

<https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003>

УДК 581.143:577.175.1

## ЦИТОКІНІНИ В ОНТОГЕНЕЗІ Й АДАПТАЦІЇ ЗЛАКІВ

Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА

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

До найважливіших компонентів фітогормонального комплексу належать цитокініни, які беруть участь у регуляції всіх життєво важливих функцій організму, включаючи поділ клітин, формування меристем, відповіді на негативний вплив навколишнього середовища, фотосинтез, старіння, поглинання макро- і мікроелементів та ін. Переважну більшість досліджень виконано з дводольними рослинами, які за морфологією і фізіологічними особливостями відрізняються від однодольних, тому порівняльний аналіз регуляторних систем у рослин цих двох класів актуальний. У цьому огляді проаналізовано дані сучасної літератури щодо особливостей метаболізму цитокінінів у злаків, розглянуто специфіку ролі цитокінінів у регуляції процесів формування, спокою і проростання насіння, розвитку суцвіть і коренів, старіння організму, формування адаптивних реакцій на абіотичні й біотичні стреси, описано антистресову дію гормонів. Наголошено на зв'язку між продуктивністю злакових рослин і рівнем різних форм ендогенних цитокінінів чи екзогенною обробкою ними. Обговорено вплив генних модифікацій на урожайність рису, пшениці, ячменю, кукурудзи, а також їхню стійкість до впливу різних чинників середовища. Особливу увагу приділено питанням участі високоспецифічних білків-промоторів у регуляції генів біосинтезу, метаболізму й сигналіну цитокінінів. Наведені стосовно злаків відомості порівняно з відповідними даними, отриманими на дводольних рослинах. Підкреслено необхідність переходу досліджень від модельних об'єктів, що не є практично значимими, до поглибленого вивчення перспективних для використання рослин.

*Ключові слова:* цитокініни, злаки, ріст, розвиток, адаптація, продуктивність.

Координація росту і розвитку рослин, відповіді на дії чинників зовнішнього середовища контролюються сигнальною системою, найважливішим складником якої є фітогормони. Вони регулюють практично всю життєдіяльність рослин у тісній взаємодії між собою та з іншими компонентами керування, утворюють надскладну мережу тісно переплетених шляхів біосинтезу, метаболізму, транспорту і сигналіну [1, 2]. До найважливіших елементів фітогормонального комплексу належать цитокініни, які беруть участь у регуляції всіх життєво важливих функцій організму — від проростання до дозрівання нового насіння та старіння материнської рослини. Широко висвітлено роль цитокінінів у керуванні поділом клітин [3], форму-

ванні меристем [4], відповіді на біотичні й абіотичні стреси [5, 6], фотосинтезі та старінні [7], поглинанні макро- і мікроелементів [8] тощо, описано механізми їхнього біосинтезу, метаболізму та сигналіngu [9–11]. Переважна більшість цих відомостей отримана в результаті досліджень, виконаних із використанням модельних об'єктів (*Arabidopsis thaliana* L., *Nicotiana tabacum* L., *Solanum lycopersicum* L., *Pisum sativum* L. та ін.), які належать до класу дводольних рослин. Проте накопичено достатньо інформації, яка дає підставу стверджувати, що дія і функції цитокінінів носять видоспецифічний характер, їх перетворення та експресія генів, які кодують білки, задіяні у передачі сигналів і підтриманні гомеостазу цих гормонів, мають свої особливості в рослин навіть окремих видів і сортів, а тим більше в одно- і дводольних [12]. Рослини цих класів досить сильно відрізняються як за морфологією, так і за фізіологічними особливостями росту й розвитку. Отже, цілком логічно припустити, що механізми регуляції, в тому числі і гормональна система, мають виявляти свою специфіку. Нещодавно це припущення було підтверджене результатами порівняльного вивчення ендогенних цитокінінів *A. thaliana* і *Hordeum vulgare* L. на субклітинному рівні, які показали істотні відмінності у метаболізмі цих гормонів у одно- і дводольних рослин [13]. Крім того, у пшениці було ідентифіковано нові гени з родин *TaIPT*, *TaZOG*, *TaGLU*, що відповідають за біосинтез і метаболізм цитокінінів, філогенетичним аналізом підтверджено їх подібність до відповідних генів рису, але не арабідопсису, що свідчить про ранню дивергенцію одно- і дводольних рослин [14].

Однією з найважливіших груп однодольних рослин в історії людства є злаки, які упродовж тисячоліть задовольняють харчові та інші потреби. Стрімке зростання чисельності населення, зміни клімату, скорочення площ родючих ґрунтів спричинюють необхідність пошуку новітніх біотехнологій, які б дали змогу підвищити урожайність злакових агрокультур у результаті поліпшення їхніх біологічних властивостей. Перспективним підходом до вирішення цього питання є використання зовнішньої обробки рослин регуляторами росту та стимулювання їхніх внутрішніх регуляторних систем. Для розвитку цих напрямів необхідно розкрити механізми і закономірності роботи гормональної системи саме злаків, оскільки екстраполяція на них відомостей щодо інших рослин не завжди приводить до правомірних висновків.

У зв'язку з цим ми поставили за мету узагальнити сучасні відомості щодо функціонування гормонів цитокінінової природи в однодольних рослин, які належать до родини злаків, зосередивши увагу на особливостях їхнього біосинтезу, метаболізму і сигналіngu, у зв'язку з продуктивністю і стійкістю рослин до стресів.

**Специфіка метаболізму цитокінінів у злаків.** Цитокініни — похідні аденіну, що існують у формі вільних основ (ізопентеніладенін, дигідрозеатин, *цис*-зеатин, *транс*-зеатин), які є активними формами і зв'язуються з рецепторами [15], а також їхніх рибозидів і нуклеотидів. Гомеостаз цитокінінів у клітині підтримується поєднанням процесів біосинтезу (ензим ізопентенілтрансфераза (ІРТ)), деградації (ензим цитокініноксидаза (СКХ), який розщеплює бічний ланцюг ізопреноїдних цитокінінів) та кон'югації (ензимами *O*-глюко-

зилтрансфераза (ZOG), що каталізує утворення мобільних *O*-глюкозидів, і  $\beta$ -глюкозидаза (GLU), що розщеплює останні [16]. У дводольних рослин домінують такі форми цитокінінів, як *транс*-зеатин та його похідні, вони виявляють найвищу активність у біотестах, мають найбільшу спорідненість до рецепторів, максимуми їх вмісту збігаються з періодами найінтенсивнішого росту [17]. Методами, які дають змогу відокремити стереоізомери зеатину один від одного, встановлено, що в багатьох злаків домінують *цис*-похідні цитокінінів і, вочевидь, вони є діючими активними формами гормону. Зокрема, в листках *Zea mays*, *Avena sativa*, *Triticum aestivum*, *Dactylis glomerata*, *Agropyron repens*, *Phragmites australis* понад 90 % цитокінінів представлено глюкозидами й рибозидами *цис*-зеатину [18]. Оскільки *цис*-форми виявляли дуже низьку активність у біотестах і містились в органах з обмеженим ростом (насіння і зрілі листки), висловлювалися припущення, що ці метаболіти цитокінінів слугують для інактивації гормону. Проте відомі докази того, що *цис*-форми цитокінінів у злаків є фізіологічно активними і важливими для росту та розвитку. Зокрема, в рослин кукурудзи було ідентифіковано ферменти *цис*-зеатин-*O*-глюкозилтрансферази, які каталізували утворення *O*-глюкозидів *цис*-форм цитокінінів, та гени, що їх кодують. Це свідчить про необхідність іммобілізації саме *цис*-похідних, а отже, вказує на їх активність [19]. У рису надекспресія генів, що кодують ці ферменти, призводила до формування фенотипу з укороченими пагонами, із затриманням старіння і зменшеною кількістю коренів [20]. Показано, що *цис*-зеатин інгібував ріст додаткових коренів у рису подібно до того, як це відбувалося при нанесенні *транс*-зеатину на корені арабідопсису [21]. Екзогенний *цис*-зеатинрибозид перетворювався на *цис*-похідні, але не на *транс*-цитокініни, тобто ізомеризація *цис*- і *транс*-форм є мінорним шляхом метаболізму цих гормонів у рису [20]. Рецептори з високою спорідненістю до *цис*-зеатину, яка була не нижчою, ніж для інших цитокінінів, були виявлені у кукурудзи [22] і рису [23]. В рослин пшениці (*Triticum monosocum*) описано фізіологічні флуктуації накопичення *цис*-зеатинрибозиду. Максимальний вміст цього цитокініну припадав на період переходу рослин від вегетативної до репродуктивної стадії онтогенезу, причому термін його появи відрізнявся в озимій та ярої ліній пшениці і залежав від впливу низької температури [24]. У кукурудзи метаболізм ізомерів зеатину носив різний характер: якщо кон'югація *транс*-зеатину відбувалася шляхом утворення  $N^9$ -глюкозидів, які розглядають як продукти незворотної деактивації гормону, то *цис*-зеатин формував мобільні *O*-глюкозиди, які легко перетворюються на активні форми [25]. Під час старіння листків пшениці різко зростала експресія генів *TacisZOG1* і *TacisZOG2-1*, відповідальних за синтез мобільних кон'югатів [26], хоча в старіючих листках кукурудзи гени цієї родини (*ZmcisZOG*) мали дуже низьку активність [27]. Переважання й значне поширення *цис*-форм цитокінінів у злаків свідчить про їх важливість для функціонування рослин цього класу і наявність у них певної специфіки метаболізму даних гормонів, але не виключає істотного значення *транс*-форм цитокінінів для регуляції росту і розвитку рослин.

Крім того, наявність *цис*-похідних зеатину не є особливістю лише злакових, вони можуть домінувати і в деяких бобових [28].

Відмінність метаболізму цитокінінів у злаків та інших рослин стосується не лише ізомерів зеатину і його похідних, оскільки вона зумовлена генетично. Так, нещодавно було встановлено дуже значну структурну відмінність між генами, що кодують глюкозилтрансферази, у рису й арабідопсису, хоча функціонально вони діяли подібно [29]. Порівнянням субклітинної локалізації і компартменталізації цитокінінів в арабідопсису та ячменю виявлено істотні відмінності в якісному складі й розподілі гормонів у цих двох видів рослин [13].

**Формування насіння.** Репродуктивна стадія розвитку злаків привертає найбільшу увагу дослідників, оскільки вона визначає урожайність культур та якість отриманого зерна. Щоб з'ясувати роль цитокінінів у процесі формування насіння, було досліджено динаміку ендогенних та вплив екзогенних гормонів, ідентифіковано і вивчено експресію генів, що кодують білки біосинтезу, метаболізм і сигналінг, а також вивчено розвиток трансгенних рослин з надекспресією або зниженою активністю цих генів.

Швидко і різко зростає вміст цитокінінів на ранніх стадіях розвитку насіння пшениці [30]. У кукурудзи [31] і рису [32] це збігається з фазою найшвидшого поділу клітин ендосперму. Значно підвищувався рівень *цис*-зеатину в насінні ячменю на початку розвитку, що свідчить про функціональну роль цього цитокініну в регуляції ембріогенезу [33]. Ступінь наповнення зерна рису корелював із вмістом зеатину і зеатинрибозиду на ранніх і середніх стадіях його формування, а також у коренях материнської рослини, тоді як для ауксинів та гіберелінів подібних закономірностей не встановлено [34]. Максимальний вміст зеатину і зеатинрибозиду в насінні рису зафіксовано між 9- і 12-ю добами після запилення квіток за умов нормального азотного живлення та між 9- і 15-ю добами за підвищеного рівня азоту, що збігалось з найінтенсивнішим поділом клітин ендосперму. Подальше зниження вмісту цитокінінів пришвидшувалось за умов водного дефіциту [35]. У разі нанесення розчину кінетину на рослини рису на 2–6-ту добу після запилення число клітин у насінні збільшувалось [36]. У період закладання насіння (3–15 діб після цвітіння) за теплового стресу, який спричинював зменшення кількості зернівок і швидкості наповнення зерна, вміст зеатинрибозиду в рослинах пшениці знижувався на фоні зростання вмісту гіберелової ( $GA_3$ ), індоліл-3-оцтової (ІОК) та абсцизової (АБК) кислот. Обприскування розчином БАП пришвидшувало наповнення зернівок, стимулювало поділ клітин ендосперму та збільшувало масу зерна за умов теплового стресу. При цьому рівень зеатинрибозиду та ІОК зростає, а  $GA_3$  й АБК — знижувався [37].

