

## ОГЛЯДИ

УДК 577.175.1:543.31

### ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

© 2019 р. **І. В. Косаківська, М. М. Щербатюк,  
В. А. Васюк, Л. В. Войтенко**

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

В огляді проаналізовано й узагальнено новітні дані літератури щодо впливу важких металів (ВМ) на гормональну систему рослин. ВМ є природними складовими земної кори. Однак, через незбалансовану, екологічно небезпечну діяльність людини забруднення ВМ ґрунтів і водних ресурсів набуло значних масштабів. Есенціальні та чужорідні для рослин ВМ у підвищених концентраціях негативно впливають на ріст, накопичення біомаси, поглинання мінеральних речовин, фотосинтез, дихання, водний статус. Рослинні гормони ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизова та саліцилова кислоти, етилен, жасмонати і брасиностероїди регулюють процеси росту і розвитку від початку проростання насіння до його дозрівання, відіграють ключову роль в адаптації до абіотичних і біотичних стресорів. Фітогормони виконують роль сигнальних молекул, стимулюють реакції-відповіді на негативні впливи. За дії ВМ у процесах біосинтезу, транспортування, локалізації і кон'югації рослинних гормонів відбуваються суттєві зміни. Толерантність рослин формується в результаті прямої або опосередкованої дії фітогормонів. Наголошується, що в реакції-відповіді на високі концентрації ВМ задіяні перехресні шляхи гормональної сигналізації. В огляді обговорюється участь окремих класів фітогормонів в адаптації рослин до дії ВМ, роль у запобіганні згубному впливу активних форм кисню, що продукуються за високих рівнів забруднення, взаємодія між різними гормонами, їх вплив на компоненти транскриптому і протеому. Наведені приклади успішного використання екзогенних фітогормонів для стимулювання стійкості рослин до дії ВМ. Зазначено, що вивчення гормональної системи рослин поглиблює розуміння механізмів поглинання, транспорту та детоксикації ВМ.

**Ключові слова:** важкі метали, ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизова кислота, саліцилова кислота, етилен, жасмонати, брасиностероїди, активні форми кисню, стресостійкість

**DOI:** <https://doi.org/10.35550/vbio2019.03.006>

Однією з найважливіших екологічних проблем сучасного індустріального світу є забруднення біосфери важкими металами (ВМ). Метали, густина яких перевищує п'ять грамів на один см<sup>3</sup>, і які умовно називають важкими, входять до складу різних хімічних сполук і є невід'ємними природними складовими земної кори. Швидкий розвиток промислового вироб-

ництва й транспорту спричинює різке зростання вмісту ВМ на урбанізованих територіях, поблизу видобувних кар'єрів та виробничих потужностей електростанцій, магістралей наземного транспорту, летовищ (Жовинський, Кураєва, 2002). Забруднення і токсичність ВМ призводить до багатьох згубних наслідків для живих організмів. ВМ спричиняють мутагенні, генотоксичні й цитотоксичні ефекти у тварин, людей і рослин (Askova, 2018; Emamverdian et al., 2015).

*Адреса для кореспонденції:* Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 4, Київ, 01004, Україна;  
e-mail: [irynakosakivska@gmail.com](mailto:irynakosakivska@gmail.com)

## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Тривалість перебування іонів важких металів у ґрунті значно більша, ніж в інших частинах біосфери. Ґрунт є основним джерелом надходження мікроелементів у харчові ланцюги (Біланіч, 2008). Із ґрунту ВМ абсорбуються кореневими системами рослин, гальмують процеси росту і розвитку, призводять до значних втрат урожаю (Світовий та ін., 2014).

Високі концентрації ВМ негативно впливають на морфологічну будову (Zhang et al., 2011), накопичення біомаси (Ghavigi, Singh, 2012), фотосинтез (Mathur et al., 2016), водний обмін (Mukhopadhyay, Mondal, 2015), транспорт органічних речовин і мінеральне живлення (Vernay et al., 2007; Zhao et al., 2012), функціонування сигнальних систем і стресостійкість рослин (Титов и др., 2011; Opdenakker et al., 2012).

За дії ВМ у рослинному організмі формуються реакції-відповіді, дослідження яких має вирішальне значення для пошуку шляхів підвищення стресостійкості, збільшення продуктивності рослин, очищення забруднених ґрунтів і водойм. В останні роки активно вивчається участь фітогормонів в індукції й інтеграції захисних реакцій рослин на дію ВМ (Bücker-Neto et al. 2017; Rajewska et al., 2016 року; Sah et al., 2016). Виконуючи функції сигнальних молекул, вони виступають головним засобом, за допомогою якого рослини реагують на абіотичні та біотичні стреси (Chan, 2012; Colebrook et al., 2014; Nishiyama et al., 2011; Xu et al., 2016; Белявская и др., 2018). Встановлено, що екзогенні фітогормони здатні підвищувати інтенсивність захисних реакцій на дію ВМ (Agami, Mohamed 2013; Al-Nakimi, 2007; El-Monem et al., 2009; Masood et al., 2016; Zhu et al., 2012, 2013; Белявская и др., 2018). Зокрема, були зафіксовані фітопротекторні ефекти абсцизової (АБК) (Pantin et al., 2013) і саліцилової (СК) кислот (Metwally et al., 2003). Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) разом із селеном пом'якшувала дію арсенідів (Pandey, Gupta, 2015), брасиностероїди (БС) індукували синтез металозв'язуючого протеїну фітохелатину (Bajguz, 2002), гібереліни (ГК) і цитокініни (ЦК) також були причетні до формування стресостійкості (Al-Nakimi, 2007; El-Monem, 2009; Gangwar et al., 2010; Masood et al., 2016; Zhu et al., 2012).

Останні дослідження розширили наші уявлення про те, як фітогормони можуть регулювати й інтегрувати відповіді на різні екологічні сигнали, щоб підтримувати життєві процеси рослин на оптимальному рівні. Метою цього огляду є аналіз і узагальнення новітніх літера-

турних відомостей про особливості функціонування основних класів фітогормонів, їх взаємодію між собою, зокрема перехресні шляхи гормональної сигналізації, за умов дії токсичних концентрацій ВМ, а також обговорення ролі фітогормонів у захисних механізмах, зменшенні токсичності та формуванні стійкості рослин до дії ВМ.

### *Фітогормони у формуванні системи захисту рослин від дії ВМ*

*Абсцизова кислота* (АБК) – багатфункціональний фітогормон, міститься в усіх органах рослин і задіяний в регуляції широкого спектра фізіологічних процесів (Olds et al., 2018; Vishwakarma et al., 2017). Розподіл АБК між клітинами, тканинами і органами рослин відіграє важливу роль у регуляції фізіологічних процесів (Wilkinson, Davies, 2010). АБК розглядається як ключовий регулятор при формуванні реакції рослин на дію абіотичних стресорів (Bartels, Sunkar, 2005; Danquah et al., 2014). Зростання вмісту ендогенної АБК в коренях рогузу й очерету (Fediuc et al., 2005), бульбах картоплі (Stroinski et al., 2010), тканинах рису (Kim et al., 2014) спостерігали за дії кадмію. Подібний ефект зафіксований після обробки розчинами ртуті, кадмію й міді у проростаючих зернівках пшениці (Munzugo et al., 2008). Після стресу, спричиненого високими концентраціями міді та цинку, уповільнювалось проростання насіння гарбуза й значно зростав вміст АБК (Wang et al., 2014b). Свинець викликав подібну реакцію у нуту (Atici et al., 2005). Рівень фітогормону зростав у водянки чорної за умов експозиції рослин на середовищі з додаванням міді й нікелю (Monni et al., 2001).

Відомо, що токсичні концентрації ВМ порушують водний баланс рослин (Rauser and Dumbroff, 1981; Schat et al., 1997; Mukhopadhyay, Mondal, 2015). Синтезована за стресових умов АБК з ксилемним током транспортується до замикаючих клітин продихів, ініціює їх закривання, затримує випаровування води і знижує водний потенціал (Sauter et al., 2001; Wilkinson, Davies 2002; Pantin et al., 2013). Після обробки розчинами солей нікелю і цинку вміст ендогенної АБК у листках 10-добових рослин квасолі зростав, відбувалось зниження водного потенціалу і зменшення продихової транспірації (Rauser, Dumbroff, 1981). Повідомлялося про подібну реакцію на забруднення кадмієм у гірчиці салатної (Salt et al., 1995). У проростків квасолі, оброблених кадмієм, зростав вміст АБК, уповільнювалось поглинання води і закривалися продихи (Poschenrieder et al., 1989).



**Участь фітогормонів різних класів у захисних реакціях за дії важких металів (За: Shukla et al., 2017, зі змінами та доповненнями).**

Отримані результати дозволили висунути припущення, що індукована гормоном стійкість до посухи може також допомагати виживанню рослин на забруднених важкими металами територіях (Pandolfini et al., 1996).

Повідомлялось, що за дії токсичних концентрацій кадмію і міді в рослинах рису зростала MAP- (mitogen-activated protein kinase) кіназна активність (Yeh et al., 2003; 2004), індукувана АБК (Burnett et al., 2000; Knetsch et al., 1996;). З цим явищем пов'язують стійкість окремих сортів рису до кадмію (Hsu, Kao, 2003). Виявилось, що толерантні до кадмію сорти рису відзначалися високим вмістом іонів кальцію і активних форм кисню (АФК) (Yeh et al., 2007). Оскільки утворення АФК може здійснюватися без сигналіну АБК, припускають, що АФК синтезуються до початку біосинтезу АБК (Galvez-Valdivieso et al., 2009).

Екзогенна АБК призводила до змін у транспортуванні іонів кадмію та нікелю і збільшення їх вмісту у коренях рису (Rubio et al., 1994), а також порушувала переміщення кадмію від кореня до стебла у арабідопсису (Perfus-Barbeoch et al., 2002). Перешкоджання переміщенню ВМ за обробки екзогенною АБК може значною мірою зменшувати їх накопичення в плодах і насінні рослин за умов вирощування на забруднених ґрунтах (Rubio et al., 1994).

У відповідь на стрес, спричинений ВМ, АБК сповільнювала ріст і розвиток рослин. Повідомлялось, що сорти рису з високим вмістом ендогенної АБК характеризувалися підвищеною витривалістю до ВМ внаслідок уповільненого росту листків і гальмування транспорту запасних речовин до коренів (Moysa et al., 1995). У наших дослідженнях було показано, що екзогенна АБК пом'якшувала негативний вплив високих концентрацій цинку на проростання зернівок і ріст проростків озимої пшениці сорту Подолянка (Vasyuk et al., 2019).

Вивчення АБК-опосередкованої стійкості до ВМ виявило, що за дії свинцю у рослин *Atractylodes macrocephala* ефекти екзогенної обробки гормоном були пов'язані зі збільшенням активності антиоксидантних ензимів і зниженням інтенсивності окиснювального стресу (Wang et al., 2013). У тополі сірючої за дії стресових доз цинку екзогенна АБК стимулювала акумуляцію ендогенних гіберелінів, абсцизової і саліцилової кислот, а також спричиняла зниження вмісту цинку у тканинах шляхом впливу на гени, залучені до транспортних механізмів (Shi et al., 2015). Отже, АБК є одним з найважливіших регуляторів відповіді у рослин на згубний вплив ВМ. Фітогормон відіграє важливу роль в уповільненні транспортних й ростових процесів у відповідь на стрес, спричинений ВМ та безпосередньо пов'язаний з адаптацією до дії ВМ (рисунок).

## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Ауксини є найбільш дослідженим класом фітогормонів. Вони задіяні у регуляції росту і розвитку, поділу, подовження і диференціації клітин. Індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), перший ідентифікований рослинний гормон, є переважачим представником гормональної групи ауксинів, хімічно подібним до амінокислоти триптофану (Davies, 2010; Ljung 2013). Абіотичні стреси, у тому числі вплив ВМ, модулюють гомеостаз, розподіл і метаболізм ауксинів (Davies, 2010; Khan et al., 2012). Загалом, за дії ВМ спостерігається зменшення вмісту ендогенних ауксинів. Так, токсичний напівметал арсен (миш'як) змінював концентрацію ІОК, індоліл-3-масляної (ІМК) та нафтилоцтової (НОК) кислот у ріпаку. Зокрема, рівень ІОК був дещо вищим, ніж у контролі до 24 год після обробки арсеном, але потім у коренях поступово знижувався, тоді як рівень ІОК у пагонах значно знижувався. Концентрація ІМК знизилась за 6 год, а через 24 і 72 год речовину було виявлено лише в коренях. У пагонах через 72 год зафіксоване збільшення концентрації ІМК. Рівень НОК значно знижувався в коренях, але дещо збільшувався у стеблі. (Srivastava et al., 2013). Короткотривала дія кадмію порушувала гомеостаз ІОК у кінчиках коренів ячменю (Zelinová et al., 2015) й пригнічувала подовження коренів арабідопсису (Besson-Bard et al., 2009).

Результати, отримані при дослідженні впливу ВМ на характер накопичення і локалізацію ІОК у рослинах арабідопсису виявили, що ключова роль в цьому процесі належить транспортерам ауксину – протеїнам родини PIN (Wang et al., 2014a). Зміни в архітектурі кореневої системи за впливу ВМ відбуваються на тлі взаємодії між ІОК та іншими фітогормонами. Так, етилен експресує залучені до біосинтезу ауксину гени і стимулює транспорт ауксину до зони подовження кореня (Ruzicka et al., 2007). У рослинах арабідопсису за умов дефіциту бору ауксин, етилен та АФК разом уповільнювали елонгацію клітин кореня (Camacho-Cristóbal et al., 2015). Показано, що ауксин і монооксид азоту (NO) за дії токсичної концентрації міді залучені до передачі сигналу, який впливає на морфологічну будову кореневої системи проростків арабідопсису і, фактично, контролює подовження первинних коренів (Peto et al., 2011). За дії кадмію виявлено вплив NO на акумуляцію ауксину і наступне пригнічення активності кореневої меристеми арабідопсису (Yuan, Huang, 2016).

