

<https://doi.org/10.15407/frg2021.04.292>

УДК 581.143:577.175.1

ЕНДОГЕННІ ЦИТОКІНИНИ *SECALE CEREALE* L. ЗА ДІЇ ВИСОКОЇ ТЕМПЕРАТУРИ: ДИНАМІКА І ЛОКАЛІЗАЦІЯ У ФАЗИ ТРИВОГИ, АКЛІМАЦІЇ І ВІДНОВЛЕННЯ

Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, М.М. ЩЕРБАТЮК, І.В. КОСАКІВСЬКА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: vedenicheva@ukr.net

В умовах вегетаційного дослідження проаналізовано вплив теплового стресу на пул ендогенних цитокінінів у надземній частині і коренях озимого жита (*Secale cereale* L.) сорту Богуславка. Для моделювання теплового стресу 7-добові рослини спочатку вміщували на 2 год у термостат за температури +35 °С (фаза тривоги). У наступні 2 доби рослини двічі на день піддавали пролонгованому (6 год) тепловому стресу (фаза аклімації). Останнє дослідження проводили через 5 днів після завершення стресової дії (фаза відновлення). Якісний склад і кількісний вміст цитокінінів досліджували методом високо-ефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 В (США). Достовірні зміни морфометричних показників, які відображали гальмування ростових процесів жита за дії теплового стресу, було виявлено після 2 днів експерименту, тоді як пул ендогенних цитокінінів зазнавав істотних перетворень вже через 2 год гіпертермії, зокрема в надземній частині концентрація *транс*-зеатину і *транс*-зеатинрибозиду істотно знижувалась, а в коренях, навпаки, зростала. Після пролонгованого впливу теплового стресу в надземній частині рослин жита акумулювались вільні форми цитокінінів, одночасно у коренях зафіксували зниження їхніх рівнів. Через 5 днів відновлювального періоду пост-стресові рослини відрізнялися від контрольних вищим вмістом *транс*-зеатину і *транс*-зеатинрибозиду (~ на 20 %) як у надземній частині, так і в коренях. У цілому в результаті проведених досліджень спостерігався диференційований вплив гіпертермії на пул і локалізацію ендогенних цитокінінів у надземних і підземних органах озимого жита сорту Богуславка. Виявлені флуктуації свідчать про безпосередню участь цитокінінів у регуляції адаптаційних процесів рослин озимого жита до гіпертермії.

Ключові слова: *Secale cereale* L., цитокініни, ріст, гіпертермія, стрес, адаптація.

Еволюційно у рослин склалася складна диференційована система сигналіngu, спрямована на сприйняття зовнішніх чинників і подальшу пристосувальну модифікацію росту. В цій системі ключову роль відіграють фітогормони. Флуктуації стресозалежних гормонів належать до найдинамічніших змін, що відбуваються в рослинному орга-

Цитування: Веденичова Н.П., Щербатюк М.М., Косаківська І.В. Ендогенні цитокініни *Secale cereale* L. за дії високої температури: динаміка і локалізація у фазі тривоги, аклімації і відновлення. *Фізіологія рослин і генетика*. 2021. 53, № 4. С. 292–306. <https://doi.org/10.15407/frg2021.04.292>

нізмі при стресах, унаслідок чого в них скоординовано регулюються адаптаційні перебудови. Сучасні дослідження переконливо продемонстрували тісну взаємодію між різними фітогормонами у формуванні відповіді рослин на стреси [1, 2]. Втім кожен із них вочевидь посідає певне місце у каскадній системі трансдукції зовнішніх сигналів і виконує строго специфічні функції [3]. Головний регулятор стресіндукованої реакції — АБК, антагоністом якої є цитокініни, зокрема зеатин [4]. Абіотичні стреси спричиняють зміни в ендogenous вмісті різних форм цитокінінів [5]. Підвищити стійкість рослин до стресів можна за допомогою обробки екзогенними цитокінінами [6, 7] або генними модифікаціями, що призводять до змін у біосинтезі й метаболізмі цитокінінів [8, 9]. В останні роки увага до вивчення ролі цитокінінів у виникненні пристосувальних реакцій організму на дію несприятливих чинників довілля зросла [10, 11]. Проте залишається ще багато нез'ясованих питань щодо функцій окремих форм цитокінінів у формуванні адаптаційного синдрому, значення їхньої кон'югації та перерозподілу між органами рослин у різних фазах стресу тощо.

Специфічність регуляторних і сигнальних механізмів у злаків у цілому та видоспецифічність метаболізму і сигналіngu цитокінінів в окремих видів і сортів рослин зокрема спонукають до вивчення регуляторних механізмів адаптації аграрних культур із високою промисловою цінністю [12]. До таких об'єктів належить жито (*Secale cereale* L.) — важлива зернова хлібна культура, яку з давніх часів вирощують у багатьох країнах світу [13]. Зерно жита надзвичайно багате на цінні поживні речовини, крім білків, жирів, амінокислот, клітковини воно містить ще й вітаміни та мінеральні компоненти [14]. Озиме жито — найбільш холодостійка зі злакових культур, менш вибаглива до родючості ґрунтів порівняно з пшеницею та ячменем, успішно зростає на піщаних і закислених ґрунтах, посідає чільне місце серед зернових у регіонах, де вирощування пшениці ускладнене або неможливе [15]. Незважаючи на ці переваги, виробництво жита у світі й в Україні скорочується. На думку деяких науковців, причиною цього є відсутність ефективних біотехнологічних методик молекулярної селекції жита через неможливість досягти успішної регенерації рослин у культурі *in vitro* [16]. Окремі повідомлення щодо фітогормонів у зв'язку з вивченням фізіології жита пов'язані саме із застосуванням їх як компонента культурального середовища [17, 18]. Регуляторні механізми росту, розвитку та адаптації цієї культури практично не досліджені.

Актуальною проблемою сьогодення є з'ясування здатності рослин переносити зміни клімату, зокрема вплив підвищених температур у зв'язку з глобальним потеплінням. Озиме жито росте і проходить стадію кушіння за невисоких позитивних температур. Зернівки проростають за температури +1—2 °С і дають сходи за температури +4—5 °С, температурний оптимум знаходиться в межах 16—22 °С [19]. Технології вирощування озимого жита в кліматичних умовах України передбачають, що осінній період вегетації має становити 48—55 днів із сумою середньодобових температур 450—550 °С [20]. Підвищення температури в цей період є одним із найзагрозливіших негативних чинників, його дія призводить до випрівання, ураження

рослин грибними хворобами і втрат урожаю [21]. Нечисленні праці з дослідження впливу несприятливих чинників довкілля на проростки жита присвячені вивченню дії знижених температур [22, 23]. Ще менше праць присвячено з'ясуванню впливу температури на ендогенні фітогормони. Так, показано, що короткотривалий тепловий шок (+40 °С) спричинював швидкі нелінійні зміни в динаміці накопичення АБК та ІОК на ранніх етапах проростання зернівок пшениці, жита і тритикале [24].

