

УДК 581.1

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО ДІЇ АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ ЕКЗОГЕННИМИ БРАСИНОСТЕРОЇДАМИ

© 2020 р. Ю. Є. Колупаєв, Ю. В. Карпець, О. К. Поляков

*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)*

Брасиностероїди (БС) є класом рослинних полігідроксистероїдів, структурно споріднених до стероїдних гормонів хребетних тварин і комах. Вони відіграють ключову роль у підтриманні нормального росту рослин як в оптимальних умовах, так і за дії несприятливих чинників навколишнього середовища. БС зв'язуються зі специфічними рецепторами і опосередковують свою дію через каскад передачі сигналу, який в кінцевому підсумку спричиняє зміну експресії тисяч ядерних генів, що беруть участь в регуляції найрізноманітніших функцій рослинного організму. Крім специфічних білків, у трансдукції сигналу БС задіяні універсальні сигнальні посередники небілкової природи, такі як іони кальцію, активні форми кисню, монооксид азоту (NO), сірководень (H₂S), а також компоненти ліпідного сигналіngu. БС чинять протекторний вплив на рослини за дії несприятливих чинників найрізноманітнішої природи – гіпо- і гіпертермії, посухи, засолення, важких металів тощо. Широкий спектр ефектів БС, ймовірно, пов'язаний з їх здатністю регулювати експресію ключових генів, задіяних у забезпеченні стійкості рослин: генів, що кодують транскрипційні фактори MYB/MYC, родини білків WRKY, COR, дегідринів, білків теплового шоку, білків цитоскелету, антиоксидантних ферментів. Від функціонування цих генів залежить виконання програм адаптації рослин до стресорів різної природи. Також зміна вмісту БС у рослин спричиняє зміну їх гормонального статусу в цілому. В огляді проаналізовано дані про специфічні протекторні ефекти БС та регульовані ними гени, що задіяні в адаптації до певних стресових чинників, узагальнено відомості про фізіологічні ефекти нових синтетичних кон'югатів БС з іншими фітогормонами, зокрема із саліциловою кислотою. Відзначається, що модифікація сигнального шляху БС може бути одним із стратегічних напрямів вирішення проблеми адаптації культурних рослин.

Ключові слова: *брасиностероїди, рецепція сигналу, сигнальні посередники, фітогормони, адаптивні реакції*

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2020.03.006>

В ході еволюції у рослин сформувалися фізіологічні, біохімічні і молекулярні механізми адаптації до стресових чинників найрізноманітнішої природи. Ключовими учасниками, а у багатьох випадках індукторами адаптивних процесів виступають фітогормони і сигнальні посередники (Hartung et al., 1998; Bajguz, Nayat, 2009; Petrov, Breusegem, 2012; Bartoli et al., 2013; Baxter et al., 2014). Фітогормони являють собою хімічно різноманітну групу фізіологічно активних речовин (ФАР), які виявляють свої ефекти у низьких концентраціях і мають здатність впливати на цілі фізіологічні програми. Останнім часом накопичилися відомості про

участь майже всіх рослинних гормонів, зокрема, абсцизової кислоти (АБК), цитокинінів, ауксинів, гіберелінів, жасмонатів, саліцилової кислоти і брасиностероїдів в адаптації рослин до дії стресорів (Hasanuzzaman et al., 2013). При цьому брасиностероїди посідають одне з ключових місць серед ФАР, задіяних у регуляції адаптації рослин.

Брасиностероїди (БС) є класом рослинних полігідроксистероїдів, структурно споріднених до стероїдних гормонів хребетних тварин і комах. Нині виділено і отримано у чистому вигляді близько 70 природних БС, що мають загальний 5 α -холестановий скелет (рис. 1). Структурне різноманіття БС досягається завдяки різним типам і різній орієнтації кисневмісних функціональних груп в кільцях А і В (Bajguz, 2011; рис. 1). Висока біологічна актив-

Адреса для кореспонденції: Колупаєв Юрій Євгенович, Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, п/в Докучаєвське-2, Харків, 62483, Україна; e-mail: plant_biology@ukr.net

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

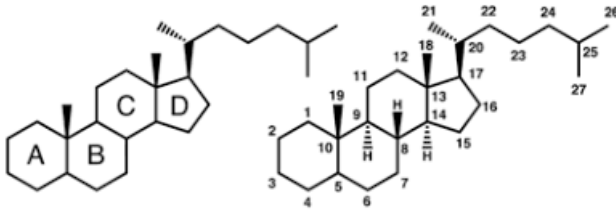


Рис. 1. Холестановий скелет брасиностероїдів.
[Fig. 1. Cholestane skeleton of brassinosteroids].

ність встановлена лише для деяких представників БС, включаючи брасинолід, 24-епібрасинолід і 28-гомобрасинолід (Khrirach et al., 2000; Bajguz, 2011).

Фізіологічна (у тому числі стрес-протекторна) дія БС реалізується шляхом їх впливу на експресію багатьох генів, що спричиняє активацію синтезу відповідних білків. Під впливом БС можуть відбуватися зміни складу амінокислот і жирних кислот, зрушення у балансі інших ендогенних гормонів (Fridman, Savaldi-Goldstein, 2013).

Відомо, що БС регулюють процеси клітинного диференціювання (Cano-Delgado et al., 2004; Yamamoto et al., 2007; Грабовская, Бабенко, 2020). Наприклад, у мутантів арабідопсису *br11* зі зменшеною чутливістю до БС порушувалося формування стовпчастого мезофілу і зменшувалася кількість провідних елементів ксилеми (Cano-Delgado et al., 2004).

БС відіграють ключову роль в підтриманні нормального росту рослин як в оптимальних умовах, так і за дії несприятливих чинників навколишнього середовища. Нині накопичений значний обсяг даних, що підтверджують ідею про те, що модифікація сигнального шляху БС може бути одним із стратегічних напрямів вирішення проблеми адаптації сільськогосподарських культур (Грабовская, Бабенко, 2020). Можливість промислового синтезу БС створює умови для їх широкого практичного застосування як складових стрес-протекторних препаратів. В останні десятиліття препарати на основі брасиноліду, 24-епібрасиноліду (ЕБЛ), 28-гомобрасиноліду (ГБЛ), 28-норбрасиноліду та інших БС під різними торговими назвами у значному обсязі виробляються в Китаї, Японії, Індії, Білорусі, Росії та інших країнах (Kamuro et al., 1999; Zhao, Chen, 2003; Будыкина и др., 2012). Перспективність БС як засобу для підвищення продуктивності і стійкості рослин зумовлена також їхньою низькою токсичністю і екологічною безпекою як сполук, що швидко розкладаються в природних умовах (Прусакова, Чижова, 2005).

Незважаючи на те, що механізми стрес-протекторної дії БС інтенсивно вивчаються протягом двох останніх десятиріч, а відповідні дані регулярно аналізуються і узагальнюються в оглядових працях (Колупаев, Вайнер, 2014; Кравець та ін., 2017; Anwar, 2018; Tanveer et al., 2018; Jartova, 2019; Ahammed et al., 2020; Bartwal, Agora, 2020), уявлення про фізіологічну дію БС все ще далекі від глибокого розуміння. Зокрема, недостатньо вивченими залишаються питання щодо ролі універсальних посередників і сигнальної мережі в цілому, а також участі інших стресових фітогормонів у реалізації ефектів БС. Досить суперечливі відомості про конкретні фізіологічні реакції, що індукуються БС і є корисними для виживання, росту і розвитку рослин в стресових умовах. Водночас останніми роками з'явився великий обсяг інформації про індукування БС експресії певних генів, задіяних в адаптації до конкретних стресових чинників.

Основними цілями огляду стали: аналіз нових знань про участь сигнальних посередників у реалізації дії БС, зокрема, оксиду азоту (NO) і малодослідженого газотрансмітера сірководню (H_2S), виокремлення даних про специфічні протекторні ефекти БС та регульовані ними гени, що задіяні в адаптації до певних стресових чинників, узагальнення відомостей про фізіологічні ефекти нових синтетичних кон'югатів БС з іншими фітогормонами.

Короткі відомості про синтез і транспорт БС у рослин

Шляхи синтезу БС в рослинах добре відомі (Chung, Choe, 2013). Стероїди утворюються зі сквалену. Першим специфічним продуктом, з якого синтезуються інші БС, вважається 24-метиленхолестерол, що перетворюється на кампестерол, а потім на кампестанол. Від кампестанолу розходяться дві гілки біосинтезу БС, які часто одночасно співіснують в рослинних клітинах: з раннім і пізнім окисненням в С-6 положенні. Виявлений і так званий кампестанол-незалежний ранній шлях окиснення в С-22 положенні. Всі три шляхи приводять до утворення кастастерону, з якого синтезується брасинолід – активна форма БС (Chung, Choe, 2013).

БС – високогідрофобні сполуки. Проте зареєстровано утворення гідрофільних глікозидів, сульфатів і ацилпохідних БС (Грабовская, Бабенко, 2020). Припускають, що з утворенням цих сполук може бути пов'язаний акропетальний транспорт брасиноліду по рослині.

Хоча ферменти біосинтезу БС виявлені майже у всіх тканинах рослин, їх активність вища у молодих тканинах: етіолованих проростках, меристемах, флоральних примордіях, пилку, що розвивається (Bishop, Yokota, 2001). Можливо, що такі відмінності у розподілі БС зумовлені процесами далекого і близького транспорту. Однак деякі автори (Shimada et al., 2003) стверджують, що БС синтезуються в тканинах, суміжних з тими, в яких вони функціонують. До такого висновку спонукає брак доказів переносу цих сполук на великі відстані між різними тканинами рослини (Symons, Reid, 2004).

Рецепція і трансдукція сигналів БС

Ряд геномних і біохімічних досліджень показав, що БС зв'язуються зі специфічними рецепторами і опосередковують свою дію через каскад передачі сигналу, який в кінцевому підсумку спричиняє зміну експресії тисяч ядерних генів, що беруть участь в регуляції найрізноманітніших функцій рослинного організму (Sirohi, Kapoor, 2020). Нині відома природа рецептора БС. Цей білок є рецепторною кіназою BRI1 (Brassinosteroid-Insensitive 1), що містить лігандний, трансмембранний і протеїнкіназний домен (Gruszka, 2013). Приєднання молекули БС активує білок BRI1 шляхом вивільнення його від інгібуючого білка BKI1 та гетеродимеризації з корецептором BAK1 (BRI1-Associated-Kinase1) (Li, He, 2013). Далі активний гетеродимер BRI1/BAK1 послідовно фосфорилує і активує дві наступні кінази – BSK (Brassinosteroid Signaling Kinases) і CDG (Constitutive Differential Growth), а також серин/треонін фосфатазу BSU1 (BRI1 suppressor 1 phosphatase), яка інактивує кіназу BIN2 – негативний регулятор сигналіngu БС (рис. 2). Також за наявності сигналу БС активується фосфатаза PP2A, яка переводить в активний стан фактори регуляції транскрипції BZR1 і BES1. Дефосфорильовані BZR1 і BES1 будуть зв'язуватися з BRRE-мотивом своїх генів-мішеней і регулювати їх експресію. Коли сигнал БС відсутній, BRI1 перебуває у стані, зв'язаному з BKI1 і не може взаємодіяти з BAK1. Водночас BIN2 перебуває в активному стані і фосфорилує та інактивує BZR1 і BES1. Фосфорильовані BZR1 і BES1 утримуються в цитоплазмі білками 14-3-3 і можуть руйнуватися протеасомою 26S (рис. 2).

Участь компонентів клітинної сигнальної мережі у реалізації ефектів БС

Крім специфічних білків, у трансдукції сигналу БС, очевидно, задіяні універсальні сиг-

нальні посередники небілкової природи, такі як іони кальцію, активні форми кисню (АФК), моноксид азоту (NO), сірководень (H₂S), а також компоненти ліпідного сигналіngu.

Кальцій визнаний універсальним посередником в клітинних реакціях рослинних і тваринних організмів (Kaur, Gupta, 2005; Kim et al., 2009). Саме цитозольний кальцій може служити сполучною ланкою для багатьох сигнальних шляхів, забезпечуючи формування сигнальної мережі рослинної клітини (Kaur, Gupta, 2005; Johnson et al., 2014). Надходження іонів Ca²⁺ в цитозоль відбувається завдяки відкриванню кальцієвих каналів різних типів. Кальцій-проникні канали виявлені в плазмалемі, тонопласті, мембранах ендоплазматичного ретикулуму, мітохондрій та ядерній мембрані (Kim et al., 2009; Demidchik et al., 2010; Медведєв, 2018).

