

<https://doi.org/10.15407/frg2024.02.130>

УДК 581.192:58.081

ЗНАЧЕННЯ ФІТОГОРМОНІВ У РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ ТА ФОРМУВАННІ СТРЕСОСТІЙКОСТІ КУЛЬТУРНИХ ЗЛАКІВ

І.В. КОСАКІВСЬКА, М.М. ЩЕРБАТЮК, В.А. ВАСЮК, Л.В. ВОЙТЕНКО

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01004 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: chrom.botany@ukr.net*

Дослідження впливу абіотичних стресів на ріст, розвиток і продуктивність культурних злаків належить до провідних завдань сучасної біологічної науки. Для подолання стресового впливу, рослини змінюють алгоритм свого розвитку через морфологічні, фізіологічні та біохімічні реакції. Завдяки цьому знижується стресове навантаження, зменшуються пошкодження, полегшується процес відновлення. За оптимальних і стресових умов фітогормони мають вирішальне значення в регуляції всіх етапів життєвого циклу рослин — від проростання насіння до старіння. Вони є тригерами сигнальних шляхів, а також ініціюють каскад реакцій, які допомагають рослині адаптуватись до стресових впливів. Тому визначення вмісту і сайтів локалізації фітогормонів має важливе значення для пошуку шляхів управління швидкістю росту і розвитку рослин та формування у неї стресостійкості. Абсцизова кислота є одним із найдослідженіших гормонів, задіяних у формуванні реакцій на абіотичні стреси. Стрес-індуковане накопичення АБК, як один із механізмів уповільнення метаболізму, дає змогу рослинам адаптуватись до дії несприятливих чинників. У формуванні адаптивних реакцій рослин важливу роль відіграють цитокініни та ауксини, зміни у вмісті й розподілі яких за дії стресів зафіксовані в багатьох рослин. Гібереліни пов'язані з ключовими процесами розвитку, тому вони є важливими для точної реалізації генетичних програм рослин. Механізм формування стресостійкості за участі саліцилової кислоти досить складний і до кінця не з'ясований. Гормон посилює продукування осмолітів, антиоксидантну активність і взаємодіє з іншими гормонами. Перспективним підходом підвищення стійкості та врожайності культурних злаків є екзогенна обробка рослин фітогормональними препаратами, яка успішно використовується для зменшення негативних впливів стресорів. Передпосівне праймування забезпечує оптимальні умови для запуску метаболічних процесів проростання, допомагає мінімізувати виникнення та прояв проблем, пов'язаних із якістю та структурою насіння, забезпечує рівномірні сильні сходи. Праймування активує метаболічні процеси, завдяки чому покращується ріст, а також спричинює зміни в балансі та розподілі ендогенних гормонів в органах рослин. Механізми, внаслідок яких праймування екзогенними фітогормонами покращує проростання насіння, наступний ріст і розвиток рослин, досліджені недостатньо. В огляді ми зосередили увагу на нещодавніх роботах, пов'язаних із участю ендогенних

Цитування: Косаківська І.В., Щербатюк М.М., Васюк В.А., Войтенко Л.В. Значення фітогормонів у регуляції росту та формуванні стресостійкості культурних злаків. *Фізіологія рослин і генетика*. 2024. 56, № 2. С. 130—150.
<https://doi.org/10.15407/frg2024.02.130>

і екзогенних фітогормонів у регуляції росту та індукції стійкості культурних злаків до абіотичних стресів.

Ключові слова: культурні злаки, фітогормони, ріст, стресостійкість, сигнальні системи.

Вивчення механізмів формування стійкості рослин до несприятливих умов довкілля належить до найактуальніших завдань біологічної науки. Це зумовлено глобальними кліматичними змінами та антропогенним навантаженням на біосферу, до якого в останні роки через війну додалось значне забруднення ґрунтів, атмосферного повітря та водойм важкими металами. Від 24 лютого 2022 року Україна втратила 19,3 % посівних площ. Понад 5 млн га орних земель в Україні не використовуються внаслідок війни. Це підтверджують результати дослідження Міжнародного центру української перемоги та Мережі захисту національних інтересів АНТС про вплив російської агресії на світову продовольчу безпеку [1].

Фітогормони належать до найважливіших ендогенних речовин, задіяних у модуляції фізіологічних і молекулярних реакцій, які забезпечують виживання рослин за несприятливих умов [2, 3]. Вони взаємодіють між собою, утворюючи складну мережу тісно переплетених шляхів біосинтезу, метаболізму, транспорту й сигналінгу [4]. Фітогормони відіграють велику роль у регуляції всіх етапів життєвого циклу рослин — від проростання насіння до старіння, тому визначення їх вмісту і сайтів локалізації має важливе значення для пошуку шляхів управління швидкістю росту і розвитку рослини та формування у неї стресостійкості. Також вони виконують функцію медіаторів у трансдукції сигналів, що надходять з довкілля.

Найдослідженішим стресовим гормоном є абсцизова кислота (АБК), зростання вмісту якої за дії стресорів спричинює закриття продихів з наступним зменшенням транспірації і втрат води. Зміни в концентрації ендогенної АБК є сигналом для експресії генів, що кодують білки, які є чутливими до стресу і безпосередньо задіяні в формуванні стійкості рослин [5]. Саліцилова кислота (СК) регулює ріст, розвиток, фотосинтез, дихання, транспірацію, підвищує стійкість рослин до дії важких металів, озону, ультрафіолетового випромінювання, високої температури, засолення [6]. Гібереліни регулюють лінійний ріст стебла, пагонів і коренів, стимулюють цвітіння, контролюють процеси проростання насіння, зменшують наслідки, спричинені абіотичними стресами, функціонують односпрямовано з ауксинами і виступають антагоністами цитокінінів і АБК [7, 8]. Цитокініни є головним регулятором клітинного циклу та багатьох процесів розвитку, знижують наслідки надмірного освітлення та змін фотоперіоду [9]. Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) — один з найпоширеніших ауксинів — регулює розтягнення та поділ клітин, ембріогенез, формування коренів, тропізми. За дії негативних чинників вміст ендогенної ІОК зменшується, однак сигнальні шляхи гормону та механізми, що регулюються цим ауксином при стресах, остаточно не з'ясовані [10].

Останніми роками все більше уваги приділяється множинному гормональному контролю відповіді рослин на стрес і взаємодії між

гормонами. Цей огляд має на меті проаналізувати та систематизувати новітні знання щодо ролі ендогенних і екзогенних фітогормонів у формуванні адаптаційної відповіді на дію абіотичних стресів. З огляду на постійно зростаюче антропогенне й кліматичне навантаження, цю інформацію можна використати для відбору та створення адаптованих генотипів культурних злаків.

Ендогенні фітогормони в індукції стресостійкості. Абсцизова кислота, активність якої визначається концентрацією й розподілом у клітинах, тканинах та органах рослини, належить до головних регуляторів стресових реакцій [11]. За дії стресів концентрація гормону стрімко зростає, відбувається гальмування метаболічних процесів і росту загалом. Це сприяє збереженню життєздатності в несприятливих умовах і забезпечує подальше відновлення після припинення стресового впливу. Регулюючи продихову активність, АБК посилює стресостійкість рослин [12, 13]. Гормон контролює поглинання і транспорт води кореневою системою [14], активує ріст коренів і уповільнює ріст пагонів [15]. АБК відіграє значну роль в акумуляції білків теплового шоку (БТШ). Експресія факторів синтезу низькомолекулярних БТШ 17.2, БТШ 17.4 і БТШ 26 індукується АБК-сигналіном за дії теплового стресу [16]. Завдяки перехресчуванню сигнальних шляхів АБК і БТШ 70 забезпечується захист нативних білків і ферментів від неправильного згортання і протеолізу [17, 18]. Індукована АБК за дії високої температури надекспресія генів *TaHsfC2a-B* приводить до активації генів *TaHSP70d* і *TaGalSyn*, внаслідок чого поліпшується жаростійкість зерна пшениці під час наливання [19]. Здатність АБК переміщуватись на великі відстані дає змогу гормону виконувати роль критичного месенджера стресового стану. Транспорт АБК є дифузійним процесом, який відбувається за участі АБК-транспортерів при проходженні крізь біологічні мембрани [20]. Вважають, що при стресах, за участі АБК здійснюється зв'язок між коренем і стеблом, регулюється транспорт води та солей, а при взаємодії з іншими сигнальними молекулами — гормон контролює комунікацію між органами [21, 22].

АБК визнана головним тригером сигнального каскаду при формуванні відповіді злаків на дію посухи. Рецептори та основні чинники трансдукції АБК-сигналіну ідентифіковані в таких культурних злаків як пшениця, рис, кукурудза та ячмінь [23]. Активація біосинтезу АБК [24] та надекспресія компонентів сигнального шляху гормону [25] підвищували посухостійкість. У першому випадку зменшувалась апертура продихів і відбувались стрес-індуковані зміни транскриптому, тоді як у другому були ідентифіковані лише зміни у транскриптомі. Накопичення ендогенної АБК за умов посухи відіграє важливу роль у підтриманні росту коренів [26], формуванні та подовженні кореневих волосків [22, 27]. За умов теплового стресу АБК накопичувалась у коренях і пагонах рослин пшениці та спельти [28, 29], тоді як після помірної ґрунтової посухи вміст гормону зростав у коренях пшениці й пагонах спельти [30]. Відновлення після теплового стресу характеризувалось накопиченням ендогенної АБК у пшениці та зменшенням у спельти [28, 29], а відновлення після впливу помірної ґрунтової посухи супроводжувалось значним зменшен-

ням вмісту АБК в рослинах спеліти і незначним зростанням в рослинах пшениці, при цьому показники у післястресових рослин перевищували контрольні [30]. АБК відіграє важливу роль в індукції стійкості до дії низької температури. Дефіцит АБК пригнічував реакцію на дію низької температури рослин ячменю на ранніх етапах розвитку, порушуючи ультраструктуру хлоропластів, змінюючи метаболізм крохмалю та сахарози, знижуючи активність антиоксидантних ензимів і спричинюючи зміни в гормональному гомеостазі [31].

