Взаимодействие фитогормонов и изменение их эндогенного баланса при металл-индуцированном стрессе

Ян Витторович Пухальский¹, Святослав Игоревич Лоскутов¹, Николай Иванович Воробьев², Андрей Петрович Кожемяков²

¹ГАОУ ВО ЛО ЛГУ им. А.С. Пушкина, г. Санкт-Петербург – Пушкин, Россия

²ФГБНУ ВНИИСХМ, г. Санкт-Петербург – Пушкин, Россия

pushkin@lengu.ru

Аннотация. В обзоре обобщены работы, как правило, англоязычные, связанные с оценкой изменений содержания «классических» и «новых» эндогенных фитогормонов у различных видов растений в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами. Большинство из таких исследований в последние годы сопряжено с изучением гормонального баланса у растений рода *Arabidopsis*. Показано что интродукция одного металла может нарушать баланс сразу нескольких представителей из данного класса. Помимо описания регуляторных сдвигов, в ответ на индуцированный стресс, в обзоре представлена концептуальная схема перекрестных сигнальных связей, отвечающих за поддержание общего иммунного гомеостаза в онтогенезе растений. Данная работа дает широкую теоретическую основу для будущих исследований при работе не только с сельскохозяйственными культурами, но и с лекарственными или цветочно-декоративными растениями.

Ключевые слова: фитогормоны; стресс; тяжелые металлы; сигнальные взаимодействия.

Для цитирования: Пухальский Я.В., Лоскутов С. И., Воробьев Н.И., Кожемяков А.П. Взаимодействие фитогормонов и изменение их эндогенного баланса при металл-индуцированном стрессе // Аграрный научный журнал. 2021. № 12. С. 64–68. <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2021i12pp64-68>.

AGRONOMY

Original article

Interaction of phytohormones and changes in their endogenous balance during metal-induced stress

Jan V. Puhalsky¹, Svyatoslav I. Loskutov¹, Nikolay I. Vorobyev², Andrey P. Kozhemyakov²

¹Pushkin Leningrad State University, St. Petersburg, Pushkin, Russia.

²FSBSI “ARRIAM”, St. Petersburg, Pushkin, Russia.

pushkin@lengu.ru

Abstract. The review summarizes works, usually in English, related to the assessment of changes in the content of “classical” and “new” endogenous phytohormones in various plant species under conditions of environmental pollution with heavy metals. Most of these studies in recent years have been related to the study of hormonal balance in plants of the genus *Arabidopsis*. It is shown that the introduction of one metal can upset the balance of several representatives of this class at once. In addition to describing regulatory shifts in response to induced stress, the review presents a conceptual scheme of cross-signaling that is responsible for maintaining overall immune homeostasis in plant ontogenesis. This work provides a broad theoretical basis for future research when working not only with agricultural crops, but also with medicinal or flower-ornamental plants.

Keywords: phytohormones; stress; heavy metals; signal interactions.

For citation: Puhalsky J. V., Loskutov S. I., Vorobyev N. I., Kozhemyakov A. P. Interaction of phytohormones and changes in their endogenous balance during metal-induced stress. Agrarnyy nauchnyy zhurnal = Agrarian Scientific Journal. 2021;(12): 64–68 (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2021i12pp64-68>.

В настоящее время, вследствие активной индустриализации и урбанизации, все более актуальной становится проблема загрязнения территорий токсичными концентрациями тяжелых металлов (ТМ) [54]. В естественных условиях ТМ широко распространены в биосфере в пределах ПДК или ОДК, и включены в биогеохимический круговорот. Многие из них, являясь условно эссенциальными микроэлементами, входят в состав коферментов, играющих важную роль в метаболических процессах растений. Однако, накапливаясь в органах и тканях растительного организма в больших концентрациях, они оказывают токсичные воздействия, угнетая основные физиологические функции и затрудняя получение качественного урожая.

Сравнительное изучение природы адаптивных реакций растений на действие различных абиотических стресс-факторов указывает на существование как общих (неспецифических), так и специализированных механизмов устойчивости.

Развитие научно-технического прогресса значительно расширило наше понимание адаптационного потенциала и механизмов устойчивости развития растений на разных фазах вегетации к токсическому действию ТМ, обладающих различной физиологической значимостью. Применение геномных технологий в растительной селекции, основанных на использовании условных промоторов, стимулирующих экспрессию ряда генов в конкретных этапах онтогенеза, позволило целенаправленно и эффективно получать трансгенные культуры с измененным метаболизмом их низкомолекулярных химических веществ. Среди таких соединений, синтезируемых растениями, в ответ на стресс, выделяют фитогормоны. Действуя как иммуномодуляторы, данный класс органических сигнальных молекул выступает посредником в резистентности растений на флуктуацию окружающей среды. Поэтому, так важно поддержание сбалансированной фитогормональной секреции, для обеспечения регулирования и интегрирования реакции гомеостаза во время роста и развития растений, а также адаптации последних к различным абиотическим стрессам, в том числе и к ТМ [39, 61].