Ще наприкінці 90-х років минулого століття було показано посилення надходження іонів Ca²⁺ в цитозоль рослинних клітин через кальцієві канали плазматичної мембрани під впливом БС (Ильковец и др., 1999). Останніми роками відомості про підвищення вмісту цитозольного кальцію в клітинах рослин при їх обробці БС отримані із застосуванням сучасних методів. Такі ефекти зареєстровані в клітинах відокремлених листків арабідопсису (Zhao et al., 2013), в протопластах, ізольованих з мезофілу листків кукурудзи (Yan et al., 2015), в ізольованих протопластах коренів пшениці (Straltsova et al., 2015). Недавно була запропонована концепція прямого впливу БС, як сполук, здатних концентруватися в ліпідних компартментах, на функціонування іонних каналів, в тому числі і кальцієвих (Стрельцова и др., 2019). Проте ця концепція ще чекає на своє експериментальне підтвердження. Також постає питання про взаємодію між собою різних шляхів впливу БС на стан кальцієвих каналів.

Отримані дані, що вказують на важливу роль кальцію в реалізації стрес-протекторних ефектів БС. Зокрема, показано, що у трансгенних рослин тютюну *sax1* з надекспресією гена арабідопсису *SAX1*, що кодує білок, який забезпечує низькоафінний транспорт цитозольного кальцію у вакуолю, відзначається знижений вміст кальцію в цитозолі (Кретинин и др., 2015). Підвищення активності антиоксидантних ферментів під впливом екзогенного 24-ЕБЛ у таких трансформантів було значно менш істотним порівняно зі звичайними рослинами.

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

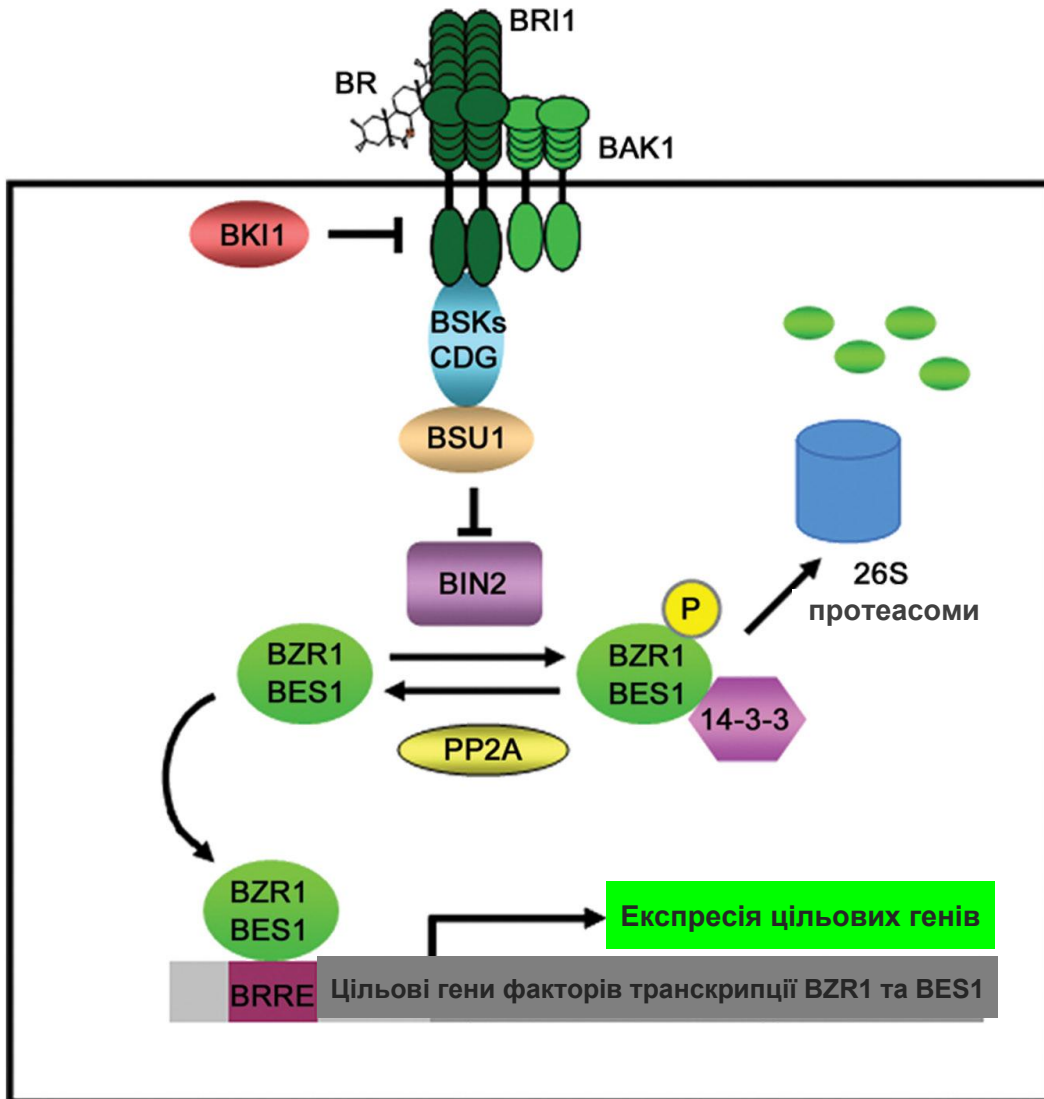


Рис. 2. Рецепція і трансдукція сигналу БС (адаптовано за: Li, He, 2013).

БС сприймаються позаклітинним доменом рецептора БС BRI1. Зв'язування БС активує BRI1, що спричиняє його гетеродимеризацію з корецептором BAK1 та вивільнення від білка-інгібітора BKI1. Потім активований BRI1 послідовно фосфорилує і активує дві кінази (BSK1 і CDG1) та серин/треонінову фосфатазу BSU1. Остання інактивує BIN2 кіназу – негативний регулятор БС-сигналіngu. Сигнал БС також активує PP2A – фосфатазу, яка дефосфорилує і активує фактори транскрипції BZR1 і BES1. Дефосфорильовані BZR1 і BES1 зв'язуються з мотивом BRRE або E-box своїх цільових генів та регулюють їх експресію. Коли БС-сигнал відсутній, BRI1 зв'язаний з BKI1 і не може взаємодіяти з BAK1. Протеїнкіназа BIN2 при цьому фосфорилує та інактивує BZR1 та BES1. Фосфорильовані BZR1 та BES1 утримуються в цитоплазмі 14-3-3 білками і можуть розщеплюватися протеасомою 26S.

[Fig. 2. Reception and transduction of BS signal (adapted from: Li, He, 2013).

BS are perceived by the extracellular domain of BS-receptor BRI1. Binding of BS activates BRI1 that cause its heterodimerization with the coreceptor BAK1 and the release from protein-inhibitor BKI1. Then activated BRI1 sequentially phosphorylates and activates two kinases (BSK1 and CDG1) and serine/threonine phosphatase BSU1. The last one inactivates BIN2 kinase – a negative regulator of BS signaling. The BS signal also activates PP2A – phosphatase, which dephosphorylates and activates the transcription factors BZR1 and BES1. Dephosphorylated BZR1 and BES1 bind to the motif BRRE or E-box of their target genes and regulate their expression. When the BS signal is absent, BRI1 is bound with BKI1 and cannot interact with BAK1. Thus protein kinase BIN2 phosphorylates and inactivates BZR1 and BES1. Phosphorylated BZR1 and BES1 are held in the cytoplasm by 14-3-3 proteins and can be decomposed by the 26S proteasome.]

Відомо, що один з механізмів відкривання кальцієвих каналів зумовлений активацією фосфоліпази С (ФЛ С) і накопиченням в результаті цього продукту гідролізу фосфатидилінозитол-4,5-дифосфату – інозитол-1,4,5-трифосфату, здатного відкривати внутрішньоклітинні кальцієві канали (Liu et al., 2006; Hedrich et al., 2012). Збільшення концентрації цитозольного кальцію може відбуватися також за рахунок його надходження з внутрішньоклітинних компартментів, зокрема, з вакуоль з участю цАДФР (Allen et al., 1995), що відкриває CNG- (cyclic nucleotide-gated) іонні канали (Медведев, 2018). У наших дослідженнях показано, що обробка колеоптилів пшениці різними антагоністами кальцію – хелатором позаклітинного кальцію ЕГТА, інгібіторами фосфоліпази С (неоміцином) і АДФ-рибозилциклази (нікотинамідом) – усувала підвищення їх стійкості до ушкоджуючого прогріву, спричинюване 24-ЕБЛ і 24-ЕКС, що свідчить про причетність різних ліганд-керованих кальцієвих каналів до реалізації стрес-протекторної дії екзогенних БС (Колупаєв и др., 2014; 2015). При цьому кальцій, що надходить в цитозоль, ймовірно, бере участь у регуляції утворення інших компонентів сигнальної мережі, задіяних у реалізації фізіологічних ефектів БС.

Так, залежне від активності НАДФН-оксидази посилення генерації супероксидного аніон-радикала клітинами колеоптилів пшениці за дії екзогенних БС усувалося ЕГТА, неоміцином і (частково) нікотинамідом (Колупаєв и др., 2014; 2015; Карпец, Колупаєв, 2018). Вказані антагоністи кальцію також нівелювали підвищення активності антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази і каталази), спричинюване дією 24-ЕБЛ і 24-ЕКС (Колупаєв и др., 2014; 2015). Таким чином, вплив БС на генерацію АФК і редокс-статус клітин колеоптилів пшениці виявився кальційзалежним.

Залежним від надходження кальцію в цитозоль був і вплив БС на кількість оксиду азоту в колеоптилях пшениці. Індуковане екзогенним 24-ЕБЛ підвищення вмісту NO в їх клітинах усувалося в присутності ЕГТА і неоміцину (Карпец, Колупаєв, 2018). Відомо, що ферментна система, яка генерує NO за L-аргінінзалежним шляхом, може активуватися з участю кальцію та кальмодуліну (Courtois et al., 2008; Corras, Barros, 2017). Інший шлях утворення оксиду азоту, пов'язаний з відновленням нітратів/нітритів під впливом нітратредуктази, так само може регулюватися кальцієм (Mur et al., 2013).

Отже, напевно цитозольний кальцій бере участь у регуляції вмісту інших сигнальних посередників, необхідних для реалізації сигналів, що індукуються БС.

Активні форми кисню. Цим терміном об'єднують сукупність взаємно перетворюваних реакційно-здатних форм кисню, більшість з яких існує короткий час. Це, зокрема, супероксидний аніон-радикал, гідроксильний радикал, нейтральні молекули, такі як пероксид водню, синглетний кисень (1O_2) та ін. (Колупаєв, Карпец, 2019). АФК утворюються в реакціях одно-, дво- і триелектронного відновлення кисню в результаті спонтанного і ферментативного окиснення різних субстратів, а також в фотоіндукованих реакціях. Вважається, роль сигнального посередника виконує насамперед пероксид водню – молекула з тривалим часом життя, здатна проникати через клітинні мембрани (Pitzschke, Hirt, 2006). Основними компартментами рослинних клітин, в яких відбувається генерація АФК, є клітинні стінки, плазматична мембрана, хлоропласти, мітохондрії, пероксиноми (Foyer, Noctor, 2009).

Посилення генерації АФК за дії стресорів можуть бути наслідком стохастичних процесів в клітинних мембранах. Відомо, що при порушенні координації процесів, здійснюваних у внутрішніх мембранах і процесів, що відбуваються в стромі хлоропластів і матриксі мітохондрій, зростає ймовірність акцептування електронів від переносників електрон-транспортного ланцюга молекулярним киснем з утворенням АФК (Gill, Tuteja, 2010; Колупаєв, Карпец, 2014). Поряд з процесами в мембранах органел, причиною накопичення АФК в клітинах за дії стресорів може бути активація ними АФК-генеруючих ферментних систем, в першу чергу, НАДФН-оксидази. Показано підвищення активності НАДФН-оксидази у рослин під впливом як біотичних (Дмитрієв, Кравчук, 2005) так і абіотичних стресорів (Kolupaev et al., 2015).

Встановлено ефект активації НАДФН-оксидази самими АФК (молекулами пероксиду водню). Запропоновано концепцію сигнальної хвилі АФК, що передається від клітини до клітини за допомогою активації НАДФН-оксидази під дією молекул пероксиду водню, які утворюються в апопласті сусідньої клітини (Mittler et al., 2011). Модель передбачає, що кожна клітина уздовж шляху хвилі активує «свою» НАДФН-оксидазу і виробляє АФК автономним способом. Можливо, таким чином відбувається перетворення сигналу, спричинюваного АФК, що утворюються при стресах внаслідок випад-

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

кових процесів, на більш потужний і керований рослинним організмом сигнал для формування захисних реакцій.

Ймовірно, що саме НАДФН-оксидаза може бути основним ферментативним продуцентом АФК за дії БС. Показано посилення експресії гена *Rboh*, що кодує каталітичну субодиницю ферменту, та активності НАДФН-оксидази у рослин огірка під дією екзогенних БС (Xia et al., 2009; Nie et al., 2013). З використанням інгібітору НАДФН-оксидази імідазолу встановлена участь цього ферменту у спричинюваному БС посиленні утворення АФК колеоптилями пшениці та рослинами проса. Показано, що інгібітор НАДФН-оксидази імідазол знижував утворення $O_2^{\cdot -}$ колеоптилями пшениці і блокував посилення генерації супероксиду, спричинюване 24-ЕБЛ та 24-епікастостероном (Колупаев и др., 2014). Схожі результати були отримані при дослідженні впливу 24-ЕБЛ на вміст пероксиду водню в листках проса. Обробка проростків інгібітором НАДФН-оксидази імідазолом знижувала вміст пероксиду водню в листках і частково нівелювала підвищення його кількості, яке викликало обробка 24-ЕБЛ (Вайнер и др., 2014б). Як зазначалося вище, залежне від НАДФН-оксидази і спричинюване БС утворення АФК нівелювалося в присутності антагоністів кальцію, що узгоджується з уявленнями про НАДФН-оксидазу, як фермент, регуляція активності якого відбувається з участю іонів кальцію (Ogasawara et al., 2008).

