

ОГЛЯДИ

УДК 581.143:577.175.1

ЦИТОКІНІНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ РОСТУ ОРГАНІВ РОСЛИН ЗА РІЗНИХ УМОВ ІСНУВАННЯ

© 2016 р. Н. П. Веденичова

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Розглянуто особливості функціонування фітогормонів цитокінінової природи в різних органах рослин (апикальних меристемах, коренях, листках, стеблі, репродуктивних органах). Описано вплив стресових чинників (гіпо- і гіпертермії, посухи, засолення) на баланс ендогенних цитокінінів та систему їхнього сигналіngu. Наведено відомості щодо можливості керування стрес-толерантністю рослин шляхом маніпулювання рівнями цитокінінів.

Ключові слова: цитокініни, ріст, розвиток, органи, стрес, адаптація

Інтеграція росту і розвитку фотосинтезуючих та нефотосинтезуючих, вегетативних та репродуктивних органів рослин відбувається за допомогою локальних та довгодистанційних сигнальних систем, серед яких чи не найважливішою є гормональна. Практично вся життєдіяльність рослини перебуває під контролем фітогормонів, вони запускають і регулюють всі без винятку життєві програми. Між гормональними речовинами існує тісний взаємозв'язок, вони діють комплексно. Ріст і розвиток рослин залежить від певного балансу як гормонів різних класів, так і співвідношення метаболічних форм гормонів одного класу (Vanstraelen, Benková, 2012; Murphy, 2015).

Одним з ключових компонентів гормонального комплексу є цитокініни, які контролюють поділ клітин, стимулюють утворення та активність меристем пагонів, формують атрагуючу здатність тканин, затримують процес старіння листків, інгібують ріст та галуження кореня, беруть участь в регуляції процесу проростання насіння та формуванні відповіді на стресові впливи (Ha et al., 2012; El-Showk et al., 2013; Murai, 2014; Vanková, 2014).

Основний обсяг інформації стосовно регуляторної дії цитокінінів отримано на вищих рослинах. З розробкою молекулярно-генетичних методів досягнуто значного посту-

пу у розумінні біосинтетичних і метаболічних шляхів цитокінінів, механізмів рецепції і трансдукції цитокінінових сигналів (Kieber, Schaller, 2014). Роботи останніх років остаточно довели органоспецифічність функціонування цих фітогормонів. Встановлено неоднозначність ефектів окремих форм цитокінінів: молекули гормону з різними варіаціями структури бічного ланцюга, ймовірно, медіюють різні біологічні сигнали в акропетальному та базипетальному напрямках (Романов, 2009). Це зумовлює необхідність виокремлення ролі цитокінінів у функціонуванні різних органів рослин, що сприятиме кращому розумінню їхньої участі в регуляції процесів росту, розвитку та формування стійкості рослин у цілому.

Локалізація і функції цитокінінів в органах рослин

Регуляція поділу клітин та їх диференціації – одна з головних функцій цитокінінів у рослин. Здатність індукувати мітоз в культурі тканин багатьох рослин була встановлена ще на початку дослідження цих гормонів. Високі рівні цитокінінів присутні в усіх мітотично активних точках рослини, тоді як у тканинах, де поділ клітин не відбувався, цитокініни містилися у дуже низьких концентраціях, а нанесення екзогенних цитокінінів на органи з низьким вмістом цитокінінів індукувало цитокінез (Dewitte et al., 1999; Schaller et al., 2014). У синхронізованій культурі тканин тютюну BY-2 спостерігалось варіювання вмісту зеатину протягом клітинного циклу з різким піком наприкінці S-

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

фази і при входженні в мітоз (Redig et al., 1996). Існують докази, що цитокініни задіяні в регуляції усіх стадій клітинного циклу. Так, у арабідопсису цитокініни стимулюють експресію гена *CYCD3*, який кодує білок із класу циклінів, відповідальний за перехід G1/S у клітинному циклі (Riou-Khamlichi et al., 1999), причому у різних тканинах ця дія гормонів мала свою специфіку. Дослідження рослин тютюну, мутантних за генами циклін-залежних кіназ, ключових ферментів переходу G2/M, показали, що цей процес також перебуває під контролем цитокінінів, причому саме регуляція цього переходу може бути критичною для перебігу усього мітозу (Francis, 2011; Shaller et al., 2014).

Таким чином, цитокініни, безперечно, відіграють роль регулятора у клітинному циклі рослин, проте ця регуляція може бути як позитивною, так і негативною у різних тканинах, наприклад, в апікальних меристемах пагона і кореня. У цих двох типах меристем існують риси подібності і відмінності у цитокініновому сигналіngu. Перші стосуються розмірів меристем. Наприклад, потрійні мутанти за рецепторами цитокінінів демонстрували деградовані меристеми як у пагонів, так і у коренів через зменшення клітинного поділу (Higuchi et al., 2004). Застосування екзогенних цитокінінів або підвищення чутливості до них за рахунок мутацій стимулювало поділ клітин у кореновому центрі, що перебуває у спокої (Zhang et al., 2013), а у мутантів з оверекспресією цитокініноксидази (СКХ) і відповідно зниженим рівнем цитокінінів зменшувалися розміри верхівкової меристеми пагона (Werner et al., 2001; 2003). Проте більшість даних свідчить про протилежну дію цитокінінів у верхівках пагонів та коренів (Kyojuka, 2007; Sklyar, Wu, 2011).

Апікальні меристеми

Як відомо, в культурі тканин цитокініни необхідні не лише для утворення недиференційованих калусів, а й для подальшого формування нової верхівкової меристеми пагона, де вони стимулюють проліферацію недиференційованих клітин і власне утворення самої меристеми (Shaller et al., 2014). У верхівкових меристемах пагона рівень цитокінінів регулюється високоспецифічними білками родини KNOX, які відповідають за формування меристеми. Експресія генів KNOX забезпечує високий рівень цитокінінів, а також репресує біосинтез гіберелінів, встановлюючи певний баланс цих гормонів, що і сприяє формуванню меристеми, а підйом рівня цитокінінів збільшує експресію KNOX, утворюючи таким чином регуляторну

петлю зі зворотним зв'язком (Shani et al., 2006). Дія транскрипційного фактора SHOOT-MERISTEMLESS (STM), який інгібує клітинну диференціацію і підтримує високу специфічність клітин апікальної меристеми пагона арабідопсису, також тісно пов'язана з рівнем цитокінінів і цитокінін-залежним цикліном CYCD3 (Scofield et al., 2013). Мутанти *stm* частково відновлюють фенотип при нанесенні екзогенних цитокінінів або при оверекспресії одного з генів їх біосинтезу *IPT7* (Jasinski et al., 2005), а індукція STM позитивно регулює активність *IPT7* (Miyawaki et al., 2006). Крім того, транскрипційний фактор WUSCHEL (WUS), який позитивно регулює проліферацію клітин верхівкової меристеми пагона, безпосередньо репресує деякі білки-регулятори відповіді на цитокініни типу А, що підвищує чутливість клітин до цитокінінів (Sklyar, Wu, 2011). Високий рівень цитокінінів у верхівковій меристемі пагона підтримується локальною експресією одного з генів їх біосинтезу – *LOG*. Зокрема, *LOG4* експресується в невеликій групі клітин – шарі L1 меристеми (Chickarmane et al., 2012). При цьому утворюються активні форми цитокінінів, але вміст зеатину значно перевищує вміст ізопентеніладеніну (Sklyar, Wu, 2011). Такий дуже локальний синтез активних форм цитокінінів у тканині, розвиток якої контролюється цими гормонами, свідчить на користь їх паракриної функції.

На відміну від пагонів, в апікальних меристемах коренів цитокініни відіграють роль негативного регулятора росту. Так, у мутантів зі зниженим рівнем цитокінінів швидкість видовження коренів була значно вищою, а кількість бічних і адвентивних коренів – більшою порівняно із диким типом рослин, зростала також маса коренів і розмір меристеми (Werner et al., 2003). Посилений ріст коренів у цитокініндефіцитних рослин відбувався за рахунок збільшення кількості клітин, проте їх розміри не змінювалися, тобто клітини кореневої меристеми більш тривалий час перебували в меристематичній фазі, проходячи більше мітотичних циклів перш, ніж перейти до видовження (Schmülling et al., 2005; Dello Ioio et al., 2007). Нанесення екзогенних цитокінінів спричиняло зменшення числа бічних коренів (Li et al., 2006). Цитокініни стимулювали швидкість клітинної диференціації у зоні видовження кореня (Dello Ioio et al., 2007), сам процес переключення від клітинного поділу до диференціації також залежить від рівня ендогенних цитокінінів (Werner et al., 2003). Загалом, фізіологічні кон-

центрації цитокінінів стримують розвиток кореневої системи.

Специфічною рисою контролю проліферації клітин у коренях є дуже тісний зв'язок між системою сигналіngu цитокінінів і ауксинів. Ці два гормони діють у протилежних напрямках, підтримуючи баланс між поділом і диференціацією клітин у меристемах. Білки-регулятори відповіді цитокінінів типу В – ARR1, ARR10 і ARR12 – виявляють максимальну активність в перехідній субмеристематичній зоні кореня (Dello Ioio et al., 2008; 2012). ARR1 і ARR12 стимулюють експресію гена *SHORT HYPOCOTYL 2 (SHY2)*, який є репресором сигналіngu ауксинів і запобігає активації ауксин-залежних генів, і в такий спосіб пригнічують транскрипційну відповідь на ауксини (Moubayidin et al., 2010). Цитокініни також регулюють активність ауксинів у коренях, інгібуючи рівень білків-транспортів ауксинів (родина PIN-білків), сприяючи їх деградації у вакуолях (Zhang et al., 2013). Такий механізм негативної дії цитокінінів має місце і при інгібуванні ними утворення примордіїв бічних коренів (Marhavý et al., 2011). Чутливість до мутацій цитокінінового біосинтезу або сигналіngu значно більша у молодих примордіїв бічних коренів, ніж у розвинутих (Bielach et al., 2012). Було висунуто припущення, що інгібуючий ефект цитокінінів виявляється на стадії індукції примордію в перициклі, після чого починається синтез цих гормонів у самому примордії (Debi et al., 2005). Було також показано, що ріст бічних коренів залежить від цитокінінів, синтезованих у головному корені (Высоцкая и др., 2007). Отже, цитокініни діють на самому початку закладання і розвитку бічних коренів і регулюють потік ауксинів, необхідний для цього процесу (Shaller et al., 2014).

Дослідження останніх років показали, що окрім впливу на сигналінг ауксинів, цитокініни в корені можуть контролювати диференціацію клітин прямим шляхом за рахунок утворення регуляторних циклів зі зворотним зв'язком з транскрипційним фактором PHABULOSA (Dello Ioio et al., 2012) та з білком CCS52A1, активатором убіквітин-лігази E3, що забезпечує проходження анафази мітозу (Takahashi et al., 2013).

Таким чином, цитокініни, безперечно, відіграють суттєву регуляторну роль у формуванні апікальної меристеми як у пагонах (позитивна регуляція), так і у коренях (негативна регуляція). Найскладніше питання, яким чином один і той самий гормон може виконувати про-

тилежні функції, поки що не має однозначної відповіді. Існує припущення, що напрям дії цитокінінів залежить від їх концентрації у тканинах рослин: у нижчих кількостях вони активують мітоз, а у вищих – інгібують (Shaller et al., 2014). Певне підтвердження цьому дають експерименти із застосуванням екзогенних цитокінінів *in vitro* (Uzelac et al., 2012). Однак, чітких кореляцій при дослідженні ендогенних гормонів не виявлено. Крім того, дія цитокінінів на клітинний цикл у меристемах залежить від багатьох тканинспецифічних факторів та від взаємодії з іншими гормонами. Цілісної картини інтеграції цих компонентів поки що немає, не виключено, що їх кількість значно більша.

Корені

У коренях цитокініни виконують не тільки функції формотворчого регулятора, а й контролюють їх здатність поглинати поживні речовини з навколишнього середовища, останні в свою чергу впливають на функції цитокінінів і, відповідно, на ріст і розвиток рослини (Argueso et al., 2009). Найкраще досліджено роль цитокінінів в асиміляції азоту (Kiba et al., 2011). Відомо, що рівень доступних нітратів впливає на рівень ендогенних цитокінінів: додавання нітратів до коренів арабідопсису приводить до зростання у них рівнів різних форм ендогенних цитокінінів (Takei et al., 2001; 2004). При цьому збільшується експресія генів, що кодуєть ключовий фермент біосинтезу цитокінінів ізопентенілтрансферазу (IPT) – *IPT3* та *IPT5* у коренях (Miyawaki et al., 2004). Руйнування гена *IPT3* значно послаблює нітрат-залежну індукцію синтезу цитокінінів, а додавання азоту у формі амонію активує лише ген *IPT5* (Takei et al., 2004). У рису найбільшу індукцію *IPT*-генів спричиняв глютамін, при цьому домінантним геном був *IPT4* (Kamada-Nobusada et al., 2013). Отже, мішень для регуляції біосинтезу цитокінінів залежить від того, у якій формі асимілюється азот.

