

КЛІТИННІ МЕХАНІЗМИ ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО ДІЇ СТРЕСОРІВ ЗА ДОПОМОГОЮ β -АМІНОМАСЛЯНОЇ КИСЛОТИ

Ю.Є. КОЛУПАЄВ^{1, 2, 3, *}, М.В. ШЕВЧЕНКО², М.А. ШКЛЯРЕВСЬКИЙ⁴, О.П. ДМИТРІЄВ⁵

¹ Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України, пр-т Героїв Харкова, 142, Харків, 61060, Україна

² Державний біотехнологічний університет, вул. Алчевських, 44, Харків, 61022, Україна

³ Полтавський державний аграрний університет, вул. Сковороди, 1/3, Полтава, 36003, Україна

⁴ Інтего Груп, вул. Манізера, 8, Харків, 61002, Україна

⁵ Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, вул. Академіка Заболотного, 148, Київ, 03143, Україна

E-mail: plant_biology@ukr.net

Автор для кореспонденції – Ю.Є. Колупаєв, e-mail: plant_biology@ukr.net

Рослинні організми синтезують різноманітні непротеїногенні амінокислоти, до числа яких належать три ізомери аміномасляної кислоти: α , β і γ . β -аміномасляна кислота (БАМК) зустрічається у рослинних клітинах у найменшій кількості. Її фізіологічні функції та екзогенні ефекти досліджували переважно при аналізі захисних реакцій рослин проти біотичних стресорів. Проте останніми роками накопичено дані щодо її здатності індукувати стійкість рослин і до дії абіотичних стресорів різної природи. Однак ці дані слабо проаналізовані в контексті залучення БАМК в сигнальні процеси і функціонування гормонального комплексу рослинних клітин. В огляді наведені відомості стосовно змін вмісту БАМК у рослинах у відповідь на дію стресорів різної природи та можливих механізмів сприйняття сигналів цієї непротеїногенної амінокислоти. Розглядається її вплив на вміст ключових сигнальних посередників – активних форм кисню, цитозольного кальцію і нітроген оксиду (NO). Проаналізовано відомості про зв'язки БАМК зі стресовими фітогормонами – абсцизовою, саліциловою і жасмоновою кислотами та їх роль в адаптації рослин до стресових чинників. Узагальнено дані про вплив екзогенної БАМК на стійкість рослин до посухи, засолення, іонів важких металів і екстремальних температур та стан їх основних захисних систем – антиоксидантної і осмопротекторної. Відзначаються перспективи застосування БАМК у рослинництві для підвищення стійкості рослин до основних стресових факторів.

Ключові слова: β -аміномасляна кислота, сигнальні посередники, стресові фітогормони, абіотичні стресори, стійкість рослин.

Вступ. Абіотичні стресові чинники, передусім посуха, екстремальні температури і засолення, а також поєднання цих чинників, створюють серйозні проблеми для сільського господарства і глобальні загрози для продовольчої безпеки (Rezvi et al., 2023; Kiriziy et al., 2024). Згідно з оцінками, лише посуха обмежить урожайність сільськогосподарських рослин більш ніж наполовину впродовж наступних 50 років (Munawee et al., 2022). Нині у світі приблизно на 40 % площ сільськогосподарських угідь спостерігається регулярна посуха, і цей відсоток швидко зростає зі зміною клімату (Berg, McColl, 2021). У свою чергу у посушливих і напівпосушливих регіонах у найближчі десятиліття посилюватиметься вплив опосередкованих наслідків підвищення температури, що призводитиме до більш інтенсивного засолення ґрунтів, зумовленого вторгненням морської води у водоносні горизонти і підвищенням рівня моря (Castaco-Sánchez et al., 2020).

Такі виклики актуалізують пошук нових прийомів посилення адаптації культурних рослин до абіотичних стресорів. Одним з них є використання інноваційних селекційно-генетичних підходів. Створення сортів сільськогосподарських культур, стійких до абіотичних стресорів, може бути досягнуто за допомогою інтегрованих підходів, що нині охоплюють протеоміку, метаболоміку та інструменти редагування геному (Kausar and Komatsu, 2023). Водночас ці підходи неможливо реалізувати без



Рис. 1. Графічні формули ізомерів аміномасляної кислоти

значних витрат ресурсів. Більше того, селекційні програми потребують створення кількох поколінь рослин для отримання стабільних високоврожайних сортів, що робить їх надто повільними, щоб встигати за динамічним посиленням впливу абіотичних стресорів на рослини. Зважаючи на ці обмеження, пошук нових фізіологічно активних речовин-адаптогенів (індукторів стійкості) розглядається як альтернатива селекційно-генетичним методам поліпшення рослин або, щонайменше, як їх ефективне доповнення (Kolupaev, Blume, 2022; Lau et al., 2025). Використання екзогенних фізіологічно активних речовин вважають одним з найбільш дієвих складових технологій адаптивного рослинництва (Ilyas et al., 2021; Feng et al., 2024). При цьому спектр таких речовин постійно розширюється. Це відбувається передусім завдяки отриманню нових знань про сполуки, які поєднують у собі властивості стресових метаболітів, сигнальних посередників або фітогормонів (Akula, Mukherjee, 2020; Kolupaev et al., 2024b).

Останнім часом увага дослідників фокусується, зокрема, на так званих «рослинних нейротрансмітерах» — групі речовин, що виконують роль медіаторів передачі нервового збудження у тварин. До них належать, зокрема, мелатонін, серотонін, дофамін, ацетилхолін та деякі непротеїногенні амінокислоти (Cai, Aharoni, 2022; Raza et al., 2022; Romanenko et al., 2024). Серед інших небілкових амінокислот рослинні організми містять α -, β - та γ -аміномасляну кислоти (AAMK, BAMK і GAMK, відповідно) (Decsi et al., 2024) (рис. 1). Їх ендегенну присутність і збільшення кількості пов'язують передусім з наслідками дії абіотичних та біотичних стресів. Роль ендегенної AAMK залишається поки що практично неві-

домою, однак два інші ізомери аміномасляної кислоти — BAMK і GAMK — досліджуються як важливі учасники адаптивних реакцій рослин (Tarkowski et al., 2020). Найбільша увага приділяється ролі GAMK (Ramesh et al., 2017; Tarkowski et al., 2020; Kozeko et al., 2024), що ймовірно пов'язане з великою її кількістю у рослинах і добре відомими шляхами синтезу і катаболізму (Ansari et al., 2021; Kolupaev et al., 2024a). Водночас наявні на цей час дані свідчать, що вміст ендегенної BAMK у рослин найменший порівняно з кількістю інших ізомерів аміномасляної кислоти, він приблизно в 1200 разів менший від кількості GAMK і навіть в 60 разів менший від рівня найменш вивченої AAMK (Thevenet et al., 2017).

Перші експериментальні дані про біологічну активність екзогенної BAMK у рослин були отримані ще у 60-ті роки минулого століття. Папавізас і Дейві тоді повідомили про ефективність BAMK у боротьбі проти збудника ооміцетів кореневої гнилі *Aphanomyces euteiches* у гороху (Papavizas, Davey, 1963). Однак протягом наступних 30 років не було опубліковано жодного дослідження стосовно впливу BAMK на рослини (Cohen et al., 2016). Інтерес до вивчення фізіологічних ефектів BAMK на рослини поновився з 1994 року. Тоді було доведено ефективну дію екзогенної BAMK на стійкість томатів до збудника фітофторозу та її здатність індукувати синтез PR-білків (Pathogenesis-Related proteins) (Cohen, 1994). На даний час відомо, що обробка BAMK може підвищувати стійкість кількох десятків видів рослин до різних хвороб, спричинюваних патогенними грибами, ооміцетами, бактеріями, вірусами і нематодами, а також до шкідливих комах (Csikász-Kriszics et al., 2013; Barilli et al., 2015; Ji et al., 2015; Cohen et al., 2016; Mostek et al., 2016; Rejeb et

al., 2018). Такі ефекти пов'язують з посиленням під впливом БАМК генерації рослинами активних форм оксигену (АФО), біосинтезу вторинних метаболітів, зокрема, антоціанів, фенольних сполук, фітоалексинів та калози, а також PR-білків (Polyakovskii et al., 2008; Cohen et al., 2010; Choudhary et al., 2021). Ймовірно, що ці процеси пов'язані з активацією багатьох компонентів внутрішньоклітинних сигнальних мереж та із складним впливом БАМК на синтез стресових фітогормонів, зокрема, саліцилової і жасмонової кислот (Roylawar, Kamble, 2019; Janotík et al., 2022; Li et al., 2021; Singh, Roychoudhury, 2022; Hussein et al., 2024).

Встановлено природу білка, який може виступати у ролі рецептора БАМК при індукуванні нею захисних реакцій рослин у відповідь на атаку патогенів. Ним виявилася аспартил-тРНК синтетаза, яка кодується геном *IBI1* (від *impaired BABA-induced Immunity 1*) (Schwarzenbacher et al., 2014; Thevenet et al., 2017). Таким чином, на даний час вже склалися загальні уявлення про механізми захисної дії БАМК на рослини за умов біотичних стресів.

Водночас дослідження впливу БАМК на стійкість рослин до абіотичних стресів інтенсивно проводяться лише в останні півтора десятиліття (Singh, Roychoudhury, 2022). Отримано дані про здатність екзогенної БАМК підвищувати стійкість рослин різних таксономічних груп до посухи (Tworkoski et al., 2011; Akbarzadeh et al., 2023; Abdalbaki et al., 2024), сольового стресу (Mostek et al., 2016; Ali, Hassan, 2019; Mahmud et al., 2020), низьких і високих температур (Ma et al., 2020; Quan et al., 2022), дії важких металів (Hossain et al., 2012). Проте механізми таких ефектів залишаються малодослідженими, а відповідні дані розрізнені. У ряді публікацій повідомляється про можливу участь АФО як сигнальних посередників у реалізації протекторних ефектів БАМК за дії абіотичних стресорів (Shehu et al., 2019; Choudhary et al., 2021). На ймовірне залучення інших ключових сигнальних месенджерів в процеси індукування стресостійкості, зокрема, іонів кальцію та нітроген оксиду, вказують лише поодинокі дослідження (Li et al., 2020; Ma et al., 2020). Поряд з цим є відомості про вплив БАМК на вміст основних стресових фітогормонів — абсцизової, саліцилової та жасмонової кислот та етилену, що

свідчить про потенційну здатність БАМК викликати активацію гормональної мережі рослинних клітин (Hussein et al., 2024; Virág et al., 2024). Водночас загальна картина зв'язків між БАМК та сигнальними і гормональними посередниками при індукуванні стійкості рослин до абіотичних чинників екзогенними обробками ще не склалась.

Метою цього огляду стало узагальнення даних про зміни вмісту ендогенної БАМК при реакції рослин різних видів на дію стресорів, а також аналіз відомостей про функціональні зв'язки БАМК з окремими сигнальними посередниками і стресовими фітогормонами за дії несприятливих чинників. Акцент зроблено саме на ефектах БАМК за умов абіотичних стресів, однак, зважаючи на спільні сигнальні шляхи, що активуються за впливу на рослини абіотичних чинників і патогенів та їх еліситорів, для обговорення залучено також останні відомості, отримані в контексті індукування БАМК стійкості рослин до біотичних стресів.

Вміст БАМК у різних таксономічних груп рослинних організмів

Приблизно до 2016 року у дослідників домінувала думка, що БАМК — це ксенобіотична сполука, котра, однак, виявляє біологічні ефекти при екзогенному введенні у рослинний організм (Vijayakumari et al., 2016). Першим дослідженням, яке переконливо довело наявність у вищих рослин конститутивного синтезу БАМК, стала робота Thevenet і співавт. (2017). Такого результату вдалося досягти шляхом поєднання рідинної хроматографії та тандемної мас-спектрометрії (LC-MS/MS).

У листках *Arabidopsis thaliana* та ряду культурних рослин за звичайних умов вміст БАМК виявляють в кількості, що не перевищує 20 нг/г сирої речовини (табл. 1). У моху *Physcomitrella patens* вміст БАМК виявився майже на порядок нижчим (Thevenet et al., 2017).

Під впливом засолення ґрунту NaCl відзначалося підвищення вмісту БАМК у *A. thaliana* і ряду культурних видів (табл. 1). Водночас величина цього ефекту істотно залежала від видових особливостей рослин. Так, у пшениці вміст БАМК при сольовому стресі зростає на 80 %, а у кукурудзи в 15 разів. На прикладі *A. thaliana* досліджено і вплив деяких інших чинників на

Таблиця 1. Вміст БАМК (нг/г сирової речовини) у листках вищих рослин в контролі і за дії абіотичних стресових чинників та за умов старіння

Вид	Вік рослин (тижні)	Контроль	Стрес	p	Джерело
Сольовий стрес (NaCl, 200 мМ, внесення в ґрунт)					
<i>Arabidopsis thaliana</i>	5	12,4*	33,0	0,001	Thevenet et al., 2017
<i>Brassica rapa</i>	4	16,5	57,7	0,0001	Thevenet et al., 2017
<i>Zea mays</i>	3	16,5	251,5	0,0001	Thevenet et al., 2017
<i>Triticum aestivum</i>	3	20,6	37,1	0,05	Thevenet et al., 2017
Темрява (2 доби)					
<i>A. thaliana</i>	5	21,3	106,5	0,001	Balmer et al., 2019
Затоплення (3 доби)					
<i>A. thaliana</i>	5	4,1	26,8	0,0001	Thevenet et al., 2017
Старіння					
<i>A. thaliana</i>	1 або 9	12,0	31,8	0,01	Balmer et al., 2019

Примітка. * Дані вилучено з вказаних джерел за допомогою програми WebPlotDigitizer (Burda et al., 2017).