Загалом, позитивний ефект екзогенних цитокінінів на урожайність встановлено для найважливіших сільськогосподарських злаків, зокрема для пшениці [38], кукурудзи [39], рису [40], ячменю [41]. Механізм такої дії пов'язаний зі здатністю цих гормонів не тільки стимулювати поділ клітин, а й підвищувати атрагувальну здатність насіння і подовжувати термін активного фотосинтезу рослин [42]. Так, цитокініни підтримують рівень хлорофілу у фотосин-

тезувальному апараті ячменю [43], пшениці [44], кукурудзи [45]. Сорт пшениці з подовженим терміном зеленіння (*staygreen phenotype*), що характеризувався підвищеною врожайністю, відрізнявся вищою концентрацією зеатинрибозиду в прапорцевому листку порівняно зі звичайним сортом (*non-staygreen phenotype*), а обробка листків БАП збільшувала масу сухої речовини у зернівках [46]. У пшениці висока температура спричинювала зниження рівня ендогенних цитокінінів, що призводило до зменшення маси і числа зернівок, тоді як застосування екзогенних цитокінінів чи ауксинів нівелювало цей ефект [30]. Екзогенні цитокініни подовжували період активного фотосинтезу на стадії наповнення зерна і сприяли надходженню асимілятів до зернівок пшениці [47]. Рослини ячменю з надекспресією *СКХ* у коренях формували насіння, яке акумулювало на 30 % більше цинку, ніж рослини дикого типу [48]. Однак, цитокініни й синтетичні препарати із цитокініноюю активністю не знаходять широкого застосування в аграрному виробництві через відносну дорожнечу і складність роботи з ними. Тому особливої актуальності набуло впровадження маніпуляцій із генами синтезу й метаболізму цитокінінів для керування рівнями цитокінінів і підвищення у такий спосіб урожайності культурних злаків. Найгрунтовніші роботи останнього часу, спрямовані на встановлення молекулярних механізмів, що визначають розміри і кількість зерна, показали першорядну роль цих генів у рису [49, 50], кукурудзи [51] і пшениці [26]. Крім того, активність цитокінінів у репродуктивний період визначається компонентами їхнього сигналіngu й епігенетичного контролю [52]. Значне зростання експресії генів усіх родин, відповідальних за гомеостаз цитокінінів, уже на другий день після запилення квіток пшениці, свідчить про активний синтез і метаболізм цих гормонів з найперших годин закладання насіння [26]. Найінтенсивніший поділ клітин насіння пшениці, який збігається з піком рівня ендогенних цитокінінів, супроводжується найвищим рівнем експресії генів біосинтезу гормону *TaIPT2*, *TaIPT5* і *TaIPT8* у колосі, плодолисточках і зародкових органах насіння. Водночас зафіксовано найвищий рівень експресії генів деградації *TaCKX1*, що пов'язано зі значною інтенсивністю метаболізму цитокінінів у цей період [26]. Рівень експресії *TaCKX2.4* негативно корелював із кількістю зернівок у колосі пшениці й демонстрував залежність урожайності від вмісту цитокінінів [53]. Найбільшу активність *СКХ* й найвищу експресію ізоформ *СКХ* виявлено в базальних частинах суцвіття рослин рису з найменш наповненими зернівками порівняно з апікальними частинами з добре наповненими зернівками. Обробка коренів рослин екзогенним БАП поліпшувала наповнення зерна і приводила до істотного зниження рівня експресії ізоформ *СКХ* як у базальних, так і в апікальних частинах зерна, а також до зростання експресії *IPT9* [54]. У модифікованих рослин пшениці, які продукують більші за розміром і масою зернівки, ген *TaGW2-6A*, пов'язаний із накопиченням біомаси й формуванням клітин ендосперму, регулює експресію генів, відповідальних за синтез і деградацію цитокінінів через убіквітин-протеасомну систему [55]. Транскриптомним аналізом трансгенних рослин твердої пшениці з виключеними генами *GW2*, що характери-

зувалися підвищеною акумуляцією крохмалю і більшими розмірами зернівок, встановлено, що вони відрізняються збільшеним вмістом транскриптів генів родини *CKX* [56]. Високий рівень експресії гена *TaGLU1-1*, що кодує ферменти розщеплення кон'югатів, виявлено під час ініціації репродуктивних органів і початку розвитку насіння пшениці [26] та кукурудзи [27], що вказує на важливу роль зв'язаних форм цитокінінів на цих етапах розвитку рослин.

Слід зазначити, що процеси ембріогенезу й остаточні анатомічні будови зародків однодольних і дводольних рослин істотно відрізняються, що, вірогідно, зумовлено і певною специфікою регуляторних механізмів розвитку. Це вдалося продемонструвати за допомогою генетичних конструкцій із вбудованими маркерами гормональних сигналів [57]. Так, якщо в арабідопсису гормональні сигнали фіксуються вже з перших клітинних поділів зиготи, то в насінні кукурудзи, що розвивається, активність фітогормонів виявляється значно пізніше. При цьому активність цитокінінів зафіксовано на ранніх стадіях розвитку лише ендосперму, але не зародка. Встановлено, що локалізація й динаміка гормональних сигналів цитокінінів і ауксинів у тканинах насіння у кількісному відношенні носила протилежний характер: максимумами цитокінінової активності збігалися з мінімумами ауксинової і навпаки. Це свідчить про антагоністичні відносини цих фітогормонів, що є спільною рисою одно- і дводольних рослин [57].

Модифікація метаболізму цитокінінів за допомогою генетичної інженерії має величезний потенціал для застосування в агропромисловості, оскільки дає змогу ремоделювати архітектуру рослин, підвищити їх стійкість до стресів і збільшити урожайність сільськогосподарських культур [58]. Одним із можливих шляхів такої модифікації є регуляція генів родини *IPT*, експресія яких зумовлена високоспецифічним промотором *SAG* (*senescence associated-gene*). Трансгенні рослини, трансформовані за допомогою *SAG12-IPT*, демонстрували затримку старіння внаслідок надекспресії *IPT*, проте урожайність таких рослин у різних культур варіювала [59]. Зокрема, у *SAG12-IPT* пшениці, незважаючи на підвищення рівня цитокінінів і збільшення надходження нітратів, урожайність не змінювалася [60]. У *SAG12-IPT* рису затримання старіння приводило до появи більшої кількості насіння і колосків, але загальна урожайність не змінювалася через низький ступінь наповнення зерна [61]. Отже, подовження терміну вегетації хоча й позначається позитивно на продуктивності біомаси, проте може чинити негативний вплив на врожай зерна через скорочення репродуктивної фази і зміщення початку перерозподілу донорно-акцепторних відносин між материнською рослиною і насінням. Маніпулювати вмістом цитокінінів можна також за допомогою генів родини *CKX*, відповідальних за незворотну деградацію молекули гормону. Встановлено ключову роль *OsCKX2* у формуванні і розвитку квіткової меристеми рису, а «виключення» цього гена приводило до істотного збільшення кількості зерна [49]. У рослин ячменю зниження активності гена *HvCKX1* також сприяло підвищенню врожайності [62]. Наведені приклади підтверджують ключову роль цитокінінів у процесах розвитку злаків і можливість змінювати їх

продуктивність за допомогою маніпуляцій з окремими генами, що контролюють гомеостаз цих гормонів.

**Спокій і проростання насіння.** Однією з найважливіших проблем у селекції злакових культур є отримання сортів, зерно яких, з одного боку, матиме високу енергію проростання, а з іншого — буде стійким до дозбирального проростання. Молекулярні механізми, які контролюють глибину спокою і вихід із цього стану, включають компоненти гормональної системи [63]. Хоча на сьогодні зрозуміло, що фітогормони працюють комплексно, у тісній взаємодії, регуляцію спокою і проростання насіння пов'язують переважно з балансом гіберелінів та АБК [64]. Разом з цим із досліджень, виконаних на дводольних рослинах, широко відомо, що цитокініни є антагоністами АБК у багатьох фізіологічних процесах [65]. При проростанні насіння арабідопсису антагоністичні відносини цих двох гормонів проявляються на рівні елементів сигналіngu й опосередковані взаємодією транскрипційних регуляторів [66]. На жаль, вивчення ролі цитокінінів у процесах спокою і проростання злакових рослин почало привертати увагу дослідників лише в останні роки, а отримані результати фрагментарні й не дають повної інформації. Нещодавніми дослідженнями ембріогенезу двох генотипів пшениці, що формують насіння з різною глибиною спокою, встановлено, що рівень ізопентеніладеніну як у зародку, так і в ендоспермі знижувався в міру дозрівання насіння обох типів, тоді як вміст *транс*-зеатину, який був локалізований лише у зародку, знижувався в насінні зі значним ступенем спокою, а в насінні з неглибоким спокоєм він залишався на одному рівні. При цьому експресія гена *TaIPT2-2*, відповідального за біосинтез цитокінінів, зростала в міру дозрівання, а експресія генів *TaCKX4-3* і *TaCKX7-2*, що контролюють катаболізм цих гормонів, спадала. Разом із цим у зародках насіння з неглибоким спокоєм рівень експресії генів *TacZOG1-2* і *TaGLU4*, що визначають відповідно кон'югацію та реактивацію цитокінінів, був удвічі вищим [67]. Це вказує на те, що в регуляції глибини спокою насіння пшениці первинну роль відіграє метаболізм зв'язаних форм, а не біосинтез чи катаболізм. Виявлено також значну роль генів, відповідальних за систему сигналіngu цитокінінів в індукції спокою насіння пшениці. Цікаво, що насіння з глибоким спокоєм демонструвало знижену експресію позитивного регулятора відповіді на цитокініни *TaARR12* у зародку та підвищену активність негативного регулятора відповіді *TaARR9* в ендоспермі [67]. Така тканиноспецифічність експресії генів передачі цитокінінових сигналів, з одного боку, вочевидь підвищує надійність регуляторної дії гормонів, а з іншого — може бути відображенням різних механізмів дії цитокінінів у різних тканинах одного органа.

Вивчення ролі цитокінінів під час проростання насіння злакових рослин привертало увагу небагатьох дослідників. У сухому насінні вівса було виявлено дигідрозеатин, у кукурудзи — *цис*-зеатин. У першому випадку рівень цитокінінів після набубнявіння не змінювався, у другому — вміст *цис*-форм зменшувався, що передувало прокльовуванню первинного корінця, отже не тільки якісний склад гормонів був видоспецифічним, а й динаміка при проростанні насіння [68]. У

разі обробки поліамінами сперміном і спермідіном, які стимулювали проростання зернівок і ріст проростків пшениці за умов посухи, істотно підвищувався ендогенний рівень зеатину, зеатинрибозиду, ІОК і ГК<sub>3</sub> [69].

Наведені дані переконують, що в процесах спокою і проростання насіння цитокініни є невід'ємним складником єдиної регуляторної системи, цілісний механізм дії якої поки що залишається нез'ясованим.

**Розвиток суцвіть і коренів.** Кількість і розміри зернівок, а отже й урожайність злакових культур визначається розвитком суцвіття. Початок репродуктивного процесу, коли апікальні меристеми пагона перетворюються на флоральні, є вирішальним моментом, від якого залежить остаточна будова суцвіття. Ключовим регулятором цього переходу є цитокініни, які діють у тісному взаємозв'язку з ауксинами [70]. Найбільшу кількість доказів першочергової ролі цитокінінів у формуванні суцвіть злаків було отримано в роботах із рисом. Так, встановлено, що порушення гена *LOG*, який контролює біосинтез цитокінінів, спричинювало зменшення числа меристематичних клітин і формування волоті меншого розміру [71]. Виключення специфічного для меристем суцвіття гена *OsCKX2* зумовлювало зростання вмісту цитокінінів, утворення волоті більшого розміру [72], поліпшувало вегетативний ріст усєї рослини як за нормальних умов, так і за дії засолення, підвищувало ефективність фотосинтезу [73], в обох випадках урожай зростав. У разі виключення генів, що кодують рецептори цитокінінів, розвиток суцвіть і продуктивність значно погіршувались [74]. Аналіз експресії 67 генів, задіяних у біосинтезі, катаболізмі й сигналінгу цитокінінів на ранніх стадіях формування суцвіття рису, дав змогу виявити ключові для репродуктивного розвитку гени й істотну відмінність між їх експресією у вегетативних і генеративних тканинах. Доказано існування генних підсистем, що опосередковують дію цитокінінів і змінюються на різних стадіях розвитку суцвіття, визначають його будову [75]. Слід зазначити, що зменшення експресії генів родини *CKX* приводило до збільшення числа суцвіть, квіток і насіння не тільки в рису, а й в інших злаків, зокрема в *Eleusine coracana* [76], а рослини ячменю з надекспресією цих генів не формували суцвіть зовсім [77].