Хорошо известны следующие «классические» представители класса фитогормонов: ауксины, цитокинины, гиббереллины, абсцизовая кислота, этилен. Также в последние годы к данной группе регуляторных веществ были причислены такие сигнальные молекулы как салициловая и жасминовая кислоты, стриголактоны и брассиностероиды.

Целью данного аналитического обзора было провести оценку и сопоставить литературные источники, связанные с изменением содержания эндогенных гормонов у разных видов растений в результате металл-индуцированного стресса, для конструирования концептуальной схемы перекрестных сигнальных связей, отвечающих за поддержание общего иммунного гомеостаза в онтогенезе растений.

Нарушения эндогенного гомеостаза фитогормонов при воздействии металлов. Раньше других, среди растительных гормонов стали известны ауксины. Можно предположить, что они появились в высших растениях первыми. Наличие биосинтеза и транспорта ауксинов в одноклеточных зеленых водорослях является наглядным свидетельством эволюционной роли этих фитогормонов в процессе адаптации растений к наземным условиям существования [16]. Основным их представителем является индоллил-3-уксусная кислота - ИУК. У семейства бобовые и растений рода сосна имеется еще один активный ауксин – 4-CL-ИУК. Также в растительных тканях обнаружены и другие дериваты индольной природы, обладающие ауксиновой активностью: 4-хлориндоллил-3-уксусная кислота, индоллил-3-ацетальдегид, индоллил-3-ацетонитрил, индоллил-3-пировиноградная. Показано, что воздействие ацетата кадмия на растения яровой пшеницы проявлялось в существенном снижении уровня ИУК как в корнях, так и в листьях [6]. Известно, что воздействие ионов Cd^{2+} на растения ячменя привело более чем к тройному увеличению гомеостаза ИУК в апексе корней [80]. У растений *Brassica juncea* мышьяк снижал уровни сразу трёх типов ауксинов [63]. Также сообщалось, что кадмий препятствует поддержанию гомеостаза ауксинов у растений *Arabidopsis* [26, 79].

Наиболее изученный многофункциональный «фитогормон стресса», отвечающий за толерантность различных видов растений к абиотическим стресс-факторам внешней среды – это абсцизовая кислота (АБК) [3, 6, 24-25]. Высказано предположение, что накопление АБК может выступать в качестве одного из триггерных механизмов повышения устойчивости растений к стрессам [25]. Так, на примере металл-индуцированной фитотоксичности в экспериментах с *Arabidopsis thaliana*, было показано, что увеличение концентрации АБК выступающей в качестве медиатора, во многом предопределяет весь последующий ход формирования устойчивости растений к стресс-факторам [62]. Также, в ряду проведенных исследований, было показано, что обработка ТМ приводила к повышению уровня эндогенного АБК в разных органах растений: *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Solanum tuberosum*, *Oryza sativa*; *Phaseolus vulgaris*, *Triticum aestivum*; *Cicer arietinum*; *Empetrum nigrum* [9, 18, 24-25, 31, 42-43, 51, 64].

В формировании толерантности растений к ТМ могут принимать участие цитокинины (ЦК), представляющие собой пренилированные производные аденина и обладающие полифункциональными свойствами в защите растений от стрессов [1, 41, 47]. Основным и широко распространенным цитокинином является зеатин, формы которого (транс- и/или цис-) отличаются по активности и локализации в растениях. Также в клубеньках и листьях *Pisum sativum* обнаружено много и другого кинина: зеатинрибозида. Значительный прогресс в понимании процессов биосинтеза ЦК в ответ на внешние раздражители стал возможен благодаря полной расшифровке растительного генома у *Arabidopsis thaliana* в конце 2000 года и получению мутантов с нарушением производства ЦК [22, 55]. Интродукция кадмий снижало содержание зеатина в растениях сои (*Glycine max*) [20]. Также при внесении кадмия наблюдалось резкое снижение ЦК в проростках пшеницы [6; 71]. Были приведены достоверные значения по снижению уровня зеатина в опытах с коноплей посевной при внесении нитрата свинца и его увеличению при использовании солей сульфата меди и цинка [2].

Этилен (ЭН) часто рассматривают в качестве газообразного гормона стресса, активность которого, как правило, возрастает в растениях под влиянием любых количеств ТМ. Было обнаружено увеличение содержания ЭН в растениях *Arabidopsis thaliana*, гороха и фасоли под действием кадмия [19, 56, 58]. В работах, проведенных с разными генотипами кукурузы было показано, что у металл-чувствительных линий при аккумуляции кадмия, меди и цинка образование ЭН было более интенсивным, чем у металл-устойчивых [57]. Сообщалось об участии ЭН в толерантности к кадмию у растений *Lycopersicon esculentum* [35].

Воздействие ТМ в растениях может менять содержание эндогенных гиббереллинов (тетрациклических дитерпеноидов), регулирующих межфазные переходы в онтогенезе растений [14]. К настоящему времени выделено свыше 100 различных гиббереллинов и их список продолжает расти. Все гиббереллины представляют собой карбоновые кислоты, поэтому их и называют гиббереллиновыми кислотами (ГК). Только некоторые из них действуют как фитогормоны, остальные же являются лишь промежуточными или побочными продуктами в их биосинтезе. Самые важные в исследовательском плане гиббереллины A_1 (ГК₁), A_3 (ГК₃), A_4 (ГК₄), и A_7 (ГК₇). При действии свинца в растениях нута отмечено уменьшение содержания гиббереллинов [9]. У растений конопли посевной интродукция свинца заметно увеличивало концентрацию ГК, а при выращивании на среде с добавлением цинка и меди существенно снижало [2].