Оскільки цитокініни відіграють певну роль у реакціях рослин на абіотичні та біотичні стреси, а стреси впливають на гомеостаз цитокінінів [11], метою нашої роботи було дослідження динаміки і локалізації різних форм цитокінінів у рослинах озимого жита за дії гіпертермії у фазі тривоги, акліматції й відновлення і визначення зв'язку між змінами в гомеостазі гормону та інтенсивністю ростових процесів.

Методика

Досліди проводили з рослинами озимого жита *Secale cereale* L. сорту Богуславка. Сорт середньостиглий, зимо- та холодостійкий. Насінневий матеріал отримано з колекції Інституту фізіології рослин та генетики НАН України. Відкалібровані зернівки стерилізували 80 %-м розчином етанолу, відмивали дистильованою водою і пророщували на вологому фільтрувальному папері у чашках Петрі в умовах вегетаційної лабораторії за температури +16 °С та штучного освітлення інтенсивністю 690 мкмоль/(м² · с) (фотоперіод 16/8 год, день/ніч). Вологість повітря — 60 %. Після накльовування зернівки висаджували у пластикові посудини з 1,5 л прожареного річкового піску і вирощували за таких самих умов. Поливали щоденно 50 мл розчину Кнопа на одну посудину. Через 7 діб рослини жита піддавали тепловому стресу. У першому варіанті дослідження посудини з рослинами переносили в термостат NUVE FN500P (Туреччина) з освітленням, вентиляцією та температурою повітря +35 °С на 2 год. У другому варіанті дослідження посудини з 7-добовими рослинами переносили в термостат із температурою повітря +35 °С двічі на 6 год упродовж 2 днів. Контрольні рослини залишалися у вегетаційній лабораторії за початкових умов. Рослини після впливу стресу залишали ще на 5 діб для відновлення за контрольних умов. Надземну частину і корені фіксували заморожуванням у морозильній камері за —20 °С.

Для виділення й очищення цитокінінів рослини гомогенізували у 80 %-му розчині етанолу. Після триразової етанольної екстракції впродовж 24 год спирт випарювали, а водний залишок фракціонували з водонасиченим бутанолом при рН 8, потім додатково очищували за допомогою іонообмінної хроматографії на колонці зі смолою Dowex 50Wx8 (H⁺-форма, елюція аміаком) та тонкошарової хроматографії на пластинах Silicagel 60 F254 (Merck, ФРН) у системі розчинників ізопропанол : аміак : вода (10 : 1 : 1 за об'ємом). Детальніше методику виділення й очищення цитокінінів описано раніше [25]. Остаточний аналіз якісного складу і кількісного вмісту цитокінінів проводили методом вискоєфективної рідинної хроматографії на

рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США). Аналітична довжина хвилі детектора — 269 нм, ширина смуги пропускання — 16 нм, діапазон сканування спектра — 207—400 нм. Аліквоти очищених екстрактів об'ємом 20 мкл пропускали через колонку Agilent ZORBAX Eclipse Plus C18, 4,6 × 250 мм, заповнену часточками ліпофільно-модифікованого сорбенту розміром 5 мкм. Елюцію проводили в ступінчастій градієнтній системі розчинників метанол : вода : оцтова кислота за схемою: 0 хв — CH₃OH/0,5 %-й розчин CH₃COOH в деіонізованій воді (37/63) → 25 хв CH₃OH/0,5 %-й розчин CH₃COOH (70/30) → 35 хв CH₃OH/0,5 %-й розчин CH₃COOH (100/0) з постійною швидкістю потоку 0,5 мл/хв. Тривалість урівноваження колонки після аналізу становила 15 хв.

Як маркери і хімічні стандарти під час хроматографії й побудови калібрувальних таблиць використовували розчини *транс*-зеатину, *транс*-зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну, ізопентеніладенозину і *транс*-зеатин-О-глюкозиду (Sigma, США). Наявність речовин-аналітів у пробах контролювали за допомогою одноквадрупольного мас-спектрометра G612A в комбінованому режимі роботи (електроспрей і хімічна іонізація за атмосферного тиску) за позитивної іонізації молекул.

Аналізували й обробляли хроматограми за допомогою програмного забезпечення Chem Station, версія В.03.01 у режимі on line.

Досліди проводили у триразовому біологічному та п'ятиразовому аналітичному повтореннях. Результати оброблено статистично ($p \leq 0,05$) з використанням програми Microsoft Excel 2003.

Результати та обговорення

Відповідь рослин на стрес — динамічний процес, який умовно можна поділити на кілька фаз. Перша — фаза тривоги, яка триває кілька годин і в яку відбувається активація сигнальних систем та змінюється експресія генів. Друга — фаза аклімації, яка триває кілька днів, упродовж яких синтезуються нові білки, змінюються щільність мембран та енергетичний обмін рослин. Якщо вплив екстремальних чинників продовжується, настає або смерть, або пристосування (стійкість) до них. Якщо дія чинників припиняється, починається фаза відновлення [26]. Ми досліджували зміни, які відбуваються з рослинами озимого жита, у фазі тривоги, аклімації та відновлення.

Достовірні зміни морфометричних показників рослин жита за дії теплового стресу було виявлено лише після 2 діб експерименту (рис. 1). Короткотривала гіпертермія не позначалася ні на масі, ні на лінійних розмірах 7-добових рослин. У рослин, підданих пролонгованому впливу високої температури, довжина надземних органів зменшувалась на 17,2, а довжина коренів — на 9,3 %. Упродовж 5 діб репараційного періоду ріст відновлювався і піддані стресу рослини майже досягали морфометричних показників контрольних, проте невелика відмінність усе ж зберігалася. Так, довжина надземної частини дослідних рослин була меншою, ніж контрольних на 5,4, а коренів — на 3 % (тобто у межах похибки). Отже, тепловий стрес хоч і гальмував ріст озимого жита, проте рослини доволі швидко відновлювали-

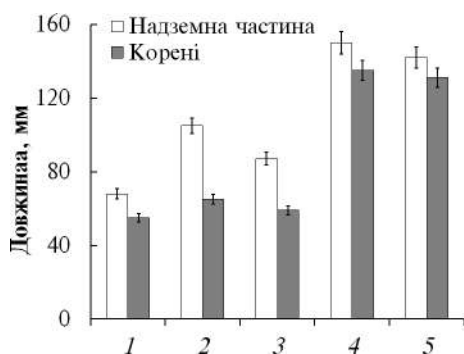


Рис. 1. Лінійні розміри рослин озимого жита сорту Богуславка за дії гіпертермії:

1 — контрольні рослини на 7-му добу; 2 — контрольні рослини на 9-ту добу; 3 — рослини після стресу на 9-ту добу; 4 — контрольні рослини на 13-ту добу; 5 — рослини після стресу на 13-ту добу

тину збільшувався вдвічі, *транс*-зеатинрибозиду — на 12 %, *транс*-зеатин-О-глюкозиду — зменшувався втричі.