Активність генів метаболізму цитокінінів у суцвіттах рису регулюють специфічні промотори. Наприклад, регулятор *DST* (drought and salt tolerance) в апікальних метистемах пагона керує експресією *OsCKX2*, у мутантів із редукованим *DST* формувалося більш розгалужене суцвіття з більшою кількістю зерна. За надлишку *DST* рослини були невисокими, з маленькими слаборозгалуженими волотями [78]. Аналогічний ефект пов'язаний зі зниженням експресії промотора *Short Panicle 3*, який також регулює гомеостаз цитокінінів у суцвіттах рису [79]. Подібну ситуацію спостерігали і в інших злаків. У кукурудзи ген *UNBRANCHED3* (*UB3*), що кодує промотор, який регулює кількість рядків зернівок, негативно модулює розміри меристеми суцвіття. Він зв'язується з промоторами генів біосинтезу (*LONELY GUY1*) і сигналінгу (*ARRs*) цитокінінів і в такий спосіб регулює розвиток вегетативних і репродуктивних пагонів. Надекспресія цього ге-



на різко пригнічує куціння й утворення волоті як кукурудзи, так і рису, при цьому значно зменшується вміст активних цитокінінів [80]. Слід зазначити, що в арабідопсису цитокініни також стимулюють активність меристем суцвіть через дію на синтез білкових регуляторів, зокрема активують експресію генів *WUSCHEL* чи пригнічують експресію інгібітора *CLAVATA* [81]. Загалом, порівняння відомостей стосовно гормональної регуляції формування суцвіть рису й арабідопсису свідчить, що хоча ці рослини мають різну будову репродуктивних органів, механізми дії цитокінінів у цьому процесі подібні. Вірогідно, що специфіка розвитку суцвіть одно- і дводольних рослин визнається головним чином генетичним та епігенетичним шляхом.

Коренева система злаків набагато складніша, ніж у дводольних рослин. Окрім первинного зародкового корінця при проростанні вони утворюють додаткові корені, потім формується розвинена система постембріональних коренів, що сприяє кращому доступу до водних і поживних ресурсів і позначається на здатності переносити посуху, а отже, і на врожайності [82]. Відомо, що цитокініни є головним негативним регулятором розвитку кореневої системи, що було всебічно продемонстровано на прикладі арабідопсису [83]. Встановлено, що в рису цитокініни також інгібують ініціацію бічних коренів, але стимулюють їх подовження [84]. За допомогою флуоресцентного репортера показано, що інгібування росту коренів ячменю і розмірів кореневої меристеми за екзогенного нанесення БАП пов'язане з активуванням сигналіну цитокінінів у центрі спокою кореня подібно до того, як це відбувається в арабідопсису [85]. У трансгенних рослин ячменю з нокаутованим геном *HvSKX1* цитокініни акумулювалися, що призводило до розвитку редукованої кореневої системи, але при цьому збільшувалася кількість пагонів і, відповідно, загальна врожайність зерна. Проте маса 1000 зернівок зменшувалася, це підтверджувало, що механізм регуляції урожайності цитокінінами дуже складний, у ньому очевидно задіяні транспортери мікроелементів, ферменти клітинної стінки, регулятори поділу клітин і тощо [86]. Рослини ячменю з надекспресією генів *SKX* у коренях мали збільшену біомасу коренів, при цьому в їхніх листках значно підвищувався вміст макро- і мікроелементів, знижувалась чутливість до довготривалої посухи [48], а насіння акумулювало на 30 % більше цинку, ніж рослини дикого типу [87]. Подібний ефект спостерігали також в арабідопсису і тютюну, що свідчить про існування спільного для одно- і дводольних рослин еволюційно стабільного механізму живлення [48].

**Старіння.** Цитокініни беруть участь не тільки в морфогенезі суцвіть і коренів, регулюючи активність відповідних меристем, а й відіграють істотну роль у функціонуванні дорослих рослин. Одним із ключових моментів у життєвому циклі організму є старіння, а його найвиразнішим видимим виявом — пожовтіння листків унаслідок деградації фотосинтетичних пігментів. Здатність екзогенних цитокінінів підтримувати високий вміст хлорофілів, запобігати старінню і позитивно впливати на продуктивність злаків обговорено вище. Незважаючи на значну кількість даних, які продемонстрували ефективність цих фітогормонів як гальмівного чинника, що усуває

вікові зміни в листках, механізми такої дії цитокинінів досі повністю не з'ясовані. Встановлено корелятивні зв'язки між вмістом цитокинінів і розвитком процесу старіння рослин багатьох видів, у тому числі злакових [88]. Показано, що підвищена тривалість зеленіння листків у мутантів пшениці може бути результатом змін у метаболізмі і сигналінгу цитокинінів [89, 90]. Хоча за екзогенного нанесення антивікові властивості цитокинінів виявляються не у всіх рослин, саме у представника злаків (пшениці) ця відповідь є настільки чіткою, що на її основі було розроблено біотестову методику з визначення відповідної активності різних форм цитокинінів, яка базується на кількісній залежності накопичення хлорофілу при інкубуванні верхівкових сегментів листків 7-добових проростків на розчинах гормонів. Найефективнішими в цьому біотесті були *транс*-зеатин та ароматичні цитокиніни (БАП, кінетин, метатополін), а також їхні рибозиди, тоді як *цис*-зеатин та ізопентеніладенін виявились малоефективними [91]. Це означає, що вплив екзогенних гормонів швидше за все не пов'язаний з їхнім внутрішньоклітинним сигналінгом або вони дуже швидко метаболізуються до форм, які є діючими у даної рослини.

Затримання старіння за дії цитокинінів виявляється в забезпеченні не лише певного вмісту фотосинтетичних пігментів, а й фотосинтезу на різних рівнях. Цитокиніни стимулюють диференціацію та поділ хлоропластів, збільшують загальну їх кількість, активують утворення гран і біосинтез ключових ферментів фотосинтезу, слугують антагоністом АБК при закритті продохів, поліпшують газообмін листків тощо [7]. Дія цитокинінів опосередкована низкою регуляторних білків, які контролюють біосинтез і сигналінг гормонів [92]. Хоча більшість із наведених відомостей отримано в роботах із дводольними рослинами, окремі дослідження свідчать на користь того, що функції цитокинінів у регуляції формування та діяльності фотосинтетичного апарату притаманні й злакам. Так, у трансгенних рослин кукурудзи з підвищеним вмістом цитокинінів істотно відтермінувалось старіння [93]. Протекторну роль метатополіну встановлено під час темного старіння листків пшениці, що виявлялося у значному гальмуванні руйнування хлоропластних структур, підтриманні рівня хлорофілу, ефективності роботи фотосистеми II й рівня асиміляції CO<sub>2</sub> [94]. У мутантів кукурудзи з нокаутованим геном *cisZOGT1* затримувалось старіння прапорцевих листків, що вказує на значну роль кон'югатів цитокинінів у регуляції цього процесу [95]. Обробка листків рису БАП заважала руйнуванню хлорофілу під час старіння й активувала гени, відповідальні за фотосинтетичні процеси [96]. Екзогенне застосування БАП під час темного старіння запобігало пришвидшенню порушення фотосистеми II в листках мутантів ячменю з дефіцитом хлорофілу *b* [97].

Один із можливих шляхів антивікової дії цитокинінів пов'язаний зі здатністю впливати на активність антиоксидантних ферментів і в такий спосіб захищати мембрани клітини і фотосинтетичної системи від окиснювального пошкодження. Наприклад, у листках пшениці симптоми стимульованого темрявою старіння знімали інкубацією в розчині БАП, при цьому збереження структури хлоропластів і

підтримання початкового рівня хлорофілу супроводжувалися зростанням активностей каталази й аскорбатпероксидази [44]. У багаторічного злаку *Agrostis palustris* обробка зеатинрибозидом стимулювала супероксиддисмутазу [98]. Пізно старіючий сорт кукурудзи (stay-green) з високим вмістом хлорофілу в листках відрізнявся від рано старіючого високим вмістом рибозидів *транс*-зеатину, дигідрозеатину й ізопентеніладеніну, а також значно вищими активностями каталази й супероксиддисмутази [99]. У разі обприскування рослин кукурудзи в польових умовах розчином БАП значно поліпшувався стан фотосинтетичного апарату, підвищувалась активність антиоксидантних ферментів [100]. Подібні результати отримано й на рослинах пшениці, в яких за дії БАП ще й зростав вміст *транс*-зеатину і знижувався рівень малонового діальдегіду [101].

Не менш важливим шляхом затримання старіння цитокінінами є здатність цих гормонів регулювати донорно-акцепторні відносини в рослині. За екзогенної дії цитокініни сповільнюють відтік асимілятів і активують синтетичні процеси. Обробка розчином БАП старіючих листків пшениці не тільки збільшувала активність Рубіско, розмір хлоропластів і вміст хлорофілу, а й активувала асиміляцію азоту, синтез білка, цукрів і крохмалю, зменшувала експорт амінокислот і вуглеводів до флоєми [102]. Тісну взаємодію метаболізму цитокінінів та азоту в регуляції старіння встановлено за допомогою довгозеленіючих мутантів кукурудзи [95] і пшениці [103]. Цитокініни контролювали ефективність поглинання й асиміляції азоту в пажитниці (*Lolium perenne* L.) [104]. Мутанти пшениці з подовженим терміном зеленіння і затриманим старінням демонстрували підвищену фотосинтетичну активність прапорцевих листків на фоні збільшеного вмісту цитокінінів, при цьому зростала концентрація розчинних цукрів (глюкози, фруктози, сахарози) як у листках, так і в зерні. Підвищувалась також активність ферментів, відповідальних за метаболізм і транспорт цукрів, зокрема інвертази клітинної стінки. У разі застосування ловастатину — інгібітора біосинтезу цитокінінів — пришвидшувалось старіння й пригнічувалась активність цього ферменту, а обробка БАП — відновлювала її [105].

Слід зазначити, що позитивний вплив екзогенних цитокінінів на подовження терміну зеленіння листків злаків та азотне й мінеральне живлення не завжди мають за наслідок підвищення урожайності [60, 106], інколи погіршується якість зерна [107]. Це можна пояснити дисбалансом у розподілі асимілятів між прапорцевими листками і насінням, що формується. З одного боку, подовження тривалості фотосинтезу збільшує кількість продуктів асиміляції вуглецю, з іншого — ці пластичні речовини затримуються у листках і не надходять у необхідній кількості до зернівок. Отже, при застосуванні препаратів цитокінінової природи для фоліарної обробки рослин в агропромисловому виробництві необхідно враховувати цей факт. Крім того, важливим моментом у регуляції старіння цитокінінами є їх антистресовий вплив.

**Адаптивні реакції та антистресова дія.** Найбільше врожаю злакових культур втрачається через вплив пошкоджувальних чинників навколишнього середовища абіотичної й біотичної природи.

Відповіді на зовнішні впливи регулюються балансом фітогормонів, важливе місце в якому посідають цитокініни [5, 108]. Встановлено, що за стресових умов у багатьох рослин знижується вміст активних форм цитокінінів на фоні зростання рівня АБК [6, 109], найдетальніше вивчено реакцію арабідопсису [110]. Вважають, що рівень стійкості злакових до екстремальних умов, особливо спеціально виведених сортів, відрізняється від дводольних, що пов'язано з їх морфологічними і генетичними властивостями [111, 112]. Наприклад, як уже згадувалось, злакові внаслідок специфічної будови кореневої системи менш уразливі до посухи [82]. Вони реагують на дефіцит вологи змінами в гормональному балансі, в тому числі зниженням вмісту цитокінінів. Так, за нестачі вологи в проростках рису спадання рівня усіх форм цитокінінів, у тому числі кон'югованих, супроводжувалося зменшенням концентрації ІОК та гіберелінів і збільшенням — АБК та жасмонової кислоти [113]. Подібний перерозподіл фітогормонів відбувався і в листках кукурудзи за осмотичного стресу [114]. Висушування коренів рису спричинювало зниження вмісту зеатинових та ізопентенільних форм цитокінінів у ксилемному соку на фоні зростання концентрації АБК [115]. Загартування рослин озимої пшениці умовами помірної посухи на стадії кушіння, яке сприяло ліпшому перенесенню серйознішого водного дефіциту в період 7–14 діб після запилення квіток, було пов'язане зі змінами у гормональному балансі. У загартованих рослин поліпшувалися такі показники як водний потенціал, вміст хлорофілу, швидкість фотосинтезу в прапорцевих листках, розміри і наповнення зернівок, при цьому зміни вмістів зеатину, зеатинрибозиду, ІОК, гіберелінів та АБК були значно меншими, ніж у контрольних рослин [116]. Вміст цитокінінів у рису за умов посухи зменшувався внаслідок пригнічення біосинтезу *de novo*, оскільки був пов'язаний зі зниженням активності генів *CYP735A3* і *CYP735A4*, що кодують цитокінінтрансгідроксилазу — фермент, який перетворює первинний продукт біосинтезу цитокінінів нуклеотиду ізопентеніладеніну на активний зеатин [117]. Слід підкреслити, що експресія цих генів за дії подібного стресу в арабідопсису не змінювалась, отже, механізми адаптації до посухи в цих рослин дещо відрізняються [117]. Змінивши експресію генів *IPT* за допомогою специфічного промотора старіння і дозрівання *SARK*, можна добитись поліпшення посухостійкості рису [118] і мітлиці повзучої [119]. У *SARK*-модифікованих рослин кукурудзи за водного дефіциту підтримувались нормальні рівні фотосинтезу і продигової провідності [120], у рису — асиміляція вуглецю й азоту не змінювалась [121]. У мітлиці повзучої з надекспресією *IPT* за умов посухи розвивалася потужніша коренева система, і значно підвищувалась активність антиоксидантних ферментів порівняно з рослинами дикого типу [122]. Зазначимо, що дводольні рослини також поліпшують посухостійкість унаслідок подібної генетичної модифікації [6]. Поліпшити адаптацію до посухи можна також зміною експресії генів деградації цитокінінів. Так, рослини ячменю зі зниженим рівнем цитокінінів унаслідок надекспресії *CKX* формували більш розвинену кореневу систему порівняно з немодифікованими рослинами, ліпше переносили посуху різної інтенсивності, підтримували вищий рівень

обводненості і давали більший урожай [48, 123]. Трансгенні рослини ячменю з надекспресією гена *СКХ* (стійкий до посухи фенотип) демонстрували ослаблену відповідь рецептора цитокінінів HvHK3 та посилену регуляцію двох транскриптомних факторів, що відповідають за реакцію на стрес і чутливість до АБК. Хоча листки трансформованих рослин за оптимальних умов мали знижений рівень хлорофілу і зменшену регуляцію генів, що кодують білки фотосинтезу, ніж у дикого типу, проте під час відновлення після посухи вони швидше поверталися до початкового рівня фотосинтезу. Отже, часткова нечутливість до цитокінінів у ячменю, індукована надекспресією *СКХ*, сприяє стійкості до стресу від посухи [124].