Повідомлялося, що екзогенна обробка ІОК відновлювала ендогенний вміст гормону і зростання біомаси коренів і стебел рослин соняшнику, вирощених на забрудненому свинцем ґрунті (Liphadzi et al., 2006). Обробка ІОК також поліпшувала ріст ріпаку за умов впливу арсену (Srivastava et al., 2013). Застосування різних концентрацій L-триптофану – попередника ауксину для обробки коренів проростків рису, що ростуть на забрудненому кадмієм ґрунті, посилювало ріст і врожайність рослин (Fagoog et al., 2015).

Функціональна взаємодія між ВМ і ауксинами може використовуватися як захист при вирощуванні рослин на забруднених ґрунтах, а також для детоксикації забруднених полотантми територій. Екзогенні ІОК, ІМК та НОК стимулювали очищення забрудненої води, активуючи поглинання ВМ водно-болотними та суходільними видами рослин (Tandon et al., 2015). Сумісне використання ІОК і селену більш ефективно зменшувало дію арсену на рослини рису порівняно з роздільною обробкою (Pandey, Gupta, 2015). Кон'югат ауксину позитивно впливав на активність каталази і пероксидази, зменшував вміст пероксиду водню в рослинах гороху за дії кадмію (Ostrowski et al., 2016). Після обробки сумішшю, що містила свинець й ІОК або НОК, відбувалося зниження рівня дезорганізації мембранних структур, і, як наслідок, зменшувалась токсична дія ВМ (Nas-Wydro et al., 2016). Після обробки кадмієм та НОК посилювався синтез геміцелюлози, задіяної у фіксації ВМ, зростала утримуюча здатність коренів арабідопсису, що сприяло детоксикації (Zhu et al., 2013).

Взаємодія між ВМ й ІОК є вирішальною для виживання і відтворення стійкого до високих концентрацій міді моху *Scopelophila cataractae*, у клітинах якого під впливом ВМ акумулюються значні кількості гормону, необхідні для експресії генів, що відповідають за ріст і диференціацію клітин (Nomura et al., 2015). Таким чином, можна зробити висновок, що ауксини є важливим компонентом у формуванні реакції-відповіді та адаптації рослин до дії ВМ (рисунок).

Цитокініни контролюють поділ клітин, стимулюють утворення та активність меристем пагонів, формують атрагуючу здатність тканин, затримують процес старіння листків, інгібують ріст та галузження кореня, беруть участь в регуляції процесу проростання насіння, формуванні відповіді на стресові впливи тощо (Веденичова, Косаківська, 2016; Veselov et al., 2017). Зазви-

чай цитокиніни синтезуються в коренях, молодих плодах і насінні. До класу цитокинінів належать похідні аденіну, сполуки близькі за структурою, але з різною біологічною активністю й нерівнозначними функціями. Молекули гормону з певними варіаціями структури бічного ланцюга зумовлюють передачу різних біологічних сигналів: на сьогодні встановлена участь транс-зеатину та ізопентеніладеніну в передачі довгодистанційних сигналів в акропетальному та базипетальному напрямках відповідно (Romanov, 2009). За дії ВМ спостерігаються зміни в акумуляції і перерозподілі ізоформ цитокинінів. Показано, що цитокиніни пом'якшували негативні ефекти кадмію на синтез фотосинтетичних пігментів і мембранну систему хлоропластів у *Chlorella vulgaris* (Piotrowska-Niczyporuk et al., 2012). Інгібітор деструкції гормону INCYDE покращував ріст лікарських рослин *Bulbine natalensis* і *Rumex crispus* за кадмієвого стресу (Gemrotová et al., 2013). Екзогенний кінетин у концентрації 10 і 20 мкМ підвищував вміст проліну, вільних амінокислот і розчинних цукрів, протидіючи негативному впливу ВМ (Al-Hakimi, 2007). У проростків *Solanum melongena* екзогенний кінетин підвищував активність антиоксидантних ферментів за кадмієвого стресу (Singh, Prasad, 2014).

За дії арсену у рослин *Brassica juncea* пригнічувалась активність рецептора цитокиніну (CRE1), що викликало експресію сульфатних транспортерів (Srivastava et al., 2009). На рослинах *Arabidopsis thaliana* пригнічення синтезу цитокинінів, індуковане експресією цитокинін оксидази/дегідрогенази (СКХ1), ініціювало накопичення фітохелатинів, що зумовлювало стійкість до арсену (Mohan et al., 2016). Під час стресу, викликаного високими концентраціями міді, гальмувався ріст первинного кореня, що було пов'язано зі значним зростанням вмісту цитокинінів (Lequeux et al., 2010). Кадмій спричиняв окиснення ліпідів та збільшення активності антиоксидантних ензимів у сої. Відповідно спостерігали уповільнення ростових процесів на фоні зниження концентрації зеатину й зеатинрибозиду в тканинах (Hashem, 2014). Повідомлялося, що зеатинрибозид пом'якшував індуковане свинцем інгібування росту коренів *Picea abies* (Vodnik et al., 1999). У генетично трансформованих рослин тютюну з експресованим геном ізопентенілтрансферази, яка відповідає за акумуляцію цитокинінів, виявлено вищу толерантність до впливу ВМ порівняно з нетрансформованими рослинами (Thomas et al., 2005). В цілому ж, в літературі є дані як про пі-

двищення цитокинінами стресостійкості рослин, так і про її зниження (Веселов и др., 2017). Ймовірно, стрес-протекторні ефекти цитокинінів залежать від інтенсивності стресів, за сильних стресів цитокиніни можуть посилювати пошкодження, а за помірних сприяти адаптивним і репараційним процесам (Веселов и др., 2017). Загалом наведені вище результати свідчать про активну участь цитокинінів у реалізації стратегії реагування рослин на дію ВМ (рисунок).

*Гібереліни* – клас фітогормонів, що об'єднує понад 130 речовин із широким спектром реакцій-відповідей, задіяних у життєвому циклі рослин різних систематичних груп. Головними біологічними функціями гіберелінів вважаються участь у регуляції процесів проростання насіння, координації поділу клітин та їхнього розтягу, детермінування статі, індукції цвітіння квіткових рослин (Gupta, Chakrabarty, 2013; Gantait et al., 2015).

Гібереліни відіграють вирішальну роль у захисті рослин від кадмієвого стресу, за якого відбувається експресія гена регульованого залізом транспортера 1 (*IRT1*), залученого до поглинання ВМ. Екзогенні гібереліни через зниження рівня оксиду азоту (NO) зменшували експресію *IRT1* і, таким чином, пом'якшували наслідки кадмієвого стресу у рослин *Arabidopsis thaliana* (Zhu et al., 2012). Повідомлялося, що за дії нікелю гальмувався ріст проростків пшениці, зменшувався вміст хлорофілу та активність карбоангідрази. Проте, після інкубації зернівок у розчині, що містив гібереліни і кальцій, внаслідок посилення антиоксидантного захисту ці ефекти значною мірою пом'якшувалися (Siddiqui et al., 2011). Гібереліни зменшували токсичну дію хрому на ріст і засвоєння азоту, підсилюючи активність антиоксидантної системи у проростків гороху (Gangwar et al., 2011). Екзогенні гібереліни пом'якшували індуковане кадмієм гальмування процесу проростання насіння і ріст проростків *Brassica napus* шляхом регуляції інтенсивності окислювального стресу і зменшення пошкоджень, завданих активними формами кисню (Meng et al., 2009). Негативні ефекти кадмію і свинцю пом'якшувалися завдяки індукції гіберелінами протеазної, каталазної і пероксидазної активності у рослин квасолі та люпину (Sharaf et al., 2009). У даній роботі відзначено, що за дії ВМ активність цих ферментів суттєво знижується. Обробка ж гібереліновою кислотою (ГК<sub>3</sub>)

значною мірою відновлювала їх активність, що в свою чергу сприяло формуванню стійкості.

У рослин сої, інокульованих *Penicillium funiculosum*, за дії токсичних концентрацій міді спостерігалось накопичення біомаси, зумовлене секрецією гіберелінів ендоефітом та зниженням рівня АБК (Khan, Lee, 2013). При порівнянні ефективності захисту рослин томату від надлишку алюмінію виявлено аналогічну дію ендоефіту *P. janthinellum* та екзогенної ГК<sub>3</sub> (Khan et al., 2015a). На рослинах *A. thaliana* було продемонстровано, що активність ключового ензиму асиміляції сульфату аденозин-5'-фосфосульфат-редуктази збільшувалася завдяки гібереліновому сигналінгу, що вказує на участь гормону в оптимізації метаболізму сірки за стресових умов, оскільки відомо, що ВМ інактивують різні ферменти шляхом приєднання до їх сірковмісних груп (Korčáková et al., 2008). Отже, гібереліни за дії ВМ впливають на окиснювальні процеси, сприяють зменшенню рівня активних форм кисню, активують експресію генів, що кодуєть транспортери металів, а також регулюють метаболізм сірки (рисунок).

**Брасиностероїди (БС)**– фігостероїди, подібні до стероїдних гормонів тваринних організмів, впливають на процеси росту, формування провідної системи, репродукцію, розвиток квіток і плодів, стійкість до абіотичних і біотичних чинників (Khrapach et al., 2000; Vardhini, 2014). БС задіяні у захисті рослин від індукованого ВМ окиснювального стресу. Вони регулюють активність антиоксидантних ензимів, які нейтралізують активні форми кисню (Cao et al., 2005; Xia et al., 2009). Екзогенне застосування 24-епібрасиноліду поліпшувало стан *Brassica juncea* за умов стресу, зумовленого нікелем, що відбувалося завдяки активації антиоксидантних ензимів (Kanwar et al., 2013). Підвищена активність каталази, пероксидази і супероксиддисмутази, індукована екзогенним 28-гомобрасинолідом, захищала озиму пшеницю від впливу нікелю (Yusuf et al., 2010). Підвищена антиоксидантна активність за дії нікелю була виявлена у попередньо оброблених 24-епібрасинолідом рослин *Raphanus sativus* і *Vigna radiate* (Sharma et al., 2011a; Yusuf et al., 2012). Фоліарна обробка рослин *Brassica juncea* гомобрасинолідом підвищувала активність каталази, пероксидази й супероксиддисмутази, чим зумовлювала стійкість до кадмію (Hayat et al., 2007). Екзогенні 24-епібрасинолід та 28-гомобрасинолід підвищували стійкість *Phaseolus vulgaris* (Rady, 2011) і томатів (Hasan

et al., 2011) до кадмію. Екзогенні БС посилювали активність антиоксидантних ензимів й підвищували врожайність та поліпшували якість плодів томату за дії кадмію (Hayat, 2012). Подібні ефекти спостерігали на рослинах *Cicer arietinum* за використання 28-гомобрасиноліду (Hasan et al., 2008). За дії іонів міді після обробки БС зменшувався вміст пероксиду водню та збільшувалась активність каталази, пероксидази й супероксиддисмутази у рослинах *Brassica juncea* і *Raphanus sativus* (Fariduddin et al., 2009; Kapoor et al., 2014). Екзогенна обробка БС забезпечували антиоксидантний захист за дії цинку (Aroga, Bhardwaj, 2010; Ramakrishna, Rao, 2013), свинцю (Anuradha, Rao, 2007; Rady, Osman, 2012) та хрому (Choudhary et al., 2011; Sharma et al., 2011b).

Результати досліджень свідчать про те, що БС відіграють надзвичайно важливу роль у відповіді рослин на токсичний вплив важких металів. Толерантність до стресорів, індукована БС, пов'язана з підвищеною експресією генів, які відповідають за антиоксидантні функції. Здатність БС підвищувати ефективність антиоксидантних систем за рахунок підвищення активності ферментів та вмісту неферментативних антиоксидантів зробила їх використання потенційною стратегією для підвищення стійкості рослин до стресу, зумовленого дією важких металів (рисунок).

**Жасмонова кислота (ЖАК)** та її похідні накопичуються в органах і тканинах рослин в результаті експресії жасмонат-індукованих генів (Babenko et al., 2015). Вони залучені до регуляції розвитку генеративних органів та зародку, старіння, детермінації статі, проростання насіння, росту коренів, адаптації до біотичних та абіотичних стресів (Chini et al., 2016; Wasternack, Strnad, 2016).

ЖАК нівелює токсичні ефекти низьких концентрацій міді і кадмію, індукуючи накопичення фітохелатинів, глутатіону і каротиноїдів у арабідопсису (Maksymiec et al., 2007; Dar et al., 2015). Повідомлялось, що ЖАК разом з етиленом, оксидом азоту й АФК задіяна у реакціях на кадмієвий стрес, зокрема пов'язаних із синтезом білків теплового шоку (Rodriguez-Serrano et al., 2009). Метилжасмонат регулював антиоксидантну активність у *Phaseolus coccineus* за дії міді (Hanaka et al., 2016). ЖАК підвищувала стійкість до нікелю у рослин сої, позитивно модулюючи механізми антиоксидантного захисту і пригнічуючи процеси, пов'язані з пероксидним окисненням ліпідів. (Sirhindi et al., 2015). Повідомлялось, що токсичні ефекти міді нівелюва-

лися завдяки опосередкованій ЖАК акумуляції проліну, глутатіону, каротиноїдів і активації антиоксидантних ензимів у рослин *Cajanus cajan* (Poornam et al., 2013). Встановлена участь жасмонатів у передачі сигналів під час забруднення арсеном рослин *Brassica juncea* (Srivastava et al., 2009). Використання екзогенної ЖАК сприяло поліпшенню росту і толерантності рослин гірчиці салатної (Srivastava et al., 2013). Аналіз транскриптому рису виявив експресію генів, які беруть участь у біосинтезі жасмонатів за дії токсичних концентрацій арсену (Yu et al., 2012). Водночас, в окремих дослідженнях висловлювалось припущення, що жасмонати швидше залучаються до реалізації токсичної дії ВМ, ніж захищають від неї. Зокрема, у *Phaseolus coccineus* жасмонати можуть підсилювати негативну дію іонів кадмію на ростові процеси кореня (Maksymiec, 2011). Отже, жасмонати задіяні у сприйнятті та передачі сигналів за дії ВМ, під час якої відбувається перехресна взаємодія «crosstalk» з іншими фітогормонами (рисунок).

