% нижчим. Після короткотривалої дії високої температури вміст гіберелінів у праймованих і контрольних рослинах пшениці зменшився і майже вирівнявся. Водночас у праймованих рослин спельти рівень гібереліну на 31,9% поступався контрольному показнику. На 21-шу добу в праймованих рослинах пшениці та спельти вміст ГК₃ був на 15,3% та 9,3% вищим, ніж у непраймованих відновлюваних рослин пшениці. Гормон домінував у коренях всіх досліджених зразків пшениці та в надземній частині спельти, за виключенням коренів спельти в період відновлення (рис. 4.9).

Загалом, після короткотривалого теплового стресу накопичення фітогормонів у коренях 14-добових праймованих рослин пшениці та спельти зменшилось. Праймування позитивно вплинуло на підтримку гіберелінового гомеостазу. У період відновлення у коренях праймованих рослин збільшився вміст СК і знизився рівень ендогенної АБК. Отримані результати засвідчили пролонгований ефект праймування зернівок екзогенною АБК, що дозволяє припустити участь гормону в індукції захисного механізму за умов короткотривалої дії високої температури шляхом регулювання балансу ендогенних фітогормонів у надземній частині та коренях озимої пшениці й спельти.

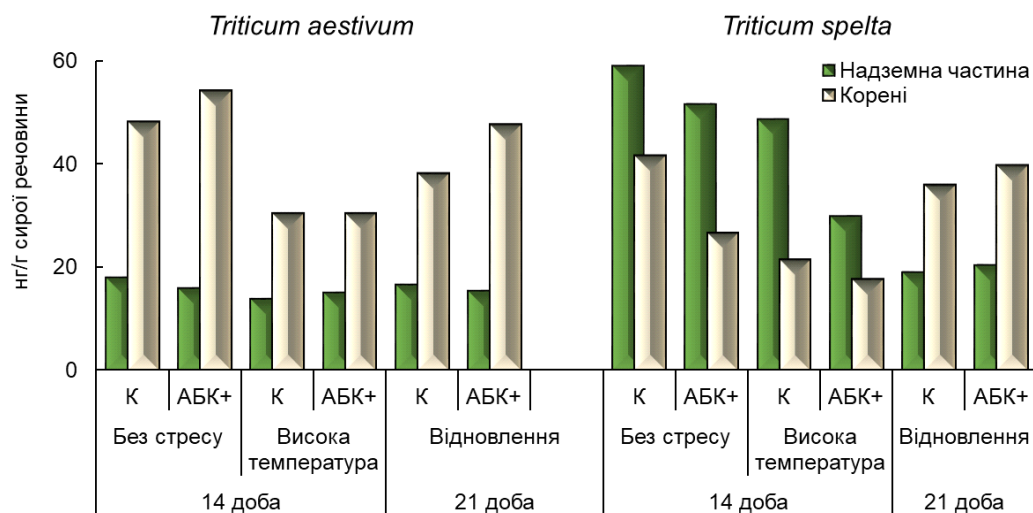


Рис. 4.9. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °C, 2 год) на вміст і розподіл ГКЗ в органах 14-добових рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн та у 21-добових рослинах після відновлення за праймування зернівок екзогенною АБК, мг/г сирої речовини

Цитокиніни та АБК проявляють антагоністичну активність під час регулювання росту та адаптації рослин до абіотичних стресів. АБК допомагає рослинам уникнути дії стресору, регулюючи процес закриття продихів, прискорюючи старіння листків та уповільнюючи ріст рослини, індукуючи біосинтез захисних LEA протеїнів (Rehman et al., 2022; Malini et al., 2023). Цитокиніни, навпаки, гальмують закриття продихів і старіння листків (Verslues, 2016). Отримані нами результати засвідчили, що за вмістом цитокинінів 14-добові рослини спельти сорту Франкенкорн у контролі та експерименті значно переважали рослини пшениці, проте на 21-шу добу після відновлення більше, ніж удвічі поступались рослинам пшениці (Kosakivska et al., 2024b). Зміни в накопиченні ендогенних цитокинінів у відповідь на екзогенну обробку АБК виявились більш виразними в коренях пшениці сорту Подолянка (рис. 4.10).

У роботі Nishiyama et al. (2011) повідомлялось, що рослини зі зниженим рівнем цитокинінів відзначались значною стресостійкістю, яка була пов'язана з надчутливістю до АБК. Разом із цим дефіцит цитокинінів спричинив пригнічення активності ключових генів біосинтезу АБК, що призвело до значного зниження рівня гормону. Експресія генів *ізопентеніл-трансферази*, залучених до синтезу активних цитокинінів, пригнічувалась після обробки рослин АБК, що призводило до зниження вмісту цих гормонів. Такі факти вказують на існування механізмів взаємної регуляції між метаболізмом цитокинінів і АБК, які лежать в основі процесів, що формують адаптацію рослин до стресів. АБК модулює активність цитокинінових сигнальних протеїнів RRA і RRB (Huang et al., 2018). За участю

АБК відбувається транскрипція цитокінінових *RRA* генів, які беруть участь у регулюванні цитокінінового сигнального шляху та негативно впливають на ріст надземної частини (Leibfried et al., 2005; Zhao et al., 2010). На метаболізм і сигналінг цитокінінів разом із АБК негативно діють СК та жасмонати (Naseem et al., 2015; Albrecht, Argueso, 2017).

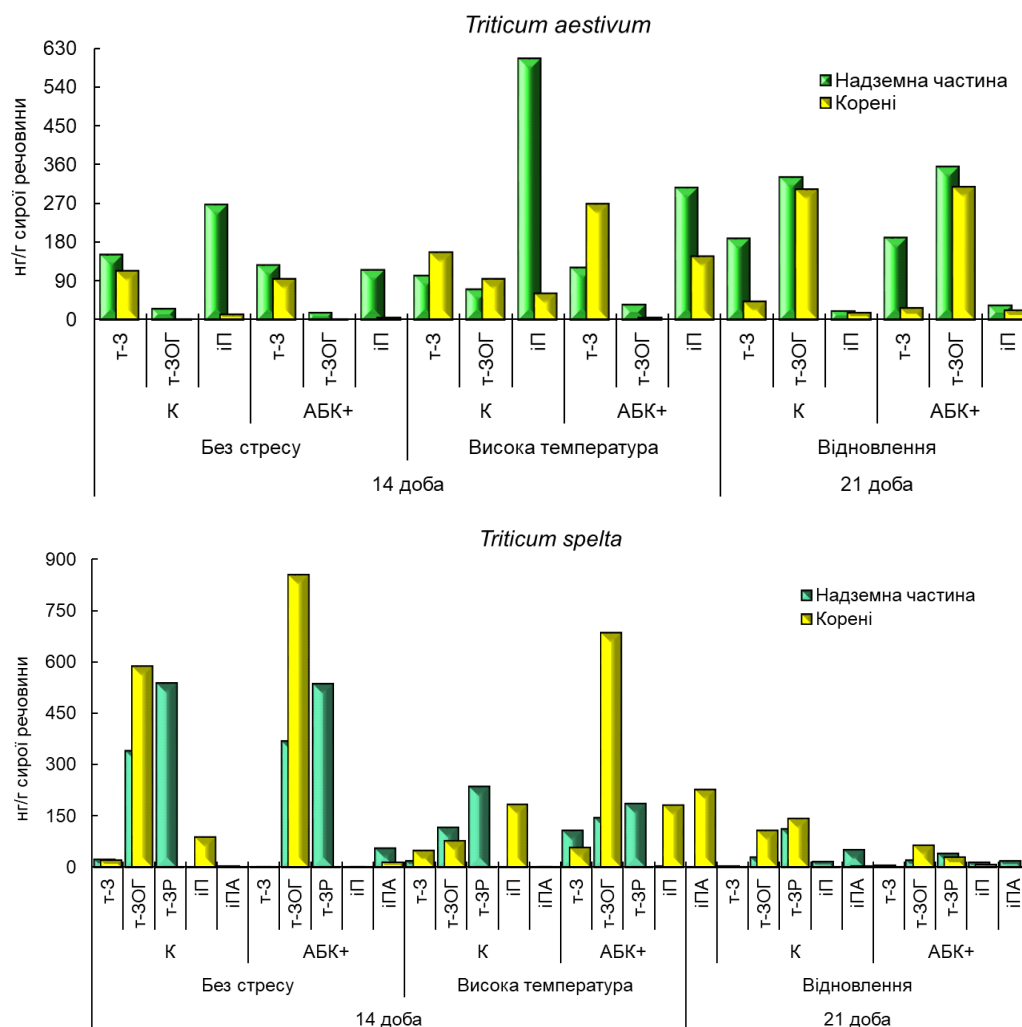


Рис. 4.10. Вміст і розподіл цитокінінів в органах 14-добових рослин пшениці Подільська та спельти Франкенкорн після короткотривалої дії високої температури (+40 °C, 2 год) та на 21-шу добу після відновлення за праймування зернівки екзогенною АБК, нг/г сирої речовини

Взаємодія між цитокінінами та АБК відіграє важливу роль у контролі подовження коренів. Так, індуковане АБК пригнічення транспорту цитокінінів від коренів до надземної частини гальмувало ріст коренів рослин ячменю за високих концентрацій нітратів і фосфатів у ґрунті (Vysotskaya et al., 2021). Ми показали, що праймування зернівки розчином АБК індукувало зміни цитокінінового гомеостазу в 14-добових рослин пшениці та спельти за впливу теплового стресу та у 21-добових після відновлення. У праймованих рослин

пшениці стрес спричиняв накопичення цитокінінів із домінуванням у надземній частині (рис. 4.10). Такі зміни були обумовлені збільшенням вмісту переважно іП, а в коренях – *m*-З та іП, які належать до активних домінуючих цитокінінів (Hwang, Sakakibara, 2006). Однак рівні всіх форм цитокінінів у надземній частині праймованих рослин були нижчими за контроль, тоді як у коренях – вищими, за виключенням *m*-ЗОГ. Натомість у надземній частині після стресу відмічалось зниження рівнів усіх форм цитокінінів у надземній частині та збільшення в коренях за рахунок накопичення переважно ізопентенільних форм. Сайт цитокінінів знаходився в коренях, де їхній вміст був у 2,1 раза вище, ніж у надземній частині. Праймовані рослини за сумарним вмістом цитокінінів переважали контроль внаслідок накопичення у надземній частині всіх форм, за виключенням *m*-ЗР (рис. 4.10).

Цитокоініни впливають на функціональні та структурні складові фотосинтезу (Hönig et al., 2018). Зокрема, в рослинах ячменю, пшениці та кукурудзи за стресових умов вони забезпечували підтримку вмісту хлорофілу на функціональному рівні (Yaronskaya et al., 2006; Zavaleta-Mancera et al., 2007; Yang et al., 2016a). У рослин пшениці жаростійкого сорту пшениці Ятрань 60 після теплового стресу в надземній частині зростав вміст цитокінінів ізопентенільної форми (Косаківська та ін., 2015). В роботі Rivero et al. (2010) показано, що експресія генів *ізопентеніл трансферази*, які кодують ключову ланку в біосинтезі цитокінінів у рослин тютюну, запобігає деградації фотосинтетичних білкових комплексів під час посухи. Ми встановили, що фотосинтетичний апарат пшениці та спельти виявився досить чутливим до теплового стресу у фазу тривоги, на що вказують ультраструктурні перебудови хлоропластів і зниження вмісту фотосинтетичних пігментів (Babenko et al., 2014, 2019a, b). Стійкі мутанти пшениці характеризуються тривалішим збереженням зеленого листка та уповільненим старінням (Thomas, Howarth, 2000), що розглядається як результат змін у метаболізмі та трансдукції цитокінінових сигналів (Thomas, Ougham, 2014). Відомо, що імпорт цитокініну розглядається як сигнал для фотосинтетичної акліматизації (Boonman et al., 2007). Ми встановили, що після відновлення на 21-шу добу вегетації вміст цитокінінів у надземній частині праймованих рослин пшениці збільшився за рахунок зеатинових форм, тоді як у коренях він зменшився за рахунок *m*-З та іП. Рівні цитокінінів у надземній частині праймованих рослин після відновлення були вищими, ніж у контролі (рис. 4.10). Зростання вмісту цитокінінів у надземній частині, на нашу думку, позитивно впливає на фотосинтетичну активність за дії теплового стресу. Вміст цитокінінів у коренях 21-добових праймованих рослин пшениці

зрівнявся із контролем. Натомість у 21-добових праймованих рослин спельтикількість всіх форм цитокінінів зменшилась, за виключенням *m*-ЗР у коренях. Сумарний вміст цитокінінів у надземній частині та коренях праймованих рослин був однаковим. На відміну від пшениці рівні цитокінінів в органах відновлених рослин спельти не досягли показників 21-добових контрольних рослин. Пролонгований ефект праймування виявився у збільшенні рівня гормону в надземній частині та зменшенні в коренях пшениці та зниженні в обох органах спельти (рис. 4.10).

Отримані нами результати продемонстрували вплив екзогенної АБК на гормональний гомеостаз пшениці та спельти за короткотривалої дії теплового стресу. Було виявлено пролонгований ефект праймування на баланс і розподіл ендогенних фітогормонів та ростові показники, що дає підставу розглядати застосування екзогенної АБК для праймування зернівок з метою підвищення стресостійкості злаків.

4.3. Вплив передпосівного праймування екзогенною абсцизовою кислотою на ріст і гормональний гомеостаз пшениць за дії помірної ґрунтової посухи

Через антропогенний вплив на ґрунт і порушення у водопостачанні, а також глобальні зміни клімату ґрунтові посухи стали основною абіотичною загрозою, яка гальмує метаболічні процеси, пригнічує ріст і розвиток рослин, що призводить до зниження врожайності (Iqbal et al., 2021). Посуха викликає закриття продихів, зменшує надходження вуглекислого газу до хлоропластів, порушує фотосинтез (Hu et al., 2019) і сповільнює ріст надземної частини (Lind et al., 2015). Гормональний гомеостаз і міжгормональна взаємодія мають вирішальне значення для виживання рослин у стресовому середовищі, оскільки завдяки їм функціонують сигнальні шляхи, які ініціюють каскад реакцій і налаштовують відповідні морфологічні, фізіологічні та молекулярні адаптаційні процеси (EL Sabagh et al., 2022). У рослинах озимої пшениці та спельти на ранніх етапах вегетації посуха індукувала накопичення ендогенної АБК та зменшення рівня ІОК (Kosakivska et al., 2022a). В умовах посухи на тлі накопичення ендогенної АБК і зменшення рівнів ендогенних ІОК, *m*-ЗР та ГК₁₊₃ спостерігалось зниження вмісту білків і вуглеводів у зернівках, що негативно впливало на врожайність пшениці (Xie et al., 2003). Під час посухи у коренях пшениці накопичувались ауксини, які регулювали споживання води вдень і вночі, модулювали гідравлічні властивості, підтримували водопостачання та збільшували врожайність (Sadok, Schoppach, 2019).

Вплив екзогенної АБК на морфофізіологічні показники рослин пшениці та спельти за дії помірної ґрунтової посухи. Початковий етап росту пшениці надзвичайно чутливий до посухи. Висока посухостійкість на стадії сходів визначає успішність усіх наступних етапів і, зрештою, впливає на врожайність (Xue et al., 2014). Ступінь в'янення листків, кількість днів до в'янення, тривалість збереження зеленого забарвлення, а також показники сирогої та сухої маси листків та відносний вміст води в них належать до основних ознак, які використовуються при визначенні посухостійкості пшениці (Basuet al., 2016; Rebetzke et al., 2016). Ми дослідили вплив праймування зернівок розчином АБК на ростові показники 18-добових рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн за помірної ґрунтової та 21-добових рослин після відновлення. Рослини пшениці та спельти по-різному реагували на помірну ґрунтову посуху (4 доби без поливу). Висота надземної частини пшениці Подолянка була на 6,7% меншою порівняно з контролем, проте її біомаса зросла на 6,4% (табл. 4.6).

Таблиця 4.6. Вплив праймування зернівок розчином АБК (10^{-6} М) на морфофізіологічні показники 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка, які зазнали впливу помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та 21-добових рослин у період відновлення

Варіант досліджу	Висота надземної частини, см	Біомаса/суха маса надземної частини, мг	Вологість надземної частини, %	Довжина коренів, см	Біомаса/суха маса коренів, мг	Вологість коренів, %
Без стресу (18-та доба)						
Контроль	33,6±1,7	223,7±11,2/ 35,8±1,8	84,7±4,2	12,2±0,6	51,5±2,6/ 10,2±0,5	80,8±4,0
АБК+ рослини	30,4±1,5	180,1±9,1*/ 32,4±1,6	82,0±4,1	14,5±0,7*	72,7±3,6*/ 15,3±0,8*	78,9±3,9
Помірна ґрунтова посуха (18-та доба)						
Контроль	31,4±1,6	166,0±8,3/ 35,9±1,8	78,4±3,9	11,4±0,6	48,6±2,4/ 10,8±0,5	77,7±3,9
АБК+ рослини	29,3±1,5	176,6±8,8*/ 35,7±1,8	79,8±4,0	13,3±0,6	59,4±3,0*/ 11,5±0,1	80,6±4,0*
Відновлення (21-ша доба)						
Контроль	31,6±1,5	210,3±2,5/ 43,1±1,7	83,8±4,2	12,1±0,6	81,0±4,3/ 13,1±0,7	84,6±4,2
АБК+ рослини	40,5±2,0*	328,6±16,4*/ 44,7±2,2	86,4±4,3*	12,6±0,6	131,3±6,6 */ 18,8±0,9*	80,6±4,0*

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем; представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, n = 90.

Показники вологості та сухої маси майже не змінилися. Довжина коренів пшениці була на 16,7% більшою порівняно з контролем, при цьому біомаса та суха маса перевищували показники контрольних рослин відповідно на 22,2% та 6,5%. Зростання вологості було в межах похибки (на 3,7%). Рослини пшениці добре відновлювалися після посухи. Так, на 21-шу добу висота надземної частини перевищувала контрольні висоту та біомасу на 29% і 56,3% відповідно. Показники сухої маси та вологості були близькими до контрольних. Майже за однакової довжини і вологості коренів показники біомаси та сухої маси праймованих рослин були відповідно на 62,1% і 43,5% вищими, ніж у контрольних рослин (табл. 4.6).

У 18-добових праймованих рослин спельти Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи висота надземної частини була на 13,7% меншою, а біомаси на 12,2% більшою, ніж у контрольних рослин (табл. 4.7).

Таблиця 4.7. Вплив праймування зернівок розчином АБК (10^{-6}M) на морфофізіологічні показники 18-добових рослин *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн, які зазнали впливу помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та 21-добових рослин у період відновлення

Варіант дослідів	Висота надземної частини, см	Біомаса/суха маса надземної частини, мг	Вологість надземної частини, %	Довжина коренів, см	Біомаса/суха маса коренів, мг	Вологість коренів, %
Без стресу (18-та доба)						
Контроль	34,5±1,7	204,7±10,2/ 28,2±1,4	86,2±4,3	14,2±0,7	139,9±7,1/ 22,9±1,1	80,1±4,0
АБК+ рослини	33,2±1,7	201,7±10,2/ 27,4±1,4	86,4±4,3	14,7±0,7	158,1±7,9*/ 34,1±1,7*	78,4±3,9
Помірна ґрунтова посуха (18-та доба)						
Контроль	32,2±1,6	156,0±8,3/ 25,4±1,3	83,2±4,2	12,5±0,6	109,5±5,5/ 18,8±0,9	83,8±4,2
АБК+ рослини	27,1±1,4*	175,1±8,8*/ 24,3±1,2	86,1±4,3	13,0±0,7	111,3±5,6/ 20,4±1,1	85,3±4,3
Відновлення (21-ша доба)						
Контроль	34,6±1,5	184,8±9,2/ 29,8±1,5	83,9±4,2	12,9±0,6	124,3±6,2/ 19,4±1,0	84,4±4,2
АБК+ рослини	37,5±1,9*	207,4±0,4*/ 24,3±1,3*	81,7±4,1	13,3±0,7	149,5±7,5*/ 23,9±1,2*	84,0±4,2

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем; представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, $n = 90$.

Показники сухої маси та вологості дещо зросли (у межах похибки). Корені праймованих рослин були на 4,0% довше, а суха маса на 8,5% більше, ніж у контролі. Після відновлення поливу на 21-шу добу праймовані рослини спельти переважали контроль за показниками висоти та біомаси надземної частини, відповідно на 8,4% та 12,2%, однак поступались за показником сухої маси на 18,5%. Корені праймованих рослин відновлювались краще. Хоча показник довжини коренів був на рівні контролю, однак біомаса та суха маса переважали, відповідно на 20,3% і 23,2%, а вологість була дещо нижчою (табл. 4.7).

Підтримка росту коренів має важливе значення для адаптації рослин до умов посухи. Так, накопичення АБК у коренях люцерни за умов посухи індукувало їхній ріст і розгалуження, оптимізувало будову кореневої системи, корелювало зі зростанням біомаси коренів і надземної частини (Li et al., 2022). За низького водного потенціалу АБК стимулювала видовження коренів кукурудзи (Spollen et al., 2000). Біомаса та вологість коренів знаходились на рівні контролю. В умовах посухи екзогенна АБК підвищувала відносний вміст води та показник сухої маси листків кукурудзи (Zhang et al., 2012). Відновлення росту та накопичення біомаси є ознаками успішної реабілітації (Sallam et al., 2019).

Наші дослідження показали, що завдяки праймуванню зернівок пшениці та спельти розчином АБК підвищилась посухостійкість рослин на ранніх етапах вегетації. Це виявилось, насамперед, у розвитку кореневої системи та збереженні вологоємності надземної частини. Ми спостерігали в'янення листків пшениці та спельти на 4-ту добу після припинення поливу, при цьому листки зберігали зелене забарвлення. У праймованих рослин пшениці й спельти зросли показники сирої та сухої маси коренів. Водночас зменшилась висота надземної частини, а за рахунок підвищення вологості зросла їхня сира маса. Зафіксоване нами збільшення вмісту ендогенної АБК у праймованих рослин супроводжувалось посиленням росту кореневої системи та збереженням оводненості надземної частини молодих рослин пшениці й спельти за умов помірної ґрунтової посухи. Відновлення праймованих рослин пшениці й спельти відбувалось більш успішно, ніж контрольних рослин і відзначалось подальшим ростом коренів. Витривалішими до дії помірної ґрунтової посухи виявились рослини пшениці Подолянка.

Вплив екзогенної АБК на гормональний гомеостаз рослин пшениці та спельти за дії помірної ґрунтової посухи. Пластичність рослин, їхня здатність до адаптації за стресових умов опосередковується мережею перехресних сигнальних каскадів різних класів фітогормонів, які відіграють центральну роль у координації росту та розвитку. АБК є головним хімічним стресовим сигналом, який передається від коренів до надземної частини, гальмує ріст листків, індукує закриття продихів, допомагає рослині уникнути дегідратації. АБК задіяна у надбанні системної стійкості, яка відіграє ключову роль у виживанні рослин під час стресу (Suzuki et al., 2013).

Ми показали, що праймування зернівок розчином АБК призвело до диференційованих змін у накопиченні, розподілі та співвідношенні між ендогенними фітогормонами в органах рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн. Помірна ґрунтова посуха індукувала зростання вмісту ендогенної

АБК в обох видів пшениць. Більш чутливими до впливу посухи виявились праймовані рослини спельти Франкенкорн, у яких рівень ендогенної АБК у 2,2 рази перевищував такий у рослин пшениці Подолянка. У рослинах спельти АБК домінувала в надземній частині, у пшениці – в коренях. У відновлювальний період вміст ендогенної АБК у праймованих рослин пшениці та спельти зменшився, а її рівні у надземній частині і коренях в обох видів були близькими (рис. 4.11).

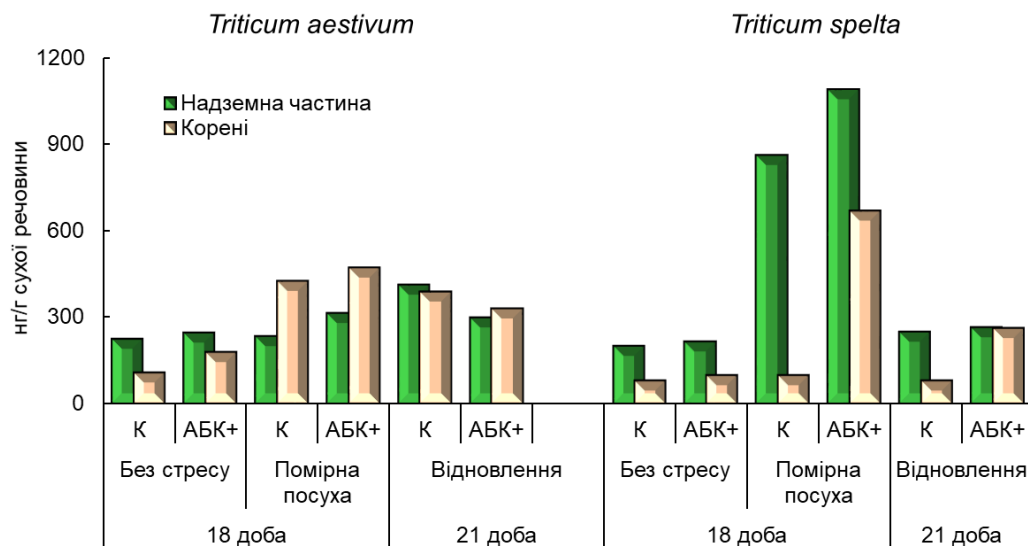


Рис. 4.11. Вміст АБК в органах 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка і *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення (нг/г сухої речовини). Позначення (тут і далі в рисунках): К – рослини, вирощені на воді, АБК+ – рослини, вирощені з праймованих розчином АБК (10^{-6} М) зернівок

Помірна ґрунтова посуха призводила до зменшення вмісту ендогенної ІОК у праймованих рослин пшениці та збільшення у спельти. Рівні гормону в обох видах були вище за контроль. Після відновлення поливу показники вмісту ІОК в обох видів збільшились і були вищими, ніж у контролі. У рослинах пшениці ІОК домінувала в коренях, у спельти – в надземній частині. Концентрація ендогенної ІОК у рослинах пшениці Подолянка була вдвічі вище, ніж у рослинах спельти Франкенкорн (рис. 4.12). В роботі Ashraf et al. (2006) показано, що взаємодія між ІОК та АБК сприяла розвитку бічних коренів у рослин ячменю за умов посухи, тоді як дослідженнями Du et al. (2013) встановлено, що порушення взаємозв'язку між ІОК та АБК на рівні біосинтезу призводило до зменшення посухостійкості рослин рису. Фоліарна обробка рослин пшениці розчином АБК на стадії цвітіння посилювала накопичення ендогенних АБК та ІОК (Yang et al., 2014). Показано також, що трансгенні рослини *Solanum lycopersicum* з надмірною експресією гену

фактору транскрипції *SlGRAS40*, причетного до розвитку рослин за дії стресів, були стійкішими до дії посухи, що відбулось через зміни у сигналінгу ауксинів та гіберелінів (Liu et al., 2017).

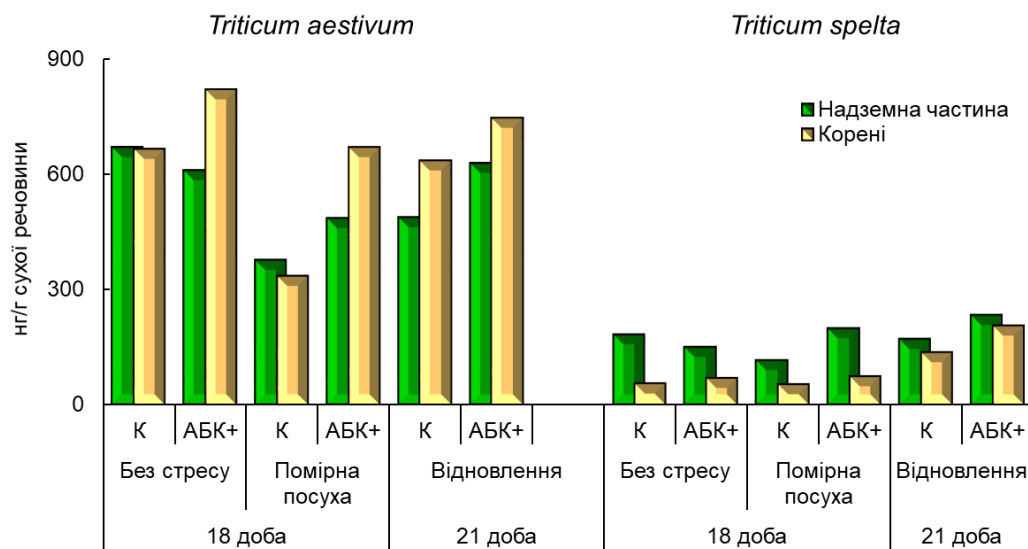


Рис. 4.12. Вміст ІОК в органах 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка і *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сухої речовини

Праймування зернівок розчином АБК індукувало зростання вмісту ГК₃ у нестресованих рослинах пшениці Подолянка, тоді як у рослинах спельти Франкенкорн накопичення гормону відбулось після впливу помірної ґрунтової посухи. У праймованих рослинах пшениці та спельти рівні ГК₃ були значно вищими, ніж у контролі. У пшениці сайт накопичення гормону знаходився в корені, тоді як у спельти – в надземній частині. У відновлюваних праймованих рослинах обох видів рівні ГК₃ зросли. У 21-добових рослинах пшениці та спельти гормон домінував у коренях. При цьому вміст гормону в коренях був відповідно у 2,5 та 1,1 раза вище, ніж у надземній частині (рис. 4.13). Встановлене нами зростання вмісту ендогенних ІОК та ГК₃ у праймованих рослинах пшениці та спельти за умов посухи було одним із чинників посилення росту коренів і формування стійкості.

Гібереліни розглядаються переважно як гормони, що контролюють ріст і розвиток рослин, однак вони також відіграють важливу роль в адаптації до стресів (Plaza-Wuthrich et al., 2016; Urano et al., 2017; Kosakivska, Vasyuk, 2021). Зокрема, показано, що негативний регулятор гіберелінового сигналінгу SPINDLY зменшував посухостійкість арабідопсису шляхом інтеграції стресових

сигналів навколишнього середовища через взаємодію між гіберелінами та цитокінінами (Qin et al., 2011).

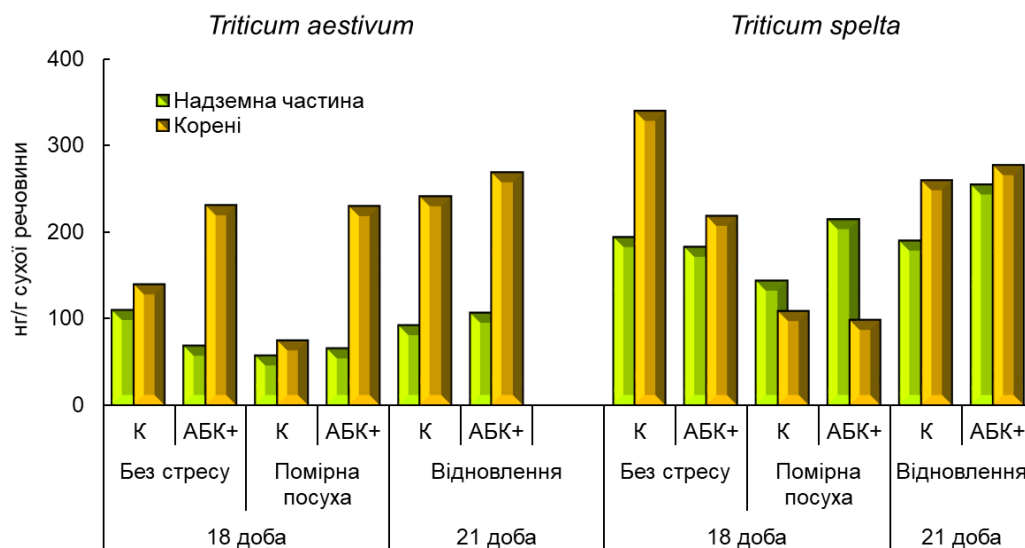


Рис. 4.13. Вміст ГК₃ в органах 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка та *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сухої речовини

Праймування зернівок розчином АБК індукувало накопичення ендогенної СК у рослинах пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн (рис. 4.14). Не зважаючи на відмінності у кількісних показниках вмісту ендогенної СК в обох видів, інтенсивність накопичення гормону після дії стресу була вище у рослин спельти (на 55%). Загалом в стресованих 18-добових рослинах пшениці кількість ендогенної СК була вищою, а в рослинах спельти нижчою за контроль. У відновлюваних рослинах пшениці та спельти вміст СК зменшився і не досяг показників контролю. Вміст СК у рослинах пшениці в усіх варіантах дослідів був значно вищим, ніж у спельти, а центром локалізації гормону в обох видів була надземна частина (рис. 4.14). У формуванні посухостійкості рослин задіяна СК, яка регулює процес закриття продихів та антиоксидантну активність (Miura, Tada, 2014). Праймування розчинами АБК і СК зернівок посилювало посухостійкість пшениці, збільшувало вміст розчинних цукрів, зміни в білковому спектрі, підвищувало стабільність мембран, стимулювало збільшення врожаю (Khan et al., 2012). Після обробки розчином АБК у прапорцевих листках пшениці підвищувався вміст АБК, СК, ГК₃ і ЗР та знижувався рівень З (Luo et al., 2021).

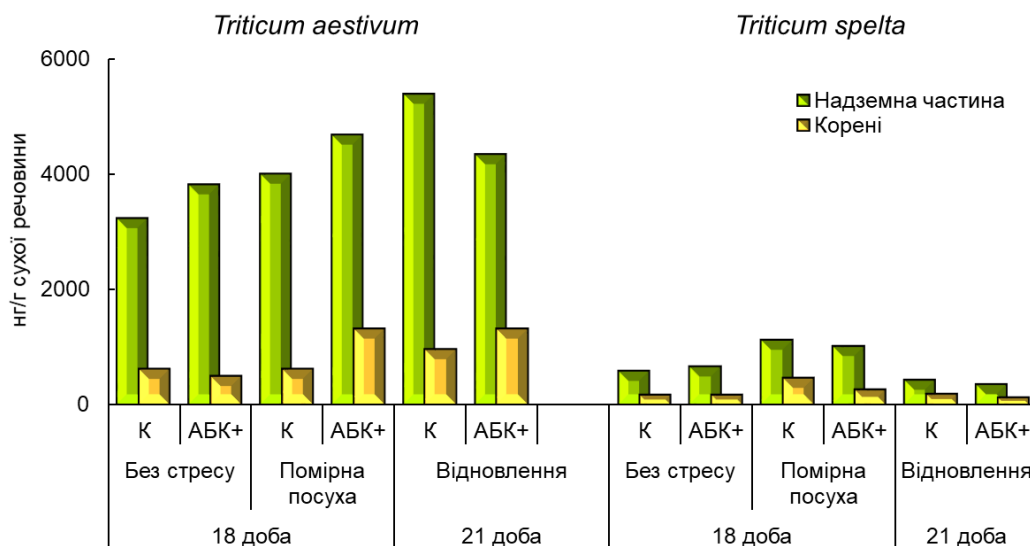


Рис. 4.14. Вміст СК в органах 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка та *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сухої речовини

Цитокініни підтримують нормальний ріст і розвиток в умовах осмотичного стресу, захищають фотосинтетичні процеси та посилюють посухостійкість (EL Sabagh et al., 2022). АБК та цитокініни антагоністично регулюють численні процеси розвитку та формування реакцій на стрес. АБК пригнічує гени ізопентенілтрансферази та зменшує концентрацію цитокінінів в умовах посухи, натомість цитокініни пригнічують активність SnRK2 кіназ, які є ключовими ферментами в АБК-індукованій відповіді за стресових умов (Huang et al., 2018; Gupta et al., 2020). Цитокінінам відводиться роль праймінг-агенту та регулятору компромісів між процесами росту та захистом рослин (Cortleven et al., 2019).

Ми показали, що в коренях праймованих рослин пшениці Подолянка за умов посухи порівняно з нестресованими праймованими рослинами накопичувались активні форми m -З та іП, натомість у коренях спельти Франкенкорн зросла кількість кон'югованої форми m -ЗОГ та іП. У надземній частині АБК+ стресованих рослин пшениці збільшився вміст m -ЗОГ та іП, тоді як у цих самих органах спельти зменшилась кількість m -ЗОГ та m -ЗР (рис. 4.15, 4.16). Загалом, після обробки зернівок розчином АБК загальний вміст цитокінінів у АБК+ стресованих рослинах пшениці збільшився, тоді як у рослинах спельти він залишився незмінним порівняно з нестресованими праймованими рослинами (табл. 4.8).

Таблиця 4.8. Сумарний вміст цитокінінів у 18-добових рослинах *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка та *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, мкг/г сухої речовини

Зразок	18-та доба				21-ша доба	
	Без стресу		Помірна ґрунтова посуха		Відновлення	
	Контроль	АБК+ рослини	Контроль	АБК+ рослини	Контроль	АБК+ рослини
<i>T. aestivum</i>	6,26 ± 0,31	3,6±0,18*	5,3 ± 0,27	5,5 ± 0,28	3,9 ± 0,19	3,1±0,16*
<i>T. spelta</i>	1,7 ± 0,09	1,8 ± 0,09	1,9 ± 0,09	1,9 ± 0,09	2,1 ± 0,11	0,8±0,041*

Примітка: * – відмінності вірогідні при $P \leq 0,05$ відносно контролю; дані є середнім значенням $\pm$ SE; n = 6.

Після помірної ґрунтової посухи в надземній частині та коренях праймованих рослин пшениці сумарний вміст цитокінінів підвищився відповідно на 55% і 52%. Ці показники були на 1,5% вищими та на 7,7% нижчими від показників, зафіксованих у надземній частині та коренях контрольних рослин. У надземній частині підвищився рівень іП і *m*-ЗОГ, тоді як вміст *m*-З зменшився в обох органах (рис. 4.15).

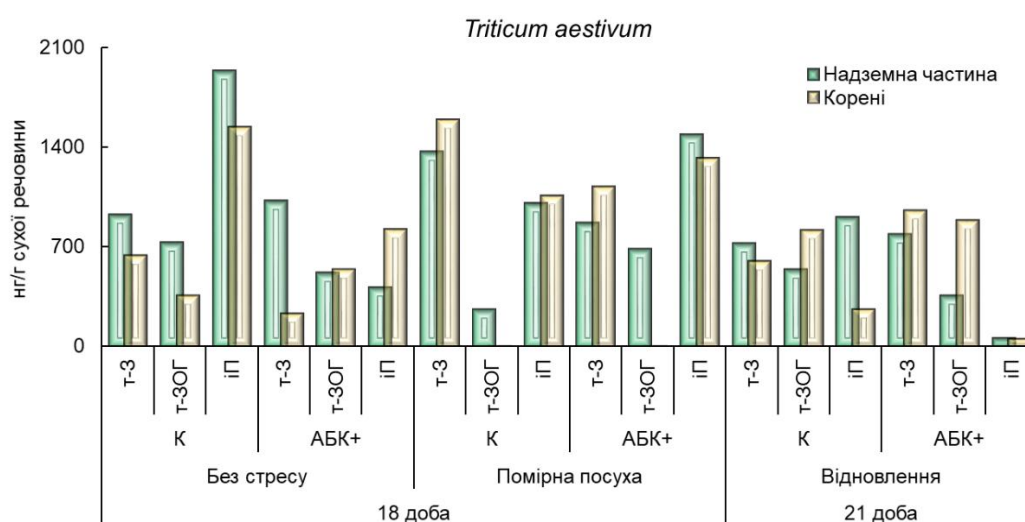


Рис. 4.15. Вміст цитокінінів в органах 18-добових рослин *Triticum aestivum* L. сорту Подолянка після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сухої речовини

Після відновлення поливу сумарний вміст цитокінінів у надземній частині та коренях праймованих рослин пшениці знизився відповідно на 60% і 22%. Ці

показники були на 44% меншими та на 12,6% більшими від показників, зафіксованих у надземній частині та коренях контрольних рослин. У надземній частині зменшився вміст іП і *m*-ЗОГ, а в коренях відбулось накопичення *m*-З і *m*-ЗОГ (рис. 4.15).

Після помірної ґрунтової посухи сумарний вміст цитокінінів у коренях АБК+ рослин спелти зріс у 11,4 раза, що на 74,5% більше, ніж у контролі, а в надземній частині – зменшився в 3,7 раза, що на 58% менше, ніж у контролі. У надземній частині спостерігалось зменшення вмісту всіх форм цитокінінів, тоді як у коренях накопичувались *m*-ЗОГ, іП та іПА (рис. 4.16). У коренях 21-добових праймованих рослин сумарний вміст цитокінінів після відновлення знизився на 72%, тоді як у надземній частині зміни у вмісті цитокінінів знаходились у межах похибки. Сумарний вміст цитокінінів у надземній частині та особливо в коренях праймованих рослин спелти був меншим за контроль. Вміст усіх форм цитокінінів зменшився та (рис. 4.16).

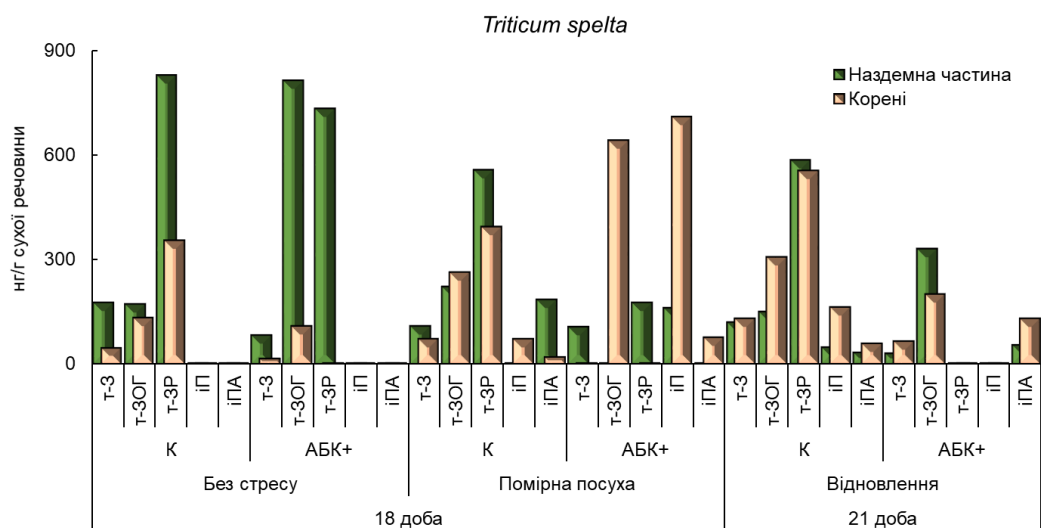


Рис. 16. Вміст цитокінінів в органах 18-добових рослин *Triticum spelta* L. сорту Франкенкорн після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) та на 21-шу добу після відновлення, нг/г сухої речовини

В цілому, у 18-добових праймованих рослин пшениці Подолянка сумарний вміст цитокінінів був на 43% меншим за контроль. Натомість, у 18-добових рослинах спелти Франкенкорн таких відчутних змін не зафіксовано. Посуха спричинила підвищення вмісту цитокінінів у праймованих рослин обох видів, більш суттєво (на 56,8%) – у пшениці. Після відновлення поливу рівень цитокінінів у пшениці та спелти знизився відповідно на 43% і 56,8%, що було на 19,3% і 62,2% нижче за контроль. В усіх варіантах дослідження сумарний вміст цитокінінів у пшениці був достовірно вище, ніж у спелти (табл. 4.8).

Загалом, екзогенна АБК індукувала зростання вмісту ендогенних АБК та СК і зменшення рівнів ІОК і ГК₃ у надземній частині пшениці та спельти. В праймованих рослинах пшениці значно зменшився вміст іП, тоді як у спельти зросла кількість *m*-ЗОГ. У коренях пшениці спостерігалось накопичення ендогенних АБК, ІОК, ГК₃ та *m*-ЗОГ і зменшення вмісту СК, *m*-ЗтаіП. У коренях праймованих рослинах спельти зафіксовано збільшення рівнів АБК, ІОК та СК і зниження вмісту ГК₃ та всіх форм цитокінінів.

Наші дослідження виявили суттєві відмінності в реакції на помірну ґрунтову посуху фітогормональної системи праймованих і контрольних рослин пшениці та спельти. За ґрунтової посухи у праймованих АБК рослин пшениці зріс вміст АБК, ІОК, СК та ГК₃. Утричі порівняно з контролем збільшився рівень ендогенної ГК₃ у коренях. Значні зміни відбулись у накопиченні цитокінінів. У надземній частині пшениці збільшився вміст *m*-ЗОГ та іП, тоді як у коренях зменшилась кількість *m*-З і зріс вміст іП. Після помірної ґрунтової посухи вміст АБК та ІОК був вищим у праймованих рослин спельти, а кількість СК – у контрольних зразках. Кількість ГК₃ зменшилась у коренях, але збільшилась у надземній частині. Розподіл цитокінінів мав протилежний характер. Їхнє зменшення в надземній частині було обумовлено зниженням вмісту всіх за виключенням іП-форм, а збільшення в коренях – накопиченням *m*-ЗОГ, іП та іПА.

Отже, АБК-опосередковані реакції фітогормональної системи рослин озимої пшениці та спельти на помірну ґрунтову посуху відзначались певними рисами подібності та відмінностями. За умов помірної ґрунтової посухи рослини спельти активніше накопичували ендогенну АБК, ніж рослини пшениці. В обох видів зросла кількість ІОК і ГК₃. Праймовані рослини пшениці переважали за вмістом цитокінінів і СК. Отримані результати дозволяють припустити, що у формуванні реакції-відповіді на посуху задіяні пролонговані зміни в балансі ендогенних фітогормонів, спричинені праймуванням зернівок екзогенною АБК.

Модель участі фітогормонів у формуванні стресостійкості культурних злаків. Специфічні зміни в характері накопичення, локалізації та співвідношенні між фітогормонами окремих класів в органах рослин за дії абіотичних стресів належать до головних чинників, що активують стрес-протекторні системи та формують стратегію адаптації. Отримані експериментальні відомості щодо особливостей функціонування фітогормональної системи та участі окремих фітогормонів у формуванні адаптивних реакцій на несприятливі кліматичні впливи дозволили нам створити оригінальну модель участі фітогормонів у формуванні стресостійкості культурних злаків (рис. 4.17). Цитокініни,

Стресори:
Висока температура
Посуха
Холод

Цитокініни

Ауксини

Абсцизова кислота

Саліцилова кислота

Гібереліни

Посуха

Висока температура

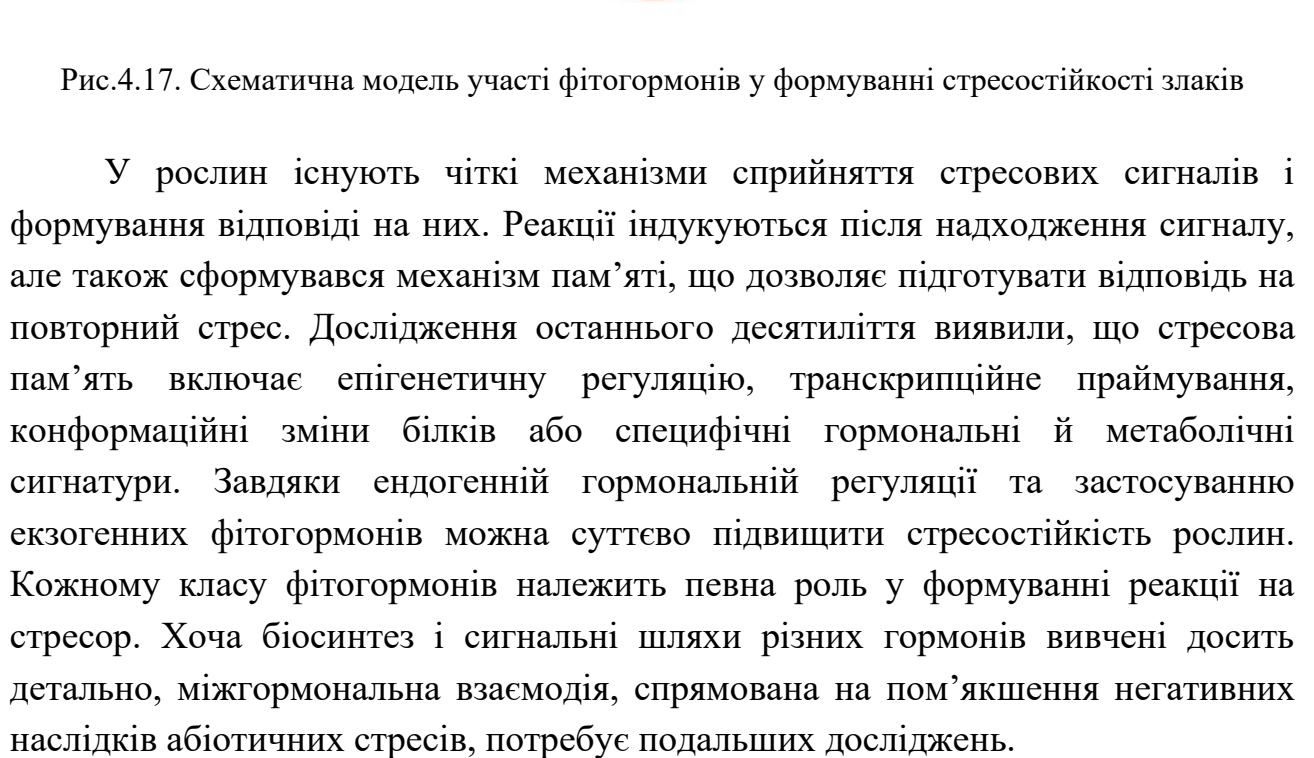
Холод

Посуха

Холод

Посуха

Посуха



РОЗДІЛ 5. Дослідження структурно-функціональних змін злаків за дії негативних кліматичних факторів

5.1. Вплив абіотичних стресів на пігментний комплекс злаків

Серед фізіологічних процесів фотосинтез посідає особливе місце, оскільки є головним джерелом надходження органічних речовин і енергії, необхідних для життєдіяльності рослинного організму. У функціонуванні складної фотосинтетичної системи задіяні різні компоненти, серед яких фотосинтетичні пігменти, ФСІ та ФСІІ (перша та друга фотосистеми), система транспорту електронів, шляхи відновлення CO_2 та ін. Будь-яке пошкодження цієї системи, спричинене стресом, здатне призвести до зменшення фотосинтетичної активності та зниження продуктивності (Ashraf, Harris, 2013). Зміни у пігментному комплексі належать до неспецифічних реакцій культурних злаків на дію таких абіотичних стресорів, як висока і низька температура та посуха (Косаківська та ін., 2017; Романенко та ін., 2023; Efeoglu, Terzioglu, 2009; Balouchi, 2010; Bijanzadeh, Emam, 2010; Reda, Mandoura, 2011; Babenko et al., 2014). Хлорофіл *a* є головним пігментом, задіяним у процесі фотосинтезу, тоді як хлорофілу *b* належить допоміжна функція, спрямована на підвищення світлозбиральної спроможності пігментного комплексу в короткохвильовій області червоного світла (Киризий и др., 2014). Повідомлялось, що зменшення вмісту хлорофілів *a* і *b* у рослинах гороху та пшениці, що зазнали дії високої температури, було обумовлено пригніченням біосинтезу пігментів та/або їхньою прискореною деградацією (Dutta et al., 2009; Reda, Mandoura, 2011). Під час посухи в рослинах кукурудзи зменшувався вміст хлорофілу *b*, що змінювало співвідношення на користь хлорофілу *a* (Jaleel et al., 2009; Jain et al., 2010). Збільшення вмісту хлорофілу *b* і каротиноїдів за дії низької температури посилювало фотозахист (Adam, Murthy, 2014). Антиоксидантні ефекти каротиноїдів обумовлені здатністю цих пігментів нівелювати ушкодження, індуковані через утворення триплетного хлорофілу та синглетного кисню (Gómez-Sagasti et al., 2023).