Слід підкреслити, що механізм підвищення посухостійкості злаків за рахунок активності генів біосинтезу і деградації цитокінінів пов'язаний не тільки зі збільшенням розмірів кореневої системи, а й із впливом цих гормонів на гени біосинтезу і сигналіngu АБК. У трансгенних рослин із підвищеним вмістом цитокінінів знижувалась індукція генів метаболізму АБК [48]. Перехрещування шляхів сигналіngu АБК і цитокінінів, які носять антагоністичний характер, позначається на габітусі й посухостійкості рослин загалом і на провідності продохів та асиміляції  $\text{CO}_2$  зокрема [125].

Цитокініни беруть участь у регуляції відповіді злаків на екстремальні коливання температурного режиму. У зернівках кукурудзи помірний тепловий стрес спричинював зменшення вмісту зеатину і зеатинрибозиду на 70 %, а за умов тривалого стресу рівні цитокінінів були нижчими за чутливість методу, змінювалось співвідношення між цитокінінами й АБК на користь останньої [126]. За високотемпературного стресу, який істотно зменшував кількість і якість репродуктивних органів рослин рису, значно знижувався вміст активних форм цитокінінів у суцвіттях і коренях та сповільнювався їх транспорт по ксилемі внаслідок зростання активності *СКХ* і гальмування генів біосинтезу гормону, при цьому в стійкого сорту рису ці вияви реакції на стрес були виражені значно слабкіше, ніж у нестійкого [127]. Нанесення розчину БАП на стебла нівелювало ці негативні наслідки теплового стресу [128]. У мітлиці повзучої обробка БАП кореневої зони підвищувала рівень цитокінінів у пагоні й ослаблювала ушкодження внаслідок дії високих температур у ґрунті й повітрі [98]. Фоліарна обробка мітлиці повзучої розчином зеатинрибозиду також нівелювала негативний вплив теплового стресу перешкоджанням зниженню рівня хлорофілу, ефективності фотосинтезу та вмісту розчинних білків [129]. У трансформованих рослин мітлиці з активованим геном *IPT* з підвищеною стійкістю до гіпертермії зростала концентрація багатьох білків, задіяних в енергетичному обміні та захисті від стресу [130].

Рівні цитокінінів знижуються і за впливу низьких температур. Так, за умов холодного стресу пригнічувались біосинтез і сигналінг цитокінінів у рису [117]. У пшениці зниження рівня цитокінінів супроводжувалося зменшенням концентрації гіберелінів та ауксинів, жасмонової і саліцилової кислот, зростав лише вміст АБК [24]. Після 24 год дії холоду в міру аклімації рослин спостерігалася тенденція до повернення балансу гормонів до вихідного стану, рівень цитокінінів

поступово підвищувався, а АБК — знижувався [131]. Порівнянням генотипів пшениці з різною морозостійкістю встановлено, що рівень активних форм цитокінінів у листках і коренях після холодового шоку знижувався лише в морозостійкого сорту, однак експресія гена *ARR6*, що кодує негативний регулятор відповіді на цитокініни, на холоді зростала в листках і коренях обох сортів [132]. Після аклімації рівень активних цитокінінів поступово підвищувався, а експресія *ARR6* — знижувалася, зростала експресія *ARR18* — позитивного регулятора відповіді. Несподіваним було зростання активності *IPT8* за умов холоду на фоні зменшення вмісту гормонів [132]. Вірогідно, що рівень цитокінінів знижувався не тільки внаслідок гальмування синтезу *de novo*, а й у результаті метаболічних перетворень, наприклад кон'югації. Така можливість була продемонстрована у рослин кукурудзи, які акумулювали *O*-глюкозилтрансферази та запасні форми гормону за дії холоду [133].

Цитокініни задіяні в регуляції солестійкості злаків, про що свідчить перш за все їх позитивний вплив за екзогенного застосування на подолання негативного впливу солей [134]. Праймування насіння солестійкого і нестійкого сортів пшениці у розчині кінетину пришвидшувало проростання насіння нестійкого сорту і забезпечувало швидкий ріст проростків стійкого, а в польових умовах — поліпшувало ріст і підвищувало урожайність обох сортів за умов засолення [135]. Обробка БАП запобігала передчасному старінню листків райграсу (*Lolium perenne*), спричиненому засоленням, позитивно впливала на антиоксидантні ферменти і пригнічувала накопичення іонів  $\text{Na}^+$  [136]. Обприскування листків пшениці розчином кінетину сприяло підтриманню іонного гомеостазу і знижувало ступінь пошкодження мембран за сольового стресу [137]. В окремих роботах показано, що засолення на відміну від інших стресів викликало зростання вмісту ендогенних цитокінінів у злаків. Так, сольовий і осмотичний стреси індукували активність генів *IPT* та репресували гени *СКХ*, унаслідок чого в проростках кукурудзи накопичувались ендогенні цитокініни [27]. У листках ячменю дуже швидко і різко зростає вміст зеатину вже через 2 год після засолення [138]. Іншу тенденцію спостерігали в листках рису двох сортів із різною чутливістю до засолення: загальний рівень цитокінінів у листках за умов сольового стресу знижувався на фоні значного зростання вмісту АБК. При цьому у стійкого до засолення сорту співвідношення АБК/цитокініни зростало більшою мірою, ніж у нестійкого, що позначалося на розмірах продигових щілин. У стеблі при засоленні зростає рівень активних форм цитокінінів на фоні зниження вмісту ІОК. Співвідношення цих двох гормонів у стійкого до засолення сорту рису було більшим на користь цитокінінів, ніж у нестійкого, що свідчить про його важливість для підтримання функціонування стеблових меристем за умов стресу та у відновлювальний період [139]. Крім того, ці сорти відрізнялися за типом метаболізму цитокінінів. У рослин чутливого до засолення сорту рису були вищими кількості та активність генів біосинтезу і сигналінгу цитокінінів, тоді як у рослин стійкого сорту спостерігали підвищену активність генів інактивації цих гормонів [139]. Слід зазначити, що в більшості дводольних рос-

лин гіперсалінізація спричинювала або зниження вмісту цитокінінів [109], або диференційований вплив на різні форми цитокінінів за різних концентрацій солей [140]. Генетично модифіковані злаки з гіперсинтезом цитокінінів мали підвищену стійкість до впливу засолення. Наприклад, рослини рису з виключеним специфічним для суцвіть рису геном *OsSKX2*, які накопичували *транс*-зеатин, дигідро-зеатин, ізопентеніладенін і кінетин у флоральній меристемі, вирізнялися підвищеними солестійкістю та урожайністю, їхні листки містили більше фотосинтетичних пігментів і води, вони менше піддавались окиснювальному ушкодженню за умов сольового стресу [73]. У регуляції солестійкості задіяні також елементи трансдукції цитокінінових сигналів, зокрема білки-фосфотрансмітери: у рису виключення генів, відповідальних за синтез цих білків, призводило до формування карликових рослин, гіперчутливих до сольового стресу [74]. Цитокініни в регуляції солестійкості діють у комплексі з іншими фітогормонами. Так, поліпшення ростових параметрів і підвищення урожайності пшениці внаслідок праймування насіння у розчині БАП супроводжувалися зростанням вмісту ІОК та зниженням рівня АБК у проростках [135]. Обробка проростків пшениці метилжасмонатом, яка значно ослаблювала негативний ефект засолення і пришвидшувала відновлення росту після його усунення, індукувала накопичення цитокінінів, пригнічувала як експресію генів *SKX*, так і активність самого ферменту [141].

Цитокініни регулюють не тільки реакцію рослин на надлишок солей, вони також медіують сигнали щодо дефіциту макро- і мікроелементів у ґрунті, відіграють провідну роль у постачанні азоту та інших поживних речовин. Ці функції цитокінінів досліджені головним чином у дводольних рослин, здебільшого арабідопсису [6, 142]. Стосовно злаків в окремих роботах повідомлялося про участь цитокінінів у регуляції фосфорного живлення [143] та захисних ефектів кремнію за дефіциту калію [144] в рослинах рису. Для райграсу отримано дані, які дають підставу припустити, що функції цитокінінів у передачі сигналів щодо доступності азоту в ґрунті подібні до тих, що встановлені для арабідопсису [145].

**Біотичний стрес.** Урожайність злаків значно погіршується внаслідок ураження фітопатогенами і паразитами різної природи. Інфіковані тканини рослини-хазяїна відрізняються підвищеним вмістом активних форм цитокінінів. Так, за ураження кукурудзяного качана сажковим грибом *Ustilago maydis* значно зростав рівень цитокінінів, особливо *цис*-зеатину, і знижувався рівень глюкозидних кон'югатів в інфікованих тканинах [146]. Інокуляція листків кукурудзи збудником антракнозу злакових *Colletotrichum graminicola* спричинювала утворення так званих зелених острівців у місцях інфікування, які відрізнялися від здорових тканин різким накопиченням *цис*-зеатинрибозиду та його нуклеотиду, тоді як концентрація *цис*-зеатин-О-глюкозиду знижувалася [147]. Зростання вмісту активних форм цитокінінів у «зелених острівцях» в ячменю за ураження *Pyrenophora teres* і в кукурудзи за інфікування *Drechslera maydis* супроводжувалося акумуляцією метаболітів унаслідок атрагувальної дії гормонів [148]. Грибна інфекція *Magnaporthe oryzae* спричинювала зростання

вмісту ізопентенільних форм цитокінінів у листових пластинках проростків рису [149]. Фітопатогени здатні не тільки модулювати продукування цитокінінів рослиною-хазяїном, а й синтезують ці гормони самі і використовують їх як чинник, що підвищує уразливість інфекцією [150]. Так, паразитний гриб *Claviceps purpurea*, хазяїном якого здебільшого є рис, продукує широкий спектр цитокінінів разом із домінуючими у цієї рослини *цис*-формами. Мутантні штами гриба, не здатні синтезувати цитокініни, виявляли редуковану вірулентність [151, 152]. Подібні результати отримано з цитокініндефіцитними штамами *M. oryzae*, що також не здатні інфікувати рослини рису [153]. Патогенний гриб *Fusarium pseudograminearum*, який спричинює фузаріози пшениці та ячменю, синтезує специфічні гормони, які належать до нового класу цитокінінів, оскільки вони мають певні структурні особливості, а їх біологічна активність у біотестах дещо відрізняється від БАП. Проте вони активують сигналінг цитокінінів *in planta* і здатні репрограмувати розвиток рослини-хазяїна, що свідчить про їхню участь у регуляції перебігу захворювання [154]. Крім того, дія цих специфічних цитокінінів пов'язана з азотним живленням [155], отже, вони як і відомі цитокініни слугують атрагувальним чинником для поживних речовин у місцях інфекції.

