

<https://doi.org/10.15407/frg2019.03.187>

УДК 581.142:582.542.11

ФІТОГОРМОНАЛЬНА РЕГУЛЯЦІЯ ПРОРОСТАННЯ НАСІННЯ

І.В. КОСАКІВСЬКА, Л.В. ВОЙТЕНКО, В.А. ВАСЮК, Н.П. ВЕДЕНИЧОВА,
Л.М. БАБЕНКО, М.М. ЩЕРБАТЮК

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: irynakosakivska@gmail.com*

В огляді проаналізовано й узагальнено найновіші літературні дані щодо фітогормональної регуляції процесу проростання насіння. Зазначено, що насіння проростає за участю та взаємодії ключових класів рослинних гормонів: абсцизової кислоти (АБК), гіберелінів, ауксинів, цитокінінів, брасиностероїдів, етилену, жасмонової і саліцилової кислот, стриголактонів. Наголошено, що АБК і гібереліни належать до ключових ендогенних чинників, які визначають вихід насіння зі стану спокою й початок його проростання. Характер взаємодії цих гормонів при здійсненні контролю над станом спокою і проростанням насіння антагоністичний. АБК індукує перехід до стану спокою і забезпечує перебування у ньому, тоді як гібереліни є тригером проростання. Фізіологічна дія окремого гормону залежить від його концентрації, співвідношення з іншими фітогормонами й метаболітами, ефективності його сигнальних шляхів. Наведено новітні дані щодо міжгормонального сигналіngu при переході насіння від стану спокою до проростання. Зазначено, що фізіологічна активність фітогормонів визначається генетичною системою, а окремі гени активуються за участю фітогормонів. Наведено схему залучення ауксинів, цитокінінів, етилену, брасиностероїдів, жасмонової й саліцилової кислот, стриголактонів у регуляцію процесів проростання насіння через інтегровану мережу взаємодії з АБК і гіберелінами. Обговорено вплив зовнішніх чинників на гормональну систему під час проростання насіння та участь окремих класів фітогормонів у формуванні захисних реакцій за дії абіотичних стресів. Схарактеризовано стан вивчення ролі фітогормональної системи у регуляції процесів проростання зернівок злаків. Проаналізовано досягнення й можливості використання екзогенних фітогормонів для передпосівного праймування насіння з метою регуляції інтенсивності фізіологічних і метаболічних процесів, підвищення стресостійкості.

Ключові слова: фітогормони, абсцизова кислота, гібереліни, насіння, спокій, проростання, праймування.

Індукцію, підтримання й вихід насіння зі стану спокою контролюють складні фізіолого-біохімічні механізми, на які впливає широкий спектр ендогенних та екзогенних чинників. Серед екзогенних чинників важливе місце посідають температурний, водний і світловий режими [1], серед ендогенних — фітогормональна система, що регулює метаболізм і сигналінг при переході насіння зі стану спокою до

проростання [2—4]. Гормони — АБК, гібереліни, ауксини, цитокініни, етилен, жасмонова й саліцилова кислоти, брасиностероїди, стриголактони синтезуються рослинами, задіяні в багатьох фізіологічних і біохімічних процесах [5, 6]. До найважливіших функцій фітогормонів належать контроль і координація поділу, росту та диференціації клітин. Однак не менш важливою є їх участь у регуляції процесів спокою і проростання насіння [4, 7]. Серед рослинних гормонів АБК і гібереліни виконують ключову роль у регулюванні цих процесів: АБК індукує перехід насіння до стану спокою й підтримує гіберелінову активність при його проростанні [8, 9], тому зміни балансу між вмістом АБК і гіберелінів та чутливість до цих гормонів формують механізм, що лежить в основі збереження спокою та проростання насіння [4, 10].

Зріле насіння здатне витримувати посуху й несприятливий температурний режим у стані спокою і зберігати життєздатність упродовж тривалого часу. У стані спокою знаходяться також ензими, протеїни, фітогормони та інші молекулярні компоненти насіння. Щойно насіння почне вбирати воду, активуються метаболічні процеси, відбуваються біосинтез протеїнів, поділ клітин, формування нових органел і органів проростків тощо. До регуляції всіх цих процесів залучаються фітогормони, функціональна активність яких при переході від стану спокою до проростання проаналізована в цьому огляді.

Абсцизова кислота міститься в усіх органах рослин і задіяна в регуляції широкого спектра фізіологічних процесів [11, 12]. Однією з ключових функцій АБК є контроль дозрівання й проростання насіння [13—15]. Встановлено, що вміст гормону в насініні змінюється впродовж ембріогенезу. Так, на етапах інтенсивного поділу клітин і диференціації тканин, формування зародка й ендосперму рівень АБК знижується, тоді як після припинення поділу клітин і під час акумуляції запасних речовин — зростає, а при переході до стану спокою знову зменшується [13]. АБК належить до головних чинників захисту насіння від осмотичного стресу в період набухання [16]. Деградація ендосперму в перші 36 год набухання розпочинається в основному за участю води й АБК [17]. На рослинах томату було встановлено, що ендогенна АБК задіяна в регуляції росту й розвитку етіольованого гіпокотіля [18]. Гормон пригнічував подовження гіпокотіля арабідопсису, що зумовлено його впливом на метаболізм гіберелінів та ауксинів [19]. Показано, що на ранніх етапах розвитку ембріона в насініні орхідеї *Cypripedium formosanum* АБК синтезується у цитозолі, звідки транспортується до апопласта [20]. АБК пригнічує передчасне проростання насіння [21]. Інкубація насіння китайської капусти на поживному середовищі, яке містило 10^{-6} М АБК, пришвидшувала, а в разі збільшення концентрації гормону до 10^{-4} М — сповільнювала процес проростання [22]. Екзогенна АБК пригнічувала також проростання насіння арабідопсису [8, 23], зернівок пшениці та спельти [24]. З'ясовано, що інгібувальна дія АБК на проростання насіння зумовлена гальмуванням росту кореня [15].

Важливу роль у регуляції синтезу АБК відіграє ензим 9-цис-епоксикаротиноїдна діоксигеназа (NCED). Встановлено, що гени,

відповідальні за синтез цього ензиму, експресуються при зневодненні в листках і насінні *Arabidopsis thaliana* [25]. З'ясовано, що за експресії *AtNCED6* відбувався перехід до стану глибокого спокою і повністю пригнічувався процес передчасного проростання насіння арабідопсису. Вчені вважають, що акумуляція АБК, контрольована рівнем експресії *AtNCED6*, може бути основним чинником, відповідальним за спокій насіння [26]. Встановлено, що ген *AtNCED3* відповідає за розвиток бічних коренів, формування і дозрівання зародка, спокої і висипання насіння. На початку розвитку зиготи функціонує материнська АБК, тоді як у стані спокою *AtNCED3* експресує синтез АБК у базальній частині насінини й у сім'янижці [27]. У трансдукції АБК сигналіngu задіяні рецептори гормону, якими виявилися протеїни родини PYR/PYL/RCAR [28], G protein coupled receptor [29, 30], H субодиниця хлоропластного протеїну Mg-хелатази [31] та регулятори PP2C активності фосфатази [32].

Гібереліни, що об'єднують понад 130 форм, належать до відносно молодого класу фітогормонів. Учені вважають, що фізіологічна активність притаманна лише окремим із них (ГК₁, ГК₃, ГК₄, ГК₅, ГК₆, ГК₇), інші ж належать до їхніх попередників у біосинтезі й неактивних форм [33]. Гібереліни стимулюють лінійний ріст стебла, пагонів і коренів, збільшення поверхні листка, числа міжвузлів, індукують цвітіння, детермінують стать, контролюють процеси проростання насіння [34]. При регуляції переважної більшості морфогенетичних процесів гібереліни функціонують односпрямовано з ауксинами і є антагоністами цитокінінів і абсцизової кислоти [35, 36]. Протеомним аналізом визначено шляхи, за якими гібереліни регулюють проростання насіння [37]. Встановлено, що гібереліни стимулюють продукування ензимів α -амілази, протеаз та β -глюконаз, задіяних у лізисі ендосперму [38]. Ендосперм насінини, який складається з тонкостінних клітин із крохмальними зернами, оточеними алейроновим шаром, є джерелом запасних поживних речовин, які під час проростання насіння розщеплюються на розчинні цукри, амінокислоти та інші продукти і транспортуються до зародка. Вважають, що при проростанні насіння гібереліни в алейроновому шарі не синтезуються [39]. Індукція лізису ендосперму починається після передачі гіберелінового сигналу [40]. Гібереліни синтезуються в зародку, звідки транспортуються до алейронового шару, де через транскрипційні фактори SLN1 і GAMYB регулюють активність α -амілази [41]. Встановлено, що експресія генів, відповідальних за активність оксидаз, задіяних у біосинтезі гіберелінів, локалізована в епітелії і тканинах проростаючого зародка [42]. Дія гіберелінів не обмежується експресією гідролітичних ензимів, гормон запускає запрограмоване відмирання клітин [43]. Визначені рецептори гіберелінів GID1a, GID2b і GID2c специфічні для окремих видів рослин [44]. З'ясовано, що насіння гібереліндефіцитних мутантів проростало лише після обробки екзогенними гіберелінами [45], натомість мутантні за ГК₂-оксидазами (ензимами, що дезактивують гібереліни) рослини демонстрували швидке проростання насіння [46]. Мутації DELLA генів *RGL2 (RGA-LIKE2)* і *SPY (SPINDLY)*, які негативно впливають на

функціонування гіберелінового сигнального шляху, пришвидшували проростання насіння гібереліндефіцитних мутантів арабідопсису [47].