Саліцилова кислота (СК) підвищує стійкість рослин до широкого спектра абіотичних стресів [32, 33, 34]. Механізм формування стресостійкості за дії СК достатньо складний і до кінця не з'ясований. Він поєднує продукування осмолітів, індукцію антиоксидантної активності та взаємодію з іншими гормонами [35]. Накопичення ендогенної СК у відповідь на водний стрес спостерігали в рослинах сої [36], за умови сольового стресу — в рослинах кукурудзи [36], забруднення важкими металами (цинком) — в озимій пшениці [37]. За дефіциту води вміст СК зростав у коренях і не змінювався у надземній частині ячменю [38]. У АБК-дефіцитних мутантів ячменю вміст СК за дії низької температури зменшувався, але був вищим, ніж у дикого генотипу [39]. У рослинах пшениці й спеліти зростання вмісту ендогенної СК у відповідь на ґрунтову посуху було в межах 17—19 %, хоча кількість конститутивної та стрес-індукованої СК у пшениці була в рази вищою, ніж у спеліти. Виразніші зміни зафіксовані в коренях рослин [30]. Після теплового стресу відбулось зменшення вмісту СК у рослинах пшениці, тоді як у спеліти вміст гормону зріс [40]. У період відновлення після посухи і теплового стресу вміст СК у пшениці був у межах показників контрольних рослин. Натомість у спеліти у відповідний період зміни у вмісті гормону зафіксовані не були, проте цей показник значно перевищував такий у контрольних нестресованих рослин [30, 40]. Вміст СК в рослинах за абіотичних стресів зростає повільніше, ніж посилюється генерація активних форм кисню (АФК) [41], через що СК розглядають як сигнальну молекулу, задіяну в сприйнятті, посиленні та трансдукції первинних АФК-сигналів.

Гібереліни задіяні у регуляції росту та формуванні реакції на негативні зовнішні впливи. Зменшення вмісту гіберелінів за дії стресорів обмежує ріст, водночас посилений біосинтез гормону запобігає можливим пошкодженням [42, 43]. Експресія генів, які кодують задіяні в синтезі гіберелінів ферменти, регулюється зовнішніми сигналами. Так, за дії негативних чинників синтез гіберелінів пригнічується внаслідок експресії генів *GA2ox*, які кодують GA2-інактивуючі ензими, а також гена *DELLA RGL3*, який кодує супресор росту [42]. Мутантні лінії зі зниженим вмістом гіберелінів проявляли соле- і посухостійкість завдяки зменшенню біосинтезу або посиленню деградації гормону [44]. У коренях емеру *Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* за дії посухи збільшувався вміст гіберелінів, посилювався ріст коренів і гальмувався ріст пагонів [45]. Задіяні у синтезі та сигналінгу гіберелінів гени *SD1*, *GDD1*, *SLR1*, *EUI*, *GID1*, *SD1* та *D1* регулювали ріст і розвиток органів рослин рису, врожайність і формування реакції на стрес [42, 46]. Маніпулювання рівнем гіберелінів у карликових сортів

рису приводило до збільшення врожаю зерна, розгалуження кореневої системи та підвищення посухостійкості [47]. За дії низької температури в пагонах і коренях озимої та ярої пшениці рівні біологічно активних гіберелінів знижувались, а рівні неактивних гідроксильованих форм зростали, що призводило до швидкого пригнічення росту [48]. За дії високої температури й ґрунтової посухи вміст ендogenous гіберелінів (ГК₃ та ГК₄) зменшився в коренях і пагонах пшениці та спелти, але виразніше в рослинах спелти. Після відновлення вміст гормону зріс більше в рослинах спелти та досяг показників нестресованих контрольних рослин [30, 40]. Холодовий стрес знижував рівні ендogenous ГК₄ і ГК₇ у пиляках рису та не впливав на вміст їх попередника ГК₁₂, що було зумовлено зниженням активності *GA20ox3* та *GA3ox1* [49].

Вплив високої температури на баланс цитокінінів досліджено здебільшого в репродуктивний період розвитку злаків [50]. У суцвіттях і коренях рису за дії високої температури вміст активних форм цитокінінів зменшувався [51]. За нетривалого теплового стресу спостерігалися зміни у вмісті окремих форм цитокінінів у рослинах пшениці [52] та жита [53]. Після теплового стресу сумарний вміст цитокінінів в органах пшениці істотно зріс, натомість в органах спелти зменшився більше ніж удвічі [40]. Помірна ґрунтова посуха стимулювала накопичення активного *транс*-зеатину та неактивного ізопентеніладеніну в надземній частині й коренях пшениці Подолька. Водночас у надземній частині спелти сорту Франкенкорн вміст усіх досліджуваних ізоформ цитокінінів зменшився, тоді як у коренях — істотно зріс. Після відновлення вміст цитокінінів в органах спелти не досяг рівня контрольних зразків. Натомість накопичення цитокінінів у надземній частині й коренях пшениці при відновленні тривало активніше, ніж у контрольних рослинах [30].

Холодовий стрес спричиняв швидке зниження вмісту біоактивних цитокінінів у листках озимої пшениці з подальшим відновленням в процесі акліматії [54], однак у ярої пшениці ця відповідь була слабшою й повільнішою [48]. Зниження вмісту цитокінінів переважно відбувається за надекспресії гена цитокініноксидази/дегідрогенази (СКХ) [55]. Експресія СКХ призводила до сповільнення темпів росту та збільшення вмісту захисних сполук, що сприяло підвищенню посухостійкості ячменю [56].

Зміни у вмісті ендogenous ауксинів у відповідь на різні абіотичні стреси спостерігалися в багатьох сільськогосподарських рослин. Вони зумовлені змінами у спрямованості й інтенсивності транспортних потоків ауксинів на великі відстані (з пагонів до коренів) та короткі — у місцях локального біосинтезу, а також метаболічними перетвореннями [57]. Пригнічення експресії генів біосинтезу ІОК *YUC2* та *YUC6* за дії високої температури призводило до зменшення вмісту ауксинів у пиляках ячменю, що гальмувало розвиток пилку, негативно вплинуло на ріст рослин, знизило їх врожайність [58]. Зменшення вмісту ІОК та зростання кількості АБК спостерігалось у колосках рису за теплового стресу [59]. Після теплового стресу, за попередньої обробки рослин рису цитокініновими препаратами, в колосках зростав рівень ІОК, тоді як вміст АБК — знижувався [60]. За надекспресії

гена *OsGH3-2*, який знижує вміст вільної ІОК, зменшувались посухостійкість і рівень ендогенної АБК в рослинах рису [61]. В умовах посухи накопичені у кореневій системі пшениці ауксини регулювали використання води в денні та нічні години і модулювали гідравлічні властивості, підтримували водозабезпечення й підвищували врожайність [62]. Короткотривалий холодний стрес спричинював гальмування росту та зниження вмісту ІОК у чутливого сорту *Digitaria eriantha* (родини Роасеаеа) в період відновлення, тоді як стійкий сорт, навпаки, характеризувався підвищеним рівнем гормону [63]. Після теплового стресу в рослинах пшениці й спелти вміст ендогенної ІОК зменшувався, особливо в надземній частині, а найнижчі кількості гормону були виявлені в коренях [28, 29]. За умов помірної ґрунтової посухи вміст ендогенної ІОК у надземній частині й коренях рослин пшениці та спелти знижувався, а після відновлення — зростав, проте був нижчий за контрольний рівень [30].

Загалом зміни в характері акумуляції, локалізації та співвідношенні між фітогормонами окремих класів у органах культурних злаків за дії абіотичних стресів розглядаються нами як один із головних чинників, який активує стрес-протекторну систему та формує стратегію адаптації. Узагальнені відомості щодо впливу абіотичних стресів на вміст ендогенних фітогормонів і їхні ефекти наведені на рис. 1.

Екзогенні фітогормони в індукції стресостійкості. Перспективним підходом підвищення стійкості та врожайності злаків є екзогенна обробка рослин фітогормональними препаратами, яка успішно застосовується для зменшення негативних впливів [64]. Так, передпосівне праймування забезпечує оптимальні умови для запуску метаболічних процесів проростання, допомагає мінімізувати виникнення та прояв проблем, пов'язаних із якістю та структурою насіння, забезпечує по-

Гормональні ефекти	Тепловий стрес	Холодовий стрес	Посуха
Абсцизова кислота	↑	↑	↑
Гальмування метаболічних процесів, накопичення стрес-індукованих метаболітів; закриття продихів, уповільнення росту пагонів і активація росту коренів, посилення поглинання і транспорту води кореневою системою, мобілізація антиоксидантного захисту, синтез білків теплового шоку, регуляція міжгормональної взаємодії			
Індоліл-3-оцтова кислота	↓	↓	↓
Активує поділ і видовження клітин, стимулює формування та підтримує ріст бічних коренів, контролює розвиток судинних тканин, вегетативних та репродуктивних органів			
Гібереліни	↓	↓	↓
Регуляція процесів проростання насіння, подовження стебла, росту листків і цвітіння			
Цитокініни	↓	↓	↓
Керування поділом клітин, формування ендосперму, регулювання розвитком апікальної меристеми коренів, підтримка фотосинтезу, детоксикація АФК			
Саліцилова кислота	↑	↑	↑
Активізація антиоксидантної системи, захист тилакоїдних мембран хлоропластів, накопичення осмолпротекторів, набуття стійкості до широкого спектра абіотичних і біотичних стресорів			

Рис. 1. Вплив абіотичних стресів на накопичення ендогенних фітогормонів і їхні протекторні ефекти в культурних злаків

яву рівномірних сильних проростків [65]. Механізми, завдяки яким праймування екзогенними фітогормонами покращує проростання насіння, подальший ріст і розвиток рослин, малодосліджені й до кінця незрозумілі. Припускають, що праймування активує метаболічні процеси, завдяки чому покращується ріст рослин [66]. Обробка насіння й дорослих рослин екзогенними фітогормонами змінює баланс і розподіл ендогенних гормонів в органах рослин [67, 68].