*Етилен* – газоподібний гормон, що впливає на процеси опадання листя, дозрівання плодів й старіння, залучається до формування відповіді на стреси, у тому числі зумовлені токсичним рівнем ВМ (DalCorso et al., 2010; Khan et al., 2015b; Maksymiec, 2007). Етилен пригнічує подовження клітин головного кореня і розвиток бічних коренів, проте стимулює утворення кореневих волосків і регулює транспорт ауксину у кореневий кінчик (Lewis et al., 2011; Swarup et al., 2007). Відомі п'ять рецепторів гормону, локалізовані на мембрані ендоплазматичного ретикулулу всередині клітин (Shan et al., 2012). Повідомлялося, що вміст ендogenous етилену за токсичної дії ВМ зростає (Keunen et al., 2016). У рослин за стресового впливу, спричиненого дією ВМ, активно експресуються гени, які кодують ключові ензими біосинтезу етилену, що призводить до інтенсифікації біосинтезу гормону (Schellingen et al., 2014). Аналіз транскриптому коренів рису, оброблених хромом, виявив експресію генів *ACS1*, *ACS2*, *ACO4* і *ACO5*, причетних до синтезу етилену (Steffens, 2014; Trinh et al., 2014). Кадмії індукував синтез етилену у рослинах *A. thaliana* (Schellingen et al., 2014), *B. juncea* (Masood et al., 2012; Asgher et al., 2014) і *Hordeum vulgare* (Vassilev et al., 2004). Акумуляція етилену спостерігалася в рослинах *B. juncea* після додавання цинку і нікелю. Виявилось, що гормон захищає фотосинтез від негативного впливу ВМ, регулюючи антиоксидантний метаболізм та активність фотосистеми II (Khan, Khan, 2014). У пшениці нега-

тивні ефекти кадмієвого стресу пом'якшувалися після додавання селену та сірки і були пов'язані зі змінами у синтезі етилену. Застосування інгібітору синтезу етилену нівелювало позитивні ефекти селену і сірки, що засвідчило участь гормону в формуванні відповіді на дію ВМ (Khan et al., 2015b). За стресу, зумовленого токсичним рівнем солей алюмінію, етилен пригнічував подовження клітин коренів (Yoon, Kieber, 2013), а індукований кадмієм стрес викликав експресію гена 1-аміноциклопропан-1-карбоксилатсинтази 2 (*ACS2*) і гена *ACS6*, задіяних у синтезі етилену (Schellingen et al., 2014). Рослина *Sesbania drummondii*, яка активно акумулює свинець, характеризується високим рівнем мРНК *ACS/ACO* генів (Srivastava et al., 2007). Стійкість до кадмію у рослин *H. vulgare* також була зумовлена етиленовим сигналігом (Cao et al., 2014). Таким чином, етилен є важливим компонентом фітогормональної системи, задіяним у реагуванні на токсичність ВМ (рисунок).

*Саліцилова кислота* (СК) разом з АБК, БР і етиленом належить до ключових фітогормонів, задіяних в реакціях рослин на абіотичні і біотичні стреси (Карпец і др., 2016).

Обробка СК активує сигнальні шляхи, пов'язані з захистом рослин від індукованого кадмієм окислювального стресу (Belkadhi et al., 2016). Було продемонстровано, що праймування насіння кукурудзи СК зменшувало накопичення хрому і викликало підвищення антиоксидантної активності (Singh et al., 2016). СК як індуктор антиоксидантної системи рослин може виконувати функції «прибиральника», опосередковано знешкоджуючи АФК, зокрема, гідроксильні радикали, які утворюються за дії токсичних концентрацій ВМ. Екзогенна СК підвищувала стійкість до кадмію рослин *Phaseolus aureus* і *Vicia sativa*, стимулюючи антиоксидантні ензими апопласту і симпласту, що призводило до зменшення накопичення  $H_2O_2$  (Zhang F. et al., 2011). СК також позитивно впливала на фотосинтетичну активність рослин *Cannabis sativa* за кадмієвого стресу (Shi et al., 2009). Встановлено, що екзогенна СК зменшувала надходження арсену з коренів до пагонів в рослинах рису (Singh et al., 2015) та пом'якшувала прояви хлорозу, спричинені дефіцитом заліза, посилюючи поглинання і транспорт металу в рослинах *Arachis hypogaea* (Kong et al., 2014). Таким чином, СК, поряд з іншими фітогормо-



нами, відіграє значну роль у забезпеченні стійкості рослин до дії ВМ (рисунок).

### *Фітогормони та АФК за дії ВМ*

Порушення балансу між продукуванням і знешкодженням АФК у рослинних клітинах викликає окислювальний стрес (Shukla et al., 2017). За токсичної дії ВМ відбуваються зміни у вмісті АФК, які виконують функції внутрішньоклітинних і міжклітинних сигнальних молекул (DalCorso et al., 2010). У продукуванні АФК під впливом ВМ задіяні ензими гліколат-оксидаза і НАДФ-оксидаза (Gupta et al., 2013). НАДФН-оксидаза, індукована накопиченими в апопласті АФК, активує сигналінг гіберелінів, які, у свою чергу, викликають проростання насіння (Leunig et al., 2012). Ауксини, акумуляція яких посилюється під впливом АФК, сприяють підвищенню еластичності клітинних стінок і подовженню клітин (Schorfer, 2001). В окремих випадках за зменшення вмісту ендогенних ауксинів спостерігається зростання стійкості до окислювального стресу (Iglesias et al., 2010). Показано, що зростання активності НАДФН-оксидази в рослинах огірка корелює зі збільшенням вмісту ендогенних БР (Xia et al., 2009), а інгібування росту первинного кореня ауксинами пов'язане з активацією НАДФН-оксидази і накопиченням АФК (Jiao et al., 2013). СК модулює клітинний редокс-гомеостаз та активує сигнальний шлях тіолу (Tada et al., 2008). Взаємодія між фітогормонами і АФК відіграє важливу роль у сприйнятті та передачі сигналу за токсичної дії ВМ і допомагає рослині адаптуватися до стресу.

### *Підсумки*

Підвищення ефективності використання земельних ресурсів, поліпшення якості продукції є ключовими проблемами, що стоять перед сучасним сільським господарством. Забруднення наземних і водних екосистем ВМ спонукає до пошуку і розробки нових екологічно безпечних технологій, спрямованих на пом'якшення негативного впливу на навколишнє середовище, а дослідження у цій галузі суттєво поглиблюють розуміння механізмів поглинання, транспорту й детоксикації ВМ. Фітогормони є інтегруючою ланкою сигнальних систем, що регулюють реакцію рослин на стресори. Відповідь рослинного організму на стрес, спричинений високим рівнем ВМ, проявляється у швидкій зміні рівнів фітогормонів. Толерантність рослин до дії ВМ формується в результаті прямої або опосередкованої дії фітогормонів. Наприклад, сигнальний шлях етилену опосередковується геном *EIN2*, а деякі дослідження також

показують, що ген *EIN2* зумовлює стійкість до свинцю через інший ген *AtPDR12*, що контролює насос на плазматичній мембрані, який видаляє іони свинцю з цитоплазми. Брасиностероїди підвищують ефективність антиоксидантних систем у видаленні активних форм кисню і, як наслідок, опосередковано послаблюють окиснювальні пошкодження, спричинювані дією важких металів.

Обробка фітогормонами не може повністю подолати негативні наслідки дії ВМ на транспорт поживних речовин у рослинах, але вона може ефективно пригнічувати поглинання іонів важких металів, наприклад, при закритті продихів, зумовленому абсцисовою кислотою, що, в кінцевому рахунку, знижує надходження й переміщення токсичних металів від коренів до пагонів і листків. Перспективною також є можливість використання фітогормонів для праймування насіння і фоліарної обробки з метою індукування стійкості до ВМ.

У реакції на зростання концентрації ВМ функціонує кілька перехресних шляхів сигналінгу. Водночас, слід зазначити, що саме питання міжгормональної взаємодії при формуванні стійкості до ВМ залишається малодослідженим. Актуальним є поглиблення досліджень, спрямованих на з'ясування молекулярних механізмів, регульованих фітогормонами за стресу, зумовленого ВМ. Крім того, поглиблення наших знань про метаболізм гормонів у рослин важливе для розробки ефективних фізіологічних, біохімічних і біотехнологічних підходів для пом'якшення наслідків впливу на них цілого спектра абіотичних стресів, що неминуче в урбанізованому середовищі.

*Робота виконана за фінансової підтримки НАН України в рамках бюджетної програми 0118U006054 «Комплексне дослідження сигнальних та метаболічних систем рослин, а також їх анатомо-морфологічні та ультраструктурні характеристики в умовах забруднення середовища важкими металами».*

## ЛІТЕРАТУРА

- Біланіч М.М. 2008. Сучасний стан дослідження впливу важких металів на рослинний світ. Вісн. Прикарпат. нац. уні-ту. Сер. Біологія. 7 : 161-175.
- Белявская Н.А., Федюк О.М., Золотарева Е.К. 2018. Растения и тяжелые металлы: рецепция и сигналинг. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (45) : 10-30.
- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2017. Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ : 200 с.



- Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Кудряков Н.В., Кузнецов В.В. 2017. Роль цитокининов в стресс-устойчивости растений. Физиология растений. 64 (1) : 19-32.
- Жовинский Э.Я., Кураева И.В. 2002. Геохимия тяжелых металлов в почвах Украины. Киев : 213 с.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Косаковская И.В. 2016. Оксид азота и пероксид водорода как сигнальные посредники при индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы экзогенными жасмоновой и салициловой кислотами. Физиология растений и генетика. 48 (2) : 158-166.
- Світовий В.М., Геркіял О.М., Жиляк І.Д. 2014. Цинк і купрум у чорноземі опідзоленому та вирощений на ньому пшениці озимій. Вісн. Дніпропетр. держ. аграрно-економічного ун-ту. 34 : 169-171.
- Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М. 2011. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам. Петрозаводск : 71 с.
- Ackova D.G. 2018. Heavy metals and their general toxicity on plants. Plant Sci. Today. 5 : 14-18.
- Agami R.A., Mohamed G.F. 2013. Exogenous treatment with indole-3-acetic acid and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings. Ecotoxicol. Environment. Saf. 94 : 164-171.
- Al-Hakimi A.M.A. 2007. Modification of cadmium toxicity in pea seedlings by kinetin. Plant Soil Environ. 53 : 129-135.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2007. Effect of 24-epibrassinolide on the growth and antioxidant enzyme activities in radish seedlings under lead toxicity. Indian J. Plant Physiol. 12 : 396-400.
- Arora P., Bhardwaj R. 2010. 24-epibrassinolide induced antioxidative defense system of Brassica juncea L. under Zn metal stress. Physiol. Mol. Biol. Plants. 16 : 285-293.
- Atici Ö., Agar G., Battal P. 2005. Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress. Biol. Plant. 49 : 215-222.
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Skatema T.D. 2015. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes. Biotechnol. Acta. 8 : 36-51.
- Bajguz A. 2002. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in *Chlorella vulgaris*. J. Plant Physiol. 159 : 321-324.
- Belkadhi A., Djebali W., Hediji H., Chaibi W. 2016. Cellular and signalling mechanisms supporting Cd-tolerance in salicylic acid treated seedlings. Plant Sci. Today. 3 : 41-47.
- Besson-Bard A., Gravot A., Richaud P., Auroy P., Taconnat L., Renou J., Pugin A., Wendehenne D. 2009. Nitric oxide contributes to cadmium toxicity in Arabidopsis by promoting cadmium accumulation in roots and by up-regulating genes related to iron uptake. Plant Physiol. 149 : 1302-1315.
- Burnett E.C., Desikan R., Moser R.C., Neill S.J. 2000. ABA activation of an MBP kinase in *Pisum sativum* epidermal peels correlates with stomatal responses to ABA. J. Exp. Bot. 51 : 197-205.
- Bücker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhar R.A., Margis-Pinheiro M. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. Gen. Mol. Biol. 40 : 373-386.
- Camacho-Cristóbal J.J., Martín-Rejano E.M., Herrera-Rodríguez M.B., Navarro-Gochicoa M.T., Rexach J., González-Fontes A. 2015. Boron deficiency inhibits root cell elongation via an ethylene/auxin/ROS-dependent pathway in Arabidopsis seedlings. J. Exp. Bot. 66 : 3831-3840.
- Cao S., Xu Q., Cao Y., Qian K., An K., Zhu Y., Binzeng H., Zhao H., Kuai B. 2005. Loss-of-function mutations in DET2 gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in Arabidopsis. Physiol. Plant. 123 : 57-66.
- Cao F., Chen F., Sun H., Zhang G., Chen Z.-H., Wu F. 2014. Genome-wide transcriptome and functional analysis of two contrasting genotypes reveals key genes for cadmium tolerance in barley. BMC Genomics. 15 : 611-625.
- Chan Z. 2012. Expression profiling of ABA pathway transcripts indicates crosstalk between abiotic and biotic stress responses in Arabidopsis. Genomics. 100 : 110-115.
- Chini A., Gimenez-Ibanez S., Goossens A., Solano R. 2016. Redundancy and specificity in jasmonate signaling. Curr. Opin. Plant Biol. 33 : 147-156.
- Choudhary S.P., Kanwar M., Bhardwaj R., Gupta B.D., Gupta R.K. 2011. Epibrassinolide ameliorates Cr (VI) stress via influencing the levels of indole-3-acetic acid, abscisic acid, polyamines and antioxidant system of radish seedlings. Chemosphere. 84 : 592-600.
- Colebrook E.H., Thomas S.G., Phillips A.L., Hedden P. 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. J. Exp. Biol. 217 : 67-75.
- DalCorso G., Farinati S., Furini A. 2010. Regulatory networks of cadmium stress in plants. Plant Signal. Behav. 5 : 663-667.
- Danquah A., de Zelicourt A., Colcombet J., Hirt H. 2014. The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. Biotechnol. Adv. 32 : 40-52.
- Dar T.A., Moin U., Khan M.M.A., Hakeem K.R., Jaleel H. 2015. Jasmonates counter plant stress: A review. Environ. Exp. Bot. 115 : 49-57.
- Davies P.J. 2010. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action., revised 3rd edn. Dordrecht, Springer : 743 p.
- El-Monem A., Sharaf A.E.-M.M., Farghal II., Sofy M.R. 2009. Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of Cd and Pb on