Баланс між гіберелінами та АБК є вирішальним при визначенні стану насіння (рис. 1). Так, за високого вмісту ендогенної АБК й низького гіберелінів насіння переходить у стан спокою, тоді як за низького рівня АБК й високого гіберелінів — індукуються дозрівання й проростання насіння. Баланс регулюється на рівні синтезу гормонів і балансу їхніх сигнальних каскадів [36, 48–50]. Повідомлялося, що АБК пригнічує біогенез гіберелінів [48]. Гібереліни також негативно впливають на синтез АБК під час проростання насіння [45]. Показано, що на баланс між АБК і гіберелінами впливають температура, освітлення та активні форми кисню, утворення яких розглядають як ендогенний сигнальний фактор [50–52]. Проростання насіння контролюють гени спокою *QTL DOG1*, а також відповідальні за синтез гіберелінів *GID1A* і *GID1C* й АБК *ABI3*, *ABI1*, *ABI5* гени, які контролюють схожість [36, 53]. Однак молекулярні механізми контролю балансу між АБК і гіберелінами досі остаточно не з'ясовані [54].

Під час дозрівання насіння пригнічується транскрипція задіяних у катаболізмі АБК генів *CYP707As* та активуються гени біосинтезу АБК — *NCEDs*, що призводить до накопичення АБК. Гени регулятори стану спокою *DOG1*, *DEP*, *ABI3*, *ABI4*, *SPT* активуються і взаємодіють один з одним. Епігенетичні регулятори *SUVH4*, *SUVH5*, *LDL1* і *LDL2* пригнічують транскрипцію *DOG1* і *ABI3*, тоді як *WRKY41* і *RAF10/11* безпосередньо контролюють експресію *ABI3*. Вміст ауксинів зростає, а рівень гіберелінів спадає.

Ауксини синтезуються в примордіях листків, хлоропластах молодих листків, у плодах, контролюють ембріо-, органо- та морфогенез, апікальне домінування, судинну диференціацію, полярність органів, розвиток кореневої системи, утворення і формування квітки, насіння, плодів [55]. Тривалий час роль ауксинів як регуляторів проростання насіння не розглядали, хоча взаємодія ауксинів з АБК була

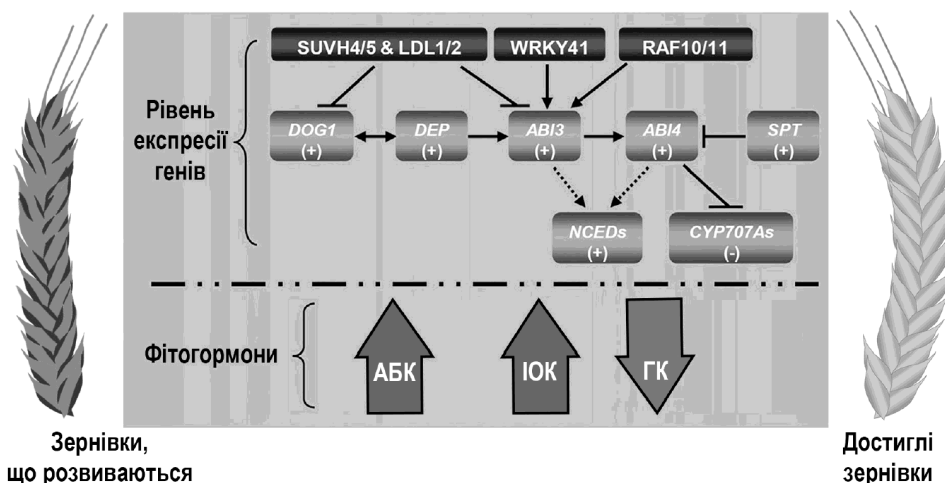


Рис. 1. Акумуляція фітогормонів та експресія ключових генів при дозріванні насіння (адаптовано за [4])

зафіксована при проростанні насіння арабідопсису [56]. Встановлено, що ріст ембріональної осі при проростанні насіння арабідопсису інгібувався за умови активації сигнального шляху ауксину під впливом АБК [57]. Підвищення вмісту індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) при проростанні рекальцитратного насіння *Araucaria angustifolia* й *Ocotea odorifera* зафіксовано на фоні зростання кількості поліамінів, фізіологічна активність яких пов'язана з розвитком і дозріванням плодів, а також проростанням насіння [58–60]. Екзогенні ауксини пригнічували проростання насіння за умови засолення ґрунту, що засвідчило участь гормону в регуляції процесів спокою і проростання за дії абіотичних стресорів [61]. Екзогенна ІОК гальмувала проростання зернівок пшениці [62]. З'ясовано, що вихід зі стану спокою після дозрівання зернівок пшениці пов'язаний зі зниженням їх чутливості до ауксину [2].

Генетичними дослідженнями виявлено подібну до АБК позитивну кореляцію між вмістом ауксину, його сигналігом і станом спокою. Так, трансгенне насіння з гіперсинтезом ауксину вирізнялось глибшим станом спокою. Загалом ауксин позитивно впливав на сигналіг АБК, що сприяло реалізації його фізіологічного ефекту [63]. Екзогенні гібереліни змінювали вміст і транспорт ауксину в проростаючому насінні арабідопсису експресуванням генів, які кодуєть ауксинові транспортери, а також генів, задіяних у синтезі й сигналігу ауксинів [40]. Дослідженням експресії споріднених до ауксинів генів виявлено, що під час проростання гормон знаходиться в кінчику корінця, а накопичена в насінні ІОК стає основним джерелом гормону для проростків [64]. Встановлено, що ауксинові PIN-транспортери, які внаслідок полярної субклітинної локалізації визначають спрямованість транспорту гормону, здатні змінювати вектор ауксинових потоків і програму розвитку рослини [65, 66]. Так, транспортер PIN7, локалізований у верхній частині суспензійних клітин, спрямовував потік ауксину до молодого ембріона, тоді як у проембріона на стадії восьми клітин виявлено транспортер PIN1 без чітко вираженої полярності, а на пізніших етапах розвитку транспортери PIN1 і PIN7 спрямовували ауксиновий потік до кореня [66]. Акумуляція ауксину слугувала сигналом для розвитку кореня і сердечка. Це дало підставу припустити, що тригером для специфікації майбутньої кореневої меристеми є поляризація PIN-транспортерів [67, 68]. Якщо PIN-транспортер не поляризувався, ауксин накопичувався в апікальній частині ембріона, що приводило до початку розвитку коренеподібних структур від ембріональної тканини листка [69].

Цитокініни задіяні в регуляції широкого спектра метаболічних і фізіологічних процесів [70], проте в сучасних схемах і моделях механізмів проростання насіння цитокінінам відводиться другорядна роль [36, 71]. Основною причиною є неоднозначні й суперечливі результати дослідження розподілу і динаміки ендогенних цитокінінів під час набухання, появи первинного корінця та формування проростків. Так, у насінні *Tagetes minuta* поступово зростає вміст *цис*-зеатинових та ізопентенільних форм цитокінінів, різко збільшувалась концентрація *транс*-зеатинових форм упродовж перших годин після

набухання. Активувалась також цитокінінооксидаза, зростав вміст глюкозидних форм гормону [72]. Після набухання насіння салату, люцерни, вівса й кукурудзи перший пік у вмісті цитокінінів передував прокльовуванню первинного корінця, другий — з'являвся після прокльовування. Якісний склад цитокінінів був видоспецифічним, проте в усіх досліджених зразках превалювали *цис*-зеатин, ізопентеніладенін та ароматичні форми гормону [73]. Позитивний вплив цитокінінів на проростання насіння обумовлений пригніченням транскрипції протеїну AB15, задіяного в сигналінгу АБК [74], та індукцією його деградації [75]. Подібно до ауксинів цитокініни експресують численні гени, серед яких *Cytokinin Response Factors* — *CRF* [5]. Показано, що *CRF* регулюють розвиток ембріонів арабідопсису, впливають на розмір насіння, його формування і проростання, ріст гіпокотилія й пагонів, задіяні в процесах старіння листків, росту коренів, поглинання поживних речовин, формування відповіді на стрес [76].

Дослідженням інтерактивних ефектів фітогормонів на проростання насіння арабідопсису з мутаціями *etr1*, *ein2* і *ein6* генів, які пов'язані з етиленом, виявлено затримання в проростанні насіння порівняно з диким типом, а також посилення реакції на інгібувальний вплив АБК. Проте мутації генів *ctr1* і *eto3*, причетних до цитокінінів, значно посилювали реакцію на етилен та його продукування, зменшували чутливість до АБК під час проростання. У разі застосування AgNO_3 також підвищувалась чутливість до АБК під час проростання насіння внаслідок інгібувального ефекту на етилен. Однак за добавляння N-6-бензиладеніну негативний вплив АБК зменшувався [77]. Вміст цитокінінів при проростанні насіння змінювався на фоні перебудови фітогормонального балансу. Зокрема, збільшення співвідношення між гіберелінами й АБК, що є характерною ознакою стратифікації і проростання, супроводжувалося в насінні *Celtis koraiensis* істотним підвищенням рівнів зеатинрибозиду й ІОК [78], тоді як у насінні *Attelea vitrivir*, *Butia capitata* вміст цитокінінів зменшувався [79], а в насінні *Acrocomia aculeata* істотних концентраційних змін цитокінінів та ІОК не виявлено [80]. Стратифікація насіння *Lolium rigidum* втричі зменшувала вміст цитокінінів, однак зв'язок між рівнем гормонів і здатністю до проростання не встановлений. Проте обробка насіння флуридоном (інгібітором синтезу АБК) і синім світлом, які виявилися ефективними для переривання спокою, модифікували пул цитокінінів кількісно та якісно [81]. Насіння мутантів арабідопсису, нечутливих до етилену (*etr1-2*), характеризувалося підвищеною глибиною спокою, вищими рівнями АБК й ІОК при стратифікації і проростанні, ніж нетрансформованих рослин. Метаболізм цитокінінів при цьому був спрямований на їх деактивування й акумуляцію у формі зеатин-*O*-глюкозиду, що свідчить про важливість активних форм гормону для проростання [82]. За осмотичного стресу, спричиненого обробкою насіння волоського горіху поліетиленгліколем, зменшення індексу його проростання та погіршення морфологічних показників первинних корінців і листків супроводжувалися значним зростанням вмісту цитокінінів, АБК, жа-

смонової і саліцилової кислот, зниженням рівня ІОК. Такі закономірності спостерігали лише у стійких до посухи сортів, тоді як у нестійких істотних змін у вмісті гормонів не виявлено [83].