вміст БАМК (табл. 1). Показано істотне зростання вмісту БАМК за умов затоплення (в 15 разів). Інкубація рослин арабідопсису у темряві спричиняла 5-разове збільшення вмісту БАМК у листках (Balmer et al., 2019). Також зафіксоване майже 3-разове підвищення вмісту БАМК при старінні листків (табл. 1).

Наявність БАМК виявлено і у коренях різних видів рослин, де її кількість становила 15–30 нг/г сирової речовини (Thevenet et al., 2017). За умов сольового стресу доведено зростання вмісту БАМК у *A. thaliana*, *Brassica rapa*, а також у *Zea mays* ssp. *mexicana*) (Thevenet et al., 2017).

Крім того, в експериментах з рослинами арабідопсису показано збільшення вмісту БАМК у листках у відповідь на ураження некротрофною грибною інфекцією *Plectosphaerella cucumerina*, гемібіотрофною бактерією *Pseudomonas syringae* та біотрофним ооміцетом *Hyaloperonospora arabidopsidis* (Thevenet et al., 2017). Відзначається, що при інфікуванні *Plectosphaerella cucumerina* або *Pseudomonas syringae* підвищений вміст БАМК фіксується лише локально без помітного його збільшення у неінфікованих частинах рослини (Balmer et al., 2019).

Доведення наявності БАМК в органах рослин різних видів за фізіологічно нормальних умов вказує на актуальність з'ясування шляхів

її синтезу та механізмів їх посилення за стресових умов. Проте ці питання поки що залишаються не дослідженими. Так само не відомі і метаболіти БАМК (Cohen et al., 2016).

Можливі механізми рецепції і трансдукції сигналів БАМК та її функціональні зв'язки з іншими стресовими фітогормонами

Уявлення про механізми рецепції сигналів БАМК сформувалися передусім під час досліджень процесів, що зумовлюють індукування нею стійкості рослин до патогенів, зокрема, біотрофа *Hyaloperonospora arabidopsidis* (Luna et al., 2014). У результаті було ідентифіковано ген *IBI1* (Impaired BABA-induced Immunity), що кодує аспартил-тРНК синтетазу (AspRS) (Schwarzenbacher et al., 2014). Стереохімічна подібність між амінокислотним субстратом *IBI1* (L-аспартат) та активним енантіомером БАМК (R-BABA) свідчить, що *IBI1* може функціонувати як рецептор БАМК. Було показано, що R-BABA взаємодіє з доменом зв'язування L-аспартату *IBI1*, тем самим порушуючи канонічну активність AspRS і готуючи білок до транслокації в цитоплазму (Schwarzenbacher et al., 2020). У цитоплазмі *IBI1* взаємодіє з так званими факторами транскрипції судинних рослин з одним цинковим пальцем (VASCULAR

PLANT ONE ZINC FINGER) – VOZ1 і VOZ2, які ідентифіковані як партнери рецептора БАМК і відіграють вирішальну роль в імунітеті рослин. Однак механізми модуляції за допомогою VOZ захисного сигналіngu залишаються слабо вивченими. Недавно було встановлено участь білків PpVOZ1 і PpVOZ2 у формуванні індукованих екзогенною БАМК захисних реакцій у відповідь на ураження плодів персика *Rhizopus stolonifer*. Взаємодія PpVOZ1 і PpVOZ2 та їх потенційної мішені – білків сімейства TEOSINTE-BRANCHED1/CYCLOIDEA/PCF (TCP) PpTCP2 виявилася важливою для активації захисних механізмів, залежних від саліцилату (Wang et al., 2025). Білки PpVOZ1 і PpVOZ2 після транслокації в ядро потенціювали PpTCP2-опосередковану транскрипційну активацію генів ізохоризматсинтази (*ICS1/2*). Надекспресія *PpVOZ1* і *PpVOZ2* може активувати транскрипцію саліцилат-залежних генів і забезпечити резистентність до хвороб у рослин *Arabidopsis*, трансформованих цими генами з *Prunus persica*. І навпаки, мутації *ppvoz1cas9* і *ppvoz2cas9* і подвійна мутація *voz1cas9 voz2cas9*, що призводили до втрати функції відповідних білків, послабили БАМК-індуковані захисні реакції проти *R. stolonifer* (Wang et al., 2025).

Водночас ймовірно, що сигнальні шляхи, якими формуються БАМК-індуковані захисні реакції, залежать від видових особливостей рослин. Не виключено, що у деяких видів саліцилатзалежні сигнальні шляхи можуть не мати критичного значення для формування захисних реакцій на ураження певними патогенами. Наприклад, у томатів, як і у інших досліджених видів, встановлений ефект зв'язування БАМК з аспартил-тРНК-синтетазою (Janotík et al., 2022). При цьому БАМК значно обмежувала розвиток патогенів *P. syringae* pv. tomato DC3000, що було пов'язане з накопиченням транскриптів PR-білків і білків сигналіngu жасмонової, але не саліцилової кислоти, як у *Arabidopsis* і ряду інших видів. У недавньому дослідженні Zapletalová і співавт (2023) шляхом інтеграції індукованих БАМК змін вмісту окремих метаболітів з даними транскриптоміки і протеоміки створено глобальну карту молекулярних процесів, що зумовлюють розвиток індукованої БАМК резистентності томатів до патогенів *Oidium neolycopersicii* та *Phytophthora*

parasitica. Кластерний аналіз активованих процесів показав, що БАМК діє на рослини томатів переважно як стресовий чинник. При цьому сигнальні процеси та імунна відповідь, активовані у томатів дією БАМК, відрізнялися від таких у *Arabidopsis* активним залученням генів, пов'язаних із передачею сигналів жасмонової кислоти та етилену, але не саліцилату (Zapletalová et al., 2023).

Показана роль компонентів жасмонатного сигналіngu і у формуванні стійкості тютюну до *Phytophthora parasitica*, індукованої дією БАМК (Renetal., 2022). Встановлено, що обробка БАМК спричиняла підвищення вмісту у рослинах ізолейцин-жасмонату, при цьому посилювалася експресія гена *PDF1.2*, що регулюється жасмоновою кислотою. Проте формування захисних реакцій, спричинюваних БАМК, включало в себе також активацію експресії генів, пов'язаних з саліцилатним сигналіngом (*PR1*, *PR2* і *PR5*), та генів ферментів синтезу етилену (Ren et al., 2022). Отже, ймовірно, стійкість тютюну до *P. parasitica* під впливом екзогенної БАМК формується за рахунок залучення багатьох компонентів гормональної мережі, між якими може бути складна функціональна взаємодія включно з ефектом синергізму.

Роль IB11 як рецептора БАМК вже підтверджена при дослідженні деяких господарсько значимих видів рослин. Наприклад, ідентифіковано, що білок IB11 діє як рецептор БАМК у *Solanum tuberosum* (Yu et al., 2024). З'ясовано, що StIB11 взаємодіє з факторами транскрипції NAC, а також з вже згадуваними транскрипційними факторами сімейства VOZ – StVOZ1 і StVOZ2. Примітно, що ефекти, спричинювані у рослин картоплі за участю цих двох білків, виявилися протилежними. Показано, що StVOZ1 пригнічує, тоді як StVOZ2 сприяє імунітету картоплі до збудника фітофторозу *Phytophthora infestans*. При цьому взаємодія StIB11 з StVOZ1 і StVOZ2 у цитоплазмі призводить до зменшення ядерного накопичення StVOZ1 і водночас сприяє накопиченню StVOZ2 (Yu et al., 2024).

Переважаюча частина досліджень рецепції сигналу БАМК і білків, задіяних в його передачі в генетичний апарат, стосуються стійкості до біотичних стресів. Проте останніми роками з'являються експериментальні підтвердження

участі рецептора БАМК IB11 і ряду транскрипційних факторів, на які впливає сигнал БАМК, в процесах адаптації рослин до абіотичних стресів. Зокрема, проведено повногеномний аналіз сімейства генів аспартат-тРНК-синтетази, що діє як рецептор БАМК, у тополі (Feng et al., 2023). В результаті ідентифіковано 12 генів *PtrIBI* і встановлено, що частина з них регулюється посухою та механічними пошкодженнями, тобто мають важливе значення для стійкості тополі до абіотичних стресів. Зокрема, експресія *PtrIBI2/4/6/8/11* у тополь посилювалася після дії посухи. Водночас неясним залишається, наскільки важливою є експресія гена *IB11* у *Arabidopsis* для адаптації до абіотичних стресів. У цитованій раніше роботі Thevenet і співавт. (2017) показано, що у мутанта *ibi1* у відповідь на сольовий стрес підвищення вмісту БАМК відбувалося так само, як і у рослин дикого типу. На жаль, у даній роботі не повідомляється чи відрізнялися ці мутанти від рослин дикого типу за солестійкістю, не ясно також, яким міг бути ефект індукування солестійкості (або стійкості до інших абіотичних стресів) дією БАМК у рослин дикого типу і мутантів *ibi1*.

Екзогенна БАМК підвищувала посухостійкість рослин тополі і це відбувалося за участю сигнального модуля, що складається з рецепторних білків *PtrIBI*, транскрипційного фактора *PtrVOZ* і компонентів сигналіну абсцизової кислоти (АБК) (Feng et al., 2023). Необхідно зауважити, що останніми роками встановлені конкретні адаптивні реакції рослин на осмотичний і сольовий стреси, що залежать від транскрипційних факторів сімейства *VOZ*. Наприклад, показано, що у бавовника транскрипційний фактор *GhVOZ1* може регулювати експресію гена пірофосфатази вакуолярної протонної помпи *AVP1* шляхом специфічного зв'язування з сайтом GCGTCTAAAGTACGC на промоторі *GhAVP1* (Lian et al., 2024). Нокдаун експресії *GhAVP1* у рослинах бавовника призвів до зниження активності супероксиддисмутази і пероксидази та одночасного зростання вмісту маркера окиснювального стресу малонового діальдегіду і спричинив зниження солестійкості. Слід зауважити, що АБК, яка функціонально пов'язана з транскрипційними факторами *VOZ*, ймовірно є одним із важли-

вих гормонів-посередників, задіяних у реалізації фізіологічних ефектів БАМК. Так, встановлено, що індукування стійкості *Arabidopsis* до патогенів-некротрофів не відбувалося у мутантів з порушеними АБК-залежними сигнальними шляхами (*aba1*, *aba1-5*, *abi4-1*) (Vaccelli, Mauch-Mani, 2016). Під контролем АБК перебуває одна з найважливіших реакцій, індукованих БАМК і пов'язаних із захистом від патогенів — накопичення калози (Flors et al., 2008; Polyakovskii et al., 2008). Отримано також достатньо відомостей про участь АБК в індуванні БАМК стійкості рослин до абіотичних стресів. Посилення синтезу АБК зафіксовано як первинна реакція рослин *Arabidopsis*, оброблених БАМК, на дію осмотичного і сольового стресів. Водночас показано, що обробка БАМК не підвищувала посухо- і солестійкість мутантів, дефектних за компонентами АБК-сигналіну (*abi4-1* і *aba1-5*) (Jakab et al., 2005).

Одним з важливих процесів, що модулюються БАМК за участю АБК, ймовірно, є регуляція стану продохів. На прикладі рослин арабідопсису і пшениці показано, що спричинюване БАМК підвищення стійкості до зневоднення супроводжувалося залежним від підвищення вмісту АБК швидким зниженням продишової провідності (Jakab et al., 2005; Du et al., 2012). В експериментах з *Arabidopsis* отримано і дані, що свідчать про залучення АБК у формування теплостійкості, індукованої БАМК (Zimmerli et al., 2008). За допомогою глобального аналізу експресії генів було виявлено, що рівні транскриптів кількох білків факторів регуляції транскрипції та ДНК-зв'язувальних білків, які регулюють відповіді на АБК, були підвищені в рослинах, оброблених БАМК. Роль АБК у теплостійкості, індукованій дією БАМК, була складною: вона частково порушувалась у АБК-нечутливого мутанта *abi1-1*, проте була підвищена у *abi2-1*. Автори припускають, що між сигнальними каскадами БАМК і АБК виникають перехресні перешкоди (Zimmerli et al., 2008). Водночас проведений у цій роботі аналіз мутантів не виявив жодної ролі етилену та саліцилової кислоти у спричиненій БАМК набутій теплостійкості рослин арабідопсису.

При порівнянні змін протеому за індукування посухостійкості молодих рослин *Malus pumila* дією БАМК і АБК було встановлено,

що вміст деяких білків змінювався майже ідентично, що автори розглядають як підтвердження концепції про те, що індукована БАМК стійкість до абіотичних стресів у рослин досягається за рахунок активації шляху, регульованого АБК (Macarisin et al., 2009). Водночас у цій же роботі показано, що синтез деяких білків був посилений або пригнічений тільки в рослинах, оброблених БАМК, що вказує на те, що БАМК може опосередковувати стійкість і через незалежні від АБК шляхи. Такий висновок в цілому узгоджується з даними про неоднозначну реакцію на БАМК різних мутантів *Arabidopsis* з дефектами за АБК-сигналінгом (Zimmerli et al., 2008).