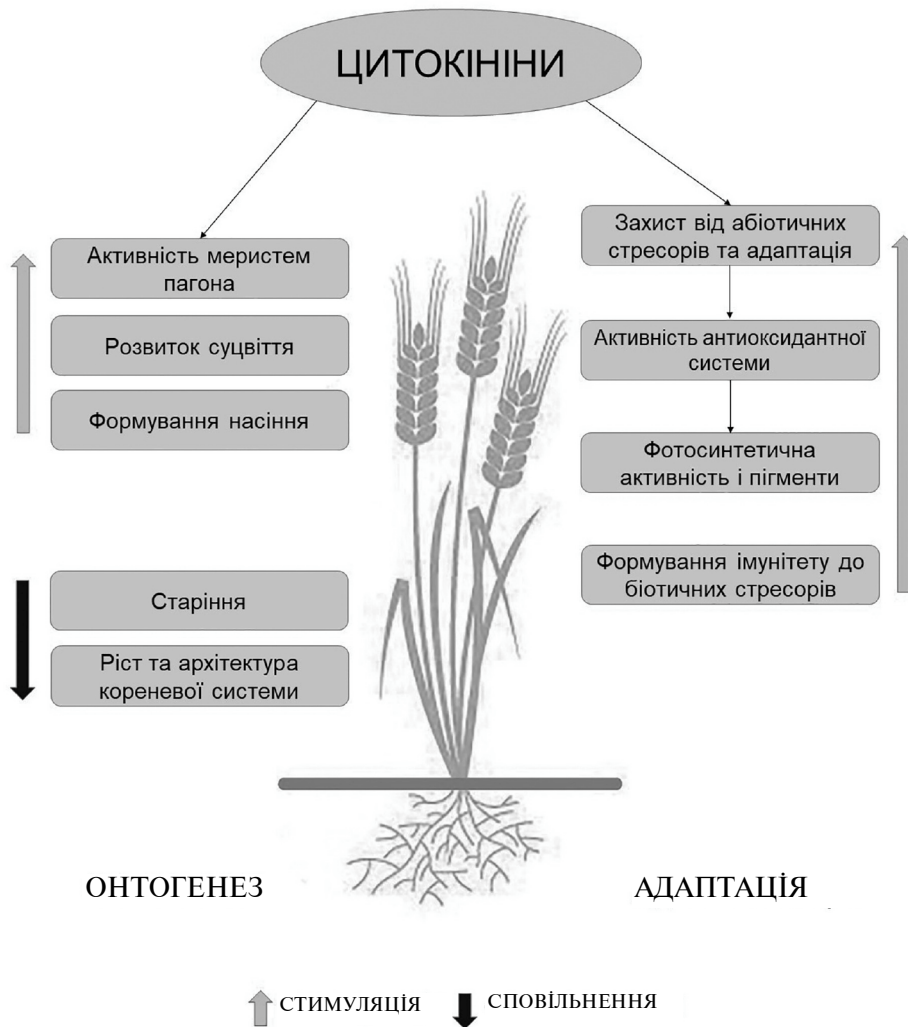
Зростання вмісту цитокінінів, які патогени використовують для власних потреб, зокрема для поліпшення надходження асимілятів, рослини, у свою чергу, сприймають як сигнал для активування антимікробного захисту, який формується у тісній взаємодії з саліциловою кислотою. Наприклад, обробка листків рису цитокінінами разом із саліциловою кислотою індукувала активність гена *OsPR1b*, пов'язаного з патогенезом *M. oryzae*, поодиноці ці гормони не давали подібного ефекту, що свідчить про їх синергічну дію в разі виникнення захисної реакції на патоген [149]. Показано, що синтез дитерпеноїдних фітоалексинів під час відповіді рослин рису на інфікування *M. oryzae* регулюється синергічною дією цитокінінів і саліцилової кислоти [156]. Слід зауважити, що найліпше механізм взаємодії цих двох гормонів при активуванні імунітету на сьогодні вивчено в арабідопсису [6].

Загалом, незважаючи на значний обсяг інформації стосовно регуляторної ролі цитокінінів у формуванні адаптивних реакцій у злаків, її поки що замало для того, щоб виокремити специфіку пристосувальних механізмів у цих рослин. Дослідженнями останніх років доведено, що родина *IPT* представлена різною кількістю генів в арабідопсису (дев'ять) і рису (десять), які кодують дванадцять і десять білків відповідно, при цьому відмінності у флуктуаціях транскриптів *IPT* генів, які спостерігаються за біотичного стресу, гормонального дисбалансу, хімічної інтоксикації і дефіциту поживних речовин, відрізняються [157]. Отже, отримання стресостійких рослин передбачає поглиблене вивчення індивідуальних особливостей однієї дводольних, і не виключено, що й кожного окремого виду.

**Підсумки.** Інтерес біологічної спільноти до вивчення особливостей функціонування фітогормонів цитокінінової природи у злакових рослин, особливо у важливих сільськогосподарських культур (пше-



ниці, рису, кукурудзи, ячменю), помітно зріс за останнє десятиліття. Це пов'язано насамперед з тим, що накопичений науковий доробок переконливо демонструє відмінності метаболізму й сигналіngu цитокінінів не тільки у рослин певного класу, а й в окремих видів і сортів. Узагальненням наведених у літературних джерелах даних виявлено існування значної кількості рис подібності у функціональних проявах дії цитокінінів під час росту і розвитку одно- й дводольних рослин, а також при формуванні адаптивних реакцій. Найважливіші з них ілюструє рисунок. Разом з цим, істотна відмінність у метаболізмі цитокінінів і відкриття високоспецифічних білків-промоторів, задіяних у керуванні активністю відповідних генів, дають підставу говорити про існування певної специфічності регуляторних і сигнальних механізмів у злаків, розкриття яких особливо цікаве, оскільки уможлиблює керування їхньою врожайністю. Наведений в огляді матеріал, свідчить про необхідність переходу досліджень від



Найважливіші функціональні вияви дії цитокінінів в онтогенезі злаків

модельних об'єктів, що не є практично цінними, до поглибленого вивчення перспективних для використання рослин.

REFERENCES

1. 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. *Molecular Plant*, 10 (12), pp. 1480-1496. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.11.002>
2. Munne-Bosch, S. & Muller, 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>
3. Schaller, G.E., Street, I.H. & Kieber, J.J. (2014). Cytokinin and the cell cycle. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 21, pp. 7-15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.015>
4. Kurepa, J., Shull, T.E. & Smalle, J.A. (2019). Antagonistic activity of auxin and cytokinin in shoot and root organs. *Plant Direct*, 3, pp. 1-9. <https://doi.org/10.1002/pld3.121>
5. Bielach, A., Hrtyan, M. & Tognetti, V.B. (2017). Plants under stress: Involvement of auxin and cytokinin. *Int. J. Mol. Sci.*, 18 (7), p. 1427. <https://doi.org/10.3390/ijms18071427>
6. 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 (3), pp. 998-1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
7. Honig, M., Plihalova, L., Husickova, A., Nisler, J. & Dolezal, K. (2018). Role of cytokinins in senescence, antioxidant defence and photosynthesis. *Int. J. Mol. Sci.*, 19, p. 4045. <https://doi.org/10.3390/ijms19124045>
8. Pavlu, J., Novak, J., Koukalova, V., Luklova, M., Brzobohaty, B. & Cerny, M. (2018). Cytokinin at the crossroads of abiotic stress signalling pathways. *Int. J. Mol. Sci.*, 19, p. 2450. <https://doi.org/10.3390/ijms19082450>
9. Zurcher, E. & Muller, B. (2016). Cytokinin synthesis, signaling and function — advances and new insights. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.*, 324, pp. 1-38. <https://doi.org/10.1016/bs.ircmb.2016.01.001>
10. Kieber, J.J. & Schaller, G.E. (2018). Cytokinin signaling in plant development. *Development*, 145, dev149344. <https://doi.org/10.1242/dev.149344>
11. Romanov, G.A., Lomin, S.N. & Schmulling, T. (2018). Cytokinin signaling: from the ER or from the PM? That is the question! *New Phytologist*, 218 (1), p. 41. <https://doi.org/10.1111/nph.14991>
12. Locascio, A., Roig-Villanova, I., Bernardi, J. & Varotto, S. (2014). Current perspectives on the hormonal control of seed development in Arabidopsis and maize: a focus on auxin. *Front. Plant Sci.*, 5, p. 412. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00412>
13. Jiskrova, E., Novak, O., Pospisilova, H., Holubova, K., Karady, M., Galuszka, P., Robert, S. & Frebort, I. (2016). Extra- and intracellular distribution of cytokinins in the leaves of monocots and dicots. *New Biotechnology*, 33(5), pp. 735-742. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.010>
14. Shoaib, M., Yang, W., Shan, Q., Sajjad, M. & Zhang, A. (2019). Genome-wide identification and expression analysis of new cytokinin metabolic genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Peer J.*, 7: e6300. <https://doi.org/10.7717/peerj.6300>
15. Romanov, G.A. (2009). How do cytokinins affect the cell? *Russian J. Plant Physiol.*, 56, pp. 268-290. <https://doi.org/10.1134/S1021443709020174>
16. Frebort, I., Kowalska, M., Hluska, T., Frebortova, J. & Galuszka, P. (2011). Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot.*, 62, No. 8, pp. 2431-2452. <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
17. Sakakibara, H. (2006). Cytokinins: Activity, biosynthesis and translocation. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 57, pp. 431-449. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105231>
18. Gajdosova, S., Spichal, L., Kaminek, M., Hoyerova, K., Novak, O., Dobrev, P.I., Galuszka, P., Klima, P., Gaudinova, A., Zizkova, E., Hanus, J., Dancak, M., Travnicek, B., Pesek, B., Krupicka, M., Vankova, R., Strnad, M. & Motyka, V. (2011). Distribution,

- biological activities, metabolism, and the conceivable function of cis-zeatin-type cytokinins in plants. *J. Exp. Bot.*, 62 (8), pp. 2827-2840. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq457>
19. Veach, Y.K., Martin, R.C., Mok, D.W.S., Malbeck, J., Vankova, R. & Mok, M.C. (2003). O-Glucosylation of cis-zeatin in maize: characterization of genes, enzymes, and endogenous cytokinins. *Plant Physiol.*, 131, pp. 1374-1380. <https://doi.org/10.1104/pp.017210>
  20. Kudo, T., Makita, N., Kojima, M., Tokunaga, H. & Sakakibara, H. (2012). Cytokinin activity of cis-zeatin and phenotypic alterations induced by overexpression of putative cis-zeatin-O-glucosyltransferase in rice. *Plant Physiol.*, 160, pp. 319-331. <https://doi.org/10.1104/pp.112.196733>
  21. Li, X., Mo, X., Shou, H. & Wu, P. (2006). Cytokinin-mediated cell cycling arrest of pericycle founder cells in lateral root initiation of Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.*, 47, pp. 1112-1123. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcj082>
  22. Lomin, S.N., Yonekura-Sakakibara, K., Romanov, G.A. & Sakakibara, H. (2011). Ligand-binding properties and subcellular localization of maize cytokinin receptors. *J. Exp. Bot.*, 62, pp. 5149-5159. <https://doi.org/10.1093/jxb/err220>
  23. Choi, J., Lee, J., Kim, K., Cho, M., Ryu, H., An, G. & Hwang, I. (2012). Functional identification of OsHK6 as a homotypic cytokinin receptor in rice with preferential affinity for iP. *Plant Cell Physiol.*, 53, pp. 1334-1343. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs079>
  24. Vankova, R., Kosova, K., Dobrev, P., Vitamvas, P., Travnickova, A., Cvikrova, M., Pesek, B., Gaudinova, A., Prerostova, S., Musilova, J., Galiba, G. & Prasil, 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>
  25. Hluska, T., Dobrev, P.I., Tarkowska, D., Frebortova, J., Zalabak, D., Kopečný, D., Plihal, O., Kokas, F., Briozzo, P., Zatloukal, M., Motyka, V. & Galuszka, P. (2016). Cytokinin metabolism in maize: Novel evidence of cytokinin abundance, interconversions and formation of a new trans-zeatin metabolic product with a weak anticytokinin activity. *Plant Science*, 247, pp. 127-137. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.03.014>
  26. Song, J., Jiang, L. & Jameson, P.E. (2012). Coordinate regulation of cytokinin gene family members during flag leaf and reproductive development in wheat. *BMC Plant Biol.*, 12: 78. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-78>
  27. Vyroubalova, S., Vaclavikova, K., Tureckova, V., Novak, O., Smehilova, M., Hluska, T., Vrhoutkova, L., Frebort, I. & Galuszka, P. (2009). Characterization of new maize genes putatively involved in cytokinin metabolism and their expression during osmotic stress in relation to cytokinin levels. *Plant Physiol.*, 151, pp. 433-447. <https://doi.org/10.1104/pp.109.142489>
  28. Quesnelle, P.E. & Emery, R.J.N. (2007). cis-Cytokinins that predominate in Pisum sativum during early embryogenesis will accelerate embryo growth in vitro. *Can. J. Bot.*, 85, pp. 91-103. <https://doi.org/10.1139/b06-149>
  29. Li, P., Lei, K., Li, Y., He, X., Wang, S., Liu, R., Ji, L. & Hou, B. (2019). Identification and characterization of the first cytokinin glycosyltransferase from rice. *Rice*, 12, p. 19. <https://doi.org/10.1186/s12284-019-0279-9>
  30. Banowitz, G.M., Ammar, K. & Chen, D.D. (1999). Temperature effects on cytokinin accumulation and kernel mass in a dwarf wheat. *Ann Bot.*, 83, pp. 303-307. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0823>
  31. Rijavec, T. & Dermastia, M. (2010). Cytokinins and their function in developing seeds. *Acta Chim. Slov.*, 3, pp. 617-629.
  32. Yang, J.C., Zhang, J.H., Huang, L., Wang, Z.Q., Zhu, Q.S. & Liu, L.J. (2002). Correlation of cytokinin levels in the endosperms and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Ann Bot.*, 90, pp. 369-377. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf198>
  33. Powell, A.F., Paleczny, A.R., Olechowski, H. & Emery, R.J.N. (2013). Changes in cytokinin form and concentration in developing kernels correspond with variation in yield among field-grown barley cultivars. *Plant Physiol. Biochem.*, 64, pp. 33-40. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.12.010>