Показники вмісту та співвідношення фотосинтетичних пігментів характеризують стан фотосинтетичного апарату за стресових умов. Так, показник суми хлорофілів ($a+b$) корелює з продуктивністю фотосинтезу і є визнаним тестом для оцінювання впливу стресового фактору на рослини (Bailey et al., 2004). Ступінь сформованості та функціонування фотосинтетичного апарату за дії несприятливих екологічних факторів характеризує показник

співвідношення між хлорофілами *a* і *b*. Зміни співвідношення хлорофілів відбуваються переважно за рахунок змін вмісту хлорофілу *a* (Yangetal., 2021). Величина співвідношення хлорофілів *a/b* розглядається як одна з ознак фотосинтетичної активності (Johnston et al., 1989), а за стресових умов використовується як маркер стійкості (Loggini et al., 1999). Інформативним показником інтенсивності ушкодження фотосинтетичного апарату є співвідношення суми хлорофілів і загальних каротиноїдів ($a+b/\text{каротиноїди}$). Чим менша величина такого співвідношення, тим більше ушкодження, обумовлене старінням або дією стресора (Kosakivska et al., 2020a).

У лабораторних умовах ми дослідили вплив короткотривалих температурних стресів і помірної ґрунтової посухи на пігментний комплекс пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка. За контрольних умов найвищий вміст хлорофілів був у рослинах жита, загальних каротиноїдів у спельти, а найнижчі показники вмісту хлорофілів і загальних каротиноїдів – у пшениці. За дії короткотривалого теплового стресу вміст фотосинтетичних пігментів у листках 14-добових рослини обох видів пшениць і жита достовірно зменшився порівняно з контролем ($P \leq 0,05$). При цьому рослини озимої пшениці та жита виявилися більш чутливими до впливу високої температури, порівняно з рослинами спельти. У листках пшениці Подолянка вміст хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів зменшився відповідно на 24, 21 та 14%, тоді як у листках спельти Франкенкорн відповідно на 8, 18 та 23%. Значне зниження вмісту фотосинтетичних пігментів виявлено у рослинах жита, в яких вміст хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів зменшився відповідно на 21, 27 та 35% (рис. 5.1).

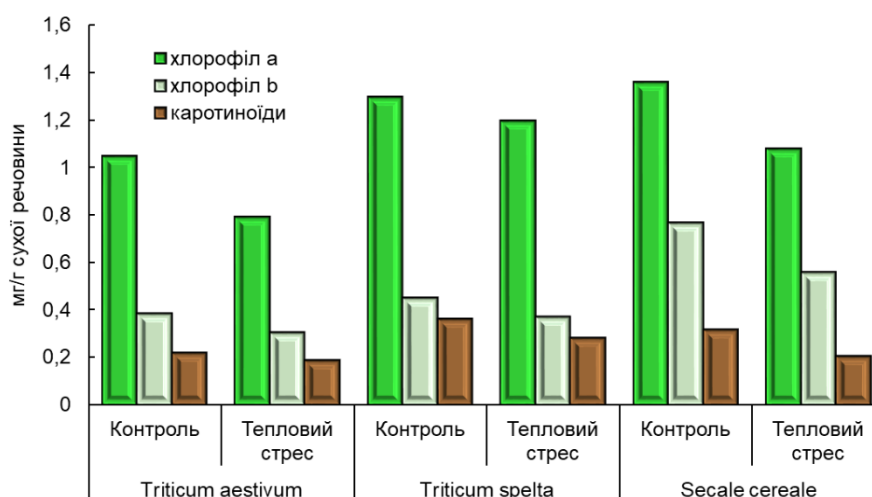


Рис. 5.1. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °C, 2 год) на вміст фотосинтетичних пігментів у листках 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

Після короткотривалого теплового стресу показник суми хлорофілів $a+b$ зменшився у рослинах пшениці Подолянка та жита Богуславка в 1,3 раза, а в рослинах спельти Франкенкорн у 1,1 раза. Співвідношення хлорофілів a/b у рослинах спельти й жита зріс відповідно на 12% і 9%, тоді як у рослинах пшениці був на рівні контролю (різниця в межах похибки на 4,7%). Показник співвідношення суми хлорофілів $a+b$ та каротиноїдів у рослинах спельти й жита за теплового стресу збільшився відповідно на 15% і 19%, натомість у пшениці зменшився на 11% (табл. 5.1).

Загалом, короткотривалий тепловий стрес індукував зменшення вмісту хлорофілів у всіх досліджених видів злаків, найбільш виразні зміни відбулись у листках жита. Показник відношення хлорофілів a/b і суми хлорофілів $a+b$ до каротиноїдів зріс у листках спельти та жита і не змінився у пшениці. Найбільш стійким до дії високої температури виявився пігментний комплекс пшениці.

Таблиця 5.1. Вплив короткотривалого теплового стресу (+40 °C, 2 год) на співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

Варіант експерименту	Хл ($a+b$), мг/г сирої речовини	Хл a/b	Співвідношення ($a+b$)/каротиноїди
<i>Triticum aestivum</i>			
Контроль	1,433±0,04	2,73	6,63
Тепловий стрес	1,099±0,07*	2,60	5,91
<i>Triticum spelta</i>			
Контроль	1,751±0,002	2,88	4,86
Тепловий стрес	1,571±0,06*	3,24	5,61
<i>Secale cereale</i>			
Контроль	2,124±0,07	1,78	6,8
Тепловий стрес	1,637±0,04*	1,93	8,06

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем; представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, $n = 9$.

За короткотривалої дії низької позитивної температури (охолодження) вміст фотосинтетичних пігментів у листках 14-добових рослин пшениці Подолянка та жита Богуславка зменшився, тоді як у рослин спельти Франкенкорн не відрізнявся від контролю. У листках пшениці відбулось незначне зменшення вмісту хлорофілу (на 9%), тоді як вміст хлорофілу b був близький до контролю, а вміст загальних каротиноїдів знизився на 42% порівняно з контролем. У листках спельти вміст хлорофілів a і b та каротиноїдів

статистично не відрізнявся від контролю ($P \geq 0,05$). Значне зниження вмісту фотосинтетичних пігментів за дії низької позитивної температури відбулось у рослинах жита, в яких кількість хлорофілу *a* зменшився на 17%, хлорофілу *b* – на 42%, загальних каротиноїдів – на 36% порівняно з контролем (рис. 5.2).

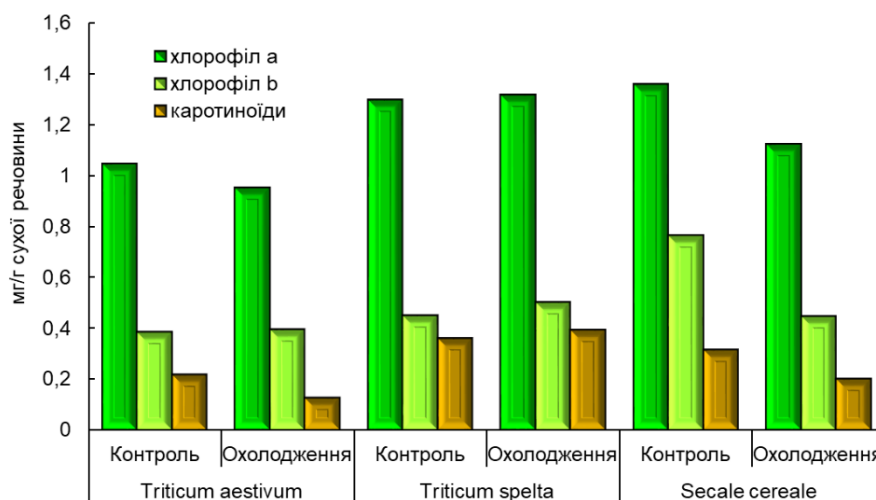


Рис. 5.2. Вплив низької позитивної температури (+4 °С, 2 год) на вміст фотосинтетичних пігментів у листках 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

Показник суми хлорофілів *a+b* у рослинах пшениці та спельти статистично не відрізнявся від контролю ($P \geq 0,05$), тоді як у рослинах жита зменшився в 1,3 раза. Водночас співвідношення хлорофілів *a/b* у рослинах спельти і пшениці зменшилось відповідно на 8% та 11%, натомість у рослинах жита збільшилось на 40%. Величина співвідношення *a+b*/каротиноїди у листках спельти не змінилась, тоді як у листках пшениці та жита збільшилась відповідно на 61% та 15%, що було обумовлено зменшенням загальної кількості каротиноїдів (табл. 5.2).

Отже, за короткотривалого холодового стресу в листках жита суттєво знизився вміст хлорофілу *b* і загальних каротиноїдів. Показник співвідношення суми хлорофілів *a+b*/каротиноїди значно зріс у листках пшениці. Пігментний комплекс жита виявився найбільш чутливим до дії низької позитивної температури, а спельти – найбільш стійким.

За умов помірної ґрунтової посухи в листках 18-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка зменшився вміст фотосинтетичних пігментів. У листках пшениці вміст хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів знизився відповідно на 15, 8 та 6%, а в листках спельти відповідно на 26, 28 та 12%. Значне зниження вмісту фотосинтетичних пігментів виявлено

у листках жита, де кількість хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів зменшилась відповідно на 39, 37 та 18% (рис. 5.3).

Таблиця 5.2. Вплив короткотривалої низької позитивної температури (+4 °С, 2 год) на співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

Варіант експерименту	Хл (<i>a+b</i>), мг/г сирої речовини	Хла/ <i>b</i>	Співвідношення (<i>a+b</i>)/каротиноїди
<i>Triticum aestivum</i>			
Контроль	1,433±0,04	2,73	6,63
Охолодження	1,347±0,03	2,42	10,69
<i>Triticum spelta</i>			
Контроль	1,75±0,002	2,88	4,86
Охолодження	1,82±0,02	2,64	4,67
<i>Secale cereale</i>			
Контроль	2,124±0,07	1,78	6,8
Охолодження	1,571±0,03*	2,5	7,8

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем; представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, $n = 9$.

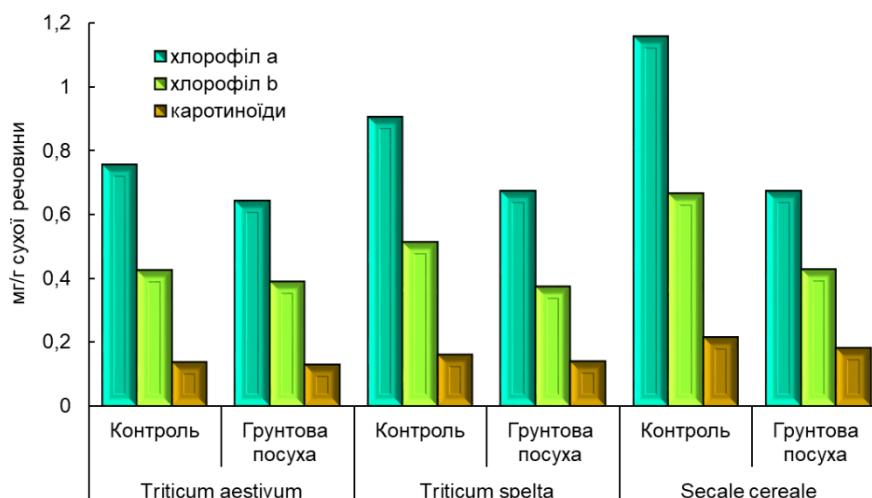


Рис. 5.3. Вплив помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на вміст фотосинтетичних пігментів у листках 18-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

Показник суми хлорофілів *a+b* зменшився у рослинах пшениці в 1,1 раза, спельти в 1,4 раза, жита в 1,6 раза (табл. 5.3). Величина співвідношення хлорофілів *a/b* зросла у листках спельти та дещо зменшилась у жита й пшениці. Співвідношення *a+b*/каротиноїдизменшилось у листках жита на 25%, спельти на 16% і пшениці на 7% (табл. 5.3).

Результати наших досліджень показали, що за дії короткотривалих теплового та холодового температурних стресів і помірної ґрунтової посухи в листках рослин пшениці, спельти й жита відбулись диференційовані якісні та кількісні зміни пігментного комплексу. Фотосинтез досить чутливий до змін температурного режиму, оскільки температурний стрес викликає дисбаланс між світловою енергією, що поглинається фотосистемою та енергією, яка витрачається рослиною на метаболічні процеси (Berry, Bjorkman, 1980). За оптимальної температури фотосинтез має найвищу ефективність і будь-яке відхилення температури від цього оптимального діапазону призводить до зниження ефективності фотосинтезу (Li, 2018). Для одних і тих самих видів рослин температурний оптимум фотосинтезу нестабільний. Він залежить від віку рослини, адаптації до певних температур і може змінюватися впродовж сезону (Liu, 2020). Максимальна температура фотосинтезу в середньому на 10–15 °C нижче точки теплової депресії. Для більшості СЗ-рослин помірного поясу оптимальна температура знаходиться в діапазоні 20-25 °C (Gong et al., 2009).

Таблиця 5.3. Вплив помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках 18-добових рослин спельти Франкенкорн, пшениці Подолянка та жита Богуславка

Варіант експерименту	Хл (a+b), мг/г сирої речовини	Хл a/b	Співвідношення (a+b)/каротиноїди
<i>Triticum aestivum</i>			
Контроль	1,180±0,043	1,78	8,70
Ґрунтова посуха	1,034±0,03*	1,65	8,07
<i>Triticum spelta</i>			
Контроль	1,420±0,064	1,77	8,95
Ґрунтова посуха	1,047±0,029*	1,81	7,51
<i>Secale cereale</i>			
Контроль	1,777±0,078	1,62	8,15
Ґрунтова посуха	1,102±0,052*	1,57	6,12

Примітка: * – достовірна відмінність при $P \leq 0,05$ порівняно з контролем; представлені дані є середніми значеннями $\pm$ SE, n = 9.

Хлорофіл є одним з основних компонентів хлоропластів, а його вміст позитивно корелює зі швидкістю фотосинтезу. Після теплового стресу у фазу тривоги в 14-добових рослинах усіх досліджених видів злаків сума хлорофілів a+b зменшилася. При цьому більш стійкими виявились рослини пластичного сорту спельти Франкенкорн, а більш уразливими рослини морозостійкого сорту

жита Богуславка. У листках пшениці та жита значно зменшився вміст обох хлорофілів, натомість у листках спельти – тільки хлорофілу *b*. Біосинтез фотосинтетичних пігментів є однією з перших мішеней, що зазнає впливу теплового стресу (Dutta et al., 2009). Пригнічення біосинтезу хлорофілу за дії високої температури обумовлене деградацією численних ензимів, задіяних у синтезі пігменту (Dutta et al., 2009; Reda, Mandoura, 2011). Автори Cui et al. (2006) показали, що тривалий тепловий стрес спричинив зниження показників відношення суми хлорофілів *a+b* до каротиноїдів, а також збільшення показника співвідношення хлорофілів *a/b* у листках вівсяниці високої (*Festuca arundinacea*), що було обумовлено деградацією хлорофілу *b* через накопичення АФК у хлоропластах. Більш виразні зміни спостерігались у чутливого до дії високої температури сорту вівсяниці. Реакція на короткотривалу дію високої температури виявилась у зміні показника співвідношення хлорофілів *a/b*, який дещо зріс у листках морозостійкого сорту спельти Франкенкорн і холодостійкого сорту жита Богуславка, натомість не змінився у рослинах пшениці сорту-стандарту Подолянка. За теплового стресу у листках спельти та жита збільшився також показник відношення суми хлорофілів *a+b* до каротиноїдів, тоді як у пшениці цей показник зменшився. Загалом, отримані результати засвідчили досить високий ступінь стійкості досліджених видів злаків до теплового стресу у фазу тривоги на початкових етапах вегетації. Найбільш стійким до дії високої температури виявився пігментний комплекс пшениці Подолянка.

За короткотривалої дії низької позитивної температури у листках 14-добових рослин пшениці та спельти у фазу тривоги показник суми хлорофілів знаходився на рівні контролю, натомість у листках жита зменшився, що відбулось переважно за рахунок зниження вмісту хлорофілу *b*. Холодовий стрес індукував зменшення вмісту загальних каротиноїдів у пшениці та жита, тоді як у спельти суттєвих змін не відбулось. Автори Yang et al. (2021) встановили, що низька позитивна температура (+4 °C) негативно впливає на гени синтезу каротиноїдів, а динаміка накопичення каротиноїдів залежить від генетичних особливостей та фази розвитку. За охолодження показник співвідношення хлорофілів *a/b* у листках жита зріс, натомість у пшениці та спельти зменшився. Збільшення показника співвідношення хлорофілів *a/b* в умовах стресу зазвичай пов'язане з розпадом хлорофілу *b* (Cui et al., 2006), значне зменшення вмісту якого відбулось у листках жита. Набагато збільшився показник співвідношення суми хлорофілів *a+b*/каротиноїди в листках пшениці, меншою мірою у жита, що пояснюється зменшенням вмісту загальних каротиноїдів за дії низької температури. Каротиноїди відіграють незамінну роль у фотосинтезі, включаючи

захоплення світла, і є ключовою частиною системи антиоксидантного захисту (Simkin et al., 2022). Вони є незамінними сполуками, що задіяні у налагодженні зв'язків між рослиною та середовищем (Gómez-Sagasti et al., 2023).

Після помірної ґрунтової посухи на тлі в'янення листків зменшився вміст фотосинтетичних пігментів у листках 18-добових рослин усіх досліджуваних злаків. Сума хлорофілів $a+b$ у листках посухостійкого сорту озимої пшениці Подолянка суттєво не зменшилась, тоді як в екологічно пластичного сорту спельти Франкенкорн зменшилась у 1,4 раза, а в холодостійкого сорту жита Богуславка в 1,6 раза, що вказує на зниження фотохімічної активності в рослинах спельти та жита і стабільність в рослинах пшениці. Відзначалось (Anjum et al., 2011), що зниження вмісту хлорофілів відбувається через окислювальне пошкодження фотосинтетичного апарату і належить до неспецифічних ознак окислювального стресу. У дослідженні Almeselmani et al. (2011) повідомлялось про зниження вмісту хлорофілів у листках посухостійких і чутливих генотипів твердої пшениці за дії тривалої ґрунтової посухи. При цьому більш виразні негативні зміни спостерігались у чутливих сортів. За дії посухи генотипи озимої пшениці з високою ефективністю транспірації відзначались підвищеним вмістом хлорофілу (Fotovat et al., 2007). Ми спостерігали незначні зміни показника співвідношення між хлорофілами у досліджуваних злаків за дії помірної ґрунтової посухи. У рослинах пшениці та жита таке співвідношення зменшилось, натомість у спельти збільшилось. У посухостійкого генотипу пшениці Подолянка співвідношення хлорофілів змінилось внаслідок зменшення вмісту хлорофілу a . Натомість, у рослинах спельти й жита вміст обох хлорофілів знизився однаково, при цьому більш значні зміни відбулись у рослинах жита. Повідомлялось, що у посухостійких генотипів пшениці за стресових умов відбулось або незначне збільшення показника співвідношення хлорофілів a/b , або його невелике зменшення, тоді як у чутливих до посухи генотипів цей показник швидко знижується (Ashraf et al., 1994). За ґрунтової посухи вміст каротиноїдів у всіх трьох видах злакових рослин зменшився. Найбільші зміни відбулись у рослинах жита, найменші – у рослинах пшениці. Величина співвідношення $a+b$ /каротиноїди зменшилась в усіх досліджуваних видів, найбільше – у рослинах жита та спельти, що сигналізує про дестабілізацію у функціонуванні фотосинтетичного апарату за умов помірної ґрунтової посухи. Найбільш стійким до помірної ґрунтової посухи був пігментний комплекс пшениці.

5.2. Амінокислотний комплекс злаків за дії абіотичних стресів

Абіотичні стреси впливають на метаболізм рослин, активують складні біохімічні реакції, спрямовані на захист і підтримку життєдіяльності (Rao et al., 2006). Амінокислоти (АК) беруть участь у подоланні негативних впливів навколишнього середовища, сприяють стійкості до абіотичних стресів і є невід’ємною частиною імунної системи рослин (Романенко та ін., 2022; Zeiger, 2013). АК – попередники та складові протеїнів є ключовими компонентами метаболічних процесів, беруть участь у багатьох біохімічних реакціях, впливають на фізіологічну активність, ріст і розвиток рослин (рис. 5.4).

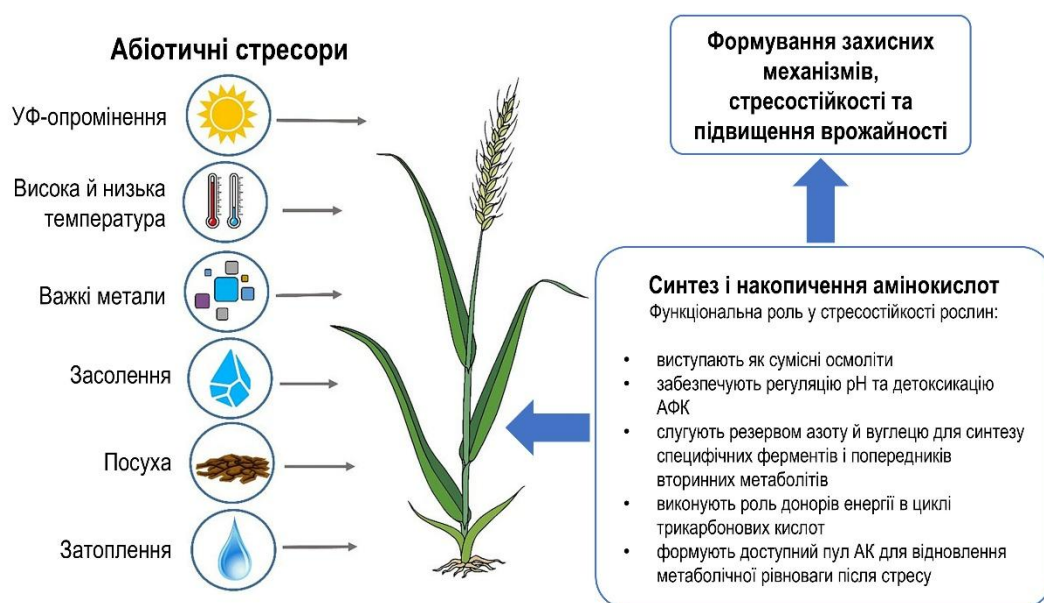


Рис. 5.4. Вплив абіотичних стресів на синтез і накопичення амінокислот та функціональна роль АК у захисті рослин

Накопичення АК, які виконують функції осморегуляторів, є універсальною відповіддю на абіотичні стреси (Ali et al., 2019; Romanenko et al., 2024). АК беруть участь у регуляції внутрішньоклітинного рН (Hildebrandt et al., 2015), детоксикації активних форм кисню (АФК) (Syta et al., 2013), синтезі ензимів і попередників вторинних метаболітів (Less, Galili, 2008), діють як донори енергії в циклі трикарбонових кислот (Kirma et al., 2012). АК виконують регуляторні та сигнальні функції (Häusler et al., 2014), беруть участь у синтезі фітогормонів і низькомолекулярних азотистих сполук (Hildebrandt et al., 2015; Ali et al., 2019). Стресостійкі рослини накопичують більше АК, ніж чутливі (Ali et al., 2019; Romanenko et al., 2024). Збільшення вмісту окремих АК призводить до позитивних ефектів під час акліматизації рослин (Hayat et al., 2012), що

дозволяє використовувати ці сполуки як біостимулятори в сільському господарстві (Noroozlo et al., 2019).

Температурні коливання відбуваються швидше за зміни інших абіотичних факторів та додатково посилюють їхній негативний вплив на ріст і розвиток рослин. Під час теплового та холодового стресів у зернових культурах відбуваються значні зміни в накопиченні АК на різних етапах вегетації, що свідчить про тісний зв'язок між стресовою адаптацією та їхнім рівнем (Romanenko et al., 2022, 2024). За високої температури зростає активність амінотрансфераз, що призводить до збільшення вмісту АК і протеїнів у фазу наливу зерна пшениці (Asthir et al., 2013). У незрілому зерні пшениці тепловий стрес індукує зростання вмісту аланіну, аспарагіну, ароматичних АК, ГАМК, що позитивно впливає на поживні та антиоксидантні властивості зрілого зерна (DeLeonardis et al., 2015). Під дією високотемпературного стресу вміст метіоніну та цистеїну в зрілому зерні пшениці підвищувався, але знижувалися врожайність і маса зерна (Тао et al., 2018). Гліцин бетаїн (ГБ) і пролін – два основних органічних осмоліти, які накопичуються різними видами рослин у відповідь на дію екстремальних температур. Вважають, що ці сполуки підтримують нативну структуру мембран та активність ензимів (Ashraf, Foolad, 2007). Екзогенне застосування гіберелінів або проліну значно підвищувало врожайність за температурних стресів (Ashraf, Foolad, 2007). Значне накопичення проліну та зростання антиоксидантної активності відмічено в генотипах дикого *Sorghum bicolor* (L.) Moench за умов теплового стресу. Запропоновано використовувати ендогенний вміст проліну як маркер для створення жаростійких генотипів (Gosavi et al., 2014).

В умовах посухи підтримка тургору листків досягається шляхом осмотичної адаптації, у набутті якої задіяні пролін, сахароза, розчинні вуглеводи та гліцин бетаїн, що накопичуються в цитоплазмі та посилюють поглинання води з ґрунту. У рослинах пшениці, яка характеризується низьким вмістом перерахованих вище речовин, завдяки накопиченню та мобілізації проліну зростає стійкість до водного стресу (Nayyar, Walia, 2003). Першою реакцією рослин, що зазнали дії водного стресу, є накопичення проліну, завдяки якому пом'якшується негативний вплив на стрес (Szabados, Savoure, 2010).

У лабораторних умовах ми дослідили короткотривалу дію високої і низької позитивної температури та помірної ґрунтової посухи на якісний склад і кількісний вміст вільних амінокислот (АК) у рослинах озимої пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка (Romanenko et al., 2022, 2025; Voytenko et al., 2025). Амінокислоти виділяли з висушеної до абсолютно

сухої маси надземної частини 14-добових (після дії температурних стресів) та 18-добових (після дії помірної ґрунтової посухи) рослин пшениці, спельти та жита. Наважку (1 г) інкубували в 3%-му розчині сульфосаліцилової кислоти, центрифугували впродовж 30 хв при 4000 об/хв. Якісний склад і кількісний вміст вільних амінокислот визначали методом іонообмінної рідинно-колонкової хроматографії (Hare et al., 1985) в аналізаторі амінокислот ААА Т-399 (Чехія). Для реєстрації амінокислот в елюатах використовували пост-колонковий метод детекціїнінгідрином.

У надземній частині контрольних і дослідних 14-добових рослин пшениці, спельти та жита було виявлено 17 вільних АК. За контрольних умов у всіх видів злаків домінували гліцин, аспарагінова та глутамінова кислоти. Після короткотривалого теплового стресу (+40 °С, 2 год) загальний вміст вільних АК у надземній частині рослин спельти та жита збільшився на 6% та 14% відповідно, тоді як в озимій пшениці зменшився на 3% (рис. 5.5). За короткотривалої дії позитивної низької температури (+4 °С, 2 год) загальний вміст вільних АК у надземній частині рослин спельти та жита збільшився на 11% та 9% відповідно, тоді як в озимій пшениці зменшився на 11% (рис. 5.5).

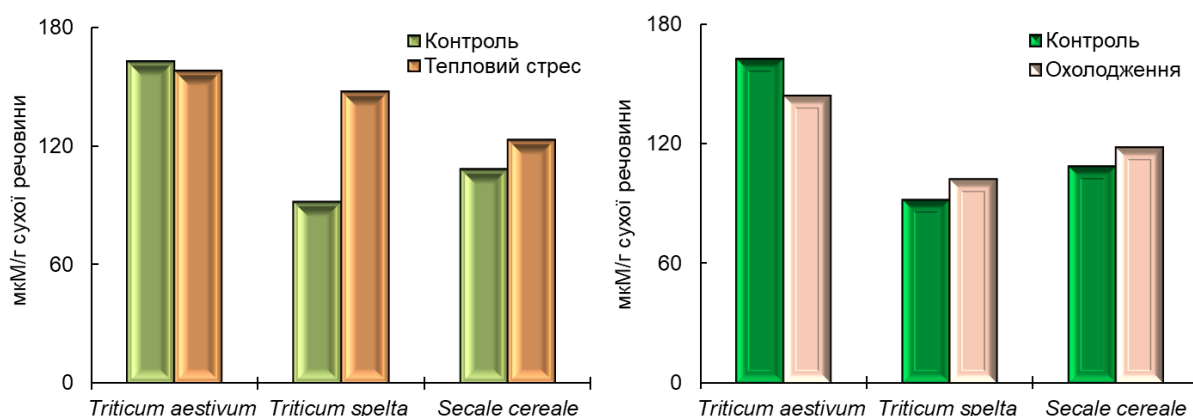


Рис. 5.5. Вплив короткотривалої дії високої та позитивної низької температур на загальний вміст вільних АК у надземній частині 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка, мкМ/г сухої речовини

Після короткотривалої дії температурних стресів були виявлені значні відмінності у накопиченні домінуючих вільних амінокислот у надземній частині 14-добових рослин. За дії високої температури у рослин пшениці Подолянка збільшились рівні фенілаланіну (на 123%) та тирозину (на 60%). Кількісний вміст інших вільних АК був близьким до контролю, натомість рівні аргініну та глутамінової кислоти зменшились відповідно на 24% і 21% (рис. 5.6). У рослин спельти Франкенкорн висока температура індукувала підвищення вмісту всіх

вільних АК. Найбільше зросли кількості аргініну (на 151%), проліну (на 105 %), ізолейцину (на 104%) і тирозину (на 92%), вміст глютамінової кислоти, цистеїну та валіну збільшився на 83% (рис. 5.6). У рослин жита Богуславка за дії високої температури спостерігали збільшення вмісту проліну та цистеїну (на 27,5% для обох АК), валіну (на 21%) та аспарагінової кислоти (на 20%). Вміст інших вільних АК збільшився на 10–16%, а вміст гліцину, метіоніну та тирозину був на рівні контролю (рис. 5.6).

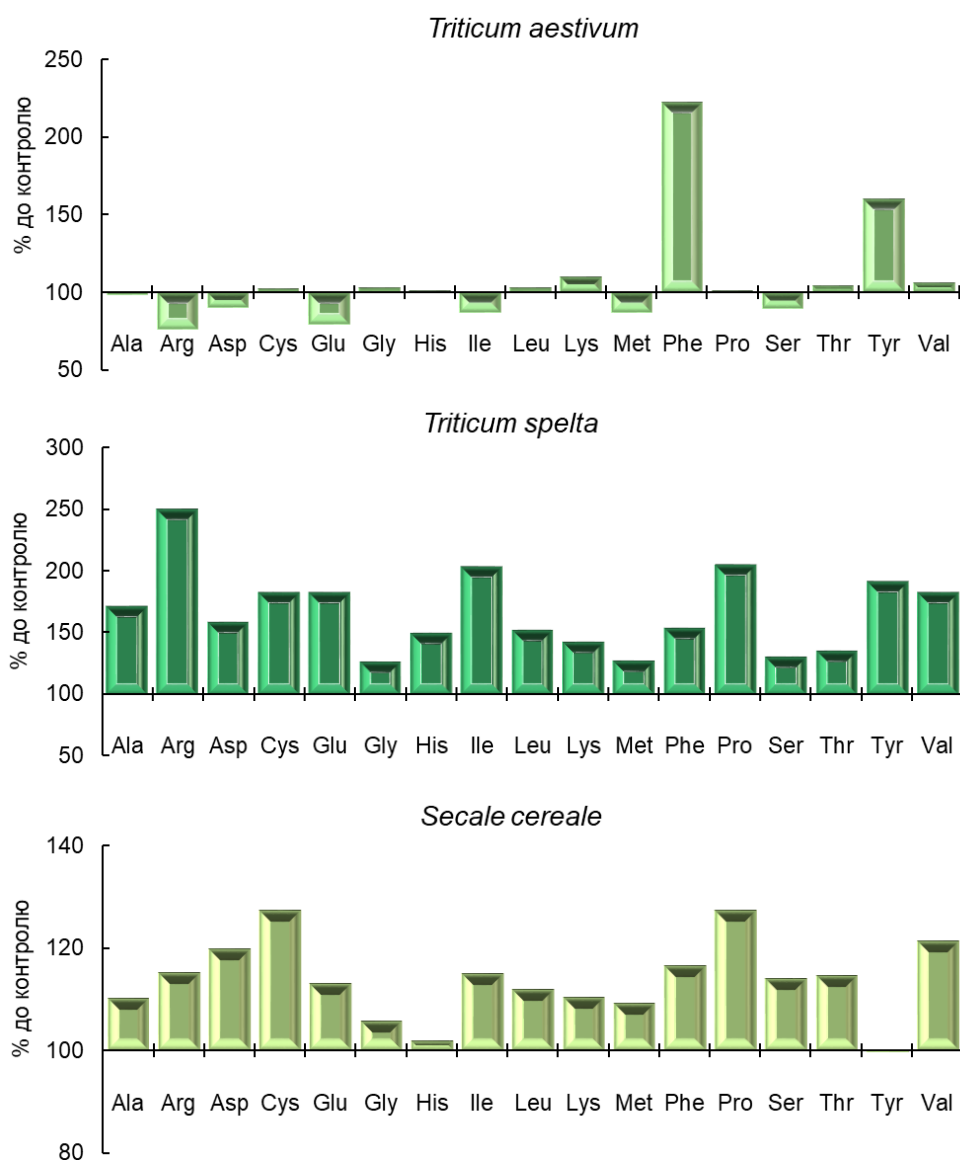


Рис. 5.6. Вплив короткотривалої дії високої температури (+40 °C, 2 год) на вміст вільних АК у надземній частині 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка, % співвідношення до контролю. Позначення(тут і далі в рисунках):Ala – аланін; Arg – аргінін; Asp – аспарагінова кислота; Cys – цистеїн; Glu – глютамінова кислота; Gly – гліцин; His – гістидин; Ile – ізолейцин; Leu – лейцин; Lys – лізин; Met – метіонін; Phe – фенілаланін;Pro – пролін; Ser – серин; Thr – треонін; Tyr – тирозин; Val – валін

Короткотривале охолодження індукувало зростання вмісту фенілаланіну (на 77%) в надземній частині 14-добових рослин пшениці Подолянка. Рівні більшості інших вільних АК зменшились на 10–20%, за винятком цистеїну, вміст якого знизився на 35%. Показники рівнів гістидину, лізину й тирозину були близькими до контрольних (рис. 5.7). У рослин спельти Франкенкорн за короткотривалої дії низької позитивної температури збільшився вміст проліну (на 65%), гістидину (на 34%), аспарагінової кислоти (на 22%), ізолейцину (на 19%), аланіну (на 18%) і гліцину (на 17%). Менш виразні зміни відбулись у накопиченні серину та глютамінової кислоти. Натомість показники вмісту лізину, лейцину, треоніну та валіну майже не відрізнялись від контрольних, а рівні метіоніну й тирозину зменшились відповідно на 32% і 34% (рис. 5.7). У надземній частині рослин жита Богуславка після охолодження домінуючими АК були пролін та аспарагінова кислота, вміст яких збільшився відповідно на 23% і 18%. Кількість інших вільних АК збільшилась на 4–8%, що є несуттєвим порівняно з контролем (рис. 5.7).

У надземній частині контрольних 18-добових рослин озимої пшениці, спельти та жита ідентифіковано 17 вільних АК. Домінуючими виявились аспарагінова та глютамінова кислоти, гліцин і аланін. За дії помірної ґрунтової посухи загальний вміст вільних АК у надземній частині рослин спельти Франкенкорн збільшився на 20%, у рослинах пшениці Подолянка знаходився на рівні контролю, тоді як у рослинах жита Богуславка зменшився на 36% (рис. 5.8).

За дії стресу в надземній частині рослин пшениці суттєво підвищився вміст фенілаланіну (на 296%), тирозину (на 60%), дещо менше проліну (на 19%) і гліцину (на 15%). Рівні аргініну та глютамінової кислоти зменшились на 24% та 21% відповідно, тоді як лізину, гістидину, треоніну, аланіну, цистеїну, валіну, лейцину несуттєво відрізнялись від контролю (рис. 5.9). В надземній частині рослин спельти збільшився вміст аргініну (на 131%), проліну (на 112%), фенілаланіну (на 73%), цистеїну (на 63%), гістидину (на 33%), валіну (на 47%), тирозину (на 37%), ізолейцину (на 35%) та гліцину (на 28%). Найменш виразні зміни відбулись у вмісті лізину, треоніну та глютамінової кислоти. Вміст аспарагінової кислоти, серину, аланіну та лейцину несуттєво відрізнявся від контрольних показників, тоді як кількість метіоніну зменшилась на 22% (рис. 5.9).

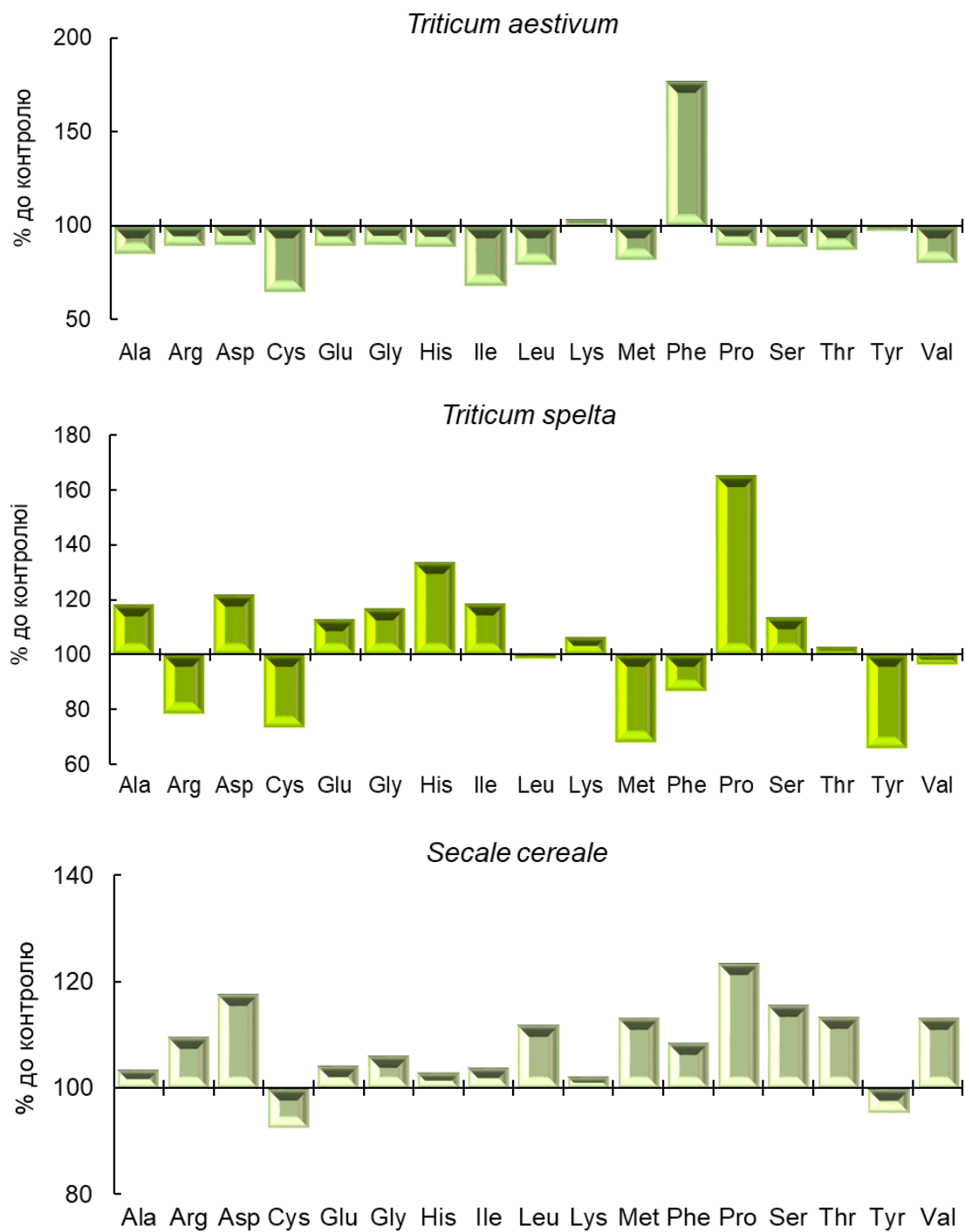


Рис. 5.7. Вплив короткотривалого охолодження (+4 °C, 2 год) на вміст вільних АК у надземній частині 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка, % відношення до контролю

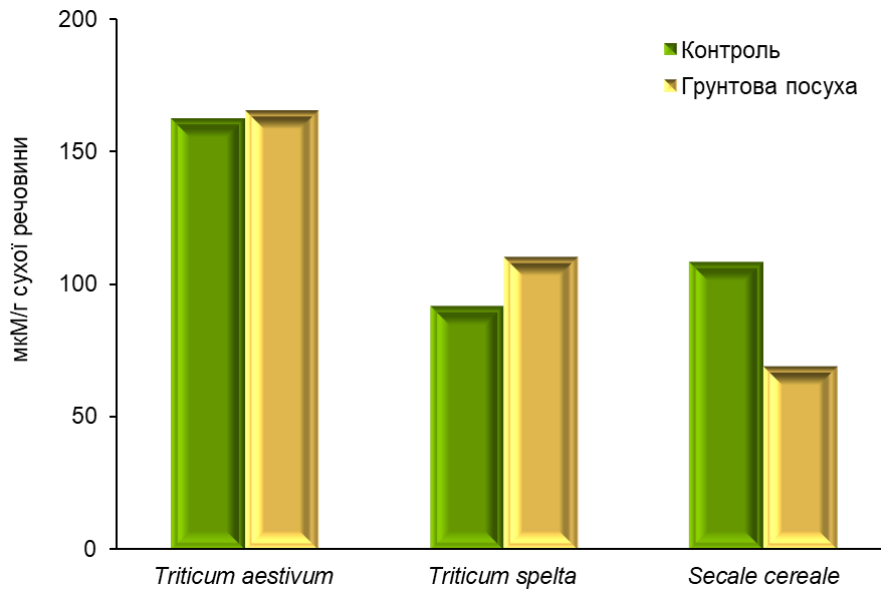


Рис. 5.8. Вплив помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на загальний вміст АК у надземній частині 18-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн та жита Богуславка, мкМ/г сухої речовини

У надземній частині рослин жита відбулося незначне збільшення рівня гістидину (на 6%), тоді як вміст інших вільних АК зменшився в 1,4–2,0 рази. Лише кількісний вміст аргініну був близьким до контролю (рис. 5.9).

В результаті проведеного дослідження нами були встановлені спільні риси та видові особливості в динаміці вільних АК у трьох злакових рослин за дії температурних стресів і ґрунтової посухи. За загальним вмістом вільних АК в контрольних умовах і за дії стресів озима пшениця переважала рослини спельти та жита. За контрольних умов у всіх трьох видів злаків домінували гліцин, аспарагінова та глютамінова кислоти. У надземній частині 14-добових рослин спельти та жита після дії високої температури (+40 °С, 2 год) загальний вміст вільних амінокислот збільшився, тоді як у рослинах озимої пшениці зменшився. Подібні зміни в накопиченні вільних АК спостерігались після охолодження (+4 °С, 2 год). У рослинах спельти та жита загальний вміст вільних АК збільшився, тоді як у рослинах пшениці, навпаки, зменшився. Після помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) у 18-добових рослин спельти загальний вміст вільних АК підвищився, тоді як у рослинах жита зменшився. У рослинах пшениці показник загального вмісту вільних АК відповідав контролю.

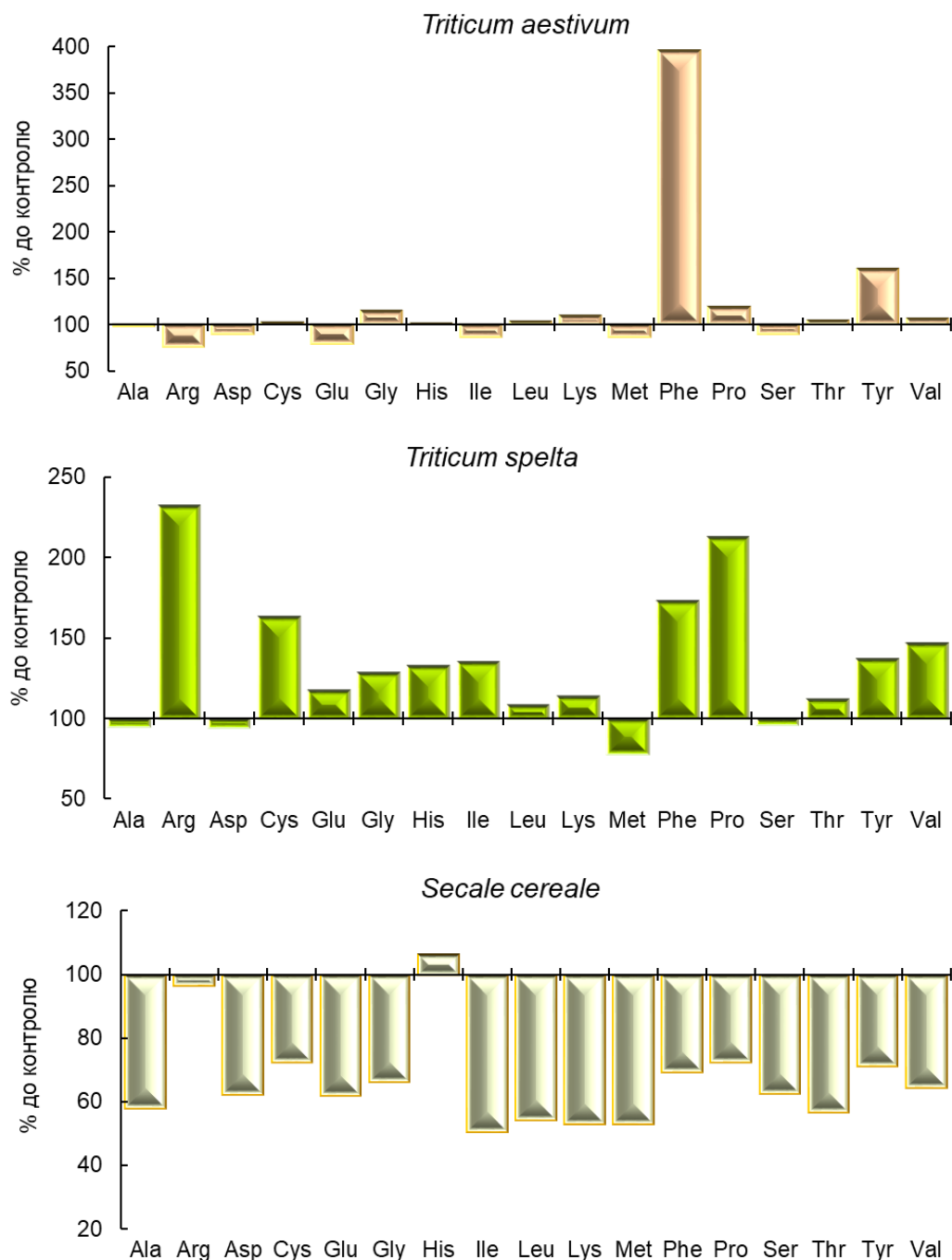


Рис. 5.9. Вплив помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на вміст вільних АК у надземній частині 18-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка, % відношення до контролю

Нами були визначені міжвидові та стрес-залежні особливості у накопиченні окремих вільних АК. Так, після теплового стресу в рослинах спельти накопичувались 17 ідентифікованих вільних АК, тоді як після холодного стресу зросли рівні проліну, гістидину та аспарагінової кислоти, а після посухи – проліну, аргініну, цистеїну та фенілаланіну. Збільшення вмісту фенілаланіну спостерігалось в рослинах озимої пшениці після дії всіх трьох стресів, а тирозину – після теплового стресу та ґрунтової посухи. В рослинах

жита після дії високої температури зросли рівні проліну, цистеїну, валіну та аспарагінової кислоти, тоді як після дії низької позитивної температури домінуючими були пролін та аспарагінова кислота. Після ґрунтової посухи в рослинах жита відбулося незначне збільшення вмісту гістидину, тоді як вміст інших вільних АК зменшився.