Етилен порівняно з іншими фітогормонами має просту структуру, проте здатний впливати на широкий спектр фізіологічних і біохімічних процесів [84]. При проростанні насіння багатьох видів рослин, серед яких пшениця, кукурудза, соя, рис, вміст етилену збільшується [85]. Етилен не транспортується з одних органів рослини в інші, етиленовий сигнал передає його попередник — аміноциклопропанкарбонова кислота [86]. Подібно до цитокініну, етиленовий сигнал сприймається за участю двокомпонентного протеїнового рецептора кінази, який знаходиться на мембрані ендоплазматичного ретикулума [5, 87]. Мутації регуляторів сигнального шляху етилену призводили до глибокого спокою насіння [77]. Встановлено, що етилен негативно впливає на біогенез і сигналінг АБК [88–90]. Він протидіє впливу АБК і позитивно впливає на процес проростання насіння [91, 92]. Проростання насіння багатьох видів рослин, сповільнене перебуванням у стані спокою чи дією несприятливих умов, пришвидшувалось після обробки етиленом або препаратами, що його продукують [93].

Брасиностероїди (БР) — рослинні гормони, подібні до стероїдних гормонів інших організмів [94]. Вони впливають на процеси росту, формування судинної системи, репродукцію, розвиток квіток і плодів [95], контролюючи інгібіторні ефекти АБК, БР позитивно впливають на проростання насіння [9, 96, 97]. Так, дефіцитні за вмістом або сигналінгом БР мутанти порівняно з дикими видами зазнавали інгібувального впливу АБК [98]. Разом із гіберелінами та етиленом БР індукують ріст зародка, посилюють руйнування ендосперму [99]. Встановлено, що ці гормони активують процес проростання насіння з використанням власних сигнальних шляхів [100]. Екзогенна обробка БР і гіберелінами сприяла проростанню насіння арабідопсису, тютюну та паразитичних видів родини *Orobanchaceae* і протидіяла інгібувальному ефекту АБК. Показано, що БР безпосередньо регулюють ріст зародкової осі під час проростання насіння, проте вихід зі стану спокою відбувається гіберелінзалежним шляхом [101]. Передпосівна обробка синтетичним БР $2\alpha,3\alpha,17\text{-}\beta\text{-тригідрокси-}5\alpha\text{-андростаном}$ істотно підвищувала посухостійкість насіння шпилькових і листяних видів рослин в умовах модельованої ґрунтової посухи [102]. За високотемпературного стресу ($+39\text{ }^\circ\text{C}$) обробка $2\alpha,3\alpha,17\text{-}\beta\text{-тригідрокси-}5\alpha\text{-андростаном}$ концентрацією $0,004\text{ мг/л}$ стимулювала проростання насіння сосни, підвищуючи його термостійкість [103].

Саліцилова кислота (СК) разом з АБК, БР і етиленом належить до ключових фітогормонів, задіяних у реакціях рослин на абіотичні й біотичні стреси [104]. Встановлено, що СК за нормальних умов інгібує експресію гена $\alpha\text{-амілази}$, чим пригнічує проростання насіння [105]. Характер дії гормону залежить від його концентрації. Так, за концентрації понад 1 мМ СК гальмувала проростання насіння арабідопсису [106], тоді як інгібувальний ефект на проростання насіння ячменю зафіксований при значно нижчій концентрації гормону — $0,25\text{ мМ}$ [105]. Проростання зернівок кукурудзи повністю

пригнічувалось після екзогенної обробки СК концентрацією 3–5 мМ [107]. За дії сольового стресу СК захищала насіння від окиснювального пошкодження [108]. Сольовий стрес, зумовлений додаванням 100–150 мМ розчину NaCl, пригнічував проростання насіння арабідопсису на 50 %. Однак після його обробки екзогенною СК в діапазоні концентрацій 0,05–0,50 мМ проростання насіння збільшилось до 80 % [109]. Проростання насіння й формування проростків арабідопсису за дії різних абіотичних стресів значно поліпшилось після застосування екзогенної СК у низькій концентрації [106, 109]. Учені вважають, що негативний ефект високих доз екзогенної СК на проростання насіння зумовлений окиснювальним стресом, індукованим фітогормоном [110]. СК відіграє ключову роль у формуванні стійкості проростаючого насіння і дорослих рослин за дії різноманітних біотичних стресів [110], через що гормон позиціонується як ефективний засіб захисту [111].

Жасмонова кислота (ЖК) та її похідні накопичуються в органах і тканинах рослин у результаті експресії жасмонатіндукованих генів [112]. Вони є продуктами ліпоксигеназного шляху окиснення поліненасичених жирних кислот [113]. ЖК залучена до регуляції розвитку генеративних органів і зародка, старіння, визначення статі, проростання насіння, росту коренів, утворення бульб, адаптації до дії стресових чинників [114–116]. Подібно до АБК екзогенна ЖК затримувала проростання насіння [117]. Водночас вона пригнічувала біосинтез та активність АБК, що свідчить про антагонізм між цими двома фітогормонами [118]. Мутантні за ЖК-сигналінгом рослини виявилися надчутливими до дії АБК під час проростання насіння [119]. Вплив ЖК на проростання залежав від типу запасних речовин, накопичених у насінні. Так, гормон пригнічував проростання зернівок жита й пшениці, основною запасною речовиною яких є крохмаль. Гальмувалось проростання при обробці екзогенною ЖК концентрацією 1 мг/л, за збільшення її концентрації до 25 мг/л процес проростання інгібувався повністю. Насіння льону, основними запасними речовинами якого є ліпіди, після праймування ЖК починало проростати через 48 год, що практично не відрізнялося від контролю. Лише за концентрації ЖК 500 мг/л процес проростання гальмувався. Обробка насіння клена, основною запасною речовиною якого також є ліпіди, ініціювала вихід зі стану глибокого спокою й активувала процес проростання. Оброблене ЖК насіння формувало нормальні проростки, але проростало пізніше від стратифікованого [112]. Екзогенна ЖК підвищувала схожість насіння *Pyrus communis* [120]. Метилжасмонат гальмував проростання насіння й подовження коренів кукурудзи унаслідок зниження активності та вмісту α -амілази й синтезу етилену [121]. Передпосівне праймування насіння ріпаку метилжасмонатом підвищувало вміст калію, флавоноїдів, брасиностероїдів у дорослих рослин [122].

Стриголактони (СЛ) — група каротиноїдних сполук, які продукуються і виділяються кореневою системою рослин у ризосферу [123]. СЛ є тригером при проростанні насіння, впливають на баланс між АБК і гіберелінами [124]. Ключові компоненти сигнального шляху СЛ, серед яких SMA1 (Suppressor of More Axillary

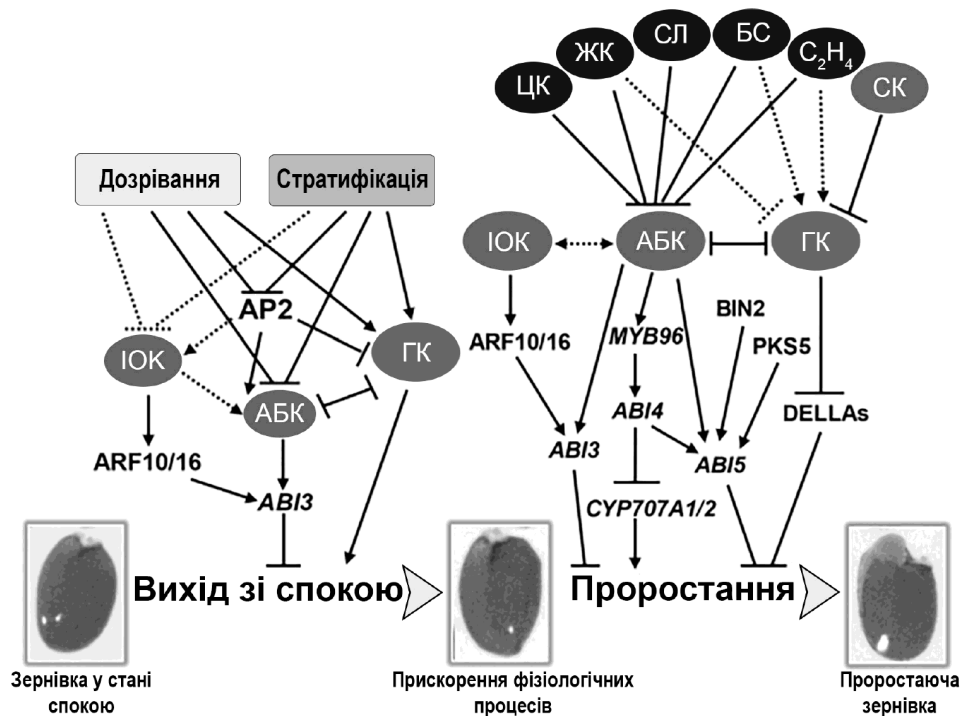


Рис. 2. Інтегрована мережа фітогормональної взаємодії при проростанні насіння (адаптовано за [4])

Growth2 1) у рослин арабідопсису [125] і OsD53, який є гомологом SMAX1 у рослин рису [126, 127], пригнічували проростання насіння цих видів.