34. Yang, J.C., Peng, S.B., Visperas, R.M., Sanico, A.L., Zhu, Q.S. & Gu, S.L. (2000). Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants. *Plant Growth Regul.*, 30, pp. 261-270. <https://doi.org/10.1023/A:1006356125418>
35. Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q. & Wang, W. (2001). Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol.*, 127 (1), pp. 315-323. <https://doi.org/10.1104/pp.127.1.315>
36. Yang, J.C., Zhang, J.H., Wang, Z.Q. & Zhu, Q.S. (2003). Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regul.*, 41, pp. 185-119. <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000007503.95391.38>
37. Yang, D., Li, Y., Shi, Y., Cui, Z., Luo, Y., Zheng, M., Chen, J., Li, Ya., Yin, Y. & Wang, Z. (2016). Exogenous cytokinins increase grain yield of winter cultivars by improving stay-green characteristics under heat stress. *PLoS One*, 11 (5), e0155437. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155437>
38. Gupta, N.K., Gupta, S., Shukla, D.S. & Deshmukh, P.S. (2003). Differential responses of BA injection on yield and specific grain growth in contrasting genotypes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Growth Regul.*, 40, pp. 201-205. <https://doi.org/10.1023/A:1025023822806>
39. Dietrich, J.T., Kaminek, M., Blevins, D.G., Reinbott, T.M. & Morris, R.O. (1995). Changes in cytokinins and cytokinin oxidase activity in developing maize kernels and the effects of exogenous cytokinin on kernel development. *Plant Physiol. Biochem.*, 33, pp. 327-336.
40. Ray, S. & Chaudhary, M.A. (1981). Effect of plant growth regulators on grain filling and yield of rice. *Annu Bot.*, 47, pp. 755-758.
41. Hosseini, S.M., Poustini, K. & Ahmadi, A. (2008). Effects of foliar application of BAP on source and sink strength in four six-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Plant Growth Regul.*, 54, pp. 231-239. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9245-4>
42. Jameson, P.E. & Song, J. (2016). Cytokinin: a key driver of seed yield. *J. Exp. Bot.*, 67 (3), pp. 593-606. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv461>
43. Yaronskaya, E., Vershilovskaya, I., Poers, Y., Alawady, A.E., Averina, N. & Grimm, B. (2006). Cytokinin effects on tetrapyrrole biosynthesis and photosynthetic activity in barley seedlings. *Planta*, 224, pp. 700-709. <https://doi.org/10.1007/s00425-006-0249-5>
44. Zavaleta-Mancera, H.A., Lopez-Delgado, H., Loza-Tavera, H., Mora-Herrera, M., Trevilla-Garcia, C., Vargas-Suarez, M. & Ougham, H. (2007). Cytokinin promotes catalase and ascorbate peroxidase activities and preserves the chloroplast integrity during dark-senescence. *J. Plant Physiol.*, 164, pp. 1572-1582. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.02.003>
45. He, P. & Jin, J.Y. (1999). Relationships among hormone changes, transmembrane flux of Ca<sup>2+</sup> and lipid peroxidation during leaf senescing in spring maize. *Acta Botanica Sinica*, 41, pp. 1221-1226.
46. Luo, Y., Tang, Y., Zhang, X., Li, W., Chang, Y., Pang, D., Xu, X., Li, Y. & Wang, Z. (2018). Interactions between cytokinin and nitrogen contribute to grain mass in wheat cultivars by regulating the flag leaf senescence process. *Crop J.*, 6 (5), pp. 538-551. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.05.008>
47. Chen, J.B., Liang, Y., Hu, X.Y., Wang, X.X., Tan, F.Q., Zhang, H.Q., Ren, Z.L. & Luo, P.G. (2010). Physiological characterization of 'stay-green' wheat cultivars during the grain filling stage under field growing conditions. *Acta Physiol. Plant.*, 32, pp. 875-882. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0475-0>
48. Ramireddy, E., Hosseini, S.A., Eggert, K., Gillandt, S., Gnad, H., Von Wiren, N. & Schmulling, T. (2018). Root engineering in barley: increasing cytokinin degradation produces a larger root system, mineral enrichment in the shoot and improved drought tolerance. *Plant Physiol.*, 177 (3), pp. 1078-1095. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00199>
49. Ashikari, M., Sakakibara, H., Lin, S., Yamamoto, T., Takashi, T., Nishimura, A., Angeles, E. R., Qian, Q., Kitano, H. & Matsuoka, M. (2005). Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science*, 309, pp. 741-745. <https://doi.org/10.1126/science.1113373>
50. Mao, H., Sun, S., Yao, J., Wang, C.R., Yu, S.B., Xu, C.G., Li, X.H. & Zhang, Q.F. (2010). Linking differential domain functions of the GS3 protein to natural variation of grain size in rice. *PNAS*, 107, pp. 19579-19584. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014419107>

51. Fu, J., Thiemann, A., Schrag, T.A., Melchinger, A.E., Scholten, S. & Frisch, M. (2010). Dissecting grain yield pathways and their interactions with grain dry matter content by a two-step correlation approach with maize seedling transcriptome. *BMC Plant Biol.*, 10, pp. 63. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-63>
52. Savadi, S. (2017). Molecular regulation of seed development and strategies for engineering seed size in crop plants. *Plant Growth Regul.*, 84 (3), pp. 401-422. <https://doi.org/10.1007/s10725-017-0355-3>
53. Li, Y., Song, G., Gao, J., Zhang, S., Zhang, R., Li, W., Chen, M., Liu, M., Xia, X., Risacher, T. & Li, G. (2018). Enhancement of grain number per spike by RNA interference of cytokinin oxidase 2 gene in bread wheat. *Hereditas*, 155, pp. 33. <https://doi.org/10.1186/s41065-018-0071-7>
54. Panda, B.B., Sekhar, S., Dash, S.K., Behera, L. & Shaw, B.P. (2018). Biochemical and molecular characterisation of exogenous cytokinin application on grain filling in rice. *BMC Plant Biol.*, 18 (1), p. 89. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1279-4>
55. Geng, J., Li, L.Q., Lv, Q., Zhao, Y., Liu, Y., Zhang, L. & Li, X. (2017). TaGW2-6A allelic variation contributes to grain size possibly by regulating the expression of cytokinins and starch-related genes in wheat. *Planta*, 246, pp.1153-1163. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2759-8>
56. Sestili, F., Pagliarello, R., Zega, A., Saletti, R., Pucci, A., Botticella, E., Masci, S., Tundo, S., Moschetti, I., Foti, S. & Lafiandra, D. (2019). Enhancing grain size in durum wheat using RNAi to knockdown GW2 genes. *Theoretical and Applied Genetics*, 132 (2), pp. 419-429. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3229-9>
57. Chen, J., Lausser, A. & Dresselhaus, T. (2014). Hormonal responses during early embryogenesis in maize. *Biochemical Society Transactions*, 42(2), pp. 325-331. <https://doi.org/10.1042/bst20130260>
58. Zalabak, D., Pospisilova, H., Smehilova, M., Mrizova, K., Frebort, I. & Galuszka, P. (2013). Genetic engineering of cytokinin metabolism: prospective way to improve agricultural traits of crop plants. *Biotechnol. Adv.*, 31, pp. 97-117. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2011.12.003>
59. Gregersen, P.L., Culetic, A., Boschian, L. & Krupinska, K. (2013). Plant senescence and crop productivity. *Plant Mol. Biol.*, 82, pp. 603-622. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0013-8>
60. Sykorova, B., Kuresova, G., Daskalova, S., Trckova, M., Hoyerova, K., Raimanova, I., Motyka, V., Travnickova, A., Elliott, M.C. & Kaminek, M. (2008). Senescence-induced ectopic expression of the *A. tumefaciens* *ipt* gene in wheat delays leaf senescence, increases cytokinin content, nitrate influx, and nitrate reductase activity, but does not affect grain yield. *J. Exp. Bot.*, 59, pp. 377-387. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm319>
61. Liu, L., Zhou, Y., Szczerba, M.W., Li, X. & Lin, Y. (2010). Identification and application of a rice senescence-associated promoter. *Plant Physiol.*, 153, pp. 1239-1249. <https://doi.org/10.1104/pp.110.157123>
62. Zalewski, W., Galuszka, P., Gasparis, S., Orczyk, W. & Nadolska-Orczyk, A. (2010). Silencing of the *HvCKX1* gene decreases the cytokinin oxidase/dehydrogenase level in barley and leads to higher plant productivity. *J. Exp. Bot.*, 61, pp. 1839-1851. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq052>
63. Gao, F. & Ayele, B.T. (2014). Functional genomics of seed dormancy in wheat: advances and prospects. *Front. Plant Sci.*, 5, p. 458. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00458>
64. Nonogaki, H. (2019). Seed germination and dormancy — the classic story, new puzzles, and evolution. *J. Integr. Plant Biol.*, 61(5), pp. 541-563. <https://doi.org/10.1111/jipb.12762>
65. Huang, X., Hou, L., Meng, J., You, H., Li, Z., Gong, Z., Yang, S. & Shi, Y. (2018). The antagonistic action of abscisic acid and cytokinin signaling mediates drought stress response in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 11 (7), pp. 970-982. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.05.001>
66. Wang, Y., Li, L., Ye, T., Zhao, S., Liu, Z., Feng, Y.-Q. & Wu, Y. (2011). Cytokinin antagonizes ABA suppression to seed germination of *Arabidopsis* by downregulating *ABI5* expression. *Plant J.*, 68, pp. 249-261. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2011.04683.x>
67. Tuan, P.A., Yamasaki, Y., Kanno, Y., Seo, M. & Ayele, B.T. (2019). Transcriptomics of cytokinin and auxin metabolism and signaling genes during seed maturation in dor-

- mant and non-dormant wheat genotypes. *Sci. Reports*, 9(1), pp. 3983. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40657-9>
68. Stirk, W.A., Vaclavikova, K., Novak, O. & Gajdosova, S. (2012). Involvement of ciszeatin, dihydrozeatin, and aromatic cytokinins in germination and seedling establishment of maize, oats, and lucerne. *J. Plant Growth Regul.*, 31, pp. 392-405. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9249-1>
  69. Liu, Y., Xu, H., Wen, X. & Liao, Y. (2016). Effect of polyamine on seed germination of wheat under drought stress is related to changes in hormones and carbohydrates. *J. Integr. Agriculture*, 15 (12), pp. 2759-2774. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61366-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61366-7)
  70. Azizi, P., Rafii, M.Y., Maziah, M., Abdullah, S.N., Hanafi, M.M., Latif, M.A., Rashid, A.A. & Sahebi, M. (2015). Understanding the shoot apical meristem regulation: a study of the phytohormones, auxin and cytokinin, in rice. *Mechanisms of development*, 135, pp. 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.mod.2014.11.001>
  71. Gu, B., Zhou, T., Luo, J., Liu, H., Wang, Y., Shangguan, Y., Zhu, J., Li, Y., Sang, T., Wang, Z. & Han, B. (2015). An-2 encodes a cytokinin synthesis enzyme that regulates awn length and grain production in rice. *Mol. Plant.*, 8(11), pp. 1635-1650. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.08.001>
  72. Yeh, S.Y., Chen, H.W., Ng, C.Y., Lin, C.Y., Tseng, T.H., Li, W.H. & Ku, M.S.B. (2015). Down-regulation of cytokinin oxidase 2 expression increases tiller number and improves rice yield. *Rice*, 8(1):36. <https://doi.org/10.1186/s12284-015-0070-5>
  73. Joshi, R., Sahoo, K.K., Tripathi, A.K., Kumar, R., Gupta, B.K., Pareek, A. & Singla-Pareek, S.L. (2018). Knockdown of an inflorescence meristem-specific cytokinin oxidase — OsCKX2 in rice reduces yield penalty under salinity stress condition. *Plant Cell Environ.*, 41 (5), pp. 936-946. <https://doi.org/10.1111/pce.12947>
  74. Sun, L., Zhang, Q., Wu, J., Zhang, L., Jiao, X., Zhang, S., Sun, Z.Z.D., Lu, T. & Sun, Y. (2014). Two rice authentic histidine phosphotransfer proteins, OsAHP1 and OsAHP2, mediate cytokinin signaling and stress responses in rice. *Plant Physiol.*, 165, pp. 335-345. <https://doi.org/10.1104/pp.113.232629>
  75. Yamburenko, M.V., Kieber, J.J. & Schaller, G. E. (2017). Dynamic patterns of expression for genes regulating cytokinin metabolism and signaling during rice inflorescence development. *PLoS One*, 12(4), e0176060. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176060>
  76. Radchuk, V., Radchuk, R., Pirko, Y., Vankova, R., Gaudinova, A., Korkhovoy, V., Yemets, A., Weber, H., Weschke, W., Blume, Y.B. (2012). A somaclonal line SE7 of finger millet (*Eleusine coracana*) exhibits modified cytokinin homeostasis and increased grain yield. *J. Exp. Bot.*, 63 (15), pp. 5497-5506. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers200>
  77. Mrizova, K., Jiskrova, E., Vyroubalova, S., Novak, O., Ohnoutkova, L., Pospisilova, H., Frebort, I., Harwood, W.A. & Galuszka, P. (2013). Overexpression of cytokinin genes in barley (*Hordeum vulgare* cv. Golden Promise) fundamentally affects morphology and fertility. *PLoS One*, 8(11): e79029. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079029>
  78. Li, S., Zhao, B., Yuan, D., Duan, M., Qian, Q., Tang, L., Wang, B., Liu, X., Zhang, J., Wang, J., Sun, J., Liu, Z., Feng, Y.-Q., Yuan, L. & Li, C. (2013). Rice zinc finger protein DST enhances grain production through controlling Gn1a/OsCKX2 expression. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 110, pp. 3167-3172. <https://doi.org/10.1073/pnas.1300359110>
  79. Huang, Y., Bai, X., Luo, M. & Xing, Y. (2018). Short Panicle 3 controls panicle architecture by upregulating APO2/RFL and increasing cytokinin content in rice. *J. Integr. Plant Biol.*, Oct. 10. <https://doi.org/10.1111/jipb.12729>
  80. Du, Y., Liu, L., Li, M., Fang, S., Shen, X., Chu, J. & Zhang, Z. (2017). *UNBRANCHED3* regulates branching by modulating cytokinin biosynthesis and signaling in maize and rice. *New Phytol.*, 214 (2), pp. 721-733. <https://doi.org/10.1111/nph.14391>
  81. Han, Y., Yang, H. & Jiao, Y. (2014). Regulation of inflorescence architecture by cytokinins. *Front. Plant Sci.*, 5, pp. 669. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00669>
  82. Hochholdinger, F. (2016). Untapping root system architecture for crop improvement. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 4431-4433. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw262>
  83. Jing, H. & Strader, L.C. (2019). Interplay of auxin and cytokinin in lateral root development. *Int. J. Mol. Sci.*, 20, pp. 486. <https://doi.org/10.3390/ijms20030486>