Отримані результати продемонстрували різну чутливість амінокислотного комплексу молодих рослин зернових культур до дії температурних стресів і посухи. В цілому, зафіксовані нами зміни в динаміці вільних АК свідчать про значні метаболічні перебудови, які відбуваються в досліджених рослинах у відповідь на стресові впливи.

Переважає більшість вільних АК, які домінують після дії абіотичних стресів, беруть активну участь в антиоксидантному захисті рослин (Kumar et al., 2021). Накопичення тирозину та фенілаланіну рослинами озимої пшениці та спелі після теплового стресу й ґрунтової посухи опосередковано свідчить про посилення процесів біосинтезу, необхідних для підтримки клітинних функцій протеїнів, а також про залучення цих вільних АК у процеси синтезу антиоксидантів, які допомагають нейтралізувати АФК і пом'якшують окислювальний стрес (Kumar et al., 2021). Тирозин і фенілаланін беруть участь у біосинтезі фенілпропаноїдів (Vogt, 2010), які до того ж генерують утворення таких вторинних метаболітів, як стильбени, монолігноли, кумарини, фітоалексини, антоціани, флавоноїди та фенольні кислоти (Thakur et al., 2021).

Збільшення вмісту всіх 17 ідентифікованих нами вільних АК у рослинах спелі після теплового стресу вказує на адаптивні зміни, що відбуваються в рослині. Пролін діє як осмоліт, регулює поглинання та утримання води в клітинах, запобігає їхньому зневодненню (Nayat et al., 2012), бере участь у стабілізації протеїнів, ензимів і клітинних структур, допомагає підтримувати їхню цілісність та функціональність, сприяє знешкодженню АФК (Szabados, Savoure, 2010). Накопичення у рослинах спелі аргініну за дії посухи та високої температури вказує на посилене продукування оксиду азоту (NO), який відіграє важливу роль у формуванні стресової відповіді (Winter et al., 2015). Аргінін є попередником у біосинтезі поліамінів, зокрема, путресцину, спермідину та сперміну, які зазвичай беруть участь у захисті від окислювального пошкодження та сприяють стабілізації клітинних мембран і протеїнів (Mattoo et al., 2015).

Гістидин відіграє важливу роль у біосинтезі інших АК. Він присутній в активних центрах багатьох ензимів, задіяних в антиоксидантному захисті (Stepansky, Leustek, 2006; Ingle, 2011). Накопичення гістидину пов'язують із синтезом гістидинкіназ, які активують специфічні сигнальні шляхи та реакції,

спрямовані на адаптацію рослин і пом'якшення наслідків стресу (Nongpiur et al., 2012). Ми показали, що вміст гістидину збільшувався у рослинах спельти після дії всіх трьох стресів, а у рослинах жита – після ґрунтової посухи.

Аспарагінова кислота, яка вважається головним депо і транспортером азоту, накопичується в значній кількості у відповідь на дію стресів у багатьох видів рослин (Lea et al., 2007; Ali et al., 2019). Подібно до проліну, аспарагінова кислота діє як осмоліт і антиоксидант, захищає клітини від пошкоджень, спричинених надмірним утворенням вільних радикалів (Lea et al., 2007). Аспарагінова кислота в значній кількості накопичується одночасно з проліном (Romanenko et al., 2024). Ми спостерігали одночасне накопичення цих двох АК у рослинах спельти після дії всіх трьох стресів і в рослинах жита після дії температурних стресів.

Накопичення цистеїну спостерігалось у рослинах спельти за дії високої температури та ґрунтової посухи. Цистеїн є головним донором сірки для синтезу метіоніну та глутатіону (Hell, Wirtz, 2011). Глутатіон відіграє центральну роль у детоксикації АФК. Він задіяний у захисті клітин від окислювального пошкодження під час посухи (Noctor et al., 2012).

Після теплового стресу та ґрунтової посухи у рослинах спельти підвищився рівень вільних АК з розгалуженим ланцюгом – лейцину, валіну та ізолейцину. Вважають, що індукція синтезу цих вільних амінокислот у відповідь на абіотичний стрес відіграє певну роль у стійкості рослин (Joshi et al., 2010).

У численних дослідженнях на прикладі різних зернових культур продемонстровано зв'язок між накопиченням вільних АК та адаптацією до температурних стресів і посухи. Низька позитивна температура (+4 °C) індукувала зростання вмісту глутаміну, проліну, аланіну, аспарагінової кислоти, аспарагіну, валіну, треоніну та ізолейцину в проростках пшениці (Naidu et al., 1991). Дослідження чутливих і стійких до дії низької температури генотипів рису показало, що за дії стресу збільшувалось накопичення розчинних протеїнів і проліну в стійкого генотипу (Aghaee et al., 2011). У теплостійкого генотипу *Sorghum bicolor* за теплового стресу накопичувався пролін і підвищувався антиоксидантний захист, тоді як у чутливого генотипу підвищення вмісту проліну та активності антиоксидантних ензимів не спостерігалось. Це дозволило розглядати ендогенний пролін як молекулярний біомаркер теплостійкості при проведенні селекційних робіт (Gosavi et al., 2014).

Підвищення вмісту проліну в умовах посухи є однією з неспецифічних стресіндукованих реакцій більшості зернових культур (Marcinińska et al., 2013a). У листках пшениці найактивніше накопичувався пролін (Farshadfar et al., 2008).

Значне зростання загального вмісту АК і проліну виявлено в генотипах пшениці різної посухостійкості (Mattioni et al., 1999; Kumar et al., 2017; Babenko et al., 2020). За умови водного дефіциту пролін накопичувався у листках і коренях толерантного та чутливого до посухи генотипа пшениці, та його вміст, як і загальний вміст АК, був вище в посухостійкого генотипу (Kang et al., 2019). Вміст вільних АК, а саме проліну, триптофану та АК з розгалуженим ланцюгом (лейцин, ізолейцин, валін), підвищувався під час ґрунтової посухи в посухостійких і чутливих генотипах пшениці (Bowne et al., 2012; Michaletti et al., 2018). В умовах дефіциту води в надземних органах пшениці накопичувалися ароматичні АК, особливо триптофан, а також фенілаланін і тирозин (Bowne et al., 2012; Rahman et al., 2017; Kang et al., 2019). Підвищення рівня цистеїну було зафіксовано в польових умовах ярої пшениці впродовж поступової ґрунтової посухи (Chen et al., 2004).

В цілому, отримані результати продемонстрували різну чутливість амінокислотного комплексу молодих рослин зернових культур до дії температурних стресів і посухи. Зафіксовані зміни в динаміці вільних АК свідчать про значні метаболічні перебудови, які відбувались в досліджених рослинах у відповідь на стресові впливи.

Гідролізати органічного походження у підвищенні стресостійкості сільськогосподарських культур. Для підвищення стресостійкості та врожайності аграрних культур активно використовуються гідролізати білків тваринного та рослинного походження. Вони є екологічно безпечними та активують фізіологічні й молекулярні механізми, які стимулюють ріст і продуктивність рослин, пом'якшують вплив абіотичних стресорів. Їхні основні компоненти – суміш вільних амінокислот, оліго- та поліпептидів, які діють як сигнальні молекули. Амінокислотні препарати легко засвоюються рослинами, транспортуються та використовуються як джерела азоту та вуглецю. Це заощаджує енергію, яку витрачає рослина на перетворення органічних речовин, синтетичних нітратів та аміаку в амінокислоти. Деякі амінокислоти є ефективними хелаторами іонів металів, що значно підвищує засвоєння макро- та мікроелементів рослиною, а також сприяє захисту від впливу важких металів. Амінокислотні препарати (АП) випускаються у вигляді рідких концентратів, розчинного порошку або гранул, їх можна використовувати фоліарно та для передпосівного праймування насіння. Ці препарати виробляють шляхом хімічного (кислотний і лужний гідроліз), термічного та ферментативного гідролізу відходів тваринного походження (епітелій тварин, побічні продукти виробництва шкіри, куряче пір'я, казеїн, хітиновмісні відходи виробництва

морепродуктів) і рослинної біомаси (насіння та сіно зернобобових, складноцвітих, хрестоцвітих, пасльонових) (Colla et al., 2017). У глобальному масштабі більшість комерційних АП для використання в сільському господарстві виробляється компаніями, розташованими в Італії, Іспанії, США, Китаї та Індії. У табл. 5.4 наведені відомості про комерційні АП рослин, які мають у своєму складі значний відсоток вільних амінокислот, отриманих із тваринної або рослинної сировини шляхом ферментативного гідролізу та доступні на ринку для використання в сільському господарстві. Препарати на основі амінокислот є мультиплексними антистресантами. Вони допомагають відновитись рослинам після негативного впливу низьких або високих температур, посухи, засолення, механічних або фізичних ушкоджень.

Таблиця 5.4. Приклади комерційних АК-продуктів тваринного та рослинного походження

АК-продукт		Активна складова	% вільних АК	Метод застосування	Виробник (країна)
АК продукти, отримані шляхом гідролізу тваринного білку					
Лінійка Terra-Sorb	Terra-Sorb лист	Вільні АК, макро- та мікроелементи	9,3%	Листова обробка	Bioiberica (Іспанія)
	Terra-Sorb корінь	Вільні АК, органічний азот	6%	Полив під корінь	
	Terra-Sorb комплекс	Вільні АК, макро- та мікроелементи	20%	Листова обробка, полив під корінь	
TerraminPro		Вільні АК, органічний азот	18%	Листова обробка, полив під корінь	
Equilibrium		Вільні амінокислоти, полісахариди, екстракт водорості <i>Ascophyllum nodosum</i>	15%	Листова обробка	
Ruter AA		Вільні АК, макро- та мікроелементи	7%	Полив під корінь, предпосівна обробка насіння	Fertitec (Іспанія)

АК-продукт	Активна складова	% вільних АК	Метод застосування	Виробник (країна)
Pepton 85/16	Вільні АК, пептиди	16,5%	Листова обробка, полив під корінь	APC Agro, (USA, Іспанія)
Siapton	Вільні АК, пептиди	10%	Листова обробка	IsAgro (США)
Grower	Вільні АК, органічний азот та вуглець, вітаміни, фітогормони	12%	Листова обробка, полив під корінь	Uniba TARIM A.Ş (Туреччина)
АК продукти, отримані шляхом гідролізу рослинного білку				
Megafof	Вільні АК, макро- та мікроелементи, бетаїни, вітаміни, глікозиди, фітогормони, полісахариди	28%	Листова обробка, полив під корінь, предпосівна обробка насіння	Valagro (Італія)
AgriFlexAmino	Вільні АК, органічний азот	40-50%	Листова обробка, полив під корінь	Citymax Agrochemical (Китай)
Kaishi	Вільні АК, органічний азот	13,2%	Листова обробка	SumiAgroEurope (Велика Британія)
Probiofer(A, B, L)	Вільні АК, органічний азот	20-80%	Листова обробка, полив під корінь	ChaitanyaGroupofIndustries (Індія)
CrossAmino	Вільні АК, органічний азот та вуглець	25%	Листова обробка, полив під корінь	Uniba TARIM A.Ş (Туреччина)
Аміностим	Вільні АК, органічний азот, фітогормони	134 г/л	Листова обробка, полив під корінь	ENZIM BIOTECH Agro (Україна)
Амінорост	Вільні АК, органічний азот, водорозчинний фосфор і калій, мікроелементи	13%	Листова обробка, полив під корінь	IMEX AGRO (Україна)
Біохелат Аміновіта	Вільні АК, пептиди, мікроелементи	150 г/л	Листова обробка	SPC BiolabtechnologyLtd (Україна)

АП сприяють активізації процесів репарації, що мінімізують негативний вплив абіотичних стресів на рослини. Вони уповільнюють в'янення під час осмотичного стресу, оптимізують водний гомеостаз під час спекотної погоди, що запобігає засиханню. Як універсальні осмолітики вони підтримують плинність мембран на рівні, достатньому для функціонування фотосинтетичного та енергетичного апарату клітини, що дозволяє рослинам виживати за екстремальних температур. АП можуть бути застосовані для фоліарної обробки, а також для передпосівного праймування та під час фертигації рослин, які вирощуються на крапельному зрошенні.

Біостимулятори на основі амінокислот є поліфункціональними у використанні, тобто можуть застосовуватися для всіх видів сільсько-господарських культур: зернових, бобових, технічних а також листових і плодових овочів, ягід, кісточкових фруктових, плодових, цитрусових, оливкових дерев, лози, тропічних плодових дерев. Вони екологічно безпечні для навколишнього середовища та дозволяють без руйнівних впливів на довкілля ефективно захистити сільськогосподарські культури від дії абіотичних стресів.

5.3. Фенольні сполуки і флавоноїди злаків за дії абіотичних стресів

Фенольні сполуки – велика група вторинних метаболітів, синтезуються переважно в надземних органах рослин: тканинах листків і квіток, пилку, насінні та корі. Завдяки антиоксидантній активності ФС відіграють важливу роль у захисті рослин від патогенів і адаптації до стресових умов навколишнього середовища (Babenko et al., 2019a, b). До складу ФС входять флавоноїди, фенольні кислоти, таніни, стільбени та лігнани (Alu'datt et al., 2017). Флавоноїди – найбільш поширені та біологічно активні ФС, володіють значним антиоксидантним потенціалом, обумовленим особливостями їхньої хімічної будови (Grace, 2005; Parvin et al., 2022). Головним сайтом ФС у клітині є вакуоль, а в молодих та інтенсивно ростучих рослинних тканинах вони знаходяться переважно в хлоропластах і ядрах (Babenko et al., 2019a, b). ФС підтримують водний баланс клітин, індукують поглинання й нейтралізацію АФК, стабілізують мембрани, запобігають перекисному окисненню ліпідів, денатурації протеїнів і пошкодженню ДНК (Ali, Alqurainy, 2006; Kumar et al., 2020). ФС стимулюють неферментативні та ферментативні антиоксидантні реакції (Parvin et al., 2019). Рівень акумуляції ФС залежить від інтенсивності та типу стресу, також виду рослин (Rahman et al., 2016). Посилений синтез ФС належить до маркерних неспецифічних реакцій рослин на абіотичні стреси (Parvin et al., 2022). Холодовий стрес посилює накопичення в клітинній стінці суберину й лігніну, завдяки чому зростає стійкість рослин (Griffith, Yaish, 2004). За дії низької температури накопичуються антоціани, які захищають рослини від фотоінгібування (Grace, 2005). Збільшення вмісту флавоноїдів у рослинних органах за дії низьких температур розглядається як ознака холодостійкості (Shomali et al., 2022). За дії високої температури, навпаки, вміст антоціанів зменшується (Laoué et al., 2022). За комбінації водного та теплового стресів накопичення флавоноїдів відбувається більш інтенсивно, ніж за умови теплового стресу (Zandalinas et al., 2017). Посилений синтез ФС забезпечує стійкість до водного дефіциту та підвищує продуктивність рослин (Naikoo et al., 2019). За дії посухи флавоноїди беруть участь у трансдукції сигналів, регуляції експресії генів і активації ензимів, детоксикації АФК, контролюють продишову активність, захищають фотосинтетичну систему (Shomali et al., 2022; Kumar et al., 2023a).

Ми дослідили вплив високої й низької позитивної температури та помірної ґрунтової посухи на динаміку загальних фенолів і флавоноїдів у надземній частині 14- та 18-добових рослин озимої пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка (Romanenko et al., 2022, 2025; Kosakivska et al.,

2025; Voytenko et al., 2025). Підготовку рослинного матеріалу для визначення вмісту загальних фенолів проводили за методом Stanković (2011), кількісне – за методом Bobo-García et al. (2015) з використанням реактиву Фоліна-Чіокальтеу (AcrosOrganics, Бельгія). Вимірювання абсорбції розчинів для визначення вмісту загальних фенолів здійснювали за довжини хвилі 750 нм. Кількісний вміст фенолів розраховували відповідно до калібрувальної кривої галової кислоти ($C_7H_6O_5$; AcrosOrganics, Бельгія) і виражали у мг еквівалентах галової кислоти (GAE) на 1 г сухої речовини (мг GAE/г сухої речовини). Екстракцію рослинного матеріалу та визначення вмісту флавоноїдів проводили за методом Smirnov et al. (2021). Оптичну густину досліджуваного розчину вимірювали за довжини хвилі 397,6 нм. Для побудови калібрувальної кривої використовували рутин ($C_{27}H_{30}O_{16}$; AcrosOrganics). Кількісний вміст виражали в еквівалентах рутину (RE) на 1 г сухої речовини (мг RE/г сухої речовини). Вміст загальних фенолів і флавоноїдів визначали на спектрофотометрі Jenway UV-6850 (Великобританія).

Найвищий вміст загальних фенолів був у надземній частині контрольних 14-добових рослин спельти, найнижчий – у рослинах жита (рис. 5.10 А). Вміст флавоноїдів у контрольних рослинах спельти та озимої пшениці знаходився у близьких межах, тоді як у рослинах жита був значно меншим (рис. 5.10 Б). Після короткотривалої дії високої температури вміст фенолів у надземній частині озимої пшениці та спельти збільшився на 53% і 11% відповідно, тоді як у рослинах жита зменшився на 18% (рис. 5.10 А). Вміст флавоноїдів за короткотривалої дії високої температури збільшився в усіх трьох досліджуваних видах: на 26% у рослинах озимої пшениці та спельти і на 9% у рослинах жита (рис. 5.10 Б).

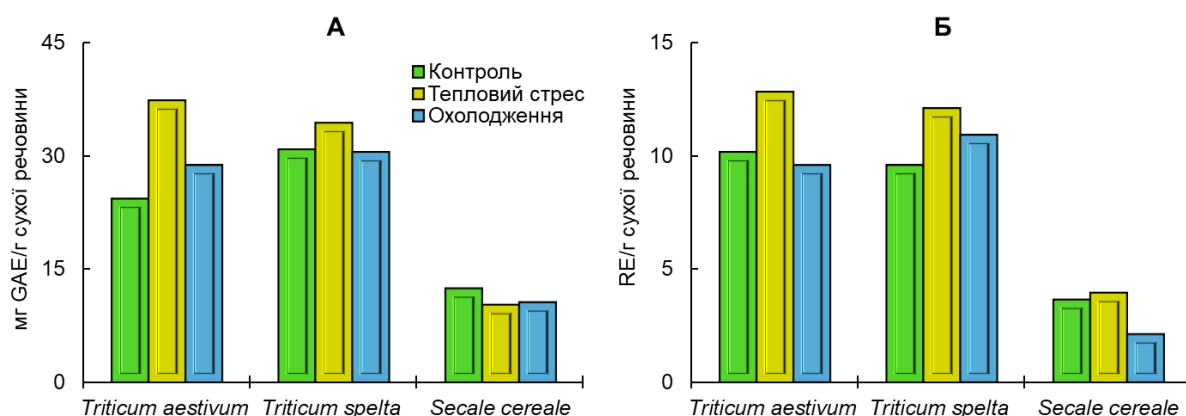


Рис. 5.10. Вплив короткотривалих теплового стресу (+40 °C, 2 год) і охолодження (+4 °C, 2 год) на накопичення фенолів (А, мг GAE/г сухої речовини) та флавоноїдів (Б, RE/г сухої речовини) у надземній частині 14-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

Зміни в динаміці накопичення фенолів і флавоноїдів у надземній частині досліджених видів злаків після короткотривалої дії низької позитивної температури були менш виразними. У рослин пшениці вміст загальних фенолів збільшився на 18%, у спельти знаходився в межах контролю, тоді як у жита зменшився на 15% (рис. 5.10 А). Кількість флавоноїдів у пшениці була в межах контролю, у спельти збільшилась на 14%, тоді як у жита зменшилась на 42% (рис. 5.10 Б).

У надземній частині контрольних 18-добових рослин жита та спельти вміст загальних фенолів був вищим, ніж у пшениці. У коренях контрольних рослин жита вміст фенолів перевищував показники у спельти і пшениці (рис. 5.11 А). Найвищий вміст флавоноїдів відзначено в надземній частині та коренях пшениці, найнижчий – у надземній частині жита. В коренях жита й пшениці вміст флавоноїдів був приблизно однаковим (рис. 5.11 Б).

За помірної ґрунтової посухи вміст загальних фенолів у надземній частині рослин озимої пшениці та спельти збільшився відповідно на 39% і 8%, тоді як у жита зменшився на 6%. У коренях пшениці рівень фенолів залишився в межах контролю, у спельти зріс на 59%, а у жита зменшився на 22% (рис. 5.11 А). Помірна ґрунтова посуха індукувала накопичення флавоноїдів у всіх досліджених злаків. Зокрема, у надземній частині пшениці, спельти та жита вміст флавоноїдів збільшився відповідно на 70, 17 та 111%, тоді як у коренях на 10, 38 та 143% (рис. 5.11 Б).

Відомості про вплив температури на вміст ФС у різних видів рослин досить суперечливі. Після теплового стресу (+35 °C) у рослин *Lycopersicon esculentum* та охолодження (+15 °C) у рослин *Citrullus lanatus* накопичувались феноли (Rivero et al., 2001). Листки чутливого до холоду сорту винограду містили меншу кількість загальних фенолів, ніж листки стійкого сорту (Król et al., 2015). У тканинах саджанців після охолодження (+7 °C і +10 °C) вміст фенольних сполук зменшувався, а після відновлення поступово зростав (Amarowicz et al., 2010). Водночас показано, що за холодового стресу (+1 °C і +10 °C) посилювався синтез фенольних сполук в проростках сої (Swigonska et al., 2014), а за відновлення (+24 °C) їхній вміст поступово зменшувався (Posmyk et al., 2005). Результати наших досліджень показали, що короткотривалі температурні стреси індукували зміни в накопиченні ФС в органах рослин пшениці, спельти й жита. Тепловий стрес індукував накопичення загальних фенолів і флавоноїдів у надземній частині пшениці та спельти. Холодовий стрес спричиняв зростання вмісту загальних фенолів у рослинах пшениці, та рівень флавоноїдів збільшився в

рослинах спельти. Температурні стреси негативно вплинули на динаміку фенольних сполук у рослинах жита.

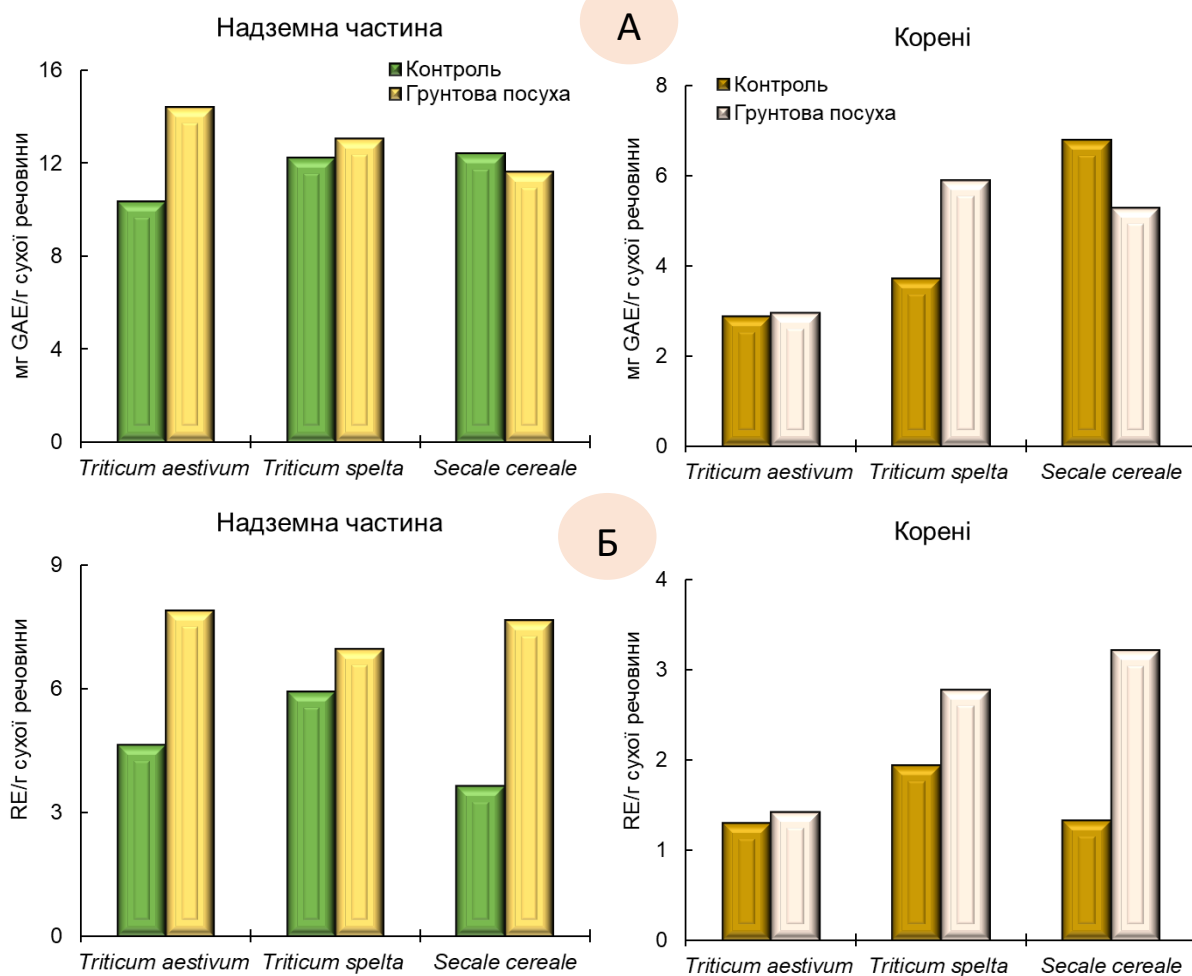


Рис. 5.11. Вплив помірної ґрунтової посухи на вміст загальних фенолів (А, GAE/г сухої речовини) та флавоноїдів (Б, RE/г сухої речовини) у надземній частині та коренях 18-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка

За помірної ґрунтової посухи значне накопичення фенолів відбулось у надземній частині пшениці Подолянка та коренях спельти Франкенкорн. У роботі Gregorová et al. (2015) повідомлялось, що в надземній частині рослин озимої пшениці за дії сильної ґрунтової посухи значно зріс вміст фенолів, що, на думку авторів, сприяло захисту фотосинтезуючих тканин від окислювального стресу та зневоднення. В низці публікацій повідомлялось про накопичення загальних фенолів і флавоноїдів у чутливих і толерантних до посухи генотипів озимої пшениці (Chakraborty, Pradhan, 2012; Nameed et al., 2013; Ma et al., 2014b). Однак гіперсинтез ФС був зафіксований саме у посухостійких генотипів (Guo et al., 2020; Upadhyay et al., 2020).

Флавоноїди здебільшого є видоспецифічними сполуками (Harborne, Williams, 2000; Khalid et al., 2019), на біосинтез яких впливає стадія розвитку

рослини, а також характер і тривалість стресового навантаження (Shomali et al., 2022). Флавоноїди пригнічують активність ензимів, задіяних в утворенні АФК, завдяки чому посилюється антиоксидантний захист, зростає продуктивність рослин (Shomali et al., 2022), що відкриває можливості для використання цих сполук у селекційній роботі при створенні стресостійких генотипів аграрних культур (Ma et al., 2014b; Li et al., 2021; Baozhu et al., 2022). Ми показали, що за дії помірної ґрунтової посухи у всіх досліджених злаків зріс вміст флавоноїдів. Найбільш активне накопичення відбулося в росинах жита. В рослинах озимої пшениці флавоноїди накопичувались переважно в надземній частині, у спельти – в коренях.

Загалом, отримані результати засвідчили участь фенолів і флавоноїдів у формуванні реакції-відповіді на короткотривалі температурні стреси та помірну ґрунтову посуху в досліджених видів злаків.

5.4. Ліпоксигеназна активність злаків за дії абіотичних стресів

Одним з найважливіших завдань новітніх аграрних і біотехнологічних досліджень є з'ясування молекулярних механізмів стійкості злаків до абіотичних стресів і пошук відповідних молекулярних маркерів стресостійкості. У дослідженнях механізмів стресостійкості особливу увагу привертають сигнальні шляхи, які задіяні у формуванні стійкості до несприятливих чинників. Абіотичні стреси індукують різноманітні ліпідозалежні сигнальні реакції, оскільки мембранні ліпіди по-різному реагують на зміни навколишнього середовища. Останні дослідження засвідчили, що ліпіди виступають сигнальними медіаторами, які модулюють стресові реакції в клітинах рослин і активують захисні системи (Sharma et al., 2023). Однією з ключових груп ферментів, залучених до таких реакцій, є ліпоксигенази (ЛОГ), які каталізують діоксигенування поліненасичених жирних кислот (ПНЖК) з подальшим утворенням оксиліпінів (Genva et al., 2019). Оксиліпіни беруть участь у передачі сигналів та експресії генів, які відповідають за стресові реакції (Singh et al., 2022). ЛОГ залучені до участі в багатьох процесах – від проростання насіння, регуляції росту й розвитку до реакцій на патогени та інші стресові фактори (Porta, Rocha-Sosa, 2002; Babenko et al., 2017). Ліпоксигенази беруть участь у передачі сигналу за дії стресорів, взаємодіють з фітогормонами (рис. 5.12), а показники ліпоксигеназної активності можуть слугувати молекулярним маркером стресостійкості (Babenko et al., 2017; Rai et al., 2021). ЛОГ є ключовим ферментом, який запускає метаболічний шлях утворення жасмонової кислоти (ЖК). АБК та оксиліпіни взаємодіють на рівні регуляції експресії генів і вторинних сигналів. Хоча ЛОГ не бере безпосередньої участі в біосинтезі АБК, вона впливає на чутливість клітин до АБК та на експресію генів, регульованих цим гормоном, особливо за умов посухи та сольового стресу. ЛОГ регулює біосинтез етилену через перехресні сигнальні шляхи. ЖК здатна індукувати експресію генів, які беруть участь у синтезі етилену, посилюючи стресові та захисні реакції рослин. Травматин, що також утворюється в межах оксиліпинового шляху, синтезується через 13-ЛОГ-залежне окиснення ліноленової кислоти. Він бере участь у регенерації тканин після ушкоджень і може розглядатися як сигнальна молекула, що передує або діє синергічно з ЖК.

Особливу увагу привертає вивчення злаків. Дослідження пшениці, кукурудзи та рису показали, що ЛОГ-гени характеризуються тканинною специфічністю, складним механізмом регуляції та функціональною активністю (Christensen et al., 2013; Huang et al., 2014; Kong et al., 2015).

Екстремальні температури та посуха є одними з найпоширеніших природних стресів, які провокують порушення водного режиму, уповільнюють ріст і розвиток, впливають на врожайність аграрних культур (Barlow et al., 2015). Однак дослідження впливу температури та посухи на активність ЛОГ малочисельні, носять фрагментарний і неоднозначний характер. Зокрема встановлено, що під впливом високої температури в рослинах пшениці, кукурудзи й сорго накопичуються ЛОГ-транскрипти та жасмонати (Hossain, Roslan, 2023). Жасмонати, в свою чергу, посилюють утворення білків теплового шоку (БТШ), антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази (СОД) та каталази. ЛОГ сприяють стабілізації мембранних ліпідів шляхом синтезу оксиліпінів, які перешкоджають неконтрольованому перекисному окисненню (Genva et al., 2019).



Рис. 5.12. Ліпоксигенази в регуляції метаболізму фітогормонів

До формування стратегії захисту від несприятливих чинників у рослин залучені різні гени, проте запуск початкових стресових реакцій передбачає існування спільних у різних організмів генів і сигнальних шляхів (Karabudak et al., 2014). За короткотривалої дії високої температури (+42 °C) зафіксовано експресію ЛОГ-генів, накопичення малонового діальдегіду (МДА), що свідчить про активацію ЛОГ-шляху й роль ензиму в антиоксидантному захисті (Zhang et al., 2025). Подібні результати виявлено у рослин рису, де ЛОГ-активність корелювала з виживаністю після теплового стресу (Guan et al., 2025). У мезокотиллях етильованих проростків кукурудзи ідентифіковані 9- і 13-ЛОГ-активності. За короткотривалої дії низької температури зростала лише 13-ЛОГ-активність. Активація 13-ЛОГ-шляху синтезу оксиліпінів за дії низької

температури, вірогідно, причетна до реалізації антистресових програм (Korich et al., 2010). Обробка кріопротектором рослин томатів (*Solanum lycopersicum* L.) експресувала гени біосинтезу ліпоксигеназ, що в подальшому захищало рослини від холодowego стресу (Karabudak et al., 2014).

Зміни ЛОГ-активності за короткотривалого впливу високої або низької температури залежали від адаптаційної стратегії виду. За контрольних умов проростки чутливої до стресу вівсяниці польової (*Festuca pratensis*) мали найнижчий показник ЛОГ-активності та характеризувалися значним її зниженням після дії як низьких, так і високих температур. Натомість, активність ЛОГ теплостійкого амаранту хвостатого (*Amaranthus caudatus*) зросла на 76% за дії високої температури (Косаківська та ін., 2011). У проростках теплостійкого сорту *Brassica napus* L. за дії низької температури ЛОГ-активність зменшилась на 34%, тоді як тепловий стрес не викликав суттєвих змін. Водночас у холодостійкого сорту висока температура індукувала зменшення ЛОГ-активності вдвічі, натомість холодний стрес суттєвих змін не спричиняв (Косаківська та ін., 2012). В умовах посухи збільшувались активність ЛОГ і синтез жасмонат індукованих протеїнів в рослинах пшениці (Zhang et al., 2014).

Ми дослідили вплив високої й низької позитивної температури та помірної ґрунтової посухи на активність ЛОГ у надземній частині та коренях 14- та 18-добових рослин пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка (Бабенко, 2018; Babenko et al., 2014, 2021; Babenko, 2017; Kosakivska et al., 2025). Виділення ліпоксигенази та визначення її активності проводили за методом (Babenko et al., 2017). Короткотривалі температурні стреси та посуха по різному впливали на ЛОГ-активність у досліджених злаків. Проте, за високої (+40 °C, 2 год) і позитивно низької (+4 °C, 2 год) температури, а також помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) підтримувалась ЛОГ-активність, що засвідчило участь продуктів ЛОГ-каскаду в захисних реакціях і стабілізації за абіотичних стресів.

У надземній частині пшениці Подолянка ідентифіковані дві мембранозв'язані форми вегетативної 9-ЛОГ: ЛОГ-1 (pH_{опт} 7,5) і ЛОГ-2 (pH_{опт} 5,5), у коренях 9-ЛОГ (pH_{опт} 6,5). Ліпоксигеназна активність у надземній частині в контрольних умовах була вище, ніж у коренях. Після короткотривалого теплового стресу активність ЛОГ-1 і ЛОГ-2 у надземній частині зросла відповідно в 1,5 і 1,6 раза, 9-ЛОГ у коренях в 1,8 раза (рис. 5.13). Незначне зростання активності ліпоксигеназ спостерігалось після короткотривалого охолодження. Більш виразні зміни зафіксовані для ЛОГ-2 з надземної частини (рис. 5.13).

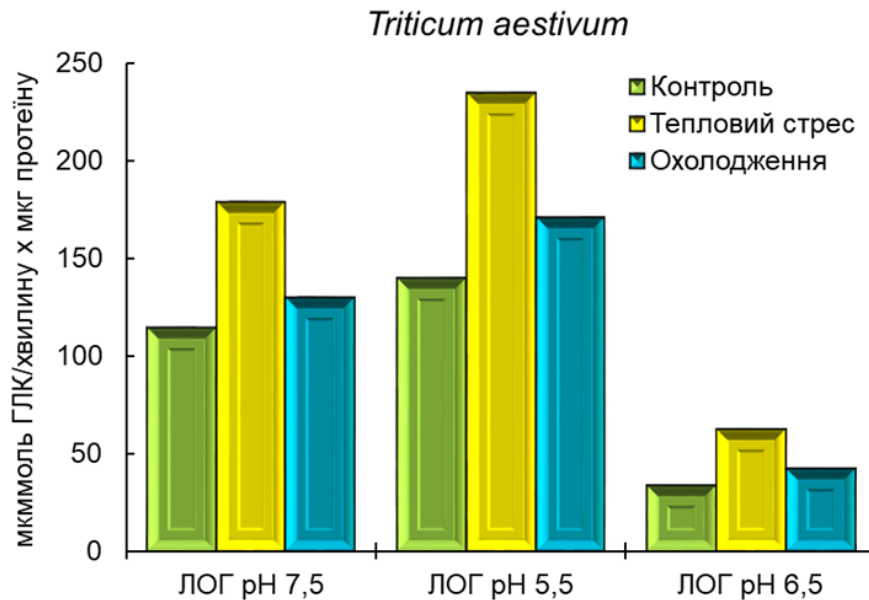


Рис. 5.13. Вплив короткотривалих теплового стресу (+40 °С, 2 год) та охолодження (+4 °С, 2 год) на ліпоксигеназну активність 14-добових рослин пшениці Подолянка

У надземній частині 14-добових рослин спельти Франкенкорн ідентифіковані три молекулярні мембранозв'язані форми вегетативної 9-ЛОГ: ЛОГ-1 ($pH_{\text{опт}}$ 5,5), ЛОГ-2 ($pH_{\text{опт}}$ 5,8) і ЛОГ-3 ($pH_{\text{опт}}$ 6,2) та одна форма 9-ЛОГ ($pH_{\text{опт}}$ 6,0) у коренях. ЛОГ-активність у надземній частині за контрольних умов була вищою, ніж у коренях. Після короткотривалого теплового стресу активність ЛОГ-1 і ЛОГ-2 в надземній частині зросла відповідно в 1,5 і 1,6 раза, тоді як активність 9-ЛОГ у коренях – у 2,8 раза. Було зафіксовано незначне зростання активності ЛОГ-3 у надземній частині рослин спельти (рис. 5.14). Після короткотривалого охолодження активність ЛОГ-1 та ЛОГ-2 зростала, тоді як ЛОГ-3 та 9-ЛОГ зменшувалася. Найбільше збільшення каталітичної активності спостерігалось у ЛОГ-2. Загалом ефекти охолодження були більш виразними. Найбільш чутливо реагувала на високу температуру 9-ЛОГ, що знаходиться в коренях спельти. Найвищі показники активності як у контролі, так і після температурних стресів були виявлені у ЛОГ-2, локалізованій у надземній частині (рис. 5.14). В умовах посухи активність ЛОГ-1, ЛОГ-2 і ЛОГ-3 у надземній частині 18-добових рослин спельти зросла відповідно на 118, 120 і 190%. Найбільше (майже в 4 рази) зростання активності зафіксовано для 9-ЛОГ, локалізованій у коренях рослин (рис. 5.14).

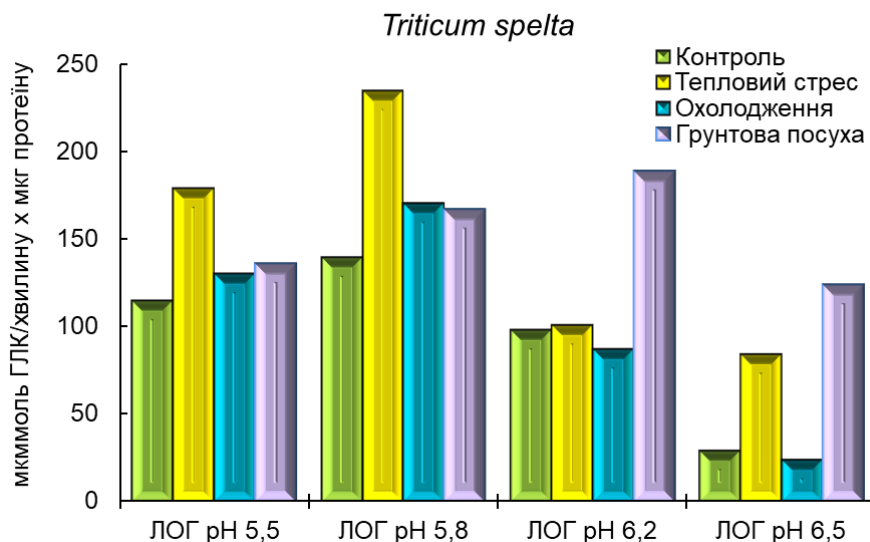


Рис. 5.14. Вплив короткотривалих теплового стресу (+40 °С, 2 год), охолодження (+4 °С, 2 год) та помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на ліпоксигеназну активність 14- і 18-добових рослин спельти Франкенкорн

У надземній частині 14-добових рослин жита Богуславка були ідентифіковані три молекулярні мембранозв'язані форми 9-ЛОГ: ЛОГ-1 ($pH_{\text{опт}}$ 6,0) і ЛОГ-2 ($pH_{\text{опт}}$ 6,5) та розчинна форма 13-ЛОГ ($pH_{\text{опт}}$ 6,8), у коренях – мембранозв'язана форма 9-ЛОГ ($pH_{\text{опт}}$ 6,2). Після короткотривалого теплового стресу активність ЛОГ-1 і ЛОГ-2 у надземній частині жита зроста відповідно в 3 і 2 рази, активність 9-ЛОГ у коренях зроста вдвічі. Натомість активність 13-ЛОГ у надземній частині зменшилась у 1,5 раза. Після короткотривалого охолодження активність ЛОГ-1 і ЛОГ-2 у надземній частині зроста майже в 1,5 раза, активність 9-ЛОГ у коренях – у 1,2 раза (рис. 5.15).

За умов посухи у надземній частині 18-добових рослин жита Богуславка відмічене зростання активності обох мембранозв'язаних ізоформ 9-ЛОГ в 1,5 й 2 рази і майже втричі зроста активність 9-ЛОГ у коренях. Разом із тим у надземній частині відбулось зниження активності розчинної 13-ЛОГ (рис. 5.15). Зростання активності ЛОГ-2 і ЛОГ-3 у надземній частині та 9-ЛОГ у коренях після помірної ґрунтової посухи відбувалось на тлі гальмування ростових процесів і достатньо високих показників вмісту хлорофілів (Romanenko et al., 2022).

Зміна ЛОГ-активності в онтогенезі та за дії стресорів вказує на існування тонких механізмів її регуляції. Показано, що регуляція ЛОГ-активності здійснюється на трансляційному і посттрансляційному рівнях (Покотило и др., 2015). Ізоформиліпоксигенази є розчинними протеїнами, які знаходяться в стромі хлоропластів, вакуолях, цитозолі, мітохондріях або ліпідних тілах (Покотило и др., 2015; Babenko et al., 2017). На противагу цьому, субстрати ЛОГ

погано розчинні у водному середовищі за фізіологічного значення рН. Передбачається, що можливим механізмом активації розчинних ЛОГ є їхня факультативна Ca^{2+} -залежна асоціація з клітинними мембранами (Youn et al., 2006). Відомо, що активність ЛОГ регулюється за допомогою фосфорилування, а також вивільненням великої кількості субстрату ЛОГ – ПНЖК (Thivierge et al., 2010).

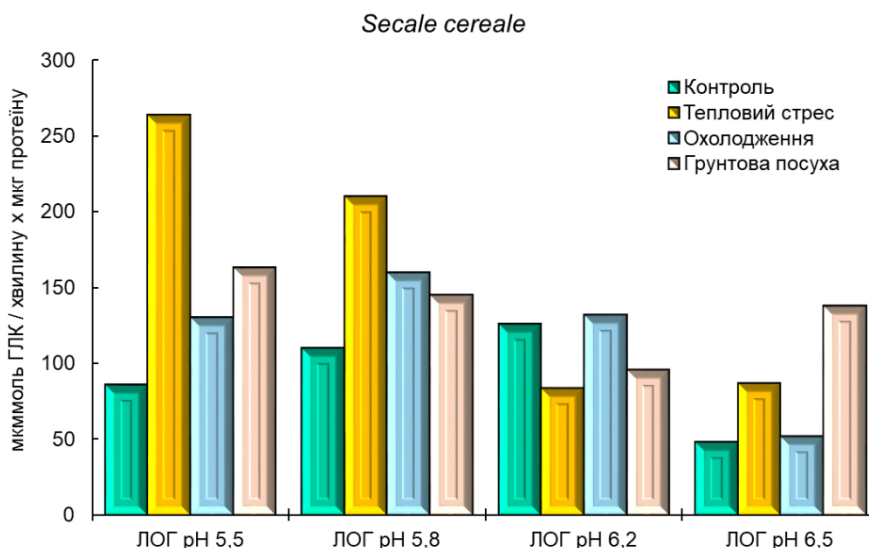


Рис. 5.15. Вплив короткотривалих теплового стресу (+40 °С, 2 год), охолодження (+4 °С, 2 год) та помірної ґрунтової посухи (4 доби без поливу) на ліпоксигеназну активність 14-і 18-добових рослин жита Богуславка

Загалом, наші дослідження продемонстрували присутність мембранозв'язаних ізоформ вегетативної ЛОГ в органах двох споріднених видів пшениць і жита. Зафіксовані зміни в активності ЛОГ у стресових умовах вказують на диференційоване залучення ізоформ ензиму у формування реакції-відповіді на негативні впливи.

Сучасна молекулярна біотехнологія активно використовує генетичні підходи для цілеспрямованої зміни експресії ЛОГ-генів для поліпшення стресостійкості злаків. Це включає, як традиційні трансгенні методи – гіперекспресію, сайленсинг (інтерференція РНК) (Macovei et al., 2012; Nouri, Komatsu, 2013), так і сучасні технології редагування геному, такі як системи кластерних регулярно розташованих коротких паліндромних повторів *CRISPR/Cas9* (Boubakri, 2023; Kumar et al., 2023b). Ці підходи дозволяють створювати стійкі до посухи та високих температур сорти злаків з покращеними агрономічними характеристиками.

Гіперекспресія ЛОГ-генів здатна посилювати захисні реакції рослин, включаючи продукування жасмонатів та еліситорів, а також зміцнювати клітинні

стілки. Так, у трансгенного рису гіперекспресія *OsLOX2* спричинила посилення жаростійкості за рахунок підвищення рівня антиоксидантних ферментів (Huang et al., 2014). Пригнічення *ZmLOX3* знижувало чутливість кукурудзи до *Fusarium* spp. та порушувало нормальний розвиток коренів (Gao et al., 2008). Трансгенні рослини з модифікованою ЛОГ-експресією характеризувались посухостійкістю. Зокрема, у рослин сорго з підвищеною експресією *SbLOX* уповільнювалось в'янення в умовах водного дефіциту за рахунок зниження транспірації та накопичення АБК (Wang et al., 2024). Сайленсинг генів *TaLOX1* покращував водоутримання та знижував накопичення МДА у рослинах рису, що вказує на зниження перекисного окиснення ліпідів (Yang et al., 2020).

Технологія використання *CRISPR-Cas9* надає інструменти для створення точкових мутацій у ЛОГ-локусах, мінімізуючи побічні ефекти у рослин. Так, *CRISPR*-модуляція гену *OsLOX1* дозволила знизити рівень окиснення ліпідів та збільшити тривалість зберігання зерна рису без негативного впливу на проростання (Mou et al., 2024), а точкові мутації *ZmLOX2* спричинили зниження чутливості до високої температури рослин кукурудзи, що супроводжувалось експресією генів білків теплового шоку (БТШ) (Li et al., 2025).

Використання генної інженерії для модифікації ЛОГ-функції у сільськогосподарських культурах пов'язане з низкою етико-правових викликів. У країнах ЄС геномно-редаговані рослини прирівнюються до ГМО, тоді як у США та Японії *CRISPR*-редаговані сорти, що не містять трансгенних вставок, не підпадають під такі обмеження (Schmidt et al., 2020).

На тлі стійких кліматичних змін землеробство вимагає залучення новітніх підходів до збереження продуктивності культур. Розуміння ЛОГ-сигнальних шляхів дозволяє ідентифікувати молекулярні мішені, що залучені до ранніх стресових реакцій, та використовувати їх для створення стресостійких сортів. Це особливо актуально для стратегічних культур – пшениці, кукурудзи, жита, ячменю, рису та сорго. На основі ЛОГ-метаболітів (оксидаз жирних кислот, жасмонатів, α -кетолінів) можливе створення нових біостимуляторів, що активують ендogenousні захисні шляхи. Такі препарати можуть застосовуватися як засіб підготовки рослин до стресів.

5.5. Ультраструктурна будова клітин мезофілу та мікроморфологія поверхні листків злаків за дії абіотичних стресів

Температура є одним із ключових екологічних факторів, що визначає характер росту і розвитку рослин та впливає на їхню продуктивність. Вплив температурного стресу проявляється на субклітинному, клітинному та анатомічному рівнях (Kratsch, Wise, 2000; Saropulos, Drennan, 2007). Кутикула разом із епідермою є бар'єром, що відокремлює рослинні тканини від зовнішнього середовища. Вони відіграють важливу роль у захисті внутрішньої структури листка й чинять опір впливу факторів навколишнього середовища. Кутикулярні воски вкривають поверхню листків, створюючи гідрофобний бар'єр, і функціонують як перша лінія захисту, зменшуючи втрату «непродихової» вологи. Температурні стреси викликають зміни у морфології, хімічному складі та, відповідно, ступені гідрофобності кутикулярного воску (Shepherd, Griffiths, 2006). Продихи, в свою чергу, регулюють надходження CO₂ в рослини та інтенсивність випаровування води (Wagner et al., 2003; Lawson, Vialet-Chabrand, 2019). За дії низької температури зменшується продихова провідність і, відповідно, знижується відносна швидкість транспірації (Liu et al., 2015).