Підвищення тепло- і холодостійкості томатів БС було залежним від генерації АФК і супроводжувалося підвищенням активності НАДФН-оксидази (Ahammed et al., 2020). При цьому пероксид водню, що утворюється за участю НАДФН-оксидази, індукує також окремі компоненти MAP-кіназної сигнальної системи. Результатом такої активації сигнальної мережі може бути посилення антиоксидантної системи та синтезу білків теплового шоку (Ahammed et al., 2020). Також останнім часом з'являються повідомлення, що БС контролюють і процес глутатіонування білків, що є одним із механізмів редокс-регуляції їх активності (Tanveer et al., 2018).

Індукування екзогенним брасинолідом розвитку солестійкості рослин також напевно опосередковане пероксидом водню, що синтезується за участю НАДФН-оксидази (Zhu et al., 2016). При цьому утворення H_2O_2 виявилось необхідним для індукування брасинолідом синтезу етилену, який є іншим посередником, що бере участь у формуванні залежних від браси-

ноліду адаптивних реакцій при сольовому стресі, зокрема, активації антиоксидантної системи (Zhu et al., 2016).

Пероксид водню, що утворюється під впливом БС за рахунок активації НАДФН-оксидази, є необхідним посередником для реакції закривання прорихів (Ma et al., 2020).

Водночас АФК, ймовірно, також впливають на формування брасиностероїдного сигналу. Показано, що у сортів рису з посиленою експресією гена НАДФН-оксидази відзначалося і вища інтенсивність експресії гена рецептора БС *OsBR11* (Kaur et al., 2016).

Оксид азоту. Монооксид азоту (NO) є головним представником активних форм азоту, які належать до ключових компонентів сигнальної мережі рослинних і тваринних клітин. NO у рослин може утворюватися відновлювальним або окиснювальним шляхами (Corpas, Barroso, 2017). Відновлювальний шлях передбачає використання як субстратів нітрату або нітриту в реакціях, що каталізуються нітратредуктазою, мембранозв'язаною нітрит-NO-редуктазою і, можливо, локалізованою в пероксисомах ксантиноксидоредуктазою (Gupta, Kaiser, 2010; Farnese et al., 2016). Вважається, що залежний від нітратредуктази синтез NO відіграє найбільшу роль в адаптації рослин до стресорів, зокрема, низьких температур, зневоднення і гіпоксії (Jeandroz et al., 2016).

У рослин механізм утворення оксиду азоту окислювальним шляхом з L-аргініну дотепер залишається предметом дискусії, оскільки гомологи NO-синтази (NOS) тварин виявлені тільки у зелених водоростей, але не у вищих рослин (Li, Lancaster, 2013). У даний час вважається, що наземні рослини не мають типової NOS тварин. Припускають, що під час еволюції сталася втрата цього гена (Jeandroz et al., 2016). У зв'язку з цим питання про механізми L-аргінін-залежного синтезу NO у вищих рослин залишається відкритим (Kolbert et al., 2019). Проте не виключено, що у вищих рослин в пероксисомах є білки, відмінні від NOS, але здатні генерувати NO, використовуючи L-аргінін як субстрат. Ця реакція, як і каталізована NO-синтазою тварин, може відбуватися за наявності НАДФН, флавінмононуклеотиду, ФАД, кальмодуліну та іонів кальцію (Corpas, Barroso, 2017; Gupta et al., 2020). Як субстрати для утворення NO окиснювальним шляхом останнім часом розглядають не тільки L-аргінін, а й поліаміни та гідроксиламіни (Hancock, Whiteman, 2014). Припускають, що ці перетворення мо-

жуть каталізуватися ді- і поліаміноксидазами (Flores et al., 2008).

Оксид азоту є важливим учасником у трансдукції сигналів таких стресових фітогормонів, як АБК (Neill et al., 2008) і жасмонова кислота (Liu et al., 2005; Munemasa et al., 2007). Водночас роль оксиду азоту в трансдукції сигналів БС в генетичний апарат рослинної клітини залишається менш вивченою порівняно з іншими сигнальними посередниками. Показано, що у рослин огірка антагоністи NO знімали спричинювані БС ефекти підвищення стійкості до агента окиснювального стресу параквату, нівелювали посилення експресії генів антиоксидантних ферментів і підвищення їх активності (Cui et al., 2011). Авторами зроблено висновок, що індуковане БС утворення NO відбувається за посередництва АФК, оскільки нівелюється скавенджером пероксиду водню диметилтіосевоиною та інгібітором НАДФН-оксидази дифеніленіодоніумом. Обробка рослин тютюну Бентхама брасинолідом викликала підвищення їх солестійкості (Zhu et al., 2016). Цей ефект супроводжувався зростанням вмісту оксиду азоту в листках і нівелювався при обробці скавенджером NO РТЮ (від 2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide) та інгібітором нітратредуктази вольфрамом натрію.

На роль оксиду азоту, утворюваного нітратредуктазою, у реалізації стрес-протекторних ефектів БС вказують і дані, отримані в експериментах з рослинами перцю, що зазнавали токсичної дії кадмію. Показано, що спричинюване 24-ЕБЛ утворення NO усувалося за обробки рослин інгібітором нітратредуктази вольфрамом натрію (Kaşa et al., 2020). При цьому інгібітор нітратредуктази нівелював і розвиток захисних реакцій, індукованих 24-ЕБЛ: активацію антиоксидантних ферментів, підвищення вмісту аскорбінової кислоти, глутатіону та накопичення проліну. Так само показано, що протекторна дія епібрасиноліду на рослини *Brassica juncea* L. при сольовому стресі опосередкована залежним від нітратредуктази синтезом NO (Gupta, Seth, 2020).

Також відзначається участь АФК і оксиду азоту в процесі індукції брасинолідом системної стійкості рослин тютюну до вірусів (Deng et al., 2016).

У наших експериментах показано, що після обробки 24-ЕБЛ відбувалося транзиторне посилення генерації оксиду азоту колеоптилями пшениці (Карпець, Колупаєв, 2018). При цьому передобробка колеоптилів інгібіторами нітратредуктази і ферменту, подібного до NO-

синтази тварин, частково знімала ефект збільшення вмісту NO, спричинюваний дією 24-ЕБЛ. Ефект підвищення вмісту NO за дії 24-ЕБЛ на колеоптилі був залежним від інших сигнальних посередників – АФК та іонів кальцію. Збільшення вмісту NO практично повністю нівелювалося антиоксидантами, а також антагоністами кальцію – ЕГТА і неоміцином. З іншого боку, індуковане обробкою 24-ЕБЛ посилення генерації супероксидного аніон-радикала колеоптилями пшениці частково пригнічувалося дією скавенджера NO та інгібіторами нітратредуктази і ферменту, подібного NO-синтази тварин. Також антагоністи оксиду азоту, АФК і кальцію перешкоджали розвитку теплостійкості клітин колеоптилів, спричинюваному обробкою 24-ЕБЛ. Таким чином, NO відіграє роль у передачі брасиностероїдного сигналу, що індукує розвиток теплостійкості колеоптилів пшениці. При цьому оксид азоту перебуває у функціональній взаємодії з іншими посередниками – АФК та іонами кальцію (Карпець, Колупаєв, 2018).

Як непряме свідчення функціональної взаємодії БС і NO можна розглядати посилення захисного впливу 24-ЕБЛ і донора оксиду азоту нітропрусида натрію у низьких концентраціях при комбінованій обробці ними проростків пшениці перед тепловим стресом (Karpets et al., 2020). Синергізм ефектів БС і NO може виявлятися не тільки при індукуванні ними захисних реакцій рослин у відповідь на дію стресорів. Наприклад, є відомості про посилення індукованого БС утворення адвентивних коренів при обробці проростків донорами NO і послаблення такого ефекту його скавенджером (Li et al., 2020).

Сірководень. H₂S, поряд з NO належить до ключових молекул-газотрансмітерів в клітинах рослин і тварин (Lai et al., 2014; Janicka et al., 2018; Wang et al., 2019a). Нині отримані відомості про його тісні функціональні зв'язки з іншими відомими сигнальними посередниками, зокрема, з іонами кальцію, оксидом азоту, АФК, а також зі складною мережею гормонального сигналіну (Li et al., 2015; Tian et al., 2017).

Дані про роль H₂S у реалізації фізіологічних ефектів БС поки що дуже обмежені. Вони стосуються лише участі сірководню як посередника у процесі індукованого БС закривання продохів. Показано, що спричинюване екзогенним 24-ЕБЛ закривання продохів у рослин арабідопсису супроводжувалося посиленням утворення у клітинах АФК, залежного від НАДФН-

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

оксидази, і подальшим підвищенням активності L/D-цистеїндисульфгідраз та вмісту сірководню (Ma et al., 2020). Ефекти закривання продохів, зумовлені дією 24-ЕБЛ, усувалися як антиоксидантами, так і антагоністами сірководню. Таким чином, доведена роль H₂S у реалізації продохових ефектів БС.

Вплив екзогенних БС на стійкість рослин до дії стресорів

БС чинять протекторний вплив на рослини за дії несприятливих чинників найрізноманітнішої природи – гіпо- і гіпертермії, посухи, засолення, важких металів, гербіцидів тощо (Колупаєв, Вайнер, 2014; Nawaz, 2017; Ahammed et al., 2020; Bartwal, Agora, 2020). Широкий спектр ефектів БС, ймовірно, пов'язаний з їх здатністю регулювати експресію ключових генів, задіяних у забезпеченні стійкості рослин: генів, що кодують транскрипційні фактори MYB/MYC, родини білків WRKY, COR, дегідринів, білків теплового шоку, білків цитоскелету, антиоксидантних ферментів (Bartwal, Agora, 2020). Від функціонування цих генів залежить виконання програм адаптації до стресорів різної природи. Також зміна вмісту БС у рослин спричиняє зміну їх гормонального статусу в цілому. Зокрема, підвищення вмісту БС зазвичай запускає синтез абсцизової кислоти, яка, в свою чергу, індукуює багато процесів, спрямованих на розвиток стійкості до стресорів різної природи (Ahammed et al., 2020).

Гіпотермія. На значення брасиностероїдів для стійкості рослин до низьких температур вказує підвищення їх ендогенного вмісту за дії цього чинника, зареєстроване на прикладі окремих видів рослин. Так, вплив низької температури (+8°C) на проростки кукурудзи викликав підвищення вмісту ендогенних БС в перші три доби адаптації, при цьому рівень 24-ЕБЛ зростав у 16 разів, 28-ГБЛ – на два порядки, брасинопіду у 8 разів (Кравец і др., 2011). Високі рівні БС в тканинах залишалися і на сьому добу дії низької температури.

На прикладі рослин огірка показано, що БС індукують холодостійкість за посередництва пероксиду водню і оксиду азоту, який у сигнальному ланцюгу розташований нижче від H₂O₂ (Cui et al., 2011). Обробка рослин огірка екзогенними БС посилювала фіксацію CO₂ за умов гіпотермії (Jiang et al., 2013). У проростків кукурудзи за обробки 24-ЕБЛ зафіксовано посилення інтенсивності біосинтезу білків за умов гіпотермії (Скатерная і др., 2012). Обробка БС підвищувала стійкість саджанців винограду (*Vitis vinifera*) до охолодження (Chen et al.,

2019). Автори асоціюють такий ефект з модуляцією БС функціонування аскорбат-глутатіонового циклу (Chen et al., 2019), який є ключовим компонентом антиоксидантної системи. Підвищення активності антиоксидантних ферментів та посилення синтезу низькомолекулярних антиоксидантів за дії низьких температур показано у рослин огірка, попередньо оброблених БС (Bartwal, Agora, 2020).

Важливою складовою протекторної дії БС за умов холодостресу може бути активація накопичення флавоноїдних сполук, у тому числі антоціанів (Planas-Riverola et al., 2019). Встановлено, що синтез флавоноїдів регулюється переважно на рівні транскрипції з участю транскрипційних факторів родини MYB. Вони активуються БС. Показано, що у рослин арабідопсису, дефектних за окремими генами сигналіну БС (*bee1* та *gfr*), низькотемпературна індукція синтезу кверцетинів і скополіну була зниженою, тоді як утворення антоціанідину посилювалося (Petridis et al., 2016). Отже, транскрипційні фактори BEE1 та GFR негативно регулюють синтез антоціанів. Таким чином, БС можуть залучатися до контролю фенілпропанового шляху у рослин за дії низьких температур (Petridis et al., 2016).