У 9-добових контрольних рослин озимого жита конститутивний рівень вільних форм цитокінінів знижувався порівняно із 7-добовими, в надземній частині накопичувалась зв'язана форма — *транс*-зеатин-О-глюкозид (рис. 3). Подібні флуктуації цитокінінового пулу характерні для тканин вищих рослин при переході від ювенільного стану до зрілості [27]. Після впливу теплового стресу в надземній частині рослин акумулювались вільні форми цитокінінів. Зокрема вміст *транс*-зеатину зростав удвічі, *транс*-зеатинрибозиду — на 16 %, ізопентеніладеніну — втричі. Водночас різко знижувався вміст кон'югату (у 10 разів) (див. рис. 3, а). У коренях було зафіксовано зниження рівнів усіх досліджених цитокінінів приблизно вдвічі, окрім *транс*-зеатинрибозиду, рівень якого знизився у 3,5 раза (див. рис. 3, б).

На 14-ту добу експерименту зафіксували подальше зменшення вмісту вільних цитокінінів у надземній частині й коренях контроль-

ся після нього, що свідчить про високий потенціал стійкості сорту Богуславка.

За короткотривалої дії гіпертермії в рослинах озимого жита істотно перебудовувався пул гормонів цитокінінової природи. Так, у надземній частині знижувались рівні *транс*-зеатину на 48, *транс*-зеатинрибозиду — на 81, ізопентеніладенозину — на 71 % (рис. 2). Водночас на порядок зростала концентрація ізопентеніладеніну та удвічі — *транс*-зеатин-О-глюкозиду. У коренях зміни вмісту зеатинових форм цитокінінів мали протилежну спрямованість: рівень *транс*-зеатину збільшувався вдвічі, *транс*-зеатинрибозиду — на 12 %, *транс*-зеатин-О-глюкозиду — зменшувався втричі.

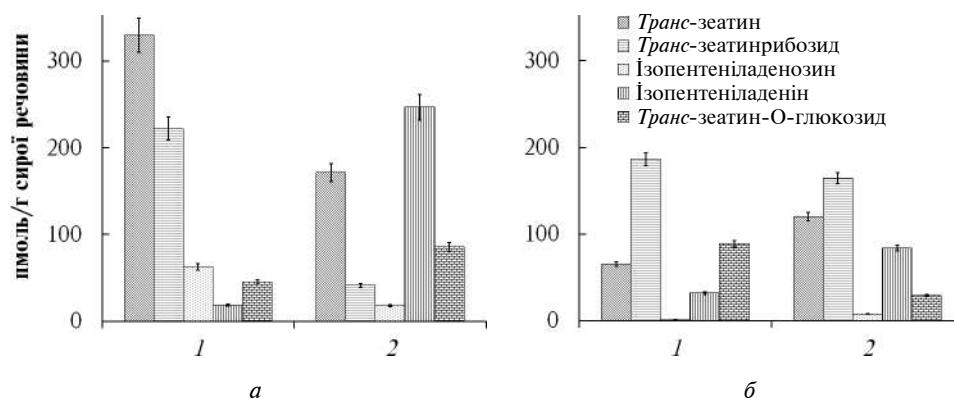


Рис. 2. Вміст цитокінінів у надземній частині (а) та коренях (б) 7-добових рослин озимого жита сорту Богуславка у нормі (1) та після 2 годин теплового стресу (2)

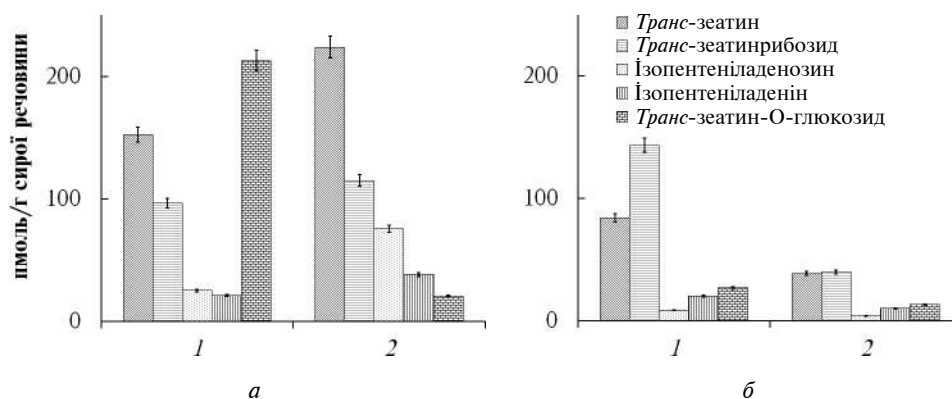


Рис. 3. Вміст цитокінінів у надземній частині (а) та коренях (б) 9-добових рослин озимого жита у нормі (1) та після дворазового 6-годинного теплового стресу (2)

них рослин озимого жита і накопичення *транс*-зеатин-О-глюкозиду (рис. 4). Дослідні рослини відрізнялися вищим вмістом *транс*-зеатину і *транс*-зеатинрибозиду (приблизно на 20 %) як у надземній частині, так і в коренях. Рівень же *транс*-зеатин-О-глюкозиду у них був значно нижчим, ніж у контрольних рослин: у надземній частині — в 1,4 раза, в коренях — у 2 рази. В цілому статус цитокінінів у 14-добових дослідних рослин був подібнішим до спостережуваного у контролі на попередньому етапі дослідження.

Отже, результати проведених експериментів показали, що при формуванні відповіді рослин озимого жита сорту Богуславка на дію підвищеної температури відбуваються складні перебудови пулу цитокінінових гормонів, характер яких залежить від тривалості стресу та органа рослини. Так, за короткотривалої гіпертермії (2 год) вміст *транс*-зеатину і *транс*-зеатинрибозиду в надземній частині знижувався, а в коренях — зростав. Раніше вплив гіпертермії на баланс цитокінінів у злаків досліджували здебільшого у репродуктивний період розвитку. Було встановлено, що в зернівках і качанах кукурудзи тепловий стрес спричинював падіння вмісту зеатину і зеатинрибозиду [28, 29]. За високотемпературного стресу, який істотно зменшу-

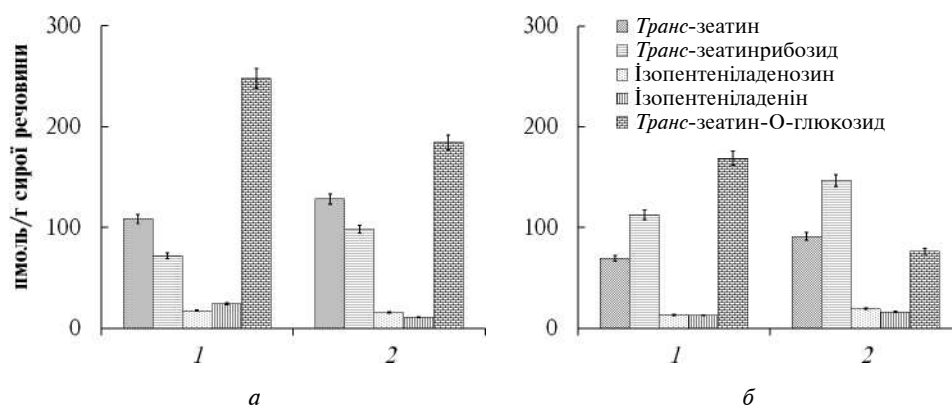


Рис. 4. Вміст цитокінінів у надземній частині (а) та коренях (б) 14-добових рослин озимого жита сорту Богуславка у нормі (1) та після дворазового 6-годинного теплового стресу (2)