Екзогенна АБК успішно застосовується для покращення стійкості злаків. Після обробки розчином гормону коренів ячменя, відбулось активне накопичення ендогенної АБК, посилюється синтез аквапоринів, утворились численні кореневі волоски [69]. Фоліарна обробка розчином АБК рослин пшениці на стадії цвітіння значно прискорила наливання зерна й накопичення крохмалю, посилює ремобілізацію поживних речовин, підвищила врожайність, вміст ендогенних зеатинрибозиду та ІОК [70]. За умов забруднення кадмієм екзогенна АБК істотно знизила вміст важкого металу в рослинах рису [71]. Негативні ефекти цинку на проростання зернівок озимої пшениці частково нівелювалися додаванням до інкубаційного середовища АБК, а в подальшому відзначалась стимулювальна дія гормону на ріст коренів [37]. Фоліарна обробка проростків рису розчином АБК за лужного стресу значно покращила виживання рослин та збільшила накопичення біомаси, посилює подовження кореня, зменшила пошкодження клітинних мембран [72]. Обробка екзогенною АБК рослин рису дикого типу за теплового стресу підвищила вміст вуглеводів, АТФ та білків теплового шоку, посилює теплостійкість [73]. Після обробки екзогенною АБК зросла солестійкість молодих рослин рису, відбувся синтез стресових білків, активувались ферменти, задіяні в метаболічних процесах і формуванні захисних механізмів [74]. Праймування зернівок рису розчином АБК з додаванням кремнію значно покращило ріст в умовах засолення, збільшило суху біомасу, зменшило накопичення іонів натрію в пагонах солечутливого генотипу [75].

АБК є тригером сигнального каскаду при формуванні відповіді злаків на дію посухи. Рецептори і ключові фактори трансдукції гормонального сигналіну ідентифіковані в рослин пшениці, рису, кукурудзи та ячменю [23]. За умов водного стресу екзогенна АБК індукувала підвищення активності антиоксидантних ферментів у листках кукурудзи [76]. У молодих рослин озимої пшениці, які впродовж п'яти діб зазнавали дії посухи, екзогенна АБК стимулювала ріст пагонів, накопичення сухої біомаси пагонів і коренів, зниження вмісту пероксиду водню й малонового діальдегіду, підвищення рівнів глутатіону та аскорбату [77]. У рослин кукурудзи, коренева система яких піддавалась впливу посухи, екзогенна АБК стимулювала накопичення у листках осмопротектора гліцинбетаїну, а також підвищувала відносний вміст води та сухої біомасу [78]. Праймування розчинами АБК та СК зернівок пшениці індукувало посухостійкість [79]. Екзогенні АБК і мелатонін посилювали холодостійкість *Elymus nutans* Griseb. внаслідок активації антиоксидантних ферментів, підвищення вмісту антиоксидантів та зниження рівня АФК. Індукція мелатоніном антиоксидантного захисту реалізувалась через АБК-залежний сигнальний

шлях [80]. Обробка листків і коренів молодих рослин озимої пшениці 10^{-7} М розчином АБК стимулювала холодостійкість, зростання вмісту хлорофілу, розчинних цукрів та білків, зменшила проникність мембран, прискорила ріст [81]. В умовах осмотичного стресу екзогенна АБК стимулювала солестійкість, посилюючи накопичення проліну у листках ярої пшениці [82] та рису [83].

За дії теплового стресу праймування зернівок озимої пшениці сорту Подольнка розчином екзогенної АБК індукувало зміни в балансі та розподілі ендогенних фітогормонів в органах 14-добових рослин [84]. У надземній частині стресованих праймованих рослин вміст цитокінінів зріс майже вдвічі, АБК та ГК₃ залишалися на рівні нестресованих праймованих рослин, тоді як кількість ІОК та СК значно зменшувалась. У коренях, за винятком цитокінінів, рівень усіх фітогормонів знизився (найбільш виразно АБК). У післястресовий період у надземній частині 21-добових праймованих рослин дещо посилювалось накопичення ендогенної АБК і значно зменшилась кількість СК та цитокінінів, тоді як змін у вмісті ІОК та ГК₃ не спостерігалось. Натомість у коренях збільшився вміст ІОК і СК та істотно зменшився рівень АБК і цитокінінів, тоді як кількість ГК₃ лишилась незмінною (рис. 2).

Застосування екзогенних цитокінінів та їх аналогів покращувало урожайність культурних злаків. Так, аерозольна обробка розчином бензиламінопурина (БАП) прискорювала швидкість наповнення зернівок, стимулювала поділ клітин ендосперму та підвищувала масу зерна пшениці за умов гіпертермії. При цьому рівень зеатинрибозиду та ІОК зростає, а ГК₃ й АБК — знижувався [60]. Негативні наслідки теплового стресу були усунені після нанесення розчину БАП на стебла рису [85]. У мітлиці повзучої *Agrostis stolonifera* L. обробка БАП кореневої зони підвищувала рівень цитокінінів у пагоні й зменшувала ушкодження внаслідок дії високих температур у ґрунті й повітрі [86], а фоліарна обробка розчином зеатинрибозиду запобігала зменшенню рівня хлорофілу, ефективності фотосинтезу та вмісту розчинних білків [87]. Обприскування листків проростків пшениці розчином БАП значно покращувало стан рослин за комбінованого стресу гіпертермія/посуха, що проявлялось у підвищенні стабільності мембран, вмісту фотосинтетичних пігментів і покращенні загальних ростових показників [88]. Праймування насіння та фоліарна обробка рослин кукурудзи кінетином за впливу низьких температур підвищувала енергію проростання, індекс площі листової поверхні, оводненість, ефективність фотосинтезу, вміст фенолів та урожайність [89].

Екзогенні цитокініни сприяли подоланню негативного впливу засолення. Праймування зернівок солестійкого і нестійкого сортів пшениці в розчині кінетину прискорювало проростання у нестійкого сорту та швидкий ріст проростків стійкого сорту, а в польових умовах — покращувало ріст і урожайність обох сортів [90]. Обробка БАП усувала спричинене засоленням передчасне старіння листків райграсу (*Lolium perenne*), позитивно впливала на антиоксидантні ферменти й пригнічувала накопичення іонів Na⁺ [91]. Праймування зернівок пшениці розчином БАП значно покращувало ріст рослин за умов за-

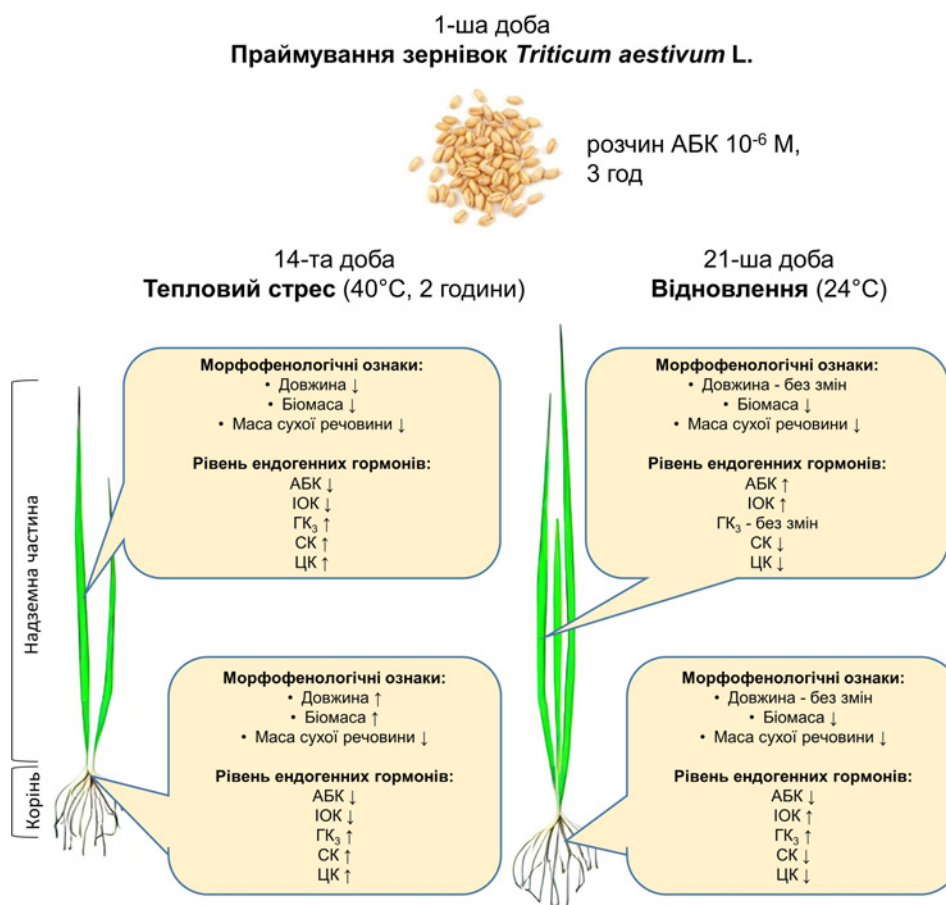


Рис. 2. Вплив праймування екзогенною АБК на гормональний гомеостаз рослин озимої пшениці сорту Подолянка за дії короткотривалого теплового стресу та в період відновлення

солення, при цьому збільшувався вміст фенолів, розчинних цукрів, хлорофілу, іонів K^+ , активність амілази [92]. Фоліарна обробка зеатином проростків пшениці за умов азотного голодування істотно підвищувала швидкість росту кущових бруньок та знімала інгібувальний ефект екзогенної ІОК [67]. Екзогенний БАП індукував накопичення ендогенних цитокінінів, покращував наповнення зерен рису [93].