Жасмоновая кислота (ЖАК), обнаружена у всех видов растений и вовлечена в регуляцию их жизненно важных процессов [75]. Роль ЖАК в адаптации к стрессам ещё мало изучена [57]. Традиционно ЖАК рассматриваются как соединения с высокой биологической активностью, защищающие растения от повреждений фитофагами и патогенами-некротрофами [75]. Однако, она задействована и в развитии устойчивости растений, как к разнообразным инфекциям, так и к абиотическим стресс-факторам, включая ТМ [15, 78]. Жасмонат-зависимая устойчивость к ТМ во многих случаях опосредуется дефенсинами - маленькими белками с высоким содержанием цистеина, обнаруженными в растительных и животных клетках [40]. Показано, что в присутствии кадмия накопление ЖТ увеличивалось в растениях *Arabidopsis thaliana*, *Phaseolus coccineus* и *Pisum sativum* [37, 56]. Метил-жасмонат обеспечил толерантность растений *Arabidopsis thaliana* к ионам Cd^{2+} и Cu^{2+} благодаря накоплению в них фитохелатинов [38]. На примере *Capsicum frutescens* было показано, что метил-жасмонат повысил антиоксидантную активность растений, благодаря увеличению содержания ферментов супероксиддисмутазы и каталазы, и снижению концентрации малонового диальдегида и перекисного окисления липидов в листьях [78].

Сведения об участии салициловой кислоты (СК) в стрессоустойчивости растений к ТМ весьма противоречивы. Имеются данные о протекторной роли СК против ионов ТМ в растениях кукурузы и пшеницы [34, 50]. Также показано, что присутствие кадмия приводило к увеличению активной формы СК - метилсалицилата в растениях гороха [56].

Брассиностероиды (БС) представляют собой растительные полигидроксилированные стероллы, структурно сходные со стероидными гормонами животных [12, 66]. До настоящего времени было идентифицировано более

70 соединений [10, 21, 48]. Среди БС особенно важным по способности регулировать уровень ТМ в растениях является брассинолид (БЛ), 24-эпибрассинолид (ЭБЛ) и 28-гомобрассинолид (ГБЛ) [60, 69]. Написано много обзоров о роли БС в устойчивости растений к стресс-факторам, однако, большинство из них посвящено изучению экзогенного влияния искусственных аналогов БР на растения. Одной из причин тому может служить их низкая концентрация в растениях, что осложняет процесс их идентификации. Способность БС повышать эффективность антиоксидантных систем за счет увеличения активности и уровня ферментативных и неферментативных антиоксидантов сделала их потенциальным медиатором в устойчивости растений к металл-индуцированному стрессу [45].

Стриголактоны (СЛ) – это многофункциональные молекулы, представляющие собой группу недавно идентифицированных фитогормонов. В настоящее время идентифицировано не менее 19 природных СЛ. Они встречаются во многих растениях, включая высшие [77]. В основном они выделяются в среду в качестве ризосферных сигнальных молекул для арбускулярных грибов при образовании микоризного симбиоза, используемого в процессе фиторемедиации. Для избегания воздействия ТМ стригулактоны могут регулировать развитие корневой системы. На примере растений *Arabidopsis thaliana* и *Pisum sativum* показано, что СЛ путем изменения ризогенеза боковых корней, а также изменении длины и плотности корневых волосков, уменьшают поглощение токсикантов из среды [53, 72]. Как и в случае с БР, из-за низкой экссудации (на уровне наногр/микрогр/растение/сутки) и низкой стабильности СЛ в процессе очистки, литературные источники описывают в основном лишь экзогенное влияние их химически синтезированных производных на рост и развитие растения в условиях металл-индуцированного стресса. Отдельные исследования эндогенного содержания СЛ были зарегистрированы у гороха, петунии, арабидопсиса и риса [77].

Сигнальная интеграция фитогормонов. Все фитогормоны поливалентны, их регуляция осуществляется на разных уровнях, неоднородна и имеет колебательный характер по фазам онтогенеза растений [70]. На всем этапе развития растения гормоны способны участвовать в синтезе, распаде и инактивации друг друга [68]. Экспериментальные данные однозначно показывают, что взаимодействия среди фитогормонов являются скорее правилом, чем исключением, в интеграции различных сигналов, перенастройке в росте и устойчивости к стрессам [32, 76]. На ранних этапах онтогенеза еще трудно оценить регуляторные функции иммунной системы. Концептуальная схема гормональных взаимодействий представлена на рисунке.