вав кількість і якість репродуктивних органів рослин рису, значно знижувались вміст активних форм цитокінінів у суцвіттях і коренях та їх транспорт по ксилемі внаслідок зростання активності цитокініноксидази і гальмування генів біосинтезу гормону [30]. Зниження концентрації цитокінінів за дії нетривалого теплового стресу зафіксували також при вивченні проростків тютюну [31], арабідопсису [32], пшениці [33]. У згаданих працях гальмування росту корелювало з динамікою вмісту цитокінінів. У дорослих рослин арабідопсису за температури +40 °С впродовж перших 30 хв рівень активних форм цитокінінів зростав у листках і спадав у коренях, через 2 год стресу знижений вміст цитокінінів детектували як у листках, так і в коренях [34]. Як відомо, зеатин і зеатинрибозид відіграють ключову роль у регуляції ростових процесів вищих рослин, причому якщо у пагонах вони є позитивними регуляторами росту, то у коренях — негативними [35]. Тому цілком закономірно припустити, що встановлені нами протилежні зміни в динаміці й локалізації цитокінінів у пагонах і коренях жита після короткотривалої гіпертермії у фазу тривоги були спрямовані на зменшення ростової активності рослини в цілому. Одночасний сплеск вмісту ізопентеніладеніну й *транс*-зеатин-О-глюкозиду можна пояснити тим, що, ймовірно, в надземній частині рослин продовжувався біосинтез цитокінінів (ізопентеніладенін є його первинним продуктом), але метаболізм синтезованого гормону під дією стресу перемикався на кон'югацію з утворенням О-глюкозиду.

У фазу аклімації після тривалішого впливу гіпертермії на проростки жита вміст цитокінінів у надземній частині зростав, а в коренях озимого жита зменшувався. Такі флуктуації, на нашу думку, спрямовані на підтримання ростової активності й нормального функціонування рослин за несприятливих умов. У працях інших дослідників повідомлялося, що в рослин райграсу після тривалого перебування під впливом високих температур підвищувався рівень *транс*-зеатину [36], а в проростках гороху — ізопентеніладеніну й ізопентеніладенозину [37]. При формуванні реакції рослин арабідопсису на стрес 70 % білків теплового шоку виявилися цитокінінзалежними [38].

Штучна активація біосинтезу цитокінінів у проростків арабідопсису за умов теплового стресу приводила до позитивної регуляції експресії генів, що кодують білки, пов'язані з інтенсивністю фотосинтезу та антиоксидантної системи, підвищувала теплостійкість рослин [39]. Подібні результати отримано і в роботах зі злаками, зокрема у рослин *Agrostis stolonifera* надекспресія гена головного ферменту біосинтезу цитокінінів ізопентенілтрансферази індукувала накопичення стресзахисних білків за дії гіпертермії [40]. Фоліарна обробка цих рослин розчином зеатинрибозиду, яка призводила до зростання вмісту ендогенних цитокінінів, підвищувала вміст хлорофілу в листках, активність антиоксидантних ферментів, зменшувала пероксидне окиснення ліпідів і затримувала старіння за високої температури [41, 42]. Нанесення розчину БАП на стебла *Agrostis stolonifera* повністю нівелювало негативні наслідки теплового стресу [43].

В цілому, за даними літератури, зростання вмісту активних форм ендогенних цитокінінів унаслідок стимуляції біосинтезу або екзогенної обробки, зумовлює підвищення стрестолерантності рослин, що

дає підставу розглядати ці гормони як позитивні регулятори теплостійкості. Слід зазначити, що в наведених вище працях досліджували цілісні рослини, тоді як ми показали диференційовану реакцію надземної частини і коренів проростків на вплив гіпертермії щодо вмісту цитокінінів.

Таким чином, отримані нами результати вказують, що цитокініни виконують протилежні функції у коренях і листках рослин не тільки в нормі [44], а й за умов теплового стресу, що відбивається на ростових показниках рослин (див. рис. 1). Ці дані дещо суперечать результатам досліджень, виконаних на рослинах тютюну [8] й арабідопсису [34], де виявлено тенденцію до зниження рівня цитокінінів як у листках, так і в коренях після 2 год теплового стресу. На нашу думку, зростання рівня цитокінінів у коренях жита в наших експериментах може бути виявом високої стресостійкості жита сорту Богуславка, адже вищий вміст цитокінінів гальмує ріст і розвиток кореневої системи [45], а зниження темпів росту можна вважати захисною реакцією рослин [46]. Як відомо, зміни у метаболізмі цитокінінів за стресових умов залежать від стійкості сорту рослин [29, 47], отже, динаміка гормонів у проростків жита з високою толерантністю до стресів, вірогідно, є складовою механізму адаптації до несприятливих умов.

Підвищення рівнів активних форм цитокінінів у надземній частині очевидно сприяє й підтриманню провідності продохів і певного рівня транспірації для охолодження листків за дії високої температури. Це припущення базується на отриманих раніше результатах на рослинах тютюну, в яких зростання провідності продохів за умов теплового стресу було більшим у генномодифікованих рослин із підвищеним рівнем цитокінінів [8].

Через 5 діб відновлення після дії стресу рослини жита за ростовими показниками були більш подібні до 9-добових контрольних рослин. При цьому різниця в балансі ендогенних цитокінінів все ще залишалась доволі значною, зокрема вміст активних форм гормонів був на 20 % вищим порівняно з контролем. Раніше здатність відновлювати фітогормональний комплекс після гіпертермії до вихідного рівня при нормалізації температурного режиму було продемонстровано на проростках пшениці [48]. У рослин арабідопсису через 24 год після теплового стресу рівень цитокінінів починав зростати, але залишався удвічі нижчим за початковий [49]. Отримані нами результати показали, що гормональна система у проростків жита після гіпертермії відновила достатньо швидко. Відмінність між контрольними і дослідними рослинами можна пояснити тим, що в перших зниження вмісту цитокінінів відповідало природним віковим змінам, тоді як гіпертермія загальмувала ростові процеси у других і за своїм розвитком вони були «молодшими».

Отже, в результаті проведених досліджень було виявлено диференційований вплив гіпертермії на вміст окремих форм гормонів цитокінінової природи та їхню локалізацію в надземних і підземних органах рослин озимого жита сорту Богуславка. За короткотривалої дії стресу у фазу тривоги знижувався вміст активних форм цитокінінів у надземній частині і зростав — у коренях. Гальмування росту у фазу

акліматції за пролонгованої дії підвищеної температури супроводжува-
валося зростанням рівнів активних форм цитокінінів у надземній ча-
стині рослин і зниженням — у коренях. У період відновлення після
стресу ріст рослин і баланс цитокінінів поверталися до норми. Зазна-
чені флуктуації гормонів свідчать про безпосередню участь цито-
кінінів у регуляції адаптаційних процесів рослин озимого жита до
гіпертермії.

ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Abhinandan K., Skori L., Stanic M., Hickerson N., Jamshed M., Samuel M.A. Abiotic stress signaling in wheat — an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Front. Plant Sci.* 2018. **9**. P. 734. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00734>
2. Khan N., Bano A., Ali S., Babar M.A. Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regul.* 2020. **90**. P. 189—203. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00571-x>
3. Eyidogan F., Oz M.T., Yucel M., Oktem H.A. Signal transduction of phytohormones under abiotic stresses. *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Ed. Khan N., Nazar R., Iqbal N., Anjum N. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. P. 1—48. https://doi.org/10.1007/978-3-642-25829-9_1
4. Huang X., Hou L., Meng J., You H., Li Z., Gong Z., Yang S., Shi, Y. The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.* 2018. **11**(7). P. 970—982. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.05.001>
5. Javid M.G., Soroosshzadeh A., Moradi F., Sanavy S.A.M., Allahdadi I. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Australian J. Crop Plants.* 2011. **5**. P. 726—734.
6. Мусієнко М.М., Жук В.В., Бацманова Л.М. Протекторна роль цитокініну за дії теплового стресу на рослини пшениці. *Укр. ботан. журн.* 2014. **71**(2). С. 244—249. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.02.244>
7. Liu X., Huang B. Cytokinin effects on creeping bentgrass response to heat stress. *Crop Sci.* 2002. **42**. P. 466—472. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.4570>
8. Mackova H., Hronkova M., Dobra J., Tureckova V., Novak O., Lubovska Z., Motyka V., Haisel D., Hajek T., Prasil I.T., Gaudinova A., Storchova H., Ge E., Werner T., Schmulling T., Vankova R. Enhanced drought and heat stress tolerance of tobacco plants with ectopically enhanced cytokinin oxidase/dehydrogenase gene expression. *J. Exp. Bot.* 2013. **64**. P. 2805—2815. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert131>
9. Reguera M., Peleg Z., Abdel-Tawab Y.M., Tumimbang E.B., Delatorre C.A., Blumwald E. Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice. *Plant Physiol.* 2013. **163**. P. 1609—1622. <https://doi.org/10.1104/pp.113.227702>
10. Bielach A., Hrtyan M., Tognetti V.B. Plants under stress: Involvement of auxin and cytokinin. *Int. J. Mol. Sci.* 2017. **18**(7). P. 1427. <https://doi.org/10.3390/ijms18071427>
11. Cortleven A., Leuendorf J.E., Frank M., Pezzetta D., Bolt S., Schmulling T. Cytokinin action in response to abiotic and biotic stress in plants. *Plant, Cell Environ.* 2018. **42**(3). P. 998—1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
12. Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни в онтогенезі й адаптації злаків. *Фізіологія рослин і генетика*. 2020. **52**(1). С. 3—30. <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003>
13. Hagenblad J., Oliveira H.R., Forsberg N.E.G., Leino M.W. Geographical distribution of genetic diversity in *Secale* landrace and wild accessions. *BMC Plant Biol.* 2016. **16**. P. 23. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0710-y>
14. Симоненко Н.В., Скорик В.В., Жемойда В.Л. Результати селекційної роботи з озимим житом на Носівській селекційно-дослідній станції. *Рослинництво та грунтознавство*. 2019. **286**. P. 152—163.
15. Bushuk W. Rye: Production, Chemistry, and Technology (2nd edition). St. Paul, MN: AACC International, Inc. 2001. 239 p. [https://doi.org/10.1016/S0144-8617\(01\)00359-9](https://doi.org/10.1016/S0144-8617(01)00359-9)

16. Targonska M., Hromada-Judycka A., Bolibok-Bragoszewska H., Rakoczy-Trojanowska M. The specificity and genetic background of the rye (*Secale cereale* L.) tissue culture response. *Plant Cell Rep.* 2013. **32**(1). P. 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00299-012-1342-9>
17. Hossein Pour A., Aydin M., Haliloglu K. Plant regeneration system in recalcitrant rye (*Secale cereale* L.). *Biologia.* 2020. **75**. P. 1017–1028. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00395-9>
18. Zimny J., Michalsky K. Development of in vitro culture techniques for advancement of rye (*Secale cereale* L.) breeding. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Biologia.* 2019. **61**(1). P. 7–15. <https://doi.org/10.24425/abcsb.2019.127735>
19. Андрееенко С.С. Рост и развитие хлебных злаков и гречихи. *Физиология сельскохозяйственных растений.* **6**. 1970. С. 466–495.
20. Особливості технологій вирощування озимих зернових культур під урожай 2019 року (осінній комплекс робіт): рекомендації. Львів: Оброшино, 2018. 48 с.
21. Barnabas B., Jager K., Fecher A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell Environ.* 2008. **31**. P. 11–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>
22. Kolupaev Y.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Ryabchun N.I., Kirichenko V.V. Stress-protective responses of wheat and rye seedlings whose chilling resistance was induced with a donor of hydrogen sulfide. *Rus. J. Plant Physiol.* 2019. **66**. P. 540–547. <https://doi.org/10.1134/S1021443719040058>
23. Ndong C., Danyluk J., Huner N.P., Sarhan F. Survey of gene expression in winter rye during changes in growth temperature, irradiance or excitation pressure. *Plant Mol. Biol.* 2001. **45**. P. 691–703. <https://doi.org/10.1023/A:1010684719225>
24. Chumikina L.V., Arabova L.I., Kolpakova V.V., Topunov A.F. The role of phytohormones in the regulation of the tolerance of wheat, rye, and triticale seeds to the effect of elevated temperatures during germination. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2019. **55**. P. 59–66. <https://doi.org/10.1134/S0003683819010046>
25. Musatenko L., Vedenicheva N., Vasjuk V., Generalova V., Martyn G., Sytnik K. Phytohormones in seedlings of maize hybrids differing in their tolerance to high temperatures. *Russ. J. Plant Physiol.* 2003. **50**(4). P. 444–448. <https://doi.org/10.1023/A:1024704303406>
26. Kosova K., Vitamvas P., Urban M.O., Klima M., Roy A., Prasil I.T. Biological networks underlying abiotic stress tolerance in temperate crops — a proteomic perspective. *Int. J. Mol. Sci.* 2015. **16**(9). P. 20913–20942. <https://doi.org/10.3390/ijms160920913>
27. Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ: Наш формат, 2017. 200 с.
28. Cheikh N., Jones R.J. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (role of cytokinin/abscisic acid balance). *Plant Physiol.* 1994. **106**(1). P. 45–51. <https://doi.org/10.1104/pp.106.1.45>
29. Wang H.Q., Liu P., Zhang J.W., Zhao B., Ren B.Z. Endogenous hormones inhibit differentiation of young ears in maize (*Zea mays* L.) under heat stress. *Front. Plant Sci.* 2020. **11**. P. 533046. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.533046>
30. Wu C., Cui K., Wang W., Li Q., Fahad S., Hu Q., Huang J., Nie L., Mohapatra P.K., Peng S. Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin expression and fewer spikelets per panicle in rice. *Front. Plant Sci.* 2017. **8**. P. 371. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00371>
31. Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р., Мустафина А.Р., Вальке Р. Динамика содержания эндогенных цитокининов в побегах трансгенных и нетрансформированных проростков табака под влиянием теплового шока. *Физиология растений.* 1995. **42**. С. 694–697.
32. Todorova D., Genkov T., Vaseva-Gemisheva I., Alexieva V., Karanov E., Smith A., Hall M. Effect of temperature stress on the endogenous cytokinin content in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh plants. *Acta Physiol. Plant.* 2005. **27**. P. 13–18. <https://doi.org/10.1007/s11738-005-0031-5>
33. Farkhutdinov R.G., Kudoyarova G.R., Veselov S.Y., Valke R. Influence of temperature increase on evapotranspiration rate and cytokinin content in wheat seedlings. *Biol. Plant.* 1997. **39**. P. 289–291. <https://doi.org/10.1023/A:1000627916005>
34. Dobra J., Cerny M., Storchova H., Dobrev P., Skalak J., Jedelsky P.L., Luksanova H., Gaudinova A., Pesek B., Malbeck J., Vanek T., Brzobohaty B., Vankova R. The impact