Недавно було проведено масштабний пошук потенційних регуляторів транскрипції, що індукуються БАМК, і пов'язані з генами, залученими до різних сигнальних шляхів стресових фітогормонів, в тому числі саліцилової, жасмонової і абсцизової кислот та етилену у однодольних (*Hordeum vulgare*) і дводольних (*A. thaliana*). Автори ідентифікували 14 основних факторів регуляції транскрипції із сімейств DOF, AHL і ERF, які потенційно регулюють біосинтез і сигналінг цих фітогормонів (Virág et al., 2024). На їхню думку, транскрипційні фактори сімейства DOF відіграють вирішальну роль у регуляції реакцій на стреси у обох видів. У *A. thaliana* обробка БАМК впливала на функціонування транскрипційних факторів MNB1A і PBF і посилювала експресію генів *ICS1*, *EDS5* і *WIN3* на шляху біосинтезу саліцилової кислоти. Слід зауважити, що досить давно (Jakab et al., 2005) було встановлено, що у рослин *A. thaliana*, попередньо оброблених БАМК, за умов посухи і сольового стресу відбувається більш раннє і більш помітне посилення експресії генів *PR-1* і *PR-5*, залежних від саліцилової кислоти. Однак мутанти, які не експресують гени *PR-1*, як і конститутивні експресори генів *PR-1*, а також саліцилатдефіцитні трансгенні рослини *NahG*, виявили здатність до підвищення посухо- і солестійкості після обробки БАМК. Це може вказувати на існування як саліцилатзалежних, так і саліцилатнезалежних шляхів формування солестійкості *A. thaliana*. Примітно, що саліцилатнезалежні шляхи розвитку солестійкості у рослин *Arabidopsis* можуть активуватися й інши-

ми сигнальними молекулами. Наприклад, солестійкість саліцилатдефіцитних трансформантів *NahG*, як і рослин дикого типу, індукувалася дією нітроген оксиду (Yastreba et al., 2017a) і гідроген пероксиду (Yastreba et al., 2017b).

При індукуванні солестійкості декоративних рослин *Tagetes erecta* дією БАМК виявлено підвищення ендogenous вмісту саліцилової кислоти (Hussein et al., 2024). Автори розглядають саліцилову кислоту як один з посередників у реалізації стрес-протекторної дії БАМК. Отримано і дані про конкретні механізми залучення компонентів сигналінгу саліцилової кислоти у реалізацію ефектів БАМК, хоча вони стосуються здебільшого індукування стійкості до патогенів. Так, вплив БАМК на стійкість плодів винограду (*Vitis vinifera*) до *Botrytis cinerea* супроводжувався активацією фенілпропаноїдного метаболічного шляху і, як наслідок, синтезом фітоалексинів, включно з транс-ресвератролом та Е-вініферином (Li et al., 2021b). Серед складових у трансдукції сигналів БАМК автори розглядають білок MYB типу R2R3 (VvMYB44). Експресія гена *VvMYB44* посилювалася за дії 10 або 100 мМ БАМК. Автори роблять висновок, що локалізований в ядрі білок VvMYB44 фізично взаємодіє з чутливим до саліцилової кислоти коактиватором транскрипції NPR1 *in vivo*, що необхідно для активації саліцилат-залежних захисних реакцій. Крім того, VvMYB44 безпосередньо зв'язується з промоторними ділянками генів, що контролюють метаболізм сахарози та фенілпропаноїдів, і впливає на їх експресію, тим самим модулюючи баланс накопичення антигрибних сполук та вмісту розчинних вуглеводів. Таким чином, білок VvMYB44 2R-типу розглядається як потенційний позитивний учасник в процесах індукування БАМК захисних реакцій проти *B. cinerea* у плодах винограду при їх зберіганні (Li et al., 2021).

Водночас сигнальні шляхи, необхідні для розвитку індукованої стійкості під дією БАМК, можуть мати виразну видову специфічність, залежно від якої можуть залучатися шляхи різних стресових фітогормонів. Так, показано, що у *H. vulgare* індукована БАМК регуляція транскрипційного фактора DOF5.8 може негативно регулювати біосинтез саліцилової кислоти за рахунок зниження експресії генів *ICS1*, *EDS5*

і *PR1* (Virág et al., 2024). Проте, як уже зазначалося, у рослин арабідопсису білки сімейства DOF можуть позитивно регулювати експресію генів ферментів синтезу саліцилової кислоти. Крім того, у *A. thaliana* БАМК активує експресію транскрипційного фактора RBF, що може призвести до зниження експресії *MYC2*, ключового гена в жасмонатному сигнальному шляху. І, навпаки, у *H. vulgare* в присутності БАМК відзначено підвищену експресію транскрипційного фактора ERF2, який може позитивно регулювати гени біосинтезу жасмонової кислоти *LOX* і *Tify9*, а також гени *COI1* і *JAZ*, що беруть участь в жасмонатному сигнальному шляху (Virág et al., 2024).

В цілому, наявні на даний час відомості свідчать про тісні зв'язки БАМК з основними стресовими гормонами рослин, насамперед з саліциловою, жасмоновою і абсцизовою кислотами (Jisha, Puthur, 2016). Фізіологічні ефекти цих «класичних» гормонів, що беруть участь у реакціях рослин на абіотичні і біотичні стреси, можуть як позитивно, так і негативно регулюватися дією БАМК. Таким чином, БАМК може розглядатися як своєрідний хаб, здатний запускати множинні гормональні сигнали. Проте поки що залишається неясним, як саме відбувається диференціація включення цих сигналів.

Участь сигнальних посередників у реалізації стрес-протекторної дії БАМК

АФО є сигнальними посередниками, які відіграють важливу роль у відповіді рослин на різноманітні стимули довкілля (Ahamed et al., 2024). У клітинах вищих рослин основними джерелами АФО є електрон-транспортні ланцюги, присутні в хлоропластах та мітохондріях, а також ферменти, що генерують АФО, локалізовані в субклітинних компартментах (Gautam et al., 2017; Taboada et al., 2023). Однак істотне і довготривале підвищення вмісту АФО може стати призвести до розвитку окиснювального стресу, що проявляється у формі пероксидного окиснення ліпідів і пошкодження біомакромолекул (Mittler et al., 2022). Для попередження розвитку таких процесів у клітинах функціонує антиоксидантна система, активація якої відбувається за участю самих АФО та інших сигнальних молекул (Gill, Tuteja, 2010; Hasanuzzaman et al., 2020). За дії біо-

тичних стресів (інфікування патогенами-біотрофами) генерація АФО рослинами може виконувати не лише сигнальні функції, а й, спричиняючи локальну клітинну загибель, обмежувати поширення збудника (Torres, 2010).

АФО також беруть участь у трансдукції основних стресових фітогормонів — абсцизової, саліцилової і жасмонової кислот (Kolupaev et al., 2012; Peleg-Grossman et al., 2012; Petrov, Breusegem, 2012; Bartoli et al., 2013; Kolupaev et al., 2023b). Зважаючи на згадувані вище відомості про тісні зв'язки БАМК з основними стресовими фітогормонами, функціонально пов'язаними з АФО, логічно припустити участь цих сигнальних посередників і у реалізації ефектів БАМК. Експериментальні підтвердження такого припущення з'являються в літературі досить динамічно. Щоправда, участь АФО, асоційованих з дією БАМК, стосується поки що здебільшого індукування нею стійкості рослин до біотичних стресів. Однак ряд ефектів виявлений і при адаптації рослин до абіотичних або комбінованих стресів. Так, обробка листків томатів БАМК викликала 3-разове зростання в них вмісту H_2O_2 (Rejeb et al., 2018). Під впливом БАМК зменшувалися пошкодження листків, спричинювані дією сольового стресу, обробкою конідіями *Botrytis cinerea* або впливом двох стресових чинників, що вказує на участь гідроген пероксиду як посередника при індуванні БАМК стійкості томатів до абіотичного і біотичного стресів.

Про ймовірну роль АФО як посередників у реалізації фізіологічних ефектів БАМК свідчать і дані, отримані при дослідженні її впливу на посухостійкість картоплі (Sos-Hegedus et al., 2014). Встановлено, що підвищення посухостійкості рослин шляхом внесення 0,3 мМ БАМК в ґрунт, супроводжувалося транзиторним зростанням вмісту АФО у коренях. У листках такого ефекту зафіксувати не вдалося. Водночас показано, що у листках рослин, на які БАМК впливала через корені, затримувалася експресія гена *StDS2*, який специфічно індукується у відповідь на дегідратацію (Dycz et al., 2002). Водночас експресія гена *ETRI*, що кодує рецептор етилену, в умовах посухи зберігалася протягом більш тривалого періоду, ніж у листках необроблених і більш зневоднених контрольних рослин (Sos-Hegedus et al., 2014).

З таким ефектом автори асоціюють більш тривале життя листків і підвищення за умов посухи врожайності бульб у рослин, оброблених БАМК, порівняно з необробленими. Не виключено, що індукований БАМК АФО-сигнал міг бути функціонально пов'язаний з етиленовим сигналом, а також з іншими сигнальними фітогормонами, причетними до розвитку посухостійкості, зокрема, АБК. Але це питання спеціально поки що не досліджене. Водночас дані, що вказують на функціональні зв'язки між АФО і окремими стресовими фітогормонами при реалізації ефектів БАМК, отримані переважно при вивченні її впливу на стійкість рослин до біотичних стресів.

Про залучення АФО в реалізацію захисних ефектів БАМК свідчать ефекти, виявлені при дослідженні її дії на генерацію АФО в культурі *in vitro* *Vitis vinifera*, спричинювану збудником пероноспорозу *Plasmopara viticola* та еліситорами олігогалактуроами (Dubreuil-Maurizi et al., 2010). У відповідь на ураження патогеном сильніша генерація АФО спостерігалася у листках, оброблених БАМК. Цей процес був пов'язаний з підвищенням резистентності клітин. Інгібітор НАДФН-оксидази дифеніленіодоніум усував ефект підсилення синтезу АФО і знижував резистентність, спричинювану БАМК (Dubreuil-Maurizi et al., 2010).

Ефект БАМК проти ураження рису галловою нематою *Meloidogyne graminicola* також супроводжувався накопиченням АФО, пов'язаним з посиленням експресії гена *OsRbohB* (Ji et al., 2015). На участь НАДФН-оксидази у цьому процесі так само вказує інгібування накопичення H_2O_2 дією її інгібітору дифеніленіодоніуму.

Ще один сигнальний шлях БАМК, що включає в себе участь АФО, виявлений при дослідженні індукування стійкості плодів персика до ураження гниллю *Rhizopus* (Li et al., 2021). Показано, що обробка 50 мМ БАМК може індукувати шляхи, пов'язані з системною набутою стійкістю (SAR). Важливою складовою цього процесу виявився сплеск кількості H_2O_2 , зумовлений посиленням експресії генів *PpRboh*, а також стимуляція каскаду MAP-кіназ, пов'язана зі змінами редокс-балансу. В активованому БАМК каскаді MAP-кіназ *PpMAPKK5* була ідентифікована як білок,

котрий взаємодіє з TGACG-зв'язувальним фактором (*PpTGA1*), що призводить до посилення зв'язування *PpTGA1* з ДНК для активації *PR*-генів, чутливих до саліцилової кислоти. Автори вважають, що спричинювані БАМК захисні реакції проти збудника гнилі плодів персика активуються змінами редокс-гомеостазу, залежними від генерації H_2O_2 НАДФН-оксидазою, а також від зміни експресії генів комплексу антиоксидантних ферментів, що, ймовірно, активує фосфорилування транскрипційного фактора *PpTGA1* з участю *PpMAPK* (Li et al., 2021). Можна припустити, що ці процеси є складовою, необхідною для активації експресії *PR*-генів, котрі залежать від саліцилової кислоти. Іншими словами, описаний феномен ймовірно є прикладом функціональних зв'язків БАМК одночасно з АФО і саліциловою кислотою.

Варто зауважити, що участь АФО і змін редокс-гомеостазу в процесах активації БАМК стійкості рослин до біотичних стресів була ґрунтовно досліджена і у більш ранніх роботах. Так, у роботі Pastor і співавт. (2013) було показано, що обробка *Arabidopsis* БАМК спричиняла генерацію H_2O_2 і синтез калози за дії хітозану або інокуляції некротрофним грибом *Plectosphaerella cucumerina*. Експерименти з використанням генотипів *Arabidopsis*, мутантних за продукцією АФО (*rbohD*) або їх знешкодженням (*pad2*, *vte1* і *cat2*) стали доказом значення змін редокс-гомеостазу у підсиленні БАМК синтезу калози, індукованого хітозаном та *P. cucumerina*. Більш того, у мутантів *rbohD* і *pad2* БАМК майже не розвивалася стійкість до *P. cucumerina*. Аналіз експресії генів після обробки БАМК виявив пряму індукцію генів однієї з молекулярних форм НАДФН-оксидази (*RBOHD*), γ -глутамілцистеїнсинтетази 1 (*GSHT1*). Водночас транскрипція гена аскорбатпероксидази 1 (*APX1*) була пригнічена БАМК на фоні впливу хітозану або *P. cucumerina*. На думку авторів, це створювало окиснювальне середовище в клітині і сприяло накопиченню АФО (Pastor et al., 2013).