Концептуальная схема сигнальных взаимодействий фитогормонов, где сплошные линии показывают повышение, а пунктирные – понижение уровня одного гормона под действием другого [23, 27, 32, 44, 49, 59, 73-74, 76]

Из рисунка видно, что большинство линий пересечения в фитогормональном балансе приходится на взаимодействия с БС и ИУК, проявляющими синергетический эффект при взаимодействиях с другими фитогормонами в регулирование метаболизма растений.

БС проявляют необычайно высокую активность в отношении различных физиологических процессов, лежащих в основе роста, развития и устойчивости растений к стрессам [30]. Вероятно, за счет своего меньшего размера, в сравнении с другими фитогормонами, БС свободно диффундируют сквозь плазматическую мембрану всех клеток. Информация, таким образом, передается без помощи посредника в виде мембранного рецептора, свойственного для каждого классического гормона. В клетках мишенях они сами находят свой специфический рецептор.

Недавние исследования, на примере БС, показали возможность использования данных фитогормонов в качестве манипуляторов для улучшения биодоступности ТМ при поглощении и аккумуляции их растениями [11]. Это метод, несомненно, найдет свое применение в процессе фиторемедиации.

Несмотря на то, что за последние годы достигнут значительный прогресс в понимании того, как гормоны регулируют рост и развитие растений, сведений о роли ИУК в качестве регулятора биотических и абиотических стрессовых реакций пока недостаточно [28]. ИУК практически всегда взаимодействует с другими фитогормонами, главным образом, с ЦК [13, 17, 46, 65].

При этом ЦК являются антагонистами АБК и ИУК [52]. Также на примере томатов показан антагонистический характер взаимодействия ИУК с СЛ [33]. СЛ ингибировали удлинение корней растений, индуцированное ауксином.

Известно, что ИУК в сочетании с БЛ приводит к резкому увеличению синтеза ЭН в тканях растений *Arabidopsis thaliana* [8]. ЭН при этом также способен влиять на метаболизм таких фитогормонов, как ЖАК и СК [7, 22, 74]. СК относящаяся к фитогормонам фенольной природы, является антагонистом АБК, ГК и ИУК [5]. Также у СК могут присутствовать антагонистические взаимодействия с ЖАК [79].

Взаимодействия ЭН, СК, СЛ, ГК, ЖАК и АБК еще плохо изучены, и представляют значительный интерес для будущих исследований. Однако, уже сейчас наблюдается определенное сходство между действием ЖАК и АБК в ответах на стрессовое воздействие [4].

Понимание сдвигов в фитогормональном балансе и поддержка биосинтеза отдельных его представителей, позволит исследователям успешнее адаптировать растения к негативным изменениям в условиях окружающей среды, и нивелировать ингибирующее воздействие токсикантов на их продуктивность. Перспективным направлением в данной тематике является поиск новых бактериальных штаммов, синтезирующих свои собственные физиологически активные вещества гормоноподобного типа, влияющих на иммунитет растений и повышающих критический уровень их толерантности. Это открывает новые горизонты в области агробиотехнологии, при создании инновационных микробиологических препаратов комплексного действия, содержащих в своей основе данные инокулянты.