Отже, рослинні гормони цитокініни, етилен, брасиностероїди, жасмонова і саліцилова кислоти, стриголактони задіяні в регуляції процесів проростання насіння перш за все через інтегровану мережу взаємодії з АБК і гіберелінами (рис. 2).

Зріле насіння характеризується високим вмістом АБК, низьким рівнем гіберелінів і ауксинів. У першу фазу проростання — стратифікації — вихід зі стану спокою регулюється на рівні біогенезу, сигналіngu та взаємодії між АБК, гіберелінами й ауксинами. АБК і ауксини відповідають за спокій насіння, при цьому ауксини позитивно впливають на транскрипцію *ABI3*. AP2 домен, що включає транскрипційні фактори ABI4, DDF1, OsAP2-39, SHO1, індукує стан спокою насіння активуванням біосинтезу АБК і пригніченням біогенезу/накопичення гіберелінів. Після виходу зі стану спокою насіння починає проростати, у регуляції цього процесу ключову роль відіграє баланс між АБК і гіберелінами. Транскрипційним факторам ARFs, MYB96, ABI3, ABI4, ABI5, генам *CYP707A1*, *CYP707A2*, а також регуляторам сигналіngu гіберелінів DELLA належить провідна роль у цьому процесі. Регуляція ABI5 здійснюється на рівні транскрипції і посттранскрипції (ABI4 підвищує його експресію, фосфопротеїн BIN2 і протеїнкіназа PKS5 фосфорилують ABI5). На завершальному

етапі проростання насіння гібереліни індуюють лізис ендосперму, що приводить до вивільнення корінця.

Разом із фітогормонами процеси спокою і проростання насіння регулюють різні екологічні чинники. Показано, що світло експресує гени *GA3ox1* і *GA3ox2*, відповідальні за біосинтез гіберелінів, і репресує ген катаболізму гормону — *GA2ox2* [128]. З'ясовано, що синє світло пригнічує проростання насіння посиленням транскрипції генів біосинтезу АБК і пригніченням генів, відповідальних за катаболізм гормону [51, 129]. Іншим чинником навколишнього середовища, який впливає на стан спокою насіння регулюванням балансу між біогенезом АБК і гіберелінів, є температура [130, 131]. Показано, що температура зумовлювала зміни проникності ендосперму при дозріванні насіння, однак з'ясувалося, що АБК і гібереліни непричетні до регуляції цього процесу [132]. Хоча механізми, що лежать в основі регуляції передчасного проростання насіння рослин фенотипу *TaMFT-RNAi* остаточно не з'ясовані, встановлено, що *MFT* — гомолог *TaMFT* у рослин арабідопсису, відігравав при цьому ключову роль у визначенні балансу між АБК і гіберелінами [133, 134].

До відомих на сьогодні шляхів мінімізації негативних впливів на проростання насіння і ріст проростків належить праймування водою, органічними екстрактами, сольовими розчинами і регуляторами росту. Гібереліни, ауксини і цитокініни є основними, фітогормонами, які використовують для праймування з метою поліпшення проростання насіння за стресових умов [135]. АБК є інгібітором проростання. Пригнічення поглинання води на початку проростання насіння затримує розвиток зародка, проте таку дію АБК можна заблокувати гіберелінами й ауксинами [136]. Гібереліни відповідають за активність ензимів, задіяних у розщепленні крохмалю ендосперму, необхідного для розвитку зародка, і діють синергічно з ауксинами і цитокінінами. Стійкість до засолення після обробки насіння пшениці гіберелінами зростала [137]. Поліаміни позитивно впливали на схожість зернівок і ріст проростків пшениці за дії посухи, що зумовлено їх впливом на ендогенні фітогормони [138]. Праймування насіння бензиламінопурином і поліетиленгліколем підвищувало стійкість кукурудзи до сольового стресу [139]. Встановлено позитивний вплив праймування цитокінінами й ауксинами на проростання насіння і ріст проростків за дії важких металів [140].

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

Проростання насіння і розвиток проростків належать до найбільш уразливих до абіотичних стресів етапів онтогенезу. За сприятливих умов насіння здатне швидко проростати. Обмежувальними

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

Публікація містить результати досліджень, проведених у рамках проекту, що фінансується Національною академією наук України № III-82-17.463 «Гормональна регуляція росту і розвитку злакових рослин за дії негативних кліматичних факторів» (2019—2023).

REFERENCES

1. Bewley, J.D. & Black, M. (1994). *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Berlin: Springer doi: <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-1002-8>
2. Liu, A., Gao, F., Kanno, Y., Jordan, M., Kamiya, Y., Seo, M. & Ayele, B. (2013). Regulation of wheat seed dormancy by after-ripening is mediated by specific transcriptional switches that induce changes in seed hormone metabolism and signaling. *PLoS One*, 8, e56570. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056570>.
3. Chitnis, V.R., Gao, F., Yao, Z., Jordan, M.C., Park, S. & Ayele, B.T. (2014). After ripening induced transcriptional changes of hormonal genes in wheat seeds: the cases of brassinosteroids, ethylene, cytokinin and salicylic acid. *PLoS One*, 9:e87543. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087543>
4. Shu, K., Liu, X., Xie, Q. & He, Z. (2016). Two Faces of One Seed: Hormonal Regulation of Dormancy and Germination. *Mol. Plant.*, 69, pp. 34-45. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.010>
5. Santner, A., Calderon-Villalobos, L. & Estelle, M. (2009). Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth. *Nature Chem. Biol.*, 5, pp. 301-307.
6. Miransari, M. & Smith, D.L. (2014). Plant hormones and seed germination. *Environ. Exp. Bot.*, 99, pp. 111-123. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.11.005>
7. Graeber, K., Nakabayashi, K., Miatton, E., Leubner-Metzger, G. & Soppe, W. (2012). Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant Cell Environ.*, 35 (10), pp. 1769-1786. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02542.x>
8. Kucera, B., Cohn, M.A. & Leubner-Metzger, G. (2005). Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res.*, 15, pp. 281-307.
9. Finkelstein, R.R., Reeves, W., Ariizumi, T. & Steber, C. (2008). Molecular aspects of seed dormancy. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 59, pp. 387-415. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092740>
10. Finch-Savage, W.E. & Footitt, S. (2017). Seed dormancy cycling and the regulation of dormancy mechanisms to time germination in variable field environments. *J. Exp. Bot.*, 68, pp. 843-856. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw47>
11. Olds, C.L., Glennon, E.K.K. & Luckhart, S. (2018). Abscisic acid: new perspectives on an ancient universal stress signaling molecule. *Microbes Infection.*, 20 (9-10), pp. 484-492. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2018.01.009>
12. Vishwakarma, K., Upadhyay, N., Kumar, N., Yadav, G., Singh, J., Mishra, R., Kumar, V., Verma, R., Upadhyay, R.G., Pandey, M. & Sharma, S. (2017). Abscisic acid signaling

- and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Frontiers in plant science*, 8, pp. 161-173. [https://doi.org/ 10.3389/fpls.2017.0016](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.0016)
13. Chandrasekaran, U. & Liu, A. (2014). Endogenous abscisic acid signaling towards storage reserve filling in developing seed tissues of castor bean (*Ricinus communis* L.). *Plant Growth Regul.*, 72, pp. 203-207.
 14. Finkelstein, R.R. & Rock, C.D. (2002). Abscisic acid biosynthesis and response. *The Arabidopsis Book/Eds. C.R. Somerville, E.M. Meyerowitz. Amer. Soc. Plant Biologists: Rockville, MD*, pp. 137-155.
 15. Graeber, K., Linkies, A., Muller, K., Wunchova, A., Rott, A. & Leubner-Metzger, G. (2010). Cross-species approaches to seed dormancy and germination: conservation and biodiversity of ABA-regulated mechanisms and the Brassicaceae DOG1 genes. *Plant Mol. Biol.*, 73, pp. 67-87. [https://doi.org/ 10.1007/s11103-009-9583-x](https://doi.org/10.1007/s11103-009-9583-x)
 16. Xiong, L. & Zhu, J.-K. (2003). Regulation of Abscisic acid Biosynthesis. *Plant Physiol.*, 133 (1), pp. 29-36. <https://doi.org/10.1104/pp.103.025395>
 17. Tooro, P.E., Van Aelst, A.C. & Hilhors, H.W.M. (2000). The Second Step of the Biphasic Endosperm Cap Weakening that Mediates Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Seed Germination is Under Control of ABA. *J. Exp. Bot.*, 51 (349), pp. 1371-1379.
 18. Humpalik, J.F., Bergougnoux, V. & Van Volkenburgh, E. (2017). To Stimulate or Inhibit? That Is the Question for the Function of Abscisic Acid. *Trends in Plant Science*, 22 (10), pp. 830-841. [https://doi.org/ 10.1016/j.tplants.2017.07.009](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.07.009)
 19. Lorrain, R., Boccaccini, A., Ruta, V., Possenti, M., Costantino, P. & Vittorioso, P. (2017). Abscisic acid inhibits hypocotyl elongation acting on gibberellins, DELLA proteins and auxin. *AoB PLANTS*, 10: ply061. [https://doi.org/ 10.1093/aobpla/ply061](https://doi.org/10.1093/aobpla/ply061)
 20. Lee, Y.-I., Chung, M.-C., Yeung, E.C. & Lee, N. (2015). Dynamic distribution and the role of abscisic acid during seed development of a lady's slipper orchid, *Cypripedium formosanum*. *Annals of Botany*, 116 (3), pp. 403-411. doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcv079>
 21. Fujii, H., Chinnusamy, V., Rodrigues, A., Rubio, S., Antoni, R., Park, S.Y., Cutler, S.R., Sheen, J., Rodriguez, P.L. & Zhu, J.K. (2009). In vitro reconstitution of an abscisic acid signalling pathway. *Nature*, 462, pp. 660-664. [https://doi.org/ 10.1038/nature08599](https://doi.org/10.1038/nature08599)
 22. Ren, C. & Bewley, J.D. (1999). Developmental and Germinative Events can Occure Concurrently in Precociously Germinating Chinese Cabbage (*Brassica rapa* ssp. *Pekinensis*) Seeds. *J. Exp. Bot.*, 50 (341), pp. 1751-1761.
 23. Muller, K., Tintelnot, S. & Leubner-Metzger, G. (2006). Endosperm limited Brassicaceae seed germination: abscisic acid inhibits embryo-induced endosperm weakening of *Lepidium sativum* (cress) and endosperm rupture of cress and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, 47, pp. 864-877. [https://doi.org/ 10.1093/pcp/pcj059](https://doi.org/10.1093/pcp/pcj059)
 24. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A. & Voytenko, L.V. (2019). Effects of exogenous abscisic acid on seed germination and morphological characteristics of two related wheats *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 1, pp. 55-66 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.01.055>
 25. Nambara, E. & Marion-Poll, A. (2005). Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 56, pp. 165-185. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144046>
 26. Martinez-Andujar, C., Ordiz, M.I., Huang, Z., Nonogaki, M., Beachy, R.N. & Nonogaki, H. (2011). Induction of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase in *Arabidopsis thaliana* seeds enhances seed dormancy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108, pp. 17225-17229.
 27. Behnam, B., Iuchi, S., Fujita, M., Fujita, Y., Takasaki, H., Osakabe, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Kobayashi, M. & Shinozaki, K. (2013). Characterization of the promoter region of an *Arabidopsis* gene for 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase involved in dehydration-inducible transcription. *DNA Res.*, 20, pp. 315-324. <https://doi.org/10.1093/dnares/dst012>
 28. Park, S., Fung, P., Nishimura, N., Jensen, D., Fujii, H., Zhao, Y., Lumb, S., Santiago, J., Rodrigues, A., Chow, T., Alfred, S., Bonetta, D., Finkelstein, R., Provart, N., Desveaux, D., Rodriguez, P., McCourt, P., Zhu, J., Schroeder, J., Volkman, B. & Cutler, S. (2009). Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science*, 324, pp. 1068-1071.