- of heat stress targeting on the hormonal and transcriptomic response in *Arabidopsis*. *Plant Sci.* 2015. **231**. P. 52–61. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.11.005f>
35. Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Новітні аспекти дослідження цитокінінів: еволюція та взаємодія з іншими фітогормонами. *Физиология растений и генетика*. 2016. **48**(1). С. 3–19. <https://doi.org/10.15407/frg2016.01.003>
 36. Li M., Jannasch A.H., Jiang Y. Growth and hormone alterations in response to heat stress in perennial ryegrass accessions differing in heat tolerance. *J. Plant Growth Regul.* 2020. **39**. P. 1022–1029. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-10043-w>
 37. Vaseva I., Todorova D., Malbeck J., Travnickova A., Machackova I. Mild temperature stress modulates cytokinin content and cytokinin oxidase/dehydrogenase activity in young pea plants. *Acta Agron. Hung.* 2009. **57**. P. 33–40. <https://doi.org/10.1556/AAgr.57.2009.1.4>
 38. Cerny M., Jedelsky P., Novak J., Schlosser A., Brzobohaty B. Cytokinin modulates proteomic, transcriptomic and growth responses to temperature shocks in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.* 2014. **37**. P. 1641–1655. <https://doi.org/10.1111/pce.12270>
 39. Skalak J., Cerny M., Jedelsky P., Dobra J., Ge E., Novak J., Hronkova M., Dobrev P.I., Vankova R., Brzobohaty B. Stimulation of *ipt* overexpression as a tool to elucidate the role of cytokinins in high temperature responses of *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.* 2016. **67**. P. 2861–2873. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw129>
 40. Xu Y., Gianfagna T., Huang B. Proteomic changes associated with expression of a gene (*ipt*) controlling cytokinin synthesis for improving heat tolerance in a perennial grass species. *J. Exp. Bot.* 2010. **61**(12). P. 3273–3289. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq149>
 41. Veerasamy M., He Y., Yuang B. Leaf senescence and protein metabolism in creeping bentgrass exposed to heat stress and treated with cytokinins. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 2007. **132**. P. 467–472. <https://doi.org/10.21273/JASHS.132.4.467>
 42. Xu Y., Tian J., Gianfagna T., Huang B. Effects of SAG12-*ipt* expression on cytokinin production, growth and senescence of creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.) under heat stress. *Plant Growth Regul.* 2009. **57**. P. 281. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155437>
 43. Wu C., Cui K., Wang W., Li Q., Fahad S., Hu Q., Huang J., Nie L., Peng S. Heat-induced phytohormone changes are associated with disrupted early reproductive development and reduced yield in rice. *Sci. Rep.* 2016. **6**. P. 34978. <https://doi.org/10.1038/srep34978>
 44. Kieber J.J., Schaller G.E. Cytokinin signaling in plant development. *Development*. 2018. **145**(4). P. dev149344. <https://doi.org/10.1242/dev.149344>
 45. Jing H., Strader L.C. Interplay of auxin and cytokinin in lateral root development. *Int. J. Mol. Sci.* 2019. **20**. P. 486. <https://doi.org/10.3390/ijms20030486>
 46. Balla K., Karsai I., Bonis P., Kiss T., Berki Z., Horvath A., Mayer M., Bencze S., Veisz O. Heat stress responses in a large set of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) depend on the timing and duration of stress. *PLoS One*. 2019. **14**(9). P. e0222639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222639>
 47. Kalapos B., Novak A., Dobrev P., Nagy T., Vitamvas P., Marincs F., Galiba G., Vankova R. Effects of the winter wheat Cheyenne 5A substitute chromosome on dynamics of abscisic acid and cytokinins in freezing-sensitive Chinese Spring genetic background. *Front. Plant Sci.* 2017. **8**. P. 2033. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02033>
 48. Веселов А.П., Лобов В.П., Олюнина Л.Н. Изменение в содержании фитогормонов в ответной реакции растений при тепловом шоке и в период его последствий. *Физиология растений*. 1998. **45**. С. 709–715.
 49. Prerostova S., Dobrev P.I., Kramna B., Gaudinova A., Knirsch V., Spichal L., Zatloukal M., Vankova R. Heat acclimation and inhibition of cytokinin degradation positively affect heat stress tolerance of *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* 2020. **11**. P. 87. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00087>

Отримано 20.01.2021

REFERENCES

1. Abhinandan, K., Skori, L., Stanic, M., Hickerson, N., Jamshed, M. & Samuel, M.A. (2018). Abiotic stress signaling in wheat — an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Front. Plant Sci.*, 9, p. 734. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00734>