84. Rani Debi, B., Taketa, S. & Ichii, M. (2005). Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Plant Physiol.*, 162, pp. 507-515. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.08.007>
85. Kirschner, G.K., Stahl, Y., Imani, J., von Korff, M. & Simon, R. (2018). Fluorescent reporter lines for auxin and cytokinin signalling in barley (*Hordeum vulgare*). *PLoS One*, 13(4): e0196086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196086>
86. Holubova, K., Hensel, G., Vojta, P., Bergognoux, V. & Galuszka, P. (2018). Modification of barley plant productivity through regulation of cytokinin content by reverse-genetics approaches. *Front. Plant Sci.*, 9, pp. 1676. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01676>
87. Ramireddy, E., Galuszka, P. & Schumling, T. (2018). Zn-fortified cereal grains in field-grown barley by enhanced root cytokinin breakdown. *Plant Signaling Behavior*, 13 (11): e1530023. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1530023>
88. Gan, S. & Amasino, R.M. (1997). Making sense of senescence (molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence). *Plant Physiol.*, 113 (2), pp. 313-319. <https://doi.org/10.1104/pp.113.2.313>
89. Thomas, H. & Ougham, H. (2014). The stay-green trait. *J. Exp. Bot.*, 65 (14), pp. 3889-3900. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru037>
90. Wang, W.Q., Hao, Q.Q., Tian, F.X., Li, Q.X. & Wang, W. (2016). The staygreen phenotype of wheat mutant *tasg 1* is associated with altered cytokinin metabolism. *Plant Cell Rep.*, 35, pp. 585-599. <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1905-7>
91. Holub, J., Hanus, J., Hanke, D.E. & Strnad, M. (1998). Biological activity of cytokinins derived from Ortho- and Meta-hydroxybenzyladenine. *Plant Growth Regul.*, 26, pp. 109-115. <https://doi.org/10.1023/A:1006192619432>
92. Lee, Z.H., Hirakawa, T., Yamaguchi, N. & Ito, T. (2019). The roles of plant hormones and their interaction with regulatory genes in determining meristem activity. *Int. J. Mol. Sci.*, 20 (16), p. 4065. <https://doi.org/10.3390/ijms20164065>
93. Robson, P.R.H., Donnison, I.S. & Wang, K. (2004). Leaf senescence is delayed in maize expressing the *Agrobacterium* IPT gene under the control of a novel maize senescence-enhanced promoter. *Plant Biotechnol. J.*, 2, pp. 101-112. <https://doi.org/10.1046/j.1467-7652.2004.00054.x>
94. Vlckova, A., Spundova, M., Kotabova, E., Novotny, R., Dolezal, K. & Naus, J. (2006). Protective cytokinin action switches to damaging during senescence of detached wheat leaves in continuous light. *Physiol. Plant.*, 126, pp. 257-267. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00593.x>
95. Hao, Q., Wang, W., Li, Q., Chen, F., Ni, F., Wang, Y., Fu, D., Wu, J. & Wang, W. (2019). The involvement of cytokinin and nitrogen metabolism in delayed flag leaf senescence in a wheat stay-green mutant, *tasg 1*. *Plant Sci.*, 278, pp. 70-79. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.10.024>
96. Talla, S.K., Panigrahy, M., Kappara, S., Nirosha, P., Neelamraju, S. & Ramanan, R. (2016). Cytokinin delays dark-induced senescence in rice by maintaining the chlorophyll cycle and photosynthetic complexes. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 1839-1851. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv575>
97. Janeckova, H., Husickova, A., Lazar, D., Ferretti, U., Pospisil, P. & Spundova, M. (2019). Exogenous application of cytokinin during dark senescence eliminates the acceleration of photosystem II impairment caused by chlorophyll b deficiency in barley. *Plant Physiol. Biochem.*, 136, pp. 43-51. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.01.005>
98. 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>
99. He, P., Osaki, M., Takebe, M., Shinano, T. & Wasaki, J. (2005). Endogenous hormones and expression of senescence-related genes in different senescent types of maize. *J. Exp. Bot.*, 56, pp. 1117-1128. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri103>
100. Ren, B., Zhang, J., Dong, S., Liu, P. & Zhao, B. (2018). Exogenous 6-benzyladenine improves antioxidative system and carbon metabolism of summer maize waterlogged in the field. *J. Agron. Crop Sci.*, 204, pp. 175-184. <https://doi.org/10.1111/jac.12253>
101. Yang, D.Q., Luo, Y.L., Dong, W.H., Yin, Y.P., Li, Y. & Wang, Z.L. (2018). Response of photosystem II performance and antioxidant enzyme activities in stay-green wheat to

- cytokinin. *Photosynthetica*, 56, pp. 567-577. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0708-1>
102. Criado, M.V., Caputo, C., Roberts, I.N., Castro, M.A. & Barneix, A.J. (2009). Cytokinin-induced changes of nitrogen remobilization and chloroplast ultrastructure in wheat (*Triticum aestivum*). *J. Plant Physiol.*, 166, pp. 1775-1785. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.05.007>
  103. Luo, Y., Tang, Y., Zhang, X., Li, W., Chang, Y., Pang, D., Xu, X., Li, Y. & Wang, Z. (2018). Interactions between cytokinin and nitrogen contribute to grain mass in wheat cultivars by regulating the flag leaf senescence process. *Crop J.*, 6 (5), pp. 538-551. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2018.05.008>
  104. Roche, J., Turnbull, M.H., Guo, Q.Q., Novak, O., Spath, J., Giese, S.P., Jameson, P.E. & Love, J. (2017). Coordinated nitrogen and carbon remobilization for nitrate assimilation in leaf, sheath and root and associated cytokinin signals during early regrowth of *Lolium perenne*. *Ann. Bot.*, 119, pp. 1353-1364. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx014>
  105. Wang, W., Hao, Q., Tian, F., Li, Q. & Wang, W. (2016). Cytokinin-regulated sucrose metabolism in stay-green wheat phenotype. *PLoS One*, 11(8): e0161351. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161351>
  106. Guo, Y. & Gan, S. (2014). Translational researches of leaf senescence for enhancing plant productivity and quality. *J. Exp. Bot.*, 65, pp. 3901-3913. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru248>
  107. Gu, J., Li, Z., Mao, Y., Struik, P.C., Zhang, H., Liu, L., Wang, Z. & Yang, J. (2018). Roles of nitrogen and cytokinin signals in root and shoot communications in maximizing of plant productivity and their agronomic applications. *Plant Sci.*, 274, pp. 3200-3331. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.06.010>
  108. Peleg, Z. & Blumwald, E. (2011). Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 14, pp. 290-295. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2011.02.001>
  109. Veselov, D.S., Kudoyarova, G.R., Kudryakova, N.V. & Kusnetsov, V.V. (2017). Role of cytokinins in stress resistance of plants. *Russ. J. Plant Physiol.*, 64, pp. 15-27. <https://doi.org/10.1134/S1021443717010162>
  110. Prerostova, S., Dobrev, P.I., Gaudinova, A., Knirsch, V., Korber, N., Pieruschka, R., Fiorani, F., Brzobohaty, B., Cerny, M., Spichal, L., Humplik, J., Vanek, T., Schurr, U. & Vankova, R. (2018). Cytokinins: their impact on molecular and growth responses to drought stress and recovery in *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.*, 9, p. 655. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00655>
  111. Kulkarni, M., Soolanayakanahally, R., Ogawa, S., Uga, Y., Selvaraj, M.G. & Kagale, S. (2017). Drought response in wheat: key genes and regulatory mechanisms controlling root system architecture and transpiration efficiency. *Front. Chem.*, 5, p. 106. <https://doi.org/10.3389/fchem.2017.00106>
  112. Lamaoui, M., Jemo, M., Datla, R. & Bekkaoui, F. (2018). Heat drought stresses in crops and approaches for their mitigation. *Front. Chem.*, 19, p. 26. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00026>
  113. Todaka, D., Zhao, Y., Yoshida, T., Kudo, M., Kidokoro, S., Mizoi, J., Kodaira, K.-S., Takebayashi, Y., Kojima, M., Sakakibara, H., Toyooka, K., Sato, M., Fernie, A.R., Shinozaki, K. & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2017). Temporal and spatial changes in gene expression, metabolite accumulation and phytohormone content in rice seedlings grown under drought stress conditions. *Plant J.*, 90, pp. 61-78. <https://doi.org/10.1111/tpj.13468>
  114. Wang, C., Yang, A., Yin, H. & Zhang, J. (2008). Influence of water stress on endogenous hormone contents and cell damage of maize seedlings. *J. Integr. Plant Biol.*, 50, pp. 427-434. <https://doi.org/10.1111/j.1774-7909.2008.00638.x>
  115. Bano, A., Dorffling, K., Bettin, D. & Hahn, H. (1993). Abscisic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soils. *Funct. Plant Biol.*, 20, pp. 109-115.
  116. Abid, M., Shao, Y., Liu, S., Wang, F., Gao, J., Jiang, D., Tian, Z. & Dai, T. (2017). Pre-drought priming sustains grain development under post-anthesis drought stress by regulating the growth hormones in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 246 (3), pp. 509-524. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2698-4>