Цитокініни відіграють ключову роль в органогенезі азотфіксуючих корневих бульбочок у бобових рослин. Екзогенно нанесений БАП не тільки збільшує кількість бульбочок, але й стимулює утворення їх у коренях (Heckmann et al., 2011). Обробка цитокінінами індуктує експресію генів, що кодуєть транскрипційні регулятори MsENOD2 та нодулін ENOD40, специфічні для ініціації та формування бульбочок (Suzaki et al., 2013). Цитокініни також покращують ефективність азотфіксації, підвищуючи активність нітратредуктази та нітрогенази (Frugier et al., 2008).

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

Таким чином, цитокініни є найважливішими регуляторами азотного метаболізму у рослин. Постачання інших елементів живлення також відбувається за їх участю. У рослин, які вирощувалися в умовах фосфорного голодування, значно зменшувався рівень ендogenous цитокінінів (Horgan, Wareing, 1980). Мутанти, нездатні акумулювати фосфор, змінювали чутливість до цих гормонів (Lan et al., 2006). Гени, які активуються при дефіциті фосфору, гальмуються цитокінінами (Wang et al., 2006). Цитокініни ідувають гени, що кодують ферменти асиміляції й транспорту сульфатів, хоча їх ендogenous рівень не змінюється при сульфатному голодуванні (Ohkama et al., 2002; Maruyama-Nakashita et al., 2004). Експресія генів, які відповідають за асиміляцію заліза, негативно регулюється цитокінінами, а додавання заліза до коренів рослин, що вирощувалися за дефіциту цього елемента, активує гени *IPT3* та регулятори відповіді на цитокініни типу А (Séguéla et al., 2008). Зниження рівня ендogenous цитокінінів відбувається і при нестачі калію. Дефіцитні за цитокінінами рослини стійкіші до відсутності цього елемента живлення, а рослини з гіперсинтезом цитокінінів – чутливіші (Nam et al., 2012).

Наведені дані свідчать, що за допомогою цитокінінового сигналіngu не тільки передається інформація про доступність поживних елементів для коренів, але й відбувається регуляція їх засвоєння рослиною.

Листки

Цитокініни беруть участь в регуляції росту і розвитку листків упродовж всього онтогенезу рослини. Вивчення змін ендogenous вмісту цитокінінів в листках солодкого перцю в процесі їх розвитку показало наявність кореляції між швидкістю розтягування листка та вмістом зеатину та зеатинрибозиду (Ulvskov et al., 1992). У квасолі спостерігали накопичення кон'югатів цитокінінів (зеатинглюкозиду) під час уповільнення і припинення росту листка (Ситник та ін., 2002). Найвищий рівень цитокінінів в листках м'яти відзначено на початку зацвітання, найнижчий – у фазі відцвітання (Бельнская и др., 1994). Для початку онтогенезу листкових пластинок *Bryophyllum crenatum* характерне підвищення рівня ендogenous цитокінінів з подальшим його зниженням у міру старіння (Slabý, Šebánek, 1985). Нанесення екзogenous кінетину значно підвищувало кількість та площу листків *Cajanus cajan* (Mukherjee, Kumar, 2007). У трансгенних рослин арабідопсису, дефіцитних за цитокінінами, розростання

листової пластинки було суттєво редуковано за рахунок зменшення кількості клітин, проте ріст листків продовжувався навіть після зацвітання (Werner et al., 2003). Екзogenous цитокініни збільшували кількість транскриптомів у молодих листків томату і стимулювали їх розвиток, активуючи експресію цитокінін-залежних генів (Shi et al., 2013). Цитокініни є необхідним регулятором первинних процесів утворення листової пластинки з латеральних ділянок апікальної меристеми пагона, де вони медіують активність *KNOX*-білків, відповідальних за продукування меристематичних клітин. Проте після завершення фази недетермінованого росту і переходу до первинного і вторинного морфогенезу цитокініни діють незалежно від цих білків, а їх функціонування і морфогенетична активність набувають все більшої залежності від ауксинів, і врешті решт форма і розмір листків визначається співвідношенням цих двох гормонів (Shany et al., 2010). Дослідження мутантів арабідопсису *IPT7* і *CKX3* продемонстрували залежність форми листків та мозаїчності їх клітин від рівня ендogenous цитокінінів (Li et al., 2013b).

Одним з найбільш відомих ефектів цитокінінів у листках є затримання їх старіння та пожовтіння. У численній кількості дослідів на листках і пагонах багатьох видів рослин показано, що екзogenous нанесення цитокінінів затримує старіння як зрізаних, так і інтактних листків при переміщенні їх у темряву, активуючи при цьому синтез білка і транспорт асимілятів. Позеленіння старіючих листків спостерігалось головним чином у місці нанесення екзogenous гормону (Кулаева, 1973). Показані корелятивні залежності між початком і розвитком старіння листків і зменшенням вмісту ендogenous цитокінінів у них (Singh et al., 1992). У багатьох рослин зниження надходження цитокінінів у листки з ксилемним соком також провокувало старіння (Gan, Amasino, 1996). Проте регуляція старіння листків відбувається не лише за рахунок транспорту цитокінінів від коренів, а й шляхом зменшення їх локального синтезу. Транскриптомний аналіз листків арабідопсису показав, що під час старіння різко знижується експресія генів біосинтезу цитокінінів і збільшується активність цитокініноксидаз (Breeze et al., 2011). Несподівані результати було отримано при дослідженні мутантів. У рослин з гіперсинтезом цитокінінів не виявлено збільшення тривалості життя листків, а у цитокінін-дефіцитних рослин не спостерігалось передчасного старіння листків, кількість хлорофілу залишалася такою ж, як і у листках рослин дико-

го типу (Eckardt, 2003). Це свідчить про складний характер взаємозв'язків між регуляцією старіння і сигналігом цитокінінів, їх опосередкованість іншими факторами. Зокрема, у рослин багатьох видів виявлено білок старіння SAG12 (Senescence Associated Gene12), який є промотором експресії *IPT*-генів і обмежує рівень цитокінінів у старіючих листках (Zwack, Rashotte, 2013). Крім того, в регуляції транскрипційної відповіді на цитокініни при старінні задіяні компоненти сигналігової системи цих гормонів – рецептор АНК3, білок-регулятор відповіді ARR2 та транскрипційний фактор CRF6 (Cytokinin Response Factor) (Kim et al., 2006). Останній є негативним регулятором старіння листків, а мутанти *crf6* майже повністю втрачають здатність затримувати старіння під дією цитокінінів (Zwack et al., 2013a; b). Нещодавно виявлено транскрипційні фактори CIN-TCP, антагоністи цитокінінів, які відповідають за детермінованість росту листків і їх дозрівання. Експресія генів *CIN-TCP* і, зокрема один з цих факторів *TCP4*, безпосередньо індують негативний білок-регулятор відповіді на цитокініни ARR16, і тим самим знижують чутливість листків до цитокінінів (Efroni et al., 2013).

Слід зауважити, що здатність цитокінінів затримувати старіння листків пов'язана з регуляцією ними переміщення асимілятів. Встановлено вплив цих гормонів на активність інвертази клітинної стінки, яка розщеплює сахарозу на гексозні мономери (Balibrea Laga et al., 2004). Тісний взаємозв'язок між функціонуванням цього ферменту, *IPT* і *SAG12*, а також їх роль у цитокінін-залежному затриманні старіння листків показано у рослин томатів (Jin et al., 2009).

Одним з основних проявів затримки старіння листків за дії цитокінінів є їх позеленіння, при цьому накопичуються як фотосинтетичні пігменти, так і білки тилакоїдних мембран хлоропластів (Кулаєва, Кузнецов, 2002; Kulaeva et al., 2002). Хлоропласти є чи не найважливішою мішенню дії цитокінінів у клітині. Відомо, що цитокініни беруть участь у контролі біогенезу хлоропластів (Kusnetsov et al., 1994; Zavaleta-Mancera et al., 1999), активують експресію генів, що кодують білки хлоропластів (Lochmanová et al., 2008; Zubo et al., 2008), стимулюють синтез хлорофілу і каротиноїдів, які необхідні для формування фотосистеми II (Kusnetsov et al., 1994; Yarovskaya et al., 2006), активують фотосинтез (Yarovskaya et al., 2006). Хлоропласти містять ферменти біосинтезу цитокінінів, а також повний спектр ендегенних цитокінінів, включаючи вільні основи та їх ри-

бозиди, риботиди, глюкозиди (Benková et al., 1999; Hirose et al., 2008). Метаболізм хлоропластних цитокінінів є до певної міри незалежним від дії ферментів цитоплазми (Polanska et al., 2007). Трансформовані рослини з репресованими функціями рецепторів цитокінінів і білків-регуляторів відповіді типу В мали знижений рівень хлорофілу і недорозвинені хлоропласти (Riefler et al., 2006). Нещодавно знайдено дві родини цитокінін-залежних білків-транскрипційних факторів (GNC/CGA1 та CRF), які регулюють розвиток хлоропластів із пропластид, їх ріст і поділ (Okazaki et al., 2009; Köllmer et al., 2011; Chiang et al., 2012). Експресія генів *GNC/CGA1* та *CRF* значно активується за дії екзогенних цитокінінів, а мутації цих генів впливають на біомасу, кількість хлоропластів, вміст хлорофілу й індекс продуктивності рослин рису (Hudson et al., 2013).

Таким чином, першорядна роль цитокінінів у регуляції формування і функціонування хлоропластів і фотосинтетичних пігментів не викликає сумніву. Проте шляхи сигналігу цитокінінів у хлоропластах, їх зв'язок з іншими компартментами цитоплазми і ядром, невідомі. Наявність у хлоропластах цитокінін-зв'язуючих білків з транскрипційною активністю вказує на можливість існування відносно автономної системи рецепції гормонів у цих органелах (Brovko et al., 2010).

Регуляторні функції цитокінінів у листках не обмежуються контролем їх росту і розвитку. Ці гормони можуть також впливати на транспірацію рослини, стимулюючи відкривання продихів. Екзогенні цитокініни індують цей процес, виступаючи при цьому антагоністами АБК і синергістами ауксинів (Achaarya, Assmann, 2009). Механізм такої дії поки що не відомий. Встановлено лише, що цитокініни інгібують індукване АБК закриття продихів, модулюючи біосинтез етилену (Tanaka et al., 2006), знижують рівень пероксиду водню (Song et al., 2006) та оксиду азоту (She et al., 2006).

Стебло

Сполучення між окремими органами рослини відбувається головним чином через судинні пучки. Цитокініни виявляються як в ксилемному, так і у флоемному соку (Jackson, 1993). Було встановлено переважання трансзеатину в ксилемі та ізопентеніладеніну у флоемі і показана здатність цих форм передавати довгодистанційні сигнали відповідно в акропетальному і базипетальному напрямках, при цьому молекули з варіаціями структури бічного ланцюга молекули гормону, ймовірно, медію-

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

ють різні біологічні сигнали (Hirose et al., 2008; Романов, 2009).

Незважаючи на помітні досягнення в пізнанні механізмів участі цитокінінів у передачі сигналів через судинну систему, роль цих гормонів в регуляції росту самого стебла досліджена дуже слабо. У проростків квасолі спостерігалось збільшення вмісту цитокінінів у гіпокотилі при переході до росту розтягуванням (Vedenicheva et al., 1991), тоді як у проростків кукурудзи цей процес супроводжувався зменшенням вмісту цитокінінів (Москалева, 1985). У дорослих рослин цитокініни стебла вивчалися у зв'язку з інтеркалярним ростом. Було встановлено існування концентраційного градієнта *транс*-зеатину і *транс*-зеатинрибозиду в стеблі кукурудзи (вміст гормонів знижувався в базипетальному напрямку), а також у середині кожного міжвузля (Hansen et al., 1984). Цитокініни необхідні для формування судин ксилеми і флоєми стебла (Aloni, 1995), вони стимулюють диференціацію протоксилеми і розвиток васкулярного камбію (Dettmer et al., 2009). Дефіцит цитокінінів приводив до значного зниження активності камбіальних клітин і, як наслідок, до зменшення кількості клітин судинних пучків (Werner et al., 2003). У коренях мутантів за рецепторами цитокінінів судинні пучки склалися виключно з протоксилеми і не утворювали флоєми і метаксилеми (Mähönen et al., 2006). Подібний фенотип спостерігали і за інших мутацій сигнальної системи цитокінінів (Yokoyama et al., 2007). Цитокініни відіграють роль позитивного регулятора камбію судин. Порушення генів біосинтезу цитокінінів спричиняє повну втрату камбію в судинах як стебла, так і кореня, а нанесення екзогенних цитокінінів виправляє цей дефект (Matsumoto-Kitano et al., 2008). Отже, окрім переміщення по стеблу з ксилемним і флоємним потоком і виконання сигнальної функції між коренями і пагоном, цитокініни беруть участь у регуляції формування і росту самого стебла.

Репродуктивні органи

Важливим моментом в онтогенезі рослин є перехід від вегетативного стану в репродуктивний. Незалежно від того, чи індукується цвітіння тривалістю світлового та темного періодів протягом доби (явище фотоперіодизму), чи залежить від вікових змін, у квіткових рослин воно перебуває під контролем гормональних речовин, які утворюються в листках і потім переміщуються в апікальні стеблові меристеми, де відбувається зміна морфогенезу з вегетативного на репродуктивний (Bernier, 2013).