Зміни ультراструктури клітин листків залежать від інтенсивності та тривалості дії високої чи низької температури та загальної стресостійкості рослин (Kang et al., 2007; Salem-Fnayou et al., 2011). Найчутливішими до температурних флуктуацій виявились хлоропласти. Показано, що в листках пшениці та винограду висока температура викликала зміни в морфології цих органел, розмірах тилакоїдів, структурі гранальних комплексів, індукувала накопичення пластоглобул (Kang et al., 2007; Salem-Fnayou et al., 2011). Відзначалось зменшення кількості крохмалю в хлоропластах різних видів рослин (Климчук та ін., 2012; Salem-Fnayou et al., 2011). Повідомлялось про появу електронно-щільних глобул, асоційованих з мембранами ендоплазматичного ретикулуму та цитоплазматичною мембраною, а також про збільшення числа ліпідних крапель у цитоплазмі клітин листків суріпиці озимої й щириці хвостатої (Климчук та ін., 2012). За низької температури у хлоропластах різних видів рослин збільшувався розмір крохмальних зерен (Климчук та ін., 2011; Kratsch, Wise, 2000). Відзначались також порушення цілісності мембран хлоропластів у чутливих до холодowego стресу рослин томатів, квасолі та кукурудзи (Holaday et al., 1992; Brüggemann et al., 1994; Pinhero et al., 1999). Водночас у холодостійких рослин гороху, ріпаку, пшениці та шпинату (Wise et al., 1983; Holaday et al., 1992; Hurry et al., 1995) спостерігалось набухання пластид без порушення цілісності

мембран. Серед реакцій інших органел на низьку температуру відзначено набухання мітохондрій без порушення цілісності мембран оболонки з редукцією системи крист у рослинах озимого ріпаку (Stefanowska et al., 2002) та арабідопсису (Ristic, Ashworth, 1993).

Серед абіотичних стресів, посуха найбільш негативно впливає на ріст і врожайність сільськогосподарських культур (Ahmad et al., 2018). Її наслідки стають все більш масштабними, оскільки аридизація поглинає дедалі більше орних земель у світі. Підвищення посухостійкості аграрних культур є найбільш економічно вигідним підходом до зростання продуктивності та зниження залежності сільського господарства від ресурсів прісної води. Рослини можуть уникати посухи шляхом скорочення життєвого циклу або формувати внутрішні механізми стійкості. Остання стратегія досягається за рахунок запобігання зневодненню або формування стійкості до зневоднення (Yue et al., 2006; Yoshimura et al., 2008; Wang et al., 2012). Аналіз цих захисних стратегій сприяє розумінню механізмів толерантності та опору рослин до посухи.

Ми проаналізували вплив високої (+40 °C, 2 год) температури, охолодження (+4 °C, 2 год) і помірної ґрунтової посухи на ультраструктуру клітин мезофілу та мікоморфологію поверхні листків пшениці Подолянка, спельти Франкенкорн і жита Богуславка. Для дослідження ультраструктури клітин у трансмісійному електронному мікроскопі брали висічки розміром 1 × 2 мм із середньої частини другого листка. Зразки фіксували 2,5%-м глютаральдегідом у 0,1 М какодилатному буфері (pH 7,2). Спочатку фіксували у вакуумній камері для кращої інфільтрації матеріалу за кімнатної температури (1 год), а потім за температури +4 °C (4 год). Зразки промивали буферним розчином і контрастували 1%-м тетроксидом осмію в 0,1 М какодилатному буфері (pH 7,2) за температури +4 °C (12 год). Для дегідратації використовували розчини етилового спирту зростаючої концентрації, а після обробки безводним ацетоном зразки поміщали в суміш епоксидних смол – епону та аралдиту. Зрізи отримували в ультрамікроскопі LKB-8800 (Швеція) і вивчали в електронному мікроскопі JEM-1230 (JEOL, Японія) за прискорювальної напруги 80 кВ. Морфометричний аналіз клітин і органел здійснювали за допомогою комп'ютерної програми UTHSCSA ImageTool 3 (США), використовуючи масштабну лінійку отриманих електронно-мікроскопічних зображень. У кожному варіанті було проаналізовано щонайменше 100 мікрофотографій.

Мікроструктуру поверхні листків вивчали у сканувальному електронному мікроскопі JOEL JSM-6060LA (JEOL, Японія). Для дослідження вирізали фрагменти із середньої частини листка, зневоднювали їх у серії розчинів етанолу

зростаючої концентрації (30, 50, 70, 80, 96 та 100%), суміші етанолу та ацетону (спочатку 2 : 1, а потім 1 : 1) й абсолютному ацетоні з метою запобігання деформації клітин і порушення мікрорельєфу поверхні. Остаточню матеріал висушували методом критичної точки в приладі Hitachi HSP-2 (Японія). Підготовлені таким чином зразки закріплювали двосторонньою клейкою стрічкою на латунних столиках і покривали золотом в іонному напилювачі JEOL JFC-1100.

Результати вимірювань представлені як середнє значення $\pm$ стандартна похибка середнього (SEM) з трьох незалежних експериментів. Експериментальні дані були проаналізовані за допомогою двофакторного дисперсійного аналізу. Рівень значущості був встановлений на $P < 0,05$. Для аналізу використовувалася програма Statistix версії 10.0 (Analytical Software, Tallahassee, FL, США).

Клітини мезофілу листків 14-добових рослин пшениці Подолянка мали типову ортодоксальну структуру, овальну форму, внутрішня будова була представлена шаром цитоплазми з зануреними в неї органелами і центральною вакуолею. Хлоропласти розташовувались уздовж плазмалем. На діаметральних зрізах клітин мезофілу контрольних і дослідних рослин в середньому виявлено 7–9 хлоропластів (табл. 5.5, рис. 5.16, 1).

Таблиця 5.5. Вплив короткотривалих теплового стресу та охолодження на ультраструктурні показники клітин мезофілу листків 14-добових рослин пшениці Подолянка

Показник	Контроль	Тепловий стрес	Охолодження
Площа перерізу клітини, мкм ²	224,56 $\pm$ 1,68	211.99 $\pm$ 1.56*	246,33 $\pm$ 1,53*
Кількість хлоропластів на перерізі клітини, од.	8,38 $\pm$ 0,09	7,60 $\pm$ 0.07*	7,32 $\pm$ 0.06*
Площа хлоропласту, мкм ²	5.98 $\pm$ 0,01	6,17 $\pm$ 0,02*	7,66 $\pm$ 0,02*
Кількість крохмальних зерен на переріз хлоропласта, од.	2,48 $\pm$ 0,07	0,93 $\pm$ 0,05*	0,56 $\pm$ 0,06*
Площа крохмальних зерен у стромі хлоропласту, мкм ²	0,45 $\pm$ 0,09	0,24 $\pm$ 0,03*	0,30 $\pm$ 0,04*
Кількість пластоглобул на переріз хлоропласта, од.	6,53 $\pm$ 0,07	8,22 $\pm$ 0,08*	12,06 $\pm$ 0,02*
Кількість мітохондрій на перерізі клітини, од.	6,27 $\pm$ 0,04	5,30 $\pm$ 0,02*	4,54 $\pm$ 0,02*
Площа мітохондрій, мкм ²	0,33 $\pm$ 0,02	0,55 $\pm$ 0,04*	0,66 $\pm$ 0,03*
Кількість ліпідних крапель на перерізі клітини, од.	0,91 $\pm$ 0,01	2,37 $\pm$ 0,03*	1,83 $\pm$ 0,02*

Примітка: * – достовірні відмінності між показниками контрольної та експериментальної груп; $P \leq 0,01$, $n = 100$, середні значення $\pm$ SE.

У контрольному варіанті хлоропласти мали овальну форму. Їхні грани склалися зі щільно упакованих тилакоїдів, від термінальних ділянок яких відходять тилакоїди строми. За чисельністю переважали грани з 10–20 тилакоїдами (рис. 5.16). У хлоропластах трапляються пластоглобули, розташовані поблизу тилакоїдів строми, і багато крохмальних зерен розміром $0,45 \pm 0,09$ (табл. 5.5, рис. 5.16, 2). У цитоплазмі присутні ліпідні краплі (табл. 5.5). За охолодження відбулось незначне зростання розмірів клітин мезофілу (табл. 5.5). Хлоропласти набували більш витягнутої форми, їхні розміри збільшилися (табл. 5.5, рис. 5.16, 3, 9, 10), що, вірогідно, обумовлено зростанням обводнення тканин внаслідок зменшення транспірації. В окремих випадках спостерігали хлоропласти неправильної форми з виступами або інвагінаціями в межах органели, що призводило до збільшення площі поверхні та обміну метаболітами між цитоплазмою та хлоропластами або іншими органелами. Однак порушення цілісності мембран відмічені не були. Таким чином, тилакоїдна система хлоропластів зазнала істотних змін за дії низької позитивної температури.

Спостерігались порушення міжгранальних з'єднань, руйнування ламел строми та їхня диспозиція. Відбулася часткова деструкція тилакоїдних мембран гран, що виявлялась у хвилеподібній упаковці тилакоїдів і розширенні люменальних проміжків (рис. 5.16, 11).

За охолодження в хлоропластах зменшилися кількість і розмір крохмальних зерен (рис. 5.16, 11), а в стромі з'явилися численні пластоглобули (табл. 5.5, рис. 5.16, 10). За короткотривалого теплового стресу хлоропласти округлювались, грани нерівномірно розподілялись у стромі (рис. 5.16, 5). Відбувалась деструкція ламел строми, спостерігалось незначне потовщення тилакоїдів гран і збільшення ширини люменального простору (рис. 5.16, 6, 7). Кількість та об'єм крохмальних зерен зменшилися (табл. 5.5). У цитоплазмі порівняно з контролем та умовами охолодження збільшилась кількість ліпідних крапель (табл. 5.5). Їхнє формування в клітинах мезофілу листків пшениці Подолянка у відповідь на тепловий стрес відбувалося на тлі підвищеної активності двох асоційованих із мембраною ізоформліпоксигенази ЛОГ-1 ($pH_{\text{опт}} 7,5$) і ЛОГ-2 ($pH_{\text{опт}} 5,5$) – ключового ензиму метаболізму поліненасичених жирних кислот (ПНЖК) (Babenko et al., 2017).

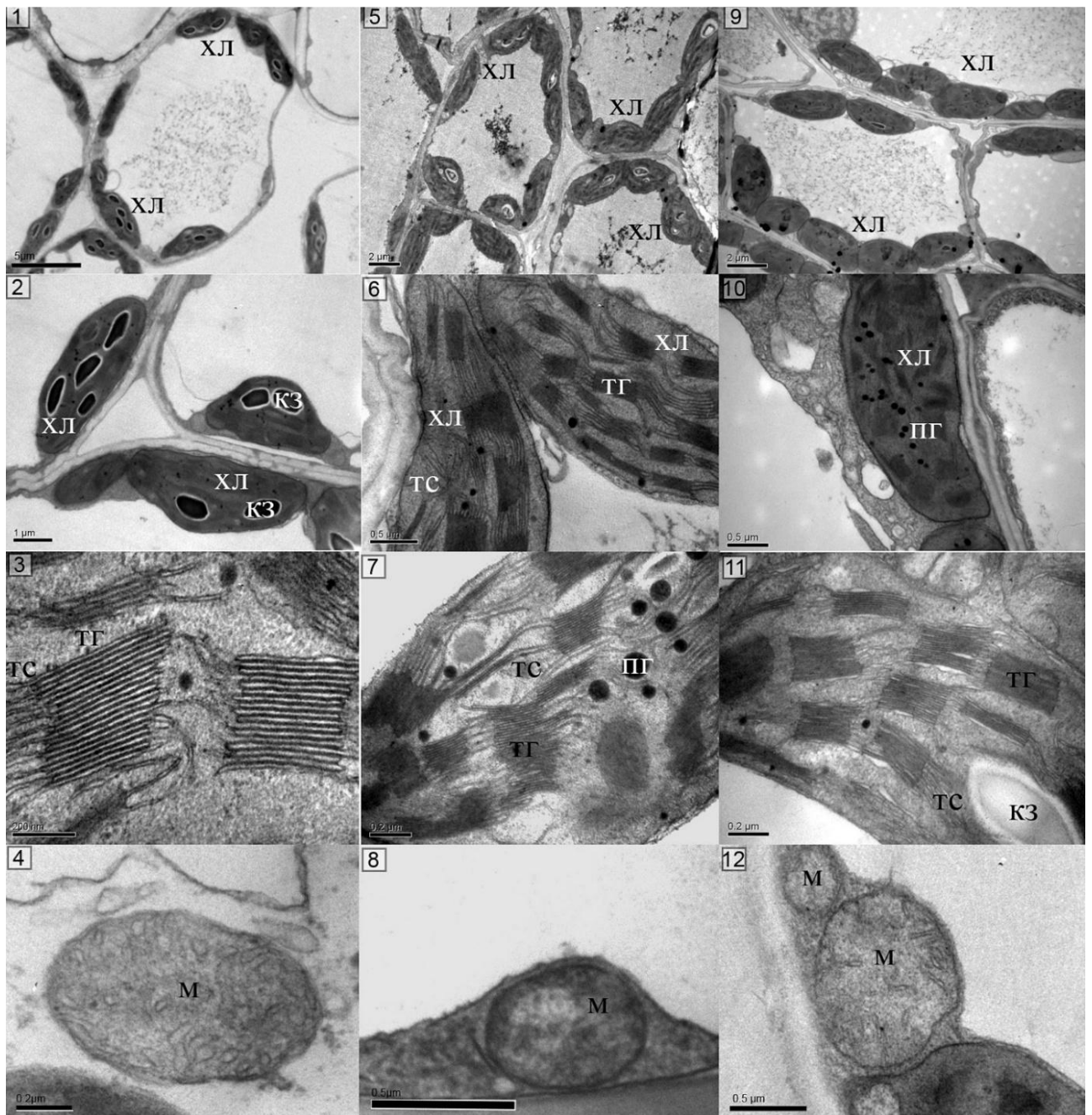


Рис. 5.16. Особливості ультраструктурної організації клітин мезофілу листків 14-добових рослин пшениці Подолянка. Зрізи отримані з середньої частини другого листка: 1–4 – контроль; 5–8 – тепловий стрес (+40 °С, 2 год); 9–12 – охолодження (+4 °С, 2 год). Позначення: Хл – хлоропласт, М – мітохондрія, КЗ – крохмальне зерно, ТГ – тилакоїди гран, ТС – тилакоїди строми, ПГ – пластоглобула

Повідомлялось, що висока температура та посуха спричинили накопичення ліпідних крапель і зменшення кількості крохмалю в хлоропластах пшениці (Vassileva et al., 2011). Мітохондрії в клітинах мезофілу контрольних рослин мали овальну форму, характеризувалися електронно-щільним матриксом і численними розвиненими кристами пластинчастого типу (рис. 5.16, 4). За температурних стресів кількість мітохондрій зростала, помітно «розбухали», мембрани крист, які ставали менш контрастними (табл. 5.5).

Клітини мезофілу листків 18-добових рослин пшениці Подолянка мали типову ортодоксальну структуру, овальну форму, внутрішня будова являла собою шар цитоплазми з зануреними в неї органами і центральною вакуолею. Хлоропласти розташовані вздовж плазмалеми. На діаметральних зрізах клітин мезофілу контрольних і дослідних рослин в середньому виявлено 6–9 хлоропластів (табл. 5.6, рис. 5.17, 1). В контрольному варіанті хлоропласти мали овальну форму, їхні грани складалися зі щільно упакованих тилакоїдів, від термінальних ділянок яких відходять тилакоїди строми. За чисельністю переважали грани з 10–20 тилакоїдами (рис. 5.17, 2, 3). У хлоропластах трапляються пластоглобули, розташовані поблизу тилакоїдів строми та багато крохмальних зерен розміром $0,66 \pm 0,04$ (табл. 5.6, рис. 5.17, 2). У цитоплазмі присутня незначна кількість ліпідних крапель (табл. 5.6).

Таблиця 5.6. Вплив помірної ґрунтової посухи на ультраструктурні показники клітин мезофілу листків рослин пшениці Подолянка та спельти Франкенкорн

Показник	Пшениця		Спельта	
	Контроль	Посуха	Контроль	Посуха
Площа перерізу клітини, мкм ²	220,8±7,22	198,26±4,75	355,9±8,41*	276,62±6,11
Кількість хлоропластів, од.	6,3±0,42	5,8±0,38	10,5±0,71	9,3±0,67
Площа перерізу хлоропласту, мкм ²	5,4±0,38	6,37±0,31	11,9±0,92	7,8±0,59
Кількість крохмальних зерен, од.	2,0±0,14	0,38±0,03	1,7±0,09	1,5±0,06*
Площа перерізу крохмальних зерен, мкм ²	0,66±0,04	0,54±0,03	0,72±0,05	0,35±0,04
Кількість пластоглобул, од.	9±0,64	11,6±0,82*	17±1,24	22,2±1,37
Кількість мітохондрій	8,0±0,51	9,5±0,75*	9,4±0,76	8,1±0,59
Площа перерізу мітохондрій, мкм ²	0,31±0,03	0,32±0,03	0,34±0,04	0,45±0,19

Примітка: * – достовірні відмінності між показниками контрольної та експериментальної груп; $P \leq 0,01$, $n = 100$, середні значення $\pm$ SE.

За умов ґрунтової посухи об'єм клітин мезофілу зменшився, вакуолі були майже непомітні, а решту об'єму займали хлоропласти, що зберегли матрикс і тилакоїдну систему. Плазмолема залишалась інтактною. В умовах посухи значні структурні зміни відбулися в ядрі клітин. Гетерохроматин займав майже весь об'єм ядра, лише невеликі ділянки були зайняті нуклеоплазмою (рис. 5.17, 5). Хлоропласти в клітинах рослин пшениці, які зазнали впливу ґрунтової посухи, мали витягнуту форму, їхні розміри зменшувались (табл. 5.6, рис. 5.17, 6, 7, 8), що, вірогідно, обумовлено зменшенням обводнення тканин внаслідок зростання транспірації. Однак порушення цілісності мембран не спостерігалися. Тилакоїдна система хлоропластів не зазнавала істотних змін за дії посухи. Простежувались незначні порушення міжгранальних з'єднань і руйнування ламел строми.

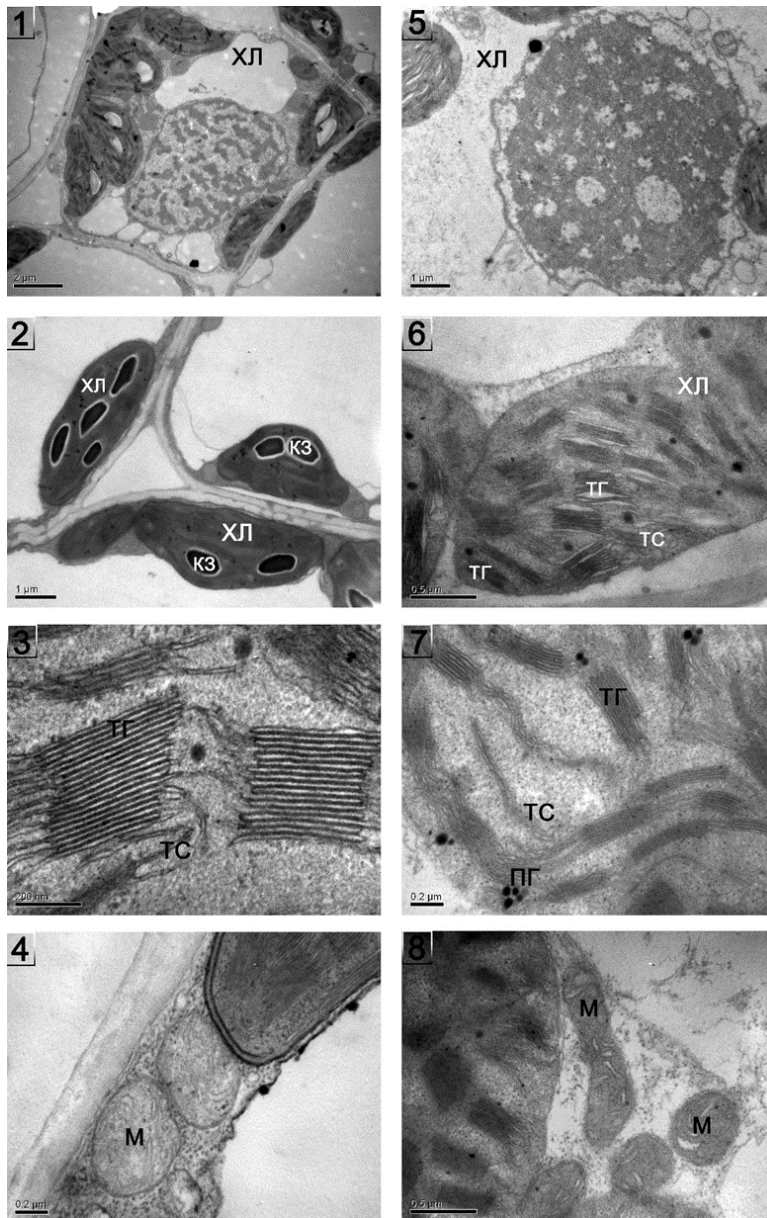


Рис. 5.17. Особливості ультраструктурної організації клітин мезофілу листків 18-добових рослин пшениці Подолянка за умови помірної ґрунтової посухи: 1-4 – контроль; 5-8 – ґрунтова посуха. Позначення: Хл – хлоропласт, М – мітохондрія, КЗ – крохмальне зерно, ТГ – тилакоїди гран, ТС – тилакоїди строми

Відбулась часткова деструкція тилакоїдних мембран гран, а саме: хвилеподібна упаковка тилакоїдів і розширення люменальних проміжків (рис. 5.17, 6). У хлоропластах за умов ґрунтової посухи зменшились кількість і розмір крохмальних зерен (рис. 5.17, 6, 7), у стромі з'явилися численні пластоглобули (табл. 5.6). Збільшення числа пластоглобул у хлоропластах належить до неспецифічних реакцій і відбувається за різних стресів (Salem-Fnayou et al., 2011). Мітохондрії в клітинах мезофілу контрольних рослин пшениці були овальної форми, характеризувалися електронно-щільним матриксом і численними розвиненими кристами пластинчастого типу (рис. 5.17, 4). За умов помірної посухи мітохондрії помітно «розбухали», мембрани крист ставали менш електронно-щільними, що свідчить про зміни їхнього ліпідного складу.

Клітини мезофілу листка 14-добових рослин спельта Франкенкорн мали овальну форму. Внутрішня будова клітин являє собою шар цитоплазми з зануреними в неї органелами і центральною вакуолею. Хлоропласти були розташовані вздовж плазмалем. На діаметральних зрізах клітин мезофілу контрольних і дослідних рослин в середньому виявлено 10–11 хлоропластів (табл. 5.7). В контрольному варіанті хлоропласти мали овальну форму. Їхні грани склалися з щільно упакованих тилакоїдів, від термінальних ділянок яких відходили тилакоїди стромы. Переважали за чисельністю грани, які містять до 11–15 тилакоїдів (рис. 5.18, 1, 2). У хлоропластах трапляються пластоглобули, розташовані поблизу тилакоїдів стромы, і незначна кількість крохмальних зерен розміром $0,15 \pm 0,02$ мкм (табл. 5.7). У цитоплазмі присутні ліпідні краплі (табл. 5.7). В ядрі контрольних рослин відмічено електронно-щільні ділянки конденсованого хроматину (рис. 5.18, 3). У хлоропластах за короткотривалого охолодження збільшувались кількість та розмір крохмальних зерен (табл. 5.7, рис. 5.18 4, 5). Відомо, що вплив абіотичних стресів, таких як холод і посуха викликають накопичення цукрів у рослин (Yamada, Osakabe, 2018). Виявлені зміни можуть бути пов'язані з порушеннями в системі відтоку асимілятів (сахарози) за умов низької температури. Короткочасна дія низької позитивної температури призвела до появи в стромі хлоропластів численних пластоглобул (табл. 5.7, рис. 5.18, 5). Їхня кількість значно перевищувала чисельність, зазначену після дії високої температури, і в контролі. Протеомні та ультраструктурні дослідження пластоглобул свідчать про їхню роль у стабілізації тилакоїдних мембран при окислювальних пошкодженнях за дії стресорів. Вони є місцем зберігання ліпідоподібних речовин (таких, як каротиноїди, токоферол, пластохинон) і специфічних для пластоглобул білків з ензимними та структурними функціями (Austin et al., 2006; Vidi et al., 2006).

Таблиця 5.7. Вплив короткотривалих теплового стресу та охолодження на ультраструктурні показники клітин мезофілу листків 14-добових рослин спельти Франкенкорн

Показник	Контроль	Тепловий стрес	Охолодження
Площа перерізу клітини, мкм ²	220,35±16,09	211,99±16,32	264,22±7,85*
Кількість хлоропластів на перерізі клітини, од.	12,93±0,78	12,80±0,74	12,87±0,62
Площа хлоропласту, мкм ²	5,45±0,35	5,39±0,33	6,54±0,32*
Кількість крохмальних зерен на переріз хлоропласта, од.	0,73±0,04	0,71±0,06	0,62±0,04*
Площа крохмальних зерен у стромі хлоропласту, мкм ²	6,13±0,29	6,20±0,47	6,33±0,41
Кількість пластоглобул на переріз хлоропласта, од.	0,15±0,01	0,16±0,03	0,18±0,01*
Кількість мітохондрій на перерізі клітини, од.	0,40±0,13	4,47±0,31*	2,07±0,43*
Площа мітохондрій, мкм ²	220,35±16,09	211,99±16,32	264,22±7,85*
Кількість ліпідних крапель на перерізі клітини, од.	12,93±0,78	12,80±0,74	12,87±0,62

Примітка: * – достовірні відмінності між показниками контрольної та експериментальної груп для; ** – $P \leq 0,01$, $n = 100$; *** – $P \leq 0,001$, $n = 100$, середні значення $\pm$ SE.

При тепловому стресі хлоропласти набували лінзовидної форми, їхні грани нерівномірно розподілялись у стромі. Така форма хлоропластів, вірогідно, обумовлена загальним зменшенням обводнення тканин внаслідок зменшення рівня транспірації. Висока температура викликала часткову деструкцію тилакоїдних мембран, а саме хвилеподібну упаковку тилакоїдів гран і значне розширення люмінальних проміжків (табл. 5.7, рис. 5.18, 7, 8).

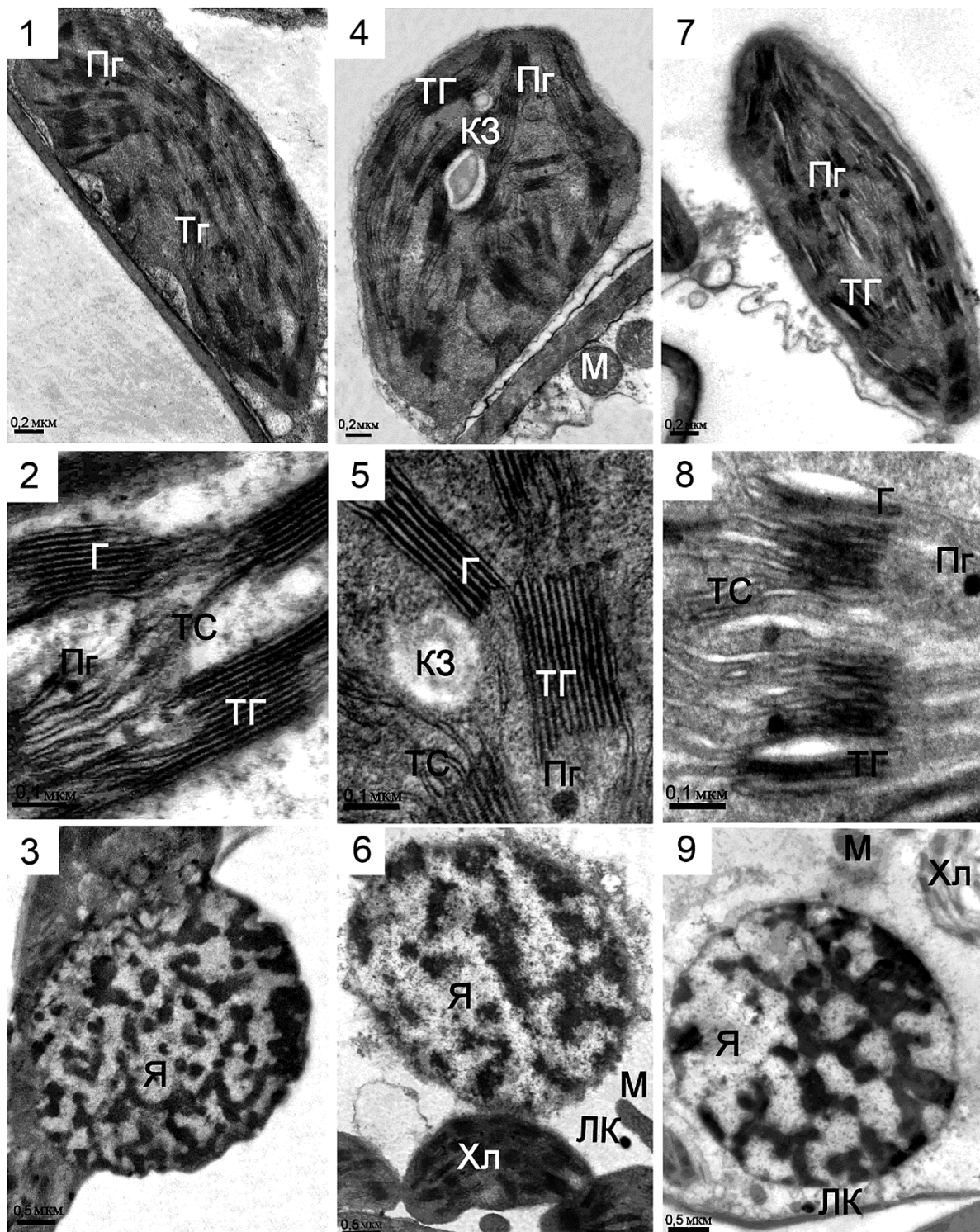


Рис. 5.18. Особливості ультраструктурної організації клітин мезофілу листків спельти Франкенкорн. 1–3 – контроль; 4–6 – охолодження (+4 °С, 2 год); 7–9 – тепловий стрес (+40 °С, 2 год). Позначення: Хл – хлоропласт, Я – ядро, М – мітохондрія, ЛК – ліпідна крапля, КЗ – крохмальне зерно, ТГ – тилакоїди гран, ТС – тилакоїди строми, Г – грана, Пг – пластоглобула

Кількість і об'єм крохмальних зерен за умов гіпертермії дещо зменшувався (табл. 5.7). У цитоплазмі порівняно з контролем та умовами охолодження збільшилась кількість ліпідних крапель. Формування численних ліпідних крапель в клітинах мезофілу листків спельти Франкенкорн у відповідь на

тепловий стрес відбувалось на тлі підвищеної активності двох мембранозв'язаних ізоформ ліпоксигенази – ключового ферменту метаболізму поліненасичених жирних кислот (Бабенко, 2018). За температурних стресів у клітинах мезофілу листків спельти простежувалось посилення конденсації хроматину в ядрі (рис. 5.18, 6, 9) (Babenko et al., 2019a, b).

Мітохондрії в клітинах мезофілу контрольних рослин спельти були округлої форми, характеризувалися електронно-щільним матриксом і численними розвиненими кристами пластинчастого типу (рис. 5.19, 1). За дії високої температури мітохондрії помітно «розбухали», мембрани крист ставали менш контрастними (Бабенко та ін., 2018). Спостерігалось часткове просвітлення матриксу органел (рис. 5.19, 2), кількість яких зростала (табл. 5.7). Після охолодження частина мітохондрій (40%) зберігала округлу форму (рис. 5.19, 3) і розміри, близькі до контрольних, однак окремі органели набували «чашоподібної» (рис. 5.19, 4) та лінзовидної форми (рис. 5.19, 5), зустрічалися також мітохондрії «гантелеподібної» форми (рис. 5.19, 6) (Babenko et al., 2019a, b).

Форма мітохондрій належить до динамічних структурних показників органел. У теплолюбних рослин за умов холодного стресу зміна форми мітохондрій супроводжується зменшенням кількості крист, що розглядається як ознака їхнього пошкодження. У холодостійких рослин зміна форми мітохондрій на гантелеподібну та чашоподібну має зворотний характер, що є адаптивною реакцією (Vella et al., 2012). За умови охолодження відбулось незначне зростання розмірів клітин мезофілу листка 14-добових рослин спельти (табл. 5.7). Хлоропласти набули більш округлої форми (рис. 5.18, 4). Відбулось незначне потовщення тилакоїдів гран і збільшення ширини люмінального простору (табл. 5.8). Тилакоїди гран були добре розвинені та щільно прилягали один до одного. Спостерігалось рівномірне розташування гран в стромі хлоропластів (рис. 5.18, 5).

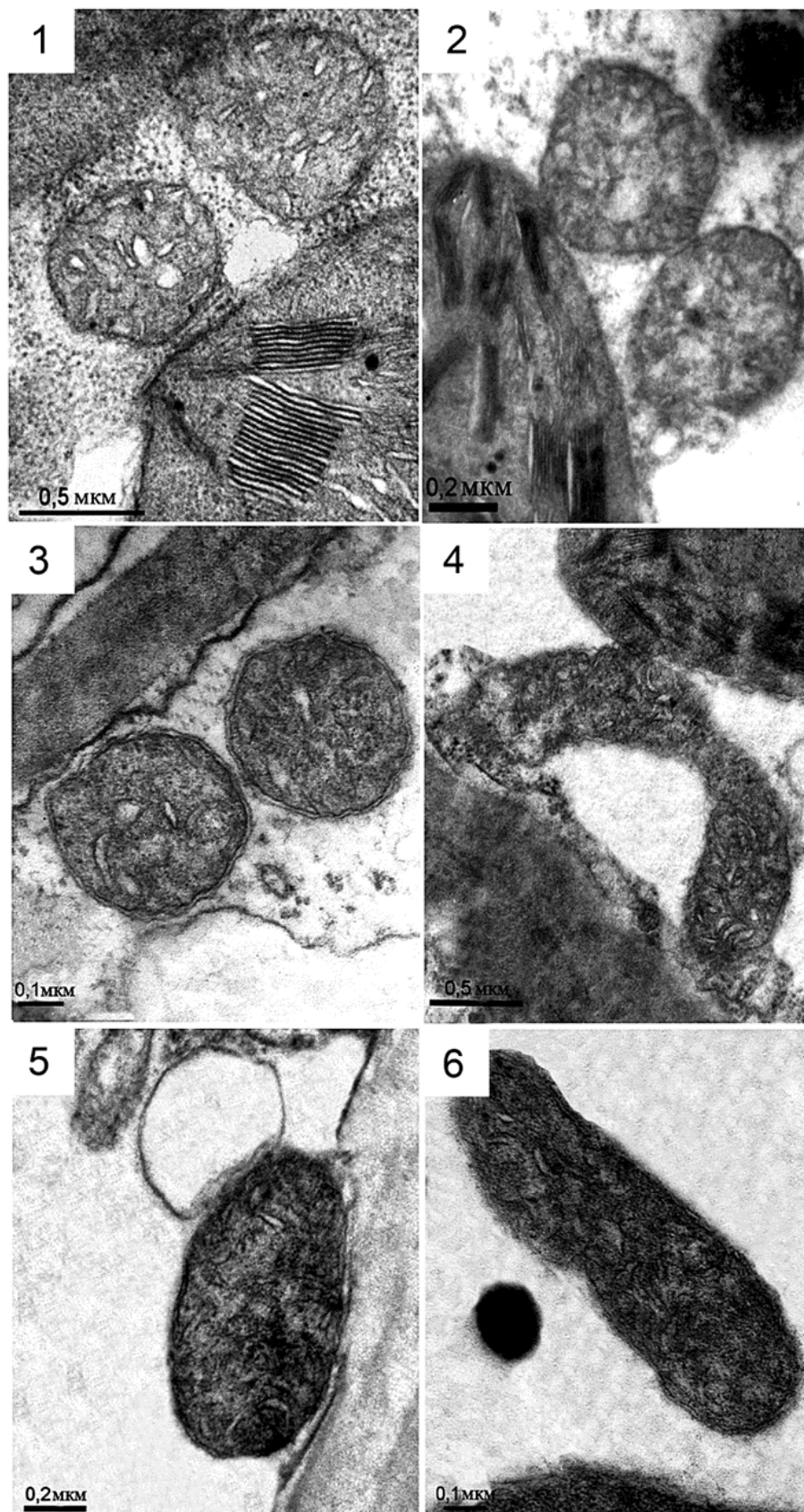


Рис. 5.19. Особливості ультраструктури мітохондрій спельти Франкенкорн. 1 – контроль; 2 – тепловий стрес (+40 °С, 2 год); 3–6 – охолодження (+4 °С, 2 год)

Таблиця 5.8. Вплив короткотривалих теплого стресу та охолодження на розміри тилакоїдів у гранах хлоропластів клітин мезофілу листків 14-добових рослин спельти Франкенкорн

Варіанти досліджу	Товщина гран тилакоїдів, мкм	Ширина люмінального простору, мкм
Контроль	8,88±0,04	7,59±0,02
Тепловий стрес	14,47±0,05***	11,47±0,04***
Охолодження	9,99±0,05***	8,36±0,03***

Примітка: *** – достовірні відмінності між контрольною та експериментальною групою для $P \leq 0,001$, $n = 100$, середні значення $\pm SE$.

Хлоропласти в клітинах 18-добових рослин спельти Франкенкорн за помірної ґрунтової посухи мали витягнуту форму, їхні розміри зменшувалися (табл. 5.6, рис. 5.20, 6, 7, 8), що обумовлено зменшенням обводнення тканин внаслідок зростання рівня транспірації. Однак порушення цілісності мембран не спостерігалися. Тилакоїдна система хлоропластів не зазнала істотних структурних змін. Простежувались незначні порушення міжгранальних з'єднань, руйнування ламел строми. Відбулась часткова деструкція мембран тилакоїдів гран. Спостерігалась хвилеподібна упаковка тилакоїдів і розширення люменальних проміжків (рис. 5.20, 6). У хлоропластах зменшились кількість і розмір крохмальних зерен (рис. 5.20, 6, 7), у стромі з'явилися численні пластоглобули (табл. 5.6). Ці структурні зміни свідчать про значне порушення метаболічних процесів у рослин спельти Франкенкорн. Водний дефіцит регулював активність мембранозв'язаних форм ЛОГ, які диференційовано залучені до адаптації за умов посухи. Спельта як вид, що може зростати в гірській місцевості, характеризується високою морозо- та вологостійкістю, проте низькою посухостійкістю. У клітинах мезофілу листків посухостійкої пшениці Подолянка подібні зміни були подібні до змін, зафіксованих у спельти, і включали ущільнення ядра, розрихлення та деформацію тилакоїдів строми та гран, зникнення крохмальних зерен, збільшення кількості ліпідних крапель в цитоплазмі, однак ці зміни були менш вираженими.

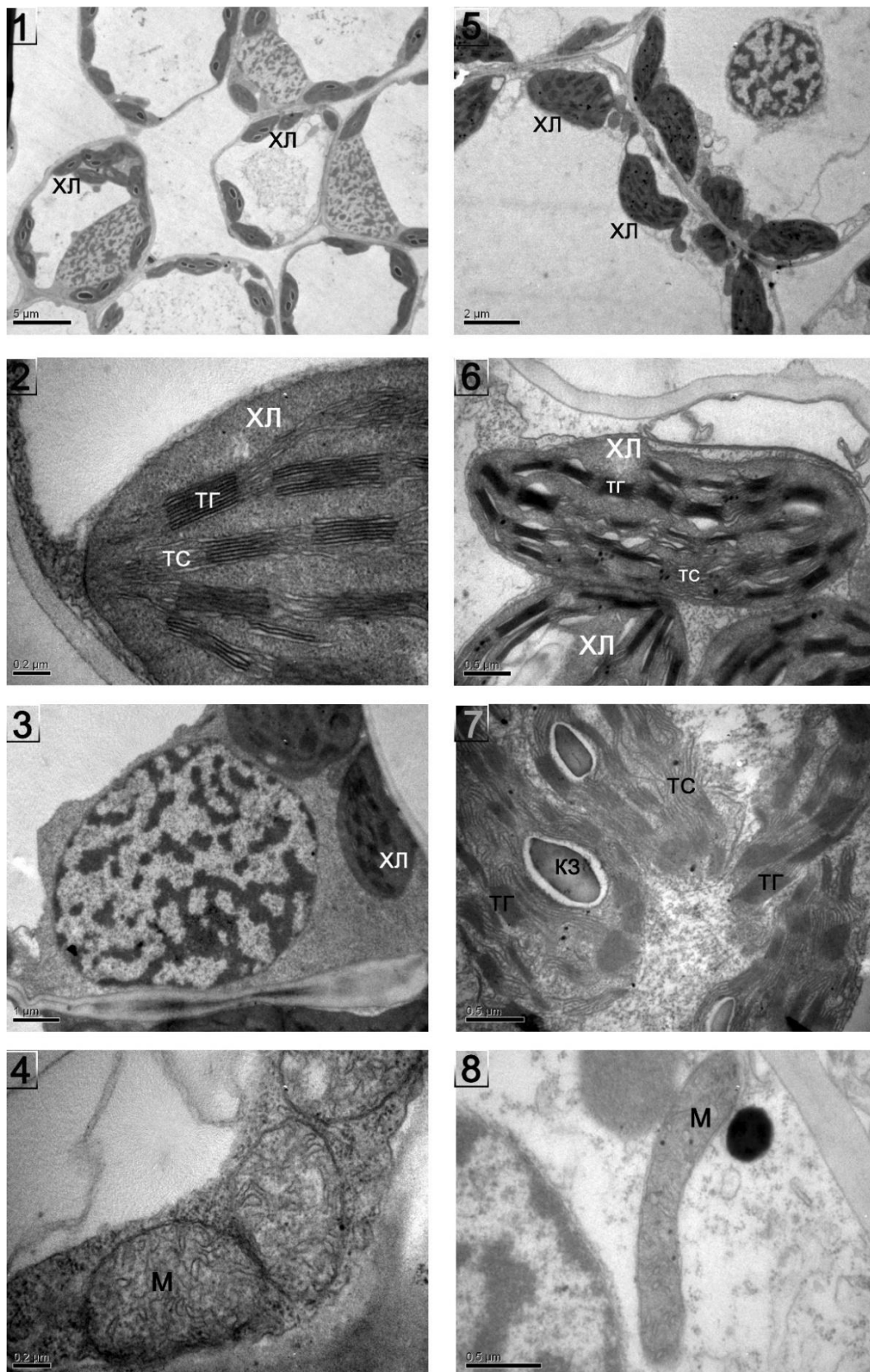


Рис. 5.20. Особливості ультраструктурної організації клітин мезофілу листків спельти Франкенкорн за умов ґрунтової посухи: 1–4 – контроль; 5–8 – ґрунтова посуха. Позначення: Хл – хлоропласт, М – мітохондрія, КЗ – крохмальне зерно, ТГ – тилакоїди гран, ТС – тилакоїди строми, ПГ – пластоглобула

Мітохондрії в клітинах мезофілу контрольних рослин спеліти Франкенкорн були овальної форми, характеризувались електронно-щільним матриксом і розвиненими кристами пластинчастого типу (рис. 5.20, 4). За умов помірної посухи мітохондрії помітно «розбухали», мембрани крист ставали менш контрастними. Утворення різних форм мітохондрій може вказувати на їхній енергетичний статус, а зміна їхньої морфології розглядається як один з ранніх індикаторів впливу процесу ПОЛ на клітину (Yoshinaga et al., 2005). З використанням ПОЛ-індукуючих агентів показано, що морфологічні зміни мітохондрій відбуваються на тлі роз'єднання окислювального фосфорилування в дихальному ланцюгу, що є стресовою реакцією. Однак, чи визначаються конформаційні зміни мітохондрій їхнім енергетичним станом або ж на енергетичний стан впливають конформаційні зміни, залишається нез'ясованим (Yoshinaga et al., 2005). Показано, що за посухи у рослинах сої зменшувалась площа поверхні листків, відбувався набряк хлоропластів, пошкоджувались їхні зовнішня та внутрішня мембрани, накопичувались пластоглобули, зменшувався вміст хлорофілу (Carrera et al., 2021). Посуха гальмувала ріст, індукувала зменшення вмісту хлорофілу, швидкості фотосинтезу та транспірації, продихової провідності й вмісту CO₂ у ячменю (Gill et al., 2017).

Вивчення зрізів у трансмісійному електронному мікроскопі показало, що клітини мезофілу листків 14-добових рослин жита Богуславка мали типову ортодоксальну ультраструктуру, овальну форму. Внутрішня будова була представлена шаром цитоплазми з зануреними у неї органелами і центральною вакуолею. Хлоропласти були розташовані в шарі цитоплазми вздовж плазмалемі. На діаметральних зрізах клітин мезофілу контрольних і стресованих рослин у середньому виявлено 7–11 хлоропластів (табл. 5.9, рис. 5.21).

Хлоропласти контрольного варіанту були овальної форми (рис. 5.21, 1, 2). Їхні грани складались із щільних тилакоїдів, від термінальних ділянок яких відходили тилакоїди строми. За чисельністю переважали грани, сформовані 10–20 тилакоїдами (рис. 5.21, 3). У хлоропластах траплялись розташовані поблизу окремих тилакоїдів строми пластоглобули і крохмальні зерна розміром $0,53 \pm 0,03$ мкм² (табл. 5.9, рис. 5.21, 2). Хлоропласти у клітинах мезофілу листків жита після теплового стресу збільшились у розмірі, мали округлу форму на відміну від овальної, яка характерна для органел контрольного варіанту (рис. 5.21, 5, 6). Грани нерівномірно розподілялись у стромі. Відбулась деструкція ламел строми, спостерігалось потовщення тилакоїдів гран і збільшення ширини люменального простору (рис. 5.21, 7). Зросла кількість пластоглобул у стромі хлоропластів й кількість ліпідних крапель у цитоплазмі.

Таблиця 5.9. Вплив короткотривалих теплового стресу та охолодження на ультраструктурні показники клітин мезофілу листків 14-добових рослин жита Богуславка

Показник	Контроль	Тепловий стрес	Охолодження
Площа перерізу клітини, мкм ²	373,02±4,36	420,50±5,65*	399,33±10,39*
Кількість хлоропластів на перерізі клітини, од.	11,40±0,26	9,40±0,14*	8,43±0,24*
Площа хлоропластів, мкм ²	12,58±0,22	19,17±0,41*	14,95±0,37*
Кількість крохмальних зерен у стромі хлоропласту, од.	1,08±0,16	0,87±0,09*	0,66±0,07*
Площа крохмальних зерен у стромі хлоропласту, мкм ²	0,53±0,03	0,45±0,11*	0,12±0,01*
Кількість пластоглобул на переріз хлоропласта, од.	9,45±,23	11,07±0,37*	10,87±0,32*
Кількість мітохондрій на перерізі клітини, од.	6,26±0,20	7,50±0,11*	7,33±0,25*
Площа мітохондрій, мкм ²	0,30±0,03	0,40±0,22*	0,55±0,02*
Кількість ліпідних крапель на перерізі клітини, од.	0,25±0,04	2,40±0,16*	1,05±0,08*

Примітка: * – достовірні відмінності між контрольною та експериментальною групою для $P \leq 0,001$, $n=100$, середні значення $\pm$ SE.

Подібні ефекти впливу високої температури ми спостерігали раніше в клітинах мезофілу листків суріпиці озимої, щиріці хвостатої та озимої пшениці сорту Володарка (Kosakivska et al., 2008; Климчук та ін., 2011, 2012; Babenko et al., 2014).

Після дії низької позитивної температури розмір клітин мезофілу та хлоропластів збільшився (табл. 5.9, рис. 5.21, 9, 10), що обумовлено зростанням обводнення тканин внаслідок зменшення транспірації. Спостерігалась поява хлоропластів неправильної форми з виступами та інвагінаціями (струмулами) в межах органели. Наявність таких інвагінацій призводить до збільшення площі поверхні пластид, об'єму стромы та прискорює обмін метаболітами між цитоплазмою і хлоропластами та іншими органелами (Bilyavska et al., 2019). Порушень цілісності мембран хлоропластів не спостерігалось. Тилакоїдна система хлоропластів не зазнала істотних змін. Простежувались незначні порушення міжгранальних з'єднань і руйнування ламел стромы. Відбулась часткова деструкція тилакоїдних мембран гран. У хлоропластах гранальні тилакоїди після дії високої температури набули хвилеподібної форми,

спостерігали розширення люменальних проміжків (рис. 5.21, 11). Зменшились кількість і розмір крохмальних зерен у хлоропластах (рис. 5.21, 10), у стромі з'явилися численні пластоглобули (табл. 5.9, рис. 5.21, 11).

Мітохондрії в клітинах мезофілу контрольних рослин мали округлу форму, характеризувались електронно-щільним матриксом і численними розвинутими кристами пластинчастого типу, що свідчило про високу функціональну активність органел (рис. 5.21, 4). За дії теплового стресу мітохондрії помітно «розбухли», мембрани крист стали менш контрастними та частково дезорганізованими. Їхня кількість у клітинах значно зросла (табл. 5.9, рис. 5.21, 8), що може відображати компенсаторну реакцію на підвищення енергетичних потреб.

Після короткотривалої дії низької температури морфологія органел зазнала суттєвих змін: частина мітохондрій зберегла округлу форму і розміри, наближені до показників контрольних рослин, однак деякі органели набули характерної лінзовидної та гантелеподібної форми (рис. 5.21, 12). За обох варіантів температурних стресів цілісність мітохондріальних мембран не порушувалась і мітохондріальний матрикс не сполучався з цитоплазмою, що засвідчує збереження функціональної активності органел.

Структурна реорганізація хлоропластів є одним із ключових факторів адаптації рослин (Bilyavska et al., 2019). У чутливих до холоду рослин хлоропласти першочергово зазнають структурних пошкоджень внаслідок охолодження (Taylor, Craig, 1971; Wise et al., 1983; Kang et al., 2007). У хлоропластах холодостійкої озимої пшениці та спельти за дії низької температури гранальні тилакоїди були добре розвинені й щільно прилягали один до одного. Зафіксоване регулярне розташування гран у стромі хлоропластів, збільшення кількості та розміру крохмальних зерен (Babenko et al., 2018, 2019a, b).