Показано, що БС беруть участь у регуляції не лише холодо-, а й морозостійкості. Рослини арабідопсису, дефектні за генами сигналіну БС, були дуже чутливими до від'ємних температур, незважаючи на попереднє холодове загартування. Встановлено, що БС шляхом активації транскрипційного фактора CBF1 можуть спричинити експресію генів реакції на холод *COR* (Eremina et al., 2017). БС-опосередковане підвищення холодостійкості включає в себе накопичення білків BZR1 та BES1 у дефосфорильованих (активних) формах, які сприяють транскрипції генів *CBF* для індукції стійкості до холоду (Li et al., 2017). Водночас встановлено, що БС негативно регулюють реакції на тривалий холодострес шляхом дестабілізації фактора транскрипції BIN2 – негативного регулятора ефектів БС (Ye et al., 2019). Ці дослідження вказують на те, що БС можуть не тільки індукувати захисні реакції, а й послаблювати їх, що залежить від функціонування регуляторних механізмів у часі (Nolan et al., 2020).

У ряді досліджень показано підвищення холодостійкості окремих видів культурних рослин під впливом комерційних препаратів з діючою речовиною 24-ЕБЛ. Так, встановлено, що передпосівна обробка насіння і подальше обп-

рисування розсади та вегетуючих рослин солодкового перцю (*Capsicum annuum* L.) препаратом Епін-екстра сприяли збільшенню схожості насіння за зниженої температури та підвищували стійкість клітин листків до проморожування (Будыкина и др., 2013). Аналогічний ефект Епіну-екстра зареєстрований і на молодих рослинах огірка (Будыкина и др., 2012).

Індукована БС підвищена холодостійкість проявляється не тільки у вегетуючих рослин, а й за обробки відповідними препаратами плодів та овочів перед зберіганням за низьких температур. Наприклад, зберігання томатів за низьких температур погіршує якість плодів. Однак обробка ЕБЛ зменшує холодові пошкодження, що пов'язують з інгібуванням БС ліпоксигенази і процесів ПОЛ (Aghdam, Mohammadkhani, 2014). Також показано зменшення спричинюваних холодом пошкоджень плодів манго за їх обробки 24-ЕБЛ. При цьому в оброблених плодах зростає вміст захисних білків реморину, дегідрину SK2 та ліпокаліну (Li et al., 2012). Крім того, на прикладі плодів манго було встановлено зменшення температури фазового переходу ліпідів мембран у рослин, оброблених БС. Така обробка підвищує ступінь ненасиченості жирних кислот в ліпідах плазматичної мембрани плодів, а отже знижує температуру кристалізації мембран. Захисний вплив обробки БС зафіксований і при низькотемпературному зберіганні плодів перцю, груші та винограду. При цьому у тканинах плодів, оброблених БС, відзначалося підвищення активності антиоксидантних ферментів та посилення синтезу проліну (Nawaz et al., 2017).

Гіпертермія. При обробці БС зареєстровано як підвищення виживаності рослин при потенційно летальній дії високих температур (Singh Shono, 2005; Divi et al., 2010; Mazorra et al., 2011), так і збереження здатності до росту при сублетальних високотемпературних впливах (Ogweno et al., 2008; Nayat et al., 2010; Лукаткин и др., 2013). Обробка рослин арабідопсису 1 мкМ 24-ЕБЛ підвищувала їх виживаність після 3-годинного впливу температури 43°C (Krishna et al., 2017). Під впливом 24-ЕБЛ зареєстровано підвищення базової теплостійкості клітин *Bromus inermis*, при цьому, однак, БС менше впливав на теплостійкість клітин, загартованих попередньо дією підвищеної температури (Wilén et al., 1995). Можна припустити, що загартовування і екзогенний БС активують одні й ті ж компоненти сигнальних мереж, через що за сумісної дії цих чинників адитивного ефекту не спостерігається.

Обробка рослин *Ficus concinna* 24-ЕБЛ сприяла підвищенню вмісту аскорбату і глутатіону та підтриманню окислювально-відновного потенціалу після ушкоджувального нагріву. При цьому за обробки 24-ЕБЛ зафіксовано підвищення активності антиоксидантних ферментів (СОД, глутатіонпероксидази, аскорбатпероксидази, монодегідроаскорбатредуктази, дегідроаскорбатредуктази та глутатіонредуктази) (Jin et al., 2015).

Рослини кукурудзи, оброблені 24-ЕБЛ, за умов теплового стресу виявляли вищі активності СОД, пероксидази, каталази і стабільність клітинних мембран (Yadava et al., 2016).

Обробка рослин рису 24-ЕБЛ усувала спричинюваний прогрівом ефект окиснювального стресу, що виявлялося у зниженому вмісті у листках перексиду водню і малонового діальдегіду, а також у зростанні вмісту цукрів та каротиноїдів (Thussagunpanit et al., 2014).

У наших експериментах показано підвищення теплостійкості клітин колеоптилів пшениці за дії 24-ЕБЛ і 24-ЕКС (Колупаєв и др., 2014). При цьому відзначалося зростання активності СОД і каталази. Схожі результати отримані і на інтактних проростках пшениці. Їх теплостійкість зростала за дії 24-ЕБЛ в концентраціях від 50 до 200 нМ (Karpets et al., 2020). При цьому у коренях проростків під впливом 24-ЕБЛ підвищувалася активність СОД, проте знижувалася активність гваяколпероксидази.

Підвищення теплостійкості рослин за дії екзогенних БС асоціюють не тільки зі змінами у функціонуванні систем, що підтримують редокс-гомеостаз, а й з їх впливом на синтез стресових білків, зокрема, БТШ (Авальбаєв и др., 2006). Ще на початку 1990-х років у роботах Кулаєвої і співавт. (Kulaeva et al., 1991) вперше було показано, що під впливом БС в листках пшениці за фізіологічно нормальної температури підвищується інтенсивність біосинтезу білка, змінюється електрофоретичний спектр білків. При цьому чимало з них за молекулярною масою відповідало БТШ. Також було встановлено підвищення теплостійкості процесу білкового синтезу під впливом БС (Kulaeva et al., 1991).

Посуха. Здатність рослин витримувати вплив посухи значною мірою пов'язана з синтезом АБК. Стрес-протекторну дію БС на рослини за умов посухи, принаймні частково, можна пояснити саме їх здатністю індукувати накопичення АБК (Ahmed et al., 2020). Так, на прикладі молодих рослин винограду, які у водній культурі обробляли агентом осмотичного

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

стресу поліетиленгліколем (ПЕГ6000), показано, що вміст АБК і транскрипційна активність деяких ключових генів, що беруть участь в її біосинтезі (*VviNCED1*, *VviNCED2*, *VviZEP*) та сигналіngu (*VviSnRK2.6*, *VviPP2C4*, *VviABF1* і *VviABF2*), додатково підвищувались у присутності 24-ЕБЛ (Wang et al., 2019b). Обробка рослин винограду 24-ЕБЛ при цьому пом'якшувала водний дефіцит, зменшувала вміст АФК, підвищувала вміст антиоксидантів та активність ферментів, задіяних в аскорбат-глутатіоновому циклі.

Водночас необхідно зауважити, що функціональна взаємодія між БС і АБК не є однозначною. Так, показаний ефект антагонізму між БС і АБК в процесах експресії ряду генів (Zhang et al., 2009). Антагонізм між цими фітогормонами може проявлятися і при адаптації рослин до дії стресорів. Так, екзогенний БС індукував теплостійкість проростків арабідопсису як дикого типу, так і дефіцитних за АБК (Divi et al., 2010). При цьому, однак, спричинюваний БС ефект індукування теплостійкості і накопичення БТШ 90 був більш помітним у мутантів зі зниженим вмістом АБК.

В цілому, обробка рослин різних видів БС за умов посухи сприяє як підтриманню конститутивних фізіологічних процесів, так і активації основних протекторних систем. Наприклад, обробка томатів БС посилювала їх посухостійкість, що відображалось у збереженні інтенсивності фотосинтезу за умов стресу, достатньої кількості води у листках та підвищенні антиоксидантної активності (Yuan et al., 2012). Екзогенний вплив БС (0,02 мкМ) на рослини перцю збільшував ефективність використання світла та розсіювання збудження енергії в антеннах фотосистеми II під час посухи (Hu et al., 2013).

Системний вплив БС на функціонування рослин за умов посухи може бути пояснений зміною під їх впливом експресії генів, що кодують як структурні, так і регуляторні білки. Наприклад, індуковане 24-ЕБЛ збільшення кількості транскриптів *VnCBF5* та *VnDREB* зумовлює посилення функціонування захисних механізмів АБК (Ahammed et al., 2020).

Незважаючи на широкий спектр захисних реакцій, спричинюваних БС, їх роль за умов посухи не є абсолютно однозначною. Наприклад, при дослідженні стійкості томатів до посухи встановлений негативний ефект надекспресії гена *BR11* за умов довготривалої адаптації до зневоднення (Nolan et al., 2020). З іншого боку, є повідомлення, що обробка рослин БС

може зменшити негативні наслідки довготривалого впливу посухи на рослини (Fariduddin et al. 2009).

Спричинювані БС протекторні ефекти включають в себе як біохімічні механізми, так і анатомо-структурні зміни. Наприклад, у рослин сої під впливом 100 нМ БЛ відзначалося зменшення збільшення діаметра судинних циліндрів за умов посухи, а також підвищення активності антиоксидантних ферментів (СОД, аскорбатпероксидази, каталази та ін.) (Ribeiro et al., 2019).

Стрес-протекторні ефекти БС досліджувалися переважно на трав'янистих рослинах, лише в поодиноких роботах їх дія вивчалася на деревних (Sadeghi, Shekafandeh, 2014; Cukor et al., 2018). Встановлено, що фоліарна обробка рослин сосни звичайної 24-ЕБЛ перед дією ґрунтової посухи (зниженням вологості субстрату до 25-30% від повної вологості) зменшувала пригнічення накопичення біомаси та стабілізувала водний баланс (Шкляревський та ін., 2019).

Як уже відзначалося, обробка БС рослин різних видів за умов посухи зменшує водний дефіцит. Ймовірно, однією з основних причин такого ефекту є вплив БС на стан продихів. Отримані експериментальні свідчення того, що здатність БС спричиняти закривання продихів зумовлена посиленням під їх впливом синтезу етилену. Останній спричиняє утворення пероксиду водню і оксиду азоту, як сигнальних посередників, необхідних для закривання продихів (Jartova et al., 2019). Водночас у *Arabidopsis thaliana* встановлена наявність іншого сигнального шляху БС, що так само викликає закривання продихів. Як уже зазначалося, на різних об'єктах встановлена здатність БС спричиняти активацію НАДФН-оксидази. У замикаючих клітинах листків арабідопсису це призводить до збільшення вмісту пероксиду водню (Xia et al., 2009; Ma et al., 2020). Надалі під його впливом відбувається активація ферментів синтезу сірководню – L- і D-цистеїндесульфгідраз, а накопичений сірководень, взаємодіючи з білками певних іонних каналів, спричиняє закривання продихів (Ma et al., 2020). Проте залишається неясним, чи пов'язані між собою NO і H₂S-залежні шляхи впливу БС на стан продихів.

Сольовий стрес. На рослинах арабідопсису встановлено, що транскрипція гена рецептора БС *BR11* і гена корецептора *BR11 BAK1* значно посилюється за умов сольового стресу, що свідчить про позитивну регуляцію БС-сигналіngu сольовим стресом (Liu et al., 2020).

Водночас у мутантів арабідопсису за окремими генами БС-сингналінгу за умов слабого сольового стресу ростові показники перевершували величини, характерні для рослин дикого типу. З іншого боку, за дії сильного сольового стресу лінії з надекспресією генів *BRI1* і *BAK1* виявляли більшу стійкість порівняно з рослинами Col-0. Показано, що у реалізацію ефектів БС залучаються путресцин та інші поліаміни. БС впливають на синтез поліамінів і на утворення пероксиду водню у реакції окиснення путресцину діаміноксидазою (Liu et al., 2020). Ймовірно, помірні кількості пероксиду водню, утворюваного таким чином, може виступати у ролі сигналу, що індукує стійкість, водночас надлишковий його вміст спричиняє ефект окиснювального стресу. Варто зауважити, що БС, як уже зазначалося, можуть викликати утворення H_2O_2 й іншим шляхом – за рахунок підвищення активності НАДФН-оксидази (Xia et al., 2009; Колупаєв и др., 2014). Проте, можлива функціональна взаємодія різних шляхів утворення АФК та їх ймовірне значення у зрушеннях редокс-гомеостазу за дії БС поки що спеціально не досліджувалися.