Механізм позитивного ефекту цитокінінів на ростові показники і стресостійкість рослин пов'язаний зі змінами ряду важливих біохімічних показників (вміст пігментів, фенолів, вуглеводів тощо) та впливом на гормональний баланс. Передпосівна обробка зернівок жита розчином зеатину привела до істотних змін цитокінінового статусу надземної частини й коренів молодих рослин. Вплив теплового стресу на вміст цитокінінів у рослин, вирощених із праймованих зернівок, був менш виразним порівняно з рослинами, вирощеними з необроблених зернівок [53]. Для зменшення витрат і підвищення рентабельності екзогенного застосування гормонів в останні роки пропонується використання екстрактів рослинного походження з високим вмістом цитокінінів [89, 92].

Після фоліарної обробки рослин пшениці ауксинами посилювався ріст, збільшувалась площа прапорцевого листка, вміст хлорофілу, довжина колоса та кількість і маса зерен, підвищувалась врожайність [94]. Використання екзогенної ІОК усувало негативний ефект високої температури, за якої пригнічувалась активність *YUCCA* генів та біосинтез ендogenous ауксину в пиляках ячменю і утворювався стерильний пилок [58]. Екзогенна ІОК підвищувала посухостійкість озимої пшениці, позитивно впливала на накопичення біомаси, збереження водного потенціалу, біосинтез білків [95]. Фоліарна обробка листків розчином ІОК, разом із внесенням у ґрунт фосфату калію, знижувала негативний вплив сольового стресу на рослини кукурудзи. У листках зменшувався вміст іонів Na^+ та збільшувався вміст калію, кальцію і фосфору, зростала біомаса пагонів, маса зерен та урожайність, збільшувався вміст фотосинтетичних пігментів, зменшувалась проникність клітинних мембран [96]. Праймування розчинами ІОК покращувало проростання зернівок озимої пшениці за умов засолення, зменшувало надходження іонів Na^+ в корені та подальше переміщення їх до пагонів, стимулювало накопичення ендogenous СК [97]. Обробка зернівок пшениці розчином ІОК індукувала збільшення довжини гіпокотилу, біомаси та сухої маси проростків за сольового стресу [98]. Екзогенна ІОК зменшувала накопичення алюмінію у верхівці кореня пшениці й підвищувала кислотність ризосфери [99].

Праймування насіння ячменю гібереловою кислотою (ГК_3) значно знижувало негативний вплив сольового стресу, покращувало проростання насіння, ріст і фотосинтетичну активність рослин [100]. Фоліарна обробка рослин кукурудзи розчином ГК_3 покращувала морфологічні показники в умовах посухи. Зафіксовані збільшення індексу листової поверхні, швидкості приросту та вмісту сухої речовини, довжини й діаметра качана, кількості та маси зерен, покращення стійкості й врожайності [101]. Праймування розчинами ГК_3 та СК індукувало проростання зернівок жита *Secale montanum*, підвищувало схожість та енергію проростання в умовах посухи. Після обробки фітогормонами збільшувався вміст антиоксидантних ферментів каталази та аскорбатпероксидази [102]. Екзогенна ГК_3 стимулювала ріст пшениці й підвищувала вагу 1000 зернівок в умовах водного дефіциту [103]. За ґрунтової посухи екзогенний гормон сприяв стабілізації клітинних мембран, зростанню сухої біомаси, вмісту поживних речовин і хлорофілу, збереженню відносної вологості в листках кукурудзи [104]. У пшениці за умов сольового стресу, після праймування ГК_3 , у пагонах і коренях стабілізувався іонний гомеостаз, зменшилась концентрація поліамінів та АБК, зріс вміст ендogenous СК. Підвищення врожайності спостерігалось завдяки збільшенню кількості продуктивних стебел і маси зерен в колосі [105]. Праймування зернівок ячменю розчином ГК_3 полегшувало вихід рослин із сольового стресу, позитивно впливало на проростання і подальший ріст, індукувало синтез білків, серед яких гібереліновий рецептор 74,41 кД [106]. Обробка ГК_3 відновлювала нормальний розвиток пилкових зерен рису, який відбувався через порушення мікроспорогенезу за дії

помірних низьких температур, що сприяло значному підвищенню врожайності [49]. Праймування зернівок *Triticum aestivum* ГК₃ у поєднанні з Ca²⁺ за умов забруднення нікелем сприяло відновленню характеристик росту (висота рослини, довжина кореня, маса сирії та сухої речовини), а також збільшенню вмісту хлорофілу і проліну та зростанню активності карбоангідрази, пероксидази, каталази, супероксиддисмутази, аскорбатпероксидази, глутатіонредуктази [107]. Ефекти праймування гіберелінами залежали від концентрації гормону, виду рослин та умов їх вирощування. Так, урожайність *Triticum aestivum* значно зростала після обробки зернівок розчином 10–100 мкМ ГК₃ [108]. Після праймування зернівок колосняку китайського *Leymus chinensis* ГК₃ пришвидшилося проростання, спостерігалось активне накопичення біомаси, збільшення висоти і кущистості рослин. Стимулювальний ефект зберігався на другий рік вегетації [109].

СК відіграє важливу роль у захисті рослин від дії важких металів [110]. Гормон безпосередньо впливав на поглинання і накопичення кобальту проростками пшениці [111], разом з оксидом азоту посилював стійкість рису до кадмію, зв'язуючи АФК та активуючи антиоксидантний захист [112]. Після праймування насіння кукурудзи розчином СК посилювалась активність антиоксидантних ферментів, знижувалась токсична дія кадмію на Рубіско [113].

Обробка рослин кукурудзи розчином СК збільшувала кількість листків і площу їхньої поверхні, суху біомасу і діаметр стебел [114]. У рослин пшениці екзогенна СК зменшувала негативний вплив теплового стресу на фотосинтетичну активність і біосинтез хлорофілу. Після фоліарної обробки розчином СК зростав вміст проліну, підвищувались осмотичний та водний потенціали, краще засвоювався азот [33]. За обробки СК зменшувалась інтенсивність перекисного окиснення ліпідів, зростала вегетативна маса, підвищувалась стійкість пшениці до посухи, посилювався синтез 76 білків, пов'язаних з сигналінгом, фотосинтезом, метаболізмом вуглеводів, білковим та енергетичним обміном [115].

Праймування зернівок пшениці розчином СК сприяло зростанню осмотичного потенціалу, співвідношення K⁺/Na⁺, вмісту фотосинтетичних пігментів за умов сольового стресу та в контролі [116]. Фоліарна обробка СК за умов сольового стресу позитивно впливала на врожайність, підвищувала антиоксидантний захист і стабілізувала фотосинтетичну активність кукурудзи [117]. У рослин пшениці екзогенна СК зменшувала негативний вплив теплового стресу на фотосинтетичну активність і біосинтез хлорофілу. Після фоліарної обробки розчином СК зростав вміст проліну, підвищувались осмотичний та водний потенціали, краще засвоювався азот [34]. СК посилювала активність антиоксидантних ферментів, засвоєння калію та підвищувала вміст фотосинтетичних пігментів в рослинах ячменю *Hordeum vulgare* L. за умов посухи і засолення [118]. Насіння *H. vulgare* за сольового стресу зменшувало відсоток схожості та ріст пагонів і коренів. Праймування СК істотно посилювало накопичення проліну, цукру та аскорбінової кислоти, пригнічувало накопичення АФК та запобігало перекисному окисненню ліпідів [100].

Таким чином, глобальні зміни клімату та збільшення населення планети стимулюють значний попит на продукти харчування. У зв'язку з цим особлива увага зосереджується на вивченні злакових рослин, пошуку шляхів регулювання їхньої стійкості й врожайності. Нові генотипи озимої пшениці, пшениця спельта, яку вважають вірогідним диким попередником сучасної м'якої пшениці, та озиме жито, що відзначається невибагливістю до умов вирощування і морозостійкістю, посідають особливе місце у цих розробках.

Фітогормони є важливими ендогенними регуляторами фізіологічних та метаболічних процесів рослин у нормі та за стресових умов. Вони є привабливими та оптимальними сигнальними сполуками для біотехнологічних підходів, спрямованих на покращення та збільшення продуктивності рослин у бажаному напрямі. Наразі дослідження в галузі фітогормонів зосереджені насамперед на культурі клітин і тканин та сучасних молекулярно-біологічних підходах. Останнім часом інженерія фітогормонів розглядається як важлива платформа для розробки стресостійких рослин. Проте успіх використання фітогормонів залежить від глибокого розуміння шляхів їх біосинтезу та механізмів, які підвищують стресостійкість. Специфічні зміни в характері накопичення, локалізації й співвідношенні між фітогормонами окремих класів у органах рослин за дії абіотичних стресів належать до головних чинників, що активують стрес-протекторні системи та формують стратегію адаптації. Отримані експериментальні відомості про особливості функціонування фітогормональної системи та участі окремих фітогормонів у формуванні адаптивних реакцій на несприятливі кліматичні впливи дали змогу створити оригінальну модель участі фітогормонів у формуванні стресостійкості культурних злаків (рис. 3).

Цитокініни, гібереліни, ауксини, саліцилова та абсцизова кислоти допомагають рослинам протистояти стресу шляхом посилення антиоксидантного захисту, підвищення фотосинтетичної активності, стабілізації мембран, індукції поділу клітин, регуляції продишової активності, стимуляції росту кореневої системи, засвоєння води та поживних речовин.

У рослин існують чіткі механізми сприйняття різноманітних стресових сигналів і формування відповіді на них. Реакції на стрес індукуються та активуються після надходження стресового сигналу. Водночас у рослинах сформувався механізм, за допомогою якого вони пам'ятають минулі стресові події та можуть підготувати необхідну відповідь на повторний стрес. Дослідження останнього десятиліття виявили механізми стресової пам'яті, які включають епігенетичну регуляцію, транскрипційне праймування, праймувальну конформацію білків або специфічні гормональні чи метаболічні зміни. Завдяки ендогенній гормональній регуляції та використанню екзогенних фітогормонів можна істотно впливати на стресостійкість рослин. Кожному класу фітогормонів належить певна роль у формуванні відповіді на стрес. Однак, хоча шляхи біосинтезу та сигналінгу різних гормонів досить детально вивчені, міжгормональна взаємодія, спрямована на зменшення негативних наслідків абіотичних стресів, потребує подальших поглиблених досліджень.