Включення цитокінінів у контроль цвітіння досліджувалося головним чином у фотоперіодично залежних рослин. У гірчиці (*Sinapis alba*) цвітіння стимулюється самим лише довгим днем, при цьому рівень цитокінінів суттєво підвищується у листках та їх флоємному соку, що збігається з рухом флорального стимулу (Bernier et al., 1981). Подібна картина спостерігалася й у рослин арабідопсису (Corbesier et al., 2003) та *Chenopodium* (Machácková et al., 1993). У подальшому вміст цитокінінів зростає в апікальній меристемі пагона на стадії ранньої активації мітотичного поділу клітин (Jacquard et al., 2002). Нанесення екзогенних цитокінінів на вегетативні органи рослин гірчиці, що вирощувались на короткому дні, індукувало в апікальній меристемі пагонів клітинні та молекулярні зміни, характерні для переходу до цвітіння (Bernier et al., 2002). Нанесення розчину БАП на корені рослин арабідопсису при вирощуванні у гідропонній культурі стимулювало цвітіння навіть на короткому дні, це свідчить, що при ініціації цвітіння цитокініни можуть діяти як довгодистанційні сигнали (D'Aloia et al., 2011). У рослин арабідопсису з підвищеним вмістом цитокінінів розмір флоральної меристеми і суцвіть був більшим (Bartrina et al., 2011), а дефіцитні за цитокінінами мутанти затримували цвітіння на три місяці (Werner et al., 2003; 2009). За останніми даними, мішенню основної дії цитокінінів у стимуляції цвітіння є так званий «організаційний центр» апікальної меристеми, що складається з невеликої кількості клітин, які в подальшому продукують флоральну меристему. Цитокініни активують мітози цих клітин та беруть участь у висхідній регуляції ключового гена цвітіння *SOC1* у них (Bernier, 2013). Слід зауважити, що дії самих лише цитокінінів не достатньо для індукції флоральних примордіїв, нещодавно виявлено кілька транскрипційних факторів, які разом з цитокінінами задіяні в процесі формування флоральної меристеми (Han et al., 2014).

Дані щодо участі цитокінінів у регуляції цвітіння у нейтральних до довжини дня рослин суперечливі й нечисленні. Екзогенні цитокініни стимулювали цвітіння у різних видів таких рослин у сприятливих для цвітіння умовах (Kinet et al., 1993). Проте у фотоперіодично нейтральних тютюнів наприкінці вегетативного росту і при переході до репродукції показано різке зниження вмісту цитокінінів (Dewitte et al., 1999). У пізньоквітучих мутантів томатів прискорювалося зацвітання при додатковому постачанні екзогенними цитокінінами (Dielens et al., 2001), а у рослин салату та гороху, збагачених

цитокінінами за рахунок оверекспресії генів їх синтезу, затримувалося цвітіння (McCabe et al., 2001). Ці факти підтверджують припущення Бернье (Bernier, 1981), що дія цитокінінів у репродукційному процесі є залежною від певної концентрації, а будь-які відхилення та супероптимальні дози спричиняють інгібіторний ефект.

Рівні цитокінінів мають значення і для формування квіток та їх запилення. У мутантних рослин рису з підвищеним вмістом цитокінінів закладалося значно більше квіток порівняно з диким типом (Ashikari et al., 2005). Квітки цитокінін-дефіцитних рослин не відрізнялись зовні від нормальних, але складались зі значно меншої кількості клітин, які були більше за розмірами на 80%. Перші квітки не продукували пилок, а пізніші – утворювали дуже невелику його кількість (Werner et al., 2003). У арабідопсису флоральний гомеотичний ген APETALA1 (AP1), відповідальний за формування чашолистків і пелюсток квіток, кодує білок AP1, який безпосередньо пригнічує ген біосинтезу цитокінінів *LONELY GUY1* і активує ген цитокініноксидази *CKX* (Han et al., 2014), що свідчить про існування механізму оптимізації рівня цитокінінів під час розвитку квіток.

Важливу роль відіграють цитокініни при закладанні насінневих зачатків. Рослини з редукованим вмістом цитокінінів або порушеннями компонентів їх сигналіну характеризувалися значно меншою кількістю сім'ябруньок і зниженою жіночою фертильністю (Kinoshita-Tsujimura, Kakimoto, 2011). Підвищення вмісту цитокінінів у мутантів *ckx* корелювало зі зростанням числа сім'ябруньок (Bartrina et al., 2011). Деградація рецепторів цитокінінів у мутантів *ahk* призводила до припинення розвитку жіночого гаметофіту у арабідопсису (Cheng et al., 2013) або істотної його деформації (Bencivenga et al., 2012). Нормальний розвиток мегаспори залежав від постачання цитокінінів від оточуючих тканин (Cheng et al., 2013). Незапилені сім'ябруньки не накопичували цитокінінів (Rijavec et al., 2011). Проте надлишок цитокінінів може провокувати розвиток партенокарпічних плодів з меншими розмірами (Ariizumi et al., 2013).

Процеси розвитку та дозрівання насіння, від яких залежить продуктивність та розмноження рослин, також контролюються цитокінінами. Ці гормони відіграють суттєву роль в утворенні зародка, починаючи з моменту запліднення яйцеклітини (Гусаковская, Блинцов, 2004). Роботами багатьох авторів встановлено, що в насінні з ранніх стадій ембріогенезу при-

сутні значні кількості цитокінінів (Van Staden, 1983; Rijavec, Dermastia, 2010), при цьому максимум їх вмісту припадає на момент запилення і подальші 6-12 днів (Emery et al., 2000; Mariotti et al., 2011). У насінні томату різні форми цитокінінів показували різну динаміку після запилення: зростав вміст *транс*-зеатину, тоді як вміст ізопентеніладеніну і рибозидів падав (Matsuo et al., 2012). Пік підвищення рівня цитокінінів, як правило, збігався з періодом найбільш активного клітинного поділу (Morriss, 1997). Рівень цитокінінів у насінні, що розвивається, контролюється активністю цитокініноксидази. Експресію генів *CKX* встановлено у зародках й ендоспермі кукурудзи (Bilyeu et al., 2003; Vyroubalová et al., 2009), рівень експресії *CKX2* впливав на ріст і розвиток ендосперму і, відповідно, на розміри насіння арабідопсису (Li et al., 2013). У міру дозрівання насіння вміст цитокінінів значно знижується. Так, у люпину на стадії фізіологічного дозрівання він складав лише 1% від максимального рівня на початку розвитку насіння (Emery et al., 2000). Змінюється і метаболізм цитокінінів у бік утворення кон'югованих форм (глюкозидів) (Van Staden, Davey, 1979).

Тривалий час дискутувалося питання, чи синтезує насіння, що розвивається, цитокініни *de novo*, чи отримує їх від материнської рослини (Van Staden, 1983; Emery, Atkins, 2006). Дослідження останнього десятиріччя показали експресію генів біосинтезу цитокінінів у зародках та ендоспермі кукурудзи (Brugière et al., 2008; Vyroubalová et al., 2009; Rijavec et al., 2011). У насінні томату експресія цих генів і концентрація їх транскриптів збігалася з накопиченням цитокінінів після запилення і корелювала з мітотичним індексом (Matsuo et al., 2012). Ці дані остаточно підтверджують здатність насіння синтезувати цитокініни під час ембріогенезу. Проте це не виключає можливості надходження частини пулу ендогенних гормонів з ксилемним потоком. Вивчення концентраційних градієнтів у різних частинах насіння кукурудзи і оточуючих його тканинах (Rijavec et al., 2011) та переміщення мічених цитокінінів по рослині (Davey, Van Staden, 1981) свідчить про таку можливість. Імовірно, мають місце обидва процеси, проте їх співвідношення залишається невідомим. Можна припустити, що воно змінюється в ході ембріогенезу, і у міру набуття насінням автономності починає переважати синтез *de novo*.

Рівень ендогенних цитокінінів відбивається на накопиченні біомаси насіння та плодів.

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

Так, більш масивні зернівки пшениці містили більше цитокінінів (Gabali et al., 1986). Ін'єкція бензиламінопурина в рослини квасолі збільшувала масу сухої речовини насіння (Clifford et al., 1987). Обробка екзогенними цитокінінами дозволила підвищити урожай рису (Ray, Choudhuri, 1981), кукурудзи (Dietrich et al., 1995), ячменю (Mishra, Gaur, 1985). Цитокініни впливають також на розвиток оплодня в соковитих плодах (Kojima, 2005), підвищують урожай томатів (Srivastava, Handa, 2005). Значне зростання вмісту ендогенних цитокінінів спостерігалось при формуванні і дозріванні плодів винограду (Böttcher et al., 2013) та ківі (Pilkington et al., 2013). Маніпуляції з генами біосинтезу і метаболізму цитокінінів, які призводили до підйому рівнів цих гормонів, також збільшували урожайність рослин. Так, зменшення експресії генів *CKX* підвищувало продуктивність рису (Ashikari et al., 2005), ячменю (Zalewski et al., 2010), а оверекспресія гена *IPT* спричиняла збільшення кількості і ваги плодів томатів (Albacete et al., 2014). Такий ефект цитокінінів на урожайність пояснюється не тільки їх позитивним впливом на загальний стан рослини (затримка старіння, позеленіння, збільшення числа суцвіть тощо), а й дією як атрагуючого фактора в насінні, що розвивається, здатністю притягувати асиміляти, необхідні для синтетичних процесів (Van Staden, 1983, Peleg et al., 2011). Відомо, що цитокініни регулюють транспорт і надходження органічних продуктів до органів (Ronzhina, Mokronosov, 1994). Властивість цитокінінів контролювати донорно-акцепторні відносини і перерозподіл поживних речовин встановлена для багатьох рослин (Kuiper, 1993; Roitsch, Ehneß, 2000). Локальна експресія гена *IPT* у тютюну викликала швидку мобілізацію живильних елементів до відповідного місця (Guivarc'h et al., 2002). Дефіцитні за цитокінінами рослини також змінювали потік асимілятів у пагонах і коренях (Werner et al., 2008). Ці дані свідчать про високу атрагуючу ефективність цитокінінів. Очевидно, високі рівні цих гормонів у дозріваючому насінні необхідні для створення сильних фізіологічних градієнтів, які підтримують здатність насіння конкурувати з іншими органами рослини за поживні речовини.

Несподівані результати були отримані при дослідженні насінневої репродукції генетично трансформованих рослин. Як дефіцитні за цитокінінами, так і мутантні за генами рецепторів цитокінінів (*ahk*) рослини арабідопсису утворювали насіння удвічі більше за розмірами, ніж рослини дикого типу (Eckardt, 2003; Riefler

et al., 2006), при цьому кількість насіння зменшувалася. Це відбувалося за рахунок збільшення як кількості, так і розмірів клітин. Це явище поки що не знайшло пояснення, але воно може бути корисним для застосування у рослинництві.

Проростання насіння

Цитокініни беруть участь у регуляції виходу насіння із стану спокою і проростання. Обробка екзогенними цитокінінами та їх аналогами стимулювала переривання глибокого спокою та сприяла проростанню насіння багатьох видів рослин (Kucera et al., 2005; Pedroza-Manrique et al., 2005; Niedźwiedz-Siegień, Bukłaha, 2006; Patil et al., 2012). Була отримана значна кількість даних стосовно того, що у дводольних цитокініни беруть участь у мобілізації запасних поживних речовин (Веденичева, Мусатенко, 1990; Vedenicheva et al., 1991). Здатність осьових органів проростків синтезувати цитокініни вже в першу добу проростання була встановлена за допомогою мічених попередників (^{14}C -аденину) у люпину (Nandi et al., 1988) та кукурудзи (Hocart, Latham, 1990). Виявлена також можливість транспорту синтезованих у зародковій осі цитокінінів в ендосперм (Hutton, Van Staden, 1982; Hocart et al., 1990). У роботах останніх років показано, що гени біосинтезу і деградації цитокінінів у колеоптилях і первинному корінці дводобових проростків кукурудзи експресуються вкрай незначно, проте існує можливість транспорту цитокінінів у формі глюкозидів з ендосперму до осьових органів, де в цей час спостерігається інтенсивна експресія генів β -глюкозидази, яка перетворює їх на активні форми (Vugoubalová et al., 2009).

Висока швидкість росту на початкових етапах проростання рослин пов'язана з інтенсивним поділом і розтягуванням клітин. У кукурудзи встановлена кореляція між мітотичним індексом і рівнями цитокінінів (Москалева, 1985), пік вмісту активних форм цитокінінів у 7-добових проростків цієї рослини збігався з максимумом меристематичної активності і видовження (Vugoubalová et al., 2009). Подібні результати було отримано на 6-добових проростках гороху (Stirk et al., 2008). У 7-денних проростках квасолі домінували нуклеотидні неактивні форми цитокінінів (Hammerton et al., 1996). Збільшення вмісту цитокінінів спостерігалось в гіпокотилі проростків квасолі при переході до росту розтягуванням, а в коренях під час інтенсивного поділу клітин рівень дигідрозеатину був невисоким (Веденичева, Мусатенко, 1990). Після декапітації баланс цитокінінів

у 7-денних проростках гороху значно змінювався (Котова и др., 2004).

Таким чином, цитокиніни беруть участь у формуванні та функціонуванні як вегетативних, так і генеративних органів рослин на всіх стадіях онтогенезу. Важливим моментом при цьому є здатність цих гормонів по-різному спрямовувати розвиток різних тканин (верхівкових меристем пагона і кореня) та здійснювати обмін інформацією між підземною і надземною частинами рослини за допомогою довгодистанційного транспорту різних форм цитокинінів (базипетальний транспорт ізопентеніладеніну та акропетальний – зеатинрибозиду).