В цілому в літературі накопичений значний обсяг даних про вплив екзогенних БС на солестійкість рослин, у багатьох дослідженнях ефекти БС пов'язують зі змінами редокс-гомеостазу. При цьому встановлений позитивний ефект як обприскування рослин, так і обробки насіння розчинами БС (Vázquez et al., 2019). Зокрема, передпосівна обробка насіння підвищувала солестійкість рису, кукурудзи, ячменю, люцерни, нуту, гороху, проса (Anuradha, Rao, 2001; 2003; Ali et al., 2007; Zhang et al., 2007; Arora et al., 2008; Tabur, Demir, 2009; Shahid et al., 2011). Ефективність фоліарної обробки рослин для підвищення їх солестійкості доведена на прикладі пшениці, рису, перцю, гірчиці, салату, кавунів та інших видів (Houimli et al., 2010; Ekinçi et al., 2012; Alyemeni et al., 2013; Talaat, Shawky, 2013; Reyes et al., 2015; Vázquez et al., 2019).

Протекторний вплив 28-гомобрасинолідів і 24-ЕБЛ на рослини кукурудзи за дії засолення виявлявся у зменшенні співвідношення вмісту Na^+/K^+ , попередженні окиснювальних пошкоджень, підвищенні активності антиоксидантних ферментів (пероксидази, каталази, дегідроаскорбатредуктази та ін.), збільшенні вмісту проліну, гліцинбетаїну, флавоноїдів (Rattan et al., 2020). Обробка 24-ЕБЛ пом'якшувала вплив сольового стресу на рослини сої (Soliman et al., 2020). Під її впливом відзначалося підвищення

активності СОД, глутатіонредуктази і каталази. Також зафіксовано збільшення вмісту токоферолів, фенольних сполук і флавоноїдів.

Передобробка рослин картоплі 24-ЕБЛ і 28-гомобрасинолідом підвищувала їх солестійкість, при цьому спостерігався ефект «праймінгу»: підвищення стійкості до засолення відзначалося не лише одразу після обробки БС, а й через певний час після цього (Ефимова и др., 2018). Під впливом БС виявлено зменшення спричинюваного сольовим стресом накопичення продукту пероксидного окиснення ліпідів малонового діальдегіду, при цьому однак активність СОД і пероксидази не змінювалася, хоча зростав вміст низькомолекулярних протекторів – каротиноїдів і проліну. З іншого боку, при дослідженні впливу 24-ЕБЛ на солестійкість рослин ріпаку встановлено, що його захисні ефекти (збільшення ростових показників на фоні стресу, підвищення вмісту води у листках, кількості фотосинтетичних пігментів, зниження вмісту малонового діальдегіду), навпаки, супроводжувалися зменшенням стресіндукованого накопичення проліну, а також вторинних метаболітів – фенолів і флавоноїдів (Ефимова и др., 2014). За умов сольового стресу обробка 24-ЕБЛ знижувала вміст проліну в листках рослин проса, водночас після обробки рослин 24-ЕБЛ підвищувалась активність антиоксидантних ферментів – супероксиддисмутази, каталази і гваяколпероксидази (Вайнер и др., 2014а). Ймовірно, запуск тих чи інших протекторних систем під впливом БС залежить від видових особливостей рослин і ступеня стресового навантаження.

На прикладі рослин різних видів встановлено, що БС за умов сольового стресу залучаються до регулювання глутатіонування білків і окиснювально-відновного балансу в хлоропластах. В цілому за певних умов БС можуть істотно впливати на метаболізм глутатіону і аскорбату і сприяти збільшенню пулу цих відновників (Tanveer et al., 2018).

У роботі Talaat та Shawky (2012) показано, що 24-ЕБЛ попереджав спричинюваний дією солі окиснювальний стрес у рослин пшениці. При цьому під впливом БС підвищувалися індекс стійкості мембран, інтенсивність фотохімічних реакцій фотосинтезу, відносний вміст води і кількість хлорофілу у листках. Також 24-ЕБЛ запобігав пригніченню активності ді- та поліаміноксидаз, вказуючи на позитивний зв'язок між розвитком солестійкості та накопиченням поліамінів. Як зазначалося вище, на залучення поліамінів у реалізацію ефектів БС за

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

умов сольового стресу вказують й інші результати (Liu et al., 2020), водночас надмірне окиснення поліамінів само по собі може підсилювати негативну дію стресорів.

На рослинах арабідопсису показано, що обробка 24-ЕБЛ попереджала спричинюваний сольовим стресом ефект зниження активності альтернативної оксидази, при цьому інгібітор ефектів БС брасинозол знижував активність цього ферменту (Derevyanchuk et al., 2013). Авторами зроблено висновок про роль БС у підтриманні альтернативного дихання і попередженні тим самим окиснювальних пошкоджень у рослин арабідопсису за умов сольового стресу.

Обробка листків рослин гірчиці 28-гомобрасинолідом послаблювала спричинюване NaCl пригнічення активності нітратредуктази та карбоангідрази, стабілізувала вміст хлорофілу, швидкість фотосинтезу і продуктивність рослин за умов сольового стресу (Alyemeni et al., 2013).

Важкі метали. В окремих дослідженнях повідомляється про посилення синтезу БС рослинами за дії важких металів та металоїдів. Так, показано, що у рослин *Brassica juncea* за токсичного впливу посилювався синтез БС, зокрема, кастастерону та епібрасиноліду (Kanwar et al., 2012; 2015). У великій кількості публікацій показаний стрес-протекторний вплив екзогенних БС за дії важких металів (Rajewska et al., 2016; Bucker-Neto et al. 2017; Zhou et al., 2018; Sharma et al., 2020). Наприклад, обробка 24-ЕБЛ підвищувала стійкість квасолі до Cd за рахунок збільшення активності антиоксидантних ферментів (Rady, 2011). Подібним чином застосування 24-ЕБЛ зменшувало пошкодження *Solanum lycopersicum*, спричинювані дією Cd, посилюючи антиоксидантну активність (Nayat et al., 2012). Під впливом БС знижувався вміст пероксиду водню та підвищувалася активність СОД, каталази і пероксидази у *Raphanus sativus* за токсичної дії міді (Кароог et al., 2016). Схожим чином екзогенне застосування кастастерону підвищувало активність антиоксидантних ферментів та вміст неферментативних антиоксидантів у рослин *B. juncea* у відповідь на токсичний вплив міді (Yadav et al., 2018). У цього ж виду за обробки 24-ЕБЛ відзначалося підвищення активності антиоксидантних ферментів на фоні токсичного впливу нікелю (Kanwar et al., 2013). Схожими були ефекти і у *Raphanus sativus* за обробки 24-ЕБЛ і наступної дії нікелю (Sharma et al., 2011). У рослин огірка, оброблених 24-ЕБЛ, відзначалося підвищення акти-

вності СОД, каталази і гваяколпероксидази за стресового впливу міді (Fariduddin et al., 2013). Стабілізація або підвищення активності СОД, каталази, гваяколпероксидази і глутатіонредуктази на фоні дії кадмію спостерігалися у рослин *Trigonella foenumgraecum*, оброблених 24-ЕБЛ (Swamy et al., 2011).

Додавання 24-ЕБЛ (5 нМ) у середовище МС збільшувало стійкість розсади томатів до стресу, індукованого наночастинками ZnO за рахунок підвищення активності антиоксидантних ферментів (Li et al., 2016).

Ефекти БС на прояв токсичного впливу свинцю, кадмію та міді вивчали у водоростей *Chlorella vulgaris*. За обробки БС відзначався підвищений рівень антиоксидантних ферментів (каталази, аскорбатпероксидази і глутатіонредуктази), а також вищий вміст глутатіону, аскорбінової кислоти та каротиноїдів (Bartwal, Aroga, 2019).

Одним з механізмів впливу БС на стійкість рослин до дії важких металів може бути активація ними синтезу дегідринів. На проростках пшениці показана здатність 24-ЕБЛ індукувати дворазове накопичення дегідрину з мол. м. 28 кДа в нормальних умовах та спричинити додаткове зростання вмісту цього білка за дії ацетату кадмію (Аллагулова и др., 2015). Такий ефект БС, за даними авторів, опосередкований АБК, оскільки усувався за обробки проростків інгібітором її синтезу флуридоном. Посилення синтезу та накопичення дегідринових білків відзначається за дії різних важких металів. Цей ефект розглядається як захисний механізм, оскільки деякі дегідрини мають металозв'язувальні властивості, зумовлені наявністю доменів, багатих на гістидин (Hara et al., 2010; Nanin et al., 2011). Інші протекторні ефекти дегідринів можуть бути пов'язані з виявленою у них здатністю нейтралізувати стрес-індуковане накопичення АФК (Hara et al., 2013).

Передпосівне замочування насіння і обприскування вегетуючих рослин препаратом Епін-Екстра (діюча речовина 24-ЕБЛ) позитивно впливали на фізіологічний стан столового буряка і солодкого перцю при їх вирощуванні на ґрунтах, забруднених свинцем і кадмієм. При цьому підвищувалася продуктивність рослин і знижувався вміст важких металів у готовій продукції як буряка, так і перцю (Титов и др., 2011).

В умовах забруднення Рb застосування Епін-Екстра покращувало ростові показники кореневої системи крес-салату (Грабовская,

2018). Також відзначався захисний вплив БС на пул хлорофілів.

У цілому позитивний вплив екзогенних БС на рослини, що зазнають дії токсичної важких металів, пояснюють переважно стабілізацією вмісту фотосинтетичних пігментів та активацією системи антиоксидантного захисту, зокрема, підвищенням активності антиоксидантних ферментів, вмісту низькомолекулярних антиоксидантів та посиленням синтезу фітохелатинів, а також білків дегідринів (Choudhary et al., 2012; Аллагулова и др., 2015; Rajewska et al., 2016). Ще однією важливою складовою захисної дії БС є обмеження під їх впливом накопичення важких металів у тканинах рослин. Так, за обробки брасиностероїдами у рослин редьки та рису відзначалося помітне зниження вмісту хрому, а отже зменшення його токсичного впливу (Sharma et al., 2016).

Фізіологічна активність похідних БС

За останні десятиліття накопичено багато фактів, які свідчать про участь практично всієї гормональної системи рослин в реалізації рістстимулюючих і стрес-протекторних ефектів брасиностероїдів. При стимуляції ростових процесів відзначено синергічну взаємодію БС та гіберелінів, БС і ауксинів (Vajguz, Nayat, 2009). Також отримані експериментальні дані про перетин сигнальних шляхів БС і саліцилової кислоти, зумовлений участю білка NPR1 у трансдукції сигналів обох фітогормонів (Divi et al., 2010).

Відомості про функціональну взаємодію БС з іншими фітогормонами спонукають дослідників до синтезу кон'югатів БС з різними ФАР. Так, проведені синтез і оцінка фізіологічної активності кон'югатів БС з індолілоцтовою кислотою (Litvinovskaya et al., 2013). Такі кон'югати чинили стимулюючу дію на ріст стебел і накопичення біомаси проростків пшениці, при цьому рістстимулюючий ефект кожного з гормонів, взятих окремо або у вигляді суміші, поступався за величиною дії складноефірного кон'югату, в якому обидва фітогормональні компоненти зв'язані хімічно.

В Інституті біоорганічної хімії НАН Білорусі були синтезовані кон'юганти 24-ЕБЛ та 24-епікастостерону (ЕКС) з саліциловою кислотою. Для оцінки фізіологічної активності БС, модифікованих залишком саліцилової кислоти, порівнювали вплив 24-ЕБЛ, 24-ЕКС та їх кон'югатів з саліциловою кислотою на теплостійкість молодих рослин проса (Litvinovskaya et al., 2016). Досліджували БС в діапазоні концентрацій від 10^{-8} до 10^{-6} М підвищували теплос-

тійкість проростків. Максимальний ефект БС проявлявся при використанні концентрації 10^{-7} М. При цьому позитивні ефекти кон'югатів 24-ЕБЛ і 24-ЕКС з саліциловою кислотою за використання концентрацій 10^{-8} і 10^{-7} М були вищими порівняно з ефектами 24-ЕБЛ і 24-ЕКС у відповідних концентраціях. Примітно, що суміші БС з саліциловою кислотою в концентраціях 10^{-8} і 10^{-7} М не чинили позитивного впливу на теплостійкість проростків проса, а у вищій концентрації ці суміші знижували виживаність проростків після прогріву.

Таким чином, ефекти кон'югатів БС і СК істотно відрізнялися від ефектів суміші БС і саліцилової кислоти. Можливо, що ці відмінності пов'язані з тим, що з кон'югатів відбувається поступове вивільнення вільних БС і саліцилової кислоти, в той час як при одночасному введенні двох фітогормонів проявляється їх антагонізм (Litvinovskaya et al., 2016). Такий ефект може бути пов'язаний з наявністю спільних сигнальних посередників, задіяних в трансдукції сигналів цих фітогормонів в генетичний апарат клітини.

Також порівнювали вплив БС і їх кон'югатів з саліциловою кислотою на стійкість рослин проса до сольового стресу. Встановлено, що обробка рослин проса БС, модифікованими залишком СК, чинила більш істотний протекторний ефект порівняно з відповідними концентраціями звичайних БС, а також саліцилової кислоти (Litvinovskaya et al., 2016). В умовах сольового стресу кон'югати 24-ЕБЛ і 24-ЕКС також більш ефективно у порівнянні з вихідними БС і СК запобігали розвитку окиснювальних пошкоджень рослин проса. Це виявлялося в меншому вмісті продукту ПОЛ малонового діальдегіду в рослинах, оброблених БС, модифікованих залишком саліциловою кислотою, порівняно з рослинами варіантів з обробкою звичайними БС і саліциловою кислотою, як без стресу, так і після дії засолення.