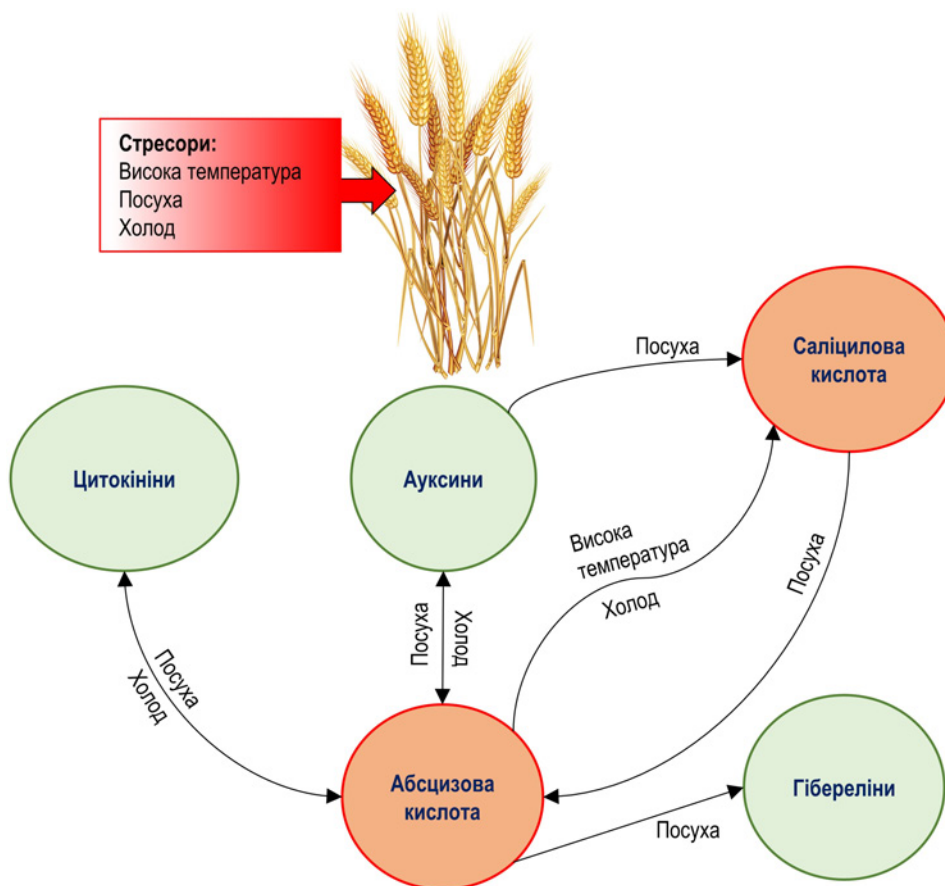


Рис. 3. Схематична модель, що ілюструє взаємодію фітогормонів у формуванні стресостійкості злаків

Публікація містить результати досліджень, проведених в рамках проекту, що фінансується Національною академією наук України № III-99-24.489 «Природні регулятори росту в індукції стійкості злакових рослин до дії важких металів» (2024—2028 рр.).

REFERENCES

1. Ilchenko, L. (2024) Ukraine lost 19.3 % of sown areas due to war — analysis. *Ekonom. pravda*. Retrieved from <https://www.epravda.com.ua/news/2024/01/12/708698/> [in Ukrainian].
2. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A., Voytenko, L.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2022). Plant hormonal system under heavy metal stress. Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany, 176 p. [in Ukrainian].
3. Munné-Bosch, S. & Müller, M. (2013). Hormonal cross-talk in plant development and stress responses. *Front. Plant Sci.*, 4, pp. 529-531. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00529>
4. Liu, J., Moore, S., Chen, C. & Lindsey, K. (2017). Crosstalk complexities between auxin, cytokinin and ethylene in Arabidopsis root development: from experiments to systems modeling and back again. *Mol. Plant*, 10 (12), pp. 1480-1496. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.11.002>
5. Rehman, R.S., Ali, M., Ali Zafar, S., Hussain, M., Pasha, A., Saqib Naveed, M., Ahmad, M. & Waseem, M. (2022). Absciscic acid mediated abiotic stress tolerance in

- plants. *Asian J. Res. Crop Sci.*, 7 (1), pp. 1-17. <https://doi.org/10.9734/ajrcs/2022/v7i130128>
6. Hu, Y., Zhi, L., Li, P., T. Hancock, J.T. & Hu, X. (2022). The role of Salicylic acid signal in plant growth, development and abiotic stress. *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 91 (12), pp. 2591-2605. <https://doi.org/10.32604/PHYTON.2022.023733>
7. Castro-Camba, R., Sánchez, C., Vidal, N. & Vielba, J.M. (2022). Interactions of gibberellins with phytohormones and their role in stress responses. *Horticulture*, 8, 241. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8030241>
8. Shah, S., Islam, S., Mohammad, F. & Siddiqui, M. (2023). Gibberellic acid: a versatile regulator of plant growth, development and stress responses. *J. Plant Growth Regul.*, 42, pp. 1-22. <https://doi.org/10.1007/s00344-023-11035-7>
9. Mandal, S., Ghorai, M., Anand, U., Samanta, D., Kant, N., Mishra, T., Rahman, M.H., Jha, N.K., Jha, S.K., Lal, M.K., Tiwari, R.K., Kumar, M., Radha, Prasanth, D.A., Mane, A.B., Gopalakrishnan, A.V., Biswas, P., Proćków, J. & Dey, A. (2022). Cytokinin and abiotic stress tolerance — what has been accomplished and the way forward? *Front. Genet.*, 13, 943025. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.943025>
10. Sosnowski, J., Truba, M. & Vasileva, V. (2023). The impact of auxin and cytokinin on the growth and development of selected crops. *Agriculture*, 13, 724. <https://doi.org/10.3390/agriculture13030724>
11. Voytenko, L.V. & Kosakivska, I.V. (2016). Polyfunctional phytohormone abscisic acid. *Visn. Hark. nats. ahrar. un-tu. Ser. Biol.*, 1(37), pp. 27-41 [in Ukrainian].
12. Islam, M.R., Baohua, F., Tingting, C., Longxing, T. & Guanfu, F. (2018). Role of abscisic acid in thermal acclimation of plants. *J. Plant Biol.*, 61, pp. 255-264. <https://doi.org/10.1007/s12374-017-0429-9>
13. Zhang, C.X., Fu, G.F., Yang, X.Q., Yang, Y.J., Zhao, X., Chen, T.T. & Tao, L. (2016). Heat stress effects are stronger on spikelet's than on flag leaves in rice due to differences in dissipation capacity. *J. Agron. Crop Sci.*, 202, pp. 394-408. <https://doi.org/10.1111/jac.12138>
14. Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.N., Santoni, V., Shalzhad, Z. & Vendoucq, L. (2015). Aquaporins in plants. *Physiol. Rev.*, 95, pp. 1321-1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
15. McAdam, S.A., Brodribb, T.J. & Ross, J.J. (2016). Shoot-derived abscisic acid promotes root growth. *Plant Cell Environ.*, 39, pp. 652-659. <https://doi.org/10.1111/pce.12669>
16. Hu, X.L., Li, Y.H., Li, C.H., Yang, H.R., Wang, W. & Lu, M.H. (2010). Characterization of small heat shock proteins associated with maize tolerance to combined drought and heat stress. *J. Plant Growth Regul.*, 29, pp. 455-464. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9157-9>
17. Hu, X., Liu, R., Li, Y., Wang, W., Tai, F., Xue, R. & Li, C. (2010). Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regul.*, 60, pp. 225-235. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9436-2>
18. Li, H., Liu, S.S., Yi, C.Y., Wang, F., Zhou, J., Xia, X.J., Shi, K., Zhou, Y.H. & Yu, J.Q. (2014). Hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced HSP70 accumulation and heat tolerance in grafted cucumber plants. *Plant Cell Environ.*, 37, pp. 2768-2780. <https://doi.org/10.1111/pce.12360>
19. Hu, X.J., Chen, D., McIntyre, C.L., Dreccer, M.F., Zhang, Z.B., Drenth, J., Kalaipandian, S., Chang, H. & Xue, G.P. (2018). Heat shock factor C2a serves as a proactive mechanism for heat protection in developing grains in wheat via an ABA-mediated regulatory pathway. *Plant Cell Environ.*, 41, pp. 79-98. <https://doi.org/10.1111/pce.12957>
20. Boursiac, Y., Lérans, S., Corratgé-Faillie, C., Gojon, A., Krouk, G. & Lacombe, B. (2013). ABA transport and transporters. *Trends Plant Sci.*, 18(6), pp. 325-333. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.01.007>
21. 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. *Front. Plant Sci.*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
22. Xu, W., Jia, L., Sha, W., Liang, J., Zhou, F., Li, Q. & Zhang, J. (2013). Abscisic acid accumulation modulates auxin transport in the root tip to enhance proton secretion for