29. Liu, X., Yue, Y., Li, B., Nie, Y., Li, W., Wu, W.H. & Ma, L. (2007). A G protein-coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid. *Science*, 315, pp. 1712-1716. <https://doi.org/10.1126/science.1135882>
30. Pandey, S., Nelson, D. & Assmann, S. (2009). Two novel GPCR-type G proteins are abscisic acid receptors in *Arabidopsis*. *Cell*, 136 (1), pp. 136-148. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2008.12.026>.
31. Shen, Y.Y., Wang, X.F., Wu, F.Q., Du, S.Y., Cao, Z., Shang, Y., Wang, X.L., Peng, C.C., Yu, X.C., Zhu, S.Y., Fan, R.C., Xu, Y.H. & Zhang, D.P. (2006). The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor. *Nature*, 443, pp. 823-826.
32. Ma, Y., Szostkiewicz, I., Korte, A., Moes, D., Yang, Y., Christmann, A. & Grill, E. (2009). Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*, 324, pp. 1064-1068. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1172408>
33. Sponsel, V.M. & Hedden, P. (2010). Gibberellin Biosynthesis and Inactivation. *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action/Ed. Davies P.J.* Dordrecht: Springer, pp. 63-94.
34. Daviere, J.M. & Achard, P. (2013). Gibberellin signaling in plants. *Development*, 140 (6), pp. 1147-1151. <https://doi.org/10.1242/dev.087650>.
35. Gupta, R. & Chakrabarty, S. (2013). Gibberellic acid in plant. *Plant Signal Behav.*, 8 (9): e25504. Published online 2013 Jun 28. <https://doi.org/10.4161/psb.25504>
36. Tuan, P.A., Kumar, R., Rehal, P.K., Toora, P.K. & Ayele, B.T. (2018). Molecular Mechanisms Underlying Abscisic Acid/Gibberellin Balance in the Control of Seed Dormancy and Germination in Cereals. *Frontiers in Plant Science*, 9, pp. 1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00668>
37. Gallardo, K., Job, C., Groot, P.C., Puype, M., Demol, H., Vandekerckhove J. & Job, D. (2002). Proteomics of *Arabidopsis* seed germination. A comparative study of wild-type and gibberellin deficient seeds. *Plant Physiol.*, 129, pp. 823-837. <https://doi.org/10.1104/pp.002816>
38. Yamaguchi, S. (2008). Gibberellin metabolism and its regulation. *Ann Rev Plant Biol.*, 59, pp. 225-251. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092804>
39. Gubler, F., Kalla, R., Roberts, J.K. & Jacobsen, J.V. (1995). Gibberellin-regulated expression of a myb gene in barley aleurone cells: evidence for Myb transactivation of a high-pI alpha-amylase gene promoter. *Plant Cell.*, 7 (11), pp. 1879-1891.
40. Ogawa, M., Hanada, A., Yamauchi, Y., Kuwahara, A., Kamiya, Y. & Yamaguchi, S. (2003). Gibberellin biosynthesis and response during *Arabidopsis* seed germination. *Plant Cell*, 15, pp. 1591-1604.
41. Fincher, G.B. (1989). Molecular and cellular biology associated with endosperm mobilization in germinating cereal grains. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 40, pp. 305-346. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.001513>
42. Kaneko, M., Itoh, H., Inukai, Y., Sakamoto, T., Ueguchi-Tanaka, M. & Ashikari, M. (2003). Where do gibberellin biosynthesis and gibberellin signaling occur in rice plants? *Plant J.*, 35, pp. 104-115. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01780.x>
43. Gubler, F., Chandler, P.M., White, R.G., Llewellyn, D.J. & Jacobsen, J.V. (2002). Gibberellin signaling in barley aleurone cells. Control of SLN1 and GAMYB expression. *Plant Physiol.*, 129, pp. 191-200. <https://doi.org/10.1104/pp.010918>
44. Voegele, A., Linkies, A., Muller, K. & Leubner-Metzger, G. (2011). Members of the gibberellin receptor gene family GID1 (GIBBERELLIN INSENSITIVE DWARF1) play distinct roles during *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana* seed germination. *J Exp. Bot.*, 62 (14), pp. 5131-5147. <https://doi.org/10.1093/jxb/err214>
45. Shu, K., Zhang, H., Wang, S., Chen, M., Wu, Y., Tang, S., Liu, C., Feng, Y., Cao, X. & Xie, Q. (2013). ABI4 regulates primary seed dormancy by regulating the biogenesis of abscisic acid and gibberellins in *Arabidopsis*. *PLoS Genet.*, 9 (6), e1003577. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1003577>
46. Yamauchi, Y., Takeda-Kamiya, N., Hanada, A., Ogawa, M., Kuwahara, A., Seo, M., Kamiya, Y. & Yamaguchi, S. (2007). Contribution of gibberellin deactivation by AtGA2ox2 to the suppression of germination of dark-imbibed *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Cell Physiol.*, 48, pp. 555-561. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm023>
47. Lee, S., Cheng, H., King, K.E., Wang, W., He, Y., Hussain, A., Lo, J., Harberd, N.P. & Peng, J. (2002). Gibberellin regulates *Arabidopsis* seed germination via RGL2, a GAI/RGA-like gene whose expression is up-regulated following imbibition. *Genes Dev.*, 16, pp. 646-658. <https://doi.org/10.1101/gad.969002>