Можна вважати, що поєднання екзогенних стресових фітогормонів – БС і саліцилової кислоти – в формі кон'югатів індукує ширший спектр захисних реакцій, ніж БС і саліцилат окремо.

Як уже зазначалося, в трансдукції сигналів БС і саліцилової кислоти задіяний білок NPR1. Проте залишається неясним, як взаємодіють шляхи сигналігу, пов'язані з NPR1 і АФК. Останнім часом отримані відомості про те, що мономерізація (відновлення) NPR1 відбувається після спричинюваного СК «окиснювального вибуху» і наступного за ним збільшення вмісту

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

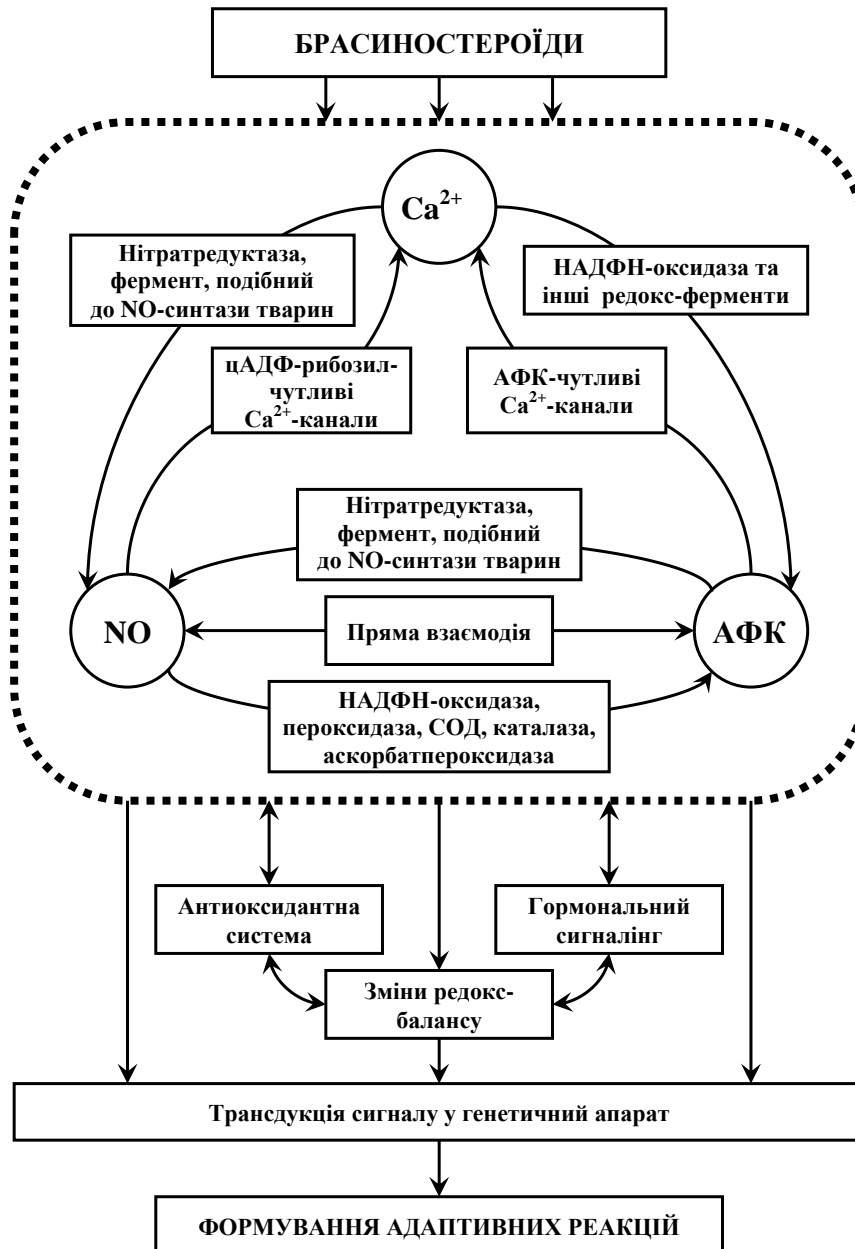


Рис. 3. Участь сигнальних посередників у формуванні адаптивних реакцій, індукованих БС. БС-сигнал спричиняє відкриття кальцієвих каналів та активацію ферментів, що генерують АФК і NO. Між сигналами Ca^{2+} , АФК і NO відбувається взаємодія, яка підсилює і диференціює вихідний сигнал. Це призводить до змін редокс-гомеостазу, зрушень в гормональній системі в цілому, передачі відповідних сигналів в генетичний апарат і формування адаптивних реакцій.

[Fig. 3. Participation of signaling mediators in formation of adaptive response induced by BS.

The BS signal causes the opening of calcium channels and the activation of enzymes that generate ROS and NO. Between the signals of Ca^{2+} , ROS and NO the interaction occurs that amplifies and differentiates the primary signal. This leads to the changes in redox homeostasis, modifications in the hormonal system as a whole, the transduction of appropriate signals into the genetic apparatus and the formation of adaptive responses.]

відновників (Peleg-Grossman et al., 2012). Таким чином, ймовірно, АФК і NPR1 є складовими єдиної мережі СК-сигналінгу і, можливо, сигналізації БС. При цьому стресор може викликати збільшення вмісту СК і БС в клітинах, що, в свою чергу, індукує генерацію АФК і у відпо-

відь накопичення відновників, зокрема, тіоредоксину, здатного відновлювати NPR1 (An, Mou, 2011).

Цілком природно, що для більш глибокого розуміння механізмів стрес-протекторної дії БС, модифікованих залишком СК, необхідні

детальніші дослідження феноменології їх впливу на конкретні захисні системи рослин, а також спеціальні дослідження щодо з'ясування компонентів передачі в генетичний апарат рослин сигналів, індукованих цими сполуками.

Таким чином, БС можна розглядати як ключові біорегулятори рослин, фізіологічна активність яких найбільш виразно виявляється за стресових умов. Останніми роками значення БС-сигналіngu в адаптивних процесах у рослин доведено молекулярно-генетичними методами. Зокрема, показано посилення експресії генів гена рецептора і корецептора БС BRI1 і BAK1 за стресових умов (Liu et al., 2020). Також встановлений зв'язок між станом білків БС-сигналіngu BZR1 та BES1 та розвитком певних адаптивних реакцій. Виявлено, що накопичення дефосфорильованих форм цих білків сприяє експресії відповідних генів і утворенню транскрипційних факторів CBF1 та CBF2, під контролем яких перебуває формування стійкості до стресорів, зокрема, холоду (Li et al., 2017). Крім того, доведено, що БС викликають збільшення кількості транскриптів генів *CBF5* та *DREB*, які є важливими для посухостійкості рослин (Ahammed et al., 2020).

Фізіологічні ефекти БС реалізуються у тісній взаємодії з іншими фітогормонами, насамперед, з ключовим стресовим фітогормоном АБК. Встановлена здатність БС індукувати синтез АБК, також у присутності БС посилюється експресія генів сигналіngu АБК (Wang et al., 2019b). Ймовірно, у реалізації дії БС відіграють роль білки, що задіяні у процесах трансдукції сигналів інших стресових фітогормонів, зокрема, білок NPR1, який вважається ключовим у передачі сигналі саліцилової кислоти в генетичний апарат рослинних клітин.

Іншими новими аспектами механізмів стрес-протекторної дії БС є доведення ролі основних сигнальних посередників у прояві фізіологічної активності БС. Ймовірно, вплив БС на рослині клітини у першу чергу викликає зміни кальцієвого гомеостазу (рис. 3). Іони кальцію прямо або опосередковано активують НАДФН-оксидазу. Напевно, одночасно відбувається і активація ферментів, що генерують оксид азоту (ферменту, подібного до NO-синтази тварин, і нітратредуктази). Про це свідчить транзиторне підвищення вмісту NO в клітинах за дії екзогенного 24-ЕБЛ, яке нівелювалося інгібіторами двох вказаних ферментів (Карпець, Колупаєв, 2018). АФК і оксид азоту можуть посилювати сигнали один одного, а та-

кож сприяти додатковому надходженню кальцію у цитозоль. АФК і NO модифікують власні білкові мішені, серед яких можуть бути як звичайні ферменти (наприклад, антиоксидантні), так і ферменти, які обслуговують сигнальні мережі (наприклад, різні протеїнкінази), а також фактори регуляції транскрипції (Ago et al., 2016). Таким чином, сигнали активних форм кисню і азоту прямо або шляхом впливу на експресію генів можуть спричиняти зміни активності ферментів, які забезпечують реалізацію ключових захисних реакцій, індукованих БС.

Встановлено, що БС спричиняють розвиток широкого спектра адаптивних реакцій, серед яких особливо важливою є активація багатьох компонентів антиоксидантної системи, регуляція синтезу стресових метаболітів (проліну, поліамінів, гліцинбетаїну та ін.), а також посилення синтезу ряду стресових білків, зокрема, дегідринів. Важливо відзначити, що окремі стресові метаболіти (пролін, поліаміни та ін.) є не тільки протекторними речовинами, а й самі здатні виступати у ролі модифікаторів сигнальних процесів. Таким чином, вплив БС на їх синтез може бути окремим і поки що дуже слабо дослідженим механізмом реалізації їх біологічної активності.

В цілому, можна констатувати, що, незважаючи на широку феноменологію стрес-протекторних ефектів БС, їх потенціал для регуляції стійкості рослин дотепер залишається недооціненим. Водночас поява нових фундаментальних знань про механізми фізіологічної дії БС створює нові можливості для практичного використання БС як адаптогенів культурних рослин.

ЛІТЕРАТУРА

- Авальбаєв А.М., Юлдашев Р.А., Шакирова Ф.М. 2006. Физиологическое действие фитогормонов класса брассиностероидов на растения. Успехи соврем. биологии. 126 (2) : 192-200.
- Аллагулова Ч.Р., Масленникова Д.Р., Авальбаєв А.М., Федорова К.А., Юлдашев Р.А., Шакирова Ф.М. 2015. Влияние 24-эпибрассинолида на рост растений пшеницы и содержание дегидринов в условиях кадмиевого стресса. Физиология растений. 62 (4) : 499-505.
- Будькина Н.П., Шибеева Т.Г., Титов А.Ф. 2012. Влияние эпина экстра – синтетического аналога 24-эпибрассинолида на стрессоустойчивость и продуктивность растений огурца (*Cucumis sativus* L.). Труды Карельского научного центра РАН. 2 : 47-55.

ИНДУКОВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

- Будькина Н.П., Шибаева Т.Г., Титов А.Ф. 2013. Эффективность препарата Эпин-экстра при выращивании сладкого перца (*Сарсісум annuum L.*) в защищенном грунте в условиях северо-запада России. *Агрохимия*. 11 : 38-44.
- Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Хрипач В.А. 2014а. Раздельное и совместное влияние 24-эпибрасинолида и пролина на антиоксидантную систему растений проса при солевом стрессе. *Физиология растений и генетика*. 46 (5) : 428-436.
- Вайнер А.А., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Хрипач В.А. 2014б. Индуцирование солеустойчивости 24-эпибрасинолидом проростков проса (*Panicum miliaceum*) с участием активных форм кислорода. Доклады Национальной академии наук Беларуси. 58 (4) : 67-70.
- Грабовская Н.И. 2018. Защитное действие эпина на растения в условиях загрязнения среды свинцом на примере кресс-салата (*Lepidium sativum*). Приоритетные векторы развития промышленности и сельского хозяйства. 1 (3) : 57-61.
- Грабовская Н.И., Бабенко О.Н. 2020. Протекторное действие на растения препаратов, содержащих брасиностероиды, в условиях загрязнения среды свинцом (обзор). *Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология*. 13 (2) : 129-163.
- Дмитрієв О.П., Кравчук Ж.М. 2005. Активні форми кисню та імунітет рослин. *Цитологія і генетика*. 39 (4) : 64-74.
- Ефимова М.В., Савчук А.Л., Хасан Дж.А.К., Литвиновская Р.П., Хрипач В.А., Холодова В.П., Кузнецов В.В. 2014. Физиологические механизмы повышения солеустойчивости растений рапса брасиностероидами. *Физиология растений*. 61 (6) : 778-789.
- Ефимова М.В., Хрипач В.А., Бойко Е.В., Малофий М.К., Коломейчук Л.В., Мурган О.К., Видершпан А.Н., Мухаматдинова Е.А., Кузнецов В.В. 2018. Индуцированный брасиностероидами прайминг растений картофеля снижает окислительный стресс и повышает солеустойчивость. Доклады АН. 478 (6) : 723-726.
- Ильковец И.М., Соколовский С.Г., Найт М.Р., Волотовский И.Д. 1999. Фитогормональный контроль концентрации ионизированного Ca^{2+} в цитоплазме растительной клетки. *Весці НАН Беларусі. Сер. біол. навук*. 3 : 58-62.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. 2018. Участие оксида азота в индуцировании теплоустойчивости коллеоптилей пшеницы 24-эпибрасинолидом: функциональное взаимодействие по с афк и ионами кальция. *Физиология растений*. 65 (2) : 111-120.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Швиденко Н.В., Карпец Ю.В. 2012. Индукция теплоустойчивости коллеоптилей пшеницы салициловой и янтарной кислотами: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода. *Прикл. биохимия и микробиология*. 48 (5) : 550-556.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И., Хрипач В.А. 2014. Активные формы кислорода и ионы кальция в реализации стресс-протекторного действия брасиностероидов на растительные клетки. *Прикл. биохимия и микробиология*. 50 (6) : 593-598.
- Колупаев Ю.Е., А.А. Вайнер, Т.О. Ястреб, А.И. Обозный, В.А. Хрипач 2015. Роль ионов Са в индуцировании теплоустойчивости коллеоптилей пшеницы брасиностероидами. *Ukr. Biochem. J.* 87 (1) : 127-133.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А. 2014. Механизмы стресспротекторного влияния брасиностероидов на растения. *Агрохимия*. 7 : 69-84.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 2014. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений. *Ukr. Biochem. J.* 86 (4) : 18-35.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 2019. Активные формы кислорода, антиоксиданты и устойчивость растений к действию стрессоров. Киев : 277 с.
- Кравец В.С., Кретинин С.В., Деревянчук М.В., Драч С.В., Литвиновская Р.П., Хрипач В.А. 2011. Влияние низких температур на уровень эндогенных брасиностероидов. *Доповіди НАН України*. 8 : 155-159.
- Кравец В.С., Дерев'янчук М.В., Хрипач В.О. 2017. Брасиностероїди у регуляції метаболізму рослин. *Луцьк* : 112 с.
- Кретинин С.В., Бондаренко О.М., Кравец В.С., Хрипач В.А., Кухарь В.П. 2015. Роль кальция в реализации биологического действия эпибрасинолида в метаболизме клеток трансгенных растений табака *сах1*. *Доповіди НАН України*. 9 : 105-112.
- Лукаткин А.С., Каштанова Н.Н., Духовскис П. 2013. Влияние эпибрасинолида на термоустойчивость проростков кукурузы. *Агрохимия*. 6 : 24-31.
- Медведев С.С. 2018. Принципы формирования и распространения кальциевого сигнала в растительной клетке. *Физиология растений*. 65 (6) : 403-417.
- Прусакова Л.Д., Чижова С.И. 2005. Применение брасиностероидов в экстремальных для растений условиях. *Агрохимия*. 7 : 87-94.
- Скатерная Т.Д., Харченко О.В., Кретинин С.В., Копыч В.Н., Литвиновская Р.П., Чашина Н.М., Хрипач В.А., Кравец В.С. 2012. Влияние 24-эпибрасинолида на биосинтез белка в проростках кукурузы при холодовом стрессе. Доклады НАН Беларусі. 56 (2) : 63-68.
- Стрельцова Д.Е., Черныш М.А., Гриусевич П.В., Демидчик В.В. 2019. Негеномные эффекты стероидных гормонов: роль ионных каналов. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 3 : 3-12.

- Титов В.Н., Смыслов Д.Г., Дмитриева Г.А., Болотова О.И. 2011. Регуляторы роста растений как биологический фактор снижения уровня тяжелых металлов в растении. Вестник Орловского государственного аграрного университета. 4 (31): 4-6.
- Шкляревський М.А., Тарабан Д.А., Павлов Ю.П., Карпець Ю.В. 2019. Індукування неспецифічної стійкості сіянців сосни звичайної дією 24-епібрасиноліду. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (48) : 75-86.
- Aghdam M.S., Mohammadkhani N. 2014. Enhancement of chilling stress tolerance of tomato fruit by post-harvest brassinolide treatment. Food Bioprocess Technol. 7 (3) : 909-914.
- Ahammed G.J., Li X., Liu A., Chen S. 2020. Brassinosteroids in plant tolerance to abiotic stress. Journal of Plant Growth Regul. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10098-0>
- Ali B., Hayat S., Ahmad A. 2007. 28-homobrassinolide ameliorates the saline stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.). Environ Exp Bot. 59 : 217-223.
- Alyemeni M.N., Hayat S., Wijaya L., Anaji A. 2013. Foliar application of 28-homobrassinolide mitigates salinity stress by increasing the efficiency of photosynthesis in *Brassica juncea*. Acta Bot. Bras. 27 : 502-505.
- An C., Mou Z. 2011. Salicylic acid and its function in plant immunity. J. Integr. Plant Biol. 53 : 412-428.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2001. Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.). Plant Growth Regul. 33 : 151-153.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2003. Application of brassinosteroids to rice seeds (*Oryza sativa* L.) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increased nitrate reductase activity. Plant Growth Regul. 40 : 29-32.
- Anwar A., Liu Y., Dong R., Bai L., Yu X., Li Y. 2018. The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: a review. Biol. Res. 51 : 46. <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0195-2>
- Arora N., Bhardwaj R., Sharma P., Arora H.K. 2008. Effects of 28-homobrassinolide on growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities in seedlings of *Zea mays* L. under salinity stress. Acta Physiol. Plant. 30 : 833-839.
- Arora D., Jain P., Singh N., Kaur H., Bhatla S.C. 2016. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. Free Radical Res. 50 : 291-303.
- Bajguz A. 2011. Brassinosteroids – occurrence and chemical structures in plants. In: Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone (eds. Hayat S., Ahmad A.) Springer Science+Business Media B.V., pp. 1-28.
- Bajguz A., Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. Plant Physiol. Biochem. 47 : 1-8.
- Bartoli C.G., Casalongue B., Simontacchia M., Marquez-Garcia B., Foyer C.H. 2013. Interactions between hormone and redox signalling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress. Environ. Exp. Bot. 94 : 73-88.
- Bartwal A., Arora S. 2020. Brassinosteroids: molecules with myriad roles. In: Co-Evolution of Secondary Metabolites (eds. Mérillon J.-M., Ramawat K.G.). Springer Nature Switzerland A.G., pp. 869-895. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_18
- Baxter A., Mittler R., Suzuki N. 2014. ROS as key players in plant stress signalling. J. Exp. Bot. 65 (5) : 1229-1240.
- Bishop G.J., Yokota T. 2001. Plants steroid hormones, brassinosteroids: current highlights of molecular aspects on their synthesis/metabolism, transport, perception and response. Plant Cell Physiol. 42 (2) : 114-120.
- Bucker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. Genet. Mol. Biol. 40 (suppl 1) : 373-386.
- Cano-Delgado A., Yin Y.H., Yu C., Vafeados D., Mora-Garcia S., Cheng J.C., Nam K.H., Li J.M., Chory J. 2004. BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in *Arabidopsis*. Development. 131 (21) : 5341-5351.
- Chen Z.-Y., Wang Y.-T., Pan X.-B., Xi Z.-M. 2019. Amelioration of cold-induced oxidative stress by exogenous 24-epibrassinolide treatment in grapevine seedlings: toward regulating the ascorbate-glutathione cycle. Sci Horticult. 244 : 379-387.
- Choudhary S.P., Yu J.-Q., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.-S.P. 2012. Benefits of brassinosteroid crosstalk. Trends Plant Sci. 17 (10) : 594-605.
- Chung Y., Choe S. 2013. The regulation of brassinosteroid biosynthesis in *Arabidopsis*. Critical Rev. Plant Sci. 32 : 396-410.
- Corpas F.J., Barroso J.B. 2017. Nitric oxide synthase-like activity in higher plants. Nitric Oxide. 68 : 5-6.
- Courtois C., Besson A., Dehan J., Bourque S., Dobrowolska G., Pugin A., Wendehenne D. 2008. Nitric oxide signalling in plants: interplays with Ca²⁺ and protein kinases. J. Exp. Bot. 59 : 155-163.
- Cui J.X., Zhou Y.H., Ding J.G., Xia X.J., Shi K., Chen S.C., Asami T., Chen Z., Yu J.Q. 2011. Role of nitric oxide in hydrogen peroxide-dependent induction of abiotic stress tolerance by brassinosteroids in cucumber. Plant Cell Environ. 34 : 347-358.
- Cukor J., Rasáková N.M., Linda R., Linhart L., Gutsch M.R., Kunes I. 2018. effects of brassinosteroid application on seed germination of scots pine

- under standard and heat stress conditions. *Baltic Forestry*. 24 (1) : 60-67.
- Demidchik V., Cuin T.A., Svistunenko D., Smith S.J., Miller A.J., Shabala S., Sokolik A., Yurin V. 2010. Arabidopsis root K⁺ efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *J. Cell Sci.* 123 : 1468-1479.
- Deng X.-G., Zhu T., Zou L.-J., Han X.-Y., Zhou X., Xi D.-H., Zhang D.-W., Lin H.-H. 2016. Orchestration of hydrogen peroxide and nitric oxide in brassinosteroid-mediated systemic virus resistance in *Nicotiana benthamiana*. *Plant J.* 85 : 478-493.
- Derevyanchuk M.V., Grabelnyh O.I., Litvinovskaya R.P., Voinikov V.K., Sauchuk A.L., Khripach V.A., Kravets V.S. 2014. Influence of brassinosteroids on plant cell alternative respiration pathway and antioxidant systems activity under abiotic stress conditions. *Biopolym. Cell.* 30 (6) : 436-442.
- Divi U.K., Rahman T., Krishna P. 2010. Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. *BMC Plant Biology*. 10 : 151-164.
- Ekinci M., Yildirim E., Atatu A.D., Turan M. 2012. Mitigation of salt stress in lettuce (*Lactuca sativa* L. var. Crispa) by seed and foliar 24-epibrassinolide treatments. *HortScience*. 47 : 631-636.
- Eremina M., Unterholzner S.J., Rathnayake A.I., Castellanos M., Khan M., Kugler K.G., May S.T., Mayer K.F.X., Rozhon W., Poppenberger B. 2017. Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing tolerance of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 114 (6) : 1038-1039.
- Fariduddin Q., Khanam S., Hasan S.A., Ali B., Hayat S., Ahmad A. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on the drought stress-induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L. *Acta Physiol. Plant* 31 (5) : 889-897.
- Fariduddin Q., Khalil R.R. A.E., Mir B.A., Yusuf M., Ahmad A. 2013. 24-Epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress. *Environ. Monit. Assess.* 185 : 7845-7856.
- Farnese F.S., Menezes-Silva P.E., Gusman G.S., Oliveira J.A. 2016. When bad guys become good ones: the key role of reactive oxygen species and nitric oxide in the plant responses to abiotic stress. *Front. Plant Sci.* 7 : 471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00471>
- Flores T., Todd C.D., Tovar-Mendez A., Dhanoa P.K., Correa-Aragunde N., Hoyos M.E., Brownfield D.M., Mullen R.T., Lamattina L., Polacco J.C. 2008. Arginase-negative mutants of Arabidopsis exhibit increased nitric oxide signaling in root development. *Plant Physiol.* 147 : 1936-1946.
- Foyer C.H., Noctor G. 2009. Redox Regulation in Photosynthetic Organisms: Signaling, Acclimation, and Practical Implications. *Antioxid. Redox Signal.* 11 : 861-906.
- Fridman Y., Savaldi-Goldstein S. 2013. Brassinosteroids in growth control: How, when and where. *Plant Sci.* 209 : 24-31.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 909-930.
- Gruszka D. 2013. The brassinosteroid signaling pathway – new key players and interconnections with other signaling networks crucial for plant development and stress tolerance. *Int. J. Mol. Sci.* 14 : 8740-8774.
- Gupta K.J., Kaiser W.M. 2010. Production and scavenging of nitric oxide by barley root mitochondria. *Plant Cell Physiol.* 51 : 576-584.
- Gupta P., Seth C.S. 2020. Interactive role of exogenous 24 Epibrassinolide and endogenous NO in *Brassica juncea* L. under salinity stress: Evidence for NR-dependent NO biosynthesis. *Nitric Oxide*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2020.01.014>
- Hancock J.T., Whiteman M. 2014. Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee?. *Plant Physiol. Biochem.* 78 : 37-42.
- Hanin M., Brini F., Ebel C., Toda Y., Takeda S., Masmoudi K. 2011. Plant dehydrins and stress tolerance. *Plant Signal. Behav.* 10 : 1503-1509.
- Hara M. 2010. The multifunctionality of dehydrins. *Plant Signal. Behav.* 5 : 503-508.
- Hara M., Kondo M., Kato T. 2013. A KS-type dehydrin and its related domains reduce Cu-promoted radical generation and the histidine residues contribute to the radical reducing activities. *J. Exp. Bot.* 64 : 1615-1624.
- Hartung W., Wilkinson S., Davies W.J. 1998. Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary site of action at the guard cell. *J. Exp. Bot.* 49. 361-367.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M. 2013. Plant Response to Salt Stress and Role of Exogenous Protectants to Mitigate Salt-Induced Damages. In: *Eco-physiology and responses of plants under salt stress* (eds. Ahmad P., Azooz M.M., Prasad M.N.V.). Springer, pp. 25-87.
- Hayat S., Alyemeni M.N., Hasan S.A. 2012. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 19 (3) : 325-335.
- Hayat S., Hasan S.A., Yusuf M., Hayat Q., Ahmad A. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vigna radiata*. *Environ. Exp. Bot.* 69 : 105-112.
- Hedrich R. 2012. Ion channels in plants. *Physiol. Rev.* 92 : 1777-1811.