Здатність БАМК змінювати редокс-гомеостаз в цитоплазмі і апопласті показана й на іншій моделі. Виявлено, що обробка свіжозрізаних листків ячменю 1 мМ БАМК спричиняла швидкі, хоча й оборотні зміни в балансі рН

(Savchenko et al., 2016). Так, рН апопласту підлужувався після перших 20 хвилин інкубації, в той час як рН цитоплазми підкислювався. Зміни рН супроводжувалися істотним зниженням редокс-стану аскорбату через збільшення його окисненої форми.

Впливом БАМК на механізми, пов'язані з редокс-регуляцією, ймовірно, пояснюється і підвищення обробкою нею стійкості тютюну (*Nicotiana tabacum* L.) до хвороби, що має назву чорна ніжка і спричиняється ооміцетом *Phytophthora parasitica*. Показано, що за відсутності інфекції обробка рослин БАМК спричиняла посилення експресії *NtRBOHD* і генерації АФО (Ren et al., 2022). Водночас за умов інфікування у рослин, праймованих БАМК, ці ефекти виявлялися значно меншою мірою. У цілому підвищення дією БАМК стійкості тютюну до *P. parasitica* пов'язують з тимчасовим накопиченням H_2O_2 , що виконує сигнальні функції, відкладенням калози, синтезом саліцилової кислоти та ізолейцинжасмонату і активацією їх сигнальних шляхів (Ren et al., 2022).

Отже, наведені вище дані свідчать, що обробка рослин БАМК сама по собі та за умов впливу патогенів або їх еліситорів здатна спричиняти посилення генерації АФО і подальшу модуляцію редокс-гомеостазу, що може бути необхідною складовою для наступного запуску сигнальних шляхів (у тому числі із залученням стресових фітогормонів), в результаті яких розвиваються захисні реакції. Наскільки важливий подібний механізм дії БАМК для індукування нею стійкості рослин до абіотичних стресів, поки що не ясно. Адже прямі дослідження ролі генерації АФО в індуванні БАМК стійкості рослин до таких стресів поки що поодинокі (Sos-Hegeedus et al., 2014).

Ще менш дослідженою залишається можлива участь активних форм нітрогену (АФН) в реалізації фізіологічних ефектів БАМК. Водночас добре відомо, що АФН, передусім нітроген оксид (NO) беруть участь у більшості сигнальних процесів, необхідних для розвитку стійкості рослин до абіотичних і біотичних стресів (Yemets et al., 2019; Singhal et al., 2021; Kumar, Ohri, 2023). У цитованій вище роботі Sos-Hegeedus і співавт. (2014) показано, що індукований дією БАМК розвиток посухостійкості рослин картоплі супроводжувався тран-

зиторним зростанням у коренях вмісту не лише гідроген пероксиду, а й NO. При цьому динаміка змін вмісту обох цих сигнальних посередників була дуже схожою. Це може вказувати на залучення функціонально пов'язаних між собою АФО і АФН у сигнальні процеси, що запускають відповідні адаптивні процеси.

Є приклади експериментального підтвердження участі NO у формуванні спричинюваної БАМК стійкості рослин до біотичних стресів. Так, обробка БАМК рослин томату значно посилювала генерацію ними NO та знижувала чутливість до *Botrytis cinerea* (Li et al., 2020). Це виявлялося у зменшенні фізичних ознак інфекції та підвищенні експресії генів і активності ряду захисних ферментів — фенілаланінамоніліази, β -1,3-глюканази, поліфенолоксидази і хітинази, а також посиленні експресії генів деяких PR-білків. Водночас спричинюване БАМК зменшення площі інфікування листків усувалося під впливом скавенджера NO карбокси-2-феніл-4,4,5,5-тетраметил-імідазолін-1-оксил-3-оксиду (сРТІО). Ці результати показують, що накопичення NO відіграє важливу роль в індукованій БАМК стійкості до *B. cinerea* у рослинах томату (Li et al., 2020).

Цікаві феномени, що вказують на участь NO й іншого важливого газотрансмітера — гідроген сульфід (H_2S), отримані недавно при дослідженні впливу БАМК на зберігання плодів полуниці (Wang et al., 2024). Автори показали, що спричинювані тривалим зберіганням ефекти збільшення витоку іонів та вмісту продукту пероксидного окиснення ліпідів маленового діальдегіду у плодах полуниці, як і деградація хлорофілу у чашолистках плодів, помітно інгібувалися дією 20 мМ БАМК. Плоди, занурені в БАМК, показали нижчу активність та експресію генів полігалактуранази, пектинметилестерази та ферментів біосинтезу етилену порівняно з контролем. При цьому обробка БАМК підвищила вміст NO та H_2S у плодах полуниці. На думку авторів, затримка старіння плодів полуниці під впливом БАМК може бути пов'язана з модуляцією метаболізму NO, H_2S і редокс-гомеостазу (Wang et al., 2024).

Як відомо АФО, нітроген оксид і гідроген сульфід є ключовими компонентами складної сигнальної мережі, що забезпечує запуск багатьох адаптивних реакцій рослин у відповідь

на дію стресорів різної природи, водночас ці посередники задіяні у реалізації ефектів переважної більшості фізіологічно активних сполук (Prakash et al., 2021; Kolupaev et al., 2023b; 2024b). Ймовірно, БАМК серед них не є винятком. Ще одним невід'ємним компонентом такої мережі є кальцій як універсальний внутрішньоклітинний месенджер (Shabbir et al., 2022). Проте його функції у реалізації стрес-протекторної дії БАМК, принаймні за дії на рослини абіотичних несприятливих чинників, дотепер вивчені дуже слабо.

У рослин *Brassica napus* L. обробка БАМК спричиняла підвищення посухостійкості, яке супроводжувалося зростанням вмісту кальцію у тканинах за умов посухи (Rajaei and Mohamadi, 2013). Однак цей ефект неможливо безпосередньо асоціювати з сигнальними функціями кальцію, оскільки автори визначали загальний вміст кальцію в тканинах, а не кількість цитозольного кальцію. Дані, що опосередковано вказують на залучення кальцію як сигнального посередника у реалізацію ефектів БАМК, отримані при дослідженні впливу БАМК на холодостійкість рослин тютюну (Ma et al., 2020). Автори показали, що комбінований вплив БАМК і хлориду кальцію більш помітно зменшував холодові пошкодження мембран та вміст АФО після охолодження, а також більш істотно підвищував кількість АБК та індоліл-3-оцтової кислоти порівняно з дією лише БАМК. В цілому ж, роль кальцію і особливо його зв'язків з іншими сигнальними посередниками та фітогормонами в прояві ефектів БАМК за стресових умов залишається дуже слабо вивченою.

Вплив екзогенної БАМК на стійкість рослин до абіотичних стресорів

Як уже зазначалося, основна увага досліджень фізіологічних ефектів БАМК сфокусована на індукуванні нею стійкості рослин до патогенів. Водночас за останні 10–12 років було накопичено певний обсяг даних з індукування нею стійкості рослин до абіотичних стресорів і з'ясовано, які саме стрес-протекторні системи можуть бути активовані у присутності БАМК. Ці дані мають переважно феноменологічний характер і далеко не завжди супроводжуються з'ясуванням сигнальних і

молекулярно-генетичних механізмів індукування БАМК відповідних реакцій рослин. Проте вони можуть мати прикладне значення, а також бути орієнтиром для глибшого з'ясування функцій БАМК у рослин при абіотичних стресах.

Найбільш широка феноменологія стосується впливу БАМК на стійкість рослин до посухи і сольового стресу (табл. 2). Зокрема, позитивний вплив різних способів обробки рослин БАМК (надходження через корені (у тому числі шляхом поливу ґрунту), фоліарної обробки та праймінгу насіння) на стійкість ряду дводольних і (меншою мірою) однодольних культурних рослин. Ефективні концентрації БАМК, встановлені в різних роботах і при різних способах обробки виявилися близьким, їх порядок близько 1 мМ. Це значно більше традиційних гормональних концентрацій. При цьому, як уже зазначалося, ендогенні концентрації БАМК, виявлені у рослин, є низькими і становлять десятки нмоль. Можливо, такі розбіжності концентрацій зумовлені особливостями поглинання і транспорту БАМК в тканинах. Слід зауважити, що донедавна вважалося, що, наприклад, при обробці насіння БАМК взагалі не переміщується в проростки, що розвиваються, а її дія пов'язана із запуском пролонгованих процесів у зернівці (Jisha and Puthur, 2016). Проте застосування більш досконалих методів аналізу дозволило виявити низький (нмоль/г маси) конститутивний вміст БАМК в тканинах ряду видів рослин та їх підвищення як відповідь на стрес (табл. 1).

Під впливом екзогенної БАМК за умов посухи для рослин різних таксономічних груп показано підвищення таких інтегральних показників стану, як інтенсивність накопичення біомаси (Tworkoski et al., 2011; Sos-Hegedus et al., 2014; Javadi et al., 2017; Karimi, Shokri, 2022; Bhutta et al., 2023; Abdulbaki et al., 2024), вміст хлорофілу та функціонування фотосинтетичного апарату (Javadi et al., 2017; Abid et al., 2020; Wasaya et al., 2024). Також під впливом БАМК зафіксовані зміни показників, що характеризують здатність рослин підтримувати водний баланс (Tworkoski et al., 2011; Sos-Hegedus et al., 2014; Shaw et al., 2016; Abid et al., 2020; Abdulbaki et al., 2024; Wasaya et al., 2024). Як зазначалося вище, припускають, що тісний

Таблиця 2. Вплив БАМК на стійкість різних видів рослин до дії абіотичних стресорів

Вид рослини	Спосіб обробки і концентрація БАМК	Ефекти	Джерело
<i>Посуха</i>			
<i>Prunus savium</i>	Надходження через корені (0,8 і 1,6 мМ)	Збільшення приросту стовбура черешні, об'єму і маси коренів, підвищення вмісту фотосинтетичних пігментів, проліну, цукрів, активності аскорбатпероксидази і неспецифічної пероксидази	Javadi et al., 2017
<i>Brassica napus</i>	Фоліарна обробка (0,3 мМ)	Підвищення активності СОД, аскорбатпероксидази, запобігання спричинюваного посухою зниженню активності каталази, підвищення вмісту аскорбінової кислоти, флавоноїдів, у тому числі антоціанів	Rajaei, Mohamadi, 2013
<i>Solanum tuberosum</i>	Надходження через корені (0,3 мМ)	Зменшення втрати води листками, підвищення продуктивності	Sos-Hegedus et al., 2014
<i>Mentha suaveolens</i>	Фоліарна обробка (1,6 мМ)	Підвищення активності СОД, аскорбатпероксидази, неспецифічної пероксидази за стресових умов, підвищення продуктивності рослин, збільшення вмісту і зміни складу ефірних олій	Akbarzadeh et al., 2023
<i>Pistacia vera</i>	Фоліарна обробка (0,5 і 10 мМ)	Попередження зниження біомаси рослин, збереження стабільності мембран, зменшення накопичення МДА	Karimi, Shokri, 2022
<i>Malus × domestica</i>	Фоліарна обробка (1 мМ)	Підвищення водного потенціалу листків, посилення росту після поливу	Tworkoski et al., 2011
<i>Capsicum annuum</i>	Праймінг насіння (1 мМ)	Підтримання стабільного росту, зниження генерації АФО під час тривалого стресу, підвищення продигової провідності, підвищення активності антиоксидантних ферментів	Abdulgaki et al., 2024
<i>Zea mays</i>	Надходження через корені (0,6 мМ)	Прискорене закривання продихів за жорсткої посухи, підвищення відносного вмісту води, зменшення інгібування росту, зменшення стрес-індукованих модуляцій активності СОД, монодегідроаскорбатредуктази, дегідроаскорбатредуктази, підвищення активності глутатіонредуктази, підвищення співвідношення GSH/GSSG, зниження стрес-індукованого накопичення проліну	Shaw et al., 2016
<i>Helianthus annuus</i>	Фоліарна обробка (0,6 мМ)	Підвищення індексу стабільності мембран, відносного вмісту води, кількості хлорофілу, урожаю сім'янок	Wasaya et al., 2024
<i>Vicia faba</i>	Фоліарна обробка (1 мМ)	Підвищення відносного вмісту води, інтенсивності фотосинтезу, про-	Abid et al., 2020