- broad bean and lupin plants. Res. J. Agric. Biol. Sci. 5 : 6-13.
- Emanverdian A., Ding Y., Mokhberdorran F., Xie Y. 2015. Heavy Metal Stress and Some Mechanisms of Plant Defense Response. Sci. World J. 2015 : 1-18.
- Fariduddin Q., Yusuf M., Hayat S., Ahmad A. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in Brassica juncea plants exposed to different levels of copper. Environ. Exp. Bot. 66 : 418-424.
- Farooq H., Asghar H.N., Khan M.Y., Saleem Mand Zahir Z.A. 2015. Auxin-mediated growth of rice in cadmium-contaminated soil. Turkish J. For. Agric. 39 : 272-276.
- Fediuc E., Lips S.H., Erdei L. 2005. O-acetylserine (thiol) lyase activity in Phragmites and Typha plants under cadmium and NaCl stress conditions and the involvement of ABA in the stress response. J. Plant Physiol. 162 : 865-872.
- Finkelstein R. 2013. Abscisic acid synthesis and response. In: Arabidopsis Book. 11 : e0166.
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali MN, Sahu N.C. 2015. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. Curr. Protein Pept. Sci. 16 : 406-412.
- Galvez-Valdivieso G., Fryer M.J., Lawson T., Slattery K., Truman W., Asami T., Davies W.J., Jones A.M., Baker N.R., Mullineaux P.M. 2009. The high light response in Arabidopsis involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells. Plant Cell. 21 : 2143-2162.
- Gangwar S., Singh V.P., Prasad M.S., Maurya J.N. 2010. Modulation of manganese toxicity in Pisum sativum L. seedlings by kinetin. Sci Horticult. 126 : 467-474.
- Gangwar S., Singh V.P., Srivastava P.K., Maurya J.N. 2011. Modification of chromium (VI) phytotoxicity by exogenous gibberellic acid application in Pisum sativum (L.) seedlings. Acta Physiol. Plant. 33 : 1385-1397.
- Gemrotová M., Kulkarni M.G., Stirk W.A., Strnad M., Van Staden M., Spichal J.L. 2013. Seedlings of medicinal plants treated with either a cytokinin antagonist (PI-55) or an inhibitor of cytokinin degradation (INCYDE) are protected against the negative effects of cadmium. Plant Growth Regul. 71 : 137-145.
- Ghavri S.V., Singh R.P. 2012. Growth, biomass production and remediation of copper contamination by Jatropha curcas plant in industrial wasteland soil. J. Environ. Biol. 33 : 207-214.
- Gupta R., Chakrabarty S. 2013. Gibberellic acid in plant. Plant Signal Behav. 8 : e25504.
- Gupta D.K., Inouhe M., Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Sandalio L.M. 2013. Oxidative stress and arsenic toxicity: Role of NADPH oxidase. Chemosphere. 90 : 1987-1996.
- Hac-Wydro K., Sroka A., Jabło K. 2016. The impact of auxins used in assisted phytoextraction of metals from the contaminated environment on the alterations caused by lead (II) ions in the organization of model lipid membranes. Colloids Surfaces B Biointerfaces. 143 : 124-130.
- Hanaka A., Wojcik M., Dreslar S., Mroczek-Zdyrska M., Maksymiec W. 2016. Does methyl jasmonate modify the oxidative stress response in Phaseolus coccineus treated with copper? Ecotoxol. Environ. Saf. 124 : 480-488.
- Hasan S.A., Hayat S., Ahmad A. 2011. Brassinosteroids protect photosynthetic machinery against the cadmium induced oxidative stress in two tomato cultivars. Chemosphere. 84 : 1446-1451.
- Hashem H.A. 2014. Cadmium toxicity induces lipid peroxidation and alters cytokinin content and antioxidant enzyme activities in soybean. Botany. 92 : 1-7.
- Hayat S., Ali B., Hasan S.A., Ahmad A. 2007. Brassinosteroid enhanced the level of antioxidants under cadmium stress in Brassica juncea. Environ. Exp. Bot. 60 : 33-41.
- Hayat S. 2012. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of Solanum lycopersicum under cadmium stress. Saudi J. Biol. Sci. 19 : 325-335.
- Hsu Y.T., Kao C.H. 2003. Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (Oryza sativa L.) seedlings. Plant Cell Environ. 26 : 867-874.
- Iglesias M.J., Terrile M.C., Bartoli C.G., D'Ippolito S., Casalongue C.A. 2010. Auxin signalling participates in the adaptive response against oxidative stress and salinity by interacting with redox metabolism in Arabidopsis. Plant Mol. Biol. 74 : 215-222.
- Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Ivanova A.I., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. 2016. Effects of zinc on Scots pine (Pinus sylvestris L.) seedlings grown in hydroculture. Plant Physiol. Biochem. 102 : 1-9.
- Jiao Y., Sun L., Song Y., Wang L., Liu L., Zhang L., Liu B., Li N., Miao C., Hao F. 2013. AtrbohD and AtrbohF positively regulates primary root growth by affecting Ca<sup>2+</sup> signalling and auxin response of roots in Arabidopsis. J. Exp. Bot. 64 : 4183-4192.
- Kanwar M.K., Bhardwaj R., Chowdhary S.P., Arora P., Sharma P., Kumar S. 2013. Isolation and characterization of 24-Epibrassinolide from Brassica juncea L. and its effects on growth, Ni ion uptake, antioxidant defence of Brassica plants and in vitro cytotoxicity. Acta Physiol. Plant. 35 : 1351-1362.
- Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Kapoor N., Bhardwaj R., Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Kapoor N. 2014. 24-Epibrassinolide mediated changes in photosynthetic pigments and antioxidative defence system of radish seedlings under cadmium and mercury stress. Physiol. Biochem. 10 : 110-121.

- Keunen E., Schellingen K., Vangronsveld J., Cuypers A. 2016. Ethylene and metal stress: Small molecules, big molecules. *Front. Plant Sci.* 7 : 23.
- Khan N.A., Nazar R., Iqbal N., Anjum N.A. 2012. Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Berlin. Springer Verlag. : 308 p.
- Khan A.L., Lee I.J. 2013. Endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 secretes gibberellin that reprograms *Glycine max* L. growth during copper stress. *BMC Plant Biol.* 13 : 86.
- Khan M.I.R., Khan N.A. 2014. Ethylene reverses photosynthetic inhibition by nickel and zinc in mustard through changes in PS II activity, photosynthetic nitrogen use efficiency, and antioxidant metabolism. *Protoplasma.* 251 : 1007-1019
- Khan A.L., Waqas M., Hussain J., Al-Harrasi A., Hamayun M., Lee I.J. 2015a. Phytohormones enabled endophytic fungal symbiosis improves aluminum phytoextraction in tolerant *Solanum lycopersicum*: An examples of *Penicillium janthinellum* LK5 and comparison with exogenous GA3. *J. Hazard. Mater.* 295 : 70-78.
- Khan M.I.R., Nazir F., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. 2015b. Selenium and sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat. *J. Plant Physiol.* 173 : 9-18.
- Kim Y-H., Khan A.L., Kim D.H., Lee S.Y., Kim K-M., Waqas M., Jung H-Y., Shin J.H., Kim J.G., Lee I.J. 2014. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones. *BMC Plant Biol.* 14 : 13.
- Knetsch M.L.W., Wang M., Snaar-Jagalska E., Heimovaara-Dijkstrab S. 1996. Abscisic acid induces Mitogen-Activated Protein Kinase activation in barley aleurone protoplasts. *Plant Cell.* 8 : 1061-1067.
- Kong J., Dong Y., Xu L., Liu S., Bai X. 2014. Effects of foliar application of salicylic acid and nitric oxide in alleviating iron deficiency induced chlorosis of *Arachis hypogaea* L. *Bot. Studies.* 55 : 9.
- Khripach V., Zhabinskii V., Groot A.D. 2000. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for XXI century. *Ann. Bot.* 86 : 441-447.
- Lequeux H., Hermans C., Lutts S., Verbruggen N. 2010. Response to copper excess in *Arabidopsis thaliana*: Impact on the root system architecture, hormone distribution, lignin accumulation and mineral profile. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 673-682.
- Lewis D.R., Negi S., Sukumar P., Munday G.K. 2011. Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development.* 13 : 3485-3495.
- Leymarie J., Vitkauskaitė G., Hoang H.H., Gendreau E., Chazole V., Meimoun P., Corbineau F., El-Maarouf-Bouteau H., Bailly C. 2012. Role of reactive oxygen species in the regulation of *Arabidopsis* seed dormancy. *Plant Cell Physiol.* 53 : 96-106.
- Liphadzi M.S., Kirkham M.B., Paulsen G.M. 2006. Auxin enhanced root growth for phytoremediation of sewage sludge amended soil. *Environ. Technol.* 27 : 695-704.
- Ljung K. 2013. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development.* 140 : 943-950.
- Maksymiec W., Wójcik M., Krupa Z. 2007. Variation in oxidative stress and photochemical activity in *Arabidopsis thaliana* leaves subjected to cadmium and excess copper in the presence or absence of jasmonate and ascorbate. *Chemosphere.* 66 : 421-427.
- Maksymiec W. 2007. Signaling responses in plants to heavy metal stress. *Acta Physiol. Plant.* 29 : 177-187.
- Masood A., Iqbal N., Khan N.A. 2012. Role of ethylene in alleviation of cadmium-induced photosynthetic capacity inhibition by Sulphur in mustard. *Plant Cell Environ.* 35 : 524-533.
- Masood A., Khan M.I.R., Fatma M., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. 2016. Involvement of ethylene in gibberellic acid-induced sulfur assimilation, photosynthetic responses, and alleviation of cadmium stress in mustard. *Plant Physiol. Biochem.* 104 : 1-10.
- Mathur S., Kalaji H.M., Jajoo A. 2016. Investigation of deleterious effects of chromium phytotoxicity and photosynthesis in wheat plant. *Photosynthetica.* 54 : 1-9.
- Maksymiec W. 2011. Effects of jasmonate and some other signaling factors on bean and onion growth during the initial phase of cadmium action. *Biol. Plant.* 55 : 112-118.
- Meng H., Hua S., Shamsi I.H., Jilani G., Li Y., Jiang L. 2009. Cadmium- induced stress on the seed germination and seedling growth of *Brassica napus* and its alleviation through exogenous plant growth regulators. *Plant Growth Regul.* 58 : 47-59.
- Metwally A., Finkemeier I., Georgi M., Dietz K.J. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Plant Physiol.* 132 : 272-281.
- Mohan T.C., Castrillo G., Navarro C., Zarco-Fernandez S., Ramireddy E., Mateo C., Zanarreno A.M., Paz-Ares J., Munoz R., Garcia-Mina J.M., Hernandez L.E., Schmulling T., Leyva A. 2016. Cytokinin determines thiol-mediated arsenic tolerance and accumulation. *Plant Physiol.* 171 : 1418-1426.

## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

- Monni S., Uhlig C., Hansen E., Magel E. 2001. Ecophysiological responses of *Empetrum nigrum* to heavy metal pollution. *Environ. Pollut.* 112 : 121-129.
- Moya J.L., Ros R., Picazo I. 1995. Heavy metal-hormone interactions in rice plants: Effects on growth, net photosynthesis, and carbohydrate distribution. *J. Plant Growth Regul.* 14 : 61-67.
- Mukhopadhyay M., Mondal T.K. 2015. Effect of zinc and boron on growth and water relations of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze cv. T-78. *Natl. Acad. Sci. Lett.* 38 : 283-286.
- Munzuro Ö., Fikriye K.Z., Yahyagil Z. 2008. The abscisic acid levels of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Çakmak 79) seeds that were germinated under heavy metal ( $Hg^{++}$ ,  $Cd^{++}$ ,  $Cu^{++}$ ) stress. *G.U. Journal of Science.* 21 : 1-7.
- Nambara E., Okamoto M., Tatematsu K., Yano R., Seo M., Kamiya Y. 2010. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Sci. Res.* 20 : 55-67.
- 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., Tran L.S. 2011. 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.* 23 : 2169-2183.
- Nomura T., Itouga M., Kojima M., Kato Y., Sakakibara H. 2015. Copper mediates auxin signalling to control cell differentiation in the copper moss *Scopelophila cataractae*. *J. Exp. Bot.* 66 : 1205-1213.
- Olds C.L., Glennon E.K.K., Luckhart S. 2018. Abscisic acid: new perspectives on an ancient universal stress signaling molecule. *Microbes and Infection.* 34 : 1-40.
- Opdenakker K., Remans T., Keunen E., Vangronsveld J., Cuypers A. 2012. Exposure of *Arabidopsis thaliana* to Cd or Cu excess leads to oxidative stress mediated alterations in MAPKinase transcript levels. *Environ. Exp. Bot.* 83 : 53-61
- Ostrowski M., Ciarkowska A., Jakubowska A. 2016. The auxin conjugate indole-3-acetyl-aspartate affects responses to cadmium and salt stress in *Pisum sativum* L. *J. Plant Physiol.* 191 : 63-72.
- Pandey C., Gupta M. 2015. Selenium and auxin mitigates arsenic stress in rice (*Oryza sativa* L.) by combining the role of stress indicators, modulators and genotoxicity assay. *J. Hazard Mater.* 287 : 384-391.
- Pandolfini T., Gabrielli R., Ciscato M. 1996. Nickel toxicity in two durum wheat cultivars differing in drought sensitivity. *J. Plant Nutr.* 19 : 1611-1627.
- Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B. 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytol.* 197 : 65-72.
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasasseur A., Forestier C. 2002. Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *Plant J.* 32 : 539-548.
- Peto A., Lehotai N., Lozano-Juste J., León J., Tari I., Erdei L., Kolbert Z. 2011. Involvement of nitric oxide and auxin in signal transduction of copper-induced morphological responses in *Arabidopsis* seedlings. *Ann. Bot.* 108 : 449-457.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Zambrzycka E., Godlewska-Zylkiewicz B. 2012. Phytohormones as regulators of heavy metal biosorption and toxicity in green alga *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae). *Plant Physiol. Biochem.* 52 : 52-65.
- Poonam S., Kaur H., Geetika S. 2013. Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress makers in *Cajanus cajan* (L.) Millsp. seedlings under copper stress. *Amer. J. Plant Sci.* 4 : 817-823.
- Poschenrieder C., Gunsé B., Barceló J. 1989. Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance, and abscisic acid content in expanding bean leaves. *Plant Physiol.* 90 : 1365-1371.
- Rady M.M. 2011. Effect of 24-epibrassinolide on growth, yield, antioxidant system and cadmium content of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants under salinity and cadmium stress. *Sci. Horticult.* 129 : 232-237.
- Rady M.M., Osman A.S. 2012. Response of growth and antioxidant system of heavy metal-contaminated tomato plants to 24-epibrassinolide. *Afr. J. Agric. Res.* 7 : 3249-3254.
- Rajewska I., Talarek M., Bajguz A. 2016. Brassinosteroids and Response of Plants to Heavy Metals Action. *Front. Plant Sci.* 7 : 1-5.
- Ramakrishna B., Rao S.S.R. 2013. Preliminary studies on the involvement of glutathione metabolism and redox status against zinc toxicity in radish seedlings. *Environ. Exp. Bot.* 96 : 52-58.
- Rausser W.E., Dumbroff E.B. 1981. Effects of excess cobalt, nickel and zinc on the water relations of *Phaseolus vulgaris*. *Environ. Exp. Bot.* 21 : 249-255.
- Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Pazmino D.M., Testillano P.S., Risueno M.C., del Rio L.A., Sandalio L.M. 2009. Cellular responses of pea plants to cadmium toxicity: Cross talk between ROS, Nitric oxide and calcium. *Plant Physiol.* 150 : 229-243.
- Romanov G.A. 2009. How do cytokinins affect the cell? *Russ. J. Plant Physiol.* 56 : 268-290.
- Rubio M.I., Escrig I., Martinez-Cortina C., Lopez-Benet F.J., Sanz A. 1994. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effects on mineral nutrition and possible interactions of abscisic and gibberellic acids. *Plant Growth Regul.* 14 : 151-157.

- Ruzicka K., Ljung K., Vanneste S., Podhorská R., Beeckman T.D., Friml J., Benková E. 2007. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell*. 19 : 2197-2212.
- Sah S.K., Reddy K.R., Li J. 2016. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Front. Plant Sci.* 7 : 1-26.
- Salt D.E., Prince R.C., Pickering I.J., Raskin I. 1995. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian Mustard. *Plant Physiol.* 109 : 1427-1433.
- Sauter A., Davies W.J., Hartung W. 2001. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: The fate of the hormone on its way from root to shoot. *J. Exp. Bot.* 52 : 1991-1997.
- Schat H., Sharma S.S., Vooijs R. 1997. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. *Physiol. Plant.* 101 : 477-482.
- Schellingen K., Straeten Van Der, Vandebussche F., Prinsen E., Remans T. 2014. Cadmium-induced ethylene production and responses in *Arabidopsis thaliana* rely on ACS2 and ACS6 gene expression. *BMC Plant Biol.* 14 : 214.
- Schopfer P. 2001. Hydroxyl radical-induced cell wall loosening in vitro and in vivo: Implications for the control of elongation growth. *Plant J.* 28 : 679-688.
- Shan X., Yan J., Xie D. 2012. Comparison of phytohormones signaling mechanisms. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15 : 84-91.
- Sharaf A.E.M.M., Farghal I.I., Sofy M.R. 2009. Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of cadmium and lead on the broad bean and lupin plants. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 5 : 668-673.
- Sharma I., Pati P.K., Bhardwaj R. 2011a. Effect of 24-epibrassinolide on oxidative stress markers induced by nickel in *Raphanus sativus* L. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 1723-1735.
- Sharma I., Pati P.K., Bhardwaj R. 2011b. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence system in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity. *Ecotoxicol.* 20 : 862-874.
- Shi G.R., Cai Q.S., Liu Q.Q., Wu L. 2009. Salicylic acid-mediated alleviation of cadmium-toxicity in hemp plants in relation to cadmium uptake, photosynthesis and antioxidant enzymes. *Acta Physiol. Plant.* 31 : 969-977.
- Shi W.G., Li H., Liu T.X., Polle A., Peng C.H., Luo Z.B. 2015. Exogenous abscisic acid alleviates zinc uptake and accumulation in *Populus × canescens* exposed to excess zinc. *Plant Cell Environ.* 38 : 207-223.
- Shukla A., Srivastava S., Suprasanna P. 2017. Genomics of Metal Stress-Mediated Signalling and Plant Adaptive Responses in Reference to Phytohormones. *Curr. Genomics.* 18 : 512-522.
- Siddiqui M.H., Al-Whahibi M.H., Basalah M.O. 2011. Interactive effect of calcium and gibberellins on nickel tolerance in relation to antioxidant system in *Triticum aestivum* L. *Protoplasma.* 248 : 503-511.
- Singh S., Prasad S.M. 2014. Growth, photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: mechanism of toxicity amelioration by kinetin. *Sci. Horticul.* 176. 1-10.
- Singh A.P., Dixit G., Mishra S., Dwivedi S., Tiwari M., Mallick S., Pandey V., Trivedi P.K., Chakrabarty D., Tripathi R.D. 2015. Salicylic acid modulates arsenic toxicity by reducing its root to shoot translocation in rice (*Oryza sativa* L.). *Front. Plant Sci.* 6 : 340.
- Singh V.P., Kumar J., Singh M., Singh S., Prasad S.M., Dwivedi R., Singh M.P.V.V.B. 2016. Role of salicylic acid-seed priming in the regulation of Cr(VI) and UV-B toxicity in maize seedlings. *Plant Growth Regul.* 78 : 79-91.
- Sirhindi G., Mir M.A., Sharma P., Gill S Singh, Kaur Harpreet, Mushtaq R. 2015. Modulatory role of jasmonic acid on photosynthesis pigments, antioxidants and stress makers of *Glycine max* L. under nickel stress. *Physiol. Mol. Biol. Plant.* 21 : 559-565.
- Srivastava A.K., Venkatachalam P., Ragothama K.G., Sahi S.V. 2007. Identification of lead-regulated genes by suppression subtractive hybridization in the heavy metal accumulator *Sesbania drummondii*. *Planta.* 225 : 1353-1365.
- Srivastava S., Srivastava A.K., Suprasanna P., D'Souza S.F. 2009. Comparative biochemical and transcriptional profiling of two contrasting varieties of *Brassica juncea* L. in response to arsenic exposure reveals mechanisms of stress perception and tolerance. *J. Exp. Bot.* 60 : 3419-3431.
- Srivastava S., Chiappetta A., Beatrice M. 2013. Identification and profiling of arsenic stress-induced miRNAs in *Brassica juncea*. *J. Exp. Bot.* 64 : 303-315.
- Steffens B. 2014. The role of ethylene and ROS in salinity, heavy metal, and flooding responses in rice. *Front. Plant Sci.* 5 : 685.
- Stroinski A., Chadzinikolau T., Gizewska K., Zielezinska M. 2010. ABA or cadmium induced phytochelatin synthesis in potato tubers. *Biol. Plant.* 54 : 117-120.
- Swarup R., Perry P., Hagenbeek D., Van Der Staeten D., Beemster G.T.S., Sandberg G., Bhalerao R., Ljung K., Bennett M.J. 2007. Ethylene regulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation. *Plant Cell.* 19 : 2186-2196.
- Tada Y., Spoel S.H., Pajeroska-Mukhtar K., Mou Z., Song J., Wang C., Zuo J., Dong X. 2008. Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins. *Science.* 321 : 952-956.

- Tandon S.A., Kumar R., Parsana S. 2015. Auxin treatment of wetland and non-wetland plant species to enhance their phytoremediation efficiency to treat municipal wastewater. *J. Sci. Ind. Res.* 74 : 702-707.
- Thomas J.C., Perron M., LaRosa P.C., Smigocki A.C. 2005. Cytokinin and the regulation of a tobacco metallothionein-like gene during copper stress. *Physiol. Plant.* 123 : 262-271.
- Trinh N., Huang T., Chi W., Fu S., Chen C. 2014. Chromium stress response effect on signal transduction and expression of signaling genes in rice. *Physiol. Plant.* 150 : 205-224.
- Vardhini B.V. 2014. Brassinosteroids role for amino acids, peptides and amines modulation in stressed plants (A review). In: *Plant Adaptation to Environmental Change: Significance of Amino Acids and their Derivatives*. Wallingford : CAB International : 300-316.
- Vassilev A., Lidon F., Scotti P., Da Graca M., Yordanov I. 2004. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants. *Biol. Plant.* 48 : 153-156.
- Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2019. Effect of exogenous abscisic acid on seed germination and growth of winter wheat seedlings under zinc stress. *J. Stress Physiol. Biochem.* 15 : 68-78.
- Vernay P., Gauthier-Moussard C., Hitmi A. 2007. Interaction of bioaccumulation of heavy metal chromium with water relation, mineral nutrition and photosynthesis in developed leaves of *Lolium perenne* L. *Chemosphere.* 68 : 1563-1575.
- Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Kudryakova, N.V., Kusnetsov V.V. 2017. Role of cytokinins in stress resistance of plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 64 (1) : 15-27.
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. 2017. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant sci.* 28 : 161-173.
- Vodnik D., Gaberscik A., Gogala N. 1999. Lead phototoxicity in Norway spruce: the effects of lead and zeatin-riboside on root respiratory potential. *Phyton.* 39 : 155-159.
- Wang J., Chen J., Pan K. 2013. Effect of exogenous abscisic acid on the level of antioxidants in *Atractylodesma crocephala* Koidz under lead stress. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 20 : 1441-1449.
- Wang R., Wang J., Zhao L., Yang S., Song Y. 2014a. Impact of heavy metal stresses on the growth and auxin homeostasis of *Arabidopsis* seedlings. *BioMetals.* 28 : 123-132.
- Wang Y., Wang Y., Kai W., Zhao B., Chen P., Sun L., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Wang Y., Pei Y., Leng P. 2014b. Transcriptional regulation of abscisic acid signal core components during cucumber seed germination and under  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ , NaCl and simulated acid rain stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 76 : 67-76.
- Wilkinson S., Davies W.J. 2002. ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.* 25 : 195-210.
- Wilkinson S., Davies, W.J. 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant Cell Environ.* 33 : 510-525.
- Xia X., Wang Y., Zhou Y., Tao Y., Mao W., Shi K., Asami T., Chen Z., Yu J. 2009. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance. *Plant Physiol.* 150 : 801-814.
- Xu Y-X., Mao J., Chen W., Qian T-T., Liu S-C., Hao W-J., Li C-F., Chen L. 2016. Identification and expression profiling of the auxin response factors (ARFs) in the tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) under various abiotic stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 98 : 46-56.
- Yeh C., Hung W., Huang H. 2003. Copper treatment activates mitogen-activated protein kinase signalling in rice. *Physiol. Plant.* 119 : 392-399.
- Yeh C., Hsiao L., Huang H. 2004. Cadmium activates a mitogen-activated protein kinase gene and MBP kinases in rice. *Plant Cell Physiol.* 45 : 1306-1312.
- Yeh C.M., Chien P.S., Huang H.J. 2007. Distinct signalling pathways for induction of MAP kinase activities by cadmium and copper in rice roots. *J. Exp. Bot.* 58 : 659-671.
- Yoon G.M., Kieber J.J. 2013. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid as a signalling molecule in plants. *AoB Plants.* 5 : plt017.
- Yu L., Luo Y.F., Liao B., Xie L.J., Chen L., Xiao S., Li J., Hu S., Shu W. 2012. Comparative transcriptomics analysis of transporters, phytohormone and lipid metabolism pathways in response to arsenic stress in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol.* 195 : 97-112.
- Yuan H., Huang X. 2016. Inhibition of root meristem growth by cadmium involves nitric oxide-mediated repression of auxin accumulation and signalling in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.* 39 : 120-135.
- Yusuf M., Fariduddin Q., Hayat S., Hasan S.A., Ahmad A. 2010. Protective response of 28-Homobrassinolide in cultivars of *Triticum aestivum* with different levels of nickel. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 60 : 68-76.
- Yusuf M., Fariduddin Q., Ahmad A. 2012. 24-Epibrassinolide modulates growth, nodulation, antioxidant system, and osmolyte in tolerant and sensitive varieties of *Vigna radiata* under different levels of nickel: A shotgun approach. *Plant Physiol. Biochem.* 57 : 143-153.
- Zelinová V., Alemayehu A., Bocová B., Huttová J., Tamás L. 2015. Cadmium-induced reactive oxygen species generation, changes in morphogenic