- maintaining root growth under moderate water stress. *New Phytol.*, 197, pp. 139-150. <https://doi.org/10.1111/nph.12004>
23. Daszkowska-Golec, A. & Szarejko, I. (2013). The molecular basis of ABA-mediated plant response to drought. In *abiotic stress — plant responses and applications in agriculture*, pp. 103-133. Publisher: In Tech. <https://doi.org/10.5772/53128>
24. Estrada-Melo, A.C., Ma, C., Reid, M.S. & Jiang, C.Z. (2015). Overexpression of an ABA biosynthesis gene using a stress-inducible promoter enhances drought resistance in petunia. *Hortic. Res.*, 2, 15013. <https://doi.org/10.1038/hortres.2015.13>
25. Mao, X.G., Zhang, H.Y., Tian, S.J., Chang, X.P. & Jing, R.L. (2010). TaSnRK2.4, an SNF1-type serine/threonine protein kinase of wheat (*Triticum aestivum* L.), confers enhanced multistress tolerance in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.*, 61, pp. 683-696. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp331>
26. Giuliani, S., Sanguineti, M.C., Tuberosa, R., Bellotti, M., Salvi, S. & Landi, P. (2005). Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes. *J. Exp. Bot.*, 56, pp. 3061-3070. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri303>
27. Chen, C.-W., Yang, Y.-W., Lur, H.S., Tsai, Y.-G. & Chang, M.-C. (2006). A novel function of abscisic acid in the regulation of rice (*Oryza sativa* L.) root growth and development. *Plant Cell Physiol.*, 47 (1), pp. 1-13. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci216>
28. Kosakivska, I.V., Voytenko, L.V., Shcherbatiuk, M.M. & Vasjuk, V.A. (2020). Dynamics and distribution of abscisic and indole-3-acetic acids in *Triticum aestivum* organs after short-term hyperthermia and during restoration. *Visn. Hark. nac. agrar. univ. Ser. Biol.*, 1 (49), pp. 62-71 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35550/vbio2020.01.062>
29. Kosakivska, I.V., Voytenko, L.V., Shcherbatiuk, M.M. & Vasjuk, V.A. (2020). Absciscic and indol-3-acetic acids in *Triticum spelta* L. after heat stress and during recovery period. *Visn. Hark. nac. agrar. univ. Ser. Biol.*, 2 (50), pp. 83-92 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.083>
30. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A., Voytenko, L.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2022). The effect of moderate soil drought on phytohormonal balance of *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. *Cereal Res. Commun.*, 50 (4), pp. 821-830. <https://doi.org/10.1007/s42976-022-00332-8>
31. Janda, T., Gondor, O.K., Yordanova, R., Szalai, G. & Pal, M. (2014). Salicylic acid and photosynthesis: signaling and effects. *Acta Physiol. Plant.*, 36 (10), pp. 2537-2546. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1620-y>
32. Jayakannan, M., Bose, J., Babourina, O., Rengel, Z. & Shabala, S. (2015). Salicylic acid in plant salinity stress signaling and tolerance. *J. Plant Growth Regul.*, 75, pp. 25-40. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0028-z>
33. Kang, G.Z., Li, G. & Guo, T. (2014). Molecular mechanism of salicylic acid induced abiotic stress tolerance in higher plants. *Acta Physiol. Plant.*, 36, pp. 2287-2297. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11738-014-1603-z>
34. Khan, M.I., Fatma, M., Per, T.S., Anjum, N.A. & Khan, N.A. (2015). Salicylic acid-induced abiotic stress tolerance and underlying mechanisms in plants. *Front. Plant Sci.*, 6, 462. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00462>
35. Hamayun, M., Khan, S.A., Shinwari, Z.K. & Khan, A.L. (2010). Effect of polyethylene glycol induced drought stress on physio-hormonal attributes of soybean. *Pak. J. Bot.*, 42 (2), pp. 977-986.
36. Elhakem, A.H. (2020). Salicylic acid ameliorates salinity tolerance in maize by regulation of phytohormones and osmolytes. *Plant Soil Environ.*, 66, pp. 533-541. <https://doi.org/10.17221/441/2020-PSE>
37. Kosakivska, I.V., Voytenko, L.V., Vasyuk, V.A. & Shcherbatiuk, M.M. (2019). Effect of zinc on growth and phytohormones accumulation in *Triticum aestivum* L. priming with abscisic acid. *Dopov. nac. akad. nauk Ukr.*, 11, pp. 93-99. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2019.11.093>
38. Bandurska, H. & Stroiński, A. (2005). The effect of salicylic acid on barley response to water deficit. *Acta Physiol. Plant.*, 27, pp. 379-386. <https://doi.org/10.1007/s11738-005-0015-5>
39. Guo, J., Beemster G.T.S., Liu, F., Wang, Z. & Li, X. (2023). Absciscic acid regulates carbohydrate metabolism, redox homeostasis and hormonal regulation to enhance cold tolerance in spring barley. *Int. J. Mol. Sci.*, 24, p. 11348. <https://doi.org/10.3390/ijms241411348>

40. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A., Voytenko, L.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2021). Changes in hormonal status of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) and spelt wheat (*Triticum spelta* L.) after heat stress and in recovery period. *Cereal Res. Commun.*, 50, pp. 821-830. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00206-5>
41. Larkindale, J. & Huang, B. (2004). Thermotolerance and antioxidant systems in *Agrostis stolonifera*: Involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide, and ethylene. *J. Plant Physiol.*, 161 (4), pp. 405-413. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01239>
42. Colebrook, E.H., Thomas, S.G., Phillips, A.L. & Hedden, P. (2014). The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J. Exp. Biol.*, 217 (1), pp. 67-75. <https://doi.org/10.1242/jeb.089938>
43. Kosakivska, I.V. & Vasyuk, V.A. (2021). Gibberellins in regulation of plant growth and development under abiotic stresses. *Biotechnol. Acta*, 14 (2), pp. 5-18. <https://doi.org/10.15407/biotech14.02.005>
44. Llanes, A., Andrade, A., Alemano, S. & Luna, V. (2016). Alterations of endogenous hormonal levels in plants under drought and salinity. *Am. J. Plant Sci.*, 7, pp. 1357-1371. <https://doi.org/10.4236/AJPS.2016.79129>
45. Krugman, T., Peleg, Z., Quansah, L., Chagué, V., Korol, A.B., Nevo, E., Saranga, Y., Fait, A., Chalhou, B. & Fahima, T. (2011). Alteration in expression of hormone-related genes in wild emmer wheat roots associated with drought adaptation mechanisms. *Funct. Integr. Genom.*, 11, pp. 565-583. <https://doi.org/10.1007/s10142-011-0231-6>
46. Liu, F., Wang, P., Zhang, X., Li, X., Yan, X., Fu, D. & Wu, G. (2018). The genetic and molecular basis of crop height based on a rice model. *Planta*, 247 (1), pp. 1-26. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2798-1>
47. Lo, S.F., Ho, T.H.D., Liu, Y.L., Jiang, M.J., Hsieh, K.T., Chen, K.T., Yu, L.-C., Lee, M.-H., Chen, C.-Y., Huang, T.-P., Kojima, M., Sakakibara, H., Chen, L.-J. & Yu, S.-M. (2017). Ectopic expression of specific GA₂ oxidase mutants promotes yield and stress tolerance in rice. *Plant Biotechnol. J.*, 15 (7), pp. 850-864. <https://doi.org/10.1111/pbi.12681>
48. Kosová, K., Prášil, I.T., Vitámvás, P., Dobrev, P., Motyka, V., Floková, K., Novák, O., Turečková, V., Rolčík, J., Pešek, B., Trávníčková, A., Gaudinová, A., Galiba, G., Janda, T., Vlasáková, E., Prášilová, P. & Vanková, R. (2012). Complex phytohormone responses during the cold acclimation of two wheat cultivars differing in cold tolerance, winter Samanta and spring Sandra. *J. Plant Physiol.*, 169, pp. 567-576. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.12.013>
49. Sakata, T., Oda, S., Tsunaga, Y., Shomura, H., Kawagishi-Kobayashi, M., Aya, K. & Saeki, K. (2014). Reduction of gibberellin by low temperature disrupts pollen development in rice. *Plant Physiol.*, 164 (4), pp. 2011-2019. <https://doi.org/10.1104/pp.113.234401>
50. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2020). Cytokinins in cereals ontogenesis and adaptation. *Fiziol. rast. genet.*, 52 (1), pp. 3-30 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003>
51. 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, 371. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00371>
52. 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>
53. Vedenicheva, N.P., Shcherbatiuk, M.M. & Kosakivska, I.V. (2021). Endogenous cytokinins of *Secale cereale* L. under high temperature impact: dynamics and localization in the alarm, acclimation and recovery phase. *Fiziol. rast. genet.*, 53 (4), pp. 292-306 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.04.292>
54. Vanková, R., Kosová, K., Dobrev, P., Vitámvás, P., Trávníčková, A., Cvikrová, M., Pešek, B., Gaudinová, A., Prerostová, S., Musilová, J., Galiba, G. & Prášil, I.T. (2014). Dynamics of cold acclimation and complex phytohormone responses in *Triticum monococcum* lines G3116 and DV92 differing in vernalization and frost tolerance level. *Environ. Exp. Bot.*, 101, pp. 12-25. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.01.002>