Вид рослини	Спосіб обробки і концентрація БАМК	Ефекти	Джерело
<i>Cicer arietinum</i>	Праймінг насіння (1-3 мМ)	продихової провідності, зниження показників окиснювального стресу, підвищення активності антиоксидантних ферментів, зростання вмісту проліну і розчинних вуглеводів, посилення експресії генів, причетних до відповіді на стреси: <i>VfMYB</i> , <i>VfDHN</i> , <i>VfLEA</i> , <i>VfERF</i> , <i>VfNCED</i> , <i>VfWRKY</i> , <i>VfHSP</i> і <i>VfNAC</i> Посилення росту і продуктивності в польових умовах за природної посухи, підвищення активності СОД, каталази, неспецифічної пероксидази	Bhutta et al., 2023
<i>Сольовий стрес</i>			
<i>Brassica napus</i>	Надходження через корені (0,15 мМ)	Зменшення спричинюваного стресом інгібування росту, збереження пулу хлорофілу, підвищення вмісту аскорбату, GSH, активності ферментів аскорбат-глутатіонового циклу, СОД, каталази, гліоксилаз I і II, підвищення вмісту проліну, зниження вмісту Na ⁺ і підвищення вмісту K ⁺ в пагонах і коренях	Mahmud et al., 2020
<i>Calendula officinalis</i>	Праймінг насіння (1,5 мМ)	Поліпшення росту за умов стресу, підвищення вмісту проліну, активності СОД, каталази і неспецифічної пероксидази	Ali, Hassan, 2019
<i>Hordeum vulgare</i>	Праймінг насіння (0,8 мМ)	Підвищення відносного вмісту води, зменшення інгібування накопичення біомаси, зміни протеому, у тому числі підвищення вмісту ферментних білків: СОД, каталази, неспецифічної пероксидази	Mostek et al., 2016
<i>Tagetes erecta</i>	Надходження через корені (4, 8 і 12 мМ)	Посилення накопичення біомаси за стресових умов, підвищення вмісту води і хлорофілу у листках, підвищення активності каталази, СОД, а також, γ-аміномасляної кислоти та проліну, зниження показників окиснювальних ушкоджень, підвищення стабільності мембран	Hussein et al., 2024
<i>Vigna radiata</i>	Праймінг насіння (1 мМ)	Пом'якшення ріст-інгібувального впливу сольового стресу, посилення накопичення проліну, розчинних вуглеводів, активності нітратредуктази та антиоксидантних ферментів – гваяколпероксидази і СОД	Jisha, Puthur, 2016a

Закінчення табл. 2

Вид рослини	Спосіб обробки і концентрація БАМК	Ефекти	Джерело
<i>Oryza sativa</i>	Праймінг насіння (0,5–2 мМ)	Посилення активності фотосистем, зниження вмісту МДА, посилення накопичення проліну, активності нітратредуктази та антиоксидантних ферментів – гваяколпероксидази і СОД	Jisha, Puthur, 2016b
<i>Тепловий стрес</i>			
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Надходження через корені (0,25 мМ)	Підвищення виживаності проростків, посилення синтезу БТШ 101	Zimmerli et al., 2008
<i>Brassica rapa</i>	Кількаразова фоліарна обробка (0,2 мМ)	Збільшення накопичення сухої біомаси, зменшення спричинюваних стресом пошкоджень мембран, підвищення вмісту проліну і активності СОД, каталази, аскорбатпероксидази і неспецифічної пероксидази	Quan et al., 2022
<i>Холодовий стрес</i>			
<i>Nicotiana tabacum</i>	Надходження через корені (0,2 мМ)	Збереження пулу фотосинтетичних пігментів за стресових умов, зменшення ушкоджень мембран, зниження вмісту АФО, підвищення активності СОД, каталази і неспецифічної пероксидази	Ma et al., 2020
<i>УФ-В</i>			
<i>Nicotiana tabacum</i>	Надходження через корені (300 ppm)	Зниження вмісту гідроген пероксиду у листках, підвищення загальної антиоксидантної активності	Mátai et al., 2019
<i>Кадмій</i>			
<i>Glycine max</i>	Надходження через корені (0,2 мМ)	Стабілізація росту, зменшення втрати хлорофілу, зміни протеому: збільшення вмісту пероксиредоксину, ферментів гліколізу, білків, споріднених з БТШ 70	Hossain et al., 2012

функціональний зв'язок БАМК з АБК може бути причиною активації реакції закривання продихів у рослин, праймованих БАМК.

Обробка БАМК також модулює процеси накопичення осмотично активних сполук рослинами. Однак дані про її вплив на накопичення рослинами сумісних осмолітів дещо суперечливі. Зокрема, повідомляється як про посилення БАМК спричинюваного посухою накопичення проліну (Javadi et al., 2017; Abid et al., 2020),

так і про його зниження (Shaw et al., 2016). Такі розбіжності можуть бути зумовлені як особливостями дизайну експериментів, так і відмінностями видових адаптивних стратегій. У зв'язку з цим зауважимо, що індукування стійкості до посухи двох сортів пшениці дією іншого ізомеру – γ -аміномасляної кислоти – супроводжувалося різноспрямованими ефектами: зниженням стрес-індукованого вмісту проліну у стійкого сорту і його підвищенням у нестій-

кого (Kolupaev et al., 2023a). Відомо, що значне підвищення вмісту проліну є реакцією рослин на досить сильні стресові дії (Nasirzadeh et al., 2021). Можливо, що при помірних стресах підвищення вмісту проліну як адаптивна реакція активується у нестійких генотипів, у той же час при сильніших впливах його накопичення стає помітнішим у стійких рослин. Обробка БАМК у ряду видів рослин спричиняла накопичення цукрів (табл. 2), які поряд з проліном виконують осмопротекторну, мембранозахисну і антиоксидантну функції (Gangola and Ramadoss, 2018).

Як відомо, вплив посухи зазвичай супроводжується розвитком окиснювального стресу, пов'язаним зі зменшенням витрати пулу відновників, що утворюються внаслідок функціонування електрон-транспортних ланцюгів у хлоропластах, оскільки через закривання прорихів зменшується фіксація CO_2 (Foyer, Shigeoka, 2011). Інші причини посиленого утворення АФО можуть бути пов'язані зі змінами стану внутрішніх мембран мітохондрій (Bartoli et al., 2004). Зважаючи на це, посилення функціонування антиоксидантної системи вважається одним з важливих механізмів підвищення посухостійкості рослин (Kolupaev et al., 2023c; Kiriziy et al., 2024). Показана здатність БАМК за умов посухи підвищувати як активність антиоксидантних ферментів, так і вміст низькомолекулярних антиоксидантів у різних видів культурних рослин (табл. 2).

Досліджень впливу БАМК на експресію генів, що контролюють важливі для посухостійкості реакції, поки що недостатньо. Проте для рослин *Vicia faba* встановлено посилення під впливом праймінгу БАМК експресії генів дегідринів, білків теплового шоку та транскрипційних факторів, причетних до регуляції широкого спектра адаптивних реакцій (WRKY, MYB, NAC та ін.) (Abid et al., 2020; табл. 2).

Показана здатність екзогенної БАМК підвищувати й солестійкість ряду культурних рослин, зокрема, ячменю, рису, ріпаку та інших (табл. 2). Під її впливом за умов засолення відзначена стабілізація ростових процесів (Mostek et al., 2016; Ali, Hassan, 2019; Mahmud et al., 2020; Hussein et al., 2024), іонного складу та водного обміну (Mostek et al., 2016; Hussein et al., 2024). Як і за умов посухи, у рослин, прай-

мованих БАМК, при сольовому стресі відзначалося підвищення вмісту основних сумісних осмолітів – проліну і цукрів (Jisha and Puthur, 2016a; Ali and Hassan, 2019; Hussein et al., 2024).

Під впливом БАМК за сольового стресу відзначено зменшення показників, що відображають окиснювальні пошкодження та виявлено посилення функціонування антиоксидантної системи (табл. 2). Зокрема, у більшості досліджень встановлено зростання активності ключових антиоксидантних ферментів – супероксиддисмутази (СОД), каталази і різних форм пероксидази. Слід відзначити, що у роботі Mostek і співавт. (2016) показані не лише ефекти підвищення активності антиоксидантних ферментів у рослин ячменю, вирощених з насіння, праймованого БАМК, а й із застосуванням методів протеоміки продемонстровано зростання вмісту СОД, каталази і неспецифічної пероксидази, що прямо засвідчує вплив БАМК на синтез молекул антиоксидантних ферментів. Примітно, що у рослин *Tagetes erecta* при обробці БАМК за умов сольового стресу зафіксовано значне накопичення іншого ізомеру аміномасляної кислоти – ГАМК, котра, як зазначалося, може проявляти потужну власну стрес-протекторну дію (Hussein et al., 2024). Однак в цілому можливі функціональні зв'язки між різними ізомерами аміномасляної кислоти залишаються не дослідженими.

За умов інших абіотичних стресів (зокрема, температурних) ефекти екзогенної БАМК досліджені лише у поодиноких роботах. Зокрема, досить давно встановлено підвищення теплостійкості арабідопсису, яке супроводжувалося посиленням синтезу БТШ 101 (Zimmerli et al., 2008), а недавно зафіксовано зростання стійкості до теплового стресу рослин *Brassica rapa*, яке супроводжувалося підвищенням вмісту проліну та активацією ферментативної антиоксидантної системи (Quan et al., 2022). Також зареєстровано посилення функціонування під впливом БАМК цих систем у тютюну, яке призводило до підвищення його холодостійкості (табл. 2). Крім того, у рослин тютюну обробка БАМК зменшувала окиснювальні пошкодження, спричинювані дією УФ-В (Mátai et al., 2019). Зафіксовано підвищення за допомогою БАМК стійкості *Glycine max* до токсичної дії кадмію, яке супроводжувалося помітними змі-

нами у протеомі (Hossain et al., 2012; табл. 2).

Таким чином, наведені дані свідчать про перспективність практичного використання БАМК для підвищення стійкості сільськогосподарських рослин до абіотичних стрес-факторів. Однак це стане можливим за умови більш глибокого дослідження механізмів дії БАМК і відпрацювання відповідних технологій обробки рослин, насіння або ґрунту.

Підсумки та перспективи

БАМК є непротеїногенною амінокислотою з широким спектром біологічної активності. Ця молекула, на відміну від ГАМК і навіть малопоширеної і дуже слабо дослідженої ААМК, тривалий час вважалася ксенобіотиком. Проте її біологічна активність, насамперед дія як індуктора стійкості рослин до патогенів вивчалася задовго до отримання однозначних доказів її наявності в рослинних організмах. Через складність розділення трьох ізомерів аміномасляної кислоти надійний підхід до її визначення був описаний лише 2017 року (Thevenet et al., 2017). Він полягає у поєднанні методу рідинної хроматографії з гідрофільною взаємодією з тандемною мас-спектрометрією, яка і дозволила розділити ізомери. Таким чином, були отримані переконливі докази наявності ендогенної БАМК у рослин різних таксономічних груп.

Водночас пошуки рецепторів-мішеней, на які спрямована первинна дія БАМК, почався раніше від виявлення ендогенної БАМК у рослин. Природу білка, що вважається рецептором БАМК, було встановлено 2014 року. Ним виявилася аспартил-тРНК синтетаза (білок IB11) (Schwarzenbacher et al., 2014). Доказ наявності ендогенної БАМК у рослин і виявлення білка-рецептора спонукали до більш ефективних досліджень залучення БАМК у сигнальні та регуляторні процеси у рослин. З'ясувалося, що БАМК перебуває у тісній функціональній взаємодії з основними стресовими фітогормонами — АБК, саліциловою і жасмоновою кислотами, а також з ключовими сигнальними посередниками (рис. 2). Однак конкретні механізми такої взаємодії залишаються зрозумілими далеко не повністю, незважаючи на виявлення окремих білків, що беруть участь в конвертації первинного сигналу БАМК в кон-

кретні фізіологічні реакції.

Нині вважається визнаною модель, згідно з якою білок IB11 після взаємодії з БАМК набуває здатності взаємодіяти факторами транскрипції VOZ1 і VOZ2, які ідентифіковані як партнери рецептора БАМК. Отримано відомості про здатність цих білкових комплексів після їх потрапляння в ядро активувати транскрипцію генів ферментів, причетних до синтезу саліцилової кислоти, а також білків, задіяних в трансдукції саліцилатного сигналу (рис. 2). Одним із результатів таких сигнальних процесів є індукція відомих PR-білків, що важливі насамперед для захисту рослин від патогенів-біотрофів. Але завдяки взаємодії білків VOZ і AVP1 (пірофосфатаза) реалізується здатність рослин регулювати іонний гомеостаз за умов сольового стресу.

Є відомості, що за посередництва одного з транскрипційних факторів сімейства VOZ білок IB11 після взаємодії з БАМК може також активувати гени ферментів, причетних до синтезу АБК (рис. 2). Це надзвичайно важливо для формування стійкості до багатьох абіотичних факторів, передусім стресів, що викликають зневоднення клітин. Відомо, що під контролем АБК перебуває закривання продихів, синтез осмолітів, до певної міри експресія генів антиоксидантної системи (Kwak et al., 2006; Petrov and Breusegem, 2012; Iqbal et al., 2022). Також вважається, що АБК причетна і до формування стійкості рослин до деяких патогенів-некротрофів.

БАМК крім того здатна активувати низку жасмонат-залежних реакцій. Отримано дані, що це, принаймні у окремих видів рослин, може відбуватися з участю транскрипційного фактора ERF2. В результаті синтезується жасмонова кислота, яка перетворюється на активну форму ізолеїцинжасмонат. Після цього відбувається активація експресії жасмонат-залежних генів за участю відомого шляху трансдукції жасмонатного сигналу з участю білків COI1 і MYC2 (рис. 2). Активація жасмонатного сигналіну важлива насамперед для формування стійкості до патогенів-некротрофів, а також для адаптивних відповідей на різні абіотичні стреси (Virág et al., 2024).