- responses and activity of some enzymes in barley root tip are regulated by auxin. *Biologia*. 70 : 356-364.
- Zhang Y., Zheng G.H., Liu P., Song J.M., Xu G.D., Cai M.Z. 2011. Morphological and physiological responses of root tip cells to Fe<sup>2+</sup> toxicity in rice. *Acta Physiol. Plant*. 33 : 683-689.
- Zhang F., Zhang H., Xia Y., Wang G., Xu L., Shen Z. 2011. Exogenous application of salicylic acid alleviates Cd-toxicity and reduces hydrogen peroxide accumulation in root apoplasts of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa*. *Plant Cell Rep*. 30 : 1475-1483.
- Zhao H., Wu L., Chai T., Zhang Y., Tan J., Ma S. 2012. The effects of copper, manganese and zinc on plant growth and elemental accumulation in the manganese-hyperaccumulator *Phytolacca americana*. *J. Plant Physiol*. 169 : 1243-1252.
- Zhu X.F., Jiang T., Wang Z.W., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. 2012. Gibberellic acid alleviates cadmium toxicity by reducing nitric oxide accumulation and expression of IRT1 in *Arabidopsis thaliana*. *J. Hazard. Mater*. 239 : 302-307.
- Zhu X.F., Wang Z.W., Dong F., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. 2013. Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose 1 and increasing the cadmium fixation capacity of root cell walls. *J. Hazard. Mater*. 263 : 398-403.
- grown on it. *Bull. Dnipropetrovsk State Agrarian and Economic University*. 34 : 169-171.
- Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M. 2011. The Physiological Basis of Plant Resistance to Heavy Metals. *Petrozavodsk* : 71 p.
- Ackova D.G. 2018. Heavy metals and their general toxicity on plants. *Plant Sci. Today*. 5 : 14-18.
- Agami R.A., Mohamed G.F. 2013. Exogenous treatment with indole-3-acetic acid and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings. *Ecotoxicol. Environment. Saf*. 94 : 164-171.
- Al-Hakimi A.M.A. 2007. Modification of cadmium toxicity in pea seedlings by kinetin. *Plant Soil Environ*. 53 : 129-135.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2007. Effect of 24-epibrassinolide on the growth and antioxidant enzyme activities in radish seedlings under lead toxicity. *Indian J. Plant Physiol*. 12 : 396-400.
- Arora P., Bhardwaj R. 2010. 24-epibrassinolide induced antioxidative defense system of *Brassica juncea* L. under Zn metal stress. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 16 : 285-293.
- Atici Ö., Agar G., Battal P. 2005. Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress. *Biol. Plant*. 49 : 215-222.
- Babenko L.M., Kosakivska I.V., Skaterna T.D. 2015. Jasmonic acid: role in biotechnology and the regulation of plants biochemical processes. *Biotechnol. Acta*. 8 : 36-51.
- Bajguz A. 2002. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in *Chlorella vulgaris*. *J. Plant Physiol*. 159 : 321-324.
- Belkadi A., Djebali W., Hediji H., Chaibi W. 2016. Cellular and signalling mechanisms supporting Cd-tolerance in salicylic acid treated seedlings. *Plant Sci. Today*. 3 : 41-47.
- Besson-Bard A., Gravot A., Richaud P., Auroy P., Taconnat L., Renou J., Pugin A., Wendehenne D. 2009. Nitric oxide contributes to cadmium toxicity in *Arabidopsis* by promoting cadmium accumulation in roots and by up-regulating genes related to iron uptake. *Plant Physiol*. 149 : 1302-1315.
- Burnett E.C., Desikan R., Moser R.C., Neill S.J. 2000. ABA activation of an MBP kinase in *Pisum sativum* epidermal peels correlates with stomatal responses to ABA. *J. Exp. Bot*. 51 : 197-205.
- Bücker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhar R.A., Margis-Pinheiro M. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Gen. Mol. Biol*. 40 : 373-386.
- Camacho-Cristóbal J.J., Martín-Rejano E.M., Herrera-Rodríguez M.B., Navarro-Gochicoa M.T., Rexach J., González-Fontes A. 2015. Boron deficiency inhibits root cell elongation via an ethylene/auxin/ROS-dependent pathway in *Arabidopsis* seedlings. *J. Exp. Bot*. 66 : 3831-3840.

## REFERENCES

- Bilanich M.M. 2008. Modern stage of research of Action of heavy metals as toxic elements for plant. *Bull. Precarpathian Nat. University. Ser. Biology*. 7 : 161-175.
- Belyavskaya N.A., Fediuk O.M., Zolotareva E.K. 2018. Plants and heavy metals: perception and signaling. *Bull. Kharkiv Nat. Agrarian Univ. Ser. Biology. (Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.)*. 3 (45) : 10-30. <https://doi.org/10.35550/vbio2018.03.010>
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. 2017. Cytokinins as Regulators of Plant Ontogenesis under Different Growth Conditions. *Kyiv* : 200 p.
- Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Kudryakova N.V., Kusnetsov V.V. 2017. Role of cytokinins in stress resistance of plants. *Russ. J. Plant Physiol*. 64 (1) : 15-27. <https://doi.org/10.1134/S1021443717010162>
- Zhovinsky E.Ya., Kuraeva I.V. 2002. Geochemistry of heavy metals in soils of Ukraine. *Kiev* : 213 p.
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Kosakivska I.V. 2016. Nitric oxide and hydrogen peroxide as signal mediators at induction of heat resistance of wheat plantlets by exogenous jasmonic and salicylic acids. *Fiziol. rast. genet*. 48 (2) : 158-166. <https://doi.org/10.15407/frg2016.02.158>
- Svitovyi V.M., Gerkiyal O.M., Zhilyak I.D. 2014. Zinc and copper in depleted black soil and winter wheat



## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

- Cao S., Xu Q., Cao Y., Qian K., An K., Zhu Y., Binzeng H., Zhao H., Kuai B. 2005. Loss-of-function mutations in DET2 gene lead to an enhanced resistance to oxidative stress in Arabidopsis. *Physiol. Plant.* 123 : 57-66.
- Cao F., Chen F., Sun H., Zhang G., Chen Z.-H., Wu F. 2014. Genome-wide transcriptome and functional analysis of two contrasting genotypes reveals key genes for cadmium tolerance in barley. *BMC Genomics.* 15 : 611-625.
- Chan Z. 2012. Expression profiling of ABA pathway transcripts indicates crosstalk between abiotic and biotic stress responses in Arabidopsis. *Genomics.* 100 : 110-115.
- Chini A., Gimenez-Ibanez S., Goossens A., Solano R. 2016. Redundancy and specificity in jasmonate signaling. *Curr. Opin. Plant Biol.* 33 : 147-156.
- Choudhary S.P., Kanwar M., Bhardwaj R., Gupta B.D., Gupta R.K. 2011. Epibrassinolide ameliorates Cr (VI) stress via influencing the levels of indole-3-acetic acid, abscisic acid, polyamines and antioxidant system of radish seedlings. *Chemosphere.* 84 : 592-600.
- Colebrook E.H., Thomas S.G., Phillips A.L., Hedden P. 2014. The role of gibberellin signalling in plant responses to abiotic stress. *J. Exp. Biol.* 217 : 67-75.
- DalCorso G., Farinati S., Furini A. 2010. Regulatory networks of cadmium stress in plants. *Plant Signal. Behav.* 5 : 663-667.
- Danquah A., de Zelicourt A., Colcombet J., Hirt H. 2014. The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnol. Adv.* 32 : 40-52.
- Dar T.A., Moin U., Khan M.M.A., Hakeem K.R., Jaleel H. 2015. Jasmonates counter plant stress: A review. *Environ. Exp. Bot.* 115 : 49-57.
- Davies P.J. 2010. Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action., revised 3rd edn. Dordrecht, Springer : 743 p.
- El-Monem A., Sharaf A.E.-M.M., Farghal I.I., Sofy M.R. 2009. Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of Cd and Pb on broad bean and lupin plants. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 5 : 6-13.
- Emamverdian A., Ding Y., Mokhberdoran F., Xie Y. 2015. Heavy Metal Stress and Some Mechanisms of Plant Defense Response. *Sci. World J.* 2015 : 1-18.
- Fariduddin Q., Yusuf M., Hayat S., Ahmad A. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant capacity and photosynthesis in Brassica juncea plants exposed to different levels of copper. *Environ. Exp. Bot.* 66 : 418-424.
- Farooq H., Asghar H.N., Khan M.Y., Saleem Mand Zahir Z.A. 2015. Auxin-mediated growth of rice in cadmium-contaminated soil. *Turkish J. For. Agric.* 39 : 272-276.
- Fediuc E., Lips S.H., Erdei L. 2005. O-acetylserine (thiol) lyase activity in Phragmites and Typha plants under cadmium and NaCl stress conditions and the involvement of ABA in the stress response. *J. Plant Physiol.* 162 : 865-872.
- Finkelstein R. 2013. Abscisic acid synthesis and response. In: Arabidopsis Book. 11 : e0166.
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali MN, Sahu N.C. 2015. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. *Curr. Protein Pept. Sci.* 16 : 406-412.
- Galvez-Valdivieso G., Fryer M.J., Lawson T., Slattery K., Truman W., Asami T., Davies W.J., Jones A.M., Baker N.R., Mullineaux P.M. 2009. The high light response in Arabidopsis involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells. *Plant Cell.* 21 : 2143-2162.
- Gangwar S., Singh V.P., Prasad M.S., Maurya J.N. 2010. Modulation of manganese toxicity in Pisum sativum L. seedlings by kinetin. *Sci Horticult.* 126 : 467-474.
- Gangwar S., Singh V.P., Srivastava P.K., Maurya J.N. 2011. Modification of chromium (VI) phytotoxicity by exogenous gibberellic acid application in Pisum sativum (L.) seedlings. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 1385-1397.
- Gemrotová M., Kulkarni M.G., Stirk W.A., Strnad M., Van Staden M., Spichal J.L. 2013. Seedlings of medicinal plants treated with either a cytokinin antagonist (PI-55) or an inhibitor of cytokinin degradation (INCYDE) are protected against the negative effects of cadmium. *Plant Growth Regul.* 71 : 137-145.
- Ghavri S.V., Singh R.P. 2012. Growth, biomass production and remediation of copper contamination by Jatropha curcas plant in industrial wasteland soil. *J. Environ. Biol.* 33 : 207-214.
- Gupta R., Chakrabarty S. 2013. Gibberellic acid in plant. *Plant Signal Behav.* 8 : e25504.
- Gupta D.K., Inouhe M., Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Sandalio L.M. 2013. Oxidative stress and arsenic toxicity: Role of NADPH oxidase. *Chemosphere.* 90 : 1987-1996.
- Hac-Wydro K., Sroka A., Jabło K. 2016. The impact of auxins used in assisted phytoextraction of metals from the contaminated environment on the alterations caused by lead (II) ions in the organization of model lipid membranes. *Colloids Surfaces B Biointerfaces.* 143 : 124-130.
- Hanaka A., Wojcik M., Dreslar S., Mroczek-Zdyrska M., Maksymiec W. 2016. Does methyl jasmonate modify the oxidative stress response in Phaseolus coccineus treated with copper? *Ecotoxol. Environ. Saf.* 124 : 480-488.
- Hasan S.A., Hayat S., Ahmad A. 2011. Brassinosteroids protect photosynthetic machinery against the