Наші дослідження показали, що у холодостійких рослинах жита Богуславка за дії низької позитивної температури суттєвої ультраструктурної перебудови тилакоїдів хлоропластів не зазначено, водночас, за дії високої температури відбулося руйнування строми, потовщення тилакоїдів гран, збільшення ширини люменального просвіту. Кількість пластоглобул у стромі хлоропластів та кількість ліпідних крапель у цитоплазмі зросла. Повідомлялось, що висока температура й посуха спричиняли накопичення ліпідних крапель і зменшення кількості крохмалю в хлоропластах пшениці (Vassileva et al., 2011).

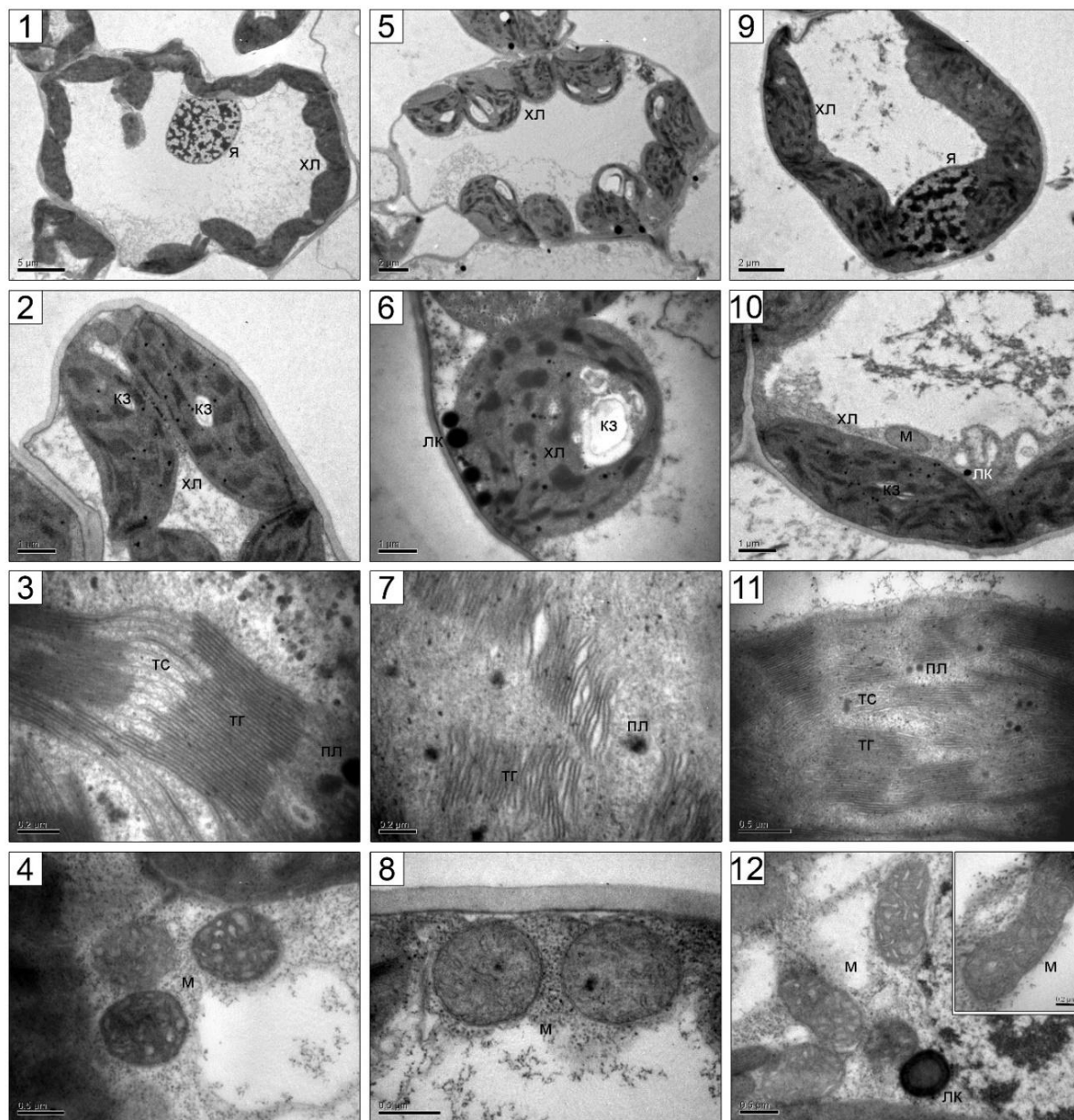


Рис. 5.21. Ультраструктурна організація клітин мезофілу листків жита Богуславка. Зрізи отримані з середньої частини другого листка. 1–4 – контроль; 5–8 – тепловий стрес (+40 °С, 2 год); 9–12 – охолодження (+4 °С, 2 год). Позначення: Хл – хлоропласт, М – мітохондрія, КЗ – крохмальне зерно, ТГ – тилакоїди гран, ТС – тилакоїди строми, ПГ – пластоглобула, Я – ядро, ЛК – ліпідна крапля

Морфологія мітохондрій відзначається динамікою, змінюється залежно від функціонального стану органел (Logan, 2006). Раніше ми показали, що за дії низької температури в морозостійкої озимої пшениці Володарка утворювались «гантелеподібні» мітохондрії (Babenko et al., 2018), а в холодостійкої спельти Франкенкорн до 40% мітохондрій зберігали округлу форму та утворювались органили лінзовидної, «гантелеподібної» і «чашоподібної» форми (Babenko et al., 2019a, b). Припускають, що за такої форми зростає площа поверхні мітохондрій, що посилює обмін метаболітами з цитоплазмою (Vella et al., 2012). Збільшення

розмірів мітохондрій сприяє підвищенню дихальної активності клітин (Armstrong et al., 2006). Мітохондрії проявляють надзвичайну пластичність у транспорті електронів і розсіюванні енергії. Альтернативний оксидазний шлях, який відокремлює дихання від синтезу АТФ у мітохондріях, може покращати продуктивність рослин, зменшити накопичення АФК (Fiorani et al., 2005; Atkin, Macherel, 2009).

В останні десятиліття сформувалося уявлення, згідно з яким ушкоджуюча дія температурного стресу починається з порушень структури і функцій мембран (Lee et al., 2005). Припускають, що формування стійкості до високої температури пов'язане зі збільшенням частки ненасичених жирних кислот у складі ліпідів мембран (Theocharis et al., 2012). Зміни жирнокислотного складу ліпідів, спрямовані на підтримку плинності мембран на необхідному для функціонування фотосинтетичного та енергетичного апаратів рівні, дозволяють рослині вижити за короткотривалих екстремальних температур (Rurek, 2014). Так, більша гнучкість і еластичність мембран морозостійких рослин сприяють збільшенню об'єму мітохондрій, що забезпечує вищий енергетичний потенціал. І, навпаки, менша гнучкість мембран чутливих до охолодження тканин заважає клітині змінювати швидкість окислення, сприяє зниженню проникності для субстратів окислення, веде до накопичення ушкоджуючих інтермедіатів. Інтенсифікація процесів окислення мембранних ліпідів, у тому числі перекисне окислення ліпідів (ПОЛ), належить до універсальних сигнальних механізмів, які запускають адаптивні програми. ПОЛ ініціюється α -диоксигеназами та ліпоксигеназами (ЛОГ). Ліпоксигеназний каскад є джерелом фізіологічно активних сполук – оксиліпінів (Babenko et al., 2017).

Узагальнюючи літературні дані та результати власних досліджень можна констатувати, що в клітинах мезофілу листків холодостійких генотипів у перші години впливу позитивних низьких температур відбувається низка ультраструктурних перебудов, спрямованих на адаптацію фотосинтетичного та енергетичного апарату. Ці зміни стосуються, насамперед, ультраструктури хлоропластів, яка зазнає значної реорганізації. Відбувається збільшення площі хлоропластів за рахунок розбухання строми, змінюються кількість і розмір крохмальних зерен і пластоглобул, утворюються виступи та інвагінації в мембрані хлоропластів. Зміни мембранної системи хлоропластів, індуковані холодом, спрямовані на захист локалізованої в мембранах тилакоїдів гран другої фотосистеми (ФСII), яка чутлива до фотоінгібування, тоді як стабільніша ФСI знаходиться в тилакоїдних мембранах строми. Такі зміни в ультраструктурній

організації хлоропластів підтримують фотосинтетичну активність, що сприяє забезпеченню рослин асимілятами за стресових умов.

Оскільки морфофізіологічні особливості злаків рослин малодосліджені, а структурна будова органів відіграє певну роль у формуванні адаптивних властивостей, ми провели мікроструктурний аналіз епідермісу листків спельти Франкенкорн і жита Богуславка (Kosakivska et al., 2018; Babenko et al., 2024). Листкова амфістоматична пластинка спельти Франкенкорн має яскраво-зелене забарвлення. На адаксіальній та абаксіальній епідермах містяться трихоми двох типів: хуки та довгі голкоподібні волоски (рис. 5.22 А, Б). Епідерма вкрита добре розвиненим шаром воску з двома типами кристалів: пластинками з нерівними краями та тубусами, котрі супроводжують замикаючі клітини продихів, що характерно для видів родини *Poaceae* (рис. 5.22 В, Г).

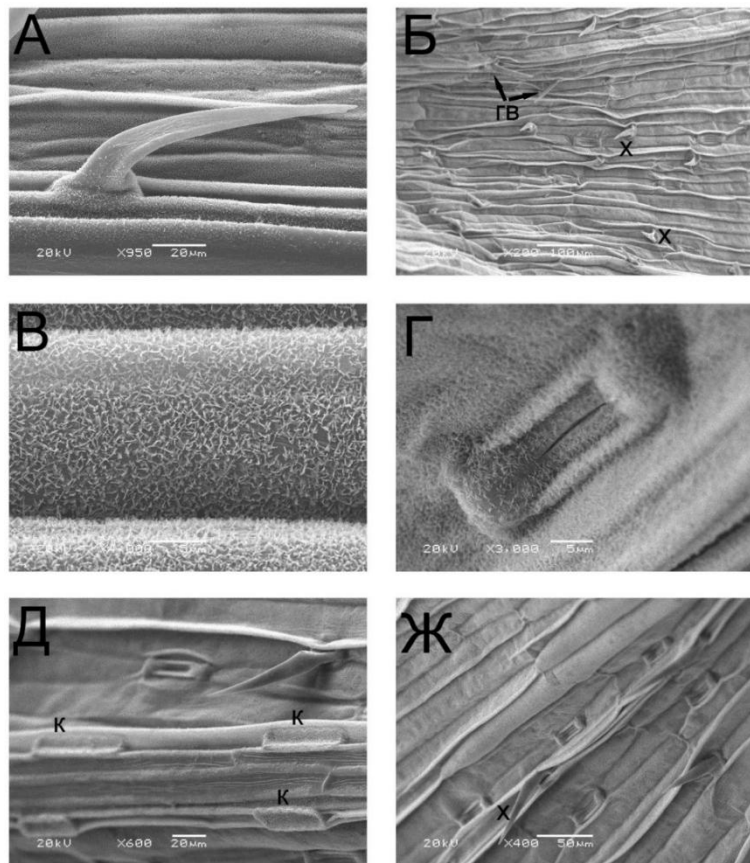


Рис. 5.22. Мікроструктура епідермісу листка 14-добових рослин спельти Франкенкорн (контроль):
А – зовнішній вигляд трихоми типу «хук»;
Б – загальний вигляд адаксіальної поверхні листка;
В – шар воску на адаксіальній поверхні листка;
Г – продих;
Д, Ж – абаксіальна поверхня листка;
К – кремнієві клітини;
Х – «хуки»;
ГВ – голкоподібні волоски

Епідермальна тканина сформована переважно з довгих звивистих клітин. Кремнієві клітини «silicabodies» мають прямокутні проєкції та звивисті обриси й розташовані біля провідних пучків (рис. 5.22 Д). Продихи парацитного типу містяться на обох поверхнях листкової пластинки на одному рівні з основними епідермальними клітинами, орієнтованими вздовж провідних пучків (рис. 5.22 Г, Ж). Замикаючі клітини продихів мають вигляд прямокутників із закругленими

кінцями. Середня частина кожної із замикаючих клітин має дуже товсту стінку, кінцеві ж ділянки – тонкостінні. Кількість продихів (у міжреберній зоні) на 1 мм^2 нараховує $64,44 \pm 7,19$ од., площа продиху становить $42,23 \pm 2,14 \text{ мкм}^2$, довжина продихової щілини – $10,91 \pm 0,64 \text{ мкм}$.

За умов помірної ґрунтової посухи та короткотривалого теплового стресу характерні ознаки епідермісу листкової пластинки спельти Франкенкорн зберігалися (Kosakivska et al., 2018). Разом із тим, збільшилась щільність воску (рис. 5.23 А).

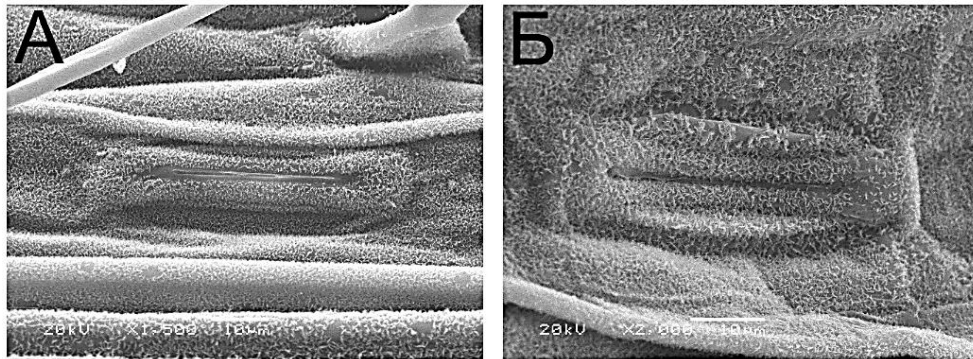


Рис. 5.23. Мікроструктура епідермісу листка рослин спельти Франкенкорн за умов модельованої помірної ґрунтової посухи: А – 18-та доба; Б – короткотривалий тепловий стрес, 14-та доба

Відомо, що первинними функціями кутикули і зокрема кутикулярних восків є захист від надмірного сонячного світла і зменшення випаровування при водному дефіциті (Jenks et al., 2001; Yeats, Rose, 2013). Показано, що таке ущільнення воску в пшениці й арабідопсису відбувалось за рахунок зростання кількості довголанцюгових спиртів (C_{28}) та алканів (C_{29} , C_{31}) (Bernard, Joubès, 2013; Yeats, Rose, 2013; Tian et al., 2024). Мікроструктурний аналіз амфістоматичної листової пластинки спельти Франкенкорн виявив присутність однакової кількості продихів із близькими показниками розмірів продихових щілин на адаксіальній та абаксіальній поверхнях. Після короткотривалого теплового стресу та помірної ґрунтової посухи збільшилась щільність воску на поверхні листової пластинки. Продихи на обох поверхнях листкової пластинки були закриті (рис. 5.23).

Листова пластинка 14-добових рослин жита Богуславка має амфістоматичну будову. Епідерму листової пластинки формують епідермальні клітини, трихоми та продихи. Основну масу складають довгі клітини, які характеризуються витягнутими проекціями та прямокутними обрисами. Парацитарні продихи розташовані рівними рядами в міжреберних зонах на адаксіальній та

абаксіальній поверхнях листової пластинки, на одному рівні з іншими клітинами епідермісу та орієнтовані по жилках листової пластинки. Для довгих клітин епідермісу характерні подовжені виступи та прямокутні контури. Гладка кутикула присутня у всіх зразках. Опушення утворене простими одноклітинними трихомами «хук»-типу, які присутні на адаксіальній та абаксіальній поверхнях листової пластинки. В усіх досліджених зразках по всій поверхні листової пластинки з обох її боків присутні відкладення воску. Виявлений віск одного типу: нерівнокраї рівно- (або різно-) орієнтовані пластинки (рис. 5.24–5.27). Мікроструктура поверхні листків характеризується складчастим рельєфом. За дії високої температури рельєф листової пластинки стає сітчастим (рис. 5.26, 5.27).

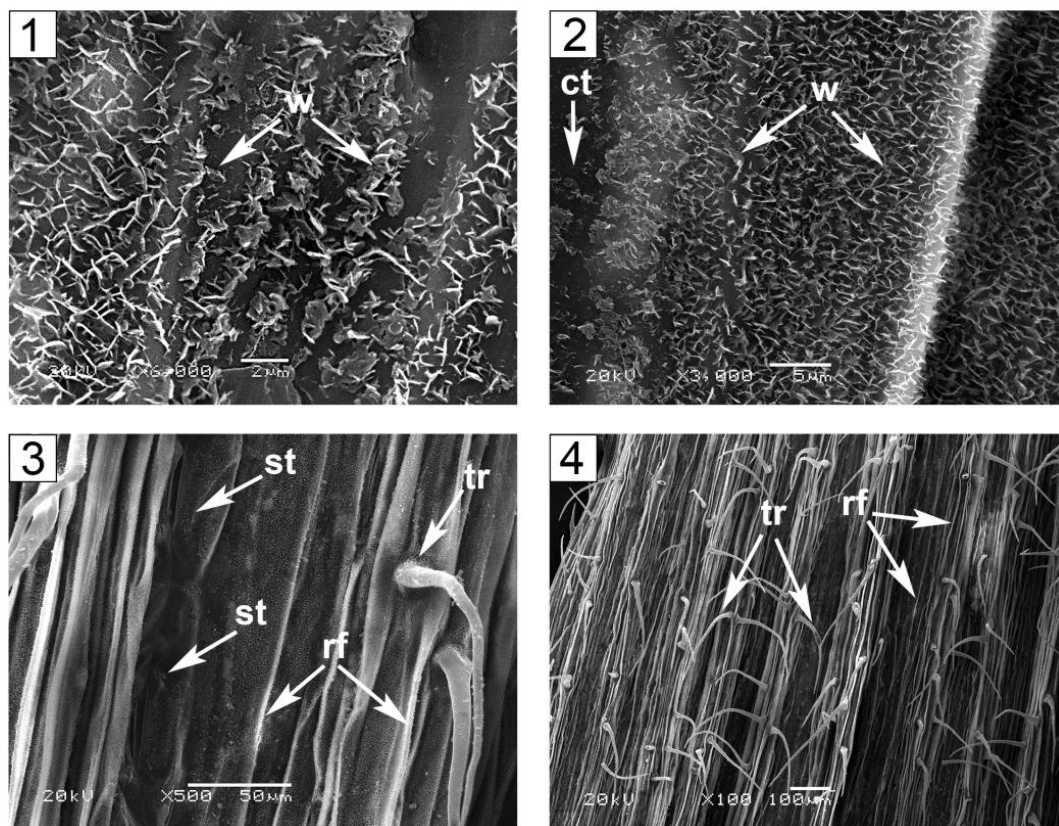


Рис. 5.24. Мікроструктура адаксіального епідермісу листової пластинки жита Богуславка в контролі: 1, 2 – епікутикулярні воскові пластинки; 3 – міжреброва ділянка з продихами; 4 – трихоми. Позначення: w – епікутикулярні воскові пластинки, ct – гладка кутикула, st – продихи, rf – складчастий рельєф, tr – трихоми

Нещодавні дослідження показали, що рослин реагують на дефіцит води збільшенням синтезу кутикулярного та епікутикулярного воску (Shepherd, Griffiths, 2006; Kosma, Jenks, 2007). У рослинах кунжуту, сої та тютюну після короткотривалої дії високої температури і за дефіциту вологи утворювалось більше воску на одиницю площі листків (Jenks et al., 2001; Cameron et al., 2006;

Kim et al., 2007a, b; Kosma et al., 2009).

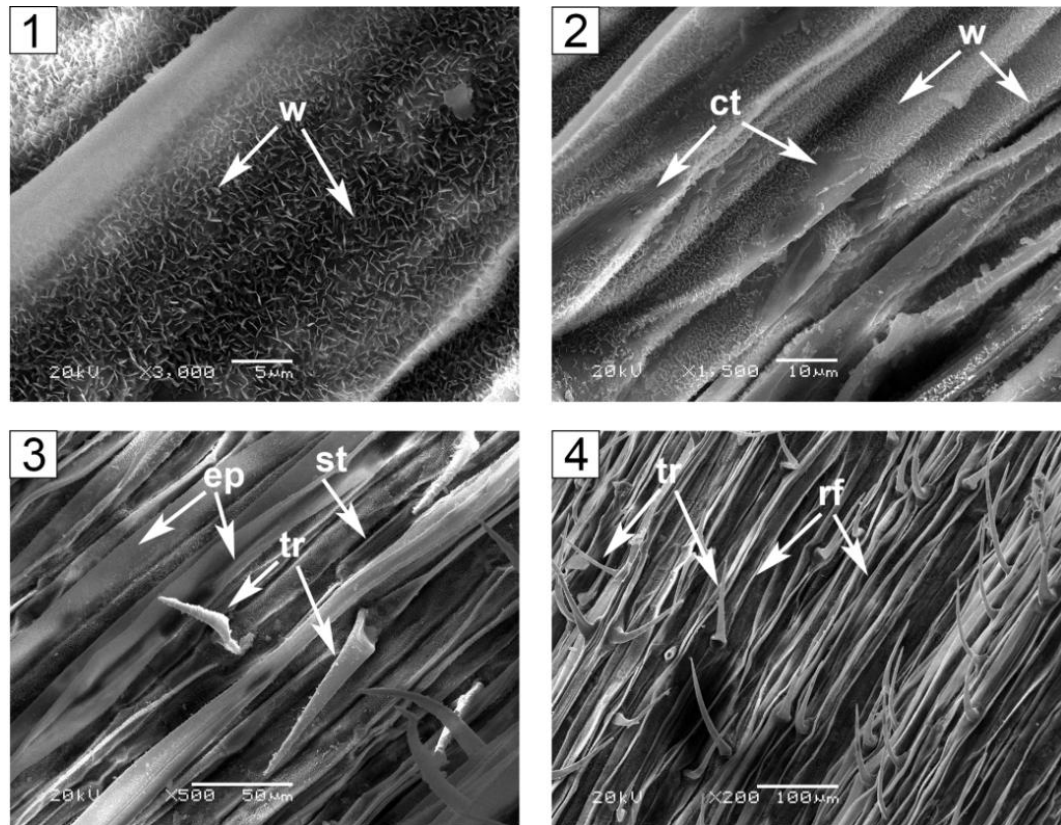


Рис. 5.25. Мікроструктура абаксiального епiдермiсу листкової пластинки рослин жита Богуславка в контролi: 1, 2 – епiкутикулярнi восковi пластинки; 3 – мiжреброва дiлянка з продихами; 4 – трихоми. Позначення: w – епiкутикулярнi восковi пластинки, ct – гладка кутикула, st – продихи, rf – складчастий рельєф, tr – трихоми, ep – довга клiтина епiдермiсу

У численних дослiдженнях повiдомлялось, що збiльшення кiлькостi воску за дiї стресу супроводжувалось значно меншою втратою вологи листками (Williams et al., 1999, 2000; Cameron et al., 2006). Однак залишається до кiнця нез'ясованим, якi саме змiни в кутикулi, спричиненi стресом, є найбільш важливими для зменшення втрати вологи листками пiд час посухи та адаптацiї до дiї високої температури (Kosma, Jenks, 2007).

Ми визначили фенотиповi ознаки епiдерми листової пластинки 14-добових рослин *Secale cereale* L., якi не змiнювалися за рiзних умов зростання. Серед них: амфiстоматична будова листкiв, розмiщення парацитних продихiв, форма клiтин епiдерми, розвинена гладка кутикула й потужний шар епiкутикулярного воску, опушення одноклiтинними трихомами типу «хук». Показано, що за дiї високої температури рельєф листової пластинки стає сiтчастим, тодi як за холодого стресу тип рельєфу залишається складчастим.

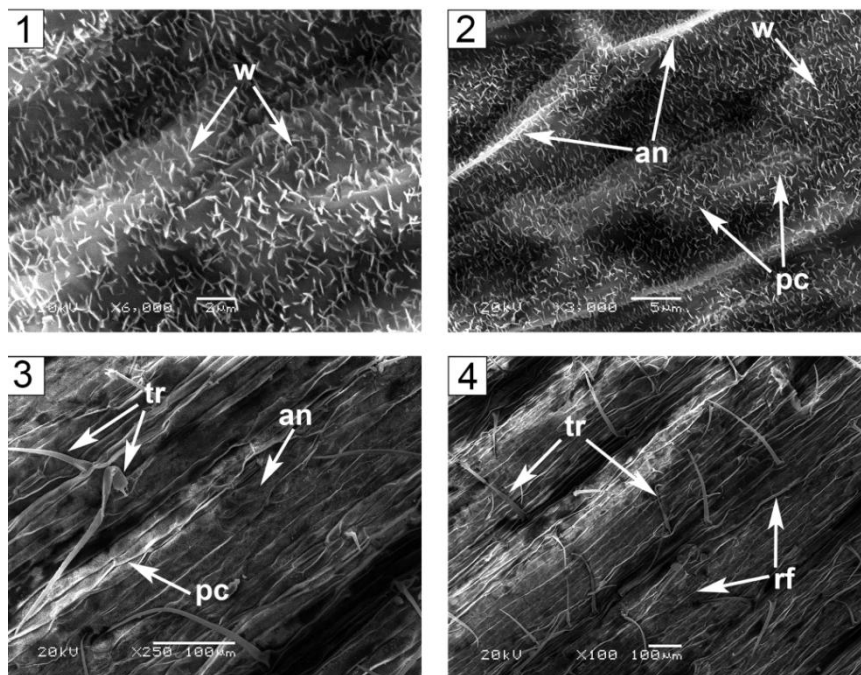


Рис. 5.26. Мікроструктура адаксіального епідермісу листкової пластинки рослин жита Богуславка після дії теплового стресу (+40 °С, 2 год): 1, 2 – епікутикулярні воскові пластинки; 3 – міжреброва ділянка з продихами; 4 – трихоми. Позначення: w – епікутикулярні воскові пластинки, ст – гладка кутикула, st – продихи, rf – сітчастий рельєф, tr – трихоми, ер – довга клітина епідермісу, ап – антиклінальна стінка клітини епідермісу, pc – периклінальна стінка клітини епідермісу

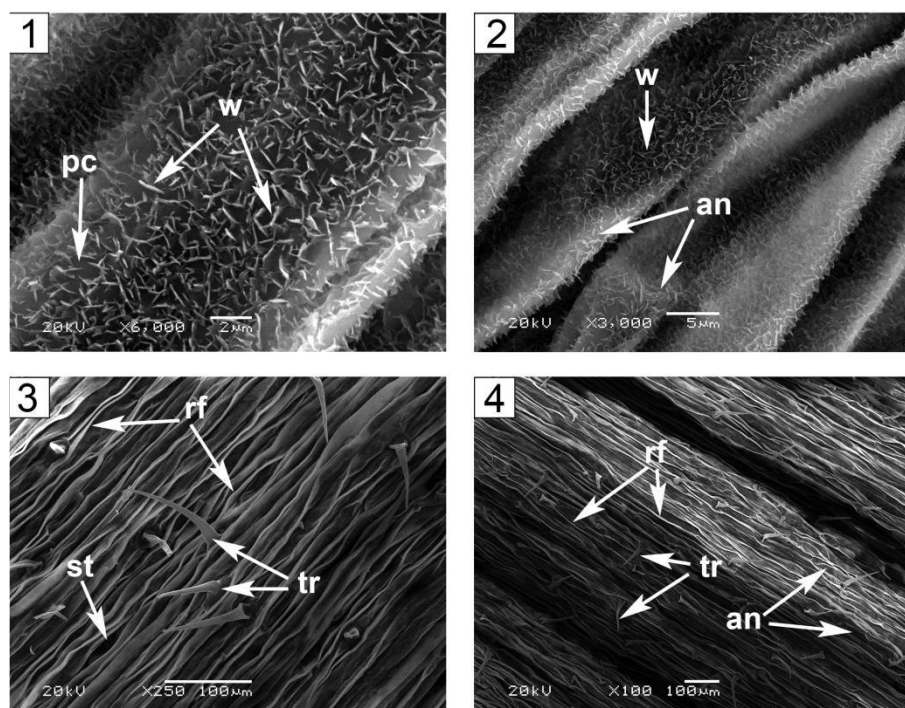


Рис. 5.27. Мікроструктура абаксіального епідермісу листкової пластинки рослин жита Богуславка після дії теплового стресу (+40 °С, 2 год): 1, 2 – епікутикулярні воскові пластинки; 3 – міжреброва ділянка з продихами; 4 – трихоми. Позначення: w – епікутикулярні воскові пластинки, ст – гладка кутикула, st – продихи, rf – сітчастий рельєф, tr – трихоми, ер – довга епідермальна клітина, антиклінальна стінка епідермальної клітини, pc – периклінальна стінка епідермальної клітини

Оскільки мікроструктура поверхні листових пластинок є важливою морфологічною ознакою, отриманий результат дозволяє розглядати її як можливий біомаркер стресостійкості. Збільшення щільності воску на поверхні листкової пластинки за умов помірної ґрунтової посухи та короткотривалого теплового стресу може свідчити про адаптаційні механізми, спрямовані на зменшення втрати вологи.

Отримані результати свідчать про те, що температурні стреси та посуха викликають значні перебудови ультраструктури клітин мезофілу листків культурних злаків. Вплив високої температури супроводжується деформацією й деструкцією мембранних систем хлоропластів, зменшенням вмісту крохмалю, збільшенням кількості пластоглобул і ліпідних включень, а також структурними ушкодженнями мітохондрій, що вказує на зниження енергетичного потенціалу та метаболічної активності клітини. Дія низької позитивної температури переважно спричиняє набухання хлоропластів, формування стромальних інвагінацій та інтенсивне накопичення крохмалю, що в холодостійких видів розглядається як адаптивна захисна реакція, спрямована на збереження функціональної активності фотосинтетичного апарату. Помірна ґрунтова посуха призводить до зменшення розмірів хлоропластів, часткової дезорганізації тилакоїдної системи та зниження запасів крохмалю, проте ступінь вираженості цих структурних змін значною мірою залежить від генетично детермінованої посухостійкості конкретного виду.

Порівняльний аналіз показав, що пшениця Подолянка як посухостійкий генотип зберігає відносну стабільність ультраструктури за дефіциту води. У той самий час морозо- та вологостійка спельта Франкенкорн виявляє високу чутливість до посухи. Жито Богуславка демонструє значну стійкість до охолодження, але зазнає суттєвих ушкоджень під впливом високої температури. Виявлені особливості свідчать про те, що адаптаційний потенціал вивчених культурних злаків формується завдяки поєднанню мембранних перебудов, змін у розподілі запасних речовин і функціональної гнучкості хлоропластів і мітохондрій. Це забезпечує підтримання фотосинтетичної та дихальної активності в умовах стресу. Характер і глибина ультраструктурних змін можуть бути надійними морфофізіологічними маркерами стійкості різних видів і генотипів до абіотичних стресових факторів.

Заключення

Глобальні зміни клімату та збільшення населення планети зумовлюють значний попит на продукти харчування. У зв'язку із цим особлива увага приділяється вивченню злаків, пошукові шляхів регулювання їхньої стійкістю і врожайністю. Нові генотипи озимої пшениці, пшениця спельта як вірогідний дикий попередник сучасної м'якої пшениці та озиме жито, що відзначається невибагливістю до умов вирощування і морозостійкістю, посідають особливе місце у цих дослідженнях.

Рослини здатні сприймати та інтегрувати різноманітні сигнали навколишнього середовища, що дозволяє контролювати їхній ріст та метаболізм. Зовнішні сигнали інтегруються з ендogenous регуляторами, зокрема фітогормонами. Специфічні зміни в характері накопичення, локалізації та співвідношенні між фітогормонами окремих класів в органах рослин за дії абіотичних стресів належать до головних чинників, що активують стрес-протекторні системи та формують стратегію адаптації. Останнім часом інженерія фітогормонів розглядається як важлива платформа для отримання стресостійких рослин. Проте успіх використання фітогормонів залежить від глибокого розуміння шляхів їхнього біосинтезу, особливостей транслокації та сигналінгу, механізмів, які підвищують стресостійкість. Фітогормони є привабливими та ідеальними метаболітами для біотехнологічних підходів, спрямованих на покращання та збільшення продуктивності рослин у бажаному напрямі. Результати, отримані за використання екзогенних фітогормонів, дозволяють розглядати передпосівне праймування та фоліарну обробку як перспективний біотехнологічний підхід підвищення адаптивних властивостей культурних злаків.

Активними учасниками метаболічних і фізіологічних процесів на різних етапах онтогенезу рослин є амінокислоти (АК). Саме це обумовлює особливе значення АК у формуванні стресостійкості і відкриває широкі можливості використання їх для підвищення врожайності. Регуляторні механізми, опосередковані застосуванням екзогенних АК, спрямовані на стимуляцію антиоксидантного захисту та підвищення ендogenous вмісту інших захисних сполук. Особливе значення набуває вивчення сигналінгу і взаємодії АК з фітогормонами.

Фенольні сполуки (ФС) – ендogenous регулятори росту негормональної природи – відіграють важливу роль у контролі росту, впливають на ростові процеси безпосередньо та опосередковано, модулюючи чи регулюючи транспорт

фітогормонів, мають антиоксидантну, структурну, атрактантну, сигнальну та захисну функції. Вони застосовуються як регулятори росту в сільському господарстві, запобігають вилягання зернових культур, підвищують врожайність, покращують якість вирощуваної продукції. Застосування ФС зменшує кількість обробок посівів фунгіцидами. Одержано переконливі докази участі фенолів і флавоноїдів у формуванні й функціонуванні симбіозів рослин з мікроорганізмами.

У регуляції метаболізму фітогормонів і формуванні стресостійкості задіяні сигнальні молекули родини ліпоксигеназ (ЛОГ). Вивчення ЛОГ-сигнальних шляхів дозволяє ідентифікувати молекулярні мішені, що залучені до ранніх стресових реакцій, та використовувати їх для створення стресостійких сортів. Це особливо актуально для стратегічних культур – пшениці, кукурудзи, жита, ячменю, рису та сорго. На основі ЛОГ-метаболітів (оксидаз жирних кислот, жасмонатів, α -кетолінів) можливе створення нових біостимуляторів, що активують ендogenousні захисні шляхи. Такі препарати можуть застосовуватися як засіб підготовки рослин до стресів. Сучасні дослідження показують, що ключову роль у підтриманні стресостійкості рослин відіграють механізми пост-трансляційної модифікації білків, зокрема фосфорилування, убіквітинування та SUMO-мічення. Ці процеси дозволяють швидко змінювати ензиматичну активність, що критично важливо для адаптивної перебудови метаболізму.

Застосування технологій *CRISPR/Cas* для редагування генів, що кодують ключові ферменти біосинтезу фітогормонів, амінокислот та фенольних сполук, відкриває можливість створення сортів з оптимізованим регуляторним профілем. Такі сорти можуть мати вищу врожайність за умов стресу без значних додаткових витрат на агротехнічні заходи. Важливим напрямом є інтеграція даних *фенотипування високої пропускну здатності* (high-throughput phenotyping) з геномними й метаболомними дослідженнями. Це дозволяє швидко відбирати генотипи з високим потенціалом адаптації, використовуючи точні морфофізіологічні маркери стійкості, такі як швидкість відновлення фотосинтетичної активності після стресу, стабільність мембран і профіль антиоксидантних сполук.

Пігментна система рослин є основою для фотосинтетичного перетворення сонячної енергії в енергію хімічних зв'язків. Ефективність пігментної системи залежить від відповідності між її структурою та функцією та умовами навколишнього середовища. Найбільш стійким до теплового стресу та помірної ґрунтової посухи виявився пігментний комплекс озимої пшениці. Порівняльний аналіз показав, що пшениця Подолянка, як посухостійкий вид, зберігає відносну

стабільність ультраструктури при дефіциті води, тоді як морозо- та вологостійка спельта Франкенкорн виявляє високу чутливість до посухи. Жито Богуславка демонструє значну стійкість до охолодження, проте зазнає суттєвих ушкоджень за дії високої температури. Виявлені особливості свідчать, що адаптаційний потенціал злакових культур формується за рахунок поєднання мембранних перебудов, змін у розподілі запасних речовин та функціональної гнучкості енергетичних органел, що забезпечує підтримання фотосинтетичної та дихальної активності в умовах стресу. Характер і глибина ультраструктурних змін можуть слугувати надійними морфофізіологічними маркерами стійкості різних видів і сортів до абіотичних факторів середовища.

У рослин існують чіткі механізми сприйняття різноманітних стресових сигналів та формування відповіді на них. Реакції на стрес індукуються та активуються після надходження стресового сигналу. Разом із цим, у рослинах сформувався механізм, за допомогою якого вони пам'ятають минулі стресові події та можуть підготувати необхідну відповідь на повторний стрес. Дослідження останнього десятиліття виявили механізми стресової пам'яті, які включають епігенетичну регуляцію, транскрипційне праймування, праймовану конформацію білків або специфічні гормональні чи метаболічні сигнатури.

Список літератури

- Бабенко Л.М. 2018. Влияние стрессовых температур на активность липоксигеназ у *Triticum spelta*. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія*. 1(43): 40–46. <https://doi.org/10.35550/vbio2018.01.040>
- Бабенко Л.М., Водка М.В., Акимов Ю.Н., Бабенко А.В., Косаковская И.В. 2018. Влияние экстремальных температур на ультраструктуру митохондрий клеток мезофилла листьев *Triticum spelta*. *Доповіді Національної Академії Наук України*. 10: 120–126. <https://nasplib.isofts.kiev.ua/handle/123456789/144531>
- 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://doi.org/10.15421/021837>
- 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 р. https://www.botany.kiev.ua/doc/kos_ved.pdf
- 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, акліматизації 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 Харківського національного аграрного університету. Серія біологія*. 1(37): 27–41. http://knau.kharkov.ua/visnik_biology_v4.html
- Ільченко Л. (2024, 24 січня) Україна втратила 19,3% посівних площ через війну – дослідження <https://epravda.com.ua/news/2024/01/12/708698/>
- Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. 2014. *Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции*. Киев: Логос. 478 с.
- Кириленко Н.А., Ружицька О.М., Борисова О.В. 2016. Анатомо-морфологічні особливості вегетативних органів пливчастих пшениць *T. spelta* L. та *T. dicoccum* (SCHRANK SCHUEBL). *Вісник Одеського національного університету. Біологія*. 21(1(38)): 50–61. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1\(38\).68615](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1(38).68615)
- Климчук Д.О., Косаківська І.В., Акімов Ю.М., Щербатюк М.М., Воробйова Т.В. 2011. Структурно-функціональні особливості листків суріпиці озимої та щиріці хвостатої за умов короткочасної дії низької позитивної температури. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 3(24): 15–24.
- Климчук Д.О., Косаківська І.В., Акімов Ю.М., Щербатюк М.М., Воробйова Т.В. 2012. Структурно-функціональні особливості листків клітин суріпиці озимої та щиріці хвостатої за умов короткочасної дії високої температури. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 2(26): 61–70.
- Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2017. Вплив гіпертермії та ґрунтової посухи на ріст, вміст фотосинтетичних пігментів та мікроструктуру епідермісу листка *Triticum spelta* L. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 3(42): 81–91. <https://doi.org/10.35550/vbio2017.03.081>
- Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Устінова А.Ю., Скатерна Т.Д., Деміревська К. 2012. Вплив температурного режиму на активність ліпоксигенази проростків ріпаку *Brassica napus* var. *Oleifera*. *Доповіді НАН України*. 6: 134–137. <https://nasplib.isofts.kiev.ua/handle/123456789/49992>

- Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2018. Вплив модельованої ґрунтової посухи на ростові характеристики двох споріднених видів пшениць *Triticum aestivum* L. та *Triticum spelta* L. *Фізіологія рослин і генетика*. 50(3): 241–252. <https://doi.org/10.15407/frg2018.03.241>
- 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. *Фізіологія рослин і генетика*. 51(1): 55–66. <https://doi.org/10.15407/frg2019.01.055>
- Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М. 2021. Регуляція гормонального балансу пшениці екзогенною абсцизовою кислотою за умов теплового стресу. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*. 1(52): 52–66. <https://doi.org/10.35550/vbio2021.01.052>
- Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Веденичова Н.П., Бабенко Л.М., Щербатюк М.М. 2019б. Фітогормональна регуляція проростання насіння. *Фізіологія рослин і генетика*. 51(3): 187–206. <https://doi.org/10.15407/frg2019.03.187>
- Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Ліхнєвський Р.В., Устінова А.Ю. 2015. Вплив температурних стресів на вміст цитокінінів у проростках *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60. *Фізіологія рослин та генетика*. 47(4): 296–303. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/159533>
- Косаківська І.В., Контурська О.О., Устінова А.Ю. 2011. Вплив гіпо- і гіпертермії на активність ліпоксигенази в листках рослин різних типів екологічних стратегій. *Український ботанічний журнал*. 68(6): 883–889. http://nbuv.gov.ua/UJRN/UBJ_2011_68_6_13
- Моргун В.В., Дубровна О.В., Моргун Б.В. 2016. Сучасні біотехнології отримання стійких до стресів рослин пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 48(3): 196–214. <https://www.frg.org.ua/uk/2016/196-214N3V48.htm>
- Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В. 2015. *Клуб 100 центнерів. Сучасні сорти та системи живлення і захисту озимої пшениці*. Київ: Логос. 148 с.
- Подпратов Г.І., Ящук Н.О. 2013. Придатність зерна пшениці спельти озимої для хлібопекарських та кормових цілей. *Новітні агротехнології*. 1(1): 71–79. http://nbuv.gov.ua/UJRN/novagr_2013_1_11
- Покотило І.В., Колесников Я.С., Деревянчук М.В., Харитоненко А.І., Кравец В.С. 2015. Липоксигеназы и регуляция метаболизма растительной клетки. *Український біохімічний журнал*. 87(2): 41–55. <https://doi.org/10.15407/ubj87.02.041>
- Романенко К.О., Бабенко Л.М., Косаківська І.В. 2022. Роль амінокислот у регуляції стресостійкості зернових культур. *Фізіологія рослин і генетика*. 54(3): 251–269. <https://doi.org/10.15407/frg2022.03.251>
- Романенко К.О., Бабенко Л.М., Косаківська І.В. 2022. Роль амінокислот у регуляції стресостійкості зернових культур. *Фізіологія рослин і генетика*. 54(3): 251–269. <https://doi.org/10.15407/frg2022.03.251>
- Романенко К.О., Бабенко Л.М., Косаківська І.В. 2023. Вплив короткотривалих температурних стресів і помірної ґрунтової посухи на пігментний комплекс пшениці, спельти і жита. *Фізіологія рослин і генетика*. 55(6): 528–538. <https://doi.org/10.15407/frg2023.06.528>
- Ружицька О.М., Борисова О.В. 2015. Ріст, продуктивність та якість зерна озимої спельти за умов півдня степової зони України. *Вісник Одеського Національного університету. Серія Біологія*. 1(36): 47–58. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2015.1\(36\).56664](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2015.1(36).56664)
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Васюк В.А., Веденичова Н.П., Генералова В.М., Мартин Г.Г., Нестерова А.Н. 2003. *Гормональний комплекс рослин і грибів*. Київ: Академперіодика. 186 с.
- Щербатюк М.М., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Косаківська І.В. 2020. Метод кількісного визначення фітогормонів у рослинних тканинах. *Studia Biologica*. 14(2): 117–136. <https://doi.org/10.30970/sbi.1402.624>
- Щербатюк М.М., Войтенко Л.В., Хархота М.А., Косаківська І.В. 2021. Профілювання цитокінінів рослинних тканин: пробопідготовка, якісний та кількісний аналізи. *Фізіологія рослин і генетика*. 53(4): 346–368. <https://doi.org/10.15407/frg2021.04.346>

- Abass S., Mohamed H. 2011. Alleviation of adverse effects of drought stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by exogenous application of hydrogen peroxide. *Bangladesh Journal of Botany*. 40: 75–83. <https://doi.org/10.3329/bjb.v40i1.8001>
- Abdalla M.M. 2011. Beneficial Effects of diatomite on the growth, the biochemical contents and polymorphic DNA in *Lupinus albus* plants grown under water stress. *Agricultural and Biological Journal of North America*. 2: 207–220. <https://doi.org/10.5251/abjna.2011.2.2.207.220>
- Abdel-Hamid A.M.E., Mohamed H. 2014. The effect of exogenous gibberellic acid on two salt stressed barley cultivars. *European Scientific Journal*. 10(6): 1857–1881. <https://paperity.org/p/59221096/the-effect-of-the-exogenous-gibberellic-acid-on-two-salt-stressed-barley-cultivars>
- Achard P., Cheng H., De Grauwe L., Decat J., Schoutteten H., Moritz T., Van Der Straeten D., Peng J., Harberd N.P. 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*. 311(5757): 91–94. <https://doi.org/10.1126/science.1118642>
- Adam S., Murthy S.D.S. 2014. Effect of Cold Stress on Photosynthesis of Plants and Possible Protection Mechanisms. In: R. Gaur, P. Sharma (eds). *Approaches to Plant Stress and their Management*. New Delhi: Springer. https://doi.org/10.1007/978-81-322-1620-9_12
- Agami R.A. 2013. Alleviating the adverse effects of NaCl stress in maize seedlings by pretreating seeds with salicylic acid and 24-epibrassinolide. *South Africa Journal of Botany*. 88: 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.07.019>
- Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., Irandoost H.P., Sharifi P. 2011. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *African Journal of Biotechnology*. 10(39): 7617–7621. <https://doi.org/10.5897/AJB11.069>
- Ahmad Z., Waraich E.A., Akhtar S., Anjum S., Ahmad T., Mahboob W., Hafeez O.B.A., Tapera T., Labuschagne M., Rizwan M. 2018. Physiological responses of wheat to drought stress and its mitigation approaches. *Acta Physiologiae Plantarum*. 40: 80. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2651-6>
- Ahmed H.I., Heuberger M., Schoen A., Koo D.H., Quiroz-Chavez J., Adhikari L., Raupp J., Cauet S., Rodde N., Cravero C., Callot C., Lazo G.R., Kathiresan N., Sharma P.K., Moot I., Yadav I.S., Singh L., Saripalli G., Rawat N., Datla R., Athiyannan N., Ramirez-Gonzalez R.H., Uauy C., Wicker T., Tiwari V.K., Abrouk M., Poland J., Krattinger S.G. 2023. Einkorn genomics sheds light on history of the oldest domesticated wheat. *Nature*. 620(7975): 830–838. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06389-7>
- Ahres M., Pálmai T., Kovács T., Kovács L., Lacey J., Vankova R., Galiba G., Borbély P. 2023. The effect of white light spectrum modifications by excess of blue light on the frost tolerance, lipid- and hormone composition of barley in the early pre-hardening phase. *Plants*. 12(1): 40. <https://doi.org/10.3390/plants12010040>
- Akbari G., Sanavy S.A.M.M., Yousefzadeh S. 2007. Effect of auxin and salt stress (NaCl) on seed germination of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 10: 2557–2561. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.2557.2561>
- Akter N., Islam M.R. 2017. Heat stress effects and management in wheat. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 37(5): 37–45. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0443-9>
- Albrecht T., Argueso C.T. 2017. Should I fight or should I grow now? The role of cytokinins in plant growth and immunity and in the growth-defence trade-off. *Annals of Botany*. 119(5): 725–735. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw211>
- Ali A.A., Alqurainy F. 2006. Activities of antioxidants in plants under environmental stress. In N. Motohashi (Ed.), *The lutein-prevention and treatment for diseases* (pp. 187–256). Transworld Research Network, India.
- Ali Q., Athar H., Ashraf M. 2008. Modulation of growth, photosynthetic capacity and water relations in salt stressed wheat plants by exogenously applied 24-epibrassinolid. *Plant Growth Regulation*. 56: 107–116. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9290-7>
- Ali Q., Athar H.-ur-R., Haider M.Z., Shahid S., Aslam N., Shehzad F., Naseem J., Ashraf R., Ali A., Hussain S.M. 2019. Role of amino acids in improving abiotic stress tolerance to plants. In:

- M. Hasanuzzaman, M. Fujita, H. Oku, M.T. Islam (eds). *Plant Tolerance to Environmental Stress, Role of Phytoprotectants*. Boca Raton: CRC Press. pp. 175–203.
<https://doi.org/10.1201/9780203705315-12>
- Almeselmani M., Abdullah F., Hareri F., Naaesan M., Adel Ammar M., ZuherKanbar O., Alrzak Saud A. 2011. Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat. *Journal of Agricultural Science*. 3: 127–133. <https://doi.org/10.5539/JAS.V3N3P127>
- Alonso-Ramírez A., Rodríguez D., Reyes D., Jiménez J.A., Nicolás G., López-Climent M., Gómez-Cadenas A., Nicolás C. 2009. Cross-talk between gibberellins and salicylic acid in early stress responses in *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Signaling & Behavior*. 4(8): 750–751. <https://doi.org/10.1104/pp.109.139352>
- Alu'datt M.H., Rababah T., Alhamad M.N., Al-Mahasneh M.A., Almajwal A., Gammoh S., Ereifej K., Johargy A., Alli I. 2017. A review of phenolic compounds in oil-bearing plants: Distribution, identification and occurrence of phenolic compounds. *Food Chemistry*. 218: 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.09.057>
- Amarowicz R., Weidner S., Wojtowicz I., Karmacir M., Kosinrska A., Rybarczyk A. 2010. Influence of low-temperature stress on changes in the composition of grapevine leaf phenolic compounds and their antioxidant properties. *Functional Plant Science and Biotechnology*. 4: 90–96. [http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOOnline/images/2010/FPSB_4\(SI1\)/FPSB_4\(SI1\)90-96o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOOnline/images/2010/FPSB_4(SI1)/FPSB_4(SI1)90-96o.pdf)
- Anjum S.A., Xie X., Wang L.C., Saleem M.F., Man C., Lei W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*. 6(9): 2026–2032. <https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>
- Ansari O., Azadi M.S., Sharif-Zadeh F., Younesi E. 2013. Effect of hormone priming on germination characteristics and enzyme activity of mountain rye (*Secale montanum*) seeds under drought stress conditions. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 9(3): 61–71.
- Anuradha S., Ram Rao S.S. 2003. Application of brassinosteroids to rice seeds (*Oryza sativa* L.) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increased nitrate reductase activity. *Plant Growth Regulation*. 40: 29–32. <https://doi.org/10.1023/A:1023080720374>
- Arc E., Sechet J., Corbineau F., Rajjou L., Marion-Poll A. 2013. ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Frontiers in Plant Science*. 4: 2013. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00063>
- Arendt E.K. & Zannini E. 2013. Rye. In E.K. Arendt & E. Zannini (Ed.), *Cereal Grains for the Food and Beverage Industries*. 1st Edition. (pp. 220–243e.) Sawston: Woodhead Publishing <https://doi.org/10.1533/9780857098924>
- Armstrong A.F., Logan D.C., Tobin A.K., O'Toole P., Atkin O.K. 2006. Heterogeneity of plant mitochondrial responses underpinning respiratory acclimation to the cold in *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant, Cell & Environment*. 29(5): 940–949. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01475.x>
- 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/s11738-008-0188-9>
- Ashraf M., Foolad M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental & Experimental Botany*. 59: 206–216. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>
- Ashraf M., Harris P.J.C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*. 1: 163–190. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
- Ashraf M.Y., Azhar N., Hussain M. 2006. Indole acetic acid (IAA) induced changes in growth, relative water contents and gas exchange attributes of barley (*Hordeum vulgare* L.) grown under water stress conditions. *Plant Growth Regulation*. 50: 85–90. <https://doi.org/10.1007/s10725-006-9130-6>