2. Khan, N., Bano, A., Ali, S. & Babar, M.A. (2020). Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regul.*, 90, pp. 189-203. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00571-x>
3. Eyidogan, F., Oz, M.T., Yucel, M. & Oktem, H.A. (2012). Signal transduction of phytohormones under abiotic stresses. *Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants*. Ed. Khan, N., Nazar, R., Iqbal, N., Anjum, N. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 1-48. https://doi.org/10.1007/978-3-642-25829-9_1
4. Huang, X., Hou, L., Meng, J., You, H., Li, Z., Gong, Z., Yang, S. & Shi, Y. (2018). The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.*, 11, No. 7, pp. 970-982. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.05.001>
5. Javid, M.G., Soroosshzadeh, A., Moradi, F., Sanavy, S.A.M. & Allahdadi, I. (2011). The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants. *Australian J. Crop Plants*, 5, pp. 726-734.
6. Musienko, M.M., Zhuk, V.V. & Batsmanova, L.M. (2014). Protective role of cytokinin under the heat stress on wheat plants. *Ukr. Bot. J.*, 71, No. 2, pp. 244-249. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.02.244> [in Ukrainian].
7. Liu, X. & Huang, B. (2002). Cytokinin effects on creeping bentgrass response to heat stress. *Crop Sci.*, 42, pp. 466-472. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.4570>
8. Mackova, H., Hronkova, M., Dobra, J., Tureckova, V., Novak, O., Lubovska, Z., Motyka, V., Haisel, D., Hajek, T., Prasil, I.T., Gaudinova, A., Storchova, H., Ge, E., Werner, T., Schmulling, T. & Vankova, R. (2013). Enhanced drought and heat stress tolerance of tobacco plants with ectopically enhanced cytokinin oxidase/dehydrogenase gene expression. *J. Exp. Bot.*, 64, pp. 2805-2815. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert131>
9. Reguera, M., Peleg, Z., Abdel-Tawab, Y.M., Tumimbang, E.B., Delatorre, C.A. & Blumwald, E. (2013). Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice. *Plant Physiol.*, 163, pp. 1609-1622. <https://doi.org/10.1104/pp.113.227702>
10. Bielach, A., Hrtyan, M. & Tognetti, V.B. (2017). Plants under stress: Involvement of auxin and cytokinin. *Int. J. Mol. Sci.*, 18, No. 7, p. 1427. <https://doi.org/10.3390/ijms18071427>
11. Cortleven, A., Leuendorf, J.E., Frank, M., Pezzetta, D., Bolt, S. & Schmulling, T. (2018). Cytokinin action in response to abiotic and biotic stress in plants. *Plant, Cell & Environment.*, 42, No. 3, pp. 998-1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
12. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2020). Cytokinins in cereals ontogenesis and adaptation. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 1, pp. 3-30. <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003> [in Ukrainian].
13. Hagenblad, J., Oliveira, H.R., Forsberg, N.E.G. & Leino, M.W. (2016). Geographical distribution of genetic diversity in *Secale* landrace and wild accessions. *BMC Plant Biol.*, 16, p. 23. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0710-y>
14. Simonenko, N.V., Skorik, V.V. & Zhemoida, V.L. (2019). Results of selection work with winter rye at Nosivka breeding and research station. *Roslynnystvo i Gruntoznavstvo*, 286, pp. 152-163 [in Ukrainian].
15. Bushuk, W. (2001). *Rye: Production, Chemistry, and Technology* (2nd edition). St. Paul, MN: AACCC International, Inc. 239 p. [https://doi.org/10.1016/S0144-8617\(01\)00359-9](https://doi.org/10.1016/S0144-8617(01)00359-9)
16. Targonska, M., Hromada-Judycka, A., Bolibok-Bragoszewska, H. & Rakoczy-Trojanowska, M. (2013). The specificity and genetic background of the rye (*Secale cereale* L.) tissue culture response. *Plant Cell Rep.*, 32, No. 1, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1007/s00299-012-1342-9>
17. Hossein Pour, A., Aydin, M. & Haliloglu, K. (2020). Plant regeneration system in recalcitrant rye (*Secale cereale* L.). *Biologia*, 75, pp. 1017-1028. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00395-9>
18. Zimny, J. & Michalsky, K. (2019). Development of in vitro culture techniques for advancement of rye (*Secale cereale* L.) breeding. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Biologia*, 61, No. 1, pp. 7-15. <https://doi.org/10.24425/abcsb.2019.127735>
19. Andreenko, S.S. (1970). Growth and development of cereals and buckwheat. In: *Physiology of agricultural plants*, Vol. VI, pp. 466-495 [in Russian].
20. Features of technologies for growing winter cereals for the 2019 harvest (autumn complex of works): recommendations (2018). Lviv: Obroshino [in Ukrainian].

21. Barnabas, B., Jager, K. & Fecher, A. (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment.*, 31, pp. 11-38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x>
22. Kolupaev, Y.E., Horielova, E.I., Yastreb, T.O., Ryabchun, N.I. & Kirichenko, V.V. (2019). Stress-protective responses of wheat and rye seedlings whose chilling resistance was induced with a donor of hydrogen sulfide. *Rus. J. Plant Physiol.*, 66, pp. 540-547. <https://doi.org/10.1134/S1021443719040058>
23. Ndong, C., Danyluk, J., Huner, N.P. & Sarhan, F. (2001). Survey of gene expression in winter rye during changes in growth temperature, irradiance or excitation pressure. *Plant Mol. Biol.*, 45, pp. 691-703. <https://doi.org/10.1023/A:1010684719225>
24. Chumikina, L.V., Arabova, L.I., Kolpakova, V.V. & Topunov, A.F. (2019). The role of phytohormones in the regulation of the tolerance of wheat, rye, and triticale seeds to the effect of elevated temperatures during germination. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 55, pp. 59-66. <https://doi.org/10.1134/S0003683819010046>
25. Musatenko, L., Vedenicheva, N., Vasjuk, V., Generalova, V., Martyn, G. & Sytnik, K. (2003). Phytohormones in seedlings of maize hybrids differing in their tolerance to high temperatures. *Rus. J. Plant Physiol.*, 50, No. 4, pp. 444-448. <https://doi.org/10.1023/A:1024704303406>
26. Kosova, K., Vitamvas, P., Urban, M.O., Klima, M., Roy, A. & Prasil, I.T. (2015). Biological networks underlying abiotic stress tolerance in temperate crops — a proteomic perspective. *Int. J. Mol. Sci.*, 16, No. 9, pp. 20913-20942. <https://doi.org/10.3390/ijms160920913>
27. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2020). Cytokinins as a plant ontogenesis regulators under different living conditions. Kyiv: Nash Format, 200 p. [in Ukrainian].
28. Cheikh, N. & Jones, R.J. (1994). Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (role of cytokinin/abscisic acid balance). *Plant Physiol.*, 106, No. 1, pp. 45-51. <https://doi.org/10.1104/pp.106.1.45>
29. Wang, H.Q., Liu, P., Zhang, J.W., Zhao, B. & Ren, B.Z. (2020). Endogenous hormones inhibit differentiation of young ears in maize (*Zea mays* L.) under heat stress. *Front. Plant Sci.*, 11, p. 533046. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.533046>
30. Wu, C., Cui, K., Wang, W., Li, Q., Fahad, S., Hu, Q., Huang, J., Nie, L., Mohapatra, P.K. & Peng, S. (2017). Heat-induced cytokinin transportation and degradation are associated with reduced panicle cytokinin expression and fewer spikelets per panicle in rice. *Front. Plant Sci.*, 8, p. 371. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00371>
31. Veselov, S.Yu., Kudoyarova, G.R., Mustafina, A.R. & Valke, R. (1995). Dynamics of the endogenous cytokinins content in the shoots of transgenic and non-transformed tobacco seedlings under the influence of heat shock. *Fiziologija rastenij*, 42, pp. 694-697 [in Russian].
32. Todorova, D., Genkov, T., Vaseva-Gemisheva, I., Alexieva, V., Karanov, E., Smith, A. & Hall, M. (2005). Effect of temperature stress on the endogenous cytokinin content in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh plants. *Acta Physiol. Plant.*, 27, pp. 13-18. <https://doi.org/10.1007/s11738-005-0031-5>
33. Farkhutdinov, R.G., Kudoyarova, G.R., Veselov, S.Y. & Valke, R. (1997). Influence of temperature increase on evapotranspiration rate and cytokinin content in wheat seedlings. *Biol. Plant.*, 39, pp. 289-291. <https://doi.org/10.1023/A:1000627916005>
34. Dobra, J., Cerny, M., Storchova, H., Dobrev, P., Skalák, J., Jedelsky, P.L., Luksanova, H., Gaudinova, A., Pesek, B., Malbeck, J., Vanek, T., Brzobohaty, B. & Vankova, R. (2015). The impact of heat stress targeting on the hormonal and transcriptomic response in *Arabidopsis*. *Plant Sci.*, 231, pp. 52-61. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.11.005f>
35. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2016). Modern aspects of cytokinins studies: evolution and crosstalk with other phytohormones. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 1, pp. 3-19. <https://doi.org/10.15407/frg2016.01.003> [in Ukrainian].
36. Li, M., Jannasch, A.H. & Jiang, Y. (2020). Growth and hormone alterations in response to heat stress in perennial ryegrass accessions differing in heat tolerance. *J. Plant Growth Regul.*, 39, pp. 1022-1029. <https://doi.org/10.1007/s00344-019-10043-w>
37. Vaseva, I., Todorova, D., Malbeck, J., Travnickova, A. & Machackova, I. (2009). Mild temperature stress modulates cytokinin content and cytokinin oxidase/dehydrogenase activity in young pea plants. *Acta Agron. Hung.*, 57, pp. 33-40. <https://doi.org/10.1556/AAgr.57.2009.1.4>