Участь цитокинінів у формуванні адаптивних реакцій рослин до дії стресових чинників

Існує багато доказів участі фітогормонів у формуванні пристосувальних реакцій рослин до несприятливих умов середовища (Косаківська, 2003; Javid et al., 2011; Peleg, Blumwald, 2011). Фітогормони виконують роль медіаторів у трансдукції сигналів, що надходять з довкілля. Найбільш дослідженим «стресовим» гормоном є АБК (Hong et al., 2013), підвищення вмісту якого було зафіксовано практично в усіх випадках, коли рослини піддавали впливу тих чи інших стресових чинників. Проте все більше уваги приділяється множинному гормональному контролю відповіді рослин на стрес (Кудоярова, 1999; Kohli et al., 2013; O'Brien, Benková, 2013). Крім того відомо, що антагоністом АБК у регуляції більшості процесів виступає зеатин або інші цитокиніни (Кулаєва, Прокопцева, 2004). Обсяг інформації про значення та участь цитокинінів в адаптаційних процесах зростає з кожним роком.

Найбільшу кількість даних стосовно динаміки цитокинінів за дії негативних факторів було отримано при дослідженні впливу на рослини підвищеної температури. Високотемпературний стрес, як правило, спричиняє зменшення місту ендогенних цитокинінів (Wahid et al., 2007). Так, зниження цитокинінової активності було зафіксовано в проростках пшениці (Косогова, 1986) та вівса (Чуйкова, Лихолат, 1988), якщо насіння перед пророщуванням піддавали дії тривалого теплового шоку. У проростках ячменю тепловий шок викликав суттєве зниження вмісту зеатину і зеатинрибозиду (Ефремов и др., 1992). В проростках пшениці при підвищенні температури спостерігали зниження концентрації як сумарної кількості цитокинінів, так і окремих їх форм (Farkhutdinov et al., 1997), накопичення кон'югованих цитокинінів

(Mitrichenko et al., 1996) з подальшим відновленням до вихідного рівня при нормалізації температурного режиму (Веселов и др., 1998; Veselov et al., 1998). Аналіз розподілу цитокинінів між пагоном і коренем за дії гіпертермії на рослини пшениці показав, що нагрівання суттєво не позначається на балансі синтезу і розкладання гормону в проростках в цілому, а, можливо, лише відбувалося інгібування його відтоку від коренів (Фархутдинов и др., 2003). Цікаво, що тепловий шок підсилює прояв типових реакцій на екзогенні цитокиніни (позеленіння листків та затримку старіння), що свідчить про можливий вплив температурного фактора на систему метаболізму цитокинінів та/або систему рецепції цих гормонів (Burhanova et al., 2001). Дані, які підтверджують, що спрямованість метаболізму цитокинінів при тепловому стресі зумовлена генетично, були отримані на проростках тютюну: якщо природна реакція рослин на гіпертермію полягала в активації процесів, спрямованих на зменшення концентрації цитокинінів, то у трансгенних рослин вона була протилежною (Веселов и др., 1995).

Антистресову дію при гіпертермії чинять препарати цитокинінової природи. Так, обробка картоліном-2 знижувала ушкоджуючу дію теплового шоку на проростки ячменю, при цьому спостерігалось порушення співвідношення ендогенних цитокинінів і АБК (Ефремов и др., 1992). Картолін-2 підвищував також стійкість проростків пшениці до теплового стресу (Сарват и др., 1993). Обприскування БАП сприяло збереженню і швидшому відновленню фотосинтетичного апарату листків пшениці при гіпертермії (Мусієнко та ін., 2014). Механізм такої дії цитокинінів поки що не відомий. Нещодавно встановлено, що обробка зеатинрибозидом не впливала на активність антиоксидантних ферментів мітлиці повзучої при тепловому стресі (Wang et al., 2012).

Температурний стрес протилежного спрямування (охолодження) призводив до падіння рівня цитокинінів у рослин *Euphorbia pulcherrima* (Hanny, Dorfling, 1991). В пагонах проростків пшениці також спостерігалось дуже швидке зниження вмісту цитокинінів як при повільному (Kudoyarova et al., 1998), так і при швидкому (Веселов и др., 2002) охолодженні кореневої системи. В останньому випадку автори дійшли висновку, що гормони не беруть участі в регуляції гальмування росту листка, оскільки воно відбувалося миттєво після зниження температури. Обробка рослин огірка та пшениці екзогенним цитокиніном підвищувала

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

стійкість рослин до охолодження, при цьому застосування інгібіторів дозволило зробити висновок, що дія цитокініну пов'язана з синтезом білка (Критенко, Титов, 1990). Дослідження останніх років показали, що холодострес швидко прискорював експресію генів-регуляторів відповіді на цитокініни типу А, при цьому рецептори АНР2, 3 і 5 також були включені в цей процес (Jeon et al., 2010). Оверекспресія цих генів підвищувала стійкість проростків арабідопсису до вимерзання (Shi et al., 2012), а рослини з репресованими генами сигналіну цитокінінів демонстрували гіперчутливість до АБК на холоді, що також підвищувало їх холодостійкість (Jeon, Kim, 2013).

Цитокініни беруть участь у регуляції посухостійкості рослин. Зниження рівня ендогенних цитокінінів спостерігалось при висушуванні коренів проростків рису (Vano et al., 1993). До такого ж наслідку призводила дія осмотичного шоку на проростки пшениці (Веселов и др., 2002). Висушування коренів викликало зниження рівня зеатину і його похідних у ксилемному соку і листках томатів (Kudoyarova et al., 2007) і кукурудзи (Alvarez et al., 2008). Дослідами багатьох авторів було показано, що обробка рослин цитокінінами пом'якшує вплив посухи. Так, у рослин люцерна обробка полістимуліном К та БАП підвищувала інтенсивність фотосинтезу за умов недостатнього водозабезпечення (Михалків та ін., 2002). Передстрессова обробка синтетичними аналогами цитокінінів прискорювала ростові процеси в надземній та підземній частинах рослин пшениці у відновний період після посухи (Жук та ін., 2001). У квасолі обробка БАП затримувала старіння, спричинене водним дефіцитом, причому екзогенний цитокінін сприяв швидшому відновленню рівня ендогенних гормонів (Rulková, Pospíšilová, 2001). Аналогічні дані отримано на рослинах ячменю (Творус и др., 1987) і картоплі (Григорюк та ін., 2001). Проте існують повідомлення, що вплив екзогенного бензиладеніну на рослини в умовах водного дефіциту був видоспецифічним: у квасолі обробка сприяла покращенню фотосинтезу і підвищувала здатність рослин долати стрес, у буряку ефект був незначним, а у кукурудзи негативні наслідки стресу навіть підсилювались за дії цитокініну (Pospíšilová, Batková, 2004).

Механізм участі цитокінінів у регуляції водного режиму рослин, ймовірно, пов'язаний з їх регуляторним впливом на процес транспірації. Виявлена здатність екзогенних цитокінінів впливати на швидкість потоку води через коре-

ні (Лялин, Лукьянова, 1993). Показано, що цитокінін є антагоністом АБК-індукованого закриття продихів (Incoll, Jewer, 1987). Додавання БАП в розчин для вирощування експлантів картоплі та тютюну стимулювало відкриття продихів та транспірацію (Pospíšilová et al., 1993). У цитокінін-дефіцитних рослин в умовах водного дефіциту не спостерігалось зменшення ні продихових щілин, ні їх щільності (Ha et al., 2012), а у рослин з гіперсинтезом цитокінінів покращувалася провідність продихів, транспірація та ефективність фотосинтезу за дії посухи (Qin et al., 2011). За останніми даними, цитокініни покращують не тільки водний режим, а й асиміляцію азоту і загальний метаболізм рослин при водному дефіциті (Reguera et al., 2013).

Конститутивне зниження рівня цитокінінів за рахунок оверекспресії генів *СКХ* або інактивації генів *IPT* призводило до формування рослин з підвищеною посухостійкістю (Macková et al., 2013; Nishiyama et al., 2011; Werner et al., 2010). Разом з тим, стимуляція експресії генів *IPT* специфічним промотором *SARK*, що регулює посухостійкість та старіння, і підвищення синтезу цитокінінів, також приводить до значного зростання толерантності до водного дефіциту рослин тютюну (Rivero et al., 2007), арахісу (Qin et al., 2011) та рису (Peleg et al., 2011). Аналогічний результат спричиняє репресування генів, що кодують білки, задіяні у рецепції цитокінінів в арабідопсису (Tran et al., 2007).

Гальмування ростових процесів у молодих рослин або передчасне старіння у дорослих за дії солей, як правило, пов'язано зі зменшенням кількості цитокінінів (Hussein et al., 2006; Javid et al., 2011), проте рівень різних форм змінювався неоднаково. Так, у коренях кукурудзи за дії NaCl вміст зеатинрибозиду значно підвищувався, а зеатину – знижувався (Калинина и др., 2001), в листках томату на фоні сумарного зниження концентрації цитокінінів найбільш суттєво знижувався рівень зеатинрибозиду (Albacete et al., 2008), у гороху зростав вміст ізопентенільних форм (Atanasova et al., 1996). У арабідопсису сольовий стрес призводив до репресії генів родини *IPT* і, відповідно, до зниження вмісту ендогенних гормонів (Nishiyama et al., 2011). У рослин квасолі зміни вмісту окремих цитокінінів були протилежними у коренях і листках, вони залежали від концентрації солі (Vedenicheva et al., 2011). Витримання факультативного галофіту *Mesembryanthemum crystallinum* на гіперсольовому розчині призводило до поступового накопичення зеатинрибо-

зиду, ізопентеніладеніну й ізопентеніладенозину в листках (Веденичева и др., 2010).

Сольовий та осмотичний стреси репресували гени, що кодуєть рецептори цитокінінів АНК2 і АНК4, тоді як ген *АНК3*, навпаки, активувався за їх дії (Kieber, Schaller, 2014). За іншими даними (Tran et al., 2007), роль позитивного регулятора сигналіngu осмотичного стресу у арабідопсису виконує рецептор АНК1, принаймні оверекспресія гена *АНК1* призводить до підвищення солестійкості, а мутація *ahk1* – до зростання чутливості рослин до дії солей. Існує повідомлення про активацію генів *IPT* та репресію генів *СКХ* у проростків кукурудзи при осмотичному стресі, наслідком чого було підвищення вмісту ендogenous цитокінінів (Vyroubalová et al., 2009). Порушення системи цитокінінового сигналіngu спричиняє зміни у постачанні Na^+ при сольовому стресі: нечутливі до цитокінінів мутанти (*ahk*, *ahp* і *arr* типу В) накопичують менше іонів у листках, а гіперчутливі (аг типу А) – більше (Mason et al., 2010). Застосування екзогенних цитокінінів або оверекспресія генів *IPT* у коренях томатів призводили до підвищення активності ферментів, що каталізують синтез цукрів, і, відповідно, до зростання урожайності за дії сольового стресу (Albacete et al., 2014). Пагони томатів, привиті на корені від мутантів з індукованими генами *IPT*, за умов засолення нормально росли і давали повноцінний урожай (Ghanem et al., 2011).

Як і у разі з водним стресом, посилити толерантність рослин до сольового і осмотичного стресу можливо за допомогою мутації генів, відповідальних за передачу цитокінінових сигналів (Peleg et al., 2011; Ha et al., 2012).

Таким чином, за дії різноманітних негативних чинників, таких як гіпер- та гіпотермія, посуха, засолення тощо, загальною стратегією рослин є затримка росту і розвитку, що збігається зі зменшенням пулу ендogenous цитокінінів в органах. Слід зазначити, що у випадках слабого чи дуже нетривалого стресу спостерігається підвищення рівнів цитокінінів (Navlova et al., 2008). Зменшення вмісту цитокінінів за рахунок активації їх деградації чи інактивації біосинтезу, а також порушення системи цитокінінового сигналіngu підвищує стійкість до стресів. Очевидно, вміст цитокінінів підтримується у тканинах таким чином, щоб регулювати оптимальний баланс між негативним ефектом гормону на стійкість і позитивним ефектом на ріст і розвиток. З іншого боку, екзогенна обробка цитокінінами теж позитивно впливає на стрес-толерантність рослин, оскільки сприяє

затримці старіння, підтримує фотосинтетичну активність, підсилює надходження поживних речовин. Остаточно механізм регуляторної дії цитокінінів при стресах не з'ясовано. Протиріччя в отриманих результатах свідчать про його складність і багатокомпонентність. Існуючі відомості дають багато підстав вважати маніпулювання рівнями цитокінінів та цитокініновими сигналами інструментом для керування стрес-толерантністю, а отже і продуктивністю рослин за дії несприятливих чинників.

Публікація містить результати досліджень, проведених за грантової підтримки Державного фонду фундаментальних досліджень за конкурсним проектом Ф64/23–2015.