- Ashraf M.Y., Azmi A.R., Khan A.H., Ala S.A. 1994. Effect of water stress on total phenol, peroxidase activity and chlorophyll contents in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*. 16: 185–191.
- Asthir B., Bala S., Bains N. 2013. Metabolic profiling of grain carbon and nitrogen in wheat as influenced by high temperature. *Cereal Research Communications*. 41: 230–242. <https://doi.org/10.1556/CRC.2012.0036>
- Atkin O.K., Macherel D. 2009. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Annals of Botany*. 103(4): 581–597. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn094>
- Austin J.R., Frost E., Vidi P.A., Kessler F., Staehelin L.A. 2006. Plastoglobules are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contain biosynthetic enzymes. *Plant Cell*. 18: 1693–1703. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.039859>
- Babenko L.M., Futorna O.A., Akimov Y.M., Romanenko K.O., Kosakivska I.V., Skwarek E., Wiśniewska M. 2024. How short-term temperature stresses affect leaf micromorphology and ultrastructure of mesophyll cells in winter rye *Secale cereale* L. *Acta Physiologiae Plantarum*. 46: 111. <https://doi.org/10.1007/s11738-024-03743-8>
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Akimov Yu.A., Klymchuk D.O., Skaternya T.D. 2014. Effect of temperature stresses on pigment content, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings. In: *Genetics and Plant Physiology, Conference “Plant Physiology and Genetics – Achievements and Challenges”, 24–26 September 2014, Sofia, Bulgaria*. Special Issue. Part 1. 4(1–2). Pp. 117–125. http://www.bio21.bas.bg/ippg/bg/wp-content/uploads/2014/11/GPP_4_1-2_117-125.pdf
- 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): 35–51. <https://doi.org/10.15407/biotech8.02.036>
- Babenko L.M., Romanenko K.O., Kosakivska I.V. 2020. Stress temperature and soil drought effects on amino acid composition of winter wheat. *Reports of National Academy of Sciences of Ukraine*. 2: 87–92. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.02.087>
- Babenko L.M., Romanenko K.O., Kosakivska I.V. 2021. Differential impact of the temperature stress and soil drought on lipoxygenase activity in winter rye plants. *Ukrainian Biochemical Journal*. 93(6): 130–138. <https://doi.org/10.15407/ubj93.06.130>
- Babenko L.M., Scherbatiuk N.N., Klimchuk D.A., Kosakovskaya I.V. 2018. Structural-functional peculiarities of leaf mesophyll cells of *Triticum aestivum* cultivars with different cold/heat tolerance under short-term temperature stresses. *Tsitologiya*. 60(2): 128–135. <https://doi.org/10.31116/tsitol.2018.02.08>
- Babenko L.M., Smirnov O.E., Romanenko K.O., Trunova O.K., Kosakivska I.V. 2019a. Phenolic compounds in plants: biogenesis and functions. *Ukrainian Biochemical Journal*. 91(3): 5–18. <https://doi.org/10.15407/ubj91.03.005>
- Babenko L.M., Vodka M.V., Akimov Y.N., Smirnov A.E., Babenko A.V., Kosakovskaya I.V. 2019b. Specific features of the ultrastructure and biochemical composition of *Triticum spelta* L. leaf mesophyll cells in the initial period of stress temperature action. *Cell and Tissue Biology*. 13: 70–78. <https://doi.org/10.1134/S1990519X19010024>
- Babenko L.M. 2017. Effect of Temperature on Lipoxygenase Activity in Varieties of *Triticum aestivum* L. Differing in Resistance to Abiotic Stressors. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 13(4): 95–103.
- Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Skaterna T.D., Kosakivska I.V. 2017. Lipoxygenases and their metabolites in formation of plant stress tolerance. *Ukrainian Biochemical Journal*. 89(1): 5–21. <https://doi.org/10.15407/ubj89.01.005>
- Bailey S., Horton P., Walters R.G. 2004. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the relationship between photosynthetic function and chloroplast composition. *Planta*. 218(5): 793–802. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1158-5>

- 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>
- 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>
- Balouchi H.R. 2010. Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation. *International Journal of Agricultural, Biosystems Science and Engineering*. 6: 56–66.
- Bandurska H., Stroński A. 2005. The effect of salicylic acid on barley response to water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum*. 27: 379–386. <https://doi.org/10.1007/s11738-005-0015-5>
- 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>
- Bano A., Yasmeen S. 2010. Role of phytohormones under induced drought stress in wheat. *Pakistan Journal of Botany*. 42(4): 2579–2587. [https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/42\(4\)/PJB42\(4\)2579.pdf](https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/42(4)/PJB42(4)2579.pdf)
- Baozhu L., Ruonan F., Yanting F., Runan L., Hui Z., Tingting C., Jiong L., Han L., Xiang Z., Chun-peng S. 2022. The flavonoid biosynthesis regulator PFG3 confers drought stress tolerance in plants by promoting flavonoid accumulation. *Environmental and Experimental Botany*. 196: 104792. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104792>
- Barlow K.M., Christy B.P., O’Leary G.J., Riffkin P.A., Nuttall J.G. 2015. Simulating the impact of extreme heat and frost events on wheat crop production: a review. *Field Crops Research*. 17: 109–119. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.11.010>
- Barrero J.M., Downie A.B., Xu Q., Gubler F. 2014. A role for barley CRYPTOCHROME1 in light regulation of grain dormancy and germination. *Plant Cell*. 26(3): 1094–1104. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.121830>
- Bassel G.W., Lan H., Glaab E., Gibbs D.J., Gerjets T., Krasnogor N., Bonner A.J., Holdsworth M.J., Provart N.J. 2011. Genome-wide network model capturing seed germination reveals coordinated regulation of plant cellular phase transitions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108: 9709–9714. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100958108>
- Basu S., Ramegowda V., Kumar A., Pereira A. 2016. Plant adaptation to drought stress. [version 1; peer review: 3 approved]. *F1000Research*. 5(F1000 Faculty Rev): 1554. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>
- Begcy K., Dresselhaus T. 2018. Epigenetic responses to abiotic stresses during reproductive development in cereals. *Plant Reproduction*. 31: 343–355. <https://doi.org/10.1007/s00497-018-0343-4>
- Behnam B., Iuchi S., Fujita M., Fujita Y., Takasaki H., Osakabe Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Kobayashi M., Shinozaki K. 2013. Characterization of the promoter region of an arabidopsis gene for 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase involved in dehydration-inducible transcription. *DNA Research*. 20: 315–324. <https://doi.org/10.1093/dnares/dst012>
- Behre K.-E. 1992. The history of rye cultivation in Europe. *Vegetation History and Archaeobotany*. 1: 141–156. <https://doi.org/10.1007/BF00191554>
- Belin C., Megies C., Hauserova E., Lopez-Molina L. 2009. Absciscic acid represses growth of the Arabidopsis embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*. 21(8): 2253–2268. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.067702>
- Bernard A., Joubès J. 2013. Arabidopsis cuticular waxes: advances in synthesis, export and regulation. *Progress in Lipid Research*. 52(1): 110–129. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2012.10.002>

- Berry J., Bjorkman O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*. 31(1): 491–543. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.31.060180.002423>
- 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(10): 2525. <https://doi.org/10.3390/ijms20102525>
- Bewley J.D., Black M. 1994. Seeds and Germination. In *Seeds* (pp. 377–420). Boston, MA: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1002-8_9
- 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>
- 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/s11738-008-0188-9>
- Bielach A., Hrtan 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>
- Bijanzadeh E., Emam Y. 2010. Effect of defoliation and drought stress on yield components and chlorophyll content of wheat. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 13(14): 699–705. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2010.699.705>
- Bilyavska N.O., Fediuk O.M., Zolotareva E.K. 2019. Chloroplasts of cold-tolerant plants. *Plant Science Today*. 6(4): 407–411. <https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.4.584>
- Bleecker A.B., Kende H. 2000. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 16: 1–18. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.16.1.1>
- Bobo-Garcia G., Davidov-Pardo G., Arroqui C., Vrseda P., Marín-Arroyo M. R., Navarro M. 2015. Intra-laboratory validation of microplate methods for total phenolic content and antioxidant activity on polyphenolic extracts, and comparison with conventional spectrophotometric methods. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 95(1): 204–209. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6706>
- Boonman A., Prinsen E., Gilmer F., Schurr U., Peeters A.J., Voesenek L.A., Pons T.L. 2007. Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients. *Plant Physiology*. 143(4): 1841–1852. <https://doi.org/10.1104/pp.106.094631>
- Boubakri H. 2023. Recent progress in CRISPR/Cas9-based genome editing for enhancing plant disease resistance. *Gene*. 866: 147334. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2023.147334>
- Boursiac Y., Le'ran S., Corratge' -Faillie C., Gojon A., Krouk G., Lacombe B. 2013. ABA transport and transporters. *Trends in Plant Science*. 18(6): 325–333. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2013.01.007>
- Bowne J.B., Erwin T.A., Juttner J., Schnurbusch T., Langridge P., Bacic A., Roessner U. 2012. Drought responses of leaf tissues from wheat cultivars of differing drought tolerance at the metabolite level. *Molecular Plant*. 5(2): 418–429. <https://doi.org/10.1093/mp%2Fssr114>
- Brestic M., Zivcak M., Hauptvogel P., Misheva S., Kocheva K., Yang X., Allakhverdiev S.I. 2018. Wheat plant selection for high yields entailed improvement of leaf anatomical and biochemical traits including tolerance to non-optimal temperature conditions. *Photosynthesis Research*. 136(1): 245–255. <https://doi.org/10.1007/s11120-018-0486-z>
- Brüggemann W., Klauke S., Maas-Kantel K. 1994. Long-term chilling of young tomato plants under low light. *Planta*. 194: 160–168. <https://doi.org/10.1007/BF01101674>
- Bushuk W. 2001. *Rye: Production, Chemistry, and Technology*. 2nd ed. St Paul, MN: AACC International, Inc. 239 p.
- Cai T., Meng X., Liu X., Liu T., Wang H., Jia Z., Yang D., Ren X. 2018. Exogenous hormonal application regulates the occurrence of wheat tillers by changing endogenous hormones. *Frontiers in Plant Science*. 9: 1886. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01886>

- Cameron K.D., Teece M.A., Smart L.B. 2006. Increased accumulation of cuticular wax and expression of lipid transfer protein in response to periodic drying events in leaves of tree tobacco. *Plant Physiology*. 140(1): 176–183. <https://doi.org/10.1104/pp.105.069724>
- Carrera C.S., Solis S.M., Ferrucci M.S., Vega C.C., Galati B.G., Ergo V., Lascano R.H. 2021. Leaf structure and ultrastructure changes induced by heat stress and drought during seed filling in field-grown soybean and their relationship with grain yield. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 93(4): 20191300. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120191388>
- Castro-Camba R., Sánchez C., Vidal N., Vielba J.M. 2022a. Interactions of gibberellins with phytohormones and their role in stress responses. *Horticulture*. 8: 241. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8030241>
- Castro-Camba R., Sánchez C., Vidal N., Vielba J.M. 2022b. Plant Development and Crop Yield: The Role of Gibberellins. *Plants (Basel)*. 11(19): 2650. <https://doi.org/10.3390/plants11192650>
- Chakraborty U., Pradhan B. 2012. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 58(6): 617–630. <https://doi.org/10.1080/03650340.2010.533660>
- Chandrasekaran U., Liu A. 2014. Endogenous abscisic acid signaling towards storage reserve filling in developing seed tissues of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Plant Growth Regulation*. 72: 203–207. <https://doi.org/10.1007/s10725-013-9846-z>
- Chauhan J.S., Tomar Y.K., Singh I.N., Ali S., Debarati A. 2009. Effect of growth hormones on seed germination and seedling growth of black gram and horse gram. *Journal of American Science*. 5(5): 79–84. https://www.jofamericanscience.org/journals/am-sci/0505/10_0901_growth_hormones_am0505.pdf
- Cheikh N., Jones R.J. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (role of cytokinin/abscisic acid balance). *Plant Physiology*. 106(1): 45–51. <https://doi.org/10.1104/pp.106.1.45>
- Chen C.W., Yang Y.W., Lur H.S., Tsai Y.G., Chang M.C. 2006. A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development. *Plant and Cell Physiology*. 47(1): 1–13. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci216>
- Chen K.M., Gong H.J., Chen G.C., Wang S.M., Zhang C.L. 2004. Gradual Drought Under Field Conditions Influences the Glutathione Metabolism, Redox Balance and Energy Supply in Spring Wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*. 23: 20–28. <https://doi.org/10.1007/s00344-003-0053-4>
- Chen L., Zhao J., Song J., Jameson P.E. 2020. Cytokinin dehydrogenase: a genetic target for yield improvement in wheat. *Plant Biotechnology Journal*. 18: 614–630. <https://doi.org/10.1111/pbi.13305>
- Chen Y.E., Cui J.M., Li G.X., Yuan M., Zhang Z.W., Yuan S., Zhang H.Y. 2016. Effect of salicylic acid on the antioxidant system and photosystem II in wheat seedlings. *Biologia Plantarum*. 60(1): 139–147. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0564-4>
- Cheng W.H., Chiang M.H., Hwang S.G., Lin P.C. 2009. Antagonism between abscisic acid and ethylene in Arabidopsis acts in parallel with the reciprocal regulation of their metabolism and signaling pathways. *Plant Molecular Biology*. 71: 61–80. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9509-7>
- 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>
- Chitnis V.R., Gao F., Yao Z., Jordan M.C., Park S., Ayele B.T. 2014. After ripening induced transcriptional changes of hormonal genes in wheat seeds: the cases of brassinosteroids, ethylene, cytokinin and salicylic acid. *PLoS One*. 9: e87543. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087543>

- Chiwocha S.D., Abrams S.R., Ambrose S.J., Cutler A.J., Loewen M., Ross A.R., Kermode A.R. 2003. A method for profiling classes of plant hormones and their metabolites using liquid chromatography-electrospray ionization tandem mass spectrometry: an analysis of hormone regulation of thermodormancy of lettuce (*Lactuca sativa* L.) seeds. *The Plant Journal*. 35(3): 405–417. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01800.x>
- Cho J.N., Ryu J.Y., Jeong Y.M., Park J., Song J.J., Amasino R.M., Noh B., Noh Y.S. 2012. Control of seed germination by light-induced histone arginine demethylation activity. *Developmental Cell*. 22: 736–748. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2012.01.024>
- Christensen S.A., Nemchenko A., Borrego E., Murray I., Sobhy I.S., Bosak L., DeBlasio S., Erb M., Robert C.A., Vaughn K.A., Herrfurth C., Tumlinson J., Feussner I., Jackson D., Turlings T.C., Engelberth J., Nansen C., Meeley R., Kolomiets M.V. 2013. The maize lipoxygenase, ZmLOX10, mediates green leaf volatile, jasmonate and herbivore-induced plant volatile production for defense against insect attack. *Plant Journal*. 74(1): 59–73. <https://doi.org/10.1111/tpj.12101>
- Chu J., Fang S., Xin P., Guo Z., Chen Y. 2017. Quantitative analysis of plant hormones based on LC-MS/MS. In: J. Li, C. Li, S.M. Smith (eds). *Hormone Metabolism and Signaling in Plants*. Cambridge, Massachusetts: Academic Press. Pp. 471–537. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811562-6.00014-1>
- Colebrook E.H., Thomas S.G., Phillips A.L., Hedden P. 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *The Journal of Experimental Biology*. 217(Pt 1): 67–75. <https://doi.org/10.1242/jeb.089938>
- Colla G., Hoagland L., Ruzzi M., Cardarelli M., Bonini P., Canaguier R., Rouphael Y. 2017. Biostimulant action of protein hydrolysates: unraveling their effects on plant physiology and microbiome. *Frontiers in Plant Science*. 8: 2202. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02202>
- Corbineau F., Xia Q., Bailly C., El-Maarouf-Bouteau H. 2014. Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Frontiers in Plant Science*. 5: 539. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00539>
- Cortleven A., Leuendorf J.E., Frank M., Pezzetta D., Bolt S., Schmölling T. 2019. Cytokinin action in response to abiotic and biotic stresses in plants. *Plant, Cell & Environment*. 42(3): 998–1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
- Cui L., Li J., Fan Y., Xu S., Zhang Z. 2006. High temperature effects on photosynthesis, PSII functionality and antioxidant activity of two *Festuca arundinacea* cultivars with different heat susceptibility. *Botanical Studies*. 47(1): 61–69. <https://ejournal.sinica.edu.tw/bbas/content/2006/1/Bot471-07.pdf>
- 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>
- Daszkowska-Golec A., Szarejko I. 2013. The molecular basis of aba-mediated plant response to drought. In: K. Vahdati, C. Leslie (eds). *Abiotic stress – plant responses and applications in agriculture*. Edition 1. Chapter: *The molecular basis of aba-mediated plant response to drought publisher*. (pp. 103–133). InTech. <https://doi.org/10.5772/53128>
- De Leonardis A.M., Fragasso M., Beleggia R., Ficco D.B., De Vita P., Mastrangelo A.M. 2015. Effects of heat stress on metabolite accumulation and composition, and nutritional properties of durum wheat grain. *International Journal of Molecular Sciences*. 16: 30382–30404. <https://doi.org/10.3390/ijms161226241>
- Decsi K., Ahmed M., Abdul-Hamid D., Tóth Z. 2025. The Role of Salicylic Acid in Activating Plant Stress Responses – Results of the Past Decade and Future Perspectives. *International Journal of Molecular Sciences*. 26: 4447. <https://doi.org/10.3390/ijms26094447>
- Dhonukshe P., Tanaka H., Goh T., Ebine K., Mähönen A.P., Prasad K., Blilou I., Geldner N., Xu J., Uemura T., Chory J., Ueda T., Nakano A., Scheres B., Friml J. 2008. Generation of cell polarity in plants links endocytosis, auxin distribution and cell fate decisions. *Nature*. 456(7224): 962–966. <https://doi.org/10.1038/nature07409>

- Dias L.L.C., Santa-Catarina C., Silveira V., Pieruzzi F.P., Floh E.I.S. 2009. Polyamines, amino acids, IAA and ABA contents during *Ocotea catharinensis* seed germination. *Seed Science and Technology*. 37: 42–51. <https://doi.org/10.15258/sst.2009.37.1.06>
- 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* (Paris). 33: 327–336. <https://eurekamag.com/research/002/575/002575728.php>
- Dixon J., Braun H.-J., Kosina P., Crouch J. (eds). 2009. *Wheat facts and futures*. Mexico, D.F.: CIMMYT. 95 p.
- Dobrá J., Černý M., Štorchová H., Dobrev P., Skalák J., Jedelský P.L., Lukšanová H., Gaudinová A., Pešek B., Malbeck J., Vanek T., Brzobohatý B., Vanková R. 2015. The impact of heat stress targeting on the hormonal and transcriptomic response in *Arabidopsis*. *Plant Science*. 231: 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.11.005f>
- Dobrev P., Kaminek M. 2002. Fast and efficient separation of cytokinins from auxin and abscisic acid and their purification using mixed-mode solid-phase extraction. *Journal of Chromatography A*. 950: 21–29. [https://doi.org/10.1016/s0021-9673\(02\)00024-9](https://doi.org/10.1016/s0021-9673(02)00024-9)
- Dobrev P.I., Vankova R. 2012. Quantification of abscisic acid, cytokinin, and auxin content in salt-stressed plant tissues. In: *Plant salt tolerance (Methods and Protocols)*. Eds S. Shabala, T. Cuin. Totowa, NJ: Humana Press. Pp. 251–261. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-986-0_17
- Dresselhaus T., Hückelhoven R. 2018. Biotic and Abiotic Stress Responses in Crop Plants. *Agronomy*. 8: 267. <https://doi.org/10.3390/agronomy8110267>
- Du H., Wu N., Chang Y., Li H., Xiao J., Xiong L. 2013. Carotenoid deficiency impairs ABA and IAA biosynthesis and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *Plant Molecular Biology*. 83(4): 475–488. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0103-7>
- Du H., Wu N., Fu J., Wang S., Li X., Xiao J., Xiong L. 2012. A *GH3* family member, *OsGH3-2*, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*. 63(18): 6467–6480. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers300>
- Duan L., Dietrich D., Ng C. H., Chan P.M.Y., Bhalerao R., Bennett M.J., Dinneny J.R. 2013. Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell*. 25: 324–341. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.107227>
- Dutta S., Mohanty S., Tripathy B. 2009. Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea. *Plant Physiology*. 150: 1050–1061. <https://doi.org/10.1104/pp.109.137265>
- Efeoglu B., Terzioğlu S. 2009. Photosynthetic responses of two wheat varieties to high temperature. *EurAsian Journal of BioSciences*. 3: 97–106. <https://doi.org/10.5053/ejobios.2009.3.0.13>
- El Sabagh A., Islam M.S., Hossain A., Iqbal M.A., Mubeen M., Waleed M., Reginato M., Battaglia M., Ahmed S., Rehman A., Arif M., Athar H.U.R., Ratnasekera D., Danish S., Raza M.A., Rajendran K., Mushtaq M., Skalicky M., Brestic M., Soufan W., Fahad S., Pandey S., Kamran M., Datta R., Abdelhamid M.T. 2022. Phytohormones as Growth Regulators During Abiotic Stress Tolerance in Plants. *Frontiers in Agronomy*. 4: 765068. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.765068>
- Elhakem A.H. 2020. Salicylic acid ameliorates salinity tolerance in maize by regulation of phytohormones and osmolytes. *Plant, Soil and Environment*. 66: 533–541. <https://doi.org/10.17221/441/2020-PSE>
- Ervin E., Zhang X., Fike J.H. 2004. Ultraviolet-B Radiation Damage on Kentucky Bluegrass II: Hormone Supplement Effects. *Hort Science: a publication of the American Society for Horticultural Science*. 39(6): 1471–1474. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.6.1471>
- Escarnot E., Jacquemin J.-M., Agneessens R., Paquot M. 2012. Comparative review of the content and profiles of macronutrients in spelt and wheat. *Biotechnologie, Agronomie, Société and Environnement*. 16(2): 243–256.
- Estrada-Melo A.C., Chao Reid M.S., Jiang C.Z. 2015. Overexpression of an ABA biosynthesis gene using a stress-inducible promoter enhances drought resistance in petunia. *Horticulture Research*. 2: 15013. <https://doi.org/10.1038/hortres.2015.13>

- Faris J. 2014. Wheat Domestication: Key to Agricultural Revolutions Past and Future. In: R. Tuberosa, A. Graner, E. Frison (eds). In: *Genomics of Plant Genetic Resources*. Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7572-5_18
- Farkhutdinov R.G., Kudoyarova G.R., Veselov S.Y., Valke R. 1997. Influence of temperature increase on evapotranspiration rate and cytokinin content in wheat seedlings. *Biologia Plantarum*. 39: 289–291. <https://doi.org/10.1023/A:1000627916005>
- Farooq M., Wahid A., Basra S.M.A., Islam-ud-Din I. 2009. Improving water relations and gas exchange with brassinosteroids in rice under drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 195: 262–269. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2009.00368.x>
- Farshadfar E., Ghasempour H., Vaezi H. 2008. Molecular aspects of drought tolerance in bread wheat (*T. aestivum*). *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 11(1): 118–122. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.118.122>
- 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: 204–212. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00358.x>
- Fincher G.B. 1989. Molecular and cellular biology associated with endosperm mobilization in germinating cereal grains. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 40(1): 305–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.001513>
- Finch-Savage W., Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*. 171(3): 501–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x>
- Finch-Savage W.E., Footitt S. 2017. Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. *Journal of Experimental Botany*. 68(4): 843–856. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw477>
- Fiorani F., Umbach A.L., Siedow J.N. 2005. The alternative oxidase of plant mitochondria is involved in the acclimation of shoot growth at low temperature. A study of Arabidopsis *AOX1a* transgenic plants. *Plant Physiology*. 139(4): 1795–805. <https://doi.org/10.1104/pp.105.070789>
- Footitt S., Douterelo-Soler I., Clay H., Finch-Savage W.E. 2011. Dormancy cycling in Arabidopsis seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108(50): 20236–20241. <https://doi.org/10.1073/pnas.111632510>
- Fotovat R., Valizadeh M., Toorchi M. 2007. Association between water-use efficiency components and total chlorophyll content (SPAD) in wheat (*Triticum aestivum* L.) under well-watered and drought stress conditions. *Journal of Food, Agriculture & Environment*. 5(3–4): 225–227.
- Foyer C.H., Vanacker H., Gomez L.D., Harbinson J. 2002. Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: review. *Plant Physiology and Biochemistry*. 40(6–8): 659–668. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(02\)01425-0](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(02)01425-0)
- Francini A., Ferrante A. 2023. Ethylene in abiotic stress tolerance in crops. Chapter 14. In: *The Plant Hormone Ethylene. Stress Acclimation and Agricultural Applications*. Pp. 211–220. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85846-5.00009-6>
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová 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 F.P., Pitz M., Schön C.C., Hochholdinger F. 2020. Transcriptomic diversity in seedling roots of European flint maize in response to cold. *BMC Genomics*. 21(1): 300. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-6682-1>
- Friml J., Vieten A., Sauer M., Weijers D., Schwarz H., Hamann T., Offringa R., Jurgens G. 2003. Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of *Arabidopsis*. *Nature*. 426(6963): 147–153. <https://doi.org/10.1038/nature02085>
- Friml J., Wiśniewska J., Benková E., Mendgen K., Palme K. 2002. Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*. *Nature*. 415(6873): 806–809. <https://doi.org/10.1038/415806a>

- Friml J., Yang X., Michniewicz M., Weijers D., Quint A., Tietz O., Benjamins R., Ouwerkerk P.B., Ljung K., Sandberg G., Hooykaas P.J., Palme K., Offringa R. 2004. A PINOID-dependent binary switch in apical-basal PIN polar targeting directs auxin efflux. *Science*. 306(5697): 862–865. <https://doi.org/10.1126/science.1100618>
- Fu D., Wu W., Mustafa G., Yang Y., Yang P. 2025. Molecular mechanisms of rice seed germination. *New Crops*. 2: 100051. <https://doi.org/10.1016/j.ncrops.2024.100051>
- Fu J., Wu Y., Miao Y., Xu Y., Zhao E., Wang J., Sun H., Liu Q., Xue Y., Xu Y., Hu T. 2017. Improved cold tolerance in *Elymus nutans* by exogenous application of melatonin may involve ABA-dependent and ABA-independent pathways. *Scientific Reports*. 7: 39865. <https://doi.org/10.1038/srep39865>
- Fujii H., Chinnusamy V., Rodrigues A., Rubio S., Antoni R., Park S.Y., Cutler S.R., Sheen J., Rodriguez P.L., Zhu J.K. 2009. *In vitro* reconstitution of an abscisic acid signalling pathway. *Nature*. 462(7273): 660–664. <https://doi.org/10.1038/nature08599>
- Gadallah M. 1999. Effects of kinetin on growth, grain yield and some mineral elements in wheat plants growing under excess salinity and oxygen deficiency. *Plant Growth Regulation*. 27: 63–74. <https://doi.org/10.1023/A:1006181204765>
- Gallardo K., Job C., Groot P.C., Puype M., Demol H., Vandekerckhove J., Job D. 2002. Proteomics of Arabidopsis seed germination. A comparative study of wild-type and gibberellin deficient seeds. *Plant Physiology*. 129(2): 823–837. <https://doi.org/10.1104/pp.002816>
- 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 X., Starr J., Göbel C., Engelberth J., Feussner I., Tumlinson J., Kolomiets M.V. 2008. Maize 9-lipoxygenase ZmLOX3 controls development, root-specific expression of defense genes, and resistance to root-knot nematodes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 21(1): 98–109. <https://doi.org/10.1094/mpmi-21-1-0098>
- Garbero M., Andrade A., Reinoso H., Fernandez B., Cuesta C., Granda V., Escudero C., Abdala G., Pedranzani H. 2012. Differential effect of short-term cold stress on growth, anatomy, and hormone levels in cold-sensitive versus-resistant cultivars of *Digitaria eriantha*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 34: 2079–2091. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1007-x>
- Geiger D., Maierhofer T., Al-Rasheid K.A., Scherzer S., Mumm P., Liese A., Ache P., Wellmann C., Marten I., Grill E., Romeis T., Hedrich R. 2011. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. *Science Signaling*. 4(173): ra32. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2001346>
- Genva M., Obounou Akong F., Andersson M.X., Deleu M., Lins L., Fauconnier M.L. 2019. New insights into the biosynthesis of esterified oxylipins and their involvement in plant defense and developmental mechanisms. *Phytochemistry Reviews*. 18(1): 343–358. <https://doi.org/10.1007/s11101-018-9595-8>
- Gill M.B., Cai K., Zhang G., Zeng F. 2017. Brassinolide alleviates the drought-induced adverse effects in barley by modulation of enzymatic antioxidants and ultrastructure. *Plant Growth Regulations*. 82: 447–455. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0271-6>
- Giuliani S., Sanguineti M.C., Tuberosa R., Bellotti M., Salvi S., Landi P. 2005. Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. *Journal of Experimental Botany*. 56(422): 3061–3070. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri303>
- Gómez-Sagasti M.T., López-Pozo M., Artetxe U., Becerril J.M., Hernández A., García-Plazaola J.I., Esteban R. 2023. Carotenoids and their derivatives: A “Swiss Army knife-like” multifunctional tool for fine-tuning plant-environment interactions. *Environmental and Experimental Botany*. 207: 105229. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105229>
- Gong C-M., Ning P-B., Wang G-X., Liang Z.-S. 2009. A review of adaptable variations and evolution of photosynthetic carbon assimilating pathway in C₃ and C₄ plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*. 33(1): 206–221. <https://doi.org/10.3773/j.issn.1005-264x.2009.01.023>

- Gong D., He F., Liu J., Zhang C., Wang Y., Tian S., Sun C., Zhang X. 2022. Understanding of Hormonal Regulation in Rice Seed Germination. *Life*. 12(7): 1021. <https://doi.org/10.3390/life12071021>
- Gosavi G.U., Jadhav A.S., Kale A.A., Gadakh S.R., Pawar B.D., Chimote V.P. 2014. Effect of heat stress on proline, chlorophyll content, heat shock proteins and antioxidant enzyme activity in sorghum (*Sorghum bicolor*) at seedlings stage. *Indian Journal of Biotechnology*. 13: 356–363. <https://www.semanticscholar.org/paper/Effect-of-heat-stress-on-proline,-chlorophyll-heat-Gosavi-Jadhav/992daa88193446b6b8585df7ff7b161ee0161dc0>
- 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: 1261–1269. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00905.x>
- Grace S.C. 2005. Phenolics as Antioxidants. In: N. Smirnoff (ed.). *Antioxidants and reactive oxygen species in plants*. Oxford, England: Blackwell. Pp. 141–168. <https://doi.org/10.1002/9780470988565.ch6>
- 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(1–2): 67–87. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9583-x>
- Gregorová Z., Kováčik J., Klejdus B., Maglovski M., Kuna R., Hauptvogel P., Matusšíková I. 2015. Drought-Induced Responses of Physiology, Metabolites, and PR Proteins in *Triticum aestivum*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 63(37): 8125–8133. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b02951>
- Griffith M., Yaish M.W. 2004. Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities. *Trends in Plant Science*. 9(8): 399–405. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.06.007>
- Guan C., Wang X., Feng J., Hong S., Liang Y., Ren B., Zuo J. 2014. Cytokinin antagonizes abscisic acid-mediated inhibition of cotyledon greening by promoting the degradation of abscisic acid insensitive5 protein in Arabidopsis. *Plant Physiology*. 164(3): 1515–1526. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234740>
- Guan L., Scandalios J.G. 1995. Developmentally related responses of maize catalase genes to salicylic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 92: 5930–5934. <https://doi.org/10.1073/pnas.92.13.5930>
- Guan Y., Chen Y., Huang Q., He Y., Li X., Zhu Z., Xiong Y., Ouyang J., Jiang G., Zhang Y., Wang C. 2025. Exploring heat stress responses and heat tolerance in rice in the reproductive stage: A dual omics approach. *Plant Growth Regulation*. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01352-0>
- Gubler F., Chandler P.M., White R.G., Llewellyn D.J., Jacobsen J.V. 2002. Gibberellin signaling in barley aleurone cells. Control of SLN1 and GAMYB expression. *Plant Physiology*. 129: 191–200. <https://doi.org/10.1104/pp.010918>
- Gubler F., Hughes T., Waterhouse P., Jacobsen J. 2008. Regulation of dormancy in barley by blue light and after-ripening: effects on abscisic acid and gibberellin metabolism. *Plant Physiology*. 147: 886–896. <https://doi.org/10.1111/pce.12949>
- 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://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8535141/>
- Gulnaz A.J., Iqbal J., Azam F. 1999. Seed treatment with growth regulators and crop productivity. II. Response of critical growth stages of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salinity stress. *Cereal Research Communication*. 27: 419–426. <https://doi.org/10.1007/BF03543558>
- Guo J., Beemster G.T.S., Liu F., Wang Z., Li X. 2023. Abscisic acid regulates carbohydrate metabolism, redox homeostasis and hormonal regulation to enhance cold tolerance in spring barley. *International Journal of Molecular Science*. 24(14): 11348. <https://doi.org/10.3390/ijms241411348>

- Guo X., Xin Z., Yang T., Ma X., Zhang Y., Wang Z., Ren Y., Lin T. 2020. Metabolomics Response for Drought Stress Tolerance in Chinese Wheat Genotypes (*Triticum aestivum*). *Plants*. 9(4): 520. <https://doi.org/10.3390/plants9040520>
- Gupta A., Rico-Medina A., Caño-Delgado A.I. 2020. The physiology of plant responses to drought. *Science*. 368(6488): 266–269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- 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>
- Gurmani A.R., Bano A., Ullah N., Khan H., Jahangir M., Flowers T.J. 2013. Exogenous abscisic acid (ABA) and silicon (Si) promote salinity tolerance by reducing sodium (Na⁺) transport and by pass flow in rice (*Oryza sativa* indica). *Australian Journal of Crop Science*. 7(9): 1219–1226.
- Hagenblad J., Oliveira H.R., Forsberg N.E.G., Leino M.W. 2016. Geographical distribution of genetic diversity in *Secale* landrace and wild accessions. *BMC Plant Biology*. 16: 23. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0710-y>
- Haliniarz M., Gawęda D., Nowakowicz-Dębek B., Najda A., Chojnacka S., Łukasz J., Wlazło Ł., Różańska-Boczula M. 2020. Evaluation of the Weed Infestation, Grain Health, and Productivity Parameters of Two Spelt Wheat Cultivars Depending on Crop Protection Intensification and Seeding Densities *Agriculture*. 10: 229. <https://doi.org/10.3390/agriculture10060229>
- Hamada A.M., Al-Hakimi A.M.A. 2001. Salicylic acid versus salinity-drought induced stress on wheat seedlings. *Rostlinná Výroba*. 47(10): 444–450.
- Hamayun M., Khan A.L., Ahmad N., Lee In-Jung, Khan S.A., Shinwari Z.K. 2010. Effect of polyethylene glycol induced drought stress on physio-hormonal attributes of soybean. *Pakistan Journal of Botany*. 42(2): 977–986.
- Hameed A., Goher M., Iqbal N. 2013. Drought induced programmed cell death and associated changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in wheat leaves. *Biologia Plantarum*. 57: 370–374. <https://doi.org/10.1007/s10535-012-0286-9>
- 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(9): 1–8. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1294/9/092029>
- Haque M.N., Pramanik S. K., Hasan M. A., Islam M. R., Sikder S. 2022. Foliar application of potassium and gibberellic acid (GA₃) to alleviate drought stress in wheat. *Journal of Science and Technology*. 20: 1–10 (Print): 2959-3239 (Online). <https://www.doi.org/10.59125/JST.20201>
- Hara M., Furukawa J., Sato A., Mizoguchi T., Miura K. 2012. Abiotic stress and role of salicylic acid in plants. In: P. Ahmad, M. Prasad (eds). *Abiotic stress responses in plants*. New York, NY: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0634-1_13
- Harborne J.B., Williams C.A. 2000. Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry*. 55(6): 481–504. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(00\)00235-1](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(00)00235-1)
- Hare P.E., St. John P.A., Engel M.H. 1985. Ion-Exchange Separation of Amino Acids. In: G.C. Barrett G.C. (eds). *Chemistry and Biochemistry of the Amino Acids*. Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-009-4832-7_14
- Hassan M.A., Xiang C., Farooq M., Muhammad N., Yan Z., Hui X., Yuanyuan K., Bruno A.K., Lele Z., Jincai L. 2021. Cold stress in wheat: Plant acclimation responses and management strategies. *Frontiers in Plant Science*. 12: 676884. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.676884>
- Häusler R.E., Ludewig F., Krueger S. 2014. Amino acids – a life between metabolism and signaling. *Plant Science*. 229: 225–237. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.09.011>
- Hayat S., Hayat Q., Alyemeni M.N., Wani A.S., Pichtel J., Ahmad A. 2012. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signaling & Behavior*. 7: 1456–1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
- He Q., Zhao S., Ma Q., Zhang Y., Huang L., Li G., Hao L. 2014. Endogenous salicylic acid levels and signaling positively regulate arabidopsis response to polyethylene glycol-simulated drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 33: 871–880. <https://doi.org/10.1007/s00344-014-9438-9>

- Hell R., Wirtz M. 2011. Molecular biology, biochemistry and cellular physiology of cysteine metabolism in *Arabidopsis thaliana*. *Arabidopsis Book*. 9: e0154.
<https://doi.org/10.1199/tab.0154>
- Helmy M.Y., 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>
- Hentrich M., Boettcher C., Duchting P., Cheng Y., Zhao Y., Berkowitz O., Masle J., Medina J., Pollmann S. 2013. The jasmonic acid signaling pathway is linked to auxin homeostasis through the modulation of *YUCCA8* and *YUCCA9* gene expression. *Plant Journal*. 74(4): 626–637.
<https://doi.org/10.1111/tpj.12152>
- Hildebrandt T.M., Nunes N.A., Araújo W.L., Braun H.P. 2015. Amino acid catabolism in plants. *Molecular Plant*. 8: 1563–1579. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.09.005>
- Holaday A.S., Martindale W., Alred R., Brooks A.L., Leegood R.C. 1992. Changes in activities of enzymes of carbon metabolism in leaves during exposure of plants to low temperature. *Plant Physiology*. 98(3): 1105–1114. <https://doi.org/10.1104/pp.98.3.1105>
- 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/ijms19124045>
- 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. *Plant Growth Regulation*. 54: 231–239. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9245-4>
- 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 W., Ren T., Meng F., Cong R., Li X., White P.J., Lu J. 2019. Leaf photosynthetic capacity is regulated by the interaction of nitrogen and potassium through coordination of CO₂ diffusion and carboxylation. *Physiologia Plantarum*. 167(3): 418–432. <https://doi.org/10.1111/ppl.12919>
- Hu X., Liu R., Li Y., Wang W., Tai F., Xue R., Li C. 2010a. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regulation*. 60(3): 225–235. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9436-2>
- Hu X.J., Chen D., Lynne McIntyre C., Fernanda Dreccer M., Zhang Z.B., Drenth J., Kalaipandian S., Chang H., Xue G.P. 2018. Heat shock factor C2a serves as a proactive mechanism for heat protection in developing grains in wheat via an ABA-mediated regulatory pathway. *Plant, Cell & Environment*. 41(1): 79–98. <https://doi.org/10.1111/pce.12957>
- Hu X.L., Li Y.H., Li C.H., Yang H.R., Wang W., Lu M.H. 2010b. Characterization of small heat shock proteins associated with maize tolerance to combined drought and heat stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 29: 455–464. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9157-9>
- Hu Y., Yu D. 2014. BRASSINOSTEROID INSENSITIVE2 interacts with ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 to mediate the antagonism of brassinosteroids to abscisic acid during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 26: 4394–4408. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.130849>
- Huang J., Cai M., Long Q., Liu L., Lin Q., Jiang L., Chen S., Wan J. 2014. OsLOX2, a rice type I lipoxygenase, confers opposite effects on seed germination and longevity. *Transgenic Research*. 23(4): 643–655. <https://doi.org/10.1007/s11248-014-9803-2>
- Huang X., Chen M.H., Yang L.T., Li Y.R., Wu J.M. 2015. Effects of Exogenous Abscisic Acid on Cell Membrane and Endogenous Hormone Contents in Leaves of Sugarcane Seedlings under Cold Stress. *Sugar Tech*. 17: 59–64. <https://doi.org/10.1007/s12355-014-0343-0>
- Huang X., Hou L., Meng J., You H., Li Z., Gong Z., Yang S., Shi Y. 2018. The Antagonistic Action of Abscisic Acid and Cytokinin Signaling Mediates Drought Stress Response in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*. 11(7): 970–982. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.05.001>
- Huang X., Shi H., Hu Z., Liu A., Amombo E., Chen L., Fu J. 2017. ABA is involved in regulation of cold stress response in Bermudagrass. *Frontiers in Plant Science*. 8: 1613.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01613>

- Humplik J.F., Bergougnoux V., Van Volkenburgh E. 2017. To Stimulate or Inhibit? That Is the Question for the Function of Abscissic Acid. *Trends in Plant Science*. 22(10): 830–841. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.07.009>
- Hurry V.M., Strand A., Tobiaeson M., Gardestrom P., Oquist G. 1995. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content. *Plant Physiology*. 109(2): 697–706. <https://doi.org/10.1104/pp.109.2.697>
- Hussain H.A., Hussain S., Khaliq A., Ashraf U., Anjum S. A., Men S., Wang L. 2018. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in Plant Science*. 9: 393. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00393>
- Hussain H.A., Men S., Hussain S., Zhang Q., Ashraf U., Anjum S.A., Ali I., Wang L. 2020. Maize tolerance against drought and chilling stresses varied with root morphology and antioxidative defense system. *Plants*. 9(6): 720. <https://doi.org/10.3390/plants9060720>
- Hussein M.M., Balbaa L.K., Gaballah M.S. 2007. Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. *Research Journal of Agricultural and Biological Sciences*. 3(4): 321–328.
- Hwang I., Sakakibara H. 2006. Cytokinin biosynthesis and perception. *Physiologia Plantarum*. 126: 528–538. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00665.x>
- Ingle R.A. 2011. Histidine biosynthesis. *Arabidopsis Book*. 9: e0141. <https://doi.org/10.1199/tab.0141>
- Iqbal M., Ashraf M. 2007. Seed treatment with auxins modulates growth and ion partitioning in salt-stressed wheat plants. *Journal of Integrative Plant Biology*. 49(7): 1003–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1672-9072.2007.00488.x>
- Iqbal M., Ashraf M. 2013. Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environmental and Experimental Botany*. 86: 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.002>
- Iqbal M., Basra S., Jamil A. 2006. Seed enhancement with cytokinins: Changes in growth and grain yield in salt stressed wheat plants. *Plant Growth Regulation*. 50: 29–39. <https://doi.org/10.1007/s10725-006-9123-5>
- Iqbal M., Nadeem M., Jamil S., Ahmed M., Altaf T. 2018. Exogenous application of plant hormones makes wheat (*Triticum aestivum*) withstand the attack of salinity stress. *International Journal of Biological Sciences*. 12(1): 375–385. <https://doi.org/10.12692/ijb/12.1.375-385>
- Iqbal S., Wang X., Mubeen I., Kamran M., Kanwal I., Díaz G.A., Abbas A., Parveen A., Atiq M.N., Alshaya H., El-Abedin T.K.Z., Fahad S. 2021. Phytohormones trigger drought tolerance in crop plants: outlook and future perspectives. *Frontiers in Plant Science*. 12: 799318. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.799318>
- Ishibashi Y., Kasa S., Sakamoto M., Aoki N., Kai K., Yuasa T. 2015. A role for reactive oxygen species produced by NADPH oxidases in the embryo and aleurone cells in barley seed germination. *PLOS One*. 10: e0143173. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143173>
- Islam R., Feng B., Chen T., Tao L., Fu G. 2018. Role of abscisic acid in thermal acclimation of plants. *Journal of Plant Biology*. 61: 255–264. <https://doi.org/10.1007/s12374-017-0429-9>
- Izydorczyk C., Nguyen T.-N., Jo S., Son S., Tuan P.A., Ayele B.T. 2017. Spatiotemporal modulation of abscisic acid and gibberellin metabolism and signaling mediates the effects of suboptimal and supraoptimal temperatures on seed germination in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant, Cell & Environment*. 41: 1022–1037. <https://doi.org/10.1111/pce.12949>
- Jacobsen J.V., Barrero J.M., Hughes T., Julkowska M., Taylor J.M., Xu Q., Gubler F. 2013. Roles for blue light, jasmonate and nitric oxide in the regulation of dormancy and germination in wheat grain (*Triticum aestivum* L.). *Planta*. 238: 121–138. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1878-0>
- Jain M., Khurana J.P. 2009. Transcript profiling reveals diverse roles of auxin-responsive genes during reproductive development and abiotic stress in rice. *The FEBS Journal*. 276(11): 3148–3162. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2009.07033.x>
- Jain M., Tiwary S., Gadre R. 2010. Sorbitol-induced changes in various growth and biochemical parameters in maize. *Plant, Soil & Environment*. 56: 263–267. <https://doi.org/10.17221/233/2009-pse>

- Jaleel C.A., Manivannan P., Wahid A., Farooq M., Al-Juburi H.J., Somasundaram R., Panneerselvam R. 2009. Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*. 11: 100–105.
- Janda T., Gondor O.K., Yordanova R., Szalai G., Pal M. 2014. Salicylic acid and photosynthesis: signaling and effects. *Acta Physiologiae Plantarum*. 36(10): 2537–2546. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1620-y>
- Janeczko A., Biesaga-Kościelniak J., Oklešťková J., Filek M., Dziurka M., SzarekŁukaszewska G., Kościelniak J. 2010. Role of 24-epibrassinolide in wheat production: Physiological effects and uptake. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 196: 311–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2009.00413.x>
- Janeczko A., Oklešťková J., Pociecha E., Kościelniak J., Mirek M. 2011. Physiological effects and transport of 24-epibrassinolide in heat-stressed barley. *Acta Physiologiae Plantarum*. 33: 1249–1259. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0655-y>
- Janni M., Gulli M., Maestri E., Marmioli M., Valliyodan B., Nguyen H.T., Marmioli N. 2020. Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity. *Journal of Experimental Botany*. 71(13): 3780–3802. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa034>
- 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>
- Jenks M.A., Andersen L., Teusink R.S., Williams M.H. 2001. Leaf cuticular waxes of potted rose cultivars as affected by plant development, drought and paclobutrazol treatments. *Physiologia Plantarum*. 112(1): 62–70. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1120109.x>
- Jeyasri R., Muthuramalingam P., Satish L., Pandian S.K., Chen J.T., Ahmar S., Wang X., Mora-Poblete F., Ramesh M. 2021. An overview of abiotic stress in cereal crops: negative impacts, regulation, biotechnology and integrated omics. *Plants*. 10(7): 1472. <https://doi.org/10.3390/plants10071472>
- Ji H., Xiao L., Xia Y., Song H., Liu B., Tang L., Cao W., Zhu Y., Liu L. 2017. Effects of jointing and booting low temperature stresses on grain yield and yield components in wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*. 243: 33–42. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.04.016>
- Jia W., Zhang J. 1999. Stomatal closure is induced rather by prevailing xylem abscisic acid than by accumulated amount of xylem-derived abscisic acid. *Physiologia Plantarum*. 106(3): 268–275. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.106303.x>
- Jiang M., Zhang J. 2002. Role of abscisic acid in water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings. *Free Radical Research*. 36: 1001–1015. <https://doi.org/10.1080/1071576021000006563>
- Jing Y.U., Lin Z., Jing C., Xing W., Zi-shan Z., Zai-bin H., Zhuo-fu L. 2008. Effects of exogenous ABA on cold resistance and tender seedlings growth of winter wheat Dongnongdongmai 1 in cold area. *Journal of Triticeae Crops*. 5: 883–887.
- Johnston M., Grof C.P.L., Brownell P.F. 1989. Chlorophyll a/b ratios and photosystem activity of mesophyll and bundle sheath fractions from sodium-deficient C₄ plants. *Australian Journal of Plant Physiology*. 16: 449–457. <https://doi.org/10.1071/PP9890449>
- Joshi R., Sahoo K.K., Tripathi A.K., Kumar R., Gupta B.K., Pareek A., Singla-Pareek S.L. 2018. Knockdown of an inflorescence meristem-specific cytokinin oxidase – OsCKX2 in rice reduces yield penalty under salinity stress condition. *Plant, Cell & Environment*. 41(5): 936–946. <https://doi.org/10.1111/pce.12947>
- Joshi V., Joung J-G., Fei Z., Jander G. 2010. Interdependence of threonine, methionine and isoleucine metabolism in plants: accumulation and transcriptional regulation under abiotic stress. *Amino Acids*. 39(4): 933–947. <https://doi.org/10.1007/s00726-010-0505-7>
- Kajlaa M., Yadava V.K., Khokhar J., Singh S., Chhokara R.S., Meenaa R.P., Sharmaa R.K. 2015. Increase in wheat production through management of abiotic stresses: A review. *Journal of Natural and Applied Sciences*. 7(2): 1070–1080. <https://doi.org/10.31018/jans.v7i2.733>