48. Seo, M., Hanada, A., Kuwahara, A., Endo, A., Okamoto, M., Yamauchi, Y., North, H., Marion-Poll, A., Sun, T.P. & Koshiba, T. (2006). Regulation of hormone metabolism in *Arabidopsis* seeds phytochrome regulation of abscisic acid metabolism and abscisic acid regulation of gibberellin metabolism. *Plant J.*, 48, pp. 354-366. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02881.x>
49. Piskurewicz, U., Jikumaru, Y., Kinoshita, N., Nambara, E., Kamiya, Y. & Lopez-Molina, L. (2008). The gibberellic acid signaling repressor RGL2 inhibits *Arabidopsis* seed germination by stimulating abscisic acid synthesis and ABI5 activity. *Plant Cell*, 20, pp. 2729-2745. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.061515>
50. Zydorczyk, C., Nguyen, T.-N., Jo, S., Son, S., Tuan, P.A. & Ayele, B.T. (2017). Spatiotemporal modulation of abscisic acid and gibberellin metabolism and signaling mediates the effects of suboptimal and supraoptimal temperatures on seed germination in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Cell Environ.*, 41, pp. 1022-1037. <https://doi.org/10.1111/pce.12949>
51. Gubler, F., Hughes, T., Waterhouse, P. & Jacobsen, J. (2008). Regulation of dormancy in barley by blue light and after-ripening: effects on abscisic acid and gibberellin metabolism. *Plant Physiol.*, 147, pp. 886-896. <https://doi.org/10.1104/pp.107.115469>
52. Ishibashi, Y., Kasa, S., Sakamoto, M., Aoki, N., Kai, K. & Yuasa, T. (2015). A role for reactive oxygen species produced by NADPH oxidases in the embryo and aleurone cells in barley seed germination. *PLoS One*, 10, e0143173. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143173>
53. Bassel, G.W., Lan, H., Glaab, E., Gibbs, D.J., Gerjets, T., Krasnogor, N., Bonner, A.J., Holdsworth, M.J. & Provart, N.J. (2011). Genome-wide network model capturing seed germination reveals coordinated regulation of plant cellular phase transitions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 108 (23), pp. 9709-9714. <https://doi.org/10.1073/pnas.1100958108>
54. Vishal, B. & Kumar, P.P. (2018). Regulation of Seed Germination and Abiotic Stresses by Gibberellins and Abscisic Acid. *Frontiers in Plant Science*, 9, pp. 1-15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00838>
55. Enders, T.A. & Strader, L.C. (2015). Auxin activity: past, present, and future. *Amer. J. Botany*, 102 (2), pp. 180-196.
56. Wang, L., Hua, D., He, J., Duan, Y., Chen, Z., Hong, X. & Gong, Z. (2011). Auxin Response Factor 2 (ARF2) and its regulated homeodomain gene HB33 mediate abscisic acid response in *Arabidopsis*. *PLoS Genet.*, 7 (7), e1002172. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002172>
57. Belin, C., Megies, C., Hauserova, E. & Lopez-Molina, L. (2009). Abscisic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling. *Plant Cell*, 21 (8), pp. 2253-2268. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.067702>
58. Pieruzzi, F.P., Dias, L.L.C., Balbuena, T.S., Santa-Catarina, C., dos Santos, A.L.W. & Floh, E.I.S. (2011). Polyamines, IAA and ABA during germination in two recalcitrant seeds: *Araucaria angustifolia* (Gymnosperm) and *Ocotea odorifera* (Angiosperm). *Ann. Bot.*, 108, pp. 337-345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr133>
59. Dias, L.L.C., Santa-Catarina, C., Silveira, V., Pieruzzi, F.P. & Floh, E.I.S. (2009). Polyamines, amino acids, IAA and ABA contents during *Ocotea catharinensis* seed germination. *Seed Science and Technology*, 37 (1), pp. 42-51. <https://doi.org/10.15258/sst.2009.37.1.06>
60. Santa-Catarina, C., Silveira, V., Balbuena, T.S., Maranhao, M.E.E., Handro, W. & Floh, E.I.S. (2006). IAA, ABA, polyamines and free amino acids associated with zygotic embryo development of *Ocotea catharinensis*. *Plant Growth Regul.*, 49, pp. 237-247. <https://doi.org/10.1007/s10725-006-9129-z>
61. Park, J., Kim, Y.S., Kim, S.G., Jung, J.H., Wo, J.C. & Park, C.M. (2011). Integration of auxin and salt signals by the NAC transcription factor NTM2 during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 156, pp. 537-549. <https://doi.org/10.1104/pp.111.177071>
62. Ramaih, S., Guedira, M. & Paulsen, G.M. (2003). Relationship of indoleacetic acid and tryptophan to dormancy and preharvest sprouting of wheat. *Funct. Plant Biol.*, 30, pp. 939-945.
63. Liu, X., Zhang, H., Zhao, Y., Feng, Z., Li, Q., Yang, H.Q., Luan, S., Li, J. & He, Z.H. (2013). Auxin controls seed dormancy through stimulation of abscisic acid signaling by inducing ARF-mediated ABI3 activation in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110, pp. 15485-15490. <https://doi.org/10.1073/pnas.1304651110>

64. Hentrich, M., Boettcher, C. & Duchting, P. (2013). The jasmonic acid signaling pathway is linked to auxin homeostasis through the modulation of YUCCA8 and YUCCA9 gene expression. *Plant J.*, 74, pp. 626-637. <https://doi.org/10.1111/tpj.12152>
65. Friml, J., Wisniewska, J., Benkova, E., Mendgen, K. & Palme, K. (2002). Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis. *Nature*, 415, pp. 806-809. <https://doi.org/10.1038/415806a>
66. Friml, J., Vieten, A., Sauer, M., Weijers, D., Schwarz H., Hamann, T., Offringa, R. & Jurgens, G. (2003). Efflux-dependent auxin gradients establish the apical-basal axis of Arabidopsis. *Nature*, 426 (6363), pp. 147-153. <https://doi.org/10.1038/nature02085>
67. Friml, J., Yang, X., Michniewicz, M., Weijers, D., Quint, A., Tietz, O., Benjamins, R., Ouwerkerk, P.B., Ljung, K., Sandberg, G., Hooykaas, P.J., Palme, K. & Offringa, R. (2004). A PINOID-dependent binary switch in apical-basal PIN polar targeting directs auxin efflux. *Science*, 306 (5697), pp. 862-865. <https://doi.org/10.1126/science.1100618>
68. Michniewicz, M., Zago, M.K., Abas, L., Weijers, D., Schweighofer, A., Meskiene, I., Heisler, M.G., Ohno, C., Zhang, J., Huang, F., Schwab, R., Weigel, D., Meyerowitz, E.M., Luschnig, C., Offringa, R. & Friml, J. (2007). Antagonistic regulation of PIN phosphorylation by PP2A and PINOID directs auxin flux. *Cell.*, 130, pp. 1044-1056. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.07.033>
69. Dhonukshe, P., Tanaka, H., Goh, T., Ebine, K., Mahonen, A.P., Prasad, K., Blilou, I., Geldner, N., Xu, J., Uemura, T., Chory, J., Ueda, T., Nakano, A., Scheres, B. & Friml, J. (2008). Generation of cell polarity in plants links endocytosis, auxin distribution and cell fate decisions. *Nature*, 456 (7224), pp. 962-966. <https://doi.org/10.1038/nature07409>
70. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2017). Cytokinins as regulators of plant ontogenesis under different growth conditions. Kyiv: Nash Format [in Ukrainian].
71. Nonogaki, H. (2018). Seed germination and dormancy — the classic story, new puzzles, and evolution. *J. of Integrative. Plant Biology*, 40, pp. 1-23. <https://doi.org/10.1111/jipb.12762>
72. Stirk, W.A., Novak, O., Zizkova, E., Motyka, V., Strnad, M. & van Staden, J. (2012). Comparison of endogenous cytokinins and cytokinin oxidase/dehydrogenase activity in germinating and thermoinhibited *Tagetes minuta* achenes. *J. Plant Physiol.*, 169 (7), pp. 696-703. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.013>
73. Stirk, W.A., Vaclavikova, K., Novak, O. & Gajdosova, S. (2012). Involvement of cis-zeatin, dihydrozeatin, and aromatic cytokinins in germination and seedling establishment of maize, oats, and lucerne. *J. Plant Growth Regul.*, 31, pp. 392-405. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9249-1>
74. Wang, Y., Li, L., Ye, T., Zhao, S., Liu, Z., Feng, Y.Q. & Wu, Y. (2011). Cytokinin antagonizes ABA suppression to seed germination of Arabidopsis by downregulating ABI5 expression. *Plant J.*, 68 (2), pp. 249-261. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04683.x>
75. Guan, C., Wang, X., Feng, J., Hong, S., Liang, Y., Ren, B. & Zuo, J. (2014). Cytokinin antagonizes abscisic acid-mediated inhibition of cotyledon greening by promoting the degradation of abscisic acid insensitive 5 protein in Arabidopsis. *Plant Physiol.*, 164, pp. 1515-1526. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234740>
76. Heyl, A., Riefler, M., Romanov, G. & Schmulling, T. (2012). Properties, functions and evolution of cytokinin receptors. *Eur. J. Cell Biol.*, 91, pp. 246-256. <https://doi.org/10.1016/j.ejcb.2011.02.009>
77. Subbiah, V. & Reddy, K.J. (2010). Interactions between ethylene, abscisic acid and cytokinin during germination and seedling establishment in Arabidopsis. *J. Biosci.*, 35, pp. 451-458.
78. Liu, Y.Y. & Zang, D.K. (2016). Effects of hormone balance on Korean Hackberry seed germination. *Africal Journal of Agricultural Research.*, 11 (29), pp. 2650-2657. <https://doi.org/10.5897/AJAR2016.11170>
79. Lopes, P.S., Munne-Bosch, S. & Garcia, Q.S. (2017). Hormonal profile and the role of cell expansion in the germination control of Cerrado biome palm seeds. *Plant Physiol. and Biochem.*, 118, pp. 168-177. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.06.015>
80. Bicalho, E.M., Pinto-Marijuan, M., Muller, M., Morales, M., Munne-Bosch, S. & Garcia, Q.S. (2015). Control of macaw palm seed germination by gibberellin/abscisic acid balance. *Plant Biol.*, 17, pp. 990-996. <https://doi.org/10.1111/plb.12332>