55. Werner, T., Nehnevajova, E., Kollmer, I., Novak, O., Strnad, M., Kramer, U. & Schmulling, T. (2010). Root-specific reduction of cytokinin causes enhanced root growth, drought tolerance, and leaf mineral enrichment in Arabidopsis and Tobacco. *Plant Cell*, 22, pp. 3905-3920. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.072694>
56. Pospíšilová, H., Jiskrova, E., Vojta, P., Mrizova, K., Kokas, F., Gudejkova, M.M., Bergougnoux, V., Plíhal, O., Klimešová, J., Novák, O., Dzurová, L., Frébort, I. & Galuszka, P. (2016). Transgenic barley overexpressing a cytokinin dehydrogenase gene shows greater tolerance to drought stress. *New Biotechnol.*, 33, pp. 692-705. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.005>
57. Korver, R.A., Koevoets, I.T. & Testerink, C. (2018). Out of shape during stress: a key role for auxin. *Trends Plant Sci.*, 23 (9), pp. 783-793. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.05.011>
58. Sakata, T., Oshino, T., Miura, S., Tomabeche, M., Tsunaga, Y., Higashitani, N., Miyazawa, Y., Takahashi, H., Watanabe, M. & Higashitani, A. (2010). Auxins reverse plant male sterility caused by high temperatures. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 107, pp. 8569-8574. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000869107>
59. Tang, R.S., Zheng, J.C., Jin, Z.Q., Zhang, D.D., Huang, Y.H. & Chen, L.G. (2008). Possible correlation between high temperature-induced floret sterility and endogenous levels of IAA, GAs and ABA in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regul.*, 54, pp. 37-43. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9225-8>
60. Yang, D., Li, Y., Shi, Y., Cui, Z., Luo, Y., Zheng, M., Chen, J., Li, Y., Yin, Y. & Wang, Z. (2016). Exogenous cytokinins increase grain yield of winter wheat cultivars by improving stay-green characteristics under heat stress. *PLoS One*, 11 (5), e0155437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155437>
61. Du, H., Wu, N., Fu, J., Wang, S., Li, X., Xiao, J. & Xiong, L. (2012). A GH3 family member, OsGH3-2, modulates auxin and abscisic acid levels and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *J. Exp. Bot.*, 63, pp. 467-648. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers300>
62. Sadok, W. & Schoppach, R. (2019). Potential involvement of root auxins in drought tolerance by modulating nocturnal and daytime water use in wheat. *Ann. Bot.*, 124(6), pp. 969-978. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz023>
63. Garbero, M., Andrade, A., Reinoso, H., Fernandez, B., Cuesta, C., Granda, V., Escudero, C., Abdala, G. & Pedranzani, H. (2012). Differential effect of short-term cold stress on growth, anatomy, and hormone levels in cold-sensitive versus -resistant cultivars of *Digitaria eriantha*. *Acta Physiol. Plant.*, 34, pp. 2079-2091. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1007-x>
64. Kosakivska, I.V., Vedenicheva, N.P., Babenko, L.M., Voytenko, L.V., Romanenko, K.O. & Vasyuk, V.A. (2022). Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Mol. Biol. Rep.*, 49 (1), pp. 617-628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
65. Muhie, S.H. (2018). Seed priming with phytohormones to improve germination under dormant and abiotic stress conditions. *Adv. Crop Sci. Technol.*, 6 (6), 403. <https://doi.org/10.4172/2329-8863.1000403>
66. Varier, A., Vari, A.K. & Dadlani, M. (2010). The subcellular basis of seed priming. *Cur. Sci.*, 99, pp. 451-456.
67. Cai, T., Meng, X., Liu, X., Liu, T., Wang, H., Jia, Z., Yang, D. & Ren, X. (2018). Exogenous hormonal application regulates the occurrence of wheat tillers by changing endogenous hormones. *Front. Plant Sci.*, 9, 1886. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01886>
68. Kosakivska, I.V., Voytenko, L.V., Vasyuk, V.A. & Shcherbatiuk, M.M. (2024). ABA-induced alterations in cytokinin homeostasis of *Triticum aestivum* and *Triticum spelta* under heat stress. *Plant Stress*, 11. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100353>
69. Sharipova, G., Veselov, D., Kudoyarova, G., Fricke, W., Dodd, I.C., Katsuhara, M., Furuichi, T., Ivanov, I. & Veselov, S. (2016). Exogenous application of abscisic acid (ABA) increases root and cell hydraulic conductivity and abundance of some aquaporin isoforms in the ABA-deficient barley mutant Az34. *Ann. Bot.*, 118 (4), pp. 777-785. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw117>
70. Yang, D., Luo, Y., Ni, Y., Yin, Y., Yang, W., Peng, D., Cui, Z. & Wang, Z. (2014). Effects of exogenous ABA application on post-anthesis dry matter redistribution and grain starch accumulation of winter wheat with different staygreen characteristics. *Crop J.*, 2, pp. 144-153. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2014.02.004>

71. Hsu, Y.T. & Kao, C.H. (2003). Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Cell Environ.*, 25, pp. 867-874. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01018.x>
72. Wei, L.X., Lv B-S., Wang, M.M., Ma, H.Y., Yang, H.Y., Liu, X.L., Jiang, C.J. & Liang, Z.W. (2015). Priming effect of abscisic acid on alkaline stress tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Physiol. Biochem.*, 90, pp. 50-57. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.03.002>
73. Li, G., Zhang, C., Zhang, G., Fu, W., Feng, B., Chen, T., Peng, S., Tao, L. & Fu, G. (2020). Absciscic acid negatively modulates heat tolerance in rolled leaf rice by increasing leaf temperature and regulating energy homeostasis. *Rice*, 13, pp. 1-16. <https://doi.org/10.1186/s12284-020-00379-3>
74. Li, X-J., Yang, M-F., Chen, H., Qu, L-Q., Chen, F. & Shen, S-H. (2010). Absciscic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: Proteomic evidence. *Biochim. Biophys. Acta*, 1804, pp. 929-940. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2010.01.004>
75. Gurmani, A.R., Bano, A., Ullah, N., Khan, H., Jahangir, M. & Flowers, T.J. (2013). Exogenous abscisic acid (ABA) and silicon (Si) promote salinity tolerance by reducing sodium (Na⁺) transport and by pass flow in rice (*Oryza sativa indica*). *Aust. J. Crop Sci.*, 7 (9), pp. 1219-1226.
76. Jiang, M. & Zhang, J. (2002). Role of abscisic acid in water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings. *Free Radical Res.*, 36, pp. 1001-1015. <https://doi.org/10.1080/1071576021000006563>
77. Wei, L., Wang, L., Yang, Y., Wang, P., Guo, T. & Kang, G. (2015). Absciscic acid enhances tolerance of wheat seedlings to drought and regulates transcript levels of genes encoding ascorbate-glutathione biosynthesis. *Front. Plant Sci.*, 6, pp. 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00458>
78. Zhang, L., Gao, M., Hu, J., Zhang, X., Wang, K. & Ashraf, M. (2012). Modulation role of abscisic acid (ABA) on growth, water relations and glycinebetaine metabolism in two maize (*Zea mays* L.) cultivars under drought stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 13, pp. 3189-3202. <https://doi.org/10.3390/ijms13033189>
79. Khan, S.U., Bano, A., Ud-Din, J.U. & Gurmani, A.R. (2012). Absciscic acid and salicylic acid seed treatment as potent inducer of drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Pak. J. Bot.*, 44, pp. 43-49.
80. Fu, J., Wu, Y., Miao, Y., Xu, Y., Zhao, E., Wang, J., Sun, H., Liu, Q., Xue, Y., Xu, Y. & Hu, T. (2017). Improved cold tolerance in *Elymus nutans* by exogenous application of melatonin may involve ABA-dependent and ABA-independent pathways. *Sci. Rep.*, 7, 39865. <https://doi.org/10.1038/srep39865>
81. Liu, L., Zhang, D., Jin, Z., Zhang, Z., Li, S., Zhu, K. & Cang L. (2019). Effects of exogenous abscisic acid on expression of cold-regulated genes in winter wheat under low temperature stress. *Pak. J. Bot.*, 51, 1, pp. 55-63. [https://doi.org/10.30848/PJB2019-1\(21\)](https://doi.org/10.30848/PJB2019-1(21))
82. Pal, M., Tajti, J., Szalai, G., Peeva, V., Vegh, B. & Janda, T. (2018). Interaction of polyamines, abscisic acid and proline under osmotic stress in the leaves of wheat plants. *Sci. Rep.*, 8 (1), 12839. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31297-6>
83. Sripinyowanich, S., Klomsakul, P., Boonburapong, B., Bangyeekhun, T., Asami, T., Gu, H., Buaboocha, T. & Chadchawan, S. (2013). Exogenous ABA induces salt tolerance in indica rice (*Oryza sativa* L.): The role of OsP5CS1 and OsP5CR gene expression during salt stress. *Environ. Exp. Bot.*, 86, pp. 94-105. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.01.009>
84. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A., Voytenko, L.V. & Shcherbatiuk, M.M. (2021). Regulation of hormonal balance of wheat by exogenous abscisic acid under heat stress. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, 1 (52), pp. 105-118 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35550/vbio2021.01.052>
85. 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, 34978. <https://doi.org/10.1038/srep34978>
86. Liu, X., Huang, B. & Banowitz, G. (2002). Cytokinin effects on creeping bentgrass responses to heat stress: I. Shoot and root growth. *Crop Sci.*, 42, pp. 457-465. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.0457>