Предложенная модель сетевой структуры фитогормонов может быть использована в создании основы или руководства для исследовательского мышления и для содействия в разработке проверяемых гипотез. Однако, она нуждается в апробации на практике с целью дополнения или модификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Veselov D. S., Kudoyarova G. R., Kudryakova N. V., Kuznetsov V. V. The role of cytokinins in plant stress resistance // *Plant physiology*. 2017. Vol. 64 (1). P. 19–32. doi: 10.1134/S1021443717010162. (In Russ).
2. Soldatova N. A., Khryanin V. N. Influence of heavy metal salts on phytohormonal status and sex expression in cannabis plants // *Plant physiology*. 2010. Vol. 57(1). P. 103–107. (In Russ).
3. Talanova V. V., Titov A. F., Boeva N. P. Effect of cadmium and lead ions on the growth and content of proline and ABA in cucumber plants // *Plant physiology*. 1999. Vol. 46(1). P. 164–167. (In Russ).
4. Tsyganova A. V., Tsyganov V. E. Negative hormonal regulation of the development of symbiotic nodules. II. Salicylic, jasmonic and abscisic acids // *Agricultural biology*. 2018. Vol. 53(1). P. 3–14. (In Russ).
5. Shakirova F. M. Nonspecific plant resistance to stress factors and its regulation. Ufa, 2001. 160 p. (In Russ).
6. Yakhin O. I., Yakhin I. A., Lubyayov A. A., Vakhitov V. A. Effect of cadmium on the content of phytohormones and free amino acids, its cytogenetic effect and accumulation in cultivated plants // Reports of the Russian Academy of Sciences. 2009. Vol. 426(5). P. 714–717. (In Russ).
7. Adams E., Turner J. COI1, a jasmonate receptor, is involved in ethylene-induced inhibition of *Arabidopsis* root growth in the light // *Journal of Experimental Botany*. 2010. Vol. 61. P. 4373–4386. doi: 10.1093/jxb/erq240.
8. Arteca R. N., Arteca J. M. Effects of brassinosteroid, auxin, and cytokinin on ethylene production in *Arabidopsis thaliana* plants // *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59(11). P. 3019–3026. doi: 10.1093/jxb/em159.
9. Atici O., Agar G., Battal P. Changes in phytohormone contents in chickpea seeds germinating under lead or zinc stress // *Biologia plantarum*. 2005. Vol. 49(2). P. 215–222. doi: 10.1007/s10535-005-5222-9.
10. Bajguz A. Metabolism of brassinosteroids in plants // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2007. Vol. 45. P. 95–107. doi: 10.1016/j.plaphy.2007.01.002.
11. Barbaferri M., Tassi E. Brassinosteroids for phytoremediation application // In *Brassinosteroids: a Class of Plant Hormone* / Eds. Hayat S., Ahmad A. Dordrecht: Springer. 2011. P. 403–438. doi: 10.1007/978-94-007-0189-2_16.
12. Clouse S. D. Plant hormones: brassinosteroids in the spotlight // *Current Biology*. 1996. Vol. 6(6). P. 658–661. doi: 10.1016/S0960-9822(09)00442-4.
13. Coenen C., Lomax T. L. Auxin-cytokinin interactions in higher plants: old problems and new tools // *Trends in Plant Science*. 1997. Vol. 2(9). P. 351–356. doi: 10.1016/S1360-1385(97)84623-7.
14. Colebrook E. H., Thomas S. G., Phillips A. L., Hedden P. The role of gibberellin signaling in plant responses to abiotic stress // *Journal of Experimental Botany*. 2014. Vol. 217. P. 67–75. doi: 10.1242/jeb.089938.
15. Dar T. A., Uddin M., Khan M. M. A., Hakeem K. R., Jaleel H. Jasmonates counter plant stress: a review // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 115. P. 49–57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2015.02.010.
16. De Smet L., Voss U., Lau S., Wilson M., Shao N., Timme R.E., Swarup R., Kerr I., Hodgman C., Bock R., Bennett M., Jürgens G., Beeckman T. Unraveling the evolution of auxin signaling // *Plant Physiology*. 2010. Vol. 155. P. 209–221. doi: 10.1104/pp.110.168161.
17. DeMason D. A. Auxin-cytokinin and auxin-gibberellin interactions during morphogenesis of the compound leaves of pea (*Pisum sativum*) // *Planta*. 2005. Vol. 222(1). P. 151–166. doi: 10.1007/s00425-005-1508-6.
18. Fediuc E., Lips S. H., Erdei L. 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 // *Journal of Plant Physiology*. 2005. Vol. 162. P. 865–872. doi: 10.1016/j.jplph.2004.11.015.
19. Gora L., Clijsters H. Effect of copper and zinc on the ethylene metabolism in *Phaseolus Vulgaris* L. // *Biochemical and physiological aspects of ethylene production in lower and higher plants. Advances in Agricultural Biotechnology* / Eds. Clijsters H., De Proft M., Marcelle R., Van Poucke M. Springer. 1989. P. 219–228. doi: 10.1007/978-94-009-1271-7_25.
20. Hashem H. A. Cadmium toxicity induces lipid peroxidation and alters cytokinin content and antioxidant enzyme activities in soybean // *Botany*. 2014. Vol. 92. P. 1–7. doi: 10.1139/cjb-2013-0164.
21. Haubrick L. L., Assmann S. M. Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles // *Plant, Cell & Environment*. 2006. Vol. 29. P. 446–457. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01481.x.