ЛІТЕРАТУРА

- Бельнская Е.В., Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б. Изменение баланса цитокининов и содержания эфирного масла в онтогенезе мяты // Изв. РАН. Сер. Биологическая. – 1994. – № 5. – С. 802-806.
- Веденичева Н.П., Мусатенко Л.И. Цитокинины в семенах при созревании и прорастании // Физиология и биохимия культ. растений. – 1990. – Т. 22, № 4. – С. 327-335.
- Веденичева Н.П., Войтенко Л.В., Мусатенко Л.И., Стеценко Л.А., Шевякова Н.И. Влияние засоления на содержание цитокининов, АБК и ИУК в листьях *Mesembryanthemum crystallinum* L. // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія – 2010. – Вип. 3 (21). – С. 30-36.
- Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р., Мустафина А.Р., Вальке Р. Динамика содержания эндogenous цитокининов в побегах трансгенных и нетрансформированных проростков табака под влиянием теплового шока // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 5. – С. 694-697.
- Веселов А.П., Лобов В.П., Олюнина Л.Н. Изменение в содержании фитогормонов в ответной реакции растений при тепловом шоке и в период его последствий // Физиология растений. – 1998. – Т. 45, №6. – С. 709-715.
- Веселов Д.С., Сабиржанова И., Ахиярова Г. Веселова С.В., Фархутдинов Р.Г., Мустафина А.Р., Митриченко А.Н., Дедов А.В., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Роль гормонов в быстром ростом ответе растений пшеницы на осмотический и холодовой шок // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 4. – С. 572-576.
- Высоцкая Л.Б., Черкозьянова А.В., Веселов С.Ю., Кудоярова Г.Р. Роль ауксинов и цитокининов в формировании боковых корней у растений пшеницы с частично удаленными первичными корнями // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 3. – С. 455-460.
- Григорюк И.А., Нижник Т.П., Курчий Б.А. Регуляция содержания абсцизовой кислоты в листьях картофеля и помидоров полистимулином К, поли-

ЦИТОКИНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

- стимулином А-6 и эмицимом в условиях засухи // Физиология и биохимия культур. растений. – 2001. – Т. 33, № 2. – С. 241-244.
- Гусаковская М.А., Блинцов А.Н. Пространственно-временное распределение содержания зеатина и зеатинрибозида в период активности яйцеклетки в завязях растений с половым и апомиктическим типами репродукции // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 2. – С. 249-255.
- Ефремов Д.П., Каравайко Н.Н., Кулаева О.Н. Влияние теплового шока на рост проростков ячменя и содержание в них фитогормонов // Доклады АН [Россия]. – 1992. – Т. 323, № 2. – С. 362-365.
- Жук О.И., Григорюк И.П., Роїк Л.В. Відновлення ростових процесів у проростках озимої пшениці після дегідратації та обробки насіння синтетичними цитокинінами // Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 3. – С. 263-267.
- Калинина Н.А., Драгатов И.В., Яворская В.К. Фитогормональный баланс корней кукурузы на фоне действия хлоридного засоления и 6-БАП // Уч. записки Таврич. нац. ун-та им. В.И. Вернадского. – 2001. – № 14 (53). – Ч. 1. – С. 84-87.
- Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 192 с.
- Косогова Т.М. Активность эндогенных цитокининов в проростках тритикале, выращенных из семян, подвергнутых действию неблагоприятных факторов // Физиологические основы ростовых процессов. – М., 1986. – С. 85-88.
- Котова Л.М., Котов А.А., Кара А.Н. Изменение баланса фитогормонов в стеблях и корнях гороха после декапитации проростков // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 1. – С. 121-125.
- Критенко С.П., Титов А.Ф. Влияние абсцизовой кислоты и цитокинина на биосинтез белка при холодной и тепловой адаптации растений // Физиология растений. – 1990. – Т. 37, № 1. – С. 126-132.
- Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Усманов И.Ю. Гормональная регуляция соотношения биомассы побег/корень при стрессе // Журн. общ. биологии. – 1999. – Т. 60, № 6. – С. 633-641.
- Кулаева О.Н. Цитокинины, их структура и функции. – М.: Наука, 1973. – 264 с.
- Кулаева О.Н., Кузнецов В.В. Новейшие достижения и перспективы в области изучения цитокининов // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 4. – С. 626-640.
- Кулаева О.Н., Прокопцева О.С. Новейшие достижения в изучении механизмов действия фитогормонов // Биохимия. – 2004. – Т. 69, № 3. – С. 293-310.
- Лялин О.О., Лукьянова С.А. Влияние кинетина и АБК на параметры корневой эксудации // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, № 3. – С. 406-413.
- Михалків Л.М., Коць С.Я., Кірізій Д.А., Григорюк І.П. Регуляція процесів азотфіксації та фотосинтезу в люцерни препаратами цитокинінової і ауксинової природи за різного водозабезпечення // Физиология и биохимия культ. растений. – 2002. – Т. 34, № 4. – С. 317-325.
- Москалева О.В. Влияние фитогормонов на митотическую активность органов проростков кукурузы // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1985. – Т. 2, № 10. – С. 118-121.
- Мусієнко М.М., Жук В.В., Бацманова Л.М. Протекторна роль цитокиніну за дії теплового стресу на рослини пшениці // Укр. ботан. журн. – 2014. – 71, № 2. – С. 244-249.
- Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 2. – С. 295-319.
- Сарват М., Кузнецов В.В., Кулаева О.Н. Повышение устойчивости проростков пшеницы под влиянием картолина-2 к тепловому шоку // Докл. акад. с.-х. наук России. – 1993. – № 1. – С. 9-12.
- Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Мартин Г.Г., Генералова В.М., Васюк В.А., Веденичева Н.П. Клітинний ріст і фітогормональний комплекс первинного листка *Phaseolus vulgaris* L. // Укр. ботан. журн. – 2002. – Т. 59, № 3. – С. 239-246.
- Творус Е.К., Балина Н.В., Лобанова Т.А. Шевелуха В.С., Баскаков Ю.А., Кулаева О.Н. Защитное действие картолина на растения ячменя при засухе // Физиология растений. – 1987. – Т. 34, № 5. – С. 1006-1011.
- Фархутдинов Р.Г., Теплова И.Р., Митриченко А.Н., Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю. Влияние высокой температуры воздуха на содержание абсцизовой кислоты и цитокининов и водный обмен проростков пшеницы // Изв. АН. Сер. биологическая. – 2003. – № 2. – С. 195-200.
- Чуйкова Н.Б., Лихолат Т.В. Активность цитокининов в проростках овса, выращенных из семян, подвергнутых действию неблагоприятных факторов // Вопросы регуляции ростовых процессов у растений. – М., 1988. – С. 46-52.
- Acharya B.R., Assmann S.M. Hormone interactions in stomatal function // Plant Mol. Biol. – 2009. – V. 69. – P. 451-462.
- Albacete A., Ghanem M.E., Martínez-Andújar C., Acosta M., Sánchez-Bravo J., Martínez V., Lutts S., Dodd I.C., Pérez-Alfocea F. Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants // J. Exp. Bot. – 2008. – V. 59. – P. 4119-4131.
- Albacete A., Cantero-Navarro E., Balibrea M.E., Großkinsky D.K., González M., Martínez-Andújar C., Smigocki A.C., Roitsch T., Pérez-Alfocea F.

- Hormonal and metabolic regulation of tomato fruit sink activity and yield under salinity // *J. Exp. Bot.* – 2014. – V. 65. – P. 6081-6095.
- Aloni R. The induction of vascular tissues by auxin and cytokinin / *Plant hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular biology* / Ed. Davies P.J. – The Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. – P. 531-546.
- Alvarez S., Marsh E.L., Schroeder S.G., Schachtman D.P. Metabolomic and proteomic changes in the xylem sap of maize under drought // *Plant Cell Environ.* – 2008. – V. 31. – P. 325-340.
- Argueso C.T., Ferreira F.J., Kieber J.J. Environmental perception avenues: the interaction of cytokinin and environmental response pathways // *Plant Cell Environ.* – 2009. – V. 32. – P. 1147-1160.
- Ariizumi T., Shinozaki Y., Ezura H. Genes that influence yield in tomato // *Breeding Sci.* – 2013. – V. 63. – P. 3-13.
- Ashikari M., Sakakibara H., Lin S., Yamamoto T., Takashi T., Nishimura A., Angeles E.R., Qian Q., Kitano H., Matsuoka M. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. – *Science.* – 2005. – V. 309. – P. 741-745.
- Atanasova L., Pissurska M., Stoyanov I. Cytokinins and growth responses of maize and pea plants to salt stress // *Bulg. J. Plant Physiol.* – 1996. – V. 22. – P. 22-31.
- Balibrea Lara M.E., Gonzalez Garcia M.C., Fatima T., Ehness R., Lee T.K., Proels R. Tanner W., Roitsch T. Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence // *Plant Cell.* – 2004. – V. 16. – P. 1276-1287.
- Bano A., Dorfling K., Bettin D., Hahn H. Abscisic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil // *Aust. J. Plant Physiol.* – 1993. – V. 20. – P. 109-115.
- Bartrina I., Otto E., Strnad M., Werner T., Schmilting T. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell.* – 2011. – V. 23. – P. 69-80.
- Bencivenga S., Simonini S., Benková E., Colombo L. The transcription factors BEL1 and SPL are required for cytokinin and auxin signaling during ovule development in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 2012. – V. 24. – P. 2886-2897.
- Benková E., Witters E., van Dongen W., Kolář J., Motyka V., Brzobohatý B., van Onckelen H.A., Macháčková I. Cytokinins in tobacco and wheat chloroplasts: occurrence and changes due to light/dark treatment // *Plant Physiol.* – 1999. – V. 121. – P. 245-251.
- Bernier G. My favourite flowering image: the role of cytokinin as a flowering signal // *J. Exp. Bot.* – 2013. – V. 64. – P. 5795-5799.
- Bernier G., Kinet J.-M., Sachs R.M. The physiology of flowering. – Boca Raton (Fla): CRC Press, 1981. – V. 2. – 231 p.
- Bernier G., Corbesier L., Perilleux C. The flowering processes: on the track of controlling factors in *Sinapis alba* // *Физиология растений.* – 2002. – Т. 49, № 3. – С. 445-450.
- Bielach A., Podlešáková K., Marhavý P., Duclercq J., Cuesta C., Müller B., Grunewald W., Tarkowski P., Benková E. Spatiotemporal regulation of lateral root organogenesis in *Arabidopsis* by cytokinin // *Plant Cell.* – 2012. – V. 24. – P. 3967-3981.
- Bilyeu K.D., Laskey J.G., Morris R.O. Dynamics of expression and distribution of cytokinin oxidase/dehydrogenase in developing maize kernels // *Plant Growth Regul.* – 2003. – V. 39. – P. 195-203.
- Böttcher C., Boss P.K., Davies C. Increase in cytokinin levels during ripening in developing *Vitis vinifera* cv. Shiraz Berries // *Amer. J. Enol. Vitic.* – 2013. – V. 64. – P. 527-531.
- Breeze E., Harrison E., McHattie S., Hughes L., Hickman R., Hill C., Kiddle S., Kim Y., Penford C.A., Jenkins D., Zhang C., Morris K., Jenner C., Jackson S., Thomas B., Tabrett A., Legaie R., Moore J.D., Wid D.L., Ott S., Rand D., Beyon J., Denby K., Mead A., Buchanan-Wollaston V. High-resolution temporal profiling of transcripts during *Arabidopsis* leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation // *Plant Cell.* – 2011. – V. 23. – P. 873-894.
- Brovko F.A., Vasil'eva S.V., Lushnikova A.L., Selivankina S.Y., Karavaiko N.N., Boziev K.M., Shepelyakovskaya A.O., Moshkov D.A., Pavlik L.L., Kusnetsov V.V., Kulaeva O.N. Cytokinin-binding protein (70 kDa) from etioplasts and amyloplasts of etiolated maize seedlings and chloroplasts of green plants and its putative function // *J. Exp. Bot.* – 2010. – V. 61. – P. 3461-3474.
- Brugière N., Humbert S., Rizzo N., Bohn J., Habben J. A member of the maize isopentenyl transferase gene family, *Zea mays* isopentenyl transferase 2 (ZmlPT2), encodes a cytokinin biosynthetic enzyme expressed during kernel development // *Plant Mol. Biol.* – 2008. – V. 67. – P. 215-229.
- Burkhanova E.A., Mikulovich T.P., Kudryakova N.V., Kukina I.M., Smith A.R., Hall M.A., Kulaeva O.N. Heat shock pre-treatment enhances the response of *Arabidopsis thaliana* leaves and *Cucurbita pepo* cotyledons to benzyladenin // *Plant Growth Regul.* – 2001. – V. 33. – P. 195-198.
- Cheng C.-Y., Mathews D.E., Eric Schaller G., Kieber J.J. Cytokinin-dependent specification of the functional megaspore in the *Arabidopsis* female gametophyte // *Plant J.* – 2013. – V. 73. – P. 929-940.
- Chiang Y.H., Zubo Y.O., Tapken W., Kim H.J., Lavanway A.M., Howard L., Pilon M., Kieber J.J., Schaller G.E. The GATA transcription factors GNC and CGA1 positively regulate chloroplast develop-