87. Veerasamy, M., He, Y. & Yuang, B. (2007). Leaf senescence and protein metabolism in creeping bentgrass exposed to heat stress and treated with cytokinins. *JASHS*, 132, pp. 467-472. <https://doi.org/10.21273/JASHS.132.4.467>
88. Kumari, S., Kumar, S. & Prakas, P. (2018). Exogenous application of cytokinin (6-BAP) ameliorates the adverse effect of combined drought and high temperature stress in wheat seedling. *J. Pharmacog. Phytochem.*, 7 (1), pp. 1176-1180.
89. Bakhtavar, M.A., Afzal, I., Basra, S.M.A., Ahmad, A-u-H. & Noor, M.A. (2015). Physiological strategies to improve the performance of spring maize (*Zea mays* L.) planted under early and optimum sowing conditions. *PLoS ONE*, 10 (4), e0124441. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124441>
90. Iqbal, M., Nadeem, M., Jamil, S., Ahmed, M. & Altaf, T. (2018). Exogenous application of plant hormones makes wheat (*Triticum aestivum*) withstand the attack of salinity stress. *Int. J. Biol. Sci.*, 12 (1), pp. 375-385. <https://doi.org/10.12692/ijb/12.1.375-385>
91. Ma, X., Zhang, J. & Huang, B. (2016). Cytokinin-mitigation of salt-induced leaf senescence in perennial ryegrass involving the activation of antioxidant systems and ionic balance. *Environ. Exp. Bot.*, 125, pp. 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.01.002>
92. Bajwa, A.A., Farooq, M. & Nawaz, A. (2018). Seed priming with sorghum extracts and benzyl aminopurine improves the tolerance against salt stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 24, pp. 239-249. <https://doi.org/10.1007/s12298-018-0512-9>
93. Panda, B.B., Sekhar, S., Dash, S.K., Behera, L. & Shaw, B.P. (2018). Biochemical and molecular characterization of exogenous cytokinin application on grain filling in rice. *BMC Plant Biol.*, 18, 89. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1279-4>
94. Hanaa, H. & Safaa, A. (2019). Foliar application of IAA at different growth stages and their influence on growth and productivity of bread Wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Phys.: Conf. Ser.*, 1294, pp. 1-8. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1294/9/092029>
95. Hakim, N.M., Quraishi, U.M., Chaudhary, H.J. & Munis, M.F.H. (2016). Indole-3-acetic acid induces biochemical and physiological changes in wheat under drought stress conditions. *Philipp. Agric. Sci.*, 99 (1), pp. 19-24.
96. Kaya, C., Ashraf, M., Dikilitas, M. & Tuna, A.L. (2013). Alleviation of salt stress-induced adverse effects on maize plants by exogenous application of indole acetic acid (IAA) and inorganic nutrients — A field trial. *Aust. J. Crop Sci.*, 7 (2), pp. 249-254.
97. Iqbal, M. & Ashraf, M. (2007). Seed treatment with auxins modulates growth and ion partitioning in salt-stressed wheat plants. *J. Integr. Plant Biol.*, 49, pp. 1003-1015. <https://doi.org/10.1111/j.1672-9072.2007.00488.x>
98. Akbari, G., Sanavy, S.A. & Yousefzadeh, S. (2007). Effect of auxin and salt stress (NaCl) on seed germination of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Pak. J. Biol. Sci.*, 10, pp. 2557-2561. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.2557.2561>
99. Wang, Q., Nian, F., Zhao, L., Li, F., Yang, H. & Yang, Y. (2013). Exogenous indole-3-acetic acid could reduce the accumulation of aluminum in root apex of wheat (*Triticum aestivum* L.) under Al stress. *J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 13 (3), pp. 534-543. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162013005000042>
100. Ellouzi, H., Zorrig, W., Amraoui, S., Oueslati, S., Abdelly, C., Rabhi, M., Siddique, K.H.M. & Hessini, K. (2023) Seed priming with salicylic acid alleviates salt stress toxicity in barley by suppressing ROS accumulation and improving antioxidant defense systems, compared to halo- and gibberellin priming. *Antioxidants*, 12, 1779. <https://doi.org/10.3390/antiox12091779>
101. Sarwar, N., Atique-ur-Rehman, Farooq O., Mubeen, N., Wasaya, A., Nourman, W., Zafar Ali, M. & Shehzad, M. (2018). Exogenous application of gibberellic acid improves the maize crop productivity under scarce and sufficient soil moisture condition. *Cercet. agron. in Moldova*, 50 (4), 65. <https://doi.org/10.1515/cerce-2017-0036>
102. Ansari, O., Azadi, M.S., Sharif-Zadeh, F. & Younesi, E. (2013). Effect of hormone priming on germination characteristics and enzyme activity of mountain rye (*Secale montanum*) seeds under drought stress conditions. *J. Stress Physiol. Biochem.*, 9 (3), pp. 61-71.
103. Arabshahi, M., Mobasser, H.R. & Rad, M.R.N. (2017). Effect of drought stress and gibberellin on some characteristics of wheat. *J. Chem. Res.*, 2 (2), pp. 154-158.
104. Kaya, C., Tuna, A.L. & Alves, A. (2006). Gibberellic acid improves water deficit tolerance in maize plants. *Acta Physiol. Plant.*, 28 (4), pp. 331-337. <https://doi.org/10.1007/s11738-014-1603-z>
105. Iqbal, M. & Ashraf, M. (2013). Gibberellic acid mediated induction of salt tolerance in wheat plants: growth, ionic partitioning, photosynthesis, yield and hormonal homeo-

- stasis. *Environ. Exp. Bot.*, 86, pp. 76-85. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXP-BOT.2010.06.002>
106. Amal, M.E. Abdel-Hamid & Heba, I.M. (2014). The effect of exogenous gibberellic acid on two salt stressed barley cultivars. *Eur. Sci. J.*, 10 (6), pp. 1857-1881.
 107. Siddiqui, M.H., Al-Whaibi, M.H. & Basalah, M.O. (2010). Interactive effect of calcium and gibberellin on nickel tolerance in relation to antioxidant systems in *Triticum aestivum* L. *Protoplasma*, 248 (3), pp. 503-511. <https://doi.org/10.1007/s00709-010-0197-6>
 108. Ulfat, A., Majid, S.A. & Hameed, A. (2017). Hormonal seed priming improves wheat (*Triticum aestivum* L.) field performance under drought and non-stress conditions. *Pak. J. Bot.*, 49, pp. 1239-1253.
 109. Ma, H.Y., Zhao, D., Ning, Q., Wei, J., Li, Y., Wang, M., Liu, X., Jiang, C. & Liang, Z.A. (2018). Multi-year beneficial effect of seed priming with gibberellic acid-3 (GA₃) on plant growth and production in a perennial grass, *leymus chinensis*. *Sci. Rep.*, 8, 13214. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-31471-w>
 110. Sharma, A., Sidhu, G.P.S., Araniti, F., Bali, A.S., Shahzad, B., Tripathi, D.K., Brestic, M., Skalicky, M. & Landi, M. (2020). The role of salicylic acid in plants exposed to heavy metals. *Molecules*, 25, pp. 540-562. <https://doi.org/10.3390/molecules25030540>
 111. Mohamed, H.E. & Hassan, A.M. (2019). Role of salicylic acid in alleviating cobalt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *J. Agric. Sci.*, 11 (10), pp. 112-120. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n10p112>
 112. Mostofa, M.G., Rahman, M., Ansary, M., Uddin, M., Fujita, M. & Tran, L.-S.P. (2019). Interactive effects of salicylic acid and nitric oxide in enhancing rice tolerance to cadmium stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 20 (22), 5798. <https://doi.org/10.3390/ijms20225798>
 113. Krantev, A., Yordanova, R., Janda, T., Szalai, G. & Popova, L. (2008). Treatment with salicylic acid decreases the effect of cadmium on photosynthesis in maize plants. *J. Plant Physiol.*, 165, pp. 920-931. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.11.014>
 114. Hussein, M., Balbaa, L. & Gaballah, M. (2007). Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. *RJABS*, 3 (4), pp. 321-328.
 115. Kang, G.Z., Li, G.Z. & Xu, W. (2012). Proteomics reveals the effects of salicylic acid on growth and tolerance to subsequent drought stress in wheat. *J. Proteome Res.*, 11, 12, pp. 6066-6079. <https://doi.org/10.1021/pr300728y>
 116. Kaydan, D., Yagmur, M. & Okut, N. (2007). Effects of Salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). *Tarim Bilimleri Dergisi*, 13, 2, pp. 114-119.
 117. Tahjib-Ul-Arif, M., Siddiqui, M.N., Sohag, A.A.M., Sakil, M.A., Rahman, M.M., Polash, M.A.S., Mostofa, M.G. & Tran, L.-S.P. (2018). Salicylic acid-mediated enhancement of photosynthesis attributes and antioxidant capacity contributes to yield improvement of maize plants under salt stress. *J. Plant Growth Regul.*, 37, pp. 1318-1330. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9867-y>
 118. Fayez, K.A. & Bazaid, S.A. (2014). Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. *J. Saudi Soc. Agric. Sci.*, 13, pp. 45-55. <https://doi.org/10.1016/J.JSSAS.2013.01.001>

Received 14.03.2024

PHYTOHORMONES IN GROWTH REGULATION AND THE FORMATION OF STRESS RESISTANCE IN CULTIVATED CEREALS

I.V. Kosakivska, M.M. Shcherbatiuk, V.A. Vasyuk, L.V. Voytenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01004, Ukraine
e-mail: chrom.botany@ukr.net

The study of abiotic stresses' impact on the growth, development and productivity of cultivated cereals stands as one of the principal tasks of modern biological science. In response to stressors, plants modify their developmental pathway through morphological, physiological and biochemical reactions, thereby alleviating stress loads, limiting damage, and facili-

tating recovery processes. Phytohormones play a pivotal role in regulating all stages of the plant life cycle — from seed germination to senescence — under both optimal and stressful conditions. They serve as signaling triggers, initiating cascade of reactions that aid plants in adapting to adverse influences. Therefore, determining their content and localization sites is important for finding ways to control growth rate, development, and stress resistance formation. Among phytohormones, abscisic acid (ABA) is extensively studied for its involvement in responses to abiotic stresses. Stress-induced ABA accumulation, as a mechanism for slowing down metabolism, enables plants to adapt to adverse factors. Cytokinins and auxins also contributed significantly to the formation of adaptive plant responses, with stress-induced changes in their content and distribution being observed in numerous plant species. Gibberellins are closely associated with crucial developmental processes, making them essential for the precise implementation of plant genetic programs. The mechanism of stress resistance formation involving salicylic acid remains complex and not entirely understood. This hormone enhances osmolyte production, antioxidant activity, and interacts with other hormones. A promising strategy to increase the stability and yield of cultivated cereals involves the exogenous application of phytohormonal treatments, which effectively mitigate negative effects. Pre-sowing priming provides optimal conditions for initiating the metabolic processes during germination, minimizing seed quality and structure problems, and ensuring uniform, strong seedlings. Priming triggers metabolic processes that enhance growth and prompts alteration in the balance and distribution of endogenous hormones within plant organs. However, the mechanisms through which priming with exogenous phytohormones enhances seed germination, subsequent plant growth, and development remained insufficiently explored and not entirely understood. This review delves into recent advancements concerning the roles of both endogenous and exogenous phytohormones in regulating growth and promoting resistance to abiotic stresses in cultivated cereals.

Key words: cultured cereals, phytohormones, growth, stress resistance, signaling systems.

ORCID

І.В. КОСАКІВСЬКА — I.V. Kosakivska <https://orcid.org/0000-0002-2173-8341>

М.М. ЩЕРБАТЮК — M.M. Shcherbatiuk <https://orcid.org/0000-0002-6453-228X>

В.А. ВАСЮК — V.A. Vasyuk <https://orcid.org/0000-0003-1069-9698>

Л.В. ВОЙТЕНКО — L.V. Voytenko <https://orcid.org/0000-0003-0380-0807>