81. Goggin, D.E., Emery, R.J., Kurepin, L.V. & Powles, S.B. (2014). A potential role for endogenous microflora in dormancy release, cytokinin metabolism and the response to fluridone in *Lolium rigidum* seeds. *Ann. Bot.*, 115 (2), pp. 293-301. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu231>
82. Chiwocha, S.D., Cutler, A.J., Abrams, S.R., Ambrose, S.J. & Yang, J. (2005). The *etr1-2* mutation in *Arabidopsis thaliana* affects the abscisic acid, auxin, cytokinin and gibberellin metabolic pathways during maintenance of seed dormancy, moist-chilling and germination. *Plant J.*, 42 (1), pp. 35-48. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02359.x>
83. Lotfi, N., Soleimani, A., Vahdati, K. & Cakmakci, R. (2019). Comprehensive biochemical insights into the seed germination of walnut under drought stress. *Scientia Horticulturae*, 250, pp. 329-343. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.02.060>
84. Arteca, R. & Arteca, J. (2008). Effects of brassinosteroid, auxin, and cytokinin on ethylene production in *Arabidopsis thaliana* plants. *J. Exp. Bot.*, 59 (11), pp. 3019-3026. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern159>
85. Zapata, P.J., Serrano, M., Pretel, M.T., Amoros, A. & Botella, M.A. (2004). Polyamines and ethylene changes during germination of different plant species under salinity. *Plant Sci.*, 167, pp. 781-788. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.05.014>
86. Bleeker, A.B. & Kende, H. (2000). Ethylene: a gaseous signal molecule in plants. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, 16 (16), pp. 1-18. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.16.1.1>
87. Kendrick, M.D. & Chang, C. (2008). Ethylene signaling: new levels of complexity and regulation. *Curr Opin Plant Biol.*, 11, pp. 479-485. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.06.011>
88. Cheng, W.H., Chiang, M.H., Hwang, S.G. & Lin, P.C. (2009). Antagonism between abscisic acid and ethylene in *Arabidopsis* acts in parallel with the reciprocal regulation of their metabolism and signaling pathways. *Plant Mol. Biol.*, 71 (1-2), pp. 61-80. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9509-7>
89. Linkies, A., Muller, K., Morris, K., Tureckova, V., Wenk, M., Cadman, C.S., Corbineau, F., Strnad, M., Lynn, J.R. & Finch-Savage, W.E. (2009). Ethylene interacts with abscisic acid to regulate endosperm rupture during germination: a comparative approach using *Lepidium sativum* and *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 21, pp. 3803-3822. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.070201>
90. Wilson, R.L., Kim, H., Bakshi, A. & Binder, B.M. (2014). The ethylene receptors ETHYLENE RESPONSE1 and ETHYLENE RESPONSE2 have contrasting roles in seed germination of *Arabidopsis* during salt stress. *Plant Physiol.*, 165, pp. 1353-1366. <https://doi.org/10.1104/pp.114.241695>
91. Arc, E., Sechet, J., Corbineau, F., Rajjou, L. & Marion-Poll, A. (2013). ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Front Plant Sci.*, 4, pp. 1-19. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00063>
92. Corbineau, F., Xia, Q., Bailly, C. & El-Maarouf-Bouteau, H. (2014). Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy. *Front Plant Sci.*, 5, pp. 539. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00539>
93. Kepczynski, J. & Kepczynska, E. (1997). Ethylene in seed dormancy and germination. *Physiol. plant.*, 101, pp. 720-726.
94. Arora, N., Bhardwaj, R., Sharma, P. & Arora, H. (2008). Effects of 28-homobrassinolide on growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities in seedlings of *Zea mays L.* under salinity stress. *Acta Physiol Plant.*, 30, pp. 833-839. <https://doi.org/10.1007/s11738-008-0188-9>
95. Khripach, V., Zhabinskii, V. & Groot, A.D. (2000). Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for XXI century. *Ann Bot.*, 86, pp. 441-447. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1227>
96. Zhang, S., Cai, Z. & Wang, X. (2009). The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling. *Proc Nat Acad. Sci. USA*, 1106, pp. 4543-4548. <https://doi.org/10.1073/pnas>
97. Hu, Y. & Yu, D. (2014). BRASSINOSTEROID INSENSITIVE2 interacts with ABSCISIC ACID INSENSITIVE5 to mediate the antagonism of brassinosteroids to abscisic acid during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26, pp. 4394-4408. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.130849>

98. Steber, C.M. & McCourt, P. (2001). A role for brassinosteroids in germination in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 125, pp. 763-769.
99. Finch-Savage, W. & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.*, 171, pp. 501-523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01787>
100. Leubner-Metzger, G. (2001). Brassinosteroids and gibberellins promote tobacco seed germination by distinct pathways. *Planta*, 213, pp. 758-763. <https://doi.org/10.1007/s004250100542>
101. Leubner-Metzger, G. (2003). Brassinosteroids promote seed germination. *Brassinosteroids*. S.Hayat and A.Ahmad (eds.). Kluwer: Academic Publishers, pp. 119-128. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0948-4_5
102. Kunes, I., Balas, M., Linda, R., Gallo, J. & Novbkovb, O. (2016). Effects of brassinosteroid application on seed germination of Norway spruce, Scots pine, Douglas fir and English oak. *Forest.*, 10, pp. 121-127. <https://doi.org/10.3832/for1578-009>
103. Cukor, J., Rapbkov, N.M., Linda, R., Linhart, L., Gutsch, M.R. & Kunep, I. (2018). Effects of Brassinosteroid Application on Seed Germination of Scots Pine under Standard and Heat Stress Conditions. *Baltic Forestry*, 24 (1), pp. 60-67.
104. Karpets, Yu.V., Kolupaev, Yu.E. & Kosakivska, I.V. (2016). Nitric oxide and hydrogen peroxide as signal mediators at induction of heat reoxidance of wheat plantlets by exogenous jasmonic and salicylic acids. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 2, pp. 158-166 [in Ukrainian].
105. Xie, Z., Zhang, Z.L., Hanzlik, S., Cook, E. & Shen, Q.J. (2007). Salicylic acid inhibits gibberellin-induced alpha-amylase expression and seed germination via a pathway involving an abscisic-acid inducible WRKY gene. *Plant Mol. Biol.*, 64 (3), pp. 293-303. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9152-0>
106. Rajjou, L., Belghazi, M., Huguet, R., Robin, C., Moreau, A., Job, C. & Job, D. (2006). Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. *Plant Physiol.*, 141, pp. 910-923. <https://doi.org/10.1104/pp.106.082057>
107. Guan, L. & Scandalios, J.G. (1995). Developmentally related responses of maize catalase genes to salicylic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92, pp. 5930-5934.
108. Lee, S., Kim, S.G. & Park, C.M. (2010). Salicylic acid promotes seed germination under high salinity by modulating antioxidant activity in *Arabidopsis*. *New Phytol.*, 188, pp. 626-637. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03378.x>
109. Alonso-Ramirez, A., Rodriguez, D., Reyes, D., Jimenez, J.A., Nicolas, G., Lopez-Climent, M., Gomez-Cadenas, A. & Nicolas, C. (2009). Evidence for a role of gibberellins in salicylic acid-modulated early plant responses to abiotic stress in *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiol.*, 150, pp. 1335-1344. <https://doi.org/10.1104/pp.109.139352>
110. Rivas-San Vicente, M. & Plasencia, J. (2011). Salicylic Acid beyond Defence: Its Role in Plant Growth and Development. *J. Exp. Bot.*, 62, pp. 3321-3338. <https://doi.org/10.1093/jxb/err031>
111. Dempsey, A.D. & Klessig, D.F. (2017). How does the multifaceted plant hormone salicylic acid combat disease in plants and are similar mechanisms utilized in humans? *BMC Biology*, 15 (23), pp. 1-11. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0364-8>
112. Babenko, L.M., Kosakivska, I.V. & Skaterna, T.D.(2015). Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes. *Biotechnologia Acta*, 8 (2), pp. 35-51. <https://doi.org/10.15407/ubj89.01.005>
113. Babenko, L.M., Shcherbatiuk, M.M., Skaterna, T.D. & Kosakivska, I.V. (2017). Lipoxygenases and their metabolites in formation of plant stress tolerance. *Ukr. Biochem. J.*, 89 (1), pp. 5-21. <https://doi.org/10.15407/ubj89.01.005>
114. Wasternack, C. (2007). Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. *Ann. Bot.*, 100, pp. 681-669. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm079>
115. Chini, A., Gimenez-Ibanez, S., Goossens, A. & Solano, R. (2016). Redundancy and specificity in jasmonate signaling. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 33, pp. 147-156. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.07.005>
116. Wasternack, C. & Strnad, M. (2016). Jasmonate signaling in plant stress responses and development — active and inactive compounds. *New Biotechnology*, 33, pp. 604-613. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.11.00>