Отже, ймовірно, що сигнал, спричинюваний БАМК, може формувати цілий ряд сигнальних розв'язок, що входять в сигнальні шляхи АБК,

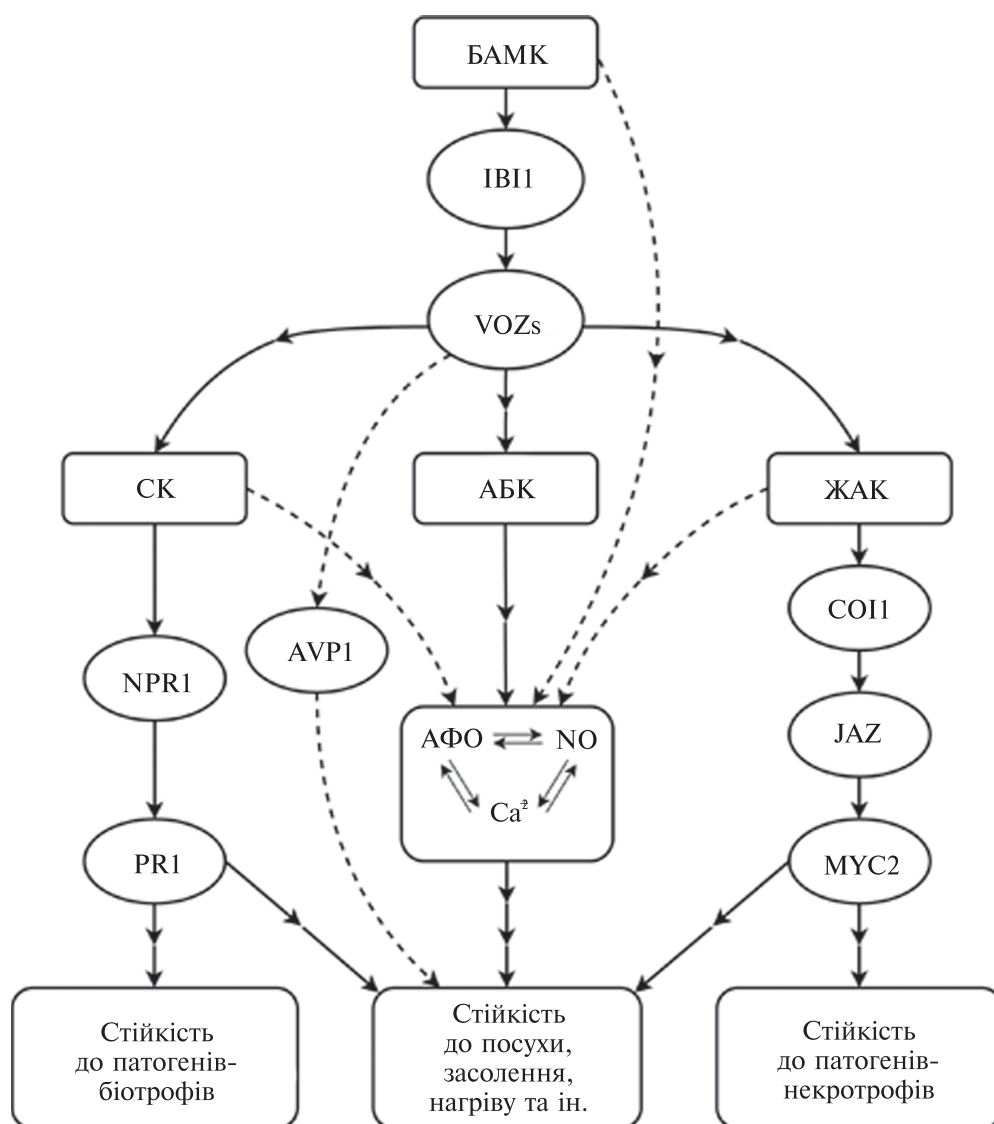


Рис. 2. Спрощена гіпотетична схема функціональної взаємодії β-аміномасляної кислоти з основними стресовими фітогормонами і сигнальними посередниками при індуванні стійкості рослин до стресорів. Скорочення. AVP1 – пірофосфатаза, що активується з участю VOZ; Ca²⁺ – цитозольний кальцій; COI1 – рецептор ЖАК, від coronatine insensitive1; IB11 – білок-рецептор БАМК, від Impaired BABA-induced Immunity 1; JAZ – білки-репресори жасмонатного сигналіну (від JASMONATE ZIM DOMAIN); MYC2 – основний транскрипційний фактор жасмонатного сигналіну; NO – оксид азоту; NPR1 – неекспресор генів, пов’язаних з патогенезом [non expressor of pathogenesis related]; PR1 – білки, пов’язані з патогенезом [від pathogenesis related]; VOZs – фактори транскрипції, партнери IB11; АБК – абсцизова кислота; АФО – активні форми оксигену; БАМК – β-аміномасляна кислота; ЖАК – жасмонова кислота; СК – саліцилова кислота. Переривчастими стрілками показані шляхи, що здійснюються з участю проміжних (не вказаних) компонентів; пунктирними лініями зображені шляхи з маловідомих механізмів або гіпотетичні. Інші пояснення в тексті

саліцилової і жасмонової кислот. Між цими шляхами можливі взаємодії як за принципом синергізму, так і антагонізму. Водночас в усі ці гормональні шляхи так чи інакше залучаються

основні сигнальні посередники: АФО, оксид азоту, іони кальцію. На даний час отримано поодинокі відомості і щодо участі цих посередників в реалізації стрес-протекторних реакцій,

активованих БАМК, а механізми взаємодії гормональних сигналів і мережі цих посередників за впливу БАМК на рослини дотепер по суті не досліджувалися. Зрештою, не можна виключити наявності шляхів впливу БАМК на вміст сигнальних посередників і без участі білків IB11 та VOZ (рис. 2).

Таким чином, БАМК, незважаючи на дуже низький вміст у рослинних тканинах, являє собою потужну сигнальну молекулу, що може активувати складні шляхи стресової гормональної регуляції, а також ключові компоненти сигнальної мережі рослинних клітин. Результатом цього стає активація широкого спектра захисних реакцій, важливих для стійкості як до патогенів, так і до абіотичних стресів, зокрема, синтез калози, закривання продихів, накопичення осмолітів, активація ферментативної антиоксидантної системи і т. ін. Таким чином, дослідження останніх років засвідчують, що БАМК є до певної міри унікальною молекулою, індуктором стійкості рослин одночасно до біотичних і абіотичних стресорів. Зважаючи на це, її можна розглядати як фізіологічно активну речовину, перспективну для багатоцільового використання у рослинництві. У цьому плані її ефекти багато в чому схожі з дією саліцилової кислоти, котра також індукує стійкість рослин до широкого спектра абіотичних і біотичних стресових чинників і вивчена значно глибше. При цьому, як зазначалося, БАМК реалізує багато фізіологічних ефектів через саліцилат-залежні сигнальні шляхи. У зв'язку з цим практичне значення можуть мати порівняльні дослідження ефектів БАМК і саліцилової кислоти як індукторів стійкості культурних рослин.

Водночас дотепер повністю відкритим залишається питання про шляхи синтезу і метаболізму БАМК у рослин. Їх з'ясування, а також подальше більш глибоке дослідження функціональної взаємодії БАМК зі шляхами відомих стресових фітогормонів і сигнальних посередників дозволить перейти від емпіричних до науково обґрунтованих підходів до її застосування у рослинництві, у першу чергу як індуктора стійкості рослин до стресових чинників різної природи.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не

містить будь-яких досліджень з використанням людей і тварин як об'єктів.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Робота виконувалась за часткової підтримки проєкту 2-24-26 БО «Розроблення заходів для забезпечення сталої продуктивності агрофітоценозів за впливу абіотичних і біотичних стресових факторів», номер держреєстрації 0124U000457 та проєкту 14.00.02.06.П «Розробка методів праймінгу насіння зернових злаків дією донорів газотрансмітерів та сполук з гормональною активністю», номер держреєстрації 0124U000126.

CELLULAR MECHANISMS OF INDUCING PLANT RESISTANCE TO STRESSORS BY β -AMINOBUTYRIC ACID

Yu. E. Kolupaev, M. V. Shevchenko, M. A. Shkliarevskiy, A. P. Dmitriev

Yuriev Institute of Plant Production, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Heroiv Kharkova ave., 142, Kharkiv, 61060, Ukraine; State Biotechnological University, Alchevskih str., 44, Kharkiv, 61022, Ukraine; Poltava State Agrarian University, Skovorody str., 1/3, Poltava, 36003, Ukraine; Intego Group, Manizera Str. 8, 61002 Kharkiv, Ukraine

Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine, Akademika Zabolotnogo str., 148, Kyiv, 03143, Ukraine

E-mail: plant_biology@ukr.net

Plant organisms synthesize a variety of non-proteinogenic amino acids, including three isomers of aminobutyric acid: α , β , and γ . β -Aminobutyric acid (BABA) is present in the smallest amounts in plant cells. Its physiological functions and exogenous effects have been primarily studied in the context of plant defense responses against biotic stressors. However, in recent years, data have been accumulated on its ability to induce plant resistance to abiotic stressors of various natures. Nevertheless, these data have been poorly analyzed in the context of BABA's involvement in signaling processes and the functioning the plant cell hormonal complex. This review presents information on changes in BABA content in plants in response to stressors of different origins and possible mechanisms for perceiving the signals of this non-proteinogenic amino acid. Its influence on the content of key signaling mediators — reactive oxygen species (ROS), cytosolic calcium and nitric oxide (NO) — is

examined. Information on the interactions between BABA and stress phytohormones – abscisic, salicylic, and jasmonic acids – and their role in plant adaptation to stress factors were analyzed. Data on the effects of exogenous BABA on plant resistance to drought, salinity, heavy metal ions, and extreme temperatures, as well as the state of their main defense systems – antioxidant and osmoprotective – were summarized. The potential applications of BABA in crop production to increase plant resistance to major stress factors are highlighted.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Abdulkaki, A.S., Alsamadany, H., Alzahrani, Y., et al., Seed priming of pepper (*Capsicum annuum* L.) with β -aminobutyric acid (BABA) alleviates drought stress, *Pak. J. Bot.*, 2024, vol. 56, no. 2, pp. 419–426. [http://dx.doi.org/10.30848/PJB2024-2\(31\)](http://dx.doi.org/10.30848/PJB2024-2(31))
- Abid, G., Ouertani, R.N., Jebara, S.H., et al., Alleviation of drought stress in faba bean (*Vicia faba* L.) by exogenous application of β -aminobutyric acid (BABA), *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 2020, vol. 26, no. 6, pp. 1173–1186. <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00796-0>
- Ahammed, G.J., Li, Z., Chen, J., et al., Reactive oxygen species signaling in melatonin-mediated plant stress response, *Plant Physiol. Biochem.*, 2024, vol. 207, pp. 108398. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108398>
- Akbarzadeh, S., Morshedloo, M.R., Behtash, F., et al., Exogenous β -aminobutyric acid (BABA) improves the growth, essential oil content, and composition of grapefruit mint (*Mentha suaveolens* piperita) under water deficit stress conditions, *Horticulturae*, 2023, vol. 9, p. 354. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030354>
- Akula, R., and Mukherjee, S., New insights on neurotransmitters signaling mechanisms in plants, *Plant Signal. Behav.*, 2020, vol. 15, p. 1737450. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1737450>
- Ali, E.F., and Hassan, F.A.S., β -Aminobutyric acid raises salt tolerance and reorganises some physiological characters in *Calendula officinalis* L. plant, *Annu. Res. Rev. Biol.*, 2019, vol. 30, no. 5, pp. 1–16. <https://doi.org/10.9734/arrb/2018/v30i530027>
- Ansari, M.I., Jalil, S.U., Ansari, S.A., and Hasanuzzaman, M., GABA shunt: a key-player in mitigation of ROS during stress, *Plant Growth Regul.*, 2021, vol. 94, no. 2, pp. 131–149. <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00710-y>
- Baccelli, I., and Mauch-Mani, B., Beta-aminobutyric acid priming of plant defense: the role of ABA and other hormones, *Plant Mol. Biol.*, 2016, vol. 91, no. 6, pp. 703–711. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0406-y>
- Balmer, A., Glauser, G., Mauch-Mani, B., and Baccelli, I., Accumulation patterns of endogenous β -aminobutyric acid during plant development and defence in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Biol.*, 2019, vol. 21, no. 2, pp. 318–325. <https://doi.org/10.1111/plb.12940>
- Barilli, E., Rubiales, D., Amalfitano, C., et al., BTH and BABA induce resistance in pea against rust (*Uromyces pisi*) involving differential phytoalexin accumulation, *Planta*, 2015, vol. 242, no. 5, pp. 1095–1106. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2339-8>
- Bartoli C.G., Gomez F., Martinez D.E., and Guamet J.J., Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.), *J. Exp. Bot.*, 2004, vol. 55, pp. 1663–1669. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh199>
- Bartoli, C.G., Casalongue, C.A., Simontacchi M., et al., Interactions between hormone and redox signalling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress, *Environ. Exp. Bot.*, 2013, vol. 94, pp. 73–88. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.05.003>
- Berg, A., and McColl, K.A., No projected global drylands expansion under greenhouse warming, *Nat. Clim. Chang.*, 2021, vol. 11, pp. 331–337. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01007-8>
- Bhutta, M.U.M., Ali, H., and Hussain, S., Seed priming with β -aminobutyric acid (BABA) improved production of chickpea genotypes by optimizing antioxidant activity under different moisture conditions, *Appl. Ecol. Environ. Res.*, 2023, vol. 21, no. 4, pp. 2863–2880. http://dx.doi.org/10.15666/aeer/2104_28632880
- Cai, J., and Aharoni, A., Amino acids and their derivatives mediating defense priming and growth tradeoff, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2022, vol. 69, pp. 102288. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2022.102288>
- Castaño-Sánchez, A., Hose, G.C., and Reboleira, A.S.P.S., Salinity and temperature increase impact groundwater crustaceans, *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, p. 12328. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69050-7>
- Choudhary, A., Kumar, A., Kaur, H., et al., Plant performance and defensive role of β -amino butyric acid under environmental stress, in *Plant Performance Under Environmental Stress*, Husen, A., Ed., Cham: Springer, 2021, pp. 249–275. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_10
- Cohen, Y., 3-Aminobutyric acid induces systemic resistance against *Peronospora tabacina*, *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 1994, vol. 44, pp. 273–288. [https://doi.org/10.1016/S0885-5765\(05\)80030-X](https://doi.org/10.1016/S0885-5765(05)80030-X)
- Cohen, Y., Rubin, A.E., and Kilfin, G., Mechanisms of induced resistance in lettuce against *Bremia lactucae* by DL- β -amino-butyric acid (BABA), *Eur. J. Plant Pathol.*, 2010, vol. 126, no. 4, pp. 553–573. <https://doi.org/10.1007/s10658-009-9564-6>
- Cohen, Y., Vaknin, M., and Mauch-Mani, B., BABA-