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

- ment, growth, and division in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2012. – V. 160. – P. 332-348.
- Chickarmane V.S., Gordon S.P., Tarr P.T., Heisler M.G., Meyerowitz E.M.* Cytokinin signaling as a positional cue for patterning the apical-basal axis of the growing *Arabidopsis* shoot meristem // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2012. – V. 109. – P. 4002-4007.
- Clifford R.E., Offler C.E., Patrik J.W.* Injection of growth regulators into seeds growing in situ on plants of *Phaseolus vulgaris* with a double-fruit sink system // *Can J. Bot.* – 1987. – V. 65. – P. 612-615.
- Corbesier L., Prinsen E., Jacqumard A., Lejeune P., Van Onckelen H., Perrilleux C., Bernier G.* Cytokinin levels in leaves, leaf exudate and shoot apical meristem of *Arabidopsis thaliana* during floral transition // *J. Exp. Bot.* – 2003. – V. 54. – P. 2511-2517.
- D'Aloia M., Bonhomme D., Bouché F., Tamseddak K., Ormenese S., Torti S., Coupland G., Périlleux C.* Cytokinin promotes flowering of *Arabidopsis* via transcriptional activation of the FT paralogue TSF // *Plant J.* – 2011. – V. 65. – P. 972-979.
- Davey J.E., Van Staden J.* Cytokinin activity in *Lupinus albus* V. translocation and metabolism of 8-14C-zeatin applied to the xylem of fruiting plants // *Physiol. Plant.* – 1981. – V. 51. – P. 45-48.
- Debi B.R., Taketa S., Ichii M.* Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (*Oryza sativa*) // *J. Plant Physiol.* – 2005. – V. 162. – P. 507-515.
- Dello Ioio R., Linhares F., Scacchi E., Casamitjana-Martinez E., Heidstra R., Costantino P., Sabatini S.* Cytokinins determine *Arabidopsis* root-meristem size by controlling cell differentiation // *Curr. Biol.* – 2007. – V. 17. – P. 678-682.
- Dello Ioio R., Nakamura K., Moubayidin L., Perilli S., Taniguchi M., Morita M.T., Aoyama T., Costantino P., Sabatini S.* A genetic framework for the control of cell division and differentiation in the root meristem // *Science.* – 2008. – V. 322. – P. 1380-1384.
- Dello Ioio R., Galinha C., Fletcher A.G., Grigg S.P., Molnar A., Willemsen V., Scheres B., Sabatini S., Baulcombe D., Maini P.K., Tsiantis M.* A PHABULOSA/cytokinin feedback loop controls root growth in *Arabidopsis* // *Curr. Biol.* – 2012. – V. 22. – P. 1699-1704.
- Dettmer J., Elo A., Helariutta Y.* Hormone interactions during vascular development // *Plant Mol. Biol.* – 2009. – V. 69. – P. 347-360.
- Dewitte W., Chiappetta A., Azmi A., Witters E., Strnad M., Rembur J., Noin M., Chriqui D., Van Onckelen H.* Dynamics of cytokinins in apical shoot meristem of a day-neutral tobacco during floral transition and flower formation // *Plant Physiol.* – 1999. – V. 119. – P. 111-121.
- Dielen V., Lecouvet V., Dupont S., Kinet J.M.* In vitro control of floral transition in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.), the model for autonomously flowering plants, using the late flowering uniflora mutant // *J. Exp. Bot.* – 2001. – V. 52. – P. 715-723.
- Dietrich J.T., Kaminek M., Blavins D.G., Reinbott T.M., Morris R.O.* Changes in cytokinins and cytokinin oxidase activity in developing maize kernels and the effect of exogenous cytokinins on kernel development // *Plant Physiol. Biochem.* – 1995. – V. 33. – P. 327-336.
- Eckardt N.A.* A new classic of cytokinin research: cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants provide new insight into cytokinin biology // *Plant Cell.* – 2003. – V. 15. – P. 2489-2492.
- Efroni I., Han S.-K., Kim, Hye J., Wu M.-F., Steiner E., Birnbaum, Kenneth D., Hong Jong C., Eshed Y., Wagner D.* Regulation of leaf maturation by chromatin-mediated modulation of cytokinin responses // *Dev. Cell.* – 2013. – V. 24. – P. 438-445.
- El-Showk S., Raili Ruonala R., Helariutta Y.* Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk // *Development.* – 2013. – V. 140. – P. 1373-1383.
- Emery R.J., Ma Q., Atkins C.A.* The forms and sources of cytokinins in developing white lupine seeds and fruits // *Plant Physiol.* – 2000. – V. 123. – P. 1593-604.
- Emery N., Atkins C.* CKs and seed development // *Handbook of seed science and technology.* – Binghamton, New York: The Haworth Press, 2006. – P. 63-93.
- Farkhutdinov R.G., Kudoyarova G.R., Veselov S.U., Valke R.* Influence of temperature increase on evapotranspiration rate and cytokinin content in wheat seedlings // *Biol. Plant.* – 1997. – V. 39. – P. 289-291.
- Francis D.* A commentary on the G2/M transition of the plant cell cycle // *Ann Bot.* – 2011. – V. 107. – P. 1065-1070.
- Frugier F., Kosuta S., Murray J.D., Crespi M., Szczygłowski K.* Cytokinin: secret agent of symbiosis // *Trends Plant Sci.* – 2008. – V. 13. – P. 115-120.
- Gabali S.A.M., Bagga A.K., Bhardwaj S.N.* Hormonal basis of grain growth and development in wheat // *Indian J. Plant Physiol.* – 1986. – V. 29. – P. 387-396.
- Gan S.S., Amasino R.M.* Cytokinins in plant senescence: From spray and pray to clone and play // *Bioassays.* – 1996. – V. 18. – P. 557-565.
- Ghanem M.E., Albacete A., Smigocki A.C.* Root-synthesized cytokinins improve shoot growth and fruit yield in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants // *J. Exp. Bot.* – 2011. – V. 62. – P. 125-140.
- Guivarc'h A., Rembur J., Goetz M., Roitsch T., Noin M., Schmülling T., Chriqui D.* Local expression of the ipt gene in transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. SR1) axillary buds establishes a role for cyto-

- kinins in tuberization and sink formation // *J. Exp. Bot.* – 2002. – V. 53. – P. 621-629.
- Ha S., Vanková R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.S. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses // *Trends Plant Sci.* – 2012. – V. 17. – P. 172-179.
- Hammerton R.D., Nicander B., Tillberg E. Identification of some major cytokinins in *Phaseolus vulgaris* and their distribution // *Physiol. Plant.* – 1996. – V. 96. – P. 77-84.
- Han Y., Zhang C., Yang H., Jiao Y. Cytokinin pathway mediates APETALA1 function in the establishment of determinate floral meristems in Arabidopsis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2014. – V. 111. – P. 6840-6845.
- Hanny N., Dorfling K. Effects of chilling on physiological responses and changes in hormone levels in two *Euphorbia pulcherrima* varieties with different chilling tolerance // *J. Plant. Physiol.* – 1991. – V. 138. – P. 734-740.
- Hansen C.E., Wenzler H., Meins F.J. Concentration gradient of trans-zeatin riboside and trans-zeatin in the maize stem // *Plant Physiol.* – 1984. – V. 75. – P. 959-963.
- Havlová M., Dobrev P.I., Motyka V., Storchová H., Libus J., Dobrá J., Malbeck J., Gaudinová A., Vanková R. The role of cytokinins in responses to water deficit in tobacco plants over-expressing trans-zeatin O-glucosyltransferase gene under 35S or SAG12 promoters // *Plant Cell Environ.* – 2008. – V. 31. – P. 341-353.
- Heckmann A.B., Sandal N., Bek A.S., Madsen L.H., Jurkiewicz A., Nielsen M.W., Tirichine L., Stougaard J. Cytokinin induction of root nodule primordia in *Lotus japonicus* is regulated by a mechanism operating in the root cortex // *Mol. Plant Microbe Interact.* – 2011. – V. 24. – P. 1385-1395.
- Higuchi M., Pischke M.S., Mahonen A.P., Miyawaki K., Hashimoto Y., Seki M., Kobayashi M., Shinozaki K., Kato T., Tabata S., Helariutta Y., Sussman M.R., Kakimoto T. In planta functions of the Arabidopsis receptor family // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2004. – V. 10. – P. 8821-8826.
- Hirose N., Takei K., Kuroha T., Kamada-Nobusada T., Hayashi H., Sakakibara H. Regulation of cytokinin biosynthesis, compartmentalization and translocation // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59. – P. 75-83.
- Hocart C.H., Letham D.S. Biosynthesis of cytokinins in germinating seeds of *Zea mays* // *J. Exp. Bot.* – 1990. – V. 41. – P. 1525-1528.
- Hong J.H., Seach S.W., Xu J. The root of ABA action in environmental stress response // *Plant Cell Rep.* – 2013. – V. 32. – P. 971-983.
- Horgan J.M., Waering P.F. Cytokinins and the growth responses of seedlings of *Betula pendula* Roth, and *Acer pseudoplatanus* L. to nitrogen and phosphorus deficiency // *J. Exp. Bot.* – 1980. – V. 31. – P. 525-532.
- Hudson D., Guevara D.R., Hand A.J., Xu Zh., Hao L., Chen X., Zhu T., Bi J.-M., Rothstein S.J. Rice cytokinin GATA transcription factor1 regulates chloroplast development and plant architecture // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 162. – P. 132-144.
- Hussein M.M., Nadia H., EL-Gereadly M., EL-Desuki M. Role of putrescine in resistance to salinity of pea plants (*Pisum sativum* L.) // *J. Appl. Sci. Res.* – 2006. – V. 2 (9). – P. 598-604.
- Hutton M.J., Van Staden J. Cytokinins in germinating seeds of *Phaseolus vulgaris* L. II. Transport and metabolism of 8[14C]t-zeatin applied to the radicle // *Ann. Bot.* – 1982. – V. 49. – P. 693-700.
- Incoll L.D., Jewer P.C. Cytokinins and stomata // *Stomatal Function.* – Stanford: Stanford University Press, 1987. – P. 281-292.
- Jacqumard A., Detry N., Dewitte W., Van Onckelen H., Bernier G. In situ localization of cytokinins in the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral transition // *Planta.* – 2002. – V. 214. – P. 970-973.
- Jackson M.B. Are plant hormones involved in root to shoot communication? // *Adv. Bot. Res.* – 1993. – V. 19. – P. 103-187.
- Jasinski S., Piazza P., Craft J., Hay A., Woolley L., Rieu I., Phillips A., Hedden P., Tsiantis M. KNOX action in Arabidopsis is mediated by coordinate regulation of cytokinin and gibberellin activities // *Curr. Biol.* – 2005. – V. 15. – P. 1560-1565.
- Javid M.G., Sorooshzadeh A., Moradi F., Modarres S., Seyed A.M., Allahdadi I. The role of phytohormones in alleviating salt stress in crop plants // *Australian J. Crop Plants.* – 2011. – V. 5. – P. 726-734.
- Jeon J., Kim N.Y., Kim S., Kang N.Y., Novák O., Ku S.J., Cho C., Lee D.J., Lee E.J., Strnad M., Kim J. A subset of cytokinin two-component signaling system plays a role in cold temperature stress response in Arabidopsis // *J. Biol. Chem.* – 2010. – V. 285. – P. 23371-23386.
- Jeon J., Kim J. Arabidopsis response Regulator1 and Arabidopsis histidine phosphotransfer Protein2 (AHP2), AHP3, and AHP5 function in cold signaling // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 161. P. 408-424.
- Jin Y., Ni D.A., Ruan Y.L. Posttranslational elevation of cell wall invertase activity by silencing its inhibitor in tomato delays leaf senescence and increases seed weight and fruit hexose level // *Plant Cell.* – 2009. – V. 21. – P. 2072-2089.
- Kamada-Nobusada T., Makita N., Kojima M., Sakakibara H. Nitrogen-dependent regulation of de novo cytokinin biosynthesis in rice: The role of glutamine metabolism as an additional signal // *Plant Cell Physiol.* – 2013. – V. 54. – P. 1881-1893.
- Kiba T., Kudo T., Kojima M., Sakakibara H. Hormonal control of nitrogen acquisition: roles of auxin, ab-

ЦИТОКИНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

- scisic acid, and cytokinin // *J. Exp. Bot.* – 2011. – V. 62. – P. 1399-1409.
- Kieber J.J., Schaller G.E. Cytokinins // *The Arabidopsis Book*. – 2014. – 11:e0168. doi:10.1199/tab.0168.
- Kim H.J., Ryu H., Hong S.H., Woo H.R., Lim P.O., Lee I.C., Sheen J., Nam H.G., Hwang I. Cytokinin-mediated control of leaf longevity by AHK3 through phosphorylation of ARR2 in Arabidopsis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103. – P. 814-819.
- Kinet J.M., Lejeune P., Bernier G. Shoot-root interaction during floral transition: a possible role for cytokinins // *Environ. Exp. Bot.* – 1993. – V. 33. – P. 459-469.
- Kinoshita-Tsujimura K., Kakimoto T. Cytokinin receptors in sporophytes are essential for male and female functions in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Signal. Behav.* – 2011. – V. 6. – P. 66-71.
- Kohli A., Sreenivasulu N., Lakshmanan P., Kumar P.P. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses // *Plant Cell Rep.* – 2013. – V. 32. – P. 945-957.
- Kojima K. Phytohormones in shoot and fruit of tomato; apoplast solution and seedless fruit // *JARQ.* – 2005. – V. 39. – P. 77-81.
- Köllmer I., Werner T., Schmölling T. Ectopic expression of different cytokinin-regulated transcription factor genes of *Arabidopsis thaliana* alters plant growth and development // *J. Plant Physiol.* – 2011. – V. 168. – P. 1320-1327.
- Kucera B., Cohn M.C., Leubner-Metzger G. Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination // *Seed Sci. Res.* – 2005. – V. 15. – P. 281-307.
- Kudoyarova G.R., Farhutdinov R.G., Mitrichenko A.N., Teplova I.R., Dedov A.V., Veselov S.U., Kulaeva O.N. Fast changes in growth rate and cytokinin content of the shoot following rapid cooling of roots of wheat seedling // *Plant Growth Regul.* – 1998. – V. 26. – P. 105-108.
- Kudoyarova G.R., Vysotskaya L.B., Cherkozyanova A., Dodd I.C. Effect of partial rootzone drying on the concentration of zeatin-type cytokinins in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) xylem sap and leaves // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58. – P. 161-168.
- Kuiper D. Sink strength: established and regulated by plant growth regulators // *Plant Cell Environ.* – 1993. – V. 16. – P. 1025-1026.
- Kulaeva O.N., Burchanova E.A., Karavaiko N.N., Selivankina S.Yu., Porfirova S.A., Maslova G.G., Zemlyachenko Y.V., Börner T. Chloroplasts affect the leaf response to cytokinin // *J. Plant Physiol.* – 2002. – V. 159. – P. 1309-1316.
- Kuznetsov V.V., Oelmüller R., Sarwat M., Porfirova S.A., Cherepneva G.N., Herrmann R.G., Kulaeva O.N. Cytokinins, abscisic acid and light affect accumulation of chloroplast proteins in *Lupinus luteus* cotyledons, without notable effect on steady-state mRNA levels // *Planta.* – 1994. – V. 194. – P. 318-327.
- Kyozuka J. Control of shoot and root meristem function by cytokinin // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2007. – V. 10. – P. 442-446.
- Lan P., Li W., Fischer R. Arabidopsis thaliana wild type, pho1, and pho2 mutant plants show different responses to exogenous cytokinins // *Plant Physiol. Biochem.* – 2006. – V. 44. – P. 343-350.
- Li X., Mo X., Shou H., Wu P. Cytokinin-mediated cell cycling arrest of pericycle founder cells in lateral root initiation of Arabidopsis // *Plant Cell Physiol.* – 2006. – V. 47. – P. 1112-1123.
- Li J., Nie X., Li Hui Tan J., Berger F. Integration of epigenetic and genetic controls of seed size by cytokinin in Arabidopsis // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 2013a. – V. 110. – P. 15479-15484.
- Li H., Xu T., Lin D., Wen M., Xie M., Duclercq J., Bielach A., Kim J., Reddy G.V., Zuo J., Benkova E., Friml J., Guo H., Yang Z. Cytokinin signaling regulates pavement cell morphogenesis in Arabidopsis // *Cell Res.* – 2013b. – V. 23. – P. 290-299.
- Lochmanová G., Zdráhal Z., Konečná H., Koukalová Š., Malbeck J., Souček P., Válková M., Kiran N.S., Brzobohatý B. Cytokinin-induced photomorphogenesis in dark-grown Arabidopsis: a proteomic analysis // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59. – P. 3705-3719.
- Macháčková I., Krekule J., Eder J., Siedlová F., Strnad M. Cytokinins in photoperiodic induction of flowering in Chenopodium species // *Physiol. Plant.* – 1993. – V. 87. – P. 160-166.
- Macková H., Hronková M., Dobrá J., Turečková V., Novák O., Lubovská Z., Motyka V., Haisel D., Hájek T., Prášil I.T., Gaudinová A., Štorchová H., Ge E., Werner T., Schmölling T., Vanková R. Enhanced drought and heat stress tolerance of tobacco plants with ectopically enhanced cytokinin oxidase/dehydrogenase gene expression // *J. Exp. Bot.* – 2013. – V. 64. – P. 2805-2815.
- Mähönen A.P., Bishopp A., Higuchi M., Nieminen K.M., Kinoshita K., Törmäkangas K., Ikeda Y., Oka A., Kakimoto T., Helariutta Y. Cytokinin signaling and its inhibitor AHP6 regulate cell fate during vascular development // *Science.* – 2006. – V. 311. – P. 94-98.
- Marhavý P., Bielach A., Abas L., Abuzeineh A., Duclercq J., Tanaka H., Pařezová M., Petrášek J., Friml J., Kleine-Vehn J., Benková E. Cytokinin modulates endocytic trafficking of pin1 auxin efflux carrier to control plant organogenesis // *Dev. Cell.* – 2011. – V. 21. – P. 796-804.
- Mariotti L., Picciarelli P., Lombardi L., Ceccarelli N. Fruit-set and early fruit growth in tomato are associated with increases in indoleacetic acid, cytokinin, and bioactive gibberellin contents // *J. Plant Growth Regul.* – 2011. – V. 30. – P. 405-415.

- Maruyama-Nakashita A., Nakamura Y., Watanabe-Takahashi A., Yamaya T., Takahashi H.* Induction of SULTR1;1 sulfate transporter in Arabidopsis roots involves protein phosphorylation/dephosphorylation circuit for transcriptional regulation // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V.45. – P. 340-345.
- Mason M.G., Jha D., Hill K., Salt D.E., Kieber J.J., Tester M., Schaller G.E.* Type-B response regulators ARR1 and ARR12 regulate expression of AtHKT1;1 and accumulation of sodium in Arabidopsis shoots // *Plant J.* – 2010. – V. 64. – P. 753-763.
- Matsumoto-Kitano M., Kusumoto T., Tarkowski P., Kinoshita-Tsujimura K., Václavíková K., Miyawaki K., Kakimoto T.* Cytokinins are central regulators of cambial activity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2008. – V. 105. – P. 20027-20031.
- Matsuo S., Kikuchi K., Fukuda M., Honda I., Imanishi S.* Roles and regulation of cytokinins in tomato fruit development // *J. Exp. Bot.* – 2012. – V. 63. – P. 5569-5579.
- McCabe M.S., Garratt L.C., Schepers F., Jordi W.J., Stoopen G.M., Davelaar E., van Rhijn J.H., Power J.B., Davey M.R.* Effects of PSAG12-IPT gene expression on development and senescence in transgenic lettuce // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 127. – P. 505-516.
- Mishra S.D., Gaur B.K.* Modification of flag leaf senescence and yield characters in barley (*Hordeum vulgare* L.) by gibberellic acid and kinetin // *J. Plant Growth Regul.* – 1985. – V. 4. – P. 63-70.
- Mitrichenko A., Kudoyarova G., Veselov S., Valke R.* Accumulation of zeatin-0-glucoside in heat-shocked tobacco plants // *Stress and Inorganic Nitrogen Assimilation and the 2nd FOHS Biosress Symposium.* – Moscow, 1996. – P. 6.
- Miyawaki K., Matsumoto-Kitano M., Kakimoto T.* Expression of cytokinin biosynthetic isopentenyltransferase genes in Arabidopsis: Tissue specificity and regulation by auxin, cytokinin, and nitrate // *Plant J.* – 2004. – V. 37. – P. 128-138.
- Miyawaki K., Tarkowski P., Matsumoto-Kitano M., Kato T., Sato S., Tarkowska D., Tabata S., Sandberg G., Kakimoto T.* Roles of Arabidopsis ATP/ADP isopentenyltransferases and tRNA isopentenyltransferases in cytokinin biosynthesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103. – P. 16598-16603.
- Morris R.O.* Hormonal regulation of seed development // *Cellular and molecular biology of plant seed development.* – Dordrecht: Kluwer, 1997. – P. 117-149.
- Moubayidin L., Perilli S., Dello Ioio R., Di Mambro R., Costantino P., Sabatini S.* The rate of cell differentiation controls the Arabidopsis root meristem growth phase // *Curr Biol.* – 2010. – V. 20. – P. 1138-1143.
- Mukherjee D., Kumar R.* Kinetin regulates plant growth and biochemical changes during maturation and senescence of leaves, flowers and pods of *Cajanus cajan* L. // *Biol. Plant.* – 2007. – V. 51. – P. 80-85.
- Murai N.* Review: Plant growth hormone cytokinins control the crop seed yield // *Amer. J. Plant Sci.* – 2014. – V. 5. – P. 2178-2187.
- Murphy A.* Hormone crosstalk in plants // *J. Exp. Bot.* – 2015. – V.66. – P. 4853-4854.
- Nam Y.J., Tran L.S., Kojima M., Sakakibara H., Nishiyama R., Shin R.* Regulatory roles of cytokinins and cytokinin signaling in response to potassium deficiency in Arabidopsis // *PLoS One.* – 2012. – V. 7(10): e47797.
- Nandi S.K., Palni L.M., Letham D.S., Knypl J.S.* The biosynthesis of cytokinins in germinating lupin seeds // *J. Exp. Bot.* – 1988. – V. 39. – P. 1649-1665.
- Niedźwiedz-Siegień I., Bukłaha S.* The effect of cytokinins on flax seed germination at low temperature // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae.* – 2006. – V. 75. – P. 174-177.
- Nishiyama R., Watanabe Y., Fujita Y., Le D.T., Kojima M., Werner T., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Kakimoto T., Sakakibara H., Schmölling T., Phan Tran L.S.* Analysis of cytokinin mutants and regulation of cytokinin metabolic genes reveals important regulatory roles of cytokinins in drought, salt and abscisic acid responses, and abscisic acid biosynthesis // *Plant Cell.* – 2011. – V. 23. – P. 2169-2183.
- O'Brien J.A., Benková E.* Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses // *Front Plant Sci.* – 2013. – V. 19. – P. 451. doi: 10.3389/fpls.2013.00451.
- Okazaki K., Kabeya Y., Suzuki K., Mori T., Ichikawa T., Matsui M., Nakanishi H., Miyagishima S.* The PLASTID DIVISION1 and 2 components of the chloroplast division machinery determine the rate of chloroplast division in land plant differentiation // *Plant Cell.* – 2009. – V. 21. – P. 1769-1780.
- Ohkama N., Takei K., Sakakibara H., Hayashi H., Yoneyama T., Fujiwara T.* Regulation of sulfur-responsive gene expression by exogenously applied cytokinins in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* – 2002. – V. 43. – P. 1493-1501.
- Patil J.G., Ahire M.A., Nikam T.D.* Influence of plant growth regulators on in vitro seed germination and seedling development of *Digitalis purpurea* L. // *Asian Australasian J. Plant Sci. Biotechnol.* – 2012. – V. 6. – P. 12-18.
- Pedroza-Manrique J., Fernandez-Lizarazo C., Suarez-Silva A.* Evaluation of the effect of three growth regulators in the germination of *Comperettia falcata* seeds under in vitro conditions // *In Vitro Cell. Devel. Biol. Plant.* – 2005. – V. 41. – P. 838-843.
- Peleg Z., Blumwald E.* Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2011. – V. 14. – P. 290-295.

ЦИТОКИНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

- Peleg Z., Reguera M., Tuminbang E., Walia H., Blumwald E.* Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress // *Plant Biotechnol. J.* – 2011. – V. 9. – P. 747-758.
- Pilkington S.M., Montefiori M., Galer A.L., Emery R.J.N., Allan A.C., Jameson P.E.* Endogenous cytokinin in developing kiwifruit is implicated in maintaining fruit flesh chlorophyll levels // *Ann Bot.* – 2013. – V. 112. – P. 57-68.
- Polanská L., Vicánková A., Nováková M., Malbeck J., Dobrev P.I., Brzobohaty B., Vanková R., Macháčková I.* Altered cytokinin metabolism affects cytokinin, auxin, and abscisic acid contents in leaves and chloroplasts, and chloroplast ultrastructure in transgenic tobacco // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58. – P. 637-649.
- Pospíšilová J., Batková P.* Effects of pre-treatments with abscisic acid and/or benzyladenine on gas exchange of French bean, sugar beet, and maize leaves during water stress and after rehydration // *Biol. Plant.* – 2004. – V. 48. – P. 395-399.
- Pospíšilová J., Čatský J., Synková H., Macháčková I., Solárová J.* Gas exchange and in vivo chlorophyll fluorescence in potato and tobacco plantlets in vitro as affected by various concentrations of 6-benzylaminopurine // *Photosynthetica.* – 1993. – V. 29. – P. 1-12.
- Qin H., Gu Q., Zhang J., Sun L., Kuppu S., Zhang Y., Burow M., Payton P., Blumwald E., Zhang H.* Regulated expression of an isopentenyltransferase gene (IPT) in peanut significantly improves drought tolerance and increases yield under field conditions // *Plant Cell Physiol.* – 2011. – V. 52. – P. 1904-1914.
- Ray S., Choudhuri M.A.* Effect of plant growth regulators on grain-filling and yield of rice // *Ann. Bot.* – 1981. – V. 47. – P. 755-758.
- Redig P., Shaul O., Inze D., Van Montagu M., Van Onckelen H.* Levels of endogenous cytokinins, indole-3-acetic acid and abscisic acid during the cell cycle of synchronized tobacco BY-2 cells // *FEBS Lett.* – 1996. – V. 391. – P. 175-180.
- Reguera M., Peleg Z., Abdel-Tawab Y.M., Tuminbang E.B., Delatorre C.A., Blumwald E.* Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice // *Plant Physiol.* – 2013. – V. 163. – P. 1609-1622.
- Riefler M., Novak O., Strnad M., Schmölling T.* Arabidopsis cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development and cytokinin metabolism // *Plant Cell.* – 2006. – V. 18. – P. 40-54.
- Rijavec T., Dermastia M.* Cytokinins and their function in developing seeds // *Acta Chimica Slovenica.* – 2010. – V. 57. – P. 617-629.
- Rijavec T., Jain M., Dermastia M., Chourey P.S.* Spatial and temporal profiles of cytokinin biosynthesis and accumulation in developing caryopsis of maize // *Ann. Bot.* – 2011. – V. 107. – P. 1235-1245.
- Riou-Khamlichi C., Huntley R., Jacqumard A., Murray J.A.* Cytokinin activation of Arabidopsis cell division through a D-type cyclin // *Science.* – 1999. – V. 283. – P. 1541-1544.
- Rivero R.M., Kojima M., Gepstein A., Sakakibara H., Mittler R., Gepstein S., Blumwald E.* Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2007. – V. 104. – P. 19631-19636.
- Roitsch T., Ehneß R.* Regulation of source/sink relations by cytokinins // *Plant Growth Regul.* – 2000. – V. 32. – P. 359-367.
- Ronzhina E.S., Mokronosov A.T.* Source-sink relations and the role of cytokinins in the regulation of transport and partitioning of organic-substances in plants // *Russ. J. Plant Physiol.* – 1994. – V. 41. – P. 396-406.
- Rulcová J., Pospíšilová J.* Effect of benzylaminopurine on rehydration of bean plants after water stress // *Biol. Plant.* – 2001. – V. 44. – P. 75-81.
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J.* Cytokinin and the cell cycle // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2014. – V. 21. – P. 7-15.
- Schmölling T., Werner T., Krämer U., Riefler M.* The enhanced root system of cytokinin-deficient plants and its consequences for mineral uptake // *Plant Nutrition for Food Security, Human Health and Environmental Protection.* – Beijing: Tsinghua University Press, 2005. – P. 474-475.
- Scofield S., Dewitte W., Nieuwland J., Murray J.A.H.* The Arabidopsis homeobox gene SHOOT MERISTEMLESS has cellular and meristem-organisational roles with differential requirements for cytokinin and CYCD3 activity // *Plant J.* – 2013. – V. 75. – P. 53-66.
- Séguéla M., Briat J.F., Vert G., Curie C.* Cytokinins negatively regulate the root iron uptake machinery in Arabidopsis through a growth-dependent pathway // *Plant J.* – 2008. – V. 55. – P. 289-300.
- Shani E., Yanai O., Ori N.* The role of hormones in shoot apical meristem function // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2006. – V. 9. – P. 1-6.
- Shani E., Ben-Gera H., Shleizer-Burko Sh., Burko Y., Weiss D., Ori N.* Cytokinin regulates compound leaf development in tomato // *Plant Cell.* – 2010. – V. 22. – P. 3206-3217.
- She X.P., Song X.G.* Cytokinin- and auxin-induced stomatal opening is related to the change of nitric oxide levels in guard cells in broad bean // *Physiol. Plant.* – 2006. – V. 128. – P. 569-579.
- Shi Y., Tian S., Hou L., Huang X., Zhang X., Guo H., Yang S.* Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of CBF and type-A ARR genes in Arabidopsis // *Plant Cell.* – 2012. – V. 24. – P. 2578-2595.