- Kalachova T., Iakovenko O., Kretinin S., Kravets V. 2013. Involvement of phospholipase D and NADPH-oxidase in salicylic acid signaling cascade. *Plant Physiology and Biochemistry*. 66: 127-133. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.02.006>
- Kalapos B., Novak A., Dobrev P., Nagy T., Vítámvás P., Marincs F., Galiba G., Vankova R. 2017. Effects of the winter wheat Cheyenne 5A substitute chromosome on dynamics of abscisic acid and cytokinins in freezing-sensitive chinese spring genetic background. *Frontiers in Plant Science*. 8: 2033. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02033>
- 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.1365-3113x.2003.01780.x>
- Kang G., Li G., Xu W., Peng X., Han Q., Zhu Y., Guo T. 2012. Proteomics reveals the effects of salicylic acid on growth and tolerance to subsequent drought stress in wheat. *Journal of Proteome Research*. 11(12): 6066–6079. <https://doi.org/10.1021/pr300728y>
- Kang G.Z., Li G., Guo T. 2014. Molecular mechanism of salicylic acid induced abiotic stress tolerance in higher plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 36(9): 2287–2297. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1603-z>
- Kang G.Z., Wang Z.X., Xia K.F., Sun G.C. 2007. Protection of ultrastructure in chilling-stressed banana leaves by salicylic acid. *Journal of Zhejiang University, Science B*. 8(4): 277–282. <https://doi.org/10.1631/jzus.2007.B0277>
- Kang Z., Babar M.A., Khan N., Guo J., Khan J., Islam S., Shrestha S., Shahi D. 2019. Comparative metabolomic profiling in the roots and leaves in contrasting genotypes reveals complex mechanisms involved in post-anthesis drought tolerance in wheat. *PLoS ONE*. 14(3): e0213502. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213502>
- Karabudak T., Bor M., Özdemir F., Türkan İ. 2014. Glycine betaine protects tomato (*Solanum lycopersicum*) plants at low temperature by inducing fatty acid desaturase7 and lipoxygenase gene expression. *Molecular Biology Reports*. 41(3): 1401–1410. <https://doi.org/10.1007/s11033-013-2984-6>
- Karanja J.K., Aslam M.M., Qian Z., Yankey R., Dodd I.C., Weifeng X. 2021. Abscisic acid mediates drought-enhanced rhizosheath formation in tomato. *Frontiers in Plant Science*. 12: 658787. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.658787>
- Karpets Y.V., Shkliarevskiy M.A., Horielova E.I., Kolupaev Y.E. 2020. Participation of hydrogen sulfide in induction of antioxidant system in roots of wheat plantlets and their heat resistance by salicylic acid. *Applied Biochemistry and Microbiology* 56(4): 467-472. <https://doi.org/10.1134/S0003683820040079>
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Kosakivska IV. 2016. Nitric oxide and hydrogen peroxide as signal mediators at induction of heat resistance of wheat plantlets by exogenous jasmonic and salicylic acids. *Fiziologiya Rastenii i Genetika*. 48(2): 158-166. <https://doi.org/10.15407/frg2016.02.158>
- Kaya C. 2021. Salicylic acid-induced hydrogen sulphide improves lead stress tolerance in pepper plants by upraising the ascorbate-glutathione cycle. *Physiologia Plantarum*. 173: 8-19. <https://doi.org/10.1111/ppl.13159>
- Kaya C., Ashraf M., Dikilitas M., Tuna A.L. 2013. Alleviation of salt stress-induced adverse effects on maize plants by exogenous application of indole acetic acid (IAA) and inorganic nutrients – A field trial. *Australian Journal of Crop Science*. 7(2): 249–254. <https://www.researchgate.net/publication/279669936>
- Kaya C., Tuna A.L., Alfredo A.C.A. 2006. Gibberellic acid improves water deficit tolerance in maize plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 28(4): 331–337. <https://doi.org/10.1007/s11738-006-0029-7>
- Kaydan D., Yağmur M., Okut N. 2007. Effects of Salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). *Tarim Bilimleri Dergisi*. 13(2): 114–119. https://doi.org/10.1501/Tarimbil_00000000444

- Kendall S.L., Hellwege A., Marriot P., Whalley C., Graham I.A., Penfield S. 2011. Induction of dormancy in Arabidopsis summer annuals requires parallel regulation of DOG1 and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors. *Plant Cell*. 23(7): 2568–2580. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.087643>
- Kendrick M.D., Chang C. 2008. Ethylene signaling: new levels of complexity and regulation. *Current Opinion in Plant Biology*. 11(5): 479–485. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.06.011>
- Khalid M., Saeed-ur-Rahman, Bilal M., Huang D-F. 2019. Role of flavonoids in plant interactions with the environment and against human pathogens – A review. *Journal of Integrative Agriculture*. 18(1): 211–230. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(19\)62555-4](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62555-4)
- Khan M.I., Fatma M., Per T.S., Anjum N.A., Khan N.A. 2015. Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Frontiers in Plant Science*. 6: 462. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00462>
- Khan S.U., Bano A., Ud-Din J.U., Gurmani A.R. 2012. Absciscic acid and salicylic acid seed treatment as potent inducer of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Pakistan Journal of Botany (Pakistan)*. 44(1): 43–49.
- Kim K.S., Park S.H., Jenks M.A. 2007a. Influence of water deficit on leaf cuticular waxes of soybean. *International Journal of Plant Science*. 168(3): 307–316. <https://doi.org/10.1086/510496>
- Kim K.S., Park S.H., Jenks M.A. 2007b. Changes in leaf cuticular waxes of sesame (*Sesamum indicum* L.) plants exposed to water deficit. *Journal of Plant Physiology*. 164(9): 1134–1143. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.07.004>
- Kirma M., Araujo W.L., Fernie A.R., Galili G. 2012. The multifaceted role of aspartate-family amino acids in plant metabolism. *Journal of Experimental Botany*. 63: 4995–5001. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers119>
- Kolupaev Y.E., Karpets Y.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: Calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytology and Genetics*. 49(5): 338–348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
- Kolupaev Y.E., Yastreb T.O., Shkliarevskiy M.A. Dmitriev A.P. 2024: Salicylic Acid and Its Interaction with Other Signal Mediators and Plant Hormones in Shaping Adaptive Responses of Plants to Abiotic Stress. In: Yastreb T.O., Kolupaev Y.E., Yemets A.I., Blume Y.B. (Eds.) *Regulation of Adaptive Responses in Plants*. N.Y.: Nova Science Publishers, pp. 111-160. <https://doi.org/10.52305/TXQB2084>
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Shvidenko N.V., Karpets Yu.V. 2012. Induction of heat resistance of wheat coleoptiles by salicylic and succinic acids: connection of the effect with the generation and neutralization of reactive oxygen species. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 48(5): 500–505. <https://doi.org/10.1134/S0003683812050055>
- Kolupaev Yu.Ye., Yastreb T.O., Shvidenko M.V., Karpets Yu.V. 2011. Influence of salicylic and succinic acids on formation of active oxygen forms in wheat coleoptiles. *Ukrainian Biochemical Journal* 83(5): 82-88.
- Kolupaev, Y.E., Vayner, A.A., Yastreb, T.O., Oboznyi A.I., Khripach V.A. 2014. The role of reactive oxygen species and calcium ions in the implementation of the stress-protective effect of brassinosteroids on plant cells. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 50, 658–663. <https://doi.org/10.1134/S0003683814060076>
- Kong L.A., Wu D.Q., Huang W.K., Peng H., Wang G.F., Cui J.K., Liu S.M., Li Z.G., Yang J., Peng D.L. 2015. Large-scale identification of wheat genes resistant to cereal cyst nematode *Heterodera avenae* using comparative transcriptomic analysis. *BMC Genomics*. 16: 801. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2037-8>
- Kopich V.N., Kretynin S.V., Kharchenko O.V., Litvinovskaya R.P., Chashina N.M., Khripach V.A. 2010. Effect of 24-epibrassinolide on lipooxygenase activity in maize seedlings under cold stress. *Biopolymers and Cell*. 26(3): 218–224. <https://doi.org/10.7124/bc.00015A>
- 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., Futorna O.A. 2020a. Effects of exogenous bacterial quorum sensing signal molecule (messenger) N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C₆-HSL) on morphological and physiological responses of winter wheat under simulated acid rain. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. 8: 92–100. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2020.07.092>
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M. 2024a. Natural Growth Regulators as Inducers of Resistance in Cereal Plants Against Extreme Environmental Factors”. Chapter 2. In: *Regulation of adaptive responses in plants*. Nova Science Publication, USA. Pp. 33–82. <https://doi.org/10.52305/TXQB2084>
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Vedenicheva N.P., Romanenko K.O. 2025. Adaptive Responses of *Secale cereale* to Temperature Stresses: Role of Cytokinins, Lipxygenase, and Secondary Metabolites. In: Singh Purewal, S. (Eds). *Rye: Processing, Nutritional Profile and Commercial Uses*. Cham: Springer. Chapter 12. Pp. 49–75. https://doi.org/10.1007/978-3-031-86613-5_3
- Kosakivska I.V., Klymchuk D.O., Negretzky V.A., Bluma D.A., Ustinova A.Yu. 2008. Stress proteins and ultrastructural characteristics of leaf cells of plants with different types of ecological strategies. *General and Applied Plant Physiology*. 34(3–4): 405–418. http://www.bio21.bas.bg/ipp/gapbfiles/v-34_pisa-08/08_pisa_3-4_405-418.pdf
- Kosakivska I.V., Shcherbatiuk M.M. 2025. Influence of lead pollution on the growth, development, and metabolism of cereal crops: the protective role of salicylic acid. *Plant physiology and genetics*. 57(1): 3–17. <https://doi.org/10.15407/frg2025.01.003>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A. 2021. Gibberelins in regulation of plant growth and development under abiotic stresses. *Biotechnologia Acta*. 14(2): 5–18. <https://doi.org/10.15407/biotech14.02.005>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Babenko L.M., Voytenko L.V. 2018. Drought stress effects on *Triticum spelta* L. structural and functional characteristics. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 14(1): 12–18. <https://scispace.com/pdf/drought-stress-effects-on-triticum-specta-l-structural-and-40zv54zfsu.pdf>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M. 2021. Changes in hormonal status of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) and spelt wheat (*Triticum spelta* L.) after heat stress and in recovery period. *Cereal Research Communications*. 50: 821–830. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00206-5>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M. 2022a. The effect of moderate soil drought on phytohormonal balance of *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. *Cereal Research Communications*. 50(4): 821–830. <https://doi.org/10.1007/s42976-022-00332-8>
- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. 2022b. 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., Likhnyovskiy R.V. 2016. Peculiarities of cytokinin accumulation and distribution in *Triticum aestivum* L. seedlings under temperature stresses. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 12(2): 32–38.
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2022c. Effect of pre-sowing priming of seeds with exogenous abscisic acid on endogenous hormonal balance of spelt wheat under heat stress. *Zemdirbyste-Agriculture*. 109(1): 21–26. <https://doi.org/10.13080/z-a.2022.109.003>
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2024b. ABA-induced alterations in cytokinin homeostasis of *Triticum aestivum* and *Triticum spelta* under heat stress. *Plant Stress*. 11: 100353. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100353>
- 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. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*. 11: 93–99. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2019.11.093>

- Kosakivska I.V., Shcherbatiuk M.M., Voytenko L.V. 2020b. Profiling of hormones in plant tissues: history, modern approaches, use in biotechnology. *Biotechnol Acta*. 13(4): 14–25. <https://doi.org/10.15407/biotech13.04.014>
- Kosma D.K., Bourdenx B., Bernard A., Parsons E.P., Lü S., Joubès J., Jenks M.A. 2009. The impact of water deficiency on leaf cuticle lipids of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 151(4): 1918–1929. <https://doi.org/10.1104/pp.109.141911>
- Kosma D.K., Jenks M.A. 2007. Eco-physiological and molecular-genetic determinants of plant cuticle function in drought and salt stress tolerance. In: M.A. Jenks, P.M. Hasegawa, S.M. Jain (eds). *Advances in Molecular Breeding toward Drought and Salt Tolerant Crops*. Dordrecht: Springer. Pp. 91–120. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5578-2_5
- Kosová K., Prasil I.T., Vitamvas P., Dobrev P., Motyka V., Flokova K., Novák O., Turečková V., Rolčík J., Pešek B., Trávníčková A., Gaudinová A., Galiba G., Janda T., Vlasáková E., Prášilová P., Vaňková R. 2012. Complex phytohormone responses during the cold acclimation of two wheat cultivars differing in cold tolerance, winter Samanta and spring Sandra. *Journal of Plant Physiology*. 169: 567–576. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.12.013>
- Kottmann L., Burzik W., Feike T., Siekmann D., Fromme F. J., Kucherova V., Hackauf B. 2023. Gibberellin-sensitive dwarfing gene *Ddw1* has no negative effect on the root system of field-grown winter rye. *Field Crops Research*. 303(1): 109151. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109151>
- 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>
- Kratsch H.A., Wise R.R. 2000. The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell & Environment*. 23(4): 337–350. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00560.x>
- Król A., Amarowicz R., Weidner S. 2015. The effects of cold stress on the phenolic compounds and antioxidant capacity of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Journal of Plant Physiology*. 189: 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.10.002>
- Krugman T., Peleg Z., Quansah L., Chagué V., Korol A.B., Nevo E., Saranga Y., Fait A., Chalhou B., Fahima T. 2011. Alteration in expression of hormone-related genes in wild emmer wheat roots associated with drought adaptation mechanisms. *Functional & Integrative Genomics*. 11(4): 565–583. <https://doi.org/10.1007/s10142-011-0231-6>
- Kucera B., Cohn M.A., 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>
- Kumar K., Debnath P., Singh S., Kumar N. 2023a. An Overview of Plant Phenolics and Their Involvement in Abiotic Stress Tolerance. *Stresses*. 3(3): 570–585. <https://doi.org/10.3390/stresses3030040>
- Kumar M., Kumar Patel M., Kumar N., Bajpai A.B., Siddique K.H.M. 2021. Metabolomics and Molecular Approaches Reveal Drought Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*. 22(17): 9108. <https://doi.org/10.3390/ijms22179108>
- Kumar M., Prusty M.R., Pandey M.K., Singh P.K., Bohra A., Guo B., Varshney R.K. 2023b. Application of *CRISPR/Cas9*-mediated gene editing for abiotic stress management in crop plants. *Frontiers in Plant Science*. 14: 1157678. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1157678>
- Kumar M., Tak Y., Potkule J., Choyal P., Tomar M., Meena N.L., Kaur C. 2020. Phenolics as plant protective companion against abiotic stress. In: R. Lone, R. Shuab, A. Kamili (eds). *Plant phenolics in sustainable agriculture*. Singapore: Springer. pp. 277–308. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_12
- Kumar S., Kaur G., Nayyar H. 2008. Exogenous application of abscisic acid improves cold tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science*. 194: 449–456. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2008.00335.x>

- Kumar V., Shriram V., Hoque T.S., Hasan M.M., Burritt D.J., Hossain M.A. 2017. Glycinebetaine-mediated abiotic oxidative-stress tolerance in plants: physiological and biochemical mechanisms. In: M. Sarwat, A. Ahmad, M. Abdin, M. Ibrahim (eds). *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective*. Vol. 2. Cham: Springer. Pp. 111–133. https://doi.org/10.1007/978-3-319-42183-4_5
- Kumari S., Kumar S., Prakas P. 2018. Exogenous application of cytokinin (6-BAP) ameliorates the adverse effect of combined drought and high temperature stress in wheat seedling. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 7(1): 1176–1180.
- 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>
- Lacko-Bartosova M., Korczyk-Szabo J., Razny R. 2010. *Triticum spelta* – a specialty grain for ecological farming systems. *Research Journal of Agricultural Sciences*. 42(1): 143–147.
- Lamaoui M., Jemo M., Datla R., Bekkaoui F. 2018. Heat and Drought Stresses in Crops and Approaches for Their Mitigation. *Frontiers in Plant Science*. 6: 26. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00026>
- Laoué J., Fernandez C., Ormeño E. 2022. Plant Flavonoids in Mediterranean Species: A Focus on Flavonols as Protective Metabolites under Climate Stress. *Plants (Basel)*. 11(2): 172. <https://doi.org/10.3390/plants11020172>
- Larkindale J., Huang B. 2004. Thermotolerance and antioxidant systems in *Agrostis stolonifera*: involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide, and ethylene. *Journal of Plant Physiology*. 161(4): 405–413. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01239>
- Lawson T., Viallet-Chabrand S. 2019. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist*. 221(1): 93–98. <https://doi.org/10.1111/nph.15330>
- Lea P.J., Sodek L., Parry M.A.J., Shewry P.R., Halford N.G. 2007. Asparagine in plants. *Annals of Applied Biology*. 150(1): 1–26. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2006.00104.x>
- Lee M., Jung J.-H., Han D.-Y., Seo P.J., Park W.J., Park C.-M. 2012. Activation of a flavin monooxygenase gene *YUCCA7* enhances drought resistance in Arabidopsis. *Planta*. 235: 923–938. <https://doi.org/10.1007/s00425-011-1552-3>
- Lee S., Cheng H., King K.E., Wang W., He Y., Hussain A., Lo J., Harberd N.P., Peng J. 2002. Gibberellin regulates Arabidopsis seed germination via RGL2, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes & Development*. 16: 646–658. <https://doi.org/10.1101/gad.969002>
- Lee S.H., Ahn S.J., Yang Y.J., Cho K., Chung G., Cho B.-H., Han O. 2005. Differential impact of low temperature on fatty acid unsaturation and lipoxygenase activity in figleaf gourd and cucumber roots. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 330(4): 1194–1198. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2005.03.098>
- Leibfried A., To J.P., Busch W., Stehling S., Kehle A., Demar M., Kieber J.J., Lohmann J.U. 2005. WUSCHEL controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. *Nature*. 438(7071): 1172–1175. <https://doi.org/10.1038/nature04270>
- Less H., Galili G. 2008. Principal transcriptional programs regulating plant amino acid metabolism in response to abiotic stresses. *Plant Physiology*. 147: 316–330. <https://doi.org/10.1104/pp.108.115733>
- Leubner-Metzger G. 2003. Brassinosteroids Promote Seed Germination. In: S. Hayat, A. Ahmad. (eds). *Brassinosteroids* (pp. 119–128). Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0948-4_5
- Li B., Fan R., Sun G., Sun T., Fan Y., Bai S., Guo S., Huang S., Liu J., Zhang H., Wang P., Zhu X., Song C. P. 2021. Flavonoids improve drought tolerance of maize seedlings by regulating the homeostasis of reactive oxygen species. *Plant and Soil*. 461: 389–405. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04814-8>
- Li D. 2018. The plant functional traits of arid and semiarid grassland plants under warming and precipitation change. In: *Plant Growth and Regulation-Alterations to Sustain Unfavorable Conditions*. Intech Open. <https://doi.org/10.5772/intechopen.79744>

- Li G., Zhang C., Zhang G., Fu W., Feng B., Chen T., Peng S., Tao L., Fu G. 2020. Absciscic acid negatively modulates heat tolerance in rolled leaf rice by increasing leaf temperature and regulating energy homeostasis. *Rice*. 13: 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12284-020-00379-3>
- Li H., Torres-Garcia J., Latrasse D., Benhamed M., Schilderink S., Zhou W., Kulikova O., Hirt Y., 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 S., Hou S., Sun Y., Sun M., Sun Y., Li X., Li Y., Wang L., Cai Q., Guo B., Zhang J. 2025. Genome-Wide Identification and Expression Analysis Under Abiotic Stress of the *Lipoxygenase* Gene Family in Maize (*Zea mays*). *Genes*. 16(1): 99. <https://doi.org/10.3390/genes16010099>
- Li S., Nie Z., Sun J., Li X., Yang G. 2022. The Physiological Role of Absciscic Acid in Regulating Root System Architecture of Alfalfa in Its Adaptation to Water Deficit. *Agronomy*. 12: 1882. <https://doi.org/10.3390/agronomy12081882>
- Li X., Cai J., Liu F., Dai T., Cao W., Jiang D. 2014. Spring freeze effect on wheat yield is modulated by winter temperature fluctuations: evidence from meta-analysis and simulating experiment. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 201: 288–300. <https://doi.org/10.1111/jac.12115>
- Li X.-J., Yang M.-F., Chen H., Qu L.-Q., Chen F., Shen S.-H. 2010. Absciscic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: Proteomic evidence. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1804: 929–940. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2010.01.004>
- Li Z.G., Long W.B., Yang S.Z., Wang Y.C., Tang J.H., Chen T. 2015. Involvement of sulfhydryl compounds and antioxidant enzymes in H₂S-induced heat tolerance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) suspension-cultured cells. *In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant* 51, 428–437. <https://doi.org/10.1007/s11627-015-9705-x>
- Liavonchanka A., Feussner I. 2006. Lipoxygenases: Occurrence, functions and catalysis. *Journal of Plant Physiology*. 163(3): 348–357. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.11.006>
- Lind C., Dreyer I., López-Sanjurjo E.J., von Meyer K., Ishizaki K., Kohchi T., Lang D., Zhao Y., Kreuzer I., Al-Rasheid K.A.S., Ronne H., Reski R., Zhu J.-K., Geiger D., Hedrich R. 2015. Stomatal guard cells co-opted an ancient ABA-dependent desiccation survival system to regulate stomatal closure. *Current Biology*. 25(7): 928–935. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.01.067>
- Linkies A., Muller K., Morris K., Tureckova V., Wenk M., Cadman C.S., Corbineau F., Strnad M., Lynn J.R., Finch-Savage W.E. 2009. Ethylene interacts with absciscic acid to regulate endosperm rupture during germination: a comparative approach using *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*. 21(12): 3803–3822. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.070201>
- Liu A., Gao F., Kanno Y., Jordan M., Kamiya Y., Seo M., Ayele B. 2013a. Regulation of wheat seed dormancy by after-ripening is mediated by specific transcriptional switches that induce changes in seed hormone metabolism and signaling. *PLOS One*. 8: e56570. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056570>
- Liu F., Wang P., Zhang X., Li X., Yan X., Fu D., Wu G. 2018. The genetic and molecular basis of crop height based on a rice model. *Planta*. 247(1): 1–26. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2798-1>
- Liu L., Zhang D., Jin Z., Zhang Z., Li S., Zhu K., Cang L. 2019. Effects of exogenous absciscic acid on expression of cold-regulated genes in winter wheat under low temperature stress. *Pakistan Journal of Botany*. 51(1) 1-9. [https://doi.org/10.30848/PJB2019-1\(21\)](https://doi.org/10.30848/PJB2019-1(21))
- Liu X., Chi H., Yue M., Li W., Jia E. 2012. The regulation of exogenous jasmonic acid on UV-B stress tolerance in wheat. *Journal of Plant Growth Regulation*. 31: 436–447. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9253-5>
- Liu X., Huang B., Banowetz G. 2002. Cytokinin effects on creeping bentgrass responses to heat stress: I. Shoot and root growth. *Crop Science*. 42: 457–465. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.0457>
- Liu X., Yue Y., Li B., Nie Y., Li W., Wu W.H., Ma L. 2007. A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone absciscic acid. *Science*. 315(5819): 1712–1716. <https://doi.org/10.1126/science.1135882>

- Liu X., Zhang H., Zhao Y., Feng Z., Li Q., Yang H.Q., Luan S., Li J., He Z.H. 2013b. 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 of the United States of America*. 110(38): 15485–15490. <https://doi.org/10.1073/pnas.1304651110>
- Liu Y. 2020. Optimum temperature for photosynthesis: from leaf- to ecosystem-scale. *Science Bulletin (Beijing)*. 65(8): 601–604. <https://doi.org/10.1016/j.scib.2020.01.006>
- Liu Y., Huang W., Xian Z., Hu N., Lin D., Ren H., Chen J., Su D., Li Z. 2017. Overexpression of *SlGRAS40* in Tomato Enhances Tolerance to Abiotic Stresses and Influences Auxin and Gibberellin Signaling. *Frontiers in Plant Science*. 8: 1659. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01659>
- Liu Y.F., Zhang G.X., Qi M.F. 2015. Effects of calcium on photosynthesis, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in tomato leaves under low night temperature stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 34: 263–273. <https://doi.org/10.1007/s00344-014-9462-9>
- Liubych V.V., Hospodarenko H.M., Poltoretskyi S.P. 2017. *Quality features of spelt wheat grain*. Saarbrücken, Germany: LAP LAMBERT Academic Publishing. 108 p.
- 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>
- Llanes A., Andrade A., Alemano S., Luna V. 2016. Alterations of endogenous hormonal levels in plants under drought and salinity. *American Journal of Plant Science*. 7: 1357–1371. <https://doi.org/10.4236/AJPS.2016.79129>
- Lo S.F., Ho T.H.D., Liu Y.L., Jiang M.J., Hsieh K.T., Chen K.T., Yu L.-C., Lee M.-H., Chen C.-Y., Huang T.-P., Kojima M., Sakakibara H., Chen L.-J., Yu S.-M. 2017. Ectopic expression of specific GA₂ oxidase mutants promotes yield and stress tolerance in rice. *Plant Biotechnology Journal*. 15(7): 850–864. <https://doi.org/10.1111/pbi.12681>
- Logan D.C. 2006. The mitochondrial compartment. *Journal of Experimental Botany*. 57(6): 1225–1243. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj151>
- Loggini B., Scartazza A., Brugnoli E., Navari-Izzo F. 1999. Antioxidant defense system, pigment composition and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology*. 119(3): 1091–1099. <https://doi.org/10.1104/pp.119.3.1091>
- Lorenz R., Stalhandske Z., Fischer E.M. 2019. Detection of a climate change signal in extreme heat, heat stress, and cold in Europe from observations. *Geophysical Research Letters*. 46: 8363–8374. <https://doi.org/10.1029/2019GL082062>
- Lorrai R., Boccaccini A., Ruta V., Possenti M., Costantino P., Vittorioso P. 2017. Absciscic acid inhibits hypocotyl elongation acting on gibberellins, DELLA proteins and auxin. *AoB PLANTS*. 10(5): ply061. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply061>
- Lubovská Z., Dobrá J., Storchová H., Wilhelmová N., Vanková R. 2014. Cytokinin oxidase/dehydrogenase overexpression modifies antioxidant defense against heat, drought and their combination in *Nicotiana tabacum* plants. *Journal of Plant Physiology*. 171(17): 1625–1633. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.06.021>
- Luo M.C., Yang Z.L., You F.M., Kawahara T., Waines J.G., Dvorak J. 2007. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theoretical and Applied Genetics*. 114(6): 947–959. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0474-0>
- Luo Y., Li W., Huang C., Yang J., Jin M., Chen J., Pang D., Chang Y., Li Y., Wang Z. 2021. Exogenous abscisic acid coordinating leaf senescence and transport of assimilates into wheat grains under drought stress by regulating hormones homeostasis. *The Crop Journal*. 9(4): 901–914. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.08.012>
- M.A., Roslan H.A. 2023. Emerging genomic technologies for agricultural biotechnology: current trends and future prospects. *Frontiers in Plant Science*. 14: 1263289. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1263289>

- Ma C., Wang Z.Q., Zhang L.T., Sun M.M., Lin T.B. 2014a. Photosynthetic responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) to combined effects of drought and exogenous methyl jasmonate. *Photosynthetica*. 52: 377–385. <https://doi.org/10.1007/s11099-014-0041-x>
- Ma D., Sun D., Wang C., Li Y., Guo T. 2014b. Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 80: 60–66. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.03.024>
- Ma H.Y., Zhao D., Ning Q., Wei J., Li Y., Wang M., Liu X., Jiang C., Liang Z.A. 2018. 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>
- Ma X., Zhang J., Huang B. 2016. Cytokinin-mitigation of salt-induced leaf senescence in perennial ryegrass involving the activation of antioxidant systems and ionic balance. *Environmental and Experimental Botany*. 125: 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.002>
- Ma Y., Szostkiewicz I., Korte A., Moes D., Yang Y., Christmann A., Grill E. 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*. 324(5930): 1064–1068. <https://doi.org/10.1126/science.1172408>
- MacGregor D.R., Kendall S.L., Florance H., Fedi F., Moore K., Paszkiewicz K., Smirnov N., Penfield S. 2015. Seed production temperature regulation of primary dormancy occurs through control of seed coat phenylpropanoid metabolism. *New Phytologist*. 205(2): 642–652. <https://doi.org/10.1111/nph.13090>
- Macková H., Hronková M., Dobrá J., Turečková V., Novák O., Lubovská Z., Motyka V., Haisel D., Hájek T., Prášil I.T., Gaudinová A., Štorchová H., Ge E., Werner T., Schmülling T., Vanková R. 2013. Enhanced drought and heat stress tolerance of tobacco plants with ectopically enhanced cytokinin oxidase/dehydrogenase gene expression. *Journal of Experimental Botany*. 64(10): 2805–2815. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert131>
- Macovei A., Gill S.S., Tuteja N. 2012. microRNAs as promising tools for improving stress tolerance in rice. *Plant signaling & behavior*. 7(10): 1296–1301. <https://doi.org/10.4161/psb.21586>
- Malini M.K., Karwa S., Priyadarsini P., Kumar P., Nagar S., Kumar M., Kumar S., Chinnusamy V., Pandey R., Pal M. 2023. Abscissic-Acid-Modulated Stomatal Conductance Governs High-Temperature Stress Tolerance in Rice Accessions. *Agriculture*. 13: 545. <https://doi.org/10.3390/agriculture13030545>
- Mandal S., Ghorai M., Anand U., Roy D., Kant N., Mishra T., Mane A.B., Jha N.K., Lal M.K., Tiwari R.K., Kumar M., Radha, Ghosh A., Bhattacharjee R., Proćków J., Dey A. 2022. Cytokinins: A Genetic Target for Increasing Yield Potential in the CRISPR Era. *Frontiers in Genetics*. 13: 883930. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.883930>
- Mao X., Zhang H., Tian S., Chang X., Jing R. 2010. TaSnRK2.4, an SNF1-type serine/threonine protein kinase of wheat (*Triticum aestivum* L.), confers enhanced multistress tolerance in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*. 61(3): 683–696. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp331>
- Marcinińska I., Czyczyło-Mysza I., Skrzypek E., Filek M., Grzesiak S., Grzesiak M.T., Janowiak F., Hura T., Dziurka M., Dziurka K., Nowakowska A., Quarrie S.A. 2013a. Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. *Acta Physiologiae Plantarum*. 35: 451–461. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1088-6>
- Marcinińska I., Czyczyło-Mysza I., Skrzypek E., Grzesiak M.T., Janowiak F., Filek M., Dziurka M., Dziurka K., Waligórski P., Juzoń K., Cyganek K., Grzesiak S. 2013b. Alleviation of osmotic stress effects by exogenous application of salicylic or abscisic acid on wheat seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*. 14: 13171–13193. <https://doi.org/10.3390/ijms140713171>
- Martinez-Andujar C., Ordiz M.I., Huang Z., Nonogaki M., Beachy R.N., Nonogaki H. 2011. Induction of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase in *Arabidopsis thaliana* seeds enhances seed dormancy. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA*. 108(41): 17225–17229. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112151108>

- Maruyama K., Urano K., Yoshiwara K., Morishita Y., Sakurai N., Suzuki H., Yamaguchi-Shinozaki K. 2014. Integrated analysis of the effects of cold and dehydration on rice metabolites, phytohormones, and gene transcripts. *Plant Physiology*. 164: 1759–1771. <https://doi.org/10.1104/pp.113.231720>
- Mattioni C., Lacerenza N.G., Troccoli A., De Leonardo A.M., di Fonzo N. 1999. Water and salt stress-induced alteration in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings. *Physiologia Plantarum*. 101(4): 787–792. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb01064.x>
- Mattoo A.K., Fatima T., Upadhyay R.K., Handa A.K. 2015. *Polyamines in plants: biosynthesis from arginine, and metabolic, physiological and stress-response roles*. CABI Books. CABI International. Pp. 177–194. <https://doi.org/10.1079/9781780642635.0177>
- Maurel C., Boursiac Y., Luu D.T., Santoni V., Shahzad Z., Verdoucq L. 2015. Aquaporins in plants. *Physiological Reviews*. 95(4): 1321–1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
- McAdam S.A., Brodribb T.J., Ross J.J. 2016. Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant, Cell & Environment*. 39(3): 652–659. <https://doi.org/10.1111/pce.12669>
- Merewitz E., Xu Y., Huang B. 2016. Differentially Expressed Genes Associated with Improved Drought Tolerance in Creeping Bentgrass Overexpressing a Gene for Cytokinin Biosynthesis. *PLoS One*. 11(11): e0166676. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166676>
- Merewitz E.B., Du H.M., Yu W.J., Liu Y. M., Gianfagna T., Huang B.R. 2012. Elevated cytokinin content in *ipt* transgenic creeping bentgrass promotes drought tolerance through regulating metabolite accumulation. *Journal of Experimental Botany*. 63: 1315–1328. <https://doi.org/10.1093/jxb%2Ferr372>
- Metwally A., Finkemeier I., Georgi M., Dietz K.J. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedlings. *Plant Physiology*. 132(1): 272–281. <https://doi.org/10.1104/pp.102.018457>
- Miao R., Li C., Liu Z., Zhou X., Chen S., Zhang D., Luo J., Tang W., Wang C., Wu J., Chen Z. 2024. The Role of Endogenous Brassinosteroids in the Mechanisms Regulating Plant Reactions to Various Abiotic Stresses. *Agronomy*. 14: 356. <https://doi.org/10.3390/agronomy14020356>
- Michaletti A., Naghavi M.R., Toorchi M., Zolla L., Rinalducci S. 2018. Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. *Scientific Reports*. 8(1): 5710. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24012-y>
- Michniewicz M., Zago M.K., Abas L., Weijers D., Schweighofer A., Meskiene I., Heisler M.G., Ohno C., Zhang J., Huang F., Schwab R., Weigel D., Meyerowitz E.M., Luschnig C., Offringa R., Friml J. 2007. Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell*. 130(6): 1044–1056. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.07.033>
- Minguet E.G., Alabadí D., Blázquez M.A. 2014. Gibberellin implication in plant growth and stress responses. In: L.S. Tran, S. Pal (eds). *Phytohormones: A Window to metabolism, signaling and biotechnological applications*. New York: Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0491-4_5
- Mishra A., Choudhuri M. 1999. Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice. *Biologia Plantarum*. 42: 409–415. <https://doi.org/10.1023/A:1002469303670>
- Mishra S., Upadhyay S., Shukla R.K. 2017. The Role of Strigolactones and Their Potential Cross-talk under Hostile Ecological Conditions in Plants. *Frontiers in Physiology*. 7: 691–720. <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00691>
- Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Science*. 11: 15–19. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002>
- Miura K., Tada Y. 2014. Regulation of water, salinity, and cold stress responses by salicylic acid. *Frontiers in Plant Science*. 5: 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00004>
- Mjidi M., Taghvaei M., Heidari G., Emam Y. 2024. Effects of Foliar Application of Plant Growth Regulators on germination Enzyme Activities in the Wild Barely (*Hordeum spontanium*). *International Journal of Applied Agricultural Sciences*. 10(4): 176–183. <https://doi.org/10.11648/j.ijaas.20241004.14>

- 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>
- 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>
- Mostofa M.G., Rahman M.M., Ansary M.M.U., Fujita M., Tran L.P. 2019. Interactive effects of salicylic acid and nitric oxide in enhancing rice tolerance to cadmium stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 20(22): 5798. <https://doi.org/10.3390/ijms20225798>
- Mou C., Chen Y., Zhang P., Tong Q., Zhu Z., Ma T., Wang P., Fu K., Chen C., Huang Y., Zhang F., Hao Q., Zhang M., Liu S., Jiang L., Wan J. 2024. Prolongation of seed viability and grain quality in rice by editing *OsLOX1* using *CRISPR/Cas9*. *Molecular Breeding*. 44(10): 72. <https://doi.org/10.1007/s11032-024-01506-4>
- Mousavi S., Niknejad Y., Fallah H., Tari D.B. 2020. Methyl jasmonate alleviates arsenic toxicity in rice. *Plant Cell Reports*. 39: 1041–1060. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02547-7>
- Muhammad N., Hakim, Quraishi U.M., Chaudhary H.J., Munis M.F.H. 2016. Indole-3-Acetic acid induces biochemical and physiological changes in wheat under drought stress conditions. *Philippine Agriculture Scientist*. 99(1): 19–24.
- Muhei S.H. 2018. Seed Priming with Phytohormones to Improve Germination Under Dormant and Abiotic Stress Conditions. *Advances in Crop Science and Technology*. 6(6): 403. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
- 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): 403–407. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
- Mühlenbock P., Szechynska-Hebda M., Płaszczycza M., Baudo M., Mateo A., Mullineaux P.M., Parker J.E., Karpinska B., Karpinski S. 2008. Chloroplast signaling and LESION SIMULATING DISEASE1 regulate crosstalk between light acclimation and immunity in Arabidopsis. *Plant Cell Online*. 20: 2339–2356. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.059618>
- Müller M., Munné-Bosch S. 2011. Rapid and sensitive hormonal profiling of complex plant samples by liquid chromatography coupled to electrospray ionization tandem mass spectrometry. *Plant Methods*. 7(1): 37. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-7-37>
- Müssig C., Lisso J., Coll-Garcia D., Altmann T. 2006. Molecular Analysis of Brassinosteroid Action. *Plant Biology*. 8(3): 291–296. <https://doi.org/10.1055/s-2005-873043>
- Mutlu S., Atıcı Ö., Nalbantoğlu B., Mete E. 2015. Exogenous salicylic acid alleviates cold damage by regulating antioxidative system in two barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Frontiers in Life Science*. 9(2): 99–109. <https://doi.org/10.1080/21553769.2015.1115430>
- Nagel K.A., Kastenholz B., Jahnke S., van Dusschoten D., Aach T., Mühlich M., Truhn D., Scharr H., Terjung S., Walter A., Schurr U. 2009. Temperature responses of roots: impact on growth, root system architecture and implications for phenotyping. *Functional Plant Biology*. 36(11): 947–959. <https://doi.org/10.1071/fp09184>
- Naidu B.P., Paleg L.G., Aspinall D., Jennings A.C., Jones G.P. 1991. Amino acid and glycine betaine accumulation in cold-stressed wheat seedlings. *Phytochemistry*. 30: 407–409. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(91\)83693-f](https://doi.org/10.1016/0031-9422(91)83693-f)
- Naikoo M.I., Dar M.I., Raghib F., Jaleel H., Ahmad B., Raina A., Khan F.A., Naushin F. 2019. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview. In: *Plant Signaling Molecules*. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier. Pp. 157–168. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5>
- Nakamura S., Abe F., Kawahigashi H., Nakazono K., Tagir, A., Matsumoto T., Utsugi S., Ogawa T., Handa H., Ishida H., Mori M., Kawaura K., Ogiwara Y., Miura H. 2011. A wheat homolog of MOTHER OF FT AND TFL1 acts in the regulation of germination. *Plant Cell*. 23(9): 3215–3229. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.088492>

- Nambara E., Marion-Poll A. 2005. Absciscic 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. Absciscic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Science Research*. 20: 55–67. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000012>
- Narayanan S. 2018. Effects of high temperature stress and traits associated with tolerance in wheat. *Journal of Science*. 2(3): 177–186. <https://doi.org/10.15406/oajs.2018.02.00067>
- Naseem M., Kaldorf M., Dandekar T. 2015. The nexus between growth and defence signalling: auxin and cytokinin modulate plant immune response pathways. *Journal of Experimental Botany*. 66(16): 4885–4896. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv297>
- Nayyar H., Walia D. 2003. Water Stress Induced Proline Accumulation in Contrasting Wheat Genotypes as Affected by Calcium and Absciscic Acid. *Biologia Plantarum*. 46: 275–279. <https://doi.org/10.1023/A:1022867030790>
- Nishiyama R., Watanabe Y., Fujita Y., Le D.T., Kojima M., Werner T., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Kakimoto T., Sakakibara H., Schmölling 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 absciscic acid responses, and absciscic acid biosynthesis. *Plant Cell*. 23(6): 2169–2183. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.087395>
- Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S., Han Y., Neukermans J., Marquez-Garcia B., Queval G., Foyer C.H. 2012. Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant, Cell & Environment*. 35(2): 454–484. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02400.x>
- Nongpiur R., Soni P., Karan R., Singla-Pareek S.L., Pareek A. 2012. Histidine kinases in plants: cross talk between hormone and stress responses. *Plant Signaling & Behavior*. 7(10): 1230–1237. <https://doi.org/10.4161/psb.21516>
- Norastehnia A., Sajedi R.H., Nojavan-Asghari M. 2007. Inhibitory effects of methyl jasmonate on seed germination in maize (*Zea mays*): effect on α -amylase activity and ethylene production. *General and Applied Plant Physiology*. 33(1-2): 13–23. <https://scispace.com/pdf/inhibitory-effects-of-methyl-jasmonate-on-seed-germination-4ueielfykm.pdf>
- Noroozlo Y.A., Souri M.K., Delshad M. 2019 Stimulation effects of foliar applied glycine and glutamine amino acids on lettuce growth. *Open Agriculture*. 4: 164–172. <https://doi.org/10.1515/opag-2019-0016>
- Nouri M.Z., Komatsu S. 2013. Subcellular protein overexpression to develop abiotic stress tolerant plants. *Frontiers in Plant Science*. 4: 2. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00002>
- 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>
- Olds C.L., Glennon E.K.K., Luckhart S. 2018. Absciscic acid: new perspectives on an ancient universal stress signaling molecule. *Microbes and infection*. 20(9–10): 484–492. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2018.01.009>
- Oneto D.C., Otegui M.E., Baroli I., Beznec A., Faccio P., Bossio E., Blumwald E., Lewi D. 2016. Water deficit stress tolerance in maize conferred by expression of an isopentenyltransferase (IPT) gene driven by a stress-and maturation-induced promoter. *Journal of Biotechnology*. 220: 66–77. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.01.014>
- Osokina N., Liubych V., Novak L., Pushkarova-Bezdlil T., Priss O., Verkholtantseva V., Hryhorenko O., Pusik V., Pusik L. 2018. Elucidation of the mechanism that forms breadbaking properties of the grain. *Eastern- European Journal of Enterprise Technologies*. 2(11): 39–47. <https://doi.org/10.15587/1729-4061.2018.126372>
- Pal M., Szalai G., Horvath E., Janda T., Paldi E. 2002. Effect of salicylic acid during heavy metal stress. *Acta Biologica Szegediensis*. 46(3-4): 119–120. <http://www.sci.u-szeged.hu/ABS>
- Pal M., Tajti J., Szalai G., Peeva V., Vegh B., Janda T. 2018. Interaction of polyamines, absciscic acid and proline under osmotic stress in the leaves of wheat plants. *Scientific Reports*. 8(1): 12839. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31297-6>

- Pan D.-Y., Fu X., Zhang X.-W., Liu F.-J., Bi H.-G., Ai X.-Z. 2020. Hydrogen sulfide is required for salicylic acid-induced chilling tolerance of cucumber seedlings. *Protoplasma*. 257: 1543-1557. <https://doi.org/10.1007/s00709-020-01531-y>
- Pan X., Wang X. 2009. Profiling of plant hormones by mass spectrometry. *Journal of Chromatography B*. 877(26): 2806-2813. <https://doi.org/10.1016/j.jchromb.2009.04.024>
- Pan X., Welti R., Wang X. 2008. Simultaneous quantification of major phytohormones and related compounds in crude plant extracts by liquid chromatography tandem mass spectrometry. *Phytochemistry*. 69(8): 1773-1781. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2008.02.008>
- 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 S., Nelson D., Assmann S. 2009. Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in Arabidopsis. *Cell*. 136(1): 136-148. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.12.026>
- Park J., Kim Y.S., Kim S.G., Jung J.H., Woo J.C., C.M. 2011. Integration of auxin and salt signals by the NAC transcription factor NTM2 during seed germination in Arabidopsis. *Plant Physiology*. 156(2): 537-549. <https://doi.org/10.1104/pp.111.177071>
- Park S., Fung P., Nishimura N., Jensen D., Fujii H., Zhao Y., Lumb S., Santiago J., Rodrigues A., Chow T., Alfred S., Bonetta D., Finkelstein R., Provart N., Desveaux D., Rodriguez P., McCourt P., Zhu J., Schroeder J., Volkman B., Cutler S. 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science*. 324(5930): 1068-1071. <https://doi.org/10.1126/science.1173041>
- Park S.-H., Lee B.-R., La V.H., Mamun M.A., Bae D.-W., Kim T.-H. 2021. Characterization of salicylic acid- and abscisic acid-mediated photosynthesis, Ca^{2+} and H_2O_2 accumulation in two distinct phases of drought stress intensity in *Brassica napus*. *Environmental and Experimental Botany*. 186: e 104434. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104434>
- Parvin K., Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M., Mohsin S.M., Fujita M. 2019. Quercetin mediated salt tolerance in tomato through the enhancement of plant antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plannning Theory*. 8: 247. <https://doi.org/10.3390/plants8080247>
- Parvin K., Nahar K., Mohsin S.M., Al Mahmud J., Fujita M., Hasanuzzaman M. 2022. Plant phenolic compounds for abiotic stress tolerance. In: M. Hasanuzzaman, G.J. Ahammed, K. Nahar (eds). *Managing Plant Production Under Changing Environment*. Singapore: Springer. Pp. 193-237. https://doi.org/10.1007/978-981-16-5059-8_8
- 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>
- Peleg Z., Reguera M., Tumimbang E., Walia H., Blumwald E. 2011. Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. *Plant Biotechnology Journal*. 9: 747-758. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2010.00584.x>
- Pieruzzi F.P., Dias L.L.C., Balbuena T.S., Santa-Catarina C., dos Santos A.L.W., Floh E.I.S. 2011. Polyamines, IAA and ABA during germination in two recalcitrant seeds: *Araucaria angustifolia* (Gymnosperm) and *Ocotea odorifera* (Angiosperm). *Annals of Botany*. 108: 337-345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr133>
- Pinhero R.G., Paliyath G., Yada R.Y., Murr D.P. 1999. Modulation of phospholipase D and lipoxygenase activities during chilling. Relation to chilling tolerance of maize seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*. 36(3): 213-224. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(97\)86878-7](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(97)86878-7)
- Piskurewicz U., Jikumar Y., Kinoshita N., Nambara E., Kamiya Y., Lopez-Molina L. 2008. The gibberellic acid signaling repressor RGL2 inhibits Arabidopsis seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and ABI5 activity. *Plant Cell*. 20(10): 2729-2745. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.061515>
- Plaza-Wüthrich S., Blösch R., Rindisbacher A., Cannarozzi G., Tadele Z. 2016. Gibberellin deficiency confers both lodging and drought tolerance in small cereals. *Frontiers in Plant Science*. 7: 643. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00643>

- Pociecha E., Dziurka M., Oklestkova J., Janeczko A. 2016. Brassinosteroids increase winter survival of winter rye (*Secale cereale* L.) by affecting photosynthetic capacity and carbohydrate metabolism during the cold acclimation process. *Plant Growth Regulation*. 80: 127–135. <https://doi.org/10.1007/s10725-016-0149-z>
- Porta H., Rocha-Sosa M. 2002. Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features. *Plant Physiology*. 130(1): 15–21. <https://doi.org/10.1104/pp.010787>
- Posmyk M.M., Bailly C., Szafranrska K., Jasan K.M., Corbinea F. 2005. Antioxidant enzymes and isoflavonoids in chilled soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) seedlings. *Journal of Plant Physiology*. 162(4): 403–412. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.08.004>
- Pospíšilová H., Jiskrová E., Vojta P., Mrízová K., Kokáš F., Čudejková M.M., Bergougnoux V., Plíhal O., Klimešová J., Novák O., Dzurová L., Frébort I., Galuszka P. 2016. Transgenic barley overexpressing a *cytokinin dehydrogenase* gene shows greater tolerance to drought stress. *New Biotechnology*. 33(5, Pt B): 692–705. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.005>
- Prasad P.V.V., Pisipati S.R., Mutava R.N., Tuinstra M.R. 2008. Sensitivity of grain sorghum to high temperature stress during reproductive development. *Crop Science*. 48(5): 1911–1917. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.01.0036>
- Prerostova S., Dobrev P.I., Gaudinova A., Knirsch V., Körber N., Pieruschka R., Fiorani F., Brzobohatý B., Cerný M., Spichal L. Humplik J., Vanek T. Schurr U., Vankova R. 2018. Cytokinins: Their impact on molecular and growth responses to drought stress and recovery in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*. 9: 655. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00655>
- Prodhon M.Y., Munemasa S., Nahar M.N.E.N., Nakamura Y., Murata Y. 2018. Guard cell salicylic acid signaling is integrated into abscisic acid signaling via the Ca^{2+} /CPK-dependent pathway. *Plant Physiology*. 178: 441–450. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00321>
- Qin F., Kodaira K.S., Maruyama K., Mizoi J., Tran L.S., Fujita Y., Morimoto K., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2011. SPINDLY, a negative regulator of gibberellic acid signaling, is involved in the plant abiotic stress response. *Plant Physiology*. 157(4): 1900–1913. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187302>
- Rahman A. 2013. Auxin: a regulator of cold stress response. *Physiologia Plantarum*. 147(1): 28–35. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01617.x>
- Rahman A., Hossain M.S., Mahmud J.A., Nahar K., Hasanuzzaman M., Fujita M. 2016. Manganese-induced salt stress tolerance in rice seedlings: regulation of ion homeostasis, antioxidant defense and glyoxalase systems. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 22(3): 291–306. <https://doi.org/10.1007/s12298-016-0371-1>
- Rahman M., Akond M., Babar M., Beecher C., Erickson J., Thomason K., De Jong F., Mason R. 2017. LC-HRMS Based Non-Targeted Metabolomic Profiling of Wheat (*Triticum aestivum* L.) under Post-Anthesis Drought Stress. *American Journal of Plant Sciences*. 8: 3024–3061. <https://doi.org/10.4236/AJPS.2017.812205>
- Rai A.N., Mandliya T., Kulkarni P., Rao M., Suprasanna P. 2021. Evolution and Transcriptional Modulation of *Lipoxygenase* Genes Under Heat, Drought, and Combined Stress in *Brassica rapa*. *Plant Molecular Biology Reporter*. 39: 60–71. <https://doi.org/10.1007/s11105-020-01234-x>
- Ramaih S., Guedira M., Paulsen G.M. 2003. Relationship of indoleacetic acid and tryptophan to dormancy and preharvest sprouting of wheat. *Functional Plant Biology*. 30: 939–945. <https://doi.org/10.1071/fp03113>
- Ramireddy E., Chang L., Schmölling T. 2014. Cytokinin as a mediator for regulating root system architecture in response to environmental cues. *Plant Signaling & Behavior*. 9(1): e27771. <https://doi.org/10.4161/psb.27771>
- Ramireddy E., Hosseini S.A., Eggert K., Gillandt S., Gnad H., Von Wirén N., Schmölling T. 2018. Root engineering in barley: increasing cytokinin degradation produces a larger root system, mineral enrichment in the shoot and improved drought tolerance. *Plant Physiology*. 177(3): 1078–1095. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00199>