- induced resistance: milestones along a 55-year journey, *Phytoparasitica*, 2016, vol. 44, pp. 513–538. <https://doi.org/10.1007/s12600-016-0546-x>
- Csikász-Krízics, A., Máтай, A., Nagy, Á., et al., BABA (β -aminobutyric acid) induced resistance against grey mould and virus infection in grapevine, *IOBC-WPRS Bulletin*, 2013, vol. 89, pp. 429–432.
- Decsi, K., Ahmed, M., Rizk, R., et al., Emerging trends in non-protein amino acids as potential priming agents: Implications for stress management strategies and unveiling their regulatory functions, *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, p. 6203. <https://doi.org/10.3390/ijms25116203>
- Dyczi, R., Csanaki, C., and Bónfalvi, Z. Expression and promoter activity of the desiccation-specific *Solanum tuberosum* gene, *StDS2*, *Plant Cell Environ.*, 2002, vol. 25, no. 9, pp. 1197–1203. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00904.x>
- Du, Y.L., Wang, Z.Y., Fan, J.W., et al., β -Aminobutyric acid increases abscisic acid accumulation and desiccation tolerance and decreases water use but fails to improve grain yield in two spring wheat cultivars under soil drying, *J. Exp. Bot.*, 2012, vol. 63, pp. 4849–4860. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers164>
- Dubreuil-Maurizi, C., Trouvelot, S., Frettinger, P., et al., Beta-aminobutyric acid primes an NADPH oxidase-dependent reactive oxygen species production during grapevine-triggered immunity, *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2010, vol. 23, no. 8, pp. 1012–1021. <https://doi.org/10.1094/MPMI-23-8-1012>
- Feng, C.H., Niu, M.X., Zhao, S., et al., Aspartyl tRNA-synthetase (AspRS) gene family enhances drought tolerance in poplar through BABA-PtrIBIs-PtrVOZ signaling module, *BMC Genomics*, 2023, vol. 24, no. 1, p. 473. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09556-2>
- Feng, D., Liu, W., Chen, K., et al. Exogenous substances used to relieve plants from drought stress and their associated underlying mechanisms, *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, no. 9249. <https://doi.org/10.3390/ijms25179249>
- Flors, V., Ton, J., van Doorn, R., et al., Interplay between JA, SA and ABA signalling during basal and induced resistance against *Pseudomonas syringae* and *Alternaria brassicicola*, *Plant J.*, 2008, vol. 54, pp. 81–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03397.x>
- Foyer, C.H., and Shigeoka, S., Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis, *Plant Physiol.*, 2011, vol. 155, no. 1, pp. 93–100. <https://doi.org/10.1104/pp.110.166181>
- Gangola, M.P., and Ramadoss, B.R., Sugars play a critical role in abiotic stress tolerance in plants, in *Biochemical, physiological and molecular avenues for combating abiotic stress tolerance in plants*, Wani, S.H., Ed. Academic Press, Elsevier Inc., 2018, pp. 17–38. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813066-7.00002-4>
- Gautam, V., Kaur, R., Kohli, S.K., et al., ROS compartmentalization in plant cells under abiotic stress condition, in *Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: Role and regulation under abiotic stress*, Khan, M.I.R., Khan, N.A., Eds Singapore: Springer, 2017, pp. 89–114. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5254-5_4
- Gill, S.S., Tuteja, N., Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants, *Plant Physiol. Biochem.*, 2010, vol. 48, no. 12, pp. 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M.H.M., Zulfiqar, F., et al. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator, *Antioxidants*, vol. 9, p. 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
- Hossain, Z., Makino, T., and Komatsu, S. Proteomic study of β -aminobutyric acid-mediated cadmium stress alleviation in soybean, *J. Proteomics*, 2012, vol. 75, no. 13, pp. 4151–4164. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2012.05.037>
- Hussein, R.M., Mohammadi, M., Eghlima, G., et al., β -Aminobutyric acid enhances salt tolerance of African marigold by increasing accumulation rate of salicylic acid, γ -aminobutyric acid and proline, *Sci. Horticult.*, 2024, vol. 327, p. 112828. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112828>
- Ilyas, M., Nisar, M., Khan, N., et al., Drought tolerance strategies in plants: A mechanistic approach, *J. Plant Growth Regul.*, 2021, vol. 40, pp. 926–944.
- Iqbal, N., Sehar, Z., Fatma, M., et al., Nitric oxide and abscisic acid mediate heat stress tolerance through regulation of osmolytes and antioxidants to protect photosynthesis and growth in wheat plants, *Antioxidants*, 2022, vol. 11, p. 372. <https://doi.org/10.3390/antiox11020372>
- Jakab, G., Ton, J., Flors, V., et al., Enhancing arabinoside salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses, *Plant Physiol.*, vol. 139, no. 1, 2005, pp. 267–274. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065698>
- Janotík, A., Dadáková, K., Lochman, J., and Zapletalová, M., L-Aspartate and L-glutamine inhibit beta-aminobutyric acid-induced resistance in tomatoes, *Plants*, 2022, vol. 11, p. 2908. <https://doi.org/10.3390/plants11212908>
- Javadi, T., Rohollahi, D., Ghaderi, N., and Nazari, F., Mitigating the adverse effects of drought stress on the morpho-physiological traits and anti-oxidative enzyme activities of *Prunus avium* through β -amino

- butyric acid drenching, *Sci. Horticult.*, 2017, vol. 218, pp. 156–163. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2017.02.019>
- Ji, H.L., Kyndt, T., He, W., et al., β -Aminobutyric acid-induced resistance against root-knot nematodes in rice is based on increased basal defense, *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2015, vol. 28, no. 5, pp. 519–533. <http://doi.org/10.1094/mpmi-09-14-0260-r>
- Jisha, K.C., and Puthur, J.T., Seed priming with BABA (β -amino butyric acid): a cost-effective method of abiotic stress tolerance in *Vigna radiata* (L.) Wilczek, *Protoplasma*, 2016a, vol. 253, pp. 277–289. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0804-7>
- Jisha, K.C., and Puthur, J.T., Seed priming with beta-amino butyric acid improves abiotic stress tolerance in rice seedlings, *Rice Sci.*, 2016b, vol. 23, no. 5, pp. 242–254. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2016.08.002>
- Karimi, S., and Shokri, M., The improvement of growth, water relations, and oxidative reduction of pistachio rootstock in drought stress conditions with beta-aminobutyric acid pretreatment, *Poljoprivreda*, 2022, vol. 28, no. 1, pp. 11–17. <https://doi.org/10.18047/poljo.28.1.2>
- Kausar, R., and Komatsu, S. Proteomic approaches to uncover salt stress response mechanisms in crops, *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, vol. 24, p. 518. <https://doi.org/10.3390/ijms24010518>
- Kiriziy, D., Kedruk, A., and Stasik, O., Effects of drought, high temperature and their combinations on the photosynthetic apparatus and plant productivity, in *Regulation of Adaptive Responses in Plants*. Yastreba, T.O., Kolupaev, Y.E., Yemets, A.I., Blume, Y.B., Eds New York: Nova Science Publishers, Inc., 2024, pp. 1–32
- Kolupaev, Yu.E., and Blume, Y.B., Plant adaptation to changing environment and its enhancement, *Open Agricult. J.*, 2022, vol. 16 (Suppl-1, M1), pp. e187433152208251. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2208251>
- Kolupaev Yu.E., Kokorev O.I., Shevchenko M.V., et al., Participation of γ -aminobutyric acid in cell signaling processes and plant adaptation to abiotic stressors, *Studia Biologica*, 2024a, vol. 18, no. 1, pp. 125–154. <https://doi.org/10.30970/sbi.1801.752>
- Kolupaev, Yu.E., Shakhov, I.V., Kokorev, A.I., et al., Gamma-aminobutyric acid modulates antioxidant and osmoprotective systems in seedlings of *Triticum aestivum* cultivars differing in drought tolerance, *Ukr. Biochem. J.*, 2023a; vol. 95, no. 5, pp. 85–97. <https://doi.org/10.15407/ubj95.05.085>
- Kolupaev, Yu.E., Yastreba, T.O., and Dmitriev, A.P., Signal mediators in the implementation of jasmonic acid's protective effect on plants under abiotic stresses, *Plants*, 2023b, vol. 12, no. 14, pp. 2631. <https://doi.org/10.3390/plants12142631>
- Kolupaev, Yu.E., Yastreba, T.O., Ryabchun, N.I., et al., Redox homeostasis of cereals during acclimation to drought, *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 2023c. vol. 35, no. 2, pp. 133–168. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7>
- Kolupaev, Yu.E., Yastreba, T.O., Shvidenko, N.V. and Karpets, Yu.V., 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, *Appl. Biochem. Microbiol.* 2012, vol. 48, no. 5, pp. 500–505. <https://doi.org/10.1134/S0003683812050055>
- Kolupaev, Yu.E., Yemets, A., Yastreba, T.O. and Blume, Y., Functional interaction of melatonin with gasotransmitters and ROS in plant adaptation to abiotic stresses, *Front. Plant Sci.*, 2024b, vol. 15, p. 1505874. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1505874>
- Kozeko, L., Jurkonienė, S., and Jankovska-Bortkevič, E., GABA as a regulator of plant growth and stress tolerance, in *Regulation of Adaptive Responses in Plants*, Yastreba, T.O., Kolupaev, Yu.E., Yemets, A.I., Blume, Ya.B., Eds, New York: Nova Science Publishers, Inc., 2024, pp. 259–284. <https://doi.org/10.52305/TXQB2084>
- Kumar, D., and Ohri, P., Say “NO” to plant stresses: Unravelling the role of nitric oxide under abiotic and biotic stress, *Nitric Oxide*, 2023, vol. 130, pp. 36–57. <https://doi.org/10.1016/j.niox.2022.11.004>
- Kwak, J.M., Nguyen, V., and Schroeder, J.I., The role of reactive oxygen species in hormonal responses, *Plant Physiol.*, 2006, vol. 135, pp. 516–529. <https://doi.org/10.1104/pp.106.079004>
- Lau, S.-E., Lim, L.W.T., Hamdan, M.F., et al., Enhancing plant resilience to abiotic stress: The power of biostimulants, *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 2025, vol. 94, no. 1, pp. 1–31. <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.059930>
- Li, R., Sheng, J., and Shen, L., Nitric oxide plays an important role in β -aminobutyric acid-induced resistance to *Botrytis cinerea* in tomato plants, *Plant Pathol. J.*, 2020, vol. 36, no. 2, pp. 121–132. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.11.2019.0274>
- Li, C., Wang, K., Huang, Y., et al., Activation of the BABA-induced priming defence through redox homeostasis and the modules of TGA1 and MAPKK5 in postharvest peach fruit, *Mol. Plant Pathol.*, 2021a, vol. 22, no. 12, pp. 1624–1640. <https://doi.org/10.1111/mpp.13134>
- Li, C., Wang, K., Lei, C., et al., Alterations in sucrose and phenylpropanoid metabolism affected by BABA-primed defense in postharvest grapes and the associated transcriptional mechanism, *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2021b, vol. 34, no. 11, 1250–1266. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-21-0142-R>
- Lian, B., Wu, A., Wu, H., et al., GhVOZ1-AVP1 module