38. Cerny, M., Jedelsky, P., Novak, J., Schlosser, A. & Brzobohaty, B. (2014). Cytokinin modulates proteomic, transcriptomic and growth responses to temperature shocks in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.*, 37, pp. 1641-1655. <https://doi.org/10.1111/pce.12270>
39. Skalak, J., Cerny, M., Jedelsky, P., Dobra, J., Ge, E., Novak, J., Hronkova, M., Dobrev, P.I., Vankova, R. & Brzobohaty, B. (2016). Stimulation of ipt overexpression as a tool to elucidate the role of cytokinins in high temperature responses of *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 2861-2873. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw129>
40. Xu, Y., Gianfagna, T. & Huang, B. (2010). Proteomic changes associated with expression of a gene (ipt) controlling cytokinin synthesis for improving heat tolerance in a perennial grass species. *J. Exp. Bot.*, 61, No. 12, pp. 3273-3289. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq149>
41. Veerasamy, M., He, Y. & Yuang, B. (2007). Leaf senescence and protein metabolism in creeping bentgrass exposed to heat stress and treated with cytokinins. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.*, 132, pp. 467-472. <https://doi.org/10.21273/JASHS.132.4.467>
42. Xu, Y., Tian, J., Gianfagna, T. & Huang, B. (2009). Effects of SAG12-ipt expression on cytokinin production, growth and senescence of creeping bentgrass (*Agrostis stolonifera* L.) under heat stress. *Plant Growth Regul.*, 57, p. 281. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155437>
43. Wu, C., Cui, K., Wang, W., Li, Q., Fahad, S., Hu, Q., Huang, J., Nie, L. & Peng, S. (2016). Heat-induced phytohormone changes are associated with disrupted early reproductive development and reduced yield in rice. *Sci. Rep.*, 6, p. 34978. <https://doi.org/10.1038/srep34978>
44. Kieber, J.J. & Schaller, G.E. (2018). Cytokinin signaling in plant development. *Development*, 145, No. 4, pp. dev149344. <https://doi.org/10.1242/dev.149344>
45. Jing, H. & Strader, L.C. (2019). Interplay of auxin and cytokinin in lateral root development. *Int. J. Mol. Sci.*, 20, p. 486. <https://doi.org/10.3390/ijms20030486>
46. Balla, K., Karsai, I., Bonis, P., Kiss, T., Berki, Z., Horvath, A., Mayer, M., Bencze, S. & Veisz, O. (2019). Heat stress responses in a large set of winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) depend on the timing and duration of stress. *PLoS One*, 14, No. 9, p. e0222639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222639>
47. Kalapos, B., Novak, A., Dobrev, P., Nagy, T., Vitamvas, P., Marincs, F., Galiba, G. & Vankova, R. (2017). Effects of the winter wheat Cheyenne 5A substitute chromosome on dynamics of abscisic acid and cytokinins in freezing-sensitive Chinese Spring genetic background. *Front. Plant Sci.*, 8, p. 2033. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02033>
48. Veselov, A.P., Lobov, V.P. & Olunina, L.N. (1998). Changes in the phytohormone content in the response of plants to heat shock and during its aftereffect. *Fiziologija rastenij*, 45, pp. 709-715 [in Russian].
49. Prerostova, S., Dobrev, P.I., Kramna, B., Gaudinova, A., Knirsch, V., Spichal, L., Zatloukal, M. & Vankova, R. (2020). Heat acclimation and inhibition of cytokinin degradation positively affect heat stress tolerance of *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.*, 11, p. 87. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00087>

Received 20.01.2021

ENDOGENOUS CYTOKININS OF *SECALE CEREALE* L. UNDER HIGH TEMPERATURE IMPACT: DYNAMICS AND LOCALIZATION IN THE ALARM, ACCLIMATION AND RECOVERY PHASE

N.P. Vedenicheva, M.M. Shcherbatyuk, I.V. Kosakivska

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine
e-mail: vedenicheva@ukr.net

The effect of high temperature stress on the cytokinins content in the overground part and roots of winter rye (*Secale cereale* L.) plants of the Boguslavka variety was studied under conditions of pot experiment. Plants were grown from seeds for 7 days at an air temperature of +16 °C, stress was created by transferring them to a thermostat with a temperature of

+35 °C for 2 h (alarm stage) or twice for 6 h for two days (acclimation stage). Plants were also analyzed 5 days after the end of stressor action (recovery stage). The cytokinins qualitative composition and quantitative content were investigated by high performance liquid chromatography on Agilent 1200 LC liquid chromatograph with diode-matrix detector G 1315 B (USA). Significant changes in morphometric parameters, which reflected the inhibition of growth processes in rye plants under heat stress, were detected after two days of the experiment, while the pool of endogenous cytokinins considerable changed after 2 h of hyperthermia. In particular, concentration of *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside notably decreased in the overground part, and in the roots — increased. The accumulation of free cytokinins was observed in the overground part of rye seedlings after two days of exposure to heat stress, at the same time a decrease in their levels was recorded in the roots. After a 5-day recovery period, the experimental plants differed from the control by a higher content of *trans*-zeatin and *trans*-zeatin riboside (approximately by 20 %) both in the overground part and in the roots. In general, studies have shown that hyperthermia has a differentiated effect on the content of individual cytokinins and their localization in the overground and underground parts of winter rye seedlings of Boguslavka variety. The detected fluctuations of cytokinins indicate their direct participation in the regulation of winter rye plants adaptation to the hyperthermia action.

Key words: *Secale cereale* L., cytokinins, growth, hyperthermia, stress, adaptation.