- Rao K.M., Raghavendra A., Reddy K.J. (Eds). 2006. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. New York, USA: Springer Science & Business Media. 337 p. <https://doi.org/10.1007/1-4020-4225-6>
- Rativa A.G.S., de Araújo Junior A.T., da Silva Friedrich D, Gastmann R., Lamb T.I., de Vargas I., Silva A. dos S., Pozzebon-Silva Â., Adamski J.M., Fett J.P., Ricachenevsky F.K., Sperotto R.A. 2020. *Cold tolerance in rice plants is partially controlled by root responses*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2020.01.25.919464>
- Ray S., Chaudhary M.A. 1981. Effect of plant growth regulators on grain filling and yield of rice. *Annals of Botany*. 47: 755–758. <https://www.jstor.org/stable/42753514>
- Raza, A., Mehmood, S.S., Tabassum, J., Batool, R. 2019 a. Targeting Plant Hormones to Develop Abiotic Stress Resistance in Wheat. In: Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Hossain, M. (eds) *Wheat Production in Changing Environments*. (pp. 557–579). Springer, Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6883-7_22
- Raza A., Razzaq A., Mehmood S.S., Zou X., Zhang X., Lv Y., Xu J. 2019 b. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A Review. *Plants (Basel)*. 8(2): 34. <https://doi.org/10.3390/plants8020034>
- Rebetzke G.J., Jimenez-Berni J.A., Bovill W.D., Deery D.M., James R.A. 2016. High-throughput phenotyping technologies allow accurate selection of stay-green. *Journal of Experimental Botany*. 67(17): 4919–4924. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw301>
- Reda F., Mandoura H.M.H. 2011. Response of enzymes activities, photosynthetic pigments, proline to low or high temperature stressed wheat plant (*Triticum aestivum* L.) in the presence or absence of exogenous proline or cysteine. *International Journal of Academic Research*. 3: 108–115.
- Reguera M., Peleg Z., Abdel-Tawab Y.M., Tumimbang E.B., Delatorre C.A., Blumwald E. 2013. Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice. *Plant Physiology*. 163: 1609–1622. <https://doi.org/10.1104/pp.113.227702>
- Rehman R.S., Ali M., Zafar S.A., Hussain M., Pasha A., Naveed M.S., Ahmad M., Waseem M. 2022. Absciscic acid mediated abiotic stress tolerance in plants. *Asian Journal of Research in Crop Science*. 7(1): 1–17. <https://doi.org/10.9734/ajrcs/2022/v7i130128>
- Reynolds M., Ortiz-Monasterio J., McNab A. 2001. *Application of physiology in wheat breeding*. D. F. Cimmyt, Mexico. <https://repositorioslatinoamericanos.uchile.cl/handle/2250/374416>
- Ristic Z., Ashworth E. 1993. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heynh) cv. Columbia during rapid cold acclimation. *Protoplasma*. 172: 111–123. <https://doi.org/10.1007/BF01379368>
- Rivas-San Vicente M., Plasencia J. 2011. Salicylic Acid beyond Defence: Its Role in Plant Growth and Development. *Journal of Experimental Botany*. 62: 3321–3338. <https://doi.org/10.1093/jxb/err031>
- Rivero R., Ruiz J., Garcia P., Lopez-Lefebvre L., Sanchez E., Romero L. 2001. Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*. 160(2): 315–321. [https://doi.org/10.1016/s0168-9452\(00\)00395-2](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(00)00395-2)
- Rivero R.M., Gimeno J., Van Deynze A., Walia H., Blumwald E. 2010. Enhanced cytokinin synthesis in tobacco plants expressing P_{SARK}::IPT prevents the degradation of photosynthetic protein complexes during drought. *Plant & Cell Physiology*. 51(11): 1929–1941. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq143>
- Rivero R.M., Kojima M., Gepstein A., Sakakibara H., Mittler R., Gepstein S., Blumwald E. 2007. Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 104(49): 19631–19666. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709453104>
- Rivero R.M., Shulaev V., Blumwald E. 2009. Cytokinin-dependent photorespiration and the protection of photosynthesis during water deficit. *Plant Physiology*. 150(3): 1530–1540. <https://doi.org/10.1104/pp.109.139378>

- Romanenko K., Babenko L., Smirnov O., Kosakivska I. 2022. Antioxidant protection system and photosynthetic pigment composition in *Secale cereal* subjected to short-term temperature stresses. *The Open Agriculture Journal*. 16 (Suppl. 1, M3): e187433152206273. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2206273>
- Romanenko K.O., Babenko L.M., Kosakivska I.V. 2024. Amino acids in regulation of abiotic stress tolerance in cereal crops: a review. *Cereal Research Communications*. 52: 333–356. <https://doi.org/10.1007/s42976-023-00418-x>
- Romanenko K.O., Babenko L.M., Smirnov O.E., Kosakivska I.V. 2025. Impact of moderate soil drought on the dynamics and distribution of low molecular weight protectors in *Triticum aestivum* and *Triticum spelta*. *Journal of Crop Health*. 77: 32. <https://doi.org/10.1007/s10343-024-01097-2>
- 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>
- Roy A. 2024. Plant Growth Regulating Phytohormones: The Potent Targets to Alleviate Abiotic Stress in Crop Plants – A Research Update and the Way Forward. *Journal of Agricultural Science*. 16(3): 10–19. <https://doi.org/10.5539/jas.v16n3p10>
- Rulcova J., Pospíšilova J. 2001. Effect of benzylaminopurine on rehydration of bean plants after water stress. *Biologia Plantarum*. 44: 75–81. <https://eurekamag.com/research/003/415/003415147.php>
- Rurek M. 2014. Plant mitochondria under a variety of temperature stress conditions. *Mitochondrion*. 19: 289–294. <https://doi.org/10.1016/j.mito.2014.02.007>
- Sabagh A., Islam M.S., Hossain A., Iqbal M.A., Mubeen M., Waleed M., Reginato M., Battaglia M., Ahmed S., Rehman A., Arif M., Athar H-Ur-R., Ratnasekera D., Danish S., Raza M.A., Rajendran K., Mushtaq M., Skalicky M., Brestic M., Soufan W., Fahad S., Pandey S., Kamran M., Datta R., Abdelhamid M.T. 2022. Phytohormones as Growth Regulators During Abiotic Stress Tolerance in Plants. *Frontiers in Agronomy*. 4: 765068. <https://doi.org/10.3389/fagro.2022.765068>
- Sadok W., Schoppach R. 2019. Potential involvement of root auxins in drought tolerance by modulating nocturnal and daytime water use in wheat. *Annals of Botany*. 124(6): 969–978. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz023>
- Sahu G.K., Kar M., Sabat S.C. 2008. Electron transport activities of isolated thylakoids from wheat plants grown in salicylic acid. *Plant Biology*. 4: 321–328. <https://doi.org/10.1055/s-2002-32336>
- Sairam R.K. 1994. Effects of homobrassinolide application on plant metabolism and grain yield under irrigated and moisture-stress conditions of two wheat varieties. *Plant Growth Regulation*. 14: 173–181. <https://doi.org/10.1007/BF00025220>
- 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>
- Sakata T., Oda S., Tsunaga Y., Shomura H., Kawagishi-Kobayashi M., Aya K., Saeki K., Endo T., Nagano K., Kojima M., Sakakibara H., Watanabe M., Matsuoka M., Higashitani A. 2014. Reduction of gibberellin by low temperature disrupts pollen development in rice. *Plant Physiology*. 164(4): 2011–2019. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234401>
- Sakata T., Oshino T., Miura S., Tomabeche M., Tsunaga Y., Higashitani N., Miyazawa Y., Takahashi H., Watanabe M., Higashitani A. 2010. Auxins reverse plant male sterility caused by high temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 107(19): 8569–8574. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000869107>
- Saleem M., Fariduddin Q., Janda T. 2021. Multifaceted role of salicylic acid in combating cold stress in plants: A review. *Journal of Plant Growth Regulation*. 40: 464–485. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10152-x>
- Salem-Fnayou A.B., Bouamama B., Ghorbel A., Mliki A. 2011. Investigations on the leaf anatomy and ultrastructure of grapevine (*Vitis vinifera*) under heat stress. *Microscopy Research and Technique*. 74(8): 756–762. <https://doi.org/10.1002/jemt.20955>
- Sallam A., Alqudah A.M., Dawood M.F.A., Baenziger P.S., Börner A. 2019. Drought Stress Tolerance in Wheat and Barley: Advances in Physiology, Breeding and Genetics Research. *International Journal of Molecular Sciences*. 20(13): 3137. <https://doi.org/10.3390/ijms20133137>

- Saropulos A.S., Drennan D.S.H. 2007. Ultrastructural alterations in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of two maize cultivars in response to chilling at high irradiance. *Biologia Plantarum*. 51(4): 690–698. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0144-3>
- Sarwar N., Atique-ur-Rehman Farooq O., Mubeen N., Wasaya A., Nourman W., Zafar Ali M., Shehzad M. 2018. Exogenous application of gibberellic acid improves the maize crop productivity under scarce and sufficient soil moisture condition. *Cercetari Agronomice in Moldova*. 50(4): 65. <https://doi.org/10.1515/cerce-2017-0036>
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. 2014. Cytokinins and the cell cycle. *Current Opinion Plant Biology*. 21: 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.015>
- Schmidt S.M., Belisle M., Frommer W.B. 2020. The evolving landscape around genome editing in agriculture: many countries have exempted or move to exempt forms of genome editing from GMO regulation of crop plants. *EMBO reports*. 21(6): e50680. <https://doi.org/10.15252/embr.202050680>
- Schmitz K. 2006. Dinkel – ein Getreide mit Zukunft. *Backmittelinstitut aktuell. Sonderausgabe*: 1–8.
- Sencer H.A., Hawkes J.G. 1980. On the origin of cultivated rye. *Biological Journal of the Linnean Society*. 13: 299–313.
- Seo M., Hanada A., Kuwahara A., Endo A., Okamoto M., Yamauchi Y., North H., Marion-Poll A., Sun T.P., Koshida T. 2006. Regulation of hormone metabolism in Arabidopsis seeds phytochrome regulation of abscisic acid metabolism and abscisic acid regulation of gibberellin metabolism. *Plant Journal*. 48: 354–366. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2006.02881.x>
- Shah S.H., Islam S., Mohammad F., Siddiqui M.H. 2023. Gibberellic acid: a versatile regulator of plant growth, development and stress responses. *Journal of Plant Growth Regulation*. 42(12): 7352–7373. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-11035-7>
- Shahbaz M., Ashraf M., Athar H. 2008. Does exogenous application of 24-epibrassinolide ameliorate salt induced growth inhibition in wheat (*Triticum aestivum* L.)? *Plant Growth Regulation*. 55: 51–64. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9262-y>
- Shakirova F.M. 2007. Role of hormonal system in the manifestation of growth promoting and antistress action of salicylic acid. In: S. Hayat, A. Ahmad (eds). *Salicylic Acid: A Plant Hormone*. Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/1-4020-5184-0_4
- 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: 3849–3860. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp223>
- Sharma A., Shahzad B., Kumar V., Kohli S.K., Sidhu G.P.S., Bali A.S., Handa N., Kapoor D., Zheng R.B.B. 2019. Phytohormones Regulate Accumulation of Osmolytes Under Abiotic Stress. *Biomolecules*. 9: 1–36. <https://doi.org/10.3390/biom9070285>
- 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 M., Laxmi A. 2016. Jasmonates: Emerging players in controlling temperature stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*. 6: 1129–1150. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01129>
- Sharma P., Kumar A., Bhardwaj R. 2016. Plant steroidal hormone epibrassinolide regulate – Heavy metal stress tolerance in *Oryza sativa* L. by modulating antioxidant defense expression. *Environmental and Experimental Botany*. 122: 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.08.005>
- Sharma P., Lakra N., Goyal A., Ahlawat Y.K., Zaid A., Siddique K.H.M. 2023. Drought and heat stress mediated activation of lipid signaling in plants: a critical review. *Frontiers in Plant Science*. 14: 1216835. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1216835>
- Shen Y.Y., Wang X.F., Wu F.Q., Du S.Y., Cao Z., Shang Y., Wang X.L., Peng C.C., Yu X.C., Zhu S.Y., Fan R.C., Xu Y.H., Zhang D.P. 2006. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*. 443(7113): 823–826. <https://doi.org/10.1038/nature05176>
- Shepherd T., Griffiths D.W. 2006. The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytologist*. 171(3): 469–499. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01826.x>

- Shi H., Chen L., Ye T., Liu X., Ding K., Chan Z. 2014. Modulation of auxin content in *Arabidopsis* confers improved drought stress resistance. *Plant Physiology and Biochemistry*. 82: 209–217. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.06.008>
- Shibasaki K., Uemura M., Tsurumi S., Rahman A. 2009. Auxin response in *Arabidopsis* under cold stress: underlying molecular mechanisms. *Plant Cell*. 21: 3823–3838. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.069906>
- Shomali A., Das S., Arif N., Sarraf M., Zahra N., Yadav V., Aliniaiefard S., Chauhan D.K., Hasanuzzaman M. 2022. Diverse Physiological Roles of Flavonoids in Plant Environmental Stress Responses and Tolerance. *Plants*. 11(22): 3158. <https://doi.org/10.3390/plants11223158>
- Shu K., Liu X., Xie Q., He Z. 2016. Two Faces of One Seed: Hormonal Regulation of Dormancy and Germination. *Molecular Plant*. 9(1): 34–45. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.010>
- Shu K., Zhang H., Wang S., Chen M., Wu Y., Tang S., Liu C., Feng Y., Cao X., Xie Q. 2013. ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLOS Genetics*. 9: e1003577. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003577>
- Siddiqui M.H., Al-Whaibi M.H., Basalah M.O. 2011. Interactive effect of calcium and gibberellin on nickel tolerance in relation to antioxidant systems in *Triticum aestivum* L. *Protoplasma*. 248(3): 503–511. <https://doi.org/10.1007/s00709-010-0197-6>
- Simkin A.J., Kapoor L., Doss C.G.P., Hofmann T.A., Lawson T., Ramamoorthy S. 2022. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. *Photosynthesis Research*. 152(1): 23–42. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00892-6>
- Singh I., Kumar U., Singh S.K., Gupta C., Singh M., Kushwaha S.R. 2012. Physiological and biochemical effect of 24-epibrassinolide on cold tolerance in maize seedlings. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 18: 229–236. <https://doi.org/10.1007/s12298-012-0122-x>
- 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 P., Arif Y., Miszczuk E., Bajguz A., Hayat S. 2022. Specific roles of lipoxygenases in development and responses to stress in plants. *Plants*. 11(7): 979. <https://doi.org/10.3390/plants11070979>
- Smirnov O.E., Kosyan A.M., Pryimak Y.V., Kosyk O.I., Taran N.Y. 2021. Organo-specific accumulation of phenolic compounds in a buckwheat seedling under aluminium-acid stress. *Ukrainian Biochemical Journal*. 93(1): 75–81. <https://doi.org/10.15407/UBJ93.01.075>
- Sosnowski J., Truba M., Vasileva V. 2023. The Impact of Auxin and Cytokinin on the Growth and Development of Selected Crops. *Agriculture*. 13: 724. <https://doi.org/10.3390/agriculture13030724>
- Soualiou S., Duan F., Li X., Zhou W. 2022. Crop production under cold stress: An understanding of plant responses, acclimation processes, and management strategies. *Plant Physiol. Biochem.* 190: 47–61. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.08.024>
- Spollen W.G., LeNoble M.E., Samuels T.D., Bernstein N., Sharp R.E. 2000. Absciscic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiology*. 122(3): 967–976. <https://doi.org/10.1104/pp.122.3.967>
- Sponsel V.M., 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
- Sreenivasulu N., Harshavardhan V.T., Govind G., Seiler C., Kohli A. 2012. Contrapuntal role of ABA: does it mediate stress tolerance or plant growth retardation under long-term drought stress? *Gene*. 506(2): 265–273. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.06.076>
- Sripinyowanich S., Klomsakul P., Boonburapong B., Bangyeekhun T., Asami T., Gu H., Buaboocha T., Chadchawan S. 2013. Exogenous ABA induces salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L.): The role of *OsP5CS1* and *OsP5CR* gene expression during salt stress. *Environmental and Experimental Botany*. 86: 94–105. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.01.009>

- Stanković M.S. 2011. Total Phenolic Content, Flavonoid Concentration and Antioxidant Activity of *Marrubium Peregrinum* L. Extracts. *Kragujevac Journal of Science*. 33: 63–72. <https://scindeks.ceon.rs/article.aspx?artid=1450-96361133063S>
- Stefanowska M., Kuraś M., Kacperska A. 2002. Low temperature induced modifications in cell ultrastructure and localization of phenolics in winter oilseed rape (*Brassica napus* L. var. *oleifera*) leaves. *Annals of Botany*. 90(5): 637–645. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf241>
- Stepansky A., Leustek T. 2006. Histidine biosynthesis in plants. *Amino Acids*. 30(2): 127–142. <https://doi.org/10.1007/s00726-005-0247-0>
- Stirk W.A., Václavíková K., Novák O., Gajdosova S. 2012. Involvement of *cis*-zeatin, dihydrozeatin, and aromatic cytokinins in germination and seedling establishment of maize, oats, and lucerne. *Journal of Plant Growth Regulation*. 31: 392–405. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9249-1>
- Subbiah V., Reddy K.J. 2010. Interactions between ethylene, abscisic acid and cytokinin during germination and seedling establishment in Arabidopsis. *Journal of Biosciences*. 35(3): 451–458. <https://doi.org/10.1007/s12038-010-0050-2>
- Suzuki N., Miller G., Salazar C., Mondal H.A., Shulaev E., Cortes D.F., Shuman J.L., Luo X., Shah J., Schlauch K., Shulaev V., Mittler R. 2013. Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. *The Plant Cell*. 25(9): 3553–3569. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.114595>
- Swigonska S., Amarowicz R., Kryl A., Mostek A., Badowiec A., Weidner S. 2014. Influence of abiotic stress during soybean germination followed by recovery on the phenolic compounds of radicles and their antioxidant capacity. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 83(3): 209–218. <https://doi.org/10.5586/asbp.2014.026>
- Sytar O., Kumar A., Latowski D., Kuczynska P., Strzałka K., Prasad M.N.V. 2013. Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 35: 985–999. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1169-6>
- Szabados L., Savoure A. 2010. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*. 15(2): 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
- Tahjib-Ul-Arif M., Siddiqui M.N., Sohag A.A.M., Sakil M.A., Rahman, M.M., Polash M.A.S., Mostofa M.G., Tran L.-S.P. 2018. Salicylic acid-mediated enhancement of photosynthesis attributes and antioxidant capacity contributes to yield improvement of maize plants under salt stress. *Journal of Plant Growth Regulation*. 37: 1318–1330. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9867-y>
- Tang R.S., Zheng J.C., Jin Z.Q., Zhang D.D., Huang Y.H., Chen L.G. 2008. Possible correlation between high temperature-induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regulation*. 54: 37–43. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9225-8>
- Tao Z., Chang X., Wang D., Wang Y., Ma S., Yang Y., Zhao G. 2018. Effects of sulfur fertilization and short-term high temperature on wheat grain production and wheat flour proteins. *Crop Journal*. 6: 413–425. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.01.007>
- Tarkowská D., Novák O., Floková K., Tarkowski P., Turečková V., Grúz J., Rolčík J., Strnad M. 2014. Quo vadis plant hormone analysis? *Planta*. 240: 55–76. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2063-9>
- Taşgın E., Atıcı O., Nalbantoğlu B. 2003. Effects of salicylic acid and cold on freezing tolerance in winter wheat leaves. *Journal of Plant Growth Regulation*. 41: 231–236. <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000007504.41476.c2>
- Taylor A.O., Craig A.S. 1971. Plants under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. *Plant Physiology*. 47(5): 719–725. <https://doi.org/10.1104/pp.47.5.719>
- 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>

- Thakur P., Kumar S., Malik J. A., Berger J. D., Nayyar H. 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environmental and Experimental Botany*. 67: 429–443. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2009.09.004>
- Thakur S., Pandit K., Kumar A., Kaur J., Kaur S. 2021. Phenylpropanoid biosynthesis and its protective effects against plants stress. In: *Environmental Stress Physiology of Plants and Crop Productivity*. Issue 14. Pp. 144–157. Sharjah, UAE: Bentham Science Publishers. <https://doi.org/10.2174/9781681087900121010013>
- Theocharis A., Clément C., Barka E.A. 2012. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta*. 235(6): 1091–1095. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1641-y>
- Thivierge K., Prado A., Driscoll B.T., Bonneil É., Thibault P., Bede J.C. 2010. Caterpillar- and salivary-specific modification of plant proteins. *Journal of Proteome Research*. 9(11): 5887–5895. <https://doi.org/10.1021/pr100643m>
- Thomas H., Howarth C.J. 2000. Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany*. 51(Spec. No): 329–337. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl_1.329
- Thomas H., Ougham H. 2014. The stay-green trait. *Journal of Experimental Botany*. 65(14): 3889–900. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru037>
- Thussagunpanit J., Jutamanee K., Sonjaroon W., Kaveeta L., Chai-Arree W., Pankean P., Suksamrarn A. 2015. Effects of brassinosteroid and brassinosteroid mimic on photosynthetic efficiency and rice yield under heat stress. *Photosynthetica*. 53: 312–320. <https://doi.org/10.1007/s11099-015-0106-5>
- Tian J., Ma Y., Chen Y., Chen X., Wei A. 2022. Plant Hormone Response to Low-Temperature Stress in Cold-Tolerant and Cold-Sensitive Varieties of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. *Frontiers in Plant Science*. 13: 847202. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.847202>
- Tian R., Liu W., Wang Y., Wang W. 2024. Cuticular wax in wheat: biosynthesis, genetics, and the stress response. *Frontiers in Plant Science*. 5: 1498505. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1498505>
- Todorov D., Alexieva V.V., Karanov E. 1998. Effect of putrescine, 4-PU-30, and abscisic acid on maize plants grown under normal, drought, and rewatering conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*. 17(4): 197–203. <https://doi.org/10.1007/pl00007035>
- Todorova D., Genkov T., Vaseva-Gemisheva I., Alexieva V., Karanov E., Smith A., Hall M. 2005. Effect of temperature stress on the endogenous cytokinin content in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh plants. *Acta Physiologiae Plantarum*. 27: 13–18. <https://doi.org/10.1007/s11738-005-0031-5>
- Toh S., Kamiya Y., Kawakami N., Nambara E., McCourt P., Tsuchiya Y. 2012. Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in Arabidopsis seed germination. *Plant and Cell Physiology*. 53(1): 107–117. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr176>
- Tonkinson C.L., Lyndon R.F., Arnold G.M., Lenton J.R. 1997. The effects of temperature and the *Rht3* dwarfing gene on growth, cell extension, and gibberellin content and responsiveness in the wheat leaf. *Journal of Experimental Botany*. 48(4): 963–970. <https://doi.org/10.1093/jxb/48.4.963>
- 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. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10944150/>
- Tuan P.A., Kumar R., Rehal P.K., Toora P.K., Ayele B.T. 2018. Molecular Mechanisms Underlying Abscisic Acid/Gibberellin Balance in the Control of Seed Dormancy and Germination in Cereals. *Frontiers in Plant Science*. 9: 668. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00668>
- Tuan P.A., Nguyen T.N., Toora P.K., Ayele B.T. 2023. Temporal and spatial transcriptional regulation of phytohormone metabolism during seed development in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Frontiers in Plant Science*. 14: 1242913. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1242913>
- Tuan P.A., Yamasaki Y., Kanno Y., Seo M., Ayele B.T. 2019. Transcriptomics of cytokinin and auxin metabolism and signaling genes during seed maturation in dormant and non-dormant wheat genotypes. *Scientific Reports*. 9(1): 3983. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40657-9>
- Tuna A.L., Kaya C., Dikilitas M., Higgs D. 2008. The combined effects of gibberellic acid and

- salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants. *Environmental and Experimental Botany*. 62(1): 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.06.007>
- Tuteja N. 2007. Absciscic acid and abiotic stress signaling. *Plant Signaling & Behavior*. 2: 135–138. <https://doi.org/10.4161/psb.2.3.4156>
- 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. <https://www.pakbs.org/pjbot/papers/1502346229.pdf>
- Ummenhofer C.C., Meehl G.A. 2017. Extreme weather and climate events with ecological relevance. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 372(1723): 20160135. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0135>
- Upadhyay D., Budhlakoti N., Singh A.K., Bansal R., Kumari J., Chaudhary N., Padaria J.C., Sareen S., Kumar S. 2020. Drought tolerance in *Triticum aestivum* L. genotypes associated with enhanced antioxidative protection and declined lipid peroxidation. *3 Biotech*. 10(6): 281. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-02264-8>
- Urano K., Maruyama K., Jikumaru Y., Kamiya Y., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. 2017. Analysis of plant hormone profiles in response to moderate dehydration stress. *The Plant Journal*. 90: 17–36. <https://doi.org/10.1111/tpj.13460>
- 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>
- Vanková R., Kosová K., Dobrevá P., Vítámvás P., Trávníčková A., Cvikrová M., Pesek B., Gaudinová A., Prerostová S., Musilová J., Galibac G., Prášil I.T. 2014. Dynamics of cold acclimation and complex phytohormone responses in *Triticum monococcum* lines G3116 and DV92 differing in vernalization and frost tolerance level. *Environmental and Experimental Botany*. 101(2014): 12–25. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.01.002>
- Vanstraelen M., Benková E. 2012. Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annual Review of Cell Developmental Biology*. 28: 463–487. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101011-155741>
- Varier A., Vari A.K., Dadlani M. 2010. The subcellular basis of seed priming. *Current Science*. 99: 451–456. <https://www.jstor.org/stable/24109568>
- Vassileva V., Signarbieux C., Anders I., Feller U. 2011. Genotypic variation in drought stress response and subsequent recovery of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Research*. 124(1): 147–154. <https://doi.org/10.1007/s10265-010-0340-7>
- Vayner A.O., Kolupaev Y.E., Shvidenko N.V., Khripach V.A. 2014. The protective effect of brassinosteroids on millet plants under abiotic stresses. *Biotechnologia Acta*. 7(5): 77–84. <https://doi.org/10.15407/biotech7.05.077>
- Vedenicheva N., Futorna O., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. 2022. Effect of seed priming with zeatin on *Secale cereale* L. growth and cytokinins homeostasis under hyperthermia. *Journal of Crop Improvement*. 36(5): 656–674. <https://doi.org/10.1080/15427528.2021.2000909>
- Vedenicheva N., Kosakivska I. 2024. The Regulatory Role of Cytokinins in Adaptive Responses of Cereal Plants. Chapter 3. In: *Regulation of adaptive responses in plants*. New York: Nova Science Publication, USA. Pp. 83–110. <https://doi.org/10.52305/TXQB2084>
- Veerasamy M., He Y., Yuang B. 2007. Leaf senescence and protein metabolism in creeping bentgrass exposed to heat stress and treated with cytokinins. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 132: 467–472. <https://doi.org/10.21273/JASHS.132.4.467>
- Vella G.F., Joss T.V., Roberts T.H. 2012. Chilling-induced ultrastructural changes to mesophyll cells of *Arabidopsis* grown under short days are almost completely reversible by plant rewarming. *Protoplasts*. 249(4): 1137–1149. <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0363-5>
- 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*. (pp. 313–328). New York: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800854-6.00020-8>

- Verma G., Srivastava D., Narayan S., Shirke P.A., Chakrabarty D. 2020. Exogenous application of methyl jasmonate alleviates arsenic toxicity by modulating its uptake and translocation in rice (*Oryza sativa* L.). *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 201: 110735. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110735>
- Verslues, P.E. 2016. ABA and cytokinins: challenge and opportunity for plant stress research. *Plant Molecular Biology*. 91(6): 629–640. <https://doi.org/10.1007/s11103-016-0458-7>.
- Vettakkorumakankav N.N., Falk D., Saxena P., Fletcher P.R.A. 1999. A crucial role for gibberellins in stress protection of plants. *Plant Cell Physiology*. 40(5): 542–548. <https://doi.org/10.1093/OXFORDJOURNALS.PCP.A029575>
- Vidi P.A., Kanwischer M., Baginsky S., Austin J.R., Csucs G., Dormann P., Kessler F., Brehein C. 2006. Tocopherol cyclase (VTE1) localization and vitamin E accumulation in chloroplast plastoglobule lipoprotein particles. *Journal of Biological Chemistry*. 281(16): 11225–11234. <https://doi.org/10.1074/jbc.M511939200>
- Vishal B., Kumar P.P. 2018. Regulation of Seed Germination and Abiotic Stresses by Gibberellins and Abscissic Acid. *Frontiers in Plant Science*. 9: 838. <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. Abscissic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in Plant Science*. 28: 161–173. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
- Voegele A., Linkies A., Müller K., Leubner-Metzger G. 2011. Members of the gibberellin receptor gene family GID1 (GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1) play distinct roles during *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana* seed germination. *Journal of Experimental Botany*. 62(14): 5131–5147. <https://doi.org/10.1093/jxb/err214>
- Vogt T. 2010. Phenylpropanoid biosynthesis. *Molecular Plant*. 3(1): 2–20. <https://doi.org/10.1093/mp/ssp106>
- Voytenko L.V., Kosakivska I.V. 2025. Auxins as regulators of growth and development of cereal crops under abiotic stresses: a review. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 10(1): 5–31. <https://doi.org/10.62476/abes.1015>
- Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Vasyuk V.A., Kosakivska I.V. 2024b. Role of Cytokinins in the Regulation the Chilling Stress Response in *Triticum aestivum* and *Triticum spelta*. *Dopov. Nac. akad. nauk Ukr.* 3: 69–76. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2024.03.069>
- Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Vasyuk V.A., Romanenko K.O., Babenko L.M., Smirnov O.E., Kosakivska I.V. 2025. Adaptive Responses of *Secale cereale* to Moderate Soil Drought: Role of Phytohormones, Free Amino Acids and Phenolic Compounds. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*. 94(7): 2195–2214. <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.067772>
- Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2024a. Impact of chilling on growth and hormonal homeostasis of *Triticum aestivum* and *Triticum spelta* during initial stage of vegetation and after recovery. *Agriculture and Forestry*. 70(1): 239–256. <https://doi.org/10.17707/AgricultForest.70.1.17>
- Vysotskaya L., Timergalina L., Akhiyarova G., Korobova A., Fedyaev V., Ivanov I., Kudoyarova G., Veselov D. 2021. Association of barley root elongation with ABA-dependent transport of cytokinins from roots and shoots under supra-optimal concentrations of nitrates and phosphates. *Cells*. 10(11): 3110. <https://doi.org/10.3390/cells10113110>
- Wagner P., Fürstner R., Barthlott W., Neinhuis C. 2003. Quantitative assessment to the structural basis of water repellency in natural and technical surfaces. *Journal of Experimental Botany*. 54(385): 1295–1303. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg127>
- Wang G., Long Y., Jin X., Yang Z., Dai L., Yang Y., Lu G., Sun B. 2024. SbMYC2 mediates jasmonic acid signaling to improve drought tolerance via directly activating SbGR1 in sorghum. *Theoretical and Applied Genetics*. 137(3): 72. <https://doi.org/10.1007/s00122-024-04578-0>
- 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(9): 1063–1074. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(08\)60314-4](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(08)60314-4)

- Wang H.Q., Liu P., Zhang J.W., Zhao B., Ren B.Z. 2020. Endogenous hormones inhibit differentiation of young ears in maize (*Zea mays* L.) under heat stress. *Frontiers in Plant Science*. 11: 533046. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.533046>
- Wang L., Hua D., He J., Duan Y., Chen Z., Hong X., Gong Z. 2011a. Auxin Response Factor 2 (ARF2) and its regulated homeodomain gene HB33 mediate abscisic acid response in Arabidopsis. *PLOS Genetics*. 7: e1002172. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002172>
- Wang Q., Nian F., Zhao L., Li F., Yang H., Yang Y. 2013. Exogenous indole-3-acetic acid could reduce the accumulation of aluminum in root apex of wheat (*Triticum aestivum* L.) under Al stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 13(3): 534–543. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-95162013005000042>
- Wang S., Liang D., Li C., Hao Y., Ma F., Shu H. 2012. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks. *Plant Physiology and Biochemistry*. 51: 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.10.014>
- Wang W., Wang X., Huang M., Cai J., Zhou Q., Dai T., Cao W., Jiang D. 2018. Hydrogen peroxide and abscisic acid mediate salicylic acid-induced freezing tolerance in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 9: 1137. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01137>
- Wang Y., Li L., Ye T., Zhao S., Liu Z., Feng Y.Q., Wu Y. 2011b. Cytokinin antagonizes ABA suppression to seed germination of Arabidopsis by downregulating ABI5 expression. *Plant Journal*. 68(2): 249–261. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113x.2011.04683.x>
- 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 L., Wang L., Yang Y., Wang P., Guo T., Kang G. 2015b. Absciscic acid enhances tolerance of wheat seedlings to drought and regulates transcript levels of genes encoding ascorbate-glutathione biosynthesis. *Frontiers in Plant Science*. 6: 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00458>
- Wei L.X., Lv B.S., Wang M.M., Ma H.Y., Yang H.Y., Liu X.L., Jiang C.J., Liang Z.W. 2015a. Priming effect of abscisic acid on alkaline stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Physiology & Biochemistry*. 90: 50–57. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.03.002>
- Werner T., Motyka V., Strnad M., Schmülling T. 2001. Regulation of plant growth by cytokinin. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 98(18): 10487–10492. <https://doi.org/10.1073/pnas.171304098>
- Werner T., Nehnevajova E., Köllmer I., Novák O., Strnad M., Krämer U., Schmülling T. 2010. Root-specific reduction of cytokinin causes enhanced root growth, drought tolerance, and leaf mineral enrichment in Arabidopsis and tobacco. *Plant Cell*. 22(12): 3905–3920. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.072694>
- Williams M.H., Rosenqvist E., Buchhave M. 2000. The effect of reducing production water availability on the post-production quality of potted miniature roses (*Rosa*×*hybrida*). *Postharvest Biology and Technology*. 18(2): 143–150. [https://doi.org/10.1016/S0925-5214\(99\)00076-9](https://doi.org/10.1016/S0925-5214(99)00076-9)
- Williams M.H., Rosenqvist E., Buchhave M. 1999. Response of potted miniature roses (*Rosa*×*hybrida*) to reduced water availability during production. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 74(3): 301–308. <https://doi.org/10.1080/14620316.1999.11511113>
- 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. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x>
- Wilson R.L., Kim H., Bakshi A., Binder B.M. 2014. The ethylene receptors ETHYLENE RESPONSE1 and ETHYLENE RESPONSE2 have contrasting roles in seed germination of Arabidopsis during salt stress. *Plant Physiology*. 165(3): 1353–1366. <https://doi.org/10.1104/pp.114.241695>
- Winter G., Todd C.D., Trovato M., Forlani G., Funck D. 2015. Physiological implications of arginine metabolism in plants. *Frontiers in Plant Science*. 6: 534. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00534>

- Wise R.R., McWilliam J.R., Naylor A.W. 1983. A comparative study of low-temperature-induced ultrastructural alterations of three species with differing chilling sensitivities. *Plant, Cell and Environmental*. 6(7): 525–535. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1983.tb01165.x>
- Wu C., Cui K., Wang W., Li Q., Fahad S., Hu Q., Huang J., Nie L., Peng S. 2016. Heat-induced phytohormone changes are associated with disrupted early reproductive development and reduced yield in rice. *Scientific Reports*. 6: 34978. <https://doi.org/10.1038/srep34978>
- Wu C., Cui K., Wang W., Li Q., Fahad S., Hu Q., Huang J., Nie L., Mohapatra P.K., Peng S. 2017. Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin expression and fewer spikelets per panicle in rice. *Frontiers in Plant Science*. 8: 371. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00371>
- Wu Y., Wang X., Peng X., Ge J., Cai J., Huang M., Zhou O., Zhong Y., Jiang D. 2023. Cold priming improves chilling resistance in wheat seedlings: Changing of photosystem II imprints during recovery from priming. *Environmental and Experimental Botany*. 207: 105220. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105220>
- Xi W., Liu C., Hou X., Yu H. 2010. MOTHER OF FT AND TFL1 regulates seed germination through a negative feedback loop modulating ABA signaling in Arabidopsis. *Plant Cell*. 22(6): 1733–1748. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.073072>
- Xie Z., Jiang D., Cao W., Dai T., Jing Q. 2003. Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses. *Plant Growth Regulation*. 41(2): 117–127. <https://doi.org/10.1023/A:1027371906349>
- 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 Absciscic acid Biosynthesis. *Plant Physiology*. 133(1): 29–36. <https://doi.org/10.1104/pp.103.025395>
- Xu W., Jia L., Shi W., Liang J., Zhou F., Li Q., Zhang J. 2013. Absciscic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytologist*. 197(1): 139–150. <https://doi.org/10.1111/nph.12004>
- Xu Y., Burgess P., Zhang X.Z. Huang B.R. 2016. Enhancing cytokinin synthesis by overexpressing *ipt* alleviated drought inhibition of root growth through activating ROS-scavenging systems in *Agrostis stolonifera*. *Journal of Experimental Botany*. 67: 1979–1992. <https://doi.org/10.1093/jxb%2Ferw019>
- Xu Y., Gianfagna T., Huang B. 2010. Proteomic changes associated with expression of a gene (*ipt*) controlling cytokinin synthesis for improving heat tolerance in a perennial grass species. *Journal of Experimental Botany*. 61(12): 3273–3289. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq149>
- Xue Q., Rudd J.C., Liu S., Jessup K.E., Devkota R.N., Mahan J.R. 2014. Yield Determination and Water-Use Efficiency of Wheat under Water-Limited Conditions in the U.S. Southern High Plains. *Crop Science*. 54: 34–47. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.02.0108>
- Yamada K., Osakabe Y. 2018. Sugar compartmentation as an environmental stress adaptation strategy in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. 83: 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.semedb.2017.12.015>
- Yamaguchi S. 2008. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology*. 59: 225–251. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092804>
- Yamauchi Y., Takeda-Kamiya N., Hanada A., Ogawa M., Kuwahara A., Seo M., Kamiya Y., Yamaguchi S. 2007. Contribution of gibberellin deactivation by AtGA2ox2 to the suppression of germination of dark-imbibed *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant & Cell Physiology*. 48: 555–561. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm023>
- Yang D., Li Y., Shi Y., Cui Z., Luo Y., Zheng M., Chen J., Li Y., Yin Y., Wang Z. 2016a. Exogenous cytokinins increase grain yield of winter wheat cultivars by improving stay-green characteristics under heat stress. *PLoS One*. 11(5): e0155437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155437>

- Yang D., Luo Y., Ni Y., Yin Y., Yang W., Peng D., Cui Z., Wang Z. 2014. Effects of exogenous ABA application on post-anthesis dry matter redistribution and grain starch accumulation of winter wheat with different staygreen characteristics. *The Crop Journal*. 2(2–3): 144–153. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2014.02.004>
- Yang D-L., Yao J., Mei C-S., Tong X-H., Zeng L-J., Li Q., Xiao L-T., Sun T.P., Li J., Deng X-W., Lee C.M., Thomashow M.F., Yang Y., He Z., He S.Y. 2012. Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109(19): E1192-E1200. <https://doi.org/10.1073/pnas.1201616109>
- Yang J.C., Zhang J.H., Wang Z.Q., Zhu Q.S., Wang W. 2001. hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiology*. 127: 315–323. <https://doi.org/10.1104/pp.127.1.315>
- Yang L., Hong X.U., Xiao-Xia W.E.N., Yun-Cheng L. 2016b. Effect of polyamine on seed germination of wheat under drought stress is related to changes in hormones and carbohydrates. *Journal of Integrative Agriculture*. 12: 2759–2774. [https://doi.org/10.1016/s2095-3119\(16\)61366-7](https://doi.org/10.1016/s2095-3119(16)61366-7)
- Yang Y.-Z., Li T., Teng R.-M., Han M.-H., Zhuang J. 2021. Low temperature effects on carotenoids biosynthesis in the leaves of green and albino tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O.Kuntze). *Scientia Horticulturae*. 285: 110164. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110164>
- Yang Z., Chi X., Guo F., Jin X., Luo H., Hawar A., Chen Y., Feng K., Wang B., Qi J., Yang Y., Sun B. 2020. SbWRKY30 enhances the drought tolerance of plants and regulates a drought stress-responsive gene, SbRD19, in sorghum. *Journal of Plant Physiology*. 246–247: 153142. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2020.153142>
- 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>
- Yeats T.H., Rose J.K. 2013. The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiology*. 163(1): 5–20. <https://doi.org/10.1104/pp.113.222737>
- Yoshimura K., Masuda A., Kuwano M., Yokota A., Akashi K. 2008. Programmed proteome response for drought avoidance/tolerance in the root of a C(3) xerophyte (wild watermelon) under water deficits. *Plant Cell Physiol*. 49: 226e241. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm180>
- Yoshinaga K., Arimura S., Niwa Y., Tsutsumi N., Uchimiya H., Kawai-Yamada M. 2005. Mitochondrial behaviour in the early stages of ROS stress leading to cell death in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*. 96(2):3 37–342. <https://doi.org/10.1093/aob/mci181>
- Youn B., Sellhorn G. E., Mirchel R. J., Gaffney B. J., Grimes H. D., Kang C. 2006. Crystal structures of vegetative soybean lipoxygenase VLX-B and VLX-D, and comparisons with seed isoforms LOX-1 and LOX-3. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*. 65(4): 1008–1020. <https://doi.org/10.1002/prot.21182>
- Yu J., Cang J., Lu Q., Fan B., Xu Q., Li W., Wang X. 2020. ABA enhanced cold tolerance of wheat 'dn1' via increasing ROS scavenging system. *Plant Signaling & Behavior*. 15(8): 1780403. <https://doi.org/10.1080%2F15592324.2020.1780403>
- Yue B., Xue, W. L. Xiong, Yu X., Luo L., Cui K., D. Jin, Xing Y., Zhang O. 2006. Genetic basis of drought resistance at reproductive stage in rice: separation of drought tolerance from drought avoidance. *Genetics* 172: 1213e1228. <https://doi.org/10.1534/genetics.105.045062>
- Yue Y., Zhou Y., Wang J., Ye X. 2016. Assessing wheat frost risk with the support of gis: an approach coupling a growing season meteorological index and a hybrid fuzzy neural network model. *Sustainability*. 8(12): 1308. <https://doi.org/10.3390/su8121308>
- Zandalinas S.I., Sales C., Beltrán J., Gómez-Cadenas A., Arbona V. 2017. Activation of Secondary Metabolism in Citrus Plants Is Associated to Sensitivity to Combined Drought and High Temperatures. *Frontiers in Plant Science*. 7: 1954. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01954>

- Zapata P.J., Serrano M., Pretel M.T., Amorós A., Botella M.A. 2004. Polyamines and ethylene changes during germination of different plant species under salinity. *Plant Science*. 167(4): 781–788. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.05.014>
- Zavaleta-Mancera H.A., López-Delgado H., Loza-Tavera H., Mora-Herrera M., Trevilla-García C., Vargas-Suárez M., Ougham H. 2007. Cytokinin promotes catalase and ascorbate peroxidase activities and preserves the chloroplast integrity during dark-senescence. *Journal of Plant Physiology*. 164(12): 1572–1582. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.02.003>
- Zeder M. 2008. Domestication and early agriculture in the Mediterranean Basin: Origin, diffusion, and impact. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 105: 111597–111604. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801317105>
- Zeier J. 2013. New insights into the regulation of plant immunity by amino acid metabolic pathways. *Plant, Cell & Environment*. 36: 2085–2103. <https://doi.org/10.1111/pce.12122>
- Zhang C.X., Fu G.F., Yang X.Q., Yang Y.J., Zhao X., Chen T.T., Tao L. 2016. Heat stress effects are stronger on spikelet's than on flag leaves in rice due to differences in dissipation capacity. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 202: 394–408. <https://doi.org/10.1111/jac.12138>
- Zhang H., Zhang L., Lv H., Yu Z., Zhang D., Zhu W. 2014. Identification of changes in *Triticum aestivum* L. leaf proteome in response to drought stress by 2D-PAGE and MALDI-TOF/TOF mass spectrometry. *Acta Physiologia Plantarum*. 36: 1385–1398. <http://dx.doi.org/10.1007/s11738-014-1517-9>
- Zhang L., Gao M., Hu J., Zhang X., Wang K., Ashraf M. 2012. Modulation Role of Absciscic Acid (ABA) on Growth, Water Relations and Glycinebetaine Metabolism in Two Maize (*Zea mays* L.) Cultivars under Drought Stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 13: 3189–3202. <https://doi.org/10.3390/ijms13033189>
- Zhang S., Sun L., Ma C., Xu D., Jiao B., Wang J., Dong F., Yang F., Zhou S., Yang Q., Zhao P. 2025. Transcriptomic Analysis of Leaves from Two Maize Hybrids Under Heat Stress During the Early Generative Stage. *Genes (Basel)*. 16(5): 480. <https://doi.org/10.3390/genes16050480>
- Zhao Z., Andersen S.U., Ljung K., Dolezal K., Miotk A., Schultheiss S.J., Lohmann J.U. 2010. Hormonal control of the shoot stem-cell niche. *Nature*. 465(7301): 1089–1092. <https://doi.org/10.1038/nature09126>
- Zhou Y., Xia X., Yu G., Wang J., Wu J., Wang M., Yang Y., Shi K., Yu Y., Chen J., Gzn Z., Yu J. 2015. Brassinosteroids play a critical role in the regulation of pesticide metabolism in crop plant. *Scientific Reports*. 5: 9018. <https://doi.org/10.1038/srep09018>

SUMMARY

Abiotic stresses are increasingly threatening global food security. By the end of the last decade, nearly 750 million people faced severe food shortages, and projections suggest that in the near future up to 1,8 billion people may experience absolute food scarcity due to stress-induced reductions in crop productivity. Drought, extreme temperatures, salinization, and soil contamination with heavy metals are among the most critical factors limiting yield growth and creating food risks.

Plants possess significant adaptive potential. Hormonal regulation plays a central role in these adaptive responses, and the spectrum of compounds with hormone-like activity is steadily expanding. Both natural phytohormones and their synthetic analogues have emerged as important tools for modulating plant stress tolerance.

This monograph presents a modern perspective on the molecular mechanisms regulating seed germination, growth, and development in cereals. It highlights the roles of the major classes of phytohormones – including abscisic acid, salicylic acid, indole-3-acetic acid, jasmonates, cytokinins, gibberellins, ethylene, and brassinosteroids – in shaping adaptive responses. Particular emphasis is placed on abscisic acid as a key «stress hormone» that governs stomatal closure, transpiration reduction, and the activation of stress-responsive genes.

The authors' research on wheat, spelt, and rye is summarized, focusing on hormonal homeostasis under high and low positive temperatures and moderate drought. Case studies are provided on the protective effects of pre-sowing priming and foliar applications of exogenous hormones and amino acid preparations under abiotic stress conditions. Special attention is given to pre-sowing priming with abscisic acid as a promising biotechnological strategy for enhancing cereal stress tolerance.

Separate sections address structural and functional changes in cereals under stress, including pigment complex dynamics, amino acid composition shifts, phenolic and flavonoid accumulation, and lipoxygenase activity. Modern molecular approaches are also discussed, such as post-translational protein modifications, *CRISPR/Cas9*-based genome editing for optimized regulatory traits, and the integration of high-throughput phenotyping with genomic and metabolomic data. Finally, epigenetic mechanisms of plant stress memory are explored.

This publication is intended for scientists, educators, graduate students, and specialists in plant physiology, ecology, molecular biology, biotechnology, and crop breeding.

Наукове видання

Ірина Василівна **КОСАКІВСЬКА**

Леся Василівна **ВОЙТЕНКО**

Валентина Анатоліївна **ВАСЮК**

Лідія Михайлівна **БАБЕНКО**

Катерина Олександрівна **РОМАНЕНКО**

Микола Миколайович **ЩЕРБАТЮК**

Оксана Андріївна **ФУТОРНА**

Молекулярна фізіологія стресостійкості злаків

(монографія)

Відповідальний редактор І. В. Косаківська

Редактори І. В. Косаківська, Л. В. Войтенко

Коректор М. Д. Алейнікова

Графічний дизайн та верстка М. М. Щербатюк

Підписано до друку 09.10.2026 р.

Формат 60×84/16. Умов. друк. арк. 12,4

Гарнітура *Times New Roman, Arial*

Електронне видання

Видавець і виготовлювач

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України

Київ 01601, вул. Терещенківська, 2, тел. (044) 234-40-41

Е-mail: inst@botany.kiev.ua



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



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



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



Лідія Михайлівна Бабенко, к. б. н.,
старший науковий співробітник



Катерина Олександрівна Романенко, к. б. н.,
старший науковий співробітник



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



Оксана Андріївна Футорна, к. б. н.,
старший науковий співробітник