22. Higuchi M., Pischke M. S., Mahonen A. P., Miyawaki K., Hashimoto Y., Seki M., Kobayashi M., Shinzaki K., Kato T., Tabata S., Helariutta Y., Sussman M.R., Kakimoto T. In *Plant Functions of the Arabidopsis Cytokinin Receptor Family* // *PNAS*. 2004. Vol. 101. P. 8821–8826. doi: 10.1073/pnas.0402887101.
23. Hou X., Ding L., Yu H. Crosstalk between GA and JA signaling mediates plant growth and defense // *Plant Cell Reports*. 2013. Vol. 32(7). P. 1067–1074. doi: 10.1007/s00299-013-1423-4.
24. Hsu Y. T., Kao C. H. Abscisic acid accumulation and cadmium tolerance in rice seedlings // *Physiologia Plantarum*. 2005. Vol. 124. P. 71–80. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00490.x.
25. Hsu Y.T., Kao C.H. Role of abscisic acid in cadmium tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings // *Plant, Cell & Environment*. 2003. Vol. 6. P. 867–874. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01018.x.
26. Hu Y.F., Zhou G., Na X.F., Yang L., Nan W.B., Liu X., Zhang Y.Q., Li J.L., Bi Y.R. Cadmium interferes with maintenance of auxin homeostasis in *Arabidopsis* seedlings // *Journal of Plant Physiology*. 2013. Vol. 170(11). P. 965–975. doi: 10.1016/j.jplph.2013.02.008.
27. Jang G., Yoon Y., Choi Y. D. Crosstalk with Jasmonic Acid Integrates Multiple Responses in Plant Development // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21(1):305. doi: 10.3390/ijms21010305.
28. Kazan K. Auxin and the integration of environmental signals into plant root development // *Annals of Botany*. 2013. Vol. 112. P. 1655–1665. doi: 10.1093/aob/mct229.
29. Kazan K. Diverse roles of jasmonates and ethylene in abiotic stress tolerance // *Trends in Plant Science*. 2015. Vol. 20. P. 219–229. doi: 10.1016/j.tplants.2015.02.001.
30. Khrupach Vol., Zhabinskii Vol., De Groot A. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for XXI century // *Annals of Botany*. 2000. Vol. 86. P. 441–447. doi: 10.1006/anbo.2000.1227.
31. 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. Silicon mitigates heavy metal stress by regulating P-type heavy metal ATPases, *Oryza sativa* low silicon genes, and endogenous phytohormones // *BMC Plant Biology*. 2014. Vol. 14(1): 13. doi: 10.1186/1471-2229-14-13.
32. Kohli A., Sreenivasulu N., Lakshmanan P., Kumar P. P. The phytohormone crosstalk paradigm takes center stage in understanding how plants respond to abiotic stresses // *Plant Cell Reports*. 2013. Vol. 32. P. 945–957. doi: 10.1007/s00299-013-1461-y.
33. Koltai H., LekKala S.P., Bhattacharya C., Mayzlish-Gati E., Resnick N., Winer S., Dor E., Yoneyama K., Yoneyama K., Hershenhorn J., Joel D. M., Kapulnik Y. A tomato strigolactone - impaired mutant displays aberrant shoot morphology and plant interactions // *Journal of Experimental Botany*. 2010. Vol. 61. P. 1739–1749. doi: 10.1093/jxb/erq041.
34. Kovacs Vol., Gondor O.K., Szalai G., Darko E., Majlath I., Janda T., Pal M. Synthesis and role of salicylic acid in wheat varieties with different levels of cadmium tolerance // *The Journal of Hazardous Materials*. 2014. Vol. 280. P.12–19. doi: 10.1016/j.jhazmat.2014.07.048.
35. Lakimova E. T., Woltering E. J., Kapchina-Toteva V. M. Cadmium toxicity in cultured tomato cells - role of ethylene, proteases and oxidative stress in cell death signaling // *Cell Biology International*. 2008. Vol. 32. P. 1521–1529. doi: 10.1016/j.cellbi.2008.08.021.
36. Lu W. P., Kirkham M. B. Genotypic tolerance to metals as indicated by ethylene production // *Water, Air, & Soil Pollution*. 1991. Vol. 57–58. P. 605–615. doi: 10.1007/BF00282924.
37. Maksymiec W., Wianowska D., Dawidowicz A. L., Radkiewicz S., Mardarowicz M., Krupa Z. The level of jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* and *Phaseolus coccineus* plants under heavy metal stress // *Journal of Plant Physiology*. 2005. Vol. 162. P. 1338–1346. doi: 10.1016/j.jplph.2005.01.013.
38. Maksymiec W., Wojcik M., Krupa Z. 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*. 2007. Vol. 66(3). P. 421–427. doi: 10.1016/j.chemosphere.2006.06.025.
39. Miransari M. Role of phytohormone signaling during stress // *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change* / Eds. Ahmad P., Prasad M.N. Vol. New York: Springer Science + Business Media. 2012. P. 381–393. doi: 10.1007/978-1-4614-0815-4_17.
40. Mirouze M., Sels J., Richard O., Czernic P., Loubet S., Jacquier A., Francois I. E., Cammue B. P., Lebrun M., Berthomieu P., Marques L. A putative novel role for plant defensins: a defensin from the zinc hyper-accumulating plant, *Arabidopsis halleri*, confers zinc tolerance // *The Plant Journal*. 2006. Vol. 47(3). P. 329–342. doi: 10.1111/j.1365-3113.2006.02788.x.
41. Mohan T. C., Castrillo G., Navarro C., Zarco-Fernández S., Ramireddy E., Mateo C., Zamarreno A.M., Paz-Ares J., Munoz R., Garcia-Mina J. M., Hernandez L. E., Schmülling T., Leyva A. Cytokinin Determines Thiol-Mediated Arsenic Tolerance and