117. Maruyama, K., Urano, K., Yoshiwara, K., Morishita, Y., Sakurai, N., Suzuki, H., Kojima, M., Sakakibara, H., Shibata, D., Saito, K., Shinozaki, K. & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2014). Integrated analysis of the effects of cold and dehydration on rice metabolites, phytohormones, and gene transcripts. *Plant Physiol.*, 164 (4), pp. 1759-1771. <https://doi.org/10.1104/pp.113.231720>
118. Peleg, Z., Reguera, M., Tumimbang, E., Walia, H. & Blumwald, E. (2011). Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. *Plant Biotech. J.*, 9, pp. 747-758. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2010.00584.x>
119. Merewitz, E., Xu, Y. & Huang, B. (2016). Differentially expressed genes associated with improved drought tolerance in creeping bentgrass overexpressing a gene for cytokinin biosynthesis. *PLoS One*, 11, pp. 1-18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166676>
120. Decima Oneto, C., Otegui, M.E., Baroli, I., Beznec, A., Faccio, P., Bossio, E., Blumwald, E. & Lewi, D. (2016). Water deficit stress tolerance in maize conferred by expression of an isopentenyltransferase (IPT) gene driven by a stress- and maturation-induced promoter. *J. Biotechnol.*, 220, pp. 66-77. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.01.014>
121. 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>
122. Xu, Y., Burgess, P., Zhang, X. & Huang, B. (2016). Enhancing cytokinin synthesis by overexpressing ipt alleviated drought inhibition of root growth through activating ROS scavenging systems in *Agrostis stolonifera*. *J. Exp. Bot.*, 67 (6), pp. 1979-1992. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw019>
123. Pospisilova, H., Jiskrova, E., Vojta, P., Mrizova, K., Kokas, F., Cudejkova, M.M., Bergougnoux, V., Plihal, O., Klimesova, J., Novak, O., Dzurava, L., Frebort, I. & Galuszka, P. (2016). Transgenic barley overexpressing a cytokinin dehydrogenase gene shows greater tolerance to drought stress. *New Biotechnol.*, 33 (5), pp. 692-705. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2015.12.005>
124. Vojta, P., Kokas, F., Husickova, A., Gruz, J., Bergougnoux, V., Marchetti, C.F., Jiskrova, E., Jezilova, E., Mik, V., Ikeda, Y. & Galuszka, P. (2016). Whole transcriptome analysis of transgenic barley with altered cytokinin homeostasis and increased tolerance to drought stress. *New Biotechnol.*, 33 (5), pp. 676-691. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2016.01.010>
125. Li, W., Herrera-Estrella, L. & Tran, L.P. (2016). The yin-yang of cytokinin homeostasis and drought acclimation/adaptation. *Trends Plant Sci.*, 21 (7), pp. 548-550 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.05.006>
126. 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(1), pp. 45-51. <https://doi.org/10.1104/pp.106.1.45>
127. 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>
128. 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>
129. 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>
130. 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 (12), pp. 3273-3289. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq149>
131. Kosova, K., Prasil, I.T., Vitamvas, P., Dobrev, P., Motyka, V., Flokova, K., Novak, O., Tureckova, V., Rolcik, J., Pesek, B., Travnickova, A., Gaudinova, A., Galiba, G., Janda, T., Vlasakova, E., Prasilova, P. & Vankova, 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>
132. 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, pp. 2033. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02033>
  133. Li, R., Sosa, J.L. & Zavala, M.E. (2000). Accumulation of zeatin O-glycosyltransferase in *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays* following cold stress. *Plant Growth Regul.*, 32, pp. 295-305. <https://doi.org/10.1023/A:1010755901072>
  134. Iqbal, M., Nadeem, M., Jamil, S., Ahmed, M. & Altaf, T. (2018). Exogenous application of plant hormones make wheat (*Triticum aestivum*) withstand the attack of salinity stress. *Int. J. Biosci.*, 12 (1), pp. 375-385. <http://dx.doi.org/10.12692/ijb/12.1.375-385>
  135. Iqbal, M., Basra, S. & Jamil, A. (2006). Seed enhancement with cytokinins: Changes in growth and grain yield in salt stressed wheat plants. *Plant Growth Regul.*, 50, pp. 29-39. <https://doi.org/10.1007/s10725-006-9123-5>
  136. 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>
  137. Gadallah, M. (1999). Effects of kinetin on growth, grain yield and some mineral elements in wheat plants growing under excess salinity and oxygen deficiency. *Plant Growth Regul.*, 27, pp. 63-74. <https://doi.org/10.1023/A:1006181204765>
  138. Fricke, W., Akhilarova, G., Veselov, D. & Kudoyarova, G. (2004). Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate response to salinity in barley leaves. *J. Exp. Bot.*, 55, pp. 1115-1123. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh117>
  139. Formentin, E., Barizza, E., Stevanato, P., Falda, M., Massa, F., Tarkowska, D., Novak, O. & Lo Schiavo, F. (2018). Fast regulation of hormone metabolism contributes to salt tolerance in rice (*Oryza sativa* spp. Japonica, L.) by inducing specific morphophysiological responses. *Plants (Basel)*, 7(3), p. 75. <https://doi.org/10.3390/plants7030075>
  140. Stetsenko, L.A., Vedenicheva, N.P., Likhnevsky, R.V. & Kuznetsov, V.V. (2015). Influence of abscisic acid and fluridone on the content of phytohormones and polyamines and the level of oxidative stress in plants of *Mesembryanthemum crystallinum* L. under salinity. *Biology Bulletin*, 42 (2), pp. 98-107. <https://doi.org/10.1134/S1062359015020107>
  141. Avalbaev, A., Yuldashev, R., Fedorova, K., Somov, K., Vysotskaya, L., Allagulova, C. & Shakirova, F. (2016). Exogenous methyl jasmonate regulates cytokinin content by modulating cytokinin oxidase activity in wheat seedlings under salinity. *J. Plant Physiol.*, 191, pp. 101-110. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.11.013>
  142. Werner, T., Nehnevajova, E., Köllmer, I., Novak, O., Strnad, M., Krämer, U. & Schmölling, 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>
  143. Shen, C., Yue, R., Yang, Y., Zhang, L., Sun, T., Tie, S. & Wang, H. (2014). OsARF16 is involved in cytokinin-mediated inhibition of phosphate transport and phosphate signaling in rice (*Oryza sativa* L.). *PLoS One*, 9: e112906. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112906>
  144. Hosseini, S.A., Maillard, A., Hajirezaei, M.R., Ali, N., Schwarzenberg, A., Jamois, F. & Yvin, J.C. (2017). Induction of barley silicon transporter HvLsi1 and HvLsi2, increased silicon concentration in the shoot and regulated starch and ABA homeostasis under osmotic stress and concomitant potassium deficiency. *Front. Plant Sci.*, 8, p. 1359. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01359>
  145. Guo, Q., Turnbull, M.H., Song, J., Roche, J., Novak, O., Spath, J., Jameson, P.E. & Love, J. (2017). Depletion of carbohydrate reserves limits nitrate uptake during early regrowth in *Lolium perenne* L. *J. Exp. Bot.*, 68, pp. 1569-1583. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx056>
  146. Morrison, E.N., Emery, R.J. & Saville, B.J. (2015). Phytohormone involvement in the *Ustilago maydis*-*Zea mays* pathosystem: relationships between abscisic acid and

- cytokinin levels and strain virulence in infected cob tissue. PLoS One. 10 (6): e0130945. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130945>
147. Behr, M., Motyka, V., Weihmann, F., Malbeck, J., Deising, H.B. & Wirsal, S.G.R. (2012). Remodeling of cytokinin metabolism at infection sites of *Colletotrichum graminicola* on maize leaves. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 25, pp. 1073-1082. <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-12-0012-R>
148. Angra-Sharma, R. & Sharma, D.K. (1999). Cytokinins in pathogenesis and disease resistance of *Pyrenophora teres-barley* and *Drechslera maydis-maize* interactions during early stages of infection. *Mycopathologia*, 148, pp. 87-95. <https://doi.org/10.1023/a:1007126025955>
149. Jiang, C.J., Shimono, M., Sugano, S., Kojima, M., Liu, X., Inoue, H., Sakakibara, H. & Takatsuji, H. (2013). Cytokinins act synergistically with salicylic acid to activate defense gene expression in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 26, pp. 287-296. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-12-0152-R>
150. Spallek, T., Gan, P., Kadota, Y. & Shirasu, K. (2018). Same tune, different song — cytokinins as virulence factor in plant-pathogen interaction. *Current Opinion in Plant Biology*, 44, pp. 82-87. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.03.002>
151. Hirsch, J., Galuszka, P. & Tudzynski, P. (2016). Functional characterization of the first filamentous fungal tRNA-isopentenyltransferase and its role in the virulence of *Claviceps purpurea*. *New Phytol.*, 211, pp. 980-992. <https://doi.org/10.1111/nph.13960>
152. Kind, S., Hirsch, J., Vrabka, J., Hradilova, M., Majeska-Cudejkova, M., Tudzynski, P. & Galuszka, P. (2018). Manipulation of cytokinin level in the ergot fungus *Claviceps purpurea* emphasizes its contribution to virulence. *Curr. Genet.*, 64 (6), pp. 1303-1319. <https://doi.org/10.1007/s00294-018-0847-3>
153. Chanclud, E., Kisiala, A., Emery, N.R., Chalvon, V., Ducasse, A., Romiti-Michel, C., Gravot, A., Kroj, T. & Morel, J.B. (2016). Cytokinin production by the rice blast fungus is a pivotal requirement for full virulence. *PLoS Pathog*, 12: e1005457. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005457>
154. Sorensen, J.L., Benfield, A.H., Wollenberg, R.D., Westphal, K., Wimmer, R., Nielsen, K.F., Nielsen, M.R., Carere, J., Covarelli, L., Beccari, G., Powell, J., Yamashino, T., Kogler, H., Sondergaard, T.E. & Gardiner, D.M. (2017). The cereal pathogen *Fusarium pseudograminearum* produces a new class of active cytokinins during infection. *Mol. Plant Pathol.*, 19 (5), pp. 1140-1154. <https://doi.org/10.1111/mpp.12593>
155. Blum, A., Benfield, A.H., Sorensen, J.L., Nielsen, M.R., Bachleitner, S., Studt, L., Beccari, G., Covarelli, L., Batley, J. & Gardiner, D.M. (2019). Regulation of a novel *Fusarium* cytokinin in *Fusarium pseudograminearum*. *Fun. Biol.*, 123 (3), pp. 255-266. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.12.009>
156. Akagi, A., Fukushima, S., Okada, K., Jiang, C.-J., Yoshida, R., Nakayama, A., Shimono, M., Sugano, S., Yamane, H. & Takatsuji, H. (2014). WRKY45-dependent priming of diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and the role of cytokinin in triggering the reaction. *Plant Mol. Biol.*, 86 (1-2), pp. 171-183. <https://doi.org/10.1007/s11103-014-0221-x>
157. Ghosh, A., Shah, M.N.A., Jui, Z.S., Saha, S., Fariha, K.A. & Islam, T. (2018). Evolutionary variation and expression profiling of isopentenyl transferase gene family in *Arabidopsis thaliana* L. and *Oryza sativa* L. *Plant Gene*, 15, pp. 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2018.06.002>

Received 18.11.2019

## CYTOKININS IN CEREALS ONTOGENESIS AND ADAPTATION

*N.P. Vedenicheva, 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

Cytokinins are one of the most important components of the phytohormonal complex. They are involved in the regulation of all vital functions of the organism, including cell division,

formation of meristems, responses to the negative effects of the environment, photosynthesis and aging, absorption of macro- and microelements etc. The vast majority of the data were obtained as a result of studies using dicotyledonous plants, which differ in morphology and physiological characteristics from monocotyledonous plants. This makes the comparative analysis of regulatory systems in plants of these two classes relevant. The modern literature data concerning the characteristics of the cytokinin metabolism in cereals were analyzed, the specificity of the cytokinins role in controlling the processes of formation, dormancy and seed germination, the development of inflorescences and roots, organism aging, the formation of adaptive responses to abiotic and biotic stresses were considered, and the anti-stress effect of the hormones were described. Relationship between the productivity of cereal plants and the level of various forms of endogenous cytokinins or exogenous treatment with them was emphasized. The effect of gene modifications on the productivity of rice, wheat, barley, and maize is discussed as well as on their tolerance to different environment factors. Particular attention is paid to the involvement of highly specific protein promoters in the regulation of biosynthesis, metabolism, and cytokinin signaling genes. The information presented on cereals is compared with data obtained on dicotyledonous plants. The conclusion is drawn on the need to alter researches from model objects that are not of practical interest to an in-depth study of plants having good prospects for use.

*Key words:* cytokinins, cereals, growth, development, adaptation, productivity.

#### ЦИТОКИНИНЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ И АДАПТАЦИИ ЗЛАКОВ

*Н.П. Веденичева, И.В. Косаковская*

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины,  
Киев

К важнейшим компонентам фитогормонального комплекса принадлежат цитокинины, которые участвуют в регуляции всех жизненно важных функций организма, включая деление клеток, формирование меристем, ответы на негативное влияние окружающей среды, фотосинтез, старение, поглощение макро- и микроэлементов и др. Подавляющее большинство результатов получено в исследованиях, выполненных с двудольными растениями, которые по морфологии и физиологическим особенностям отличаются от однодольных, поэтому сравнительный анализ регуляторных систем у растений этих двух классов актуальный. В представленном обзоре проанализированы данные современной литературы об особенностях метаболизма цитокининов у злаков, рассмотрена специфика роли цитокининов в управлении процессами формирования, покоя и прорастания семян, развития соцветий и корней, старения организма, формирования адаптивных реакций на абиотические и биотические стрессы, описано антистрессовое действие гормонов. Сделан упор на связь между продуктивностью злаковых растений и уровнем различных форм эндогенных цитокининов или экзогенной обработки ими. Обсуждено влияние генных модификаций на урожайность риса, пшеницы, ячменя, кукурузы, а также на их устойчивость к воздействию различных факторов среды. Особое внимание уделено вопросам участия высокоспецифичных белков-промоторов в регуляции генов биосинтеза, метаболизма и сигналинга цитокининов. Представленные относительно злаков сведения сравнены с данными, полученными на двудольных растениях. Подчеркнута необходимость перехода исследований от модельных объектов, которые не представляют практического интереса, к углубленному изучению перспективных для использования растений.

*Ключевые слова:* цитокинины, злаки, рост, развитие, адаптация, продуктивность.