- positively regulates salt tolerance in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.), *Int. J. Biol. Macromolecules*, 2024, vol. 258, p. 129116. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2023.129116>
- Luna, E., van Hulten, M., Zhang, Y., et al. Plant perception of β -aminobutyric acid is mediated by an aspartyl-tRNA synthetase, *Nat. Chem. Biol.*, 2014, vol. 10, no. 6, pp. 450–456. <https://doi.org/10.1038/nchembio.1520>
- Ma, X.-H., Xu, J.-Y., Han, D., et al., Combination of β -aminobutyric acid and Ca^{2+} alleviates chilling stress in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.), *Front. Plant Sci.*, 2020, vol. 11, p. 556. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00556>
- Macarasin, D., Wisniewski, M.E., Bassett, C., and Thannhauser, T.W., Proteomic analysis of β -aminobutyric acid priming and abscisic acid-induction of drought resistance in crabapple (*Malus pumila*): effect on general metabolism, the phenylpropanoid pathway and cell wall enzymes, *Plant Cell Environ.*, 2009, vol. 32, no. 11, pp. 1612–1631. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02025.x>
- Mahmud, J.A., Hasanuzzaman, M., Khan, M.I.R., et al., β -Aminobutyric acid pretreatment confers salt stress tolerance in brassica napus l. by modulating reactive oxygen species metabolism and methylglyoxal detoxification, *Plants*, 2020, vol. 9, no. 2, p. 241. <https://doi.org/10.3390/plants9020241>
- Mátai, A., Jakab, G., and Hideg, É., Single-dose β -aminobutyric acid treatment modifies tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaf acclimation to consecutive UV-B treatment, *Photochem. Photobiol. Sci.*, 2019, vol. 18, pp. 359–366. <https://doi.org/10.1039/c8pp00437d>
- Mittler, R., Zandalinas, S.I., Fichman, Y., and Van Breusegem, F., Reactive oxygen species signalling in plant stress responses, *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2022, vol. 23, no. 10, pp. 663–679. <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00499-2>
- Mostek, A., Börner, A., and Weidner, S., Comparative proteomic analysis of β -aminobutyric acid-mediated alleviation of salt stress in barley, *Plant Physiol. Biochem.*, 2016, vol. 99, pp. 150–161. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.007>
- Munaweera, T.I.K., Jayawardana, N.U., Rajaratnam, R., and Dissanayake, N., Modern plant biotechnology as a strategy in addressing climate change and attaining food security, *Agricult. Food Security*, 2022, vol. 11, p. 26. <https://doi.org/10.1186/s40066-022-00369-2>
- Nasirzadeh, L., Sorkhilaleloo, B., Majidi Hervan, E., and Fatehi F., Changes in antioxidant enzyme activities and gene expression profiles under drought stress in tolerant, intermediate, and susceptible wheat genotypes, *Cereal Res. Commun.*, 2021, vol. 49, p. 83–89. <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00085-2>
- Papavizas, G.C., and Davey, C.B., Effect of amino compounds and related substances lacking sulfur on Aphanomyces root rot of peas, *Phytopathology*, 1963, vol. 53, pp. 116–122.
- Pastor, V., Luna, E., Ton, J., et al., Fine tuning of reactive oxygen species homeostasis regulates primed immune responses in Arabidopsis, *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2013, vol. 26, no. 11, pp. 1334–1344. <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI-04-13-0117-R>
- Peleg-Grossman, S., Melamed-Book, N., and Levine, A., ROS production during symbiotic infection suppresses pathogenesis-related gene expression, *Plant Signal. Behav.*, 2012, vol. 7, pp. 409–415. <https://doi.org/10.4161/psb.19217>
- Petrov, V.D., and Breusegem, F.V., Hydrogen peroxide – a central hub for information flow in plant cell, *AoB Plants*, 2012, p. pls014; <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls014>
- Polyakovskii, S.A., Kravchuk, Z.N., and Dmitriev, A.P., Mechanism of action of the plant resistance inducer β -aminobutyric acid in *Allium cepa*, *Cytol. Genet.*, 2008, vol. 42, pp. 369–372. <https://doi.org/10.3103/S0095452708060029>
- Prakash, V., Singh, V.P., Tripathi, D.K., et al., Nitric oxide (NO) and salicylic acid (SA): A framework for their relationship in plant development under abiotic stress, *Plant Biol.*, 2021, vol. 23, pp. 39–49. <https://doi.org/10.1111/plb.13246>
- Quan, J., Zheng W., Wu, M., et al., Glycine betaine and β -aminobutyric acid mitigate the detrimental effects of heat stress on Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. pekinensis) seedlings with improved photosynthetic performance and antioxidant system, *Plants*, 2022, vol. 11, p. 1213. <https://doi.org/10.3390/plants11091213>
- Rajaei, P., and Mohamadi, N., Effect of beta-aminobutyric acid (BABA) on enzymatic and non-enzymatic antioxidants of *Brassica napus* L. under drought stress, *Int. J. Biosci.*, 2013, vol. 11, no. 3, pp. 41–47. <http://dx.doi.org/10.12692/ijb/3.11.41-47>
- Ramesh, S.A., Tyerman, S.D., Gilliam, M., and Xu, B., γ -Aminobutyric acid (GABA) signalling in plants, *Cell. Mol. Life Sci.*, 2017, vol. 74, no. 9, pp. 1577–1603. <https://doi.org/10.1007/s00018-016-2415-7>
- Raza, A., Salehi, H., Rahman, M.A., et al., Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants, *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 13, pp. 961872. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961872>
- Rejeb, I.B., Pastor, V., Gravel, V., and Mauch-Mani, B., Impact of β -aminobutyric acid on induced resistance in tomato plants exposed to a combination of abiotic and biotic stress, *J. Agric. Sci. Bot.*, 2018, vol. 2, no. 3, pp. 12–23. <https://doi.org/10.35841/2591-7897.2.3.12-23>
- Ren, X., Wang, J., Zhu, F., et al., β -aminobutyric acid

- (BABA)-induced resistance to tobacco black shank in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.), *PLoS ONE*, 2022, vol. 17, no. 6, p. e0267960. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0267960>
- Rezvi, H.U.A., Tahjib-Ul-Arif, M., Azim, M.A., et al., Rice and food security: Climate change implications and the future prospects for nutritional security, *Food and Energy Security*, 2023, vol. 12, no. 1, p. e430. <https://doi.org/10.1002/fes3.430>
- Romanenko, K.O., Babenko, L.M., and Kosakivska, I.V., Amino acids in regulation of abiotic stress tolerance in cereal crops: a review, *Cereal Res. Commun.*, 2024, vol. 52, pp. 333–356. <https://doi.org/10.1007/s42976-023-00418-x>
- Roylawar, P., and Kamble, A., β -amino butyric acid mediated changes in cellular redox homeostasis confers tomato resistance to early blight, *Austr. Plant Pathol.*, 2017, vol. 46, pp. 239–249. <https://doi.org/10.1007/s13313-017-0484-1>
- Savchenko, G.E., Kabashnikova, L.F., and Abramchik, L.M., Effect of exogenous β -amino butyric acid on exo-and endo-cellular pH and redox state of ascorbate in leaves of barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.), *Genet. Plant Physiol.*, 2016, vol. 6, no. 3–4, pp. 158–166.
- Schwarzenbacher, R.E., Luna, E., and Ton, J., The discovery of the BABA receptor: scientific implications and application potential, *Front. Plant Sci.*, 2014, vol. 5, p. 304. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00304>
- Schwarzenbacher, R.E., Wardell, G., Stassen, J., et al., The IB11 receptor of β -aminobutyric acid interacts with VOZ transcription factors to regulate abscisic acid signaling and callose-associated defense, *Mol. Plant*, 2020, vol. 13, pp. 1455–1469. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.07.010>
- Shabbir, R., Javed, T., Hussain, S., et al., Calcium homeostasis and potential roles in combatting environmental stresses in plants, *South Afr. J. Bot.*, 2022, vol. 148, pp. 683–693. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.05.038>
- Shaw, A.K., Bhardwaj, P.K., Ghosh, S., et al., β -aminobutyric acid mediated drought stress alleviation in maize (*Zea mays* L.), *Environ. Sci. Poll. Res. Int.*, 2016, vol. 23, no. 3, pp. 2437–2453. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-5445-z>
- Shehu, A.A., Alsamadany, H., and Alzahrani, Y., β -Aminobutyric acid (BABA) priming and abiotic stresses: A review, *Int. J. Biosci.*, 2019, vol. 14, no. 5, pp. 450–459. <http://dx.doi.org/10.12692/ijb/14.5.450-459>
- Singh, A., and Roychoudhury, A., Role of β -aminobutyric acid in generating stress-tolerant and climate-resilient plants. In *Plant Perspectives to Global Climate Changes: Developing Climate-Resilient Plants*, Aftab, T., and Roychoudhury, A., Eds., Elsevier Inc.: Academic Press, 2022, pp. 459–469. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85665-2.00005-4>
- Singhal, R.K., Jatav, H.S., Aftab, T., et al., Roles of nitric oxide in conferring multiple abiotic stress tolerance in plants and crosstalk with other plant growth regulators, *J. Plant Growth Regul.*, 2021, vol. 40, pp. 2303–2328. <https://doi.org/10.1007/s00344-021-10446-8>
- Sos-Hegedus, A., Juhasz, Z., Poor, P., et al., Soil drench treatment with γ -aminobutyric acid increases drought tolerance of potato, *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 12, p. e114297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114297>
- Taboada, J., Reiter, R.J., Palma, J.M., and Corpas, F.J., Melatonin and the metabolism of reactive oxygen species (ROS) in higher plants. In *Melatonin: Role in Plant Signaling, Growth and Stress Tolerance. Plant in Challenging Environments*, vol. 4, Cham: Springer, 2023, pp. 3–25. https://doi.org/10.1007/978-3-031-40173-2_1
- Tarkowski, Ł.P., Signorelli, S., and Hufte, M., γ -Aminobutyric acid and related amino acids in plant immune responses: Emerging mechanisms of action, *Plant Cell Environ.*, 2020, vol. 43, no. 5, pp. 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/pce.13734>
- Thevenet, D., Pastor, V., Baccelli, I., et al., The priming molecule β -aminobutyric acid is naturally present in plants and is induced by stress, *New Phytol.*, 2017, vol. 213, pp. 552–559. <https://doi.org/10.1111/nph.14298>
- Torres, M.A., ROS in biotic interactions, *Physiol. Plant.*, 2010, vol. 138, no. 4, pp. 414–429. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01326.x>
- Tworowski, T., Wisniewski, M., and Artlip, T., Application of BABA and s-ABA for drought resistance in apple, *J. Appl. Hortic.*, 2011, vol. 13, no. 2, pp. 85–90. <https://doi.org/10.37855/jah.2011.v13i02.21>
- Vijayakumari, K., Jisha, K.C. and Puthur, J.T., GABA/BABA priming: a means for enhancing abiotic stress tolerance potential of plants with less energy investments on defence cache, *Acta Physiol. Plant.*, 2016, vol. 38, p. 230. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2254-z>
- Virág, E., Nagy, Á., Tyth, B.B., et al., Master regulatory transcription factors in β -aminobutyric acid-induced resistance (BABA-IR): A perspective on phytohormone biosynthesis and signaling in *Arabidopsis thaliana* and *Hordeum vulgare*, *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, p. 9179. <https://doi.org/10.3390/ijms25179179>
- Wang, L., Liu, J., Li, M., et al., β -Aminobutyric acid effectively postpones senescence of strawberry fruit by regulating metabolism of NO, H₂S, ascorbic acid, and ABA, *Horticulturae*, 2024, vol. 10, pp. 218.

- <https://doi.org/10.3390/horticulturae10030218>
- Wang, K., Li, C., Cao, S., et al., VOZ-dependent priming of salicylic acid-dependent defense against *Rhizopus stolonifer* by β -aminobutyric acid requires the TCP protein TCP2 in peach fruit, *Plant J.*, 2025, vol. 121, no. 1, p. e17176. <https://doi.org/10.1111/tbj.17176>
- Wasaya, A., Yaqoob, S., Ditta, A., et al. Exogenous application of β -aminobutyric acid improved water relations, membrane stability index, and achene yield in sunflower hybrids under terminal drought stress, *Polish J. Environ. Stud.*, 2024, vol. 33, no. 5, pp. 5367–5479. <https://doi.org/10.15244/pjoes/177182>
- Yastreba, T.O., Karpets, Y.V., Kolupaev, Yu. E. et al., Induction of salt tolerance in salicylate-deficient *NahG* Arabidopsis transformants using the nitric oxide donor, *Cytol. Genet.*, 2017a, vol. 51, no 2, pp. 134–141. <https://doi.org/10.3103/S0095452717020086>
- Yastreba, T.O., Kolupaev, Yu.E., Lugovaya, A.A. et al., Hydrogen peroxide-induced salt tolerance in the Arabidopsis salicylate-deficient transformants *NahG*, *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2017b, vol. 53, no. 6, pp. 719–724. <https://doi.org/10.1134/S000368381706014X>
- Yemets, A.I., Karpets, Yu.V., Kolupaev, Yu.E., Blume, Ya.B., Emerging technologies for enhancing ROS/RNS homeostasis, in *Reactive Oxygen, Nitrogen and Sulfur Species in Plants: Production, Metabolism, Signaling and Defense Mechanisms*, Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V., Nahar, K., Fujita, M., Eds., vol. 2. John Wiley & Sons Ltd, 2019, pp. 873–922. <https://doi.org/10.1002/9781119468677.ch39>
- Yu, R., Jin, Y., Liu, L., et al., Potato β -aminobutyric acid receptor IBI1 manipulates VOZ1 and VOZ2 transcription factor activity to promote disease resistance, *Plant Physiol.*, 2025, vol. 197, no. 1, p. kiae561
- Zapletalová, M., Rancurel, C., Industri, B., et al., BABA-induced pathogen resistance: a multi-omics analysis of the tomato response reveals a hyper-receptive status involving ethylene, *Horticult. Res.*, 2023, vol. 10, no. 6, p. uhad068. <https://doi.org/10.1093/hr/uhad068>
- Zimmerli, L., Hou, B.H., Tsai, C.H., et al., The xenobiotic beta-aminobutyric acid enhances Arabidopsis thermotolerance, *Plant J.*, 2008, vol. 53, pp. 144–156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03343.x>
- Надійшла в редакцію 10.02.2025
Після доопрацювання 15.03.2025
Прийнята до друку 18.07.2025