117. Nambara, E., Okamoto, M., Tatematsu, K., Yano, R., Seo, M. & Kamiya, Y. (2010). Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Sci. Res.*, 20, pp. 55-67. <https://doi.org/10.1017/s0960258510000012>
118. Jacobsen, J.V., Barrero, J.M., Hughes, T., Julkowska, M., Taylor, J.M., Xu, Q. & Gubler, F. (2013). Roles for blue light, jasmonate and nitric oxide in the regulation of dormancy and germination in wheat grain (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 238, pp. 121-138. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1878-0>
119. Fernandez-Arbaizar, A., Regalado, J.J. & Lorenzo, O. (2012). Isolation and characterization of novel mutant loci suppressing the ABA hypersensitivity of the Arabidopsis coronatine insensitive 1-16 (*coi1-16*) mutant during germination and seedling growth. *Plant Cell Physiol.*, 53, pp. 53-63. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr174>
120. Yildiz, K., Muradoglu, F. & Yilmaz, H. (2008). The effect of jasmonic acid on germination of dormant and nondormant pear (*Pyrus communis* L.) seeds. *Seed Sci. Technol.*, 36, pp. 569-574.
121. Norastehnia, A., Sajedi, R.H. & Nojavan-Asghari, M. (2007). Inhibitory effects of methyl jasmonate on seed germination in maize (*Zea mays*): effect on α -amylase activity and ethylene production. *Gen. Appl. Plant. Physiol.*, 33 (1-2), pp. 13-23.
122. Hassini, I., Baenas, N., Moreno, D.A., Carvajal, M., Boughanmi, N. & Martinez Ballesta, M.D.C. (2017). Effects of seed priming, salinity and methyl jasmonate treatment on bioactive composition of Brassica oleracea var. capitata (white and red varieties) sprouts. *J. Sci. Food Agric.*, 97, pp. 2291-2299. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8037>
123. Mishra, S., Upadhyay, S. & Shukla, R.K. (2017). The Role of Strigolactones and Their Potential Cross-talk under Hostile Ecological Conditions in Plants. *Front. Physiol.*, 7, pp. 691-720. <https://doi.org/10.3389/fphys.2016.00691>
124. Toh, S., Kamiya, Y., Kawakami, N., Nambara, E., McCourt, P. & Tsuchiya, Y. (2012). Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in Arabidopsis seed germination. *Plant Cell Physiol.*, 53, pp. 107-117. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr176>
125. Stanga, J.P., Smith, S.M., Briggs, W.R. & Nelson, D.C. (2013). SUPPRESSOR OF MORE AXILLARY GROWTH2 1 controls seed germination and seedling development in Arabidopsis. *Plant Physiol.*, 163, pp. 318-330. <https://doi.org/10.1104/pp.113.221259>
126. Jiang, L., Liu, X., Xiong, G., Liu, H., Chen, F., Wang, L., Meng, X., Liu, G., Yu, H., Yuan, Y., Yi, W., Zhao, L., Ma, H., He, Y., Wu, Z., Melcher, K., Qian, Q., Xu, H., Wang, Y. & Li, J. (2013). DWARF 53 acts as a repressor of strigolactone signalling in rice. *Nature*, 504, pp. 401-405. <https://doi.org/10.1038/nature12870>
127. Zhou, F., Lin, Q., Zhu, L., Ren, Y., Zhou, K., Shabek, N., Wu, F., Mao, H., Dong, W., Gan, L., Ma, W., Gao, H., Chen, J., Yang, C., Wang, D., Tan, J., Zhang X., Guo, X., Wang, J., Jiang, L., Liu, X., Chen, W., Chu, J., Yan, C., Ueno, K., Ito, S., Asami, T., Cheng, Z., Wang, J., Lei, C., Zhai, H., Wu, C., Wang, H., Zheng, N. & Wan, J. (2013). D14-SCFD3-dependent degradation of D53 regulates strigolactone signalling. *Nature*, 504, pp. 406-410. <https://doi.org/10.1038/nature12878>
128. Cho, J.N., Ryu, J.Y., Jeong, Y.M., Park, J., Song, J.J., Amasino, R.M., Noh, B. & Noh, Y.S. (2012). Control of seed germination by light-induced histone arginine demethylation activity. *Dev. Cell.*, 22 (4), pp. 736-748. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2012.01.024>
129. Barrero, J.M., Downie, A.B., Xu, Q. & Gubler, F. (2014). A role for barley CRYPTOCROME1 in light regulation of grain dormancy and germination. *Plant Cell*, 26 (3), pp. 1094-10104. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.121830>
130. Footitt, S., Douterelo-Soler, I., Clay, H. & Finch-Savage, W.E. (2011). Dormancy cycling in Arabidopsis seeds is controlled by seasonally distinct hormone-signaling pathways. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 108, pp. 20236-20241.
131. Kendall, S.L., Hellwege, A., Marriot, P., Whalley, C., Graham, I.A. & Penfield, S. (2011). Induction of dormancy in Arabidopsis summer annuals requires parallel regulation of DOG1 and hormone metabolism by low temperature and CBF transcription factors. *Plant Cell.*, 23, pp. 2568-2580. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.087643>
132. MacGregor, D.R., Kendall, S.L., Florance, H., Fedi, F., Moore, K., Paszkiewicz, K., Smirnoff, N. & Penfield, S. (2015). Seed production temperature regulation of primary dormancy occurs through control of seed coat phenylpropanoid metabolism. *New Phytol.*, 205, pp. 642-652. <https://doi.org/10.1111/nph.13090>

133. Xi, W., Liu, C., Hou, X. & Yu, H. (2010). Mother of FT and TFL1 regulates seed germination through a negative feedback loop modulating ABA signaling in Arabidopsis. *Plant Cell*, 22 (6), pp. 1733-1748. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.073072>
134. Nakamura, S., Abe, F., Kawahigashi, H., Nakazono, K., Tagir, A., Matsumoto, T., Utsugi, S., Ogawa, T., Handa, H., Ishida, H., Mori M., Kawaura, K., Ogihara, Y. & Miura, H. (2011). A wheat homolog of MOTHER OF FT AND TFL1 acts in the regulation of germination. *Plant Cell*, 23, pp. 3215-3229. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.088492>
135. Muhei, S.H. (2018). Seed Priming with Phytohormones to Improve Germination Under Dormant and Abiotic Stress Conditions. *Adv. Crop Sci. Tech.*, 6 (6), pp. 403-409. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
136. Chauhan, J.S., Tomar, Y.K., Singh, I.N., Ali, S. & Debarati, A. (2009). Effect of growth hormones on seed germination and seedling growth of black gram and horse gram. *J. Amer. Sci.*, 5 (5), pp. 79-84.
137. Iqbal, M. & Ashraf, M. (2013). Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeostasis. *Environ. Exp. Bot.*, 86, pp. 76-85. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.06.002>
138. Yang, L., Hong, X.U., Xiao-Xia, W.E.N., Yun-Cheng, L. Liu, Y., Wen, X., Xu, H. & Yun-Cheng, L. (2016). Effect of polyamine on seed germination of wheat under drought stress is related to changes in hormones and carbohydrates. *J. Integr. Agr.*, 15 (12), pp. 2759-2774. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61366-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61366-7)
139. Yuan, Z., Wang, C., Li, S., Li, X. & Tai, F. (2014). Effects of different plant hormones or PEG seed soaking on maize resistance to drought stress. *Canad. J. Plant Sci.*, 94, pp. 1491-1499. <https://doi.org/10.4141/CJPS-2014-110>
140. Sneideris, L.C., Gavassi, M.A., Campos, M.L., D'Amico-Damiao, V. & Carvalho, R.F. (2015). Effects of hormonal priming on seed germination of pigeon pea under cadmium stress. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*, 87 (3), pp. 1847-1852. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201520140332>

Received 24.04.2019

ФИТОГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

И.В. Косаковская, Л.В. Войтенко, В.А. Васюк, Н.П. Веденичева, Л.М. Бабенко, Н.Н. Щербатюк

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины,
Киев
e-mail: irynakosakivska@gmail.com

В обзоре проанализированы и обобщены новейшие литературные данные, касающиеся фитогормональной регуляции процесса прорастания семян. Отмечено, что семена прорастают при участии и взаимодействии ключевых классов растительных гормонов: абсцизовой кислоты (АБК), гиббереллинов, ауксинов, цитокининов, брассиностероидов, этилена, жасмоновой и салициловой кислот, стриголактонов. Подчеркнуто, что АБК и гиббереллины являются ключевыми эндогенными факторами, определяющими выход семян из состояния покоя и начало их прорастания. Характер взаимодействия этих гормонов при осуществлении контроля над состоянием покоя и прорастанием семян антагонистический. АБК индуцирует переход к состоянию покоя и пребывание в нем, тогда как гиббереллины являются триггером прорастания. Физиологическое действие отдельного гормона зависит от его концентрации, соотношения с другими фитогормонами и метаболитами, эффективности его сигнальных путей. Приведены новейшие данные относительно межгормонального сигналинга при переходе семян от состояния покоя к прорастанию. Отмечено, что физиологическая активность фитогормонов определяется генетической системой, а отдельные гены активируются при участии фитогормонов. Представлена схема привлечения ауксинов, цитокининов, этилена, брассиностероидов, жасмоновой и салициловой кислот, стриголактонов к регуляции процессов прорастания семян через ин-

тегрированную сеть взаимодействия с АБК и гиббереллинами. Обсуждено влияние внешних факторов на гормональную систему во время прорастания семян и участие отдельных классов фитогормонов в формировании защитных реакций при действии абиотических стрессов. Охарактеризовано состояние изучения роли фитогормональной системы в регуляции процессов прорастания зерновок злаков. Проанализированы достижения и возможности использования экзогенных фитогормонов для предпосевного праймирования семян с целью регуляции интенсивности физиологических и метаболических процессов, повышения стрессоустойчивости.

Ключевые слова: фитогормоны, абсцизовая кислота, гиббереллины, семена, покой, прорастание, праймирование.

PHYTOHORMONAL REGULATION OF SEED GERMINATION

I.V. Kosakivska, L.V. Voytenko, V.A. Vasyuk, N.P. Vedenichova, L.M. Babenko, M.M. Shcherbatyuk

M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine
e-mail: irynakosakivska@gmail.com

The review focuses on the analysis of new information concerning the role of phytohormones in the regulation of dormancy and seed germination. It is noted that abscisic acid (ABA) and gibberellins (GA) belong to key endogenous factors, which determine the state of seeds. High endogenous ABA and low GA levels result in deep seed dormancy, while low ABA and high GA levels induce the beginning of germination. Changes in accumulation of key hormones and expression of key regulators during seed maturation and germination were discussed. In addition to ABA and GA all other phytohormones are also involved in modulation of seed dormancy and germination, including auxin, cytokinins, ethylene, brassinosteroids, jasmonic acid, salicylic acid, and strigolactones. The two major aspects of the ABA/GA balance regulation — the balance of hormone levels and the balance of the signaling cascades were analyzed. The accumulation of plant hormones can positively or adversely affect seed germination, while interacting with each other. While the activity of plant hormones is controlled by the expression of genes at different levels, there are plant genes that activated in the presence of specific plant hormones. We presented the scheme of auxin, cytokinins, ethylene, brassinosteroids, jasmonic acid, salicylic acid, and strigolactones involvement into regulation of seed germination processes through an integrated network of interaction with ABA and gibberellins. The influence of external factors on the hormonal system during germination of seeds and the participation of phytohormones in the formation of protective reactions for the effects of abiotic stresses are discussed. The state of the study of the role of the phytohormonal system in the regulation of germination processes of cereal grains was characterized. The possibilities and perspectives of the use of exogenous phytohormones for presowing priming of seeds are analyzed in order to regulate the intensity of physiological and metabolic processes and increase the stress resistance.

Key words: phytohormone, abscisic acid, gibberellins, seeds, dormancy, germination, priming.