- cadmium induced oxidative stress in two tomato cultivars. *Chemosphere*. 84 : 1446-1451.
- Hashem H.A. 2014. Cadmium toxicity induces lipid peroxidation and alters cytokinin content and antioxidant enzyme activities in soybean. *Botany*. 92 : 1-7.
- Hayat S., Ali B., Hasan S.A., Ahmad A. 2007. Brassinosteroid enhanced the level of antioxidants under cadmium stress in *Brassica juncea*. *Environ. Exp. Bot.* 60 : 33-41.
- Hayat S. 2012. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress. *Saudi J. Biol. Sci.* 19 : 325-335.
- Hsu Y.T., Kao C.H. 2003. Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant Cell Environ.* 26 : 867-874.
- Iglesias M.J., Terrile M.C., Bartoli C.G., D'Ippolito S., Casalongue C.A. 2010. Auxin signalling participates in the adaptive response against oxidative stress and salinity by interacting with redox metabolism in *Arabidopsis*. *Plant Mol. Biol.* 74 : 215-222.
- Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Ivanova A.I., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. 2016. Effects of zinc on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings grown in hydroculture. *Plant Physiol. Biochem.* 102 : 1-9.
- Jiao Y., Sun L., Song Y., Wang L., Liu L., Zhang L., Liu B., Li N., Miao C., Hao F. 2013. *AtrbohD* and *AtrbohF* positively regulates primary root growth by affecting  $Ca^{2+}$  signalling and auxin response of roots in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 64 : 4183-4192.
- Kanwar M.K., Bhardwaj R., Chowdhary S.P., Arora P., Sharma P., Kumar S. 2013. Isolation and characterization of 24-Epibrassinolide from *Brassica juncea* L. and its effects on growth, Ni ion uptake, antioxidant defence of *Brassica* plants and in vitro cytotoxicity. *Acta Physiol. Plant.* 35 : 1351-1362.
- Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Kapoor N., Bhardwaj R., Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Kapoor N. 2014. 24-Epibrassinolide mediated changes in photosynthetic pigments and antioxidative defence system of radish seedlings under cadmium and mercury stress. *Physiol. Biochem.* 10 : 110-121.
- Keunen E., Schellingen K., Vangronsveld J., Cuypers A. 2016. Ethylene and metal stress: Small molecules, big molecules. *Front. Plant Sci.* 7 : 23.
- Khan N.A., Nazar R., Iqbal N., Anjum N.A. 2012. Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants. Berlin. Springer Verlag. : 308 p.
- Khan A.L., Lee I.J. 2013. Endophytic *Penicillium funiculosum* LHL06 secretes gibberellin that reprograms *Glycine max* L. growth during copper stress. *BMC Plant Biol.* 13 : 86.
- Khan M.I.R., Khan N.A. 2014. Ethylene reverses photosynthetic inhibition by nickel and zinc in mustard through changes in PS II activity, photosynthetic nitrogen use efficiency, and antioxidant metabolism. *Protoplasma*. 251 : 1007-1019
- Khan A.L., Waqas M., Hussain J., Al-Harrasi A., Hamayun M., Lee I.J. 2015a. Phytohormones enabled endophytic fungal symbiosis improves aluminum phytoextraction in tolerant *Solanum lycopersicum*: An examples of *Penicillium janthinellum* LK5 and comparison with exogenous GA3. *J. Hazard. Mater.* 295 : 70-78.
- Khan M.I.R., Nazir F., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. 2015b. Selenium and sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat. *J. Plant Physiol.* 173 : 9-18.
- Kim Y-H., Khan A.L., Kim D.H., Lee S.Y., Kim K-M., Waqas M., Jung H-Y., Shin J.H., Kim J.G., Lee I.J. 2014. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones. *BMC Plant Biol.* 14 : 13.
- Knetsch M.L.W., Wang M., Snaar-Jagalska E., Heimovaara-Dijkstrab S. 1996. Abscisic acid induces Mitogen-Activated Protein Kinase activation in barley aleurone protoplasts. *Plant Cell*. 8 : 1061-1067.
- Kong J., Dong Y., Xu L., Liu S., Bai X. 2014. Effects of foliar application of salicylic acid and nitric oxide in alleviating iron deficiency induced chlorosis of *Arachis hypogaea* L. *Bot. Studies*. 55 : 9.
- Khripach V., Zhabinskii V., Groot A.D. 2000. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for XXI century. *Ann. Bot.* 86 : 441-447.
- Lequeux H., Hermans C., Lutts S., Verbruggen N. 2010. Response to copper excess in *Arabidopsis thaliana*: Impact on the root system architecture, hormone distribution, lignin accumulation and mineral profile. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 673-682.
- Lewis D.R., Negi S., Sukumar P., Munday G.K. 2011. Ethylene inhibits lateral root development, increases IAA transport and expression of PIN3 and PIN7 auxin efflux carriers. *Development*. 13 : 3485-3495.
- Leymarie J., Vitkauskaitė G., Hoang H.H., Gendreau E., Chazole V., Meimoun P., Corbineau F., El-Maarouf-Bouteau H., Bailly C. 2012. Role of reactive oxygen species in the regulation of *Arabidopsis* seed dormancy. *Plant Cell Physiol.* 53 : 96-106.
- Liphadzi M.S., Kirkham M.B., Paulsen G.M. 2006. Auxin enhanced root growth for phytoremediation of sewage sludge amended soil. *Environ. Technol.* 27 : 695-704.
- Ljung K. 2013. Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development*. 140 : 943-950.

## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

- Maksymiec W., Wójcik M., Krupa Z. 2007. Variation in oxidative stress and photochemical activity in *Arabidopsis thaliana* leaves subjected to cadmium and excess copper in the presence or absence of jasmonate and ascorbate. *Chemosphere*. 66 : 421-427.
- Maksymiec W. 2007. Signaling responses in plants to heavy metal stress. *Acta Physiol. Plant*. 29 : 177-187.
- Masood A., Iqbal N., Khan N.A. 2012. Role of ethylene in alleviation of cadmium-induced photosynthetic capacity inhibition by Sulphur in mustard. *Plant Cell Environ*. 35 : 524-533.
- Masood A., Khan M.I.R., Fatma M., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. 2016. Involvement of ethylene in gibberellic acid-induced sulfur assimilation, photosynthetic responses, and alleviation of cadmium stress in mustard. *Plant Physiol. Biochem*. 104 : 1-10.
- Mathur S., Kalaji H.M., Jajoo A. 2016. Investigation of deleterious effects of chromium phytotoxicity and photosynthesis in wheat plant. *Photosynthetica*. 54 : 1-9.
- Maksymiec W. 2011. Effects of jasmonate and some other signaling factors on bean and onion growth during the initial phase of cadmium action. *Biol. Plant*. 55 : 112-118.
- Meng H., Hua S., Shamsi I.H., Jilani G., Li Y., Jiang L. 2009. Cadmium-induced stress on the seed germination and seedling growth of *Brassica napus* and its alleviation through exogenous plant growth regulators. *Plant Growth Regul*. 58 : 47-59.
- Metwally A., Finkemeier I., Georgi M., Dietz K.J. 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Plant Physiol*. 132 : 272-281.
- Mohan T.C., Castrillo G., Navarro C., Zarco-Fernandez S., Ramireddy E., Mateo C., Zanarreno A.M., Paz-Ares J., Munoz R., Garcia-Mina J.M., Hernandez L.E., Schmulling T., Leyva A. 2016. Cytokinin determines thiol-mediated arsenic tolerance and accumulation. *Plant Physiol*. 171 : 1418-1426.
- Monni S., Uhlig C., Hansen E., Magel E. 2001. Ecophysiological responses of *Empetrum nigrum* to heavy metal pollution. *Environ. Pollut*. 112 : 121-129.
- Moya J.L., Ros R., Picazo I. 1995. Heavy metal-hormone interactions in rice plants: Effects on growth, net photosynthesis, and carbohydrate distribution. *J. Plant Growth Regul*. 14 : 61-67.
- Mukhopadhyay M., Mondal T.K. 2015. Effect of zinc and boron on growth and water relations of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze cv. T-78. *Natl. Acad. Sci. Lett*. 38 : 283-286.
- Munzuro Ö., Fikriye K.Z., Yahyagil Z. 2008. The abscisic acid levels of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Çakmak 79) seeds that were germinated under heavy metal ( $Hg^{++}$ ,  $Cd^{++}$ ,  $Cu^{++}$ ) stress. *G.U. Journal of Science*. 21 : 1-7.
- Nambara E., Okamoto M., Tatematsu K., Yano R., Seo M., Kamiya Y. 2010. Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Sci. Res*. 20 : 55-67.
- Nishiyama R., Watanabe Y., Fujita Y., Le D.T., Kojima M., Werner T., Vankova R., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Kakimoto T., Sakakibara H., Schmülling T., Tran L.S. 2011. 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*. 23 : 2169-2183.
- Nomura T., Itouga M., Kojima M., Kato Y., Sakakibara H. 2015. Copper mediates auxin signalling to control cell differentiation in the copper moss *Scopelophila cataractae*. *J. Exp. Bot*. 66 : 1205-1213.
- Olds C.L., Glennon E.K.K., Luckhart S. 2018. Abscisic acid: new perspectives on an ancient universal stress signaling molecule. *Microbes and Infection*. 34 : 1-40.
- Opdenakker K., Remans T., Keunen E., Vangronsveld J., Cuypers A. 2012. Exposure of *Arabidopsis thaliana* to Cd or Cu excess leads to oxidative stress mediated alterations in MAPKinase transcript levels. *Environ. Exp. Bot*. 83 : 53-61
- Ostrowski M., Ciarkowska A., Jakubowska A. 2016. The auxin conjugate indole-3-acetyl-aspartate affects responses to cadmium and salt stress in *Pisum sativum* L. *J. Plant Physiol*. 191 : 63-72.
- Pandey C., Gupta M. 2015. Selenium and auxin mitigates arsenic stress in rice (*Oryza sativa* L.) by combining the role of stress indicators, modulators and genotoxicity assay. *J. Hazard Mater*. 287 : 384-391.
- Pandolfini T., Gabbriellini R., Ciscato M. 1996. Nickel toxicity in two durum wheat cultivars differing in drought sensitivity. *J. Plant Nutr*. 19 : 1611-1627.
- Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B. 2013. The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytol*. 197 : 65-72.
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., Forestier C. 2002. Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *Plant J*. 32 : 539-548.
- Peto A., Lehotai N., Lozano-Juste J., León J., Tari I., Erdei L., Kolbert Z. 2011. Involvement of nitric oxide and auxin in signal transduction of copper-induced morphological responses in *Arabidopsis* seedlings. *Ann. Bot*. 108 : 449-457.
- Piotrowska-Niczyporuk A., Bajguz A., Zambrzycka E., Godlewska-Zylkiewicz B. 2012. Phytohormones as regulators of heavy metal biosorption and toxicity in

- green alga *Chlorella vulgaris* (Chlorophyceae). *Plant Physiol. Biochem.* 52 : 52-65.
- Poonam S., Kaur H., Geetika S. 2013. Effect of jasmonic acid on photosynthetic pigments and stress makers in *Cajanus cajan* (L.) Milsp. seedlings under copper stress. *Amer. J. Plant Sci.* 4 : 817-823.
- Poschenrieder C., Gunsé B., Barceló J. 1989. Influence of cadmium on water relations, stomatal resistance, and abscisic acid content in expanding bean leaves. *Plant Physiol.* 90 : 1365-1371.
- Rady M.M. 2011. Effect of 24-epibrassinolide on growth, yield, antioxidant system and cadmium content of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants under salinity and cadmium stress. *Sci. Horticult.* 129 : 232-237.
- Rady M.M., Osman A.S. 2012. Response of growth and antioxidant system of heavy metal-contaminated tomato plants to 24-epibrassinolide. *Afr. J. Agric. Res.* 7 : 3249-3254.
- Rajewska I., Talarek M., Bajguz A. 2016. Brassinosteroids and Response of Plants to Heavy Metals Action. *Front. Plant Sci.* 7 : 1-5.
- Ramakrishna B., Rao S.S.R. 2013. Preliminary studies on the involvement of glutathione metabolism and redox status against zinc toxicity in radish seedlings. *Environ. Exp. Bot.* 96 : 52-58.
- Rauser W.E., Dumbroff E.B. 1981. Effects of excess cobalt, nickel and zinc on the water relations of *Phaseolus vulgaris*. *Environ. Exp. Bot.* 21 : 249-255.
- Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M.C., Pazmino D.M., Testillano P.S., Risueno M.C., del Rio L.A., Sandalio L.M. 2009. Cellular responses of pea plants to cadmium toxicity: Cross talk between ROS, Nitric oxide and calcium. *Plant Physiol.* 150 : 229-243.
- Romanov G.A. 2009. How do cytokinins affect the cell? *Russ. J. Plant Physiol.* 56 : 268-290.
- Rubio M.I., Escrig I., Martinez-Cortina C., Lopez-Benet F.J., Sanz A. 1994. Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effects on mineral nutrition and possible interactions of abscisic and gibberellic acids. *Plant Growth Regul.* 14 : 151-157.
- Ruzicka K., Ljung K., Vanneste S., Podhorská R., Beeckman T.D., Friml J., Benková E. 2007. Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution. *Plant Cell.* 19 : 2197-2212.
- Sah S.K., Reddy K.R., Li J. 2016. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Front. Plant Sci.* 7 : 1-26.
- Salt D.E., Prince R.C., Pickering I.J., Raskin I. 1995. Mechanisms of cadmium mobility and accumulation in Indian Mustard. *Plant Physiol.* 109 : 1427-1433.
- Sauter A., Davies W.J., Hartung W. 2001. The long-distance abscisic acid signal in the droughted plant: The fate of the hormone on its way from root to shoot. *J. Exp. Bot.* 52 : 1991-1997.
- Schat H., Sharma S.S., Vooijs R. 1997. Heavy metal-induced accumulation of free proline in a metal-tolerant and a nontolerant ecotype of *Silene vulgaris*. *Physiol. Plant.* 101 : 477-482.
- Schellingen K., Straeten Van Der, Vandenbussche F., Prinsen E., Remans T. 2014. Cadmium-induced ethylene production and responses in *Arabidopsis thaliana* rely on ACS2 and ACS6 gene expression. *BMC Plant Biol.* 14 : 214.
- Schopfer P. 2001. Hydroxyl radical-induced cell wall loosening in vitro and in vivo: Implications for the control of elongation growth. *Plant J.* 28 : 679-688.
- Shan X., Yan J., Xie D. 2012. Comparison of phytohormones signaling mechanisms. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15 : 84-91.
- Sharaf A.E.M.M., Farghal I.I., Sofy M.R. 2009. Role of gibberellic acid in abolishing the detrimental effects of cadmium and lead on the broad bean and lupin plants. *Res. J. Agric. Biol. Sci.* 5 : 668-673.
- Sharma I., Pati P.K., Bhardwaj R. 2011a. Effect of 24-epibrassinolide on oxidative stress markers induced by nickel in *Raphanus sativus* L. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 1723-1735.
- Sharma I., Pati P.K., Bhardwaj R. 2011b. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence system in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity. *Ecotoxicol.* 20 : 862-874.
- Shi G.R., Cai Q.S., Liu Q.Q., Wu L. 2009. Salicylic acid-mediated alleviation of cadmium-toxicity in hemp plants in relation to cadmium uptake, photosynthesis and antioxidant enzymes. *Acta Physiol. Plant.* 31 : 969-977.
- Shi W.G., Li H., Liu T.X., Polle A., Peng C.H., Luo Z.B. 2015. Exogenous abscisic acid alleviates zinc uptake and accumulation in *Populus × canescens* exposed to excess zinc. *Plant Cell Environ.* 38 : 207-223.
- Shukla A., Srivastava S., Suprasanna P. 2017. Genomics of Metal Stress-Mediated Signalling and Plant Adaptive Responses in Reference to Phytohormones. *Curr. Genomics.* 18 : 512-522.
- Siddiqui M.H., Al-Whahibi M.H., Basalah M.O. 2011. Interactive effect of calcium and gibberellins on nickel tolerance in relation to antioxidant system in *Triticum aestivum* L. *Protoplasma.* 248 : 503-511.
- Singh S., Prasad S.M. 2014. Growth, photosynthesis and oxidative responses of *Solanum melongena* L. seedlings to cadmium stress: mechanism of toxicity amelioration by kinetin. *Sci. Horticult.* 176 : 1-10.
- Singh A.P., Dixit G., Mishra S., Dwivedi S., Tiwari M., Mallick S., Pandey V., Trivedi P.K., Chakrabarty D., Tripathi R.D. 2015. Salicylic acid modulates arsenic toxicity by reducing its root to shoot translocation in rice (*Oryza sativa* L.). *Front. Plant Sci.* 6 : 340.
- Singh V.P., Kumar J., Singh M., Singh S., Prasad S.M., Dwivedi R., Singh M.P.V.V.B. 2016. Role of salicylic acid-seed priming in the regulation of

## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

- Cr(VI) and UV-B toxicity in maize seedlings. *Plant Growth Regul.* 78 : 79-91.
- Sirhindi G., Mir M.A., Sharma P., Gill S Singh, Kaur Harpreet, Mushtaq R. 2015. Modulatory role of jasmonic acid on photosynthesis pigments, antioxidants and stress makers of *Glycine max L.* under nickel stress. *Physiol. Mol. Biol. Plant.* 21 : 559-565.
- Srivastava A.K., Venkatachalam P., Raghothama K.G., Sahi S.V. 2007. Identification of lead-regulated genes by suppression subtractive hybridization in the heavy metal accumulator *Sesbania drummondii*. *Planta.* 225 : 1353-1365.
- Srivastava S., Srivastava A.K., Suprasanna P., D'Souza S.F. 2009. Comparative biochemical and transcriptional profiling of two contrasting varieties of *Brassica juncea L.* in response to arsenic exposure reveals mechanisms of stress perception and tolerance. *J. Exp. Bot.* 60 : 3419-3431.
- Srivastava S., Chiappetta A., Beatrice M. 2013. Identification and profiling of arsenic stress-induced miRNAs in *Brassica juncea*. *J. Exp. Bot.* 64 : 303-315.
- Steffens B. 2014. The role of ethylene and ROS in salinity, heavy metal, and flooding responses in rice. *Front. Plant Sci.* 5 : 685.
- Stroinski A., Chadzinikolau T., Gizewska K., Zielezinska M. 2010. ABA or cadmium induced phytochelatin synthesis in potato tubers. *Biol. Plant.* 54 : 117-120.
- Swarup R., Perry P., Hagenbeek D., Van Der Staeten D., Beemster G.T.S., Sandberg G., Bhalerao R., Ljung K., Bennett M.J. 2007. Ethylene regulates auxin biosynthesis in *Arabidopsis* seedlings to enhance inhibition of root cell elongation. *Plant Cell.* 19 : 2186-2196.
- Tada Y., Spoel S.H., Pajerowska-Mukhtar K., Mou Z., Song J., Wang C., Zuo J., Dong X. 2008. Plant immunity requires conformational changes of NPR1 via S-nitrosylation and thioredoxins. *Science.* 321 : 952-956.
- Tandon S.A., Kumar R., Parsana S. 2015. Auxin treatment of wetland and non-wetland plant species to enhance their phytoremediation efficiency to treat municipal wastewater. *J. Sci. Ind. Res.* 74 : 702-707.
- Thomas J.C., Perron M., LaRosa P.C., Smigocki A.C. 2005. Cytokinin and the regulation of a tobacco metallothionein-like gene during copper stress. *Physiol. Plant.* 123 : 262-271.
- Trinh N., Huang T., Chi W., Fu S., Chen C. 2014. Chromium stress response effect on signal transduction and expression of signaling genes in rice. *Physiol. Plant.* 150 : 205-224.
- Vardhini B.V. 2014. Brassinosteroids role for amino acids, peptides and amines modulation in stressed plants (A review). In: *Plant Adaptation to Environmental Change: Significance of Amino Acids and their Derivatives*. Wallingford : CAB International : 300-316.
- Vassilev A., Lidon F., Scotti P., Da Graca M., Yordanov I. 2004. Cadmium-induced changes in chloroplast lipids and photosystem activities in barley plants. *Biol. Plant.* 48 : 153-156.
- Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2019. Effect of exogenous abscisic acid on seed germination and growth of winter wheat seedlings under zinc stress. *J. Stress Physiol. Biochem.* 15 : 68-78.
- Vernay P., Gauthier-Moussard C., Hitmi A. 2007. Interaction of bioaccumulation of heavy metal chromium with water relation, mineral nutrition and photosynthesis in developed leaves of *Lolium perenne L.* *Chemosphere.* 68 : 1563-1575.
- Veselov D.S., Kudoyarova G.R., Kudryakova, N.V., Kusnetsov V.V. 2017. Role of cytokinins in stress resistance of plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 64 (1) : 15-27.
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. 2017. Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. Plant sci.* 28 : 161-173.
- Vodnik D., Gaberscik A., Gogala N. 1999. Lead phototoxicity in Norway spruce: the effects of lead and zeatin-riboside on root respiratory potential. *Phyton.* 39 : 155-159.
- Wang J., Chen J., Pan K. 2013. Effect of exogenous abscisic acid on the level of antioxidants in *Atractylodesma crocephala Koidz* under lead stress. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 20 : 1441-1449.
- Wang R., Wang J., Zhao L., Yang S., Song Y. 2014a. Impact of heavy metal stresses on the growth and auxin homeostasis of *Arabidopsis* seedlings. *BioMetals.* 28 : 123-132.
- Wang Y., Wang Y., Kai W., Zhao B., Chen P., Sun L., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Wang Y., Pei Y., Leng P. 2014b. Transcriptional regulation of abscisic acid signal core components during cucumber seed germination and under Cu<sup>2+</sup>, Zn<sup>2+</sup>, NaCl and simulated acid rain stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 76 : 67-76.
- Wilkinson S., Davies W.J. 2002. ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.* 25 : 195-210.
- Wilkinson S., Davies, W.J. 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant Cell Environ.* 33 : 510-525.
- Xia X., Wang Y., Zhou Y., Tao Y., Mao W., Shi K., Asami T., Chen Z., Yu J. 2009. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance. *Plant Physiol.* 150 : 801-814.
- Xu Y-X., Mao J., Chen W., Qian T-T., Liu S-C., Hao W-J., Li C-F., Chen L. 2016. Identification and

- expression profiling of the auxin response factors (ARFs) in the tea plant (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) under various abiotic stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 98 : 46-56.
- Yeh C., Hung W., Huang H. 2003. Copper treatment activates mitogen-activated protein kinase signalling in rice. *Physiol. Plant.* 119 : 392-399.
- Yeh C., Hsiao L., Huang H. 2004. Cadmium activates a mitogen-activated protein kinase gene and MBP kinases in rice. *Plant Cell Physiol.* 45 : 1306-1312.
- Yeh C.M., Chien P.S., Huang H.J. 2007. Distinct signalling pathways for induction of MAP kinase activities by cadmium and copper in rice roots. *J. Exp. Bot.* 58 : 659-671.
- Yoon G.M., Kieber J.J. 2013. 1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid as a signalling molecule in plants. *AoB Plants.* 5 : plt017.
- Yu L., Luo Y.F., Liao B., Xie L.J., Chen L., Xiao S., Li J., Hu S., Shu W. 2012. Comparative transcriptomics analysis of transporters, phytohormone and lipid metabolism pathways in response to arsenic stress in rice (*Oryza sativa*). *New Phytol.* 195 : 97-112.
- Yuan H., Huang X. 2016. Inhibition of root meristem growth by cadmium involves nitric oxide-mediated repression of auxin accumulation and signalling in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.* 39 : 120-135.
- Yusuf M., Fariduddin Q., Hayat S., Hasan S.A., Ahmad A. 2010. Protective response of 28-Homobrassinolide in cultivars of *Triticum aestivum* with different levels of nickel. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 60 : 68-76.
- Yusuf M., Fariduddin Q., Ahmad A. 2012. 24-Epibrassinolide modulates growth, nodulation, antioxidant system, and osmolyte in tolerant and sensitive varieties of *Vigna radiata* under different levels of nickel: A shotgun approach. *Plant Physiol. Biochem.* 57 : 143-153.
- Zelinová V., Alemayehu A., Bocová B., Huttová J., Tamás L. 2015. Cadmium-induced reactive oxygen species generation, changes in morphogenic responses and activity of some enzymes in barley root tip are regulated by auxin. *Biologia.* 70 : 356-364.
- Zhang Y., Zheng G.H., Liu P., Song J.M., Xu G.D., Cai M.Z. 2011. Morphological and physiological responses of root tip cells to Fe<sup>2+</sup> toxicity in rice. *Acta Physiol. Plant.* 33 : 683-689.
- Zhang F., Zhang H., Xia Y., Wang G., Xu L., Shen Z. 2011. Exogenous application of salicylic acid alleviates Cd-toxicity and reduces hydrogen peroxide accumulation in root apoplasts of *Phaseolus aureus* and *Vicia sativa*. *Plant Cell Rep.* 30 : 1475-1483.
- Zhao H., Wu L., Chai T., Zhang Y., Tan J., Ma S. 2012. The effects of copper, manganese and zinc on plant growth and elemental accumulation in the manganese-hyperaccumulator *Phytolacca americana*. *J. Plant Physiol.* 169 : 1243-1252.
- Zhu X.F., Jiang T., Wang Z.W., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. 2012. Gibberellic acid alleviates cadmium toxicity by reducing nitric oxide accumulation and expression of IRT1 in *Arabidopsis thaliana*. *J. Hazard. Mater.* 239 : 302-307.
- Zhu X.F., Wang Z.W., Dong F., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. 2013. Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose 1 and increasing the cadmium fixation capacity of root cell walls. *J. Hazard. Mater.* 263 : 398-403.

Надійшла до редакції  
11.07.2019 р.

## **PLANT HORMONES UNDER HEAVY METALS STRESS**

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

*Kholodny Institute of Botany  
of National Academy of Sciences of Ukraine  
(Kyiv, Ukraine)  
E-mail: irynakosakivska@gmail.com*

The review analyzes and summarizes the latest literature on the effect of heavy metals (HM) on plant hormonal systems. HM are natural constituent elements of the Earth's crust. Environmentally harmful human activities have caused significant levels of HM pollution in soil and aquatic resources. Elevated concentrations of HM, both essential and non-essential, can adversely affect growth, biomass accumulation, uptake of other mineral substances, photosynthesis, respiration, and water transport. Plant hormones auxins, gibberellins, cytokinins, abscisic and salicylic acids, ethylene, jasmonates and brassinosteroids regulate growth and development of plants during an entire life cycle, and play a key role in adaptation to abiotic and biotic stressors. Plant hormones act as signaling molecules and stimulate responses to different adverse environmental conditions. Excess concentrations of HM can profoundly affect biosynthesis, transport, localization and conjugation of plant hormones, as well as hormonal signaling pathways and crosstalk. Plant

## ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН ЗА ДІЇ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

tolerance to HM is formed as the result of direct or indirect action of plant hormones. This review discusses the involvement of individual classes of plant hormones in the adaptation of plants to heavy metals, the role of plant hormones in mitigating damaging effects of reactive oxygen species (ROS) exacerbated by high levels by pollution, the interaction between various hormones, and their effect on plant transcriptomes and proteome. Examples of successful exogenous treatment with hormones to stimulate plant resistance to the negative impact of high concentrations of HM are presented. In summary, a study of the hormonal system of plants improves our understanding of mechanisms of absorption, transport and detoxification of HM.

**Key words:** *heavy metals, auxins, gibberellins, cytokinins, abscisic acid, salicylic acid, ethylene, jasmonates, brassinosteroids, reactive oxygen species, resistance to stress*

## ГОРМОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

*И. В. Косаковская, Н. Н. Щербатюк, В. А. Васюк, Л. В. Войтенко*

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного  
Национальной академии наук Украины  
(Киев, Украина)  
E-mail: irynakosakivska@gmail.com*

В обзоре проанализированы и обобщены новейшие данные литературы о влиянии тяжелых металлов (ТМ) на гормональную систему растений. ТМ являются естественными составляющими земной коры. Однако, из-за несбалансированной, экологически вредной деятельности человека загрязнение ТМ почв и водных ресурсов приобрело значительные масштабы. Эссенциальные и неэссенциальные ТМ в повышенных концентрациях негативно влияют на рост, накопление биомассы, поглощение минеральных веществ, фотосинтез, дыхание, водный статус. Растительные гормоны ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая и салициловая кислоты, этилен, жасмонаты и брассиностероиды регулируют процессы роста и развития с момента прорастания семян до созревания нового урожая, играют ключевую роль в адаптации к абиотическим и биотическим стрессорам. Фитогормоны участвуют в передаче сигналов, стимулируют ответные реакции на негативные воздействия окружающей среды. При действии ТМ в процессах биосинтеза, транспорта, локализации и конъюгации растительных гормонов происходят существенные изменения. Толерантность растений формируется в результате прямого или опосредованного действия фитогормонов. Отмечается, что в реакции-ответе на высокие концентрации ТМ задействованы перекрестные пути гормональной сигнализации. В обзоре обсуждается участие отдельных классов фитогормонов в адаптации растений к действию ТМ, их роль в предотвращении губительного действия активных форм кислорода, продуцируемых при высоких уровнях загрязнения, взаимодействие между различными гормонами, их влияние на компоненты транскриптома и протеома. Приведены примеры успешного использования экзогенных фитогормонов для стимулирования устойчивости растений к действию ТМ. Отмечено, что изучение гормональной системы растений углубляет понимание механизмов поглощения, транспорта и детоксикации ТМ.

**Ключевые слова:** *тяжелые металлы, ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, салициловая кислота, этилен, жасмонаты, брассиностероиды, активные формы кислорода, стрессоустойчивость*