- Accumulation // Plant Physiology. 2016. Vol. 171(2). P. 1418-1426. doi: 10.1104/pp.16.00372.
42. Monni S., Uhlir C., Hansen E., Magel E. Ecophysiological responses of *Empetrum nigrum* to heavy metal pollution // Environmental Pollution. 2001. Vol. 112. P. 121-129. doi: 10.1016/s0269-7491(00)00125-1.
43. Munzuro O., Fikriye K. Z., Yahyagil Z. The abscisic acid levels of wheat (*Triticum aestivum* L. cv. Çakmak 79) seeds that were germinated under heavy metal (Hg^{2+} , Cd^{2+} , Cu^{2+}) stress // Gazi University Journal of Science. 2008. Vol. 21. P. 1-7.
44. Naseem M., Kaldorf M., Dandekar T. The nexus between growth and defence signalling: auxin and cytokinin modulate plant immune response pathways // Journal of Experimental Botany. 2015. Vol. 66(16). P. 4885-4896. doi: 10.1093/jxb/erv297.
45. Nolan T. M., Vukasinovic N., Liu D., Russinova E., Yin Y. Brassinosteroids: Multidimensional Regulators of Plant Growth, Development, and Stress Responses // Plant Cell. 2020. Vol. 32(2). P. 295-318. doi: 10.1105/tpc.19.00335.
46. Nordstrom A., Tarkowski P., Tarkowska D., Norbaek R., Astot C., Dolezal K., Sandberg G. Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development // PNAS. 2004. Vol. 101(21). P. 8039-8044. doi: 10.1073/pnas.0402504101.
47. O'Brien J. A., Benkova E. Cytokinin cross-talking during biotic and abiotic stress responses // Frontiers in Plant Science. 2013. Vol. 19(4): 451. doi: 10.3389/fpls.2013.00451.
48. Oklestkova J., Rarova L., Kvasnica M., Strnad M. Brassinosteroids: Synthesis and biological activities // Phytochemistry Reviews. 2015. Vol. 14. P. 1053-1072. doi: 10.1007/s11101-015-9446-9.
49. Omoareloje L. O., Kulkarni M. G., Finnie J. F., Van Staden J. Strigolactones and their crosstalk with other phytohormones // Annals of Botany. 2019. Vol. 124(5). P. 749-767. doi: 10.1093/aob/mcz100.
50. Pal M., Horvath E., Janda T., Paldi E., Szalai G. Cadmium stimulates the accumulation of salicylic acid and its putative precursors in maize (*Zea mays*) plants // Physiologia Plantarum. 2005. Vol. 125. P. 356-364. doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00545.x.
51. Poschenrieder C., Gunse B., Barcelo J. Influence of Cadmium on Water Relations, Stomatal Resistance, and Absciscic Acid Content in Expanding Bean Leaves // Plant Physiology. 1989. Vol. 90(4). P. 1365-1371. doi: 10.1104/pp.90.4.1365.
52. Pospisilova J. Interaction of cytokinins and abscisic acid during regulation of stomatal opening in bean leaves // Photosynthetica. 2003. Vol. 41. P. 49-56. doi: 10.1023/A:1025852210937.
53. Rasmussen A., Mason M. G., De Cuyper C., Brewer P. B., Herold S., Agustí J., Geelen D., Greb T., Goormachtig S., Beeckman T., Beveridge C. A. Strigolactones suppress adventitious rooting in *Arabidopsis* and pea // Plant Physiology. 2012. Vol. 158(4). P. 1976-1987. doi: 10.1104/pp.111.187104.
54. Recatala L., Peris M., Sa J. Assessing heavy metal sources in agricultural soils of an European Mediterranean area by multivariate analysis // Chemosphere. 2006. Vol. 65. P. 863-872. doi: 10.1016/j.chemosphere.2006.03.016.
55. Riefler M., Novak O., Strnad M., Schmulling T. Arabidopsis Cytokinin Receptor Mutants Reveal Functions in Shoot Growth, Leaf Senescence, Seed Size, Germination, Root Development and Cytokinin Metabolism // Plant Cell. 2006. Vol. 18. P. 40-54. doi: 10.1105/tpc.105.037796.
56. Rodriguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Zabalza A., Corpas F. J., Gomez M., Del Rio L. A., Sandalio L. M. Cadmium effect on oxidative metabolism of pea (*Pisum sativum* L.) roots. Imaging of reactive oxygen species and nitric oxide accumulation in vivo // Plant, Cell & Environment. 2006. Vol. 29(8). P. 1532-1544. doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01531.x.
57. Santino A., Taurino M., De Domenico S., Bonsegna S., Poltronieri P., Pastor V., Flors V. Jasmonate signaling in plant development and defense response to multiple (abiotic stresses) // Plant Cell Reports. 2013. Vol. 32(7). P. 1085-1098. doi: 10.1007/s00299-013-1441-2.
58. Schellingen K., Van Der Straeten D., Vandenbussche F., Prinsen E., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. Cadmium-induced ethylene production and responses in *Arabidopsis thaliana* rely on ACS2 and ACS6 gene expression // BMC Plant Biology. 2014. Vol. 14. P. 214-214. doi: 10.1186/s12870-014-0214-6.
59. Seif El-Yazal S. A., Seif El-Yazal M. A., Dwidar E. F., Rady M. M. Phytohormone Crosstalk Research: Cytokinin and its Crosstalk with Other Phytohormones // Current Protein & Peptide Science. 2015. Vol. 16(5). P. 395-405. doi: 10.2174/1389203716666150330141159.