- Shi X., Gupta S., Lindquist I.E., Cameron C.T., Mudge J., Rashotte A.M. Transcriptome analysis of cytokinin response in tomato leaves // PLoS ONE. – 2013. – V. 8: 10.1371.
- Singh S., Letham D.S., Palni L.M.S. Cytokinin biochemistry in relation to leaf senescence. VII. Endogenous cytokinin levels and exogenous applications of cytokinins in relation to sequential leaf senescence of Tobacco // Physiol. Plant. – 1992. – V. 86. – P. 388-397.
- Skylar A., Wu X. Regulation of meristem size by cytokinin signaling // J. Integr. Plant Biol. – 2011. – V. 53. – P. 446-454.
- Slabý K., Šebánek J. Ontogenitcké změny v hladině endogenních cytokiniových látek v listech *Bryophyllum crenatum* se zřetelem na polaritu lodyny // Acta Univ. Agr. – 1985. – A33, № 4. – P. 11-18.
- Song X.-G., She X.-P., He J.-M., Chen Huang C., Song T.S. Cytokinin- and auxin-induced stomatal opening involves a decrease in levels of hydrogen peroxide in guard cells of *Vicia faba* // Functional Plant Biol. – 2006. – V. 33. – P. 573-583.
- Srivastava A., Handa A.K. Hormonal regulation of tomato fruit development: a molecular perspective // J. Plant Growth Regul. – 2005. – V. 24. – P. 67-82.
- Stirk W.A., Novák O., Václavíková K., Tarkowski P., Strnad M., Van Staden J. Spatial and temporal changes in endogenous cytokinins in developing pea roots // Planta. – 2008. – V. 227. – P. 1279-1289.
- Suzaki T., Ito M., Kawaguchi M. Genetic basis of cytokinin and auxin functions during root nodule development // Front Plant Sci. – 2013. – V. 4. – P. 1-6.
- Takahashi N., Kajihara T., Okamura C., Kim Y., Katagiri Y., Okushima Y., Matsunaga S., Hwang I., Umeda M. Cytokinins control endocycle onset by promoting the expression of an APC/C activator in *Arabidopsis* roots // Curr. Biol. – 2013. – V. 23. – P. 1812-1817.
- Takei K., Sakakibara H., Taniguchi M., Sugiyama T. Nitrogen-dependant accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: Implication of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator // Plant Cell Physiol. – 2001. – V. 42. – P. 85-93.
- Takei K., Ueda N., Aoki K., Kuromori T., Hirayama T., Shinozaki K., Yamaya T., Sakakibara H. AtIPT3 is a key determinant of nitrate-dependent cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis* // Plant Cell Physiol. – 2004. – V. 45. – P. 1053-1062.
- Tanaka Y., Sano T., Tamaoki M., Nakajima N., Kondo N., Hasezawa S. Cytokinin and auxin inhibit abscisic acid-induced stomatal closure by enhancing ethylene production in *Arabidopsis* // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57. – P. 2259-2266.
- Tran L.S.P., Urao T., Qin F., Maruyama K., Kakimoto T., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Functional analysis of AHK1/ATHK1 and cytokinin receptor histidine kinases in response to abscisic acid, drought, and salt stress in *Arabidopsis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2007. – V. 104. – P. 20623-20628.
- Ulvskov P., Nielsen T.H., Seiden P., Marcussen J. Cytokinins and leaf development in sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) // Planta. – 1992. – V. 188. – P. 70-77.
- Uzelac B., Janošević D., Stojičić D., Budimir S. Effect of cytokinins on shoot apical meristem in *Nicotiana tabacum* // Arch. Biol. Sci. – 2012. – V. 64. – P. 511-516.
- Vankova R. Cytokinin regulation of plant growth and stress responses // Phytohormones: a window to metabolism, signaling and biotechnological applications. – New York, Heidelberg, Dordrecht, London: Springer Science + Business Media, 2014. – P. 55-80.
- Van Staden J. Seeds and cytokinins // Physiol. Plant. – 1983. – V. 58. – P. 340-346.
- Van Staden J., Davey J.E. The synthesis, transport and metabolism of endogenous cytokinins // Plant Cell Environ. – 1979. – V. 2. – P. 93-106.
- Vanstraelen, Benková E. Hormonal interactions in the regulation of plant development // Annu. Rev. Cell Devel. Biol. – 2012. – V. 28. – P. 463-487.
- Vedenicheva N., Vizarova G., Musatenko L. Cytokinins of maturing and germinating french bean seed // Biologia. – 1991. – V. 46. – P. 23-30.
- Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Musatenko L.I., Stetsenko L.A., Sheviakova N.I. Changes of phytohormones content in halo- and glycophytes under salinity // Studia Biologica. – 2011. – V. 5. – P. 37-44.
- Veselov A., Lobov V., Oljunina L. Role of phytohormones in the regulation of plant response to a heat shock // Biologija. – 1998. – № 3. – P. 65-68.
- Vyroubalová Š., Václavíková K., Turecková V., Novák O., Šmehilová M., Hluska T., Ohnoutková L., Frébort I., Galuszka P. Characterization of new maize genes putatively involved in CK metabolism and their expression during osmotic stress in relation to CK levels // Plant Physiol. – 2009. – V. 151. – P. 433-447.
- Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M.R. Heat tolerance in plants: an overview // Environ. Exp. Bot. – 2007. – V. 61. – P. 199-223.
- Wang X.M., Yi K.K., Tao Y., Wang F., Wu Z.C., Jiang D., Chen X., Zhu L.H., Wu P. Cytokinin represses phosphate-starvation response through increasing of intracellular phosphate level // Plant Cell Environ. – 2006. – V. 29. – P. 1924-1935.
- Wang K., Zhang X., Ervin E. Antioxidative responses in roots and shoots of creeping bentgrass under high temperature: Effects of nitrogen and cytokinin // J. Plant Physiol. – 2012. – V. 169. – P. 492-500.
- Werner T., Holst K., Pörs Y., Guivarc'h A., Mustroph A., Chriqui D., Grimm B., Schmülling T.

ЦИТОКІНИНИ ЯК РЕГУЛЯТОРИ

- Cytokinin deficiency causes distinct changes of sink and source parameters in tobacco shoots and roots // *J. Exp. Bot.* – 2008. – V. 59. – P. 2659-2672.
- Werner T., Motyka V., Strnad M., Schmülling T. Regulation of plant growth by cytokinin // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2001. – V. 98. – P. 10487-10492.
- Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristems activity // *Plant Cell.* – 2003. – V. 15. – P. 2532-2550.
- Werner T., Nehnevajova E., Kollmer I., Novak O., Strnad M., Kramer U., Schmülling T. Root-specific reduction of cytokinin causes enhanced root growth, drought tolerance, and leaf mineral enrichment in Arabidopsis and tobacco // *Plant Cell.* – 2010. – V. 22. – P. 3905-3920.
- Werner T., Schmülling T. Cytokinin action in plant development // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2009. – V. 12. – P. 527-538.
- Yaronskaya E., Vershilovskaya I., Poers Y., Alawady A.E., Averina N., Grimm B. Cytokinin effects on tetrapyrrole biosynthesis and photosynthetic activity in barley seedlings // *Planta.* – 2006. – V. 224. – P. 700-709.
- Yokoyama A., Yamashino T., Amano Y., Tajima Y., Imamura A., Sakakibara H., Mizuno T. Type-B ARR transcription factors, ARR10 and ARR12, are implicated in cytokinin-mediated regulation of protoxylem differentiation in roots of Arabidopsis thaliana // *Plant Cell Physiol.* – 2007. – V. 48. – P. 84-96.
- Zalewski W., Galuszka P., Gasparis S., Orczyk W., Nadolska-Orczyk A. Silencing of the HvCKX1 gene decreases the cytokinin oxidase/dehydrogenase level in barley and leads to higher plant productivity // *J. Exp. Bot.* – 2010. – V. 61. – P. 1839-1851.
- Zavaleta-Mancera H.A., Thomas B.J., Thomas H., Scott I.M. Regreening of senescent Nicotiana leaves. II. Redifferentiation of plastids // *J. Exp. Bot.* – 1999. – V. 50. – P. 1683-1689.
- Zhang W., Swarup R., Bennett M., Schaller G.E., Kieber J.J. Cytokinin induces cell division in the quiescent center of the Arabidopsis root apical meristem // *Curr. Biol.* – 2013. – V. 23. – P. 1979-1989.
- Zubo Y., Yamburenko M., Selivankina S., Shakirova F., Avalbaev A., Kudryakova N., Zubkova N., Liere K., Kulaeva O., Kusnetsov V., Börner T. Cytokinin stimulates chloroplast transcription in detached barley leaf // *Plant Physiol.* – 2008. – V. 148. – P. 1082-1093.
- Zwack P.J., Rashotte A.M. Cytokinin inhibition of leaf senescence // *Plant Signal. Behav.* – 2013a. – V. 8: e24737; <http://dx.doi.org/10.4161/psb.24737>.
- Zwack P.J., Robinson B.R., Risley M.G., Rashotte A.M. Cytokinin Response Factor 6 negatively regulates leaf senescence and is induced in response to cytokinin and numerous abiotic stresses // *Plant Cell Physiol.* – 2013b. – V. 54. – P. 971-981.

Надійшла до редакції
11.01.2016 р.

CYTOKININS AS REGULATORS OF PLANT ORGANS GROWTH UNDER DIFFERENT CONDITIONS

N. P. Vedenicheva

*N.G. Kholodny Institute of Botany of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
E-mail: vedenicheva@ukr.net*

The features of cytokinins functioning in plant different organs (apical meristems, roots, leaves, stems, reproductive organs) are considered. The effect of stress factors (hypo- and hyperthermia, drought, salinity) on endogenous cytokinins balance and their signaling system is described. The information about possibility of plant stress-tolerance control by cytokinins levels manipulation is presented.

Key words: cytokinins, growth, development, organs, stress, adaptation

ВЕДЕНИЧОВА

**ЦИТОКИНИНЫ КАК РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ
В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ СУЩЕСТВОВАНИЯ**

Н. П. Веденичева

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

E-mail: vedenicheva@ukr.net

Рассмотрены особенности функционирования фитогормонов цитокининовой природы в различных органах растений (апикальных меристемах, корнях, листьях, стебле, репродуктивных органах). Описано влияние стрессовых факторов (гипо- и гипертермии, засухи, засоления) на баланс эндогенных цитокининов и систему их сигналинга. Приводятся сведения о возможности управления стресс-толерантностью растений с помощью манипулирования уровнями цитокининов.

Ключевые слова: *цитокинины, рост, развитие, органы, стресс, адаптация*