60. Shahzad B., Tanveer M., Che Z., Rehman A., Cheema S. A., Sharma A., Zhaorong D. Role of 24-epibrassinolide (EBL) in mediating heavy metal and pesticide induced oxidative stress in plants: a review // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2018. Vol. 147. P. 935-944. doi: 10.1016/j.ecoen.2017.09.066.
61. Shakirova F. M., Avalbaev A. M., Bezrukova M. Vol., Kudoyarova G. R. Role of endogenous hormonal system in the realization of the antistress action of plant growth regulators on plants // Plant Stress. 2010. Vol. 4. P. 32-38.
62. Sharma S., Kumar V. Responses of wild type and abscisic acid mutants of *Arabidopsis thaliana* to cadmium // Journal of Plant Physiology. 2002. Vol. 159. P. 1323-1327. doi: 10.1078/0176-1617-00601.
63. Srivastava S., Chiappetta A., Beatrice M. Identification and profiling of arsenic stress-induced miRNAs in *Brassica juncea* // Journal of Experimental Botany. 2013. Vol. 64. P. 303-315. doi: 10.1093/jxb/ers333.
64. Stroinski A., Chadzinikolau T., Gizewska K., Zielezinska M. ABA or cadmium induced phytochelatin synthesis in potato tubers // Biologia plantarum. 2010. Vol. 54. P. 117-120. doi: 10.1007/s10535-010-0017-z.
65. Su Y. H., Liu Y. B., Zhang X. S. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development // Molecular Plant. 2011. Vol. 4(4). P. 616-625. doi: 10.1093/mp/ssr007.
66. Tang J., Han Z., Chai J. Q&A: what are brassinosteroids and how do they act in plants? // BMC Biology. 2016. Vol. 14(1):113. doi: 10.1186/s12915-016-0340-8.
67. Thaler J. S., Fidantsef A. L., Bostock R. M. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato // Journal of Chemical Ecology. 2002. Vol. 28. P. 1131-1159. doi: 10.1023/A:1016225515936.
68. Vanstraelen M., Benkova E. Hormonal interactions in the regulation of plant development // Annual Review of Cell and Developmental Biology. 2012. Vol. 28. P. 463-487. doi: 10.1146/annurev-cellbio-101011-155741.
69. Vardhini B. V. Brassinosteroids are potential ameliorators of heavy metal stresses in plants // Plant Metal Interaction / Ed. Ahmad P. Amsterdam: Elsevier. 2016. P. 209-237. doi: 10.1016/B978-0-12-803158-2.00008-4.
70. Verelst W., Skirycz A., Inze D. Absciscic acid, ethylene and gibberellic acid act at different developmental stages to instruct the adaptation of young leaves to stress // Plant Signaling and Behavior. 2010. Vol. 5(4). P. 473-475. doi: 10.4161/psb.5.4.11421.
71. Veselov G., Kudoyarova G., Symonyan M., Veselov S. T. Effect of cadmium on uptake, transpiration and cytokinin content in wheat seedlings // Bulgarian Journal of Plant Physiology. 2003. P. 353-359.
72. Wang L., Wang B., Jiang L., Liu X., Li X., Lu Z., Meng X., Wang Y., Smith S. M., Li J. Strigolactone Signaling in *Arabidopsis* Regulates Shoot Development by Targeting D53-Like SMXL Repressor Proteins for Ubiquitination and Degradation // Plant Cell. 2015. Vol. 27(11). P. 3128-3142. doi: 10.1105/tpc.15.00605.
73. Wang Y. H., Irving H. R. Developing a model of plant hormone interactions // Plant Signaling & Behavior. 2011. Vol. 6(4). P. 494-500. doi: 10.4161/psb.6.4.14558.
74. Wani S. H., Kumar V., Shriram V., Sah S. K. Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants // The Crop Journal. 2016. Vol. 4(3). P. 162-176. doi: 10.1016/j.cj.2016.01.010.
75. Wasternack C., Hause B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development // Annals of Botany. 2013. Vol. 111(6). P. 1021-1058. doi: 10.1093/aob/mct067.
76. Weiss D., Ori N. Mechanisms of Cross Talk between Gibberellin and Other Hormones // Plant Physiology. 2007. Vol. 144(3). P. 1240-1246. doi: 10.1104/pp.107.100370.
77. Xie X., Yoneyama K., Yoneyama K. The strigolactone story // Annual Review of Phytopathology. 2010. Vol. 48. P. 93-117. doi: 10.1146/annurev-phyto-073009-114453.
78. Yan Z., Chen J., Li X. Methyl jasmonate as modulator of Cd toxicity in *Capsicum frutescens* var. *fasciculatum* seedlings // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2013. Vol. 98. P. 203-209. doi: 10.1016/j.ecoen.2013.08.019.
79. Yuan H. M., Huang X. Inhibition of root meristem growth by cadmium involves nitric oxide-mediated repression of auxin accumulation and signalling in *Arabidopsis* // Plant, Cell & Environment. 2016. Vol. 39(1). P. 120-135. doi: 10.1111/pce.12597.
80. Zelinova V., Alemayehu A., Bocoova B., Huttova J., Tamas L. Cadmium-induced reactive oxygen species generation, changes in morphogenic responses and activity of some enzymes in barley root tip are regulated by auxin // Biologia. 2015. Vol. 70. P. 356-364. doi: 10.1515/biolog-2015-0035.

Статья поступила в редакцию 14.04.2021; одобрена после рецензирования 22.05.2021; принята к публикации 10.08.2021.

The article was submitted 14.04.2021; approved after reviewing 22.05.2021; accepted for publication 10.08.2021.