- Houimli S.I.M., Denden M., Mouhandes B.D. 2010. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress. *Eurasia J. Biosci.* 4 : 96-104.
- Hu W.-H., Yan X.-H., Xiao Y.-A., Zeng J.-J., Qi H.-J., Ogwenio J.O. 2013. 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annum*. *Sci. Hortic.* 150 : 232-237.
- Janicka M., Reda M., Czyzewska K., Kabala K. 2018. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Funct. Plant Biol.* 45 (4) : 428-439.
- Jiroutova P., Oklestkova J., Strnad M. 2018. Crosstalk between Brassinosteroids and ethylene during plant growth and under abiotic stress conditions. *Int. J. Mol. Sci.* 19 : 3283. doi:10.3390/ijms19103283
- Jeandroz S., Wipf D., Stuehr D.J., Lamattina L., Melkonian M., Tian Z., Zhu Y., Carpenter E.J., Wong G.K., Wendehenne D. 2016. Occurrence, structure, and evolution of nitric oxide synthase-like proteins in the plant kingdom. *Sci. Signal.* 9 : re2. <https://doi.org/10.1126/scisignal.aad4403>
- Jiang Y.P., Huang L.F., Cheng F., Zhou Y.H., Xia X.J., Mao W.H., Shi K., Yu J.Q. 2013. Brassinosteroids accelerate recovery of photosynthetic apparatus from cold stress by balancing the electron partitioning, carboxylation and redox homeostasis in cucumber. *Physiol. Plant.* 148 : 133-145.
- Jin S.H., Li X.Q., Wang G.G., Zhu X.T. 2015. Brassinosteroids alleviate high-temperature injury in *Ficus concinna* seedlings via maintaining higher antioxidant defence and glyoxalase systems. *AoB Plants.* 7 : plv009. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv009>
- Johnson J.M., Reichelt M., Vadassery J., Gershenzon J., Oelmüller R. 2014. An Arabidopsis mutant impaired in intracellular calcium elevation is sensitive to biotic and abiotic stress. *BMC Plant Biol.* 14 : 162. doi:10.1186/1471-2229-14-162
- Kamuro Y., Takatsuto S. 1999. Potential application of brassinosteroids in agricultural fields. In: *Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones* (eds. Sakurai A., Yokota T., Clouse S.D.). Tokyo : Springer-Verlag : 223-241.
- Kanwar M.K., Bhardwaj R., Arora P., Chowdhary S.P., Sharma P., Kumar S. 2012. Plant steroid hormones produced under Ni stress are involved in the regulation of metal uptake and oxidative stress in *Brassica juncea* L. *Chemosphere.* 86 (1) : 41-49.
- 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 defense of *Brassica* plants and in vitro cytotoxicity. *Acta Physiol. Plant.* 35 (4) : 1351-1362.
- Kanwar M.K., Poonam, Bhardwaj R. 2015. Arsenic induced modulation of antioxidative defense system and brassinosteroids in *Brassica juncea* L. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 115 : 119-125.
- Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Bhardwaj R. 2016. Alleviation of cadmium and mercury stress by supplementation of steroid hormone to *Raphanus sativus* seedlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences.* 86 (3) : 661-666.
- Karpets Yu.V., Shkliarevskiy M.A., Khripach V.A., Kolupaev Yu.E. 2020. State of enzymatic antioxidative system and heat resistance of wheat plantlets treated by combination of 24-epibrassinolide and NO donor. *Cereal Res. Commun.* <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00090-5>
- Kaur N., Kirat K., Saini S., Sharma I., Gantet P., Pati P.K. 2016. Reactive oxygen species generating system and brassinosteroids are linked to salt stress adaptation mechanisms in rice. *Plant Signal. Behav.* 11 : 12, e1247136. <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1247136>
- Kaur N., Gupta A.K. 2005. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant. *Curr. Sci.* 88 : 1771-1780.
- Kaya C., Ashraf M., Alyemini M.N., Ahmad P. 2020. The role of nitrate reductase in brassinosteroid-induced endogenous nitric oxide generation to improve cadmium stress tolerance of pepper plants by upregulating the ascorbate-glutathione cycle. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 196 : 110483. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110483>
- Khripach V., Zhabinskii V., De Groot A. 2000. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century. *Ann. Bot.* 86 : 441-447.
- Kim M.C., Chung W.S., Yun D., Cho M.J. 2009. Calcium and calmodulin-mediated regulation of gene expression in plants. *Mol. Plant.* 2 : 13-21.
- Kolbert Z., Barroso J.B., Brouquisse R., Corpas F.J., Gupta K.J., Lindermayr C., Loake G.J., Palma J.M., Petřivalský M., Wendehenne D., Hancock J.T. 2019. A forty year journey: The generation and roles of NO in plants. *Nitric Oxide.* 93 : 53-70
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.* 49 (5) : 338-348.
- Krishna P., Prasad B.D., Rahman T. 2017. Brassinosteroid action in plant abiotic stress tolerance. In: *Brassinosteroids: Methods and Protocols, Methods in Molecular Biology*, vol. 1564. (eds. Russinova E., Cano-Delgado A.I.). Springer Science+Business Media LLC, pp. 193-202.
- Kulaeva O.N., Burkhanova E.A., Fedina A.B., Khokhlova V.A., Bokebayeva G.A., Vorbrodt H.M., Adam G. 1991. Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions. *Brassinosteroids* (ed. Cutler H.). Washington : 141-155.

- Lai D.W., Mao Y., Zhou H., Li F., Wu M., Zhang J., He Z., Cui W., Xie Y. 2014. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K⁺ loss in seedlings of *Medicago sativa*. *Plant Sci.* 225 : 117-129.
- Li B., Zhang C., Cao B., Qin G., Wang W., Tian S. 2012. Brassinolide enhances cold stress tolerance of fruit by regulating plasma membrane proteins and lipids. *Amino Acids.* 43 (6) : 2469-2480.
- Li Z.G., Luo L.J., Sun Y.F. 2015. Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings. *Russ J. Plant Physiol.* 62 : 507-514.
- Li M.Q., Ahammedl G.J., Li C.X., Bao X., Yu J.Q., Huang C.L., Yin H.Q., Zhou J. 2016. Brassinosteroid ameliorates zinc oxide nanoparticles-induced oxidative stress by improving antioxidant potential and redox homeostasis in tomato seedling. *Front. Plant Sci.* 7 : 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00615>
- Li H., Ye K., Shi Y., Cheng J., Zhang X., Yang S. 2017. BZR1 Positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.* 10 (4) : 545-559.
- Li Y., Wu Y., Liao W., Hu L., Dawuda M.M., Jin X., Tang Z., Yang J., Yu J. 2020. Nitric oxide is involved in the brassinolide-induced adventitious root development in cucumber. *BMC Plant Biol.* 20 (1) : 102.
- Li Q.-F., He J.-X. 2013. Mechanisms of signaling crosstalk between brassinosteroids and gibberellins. *Plant Signal Behav.* 8 : e24686. <http://dx.doi.org/10.4161/psb.24686>
- Li Z.-G., Xie L.-R., Li X.-J. 2015. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J. Plant Physiol.* 177 : 121-127.
- Li Q., Lancaster J.R. 2013. Chemical foundations of hydrogen sulfide biology. *Nitric Oxide.* 35 : 21-34.
- Litvinovskaya R.P., Minin P.S., Raiman M.E., Zhilitskaya G. A., Kurtikova A.L., Kozharnovich K.G., Derevyanchuk M.V., Kravets V.S., Khripach V.A. 2013. Indolyl-3-acetoxy derivatives of brassinosteroids: synthesis and growth-regulating activity. *Chem. Nat. Compd.* 49 : 478-485.
- Litvinovskaya R.P., Vayner A.A., Zhylitskaya H.A., Kolupaev Yu.E., Savachka A.P., Khripach V.A. 2016. Synthesis and stress-protective action on plants of brassinosteroid conjugates with salicylic acid. *Chem. Nat. Compd.* 52 : 452-457.
- Liu Y., Hao Y., Liu Y., Huang W. 2005. Effects of wounding and exogenous jasmonic acid on the peroxidation of membrane lipid in pea seedlings leaves. *Agricultural Sciences in China.* 4 : 614-620.
- Liu H.T., Huang W.D., Pan Q.H., Weng F.H., Zhan J.C., Liu Y., Wan S.B., Liu Y.Y. 2006. Contributions of PIP2-specific-phospholipase C and free salicylic acid to heat acclimation induced thermotolerance in pea leaves. *J. Plant Physiol.* 163 (4) : 405-416.
- Liu J., Yang R., Jian N., Wei L., Ye L., Wang R., Gao H., Zheng Q. 2020. Putrescine metabolism modulates the biphasic effects of brassinosteroids on canola and *Arabidopsis* salt tolerance. *Plant Cell Environ.* 43 : 1348-1359.
- Ma Y., Shao L., Zhang W., Zheng F. 2020. Hydrogen sulfide induced by hydrogen peroxide mediates brassinosteroid-induced stomatal closure of *Arabidopsis thaliana*. *Funct. Plant Biol.* <https://doi.org/10.1071/FP20205>
- Mazorra L.M., Holton N., Bishop G.J., Núñez M. 2011. Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassinosteroid homeostasis. *Plant Physiol. Biochem.* 49 : 1420-1428.
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. 2011. ROS signaling: the new wave?. *Trends Plant Sci.* 16 (6) : 300-309.
- Munemasa S., Oda K., Watanabe-Sugimoto M., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y. 2007. The coronatine-insensitive 1 mutation reveals the hormonal signaling interaction between abscisic acid and methyl jasmonate in *Arabidopsis* guard cells. Specific impairment of ion channel activation and second messenger production. *Plant Physiol.* 143 : 1398-1407.
- Mur L.A.J., Mandon J., Persijn S., Cristescu S.M., Moshkov I.E., Novikova G.V., Hall M.A., Harren F.J.M., Hebelstrup K.H., Gupta K.J. Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge. *AoB Plants.* 2013. 5 : pls052. doi 10.1093/aobpla/pls052
- Nawaz F., Naeem M., Zulfiqar B., Akram A., Ashraf M.Y., Raheel M., Shabbir R.N., Hussain R.A., Anwar I., Aurangzaib M. 2017. Understanding brassinosteroid-regulated mechanisms to improve stress tolerance in plants: a critical review. *Environ Sci Pollut Res.* 24 (19) : 15959-15975.
- Neill S., Bright J., Desikan R., Hancock J., Harrison J., Wilson I. 2008. Nitric oxide evolution and perception. *J. Exp. Bot.* 59 : 25-35.
- Nie W.F., Wang M.-M., Xia X.-J., Zhou Y.-H., Shi K., Chen Z., Yu J.Q. 2013. Silencing of tomato RBOH1 and MPK2 abolishes brassinosteroid-induced H₂O₂ generation and stress tolerance. *Plant Cell Environ.* 36 : 789-803.
- Nolan T., Vukasinovic N., Liu D., Russinova E., Yin Y. 2020. Brassinosteroids: multi-dimensional regulators of plant growth, development, and stress responses. *Plant Cell.* 32 : 295-318.
- Ogasawara Y., Kaya H., Hiraoka G., Yumoto F., Kimura S., Kadota Y., Hishinuma H., Senzaki E., Yamagoe S., Nagata K., Nara M., Suzuki K., Tano-

- kura M., Kuchitsu K. 2008. Synergistic activation of the Arabidopsis NADPH oxidase AtrbohD by Ca²⁺ and phosphorylation. *J. Biol. Chem.* 283 : 8885-8892.
- Ogweno J.O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W. H., Zhou Y.H. Yu J.Q., Nogues S. 2008. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *J. Plant Growth Regul.* 27 : 49-57.
- Peleg-Grossman S., Melamed-Book N., Levine A. 2012. ROS production during symbiotic infection suppresses pathogenesis-related gene expression. *Plant Signaling Behav.* 7 : 409-415.
- Petridis A., Doll S., Nichelmann L., Bilger W., Mock H.-P. 2016. *Arabidopsis thaliana* G2-LIKE FLAVONOID REGULATOR and BRASSINOSTEROID ENHANCED EXPRESSION1 are low-temperature regulators of flavonoid accumulation. *New Phytol.* 211 : 912-925.
- Petrov V.D., Breusegem F.V. 2012. Hydrogen peroxide – a central hub for information flow in plant cell. *AoB Plants.* pls014. doi:10.1093/aobpla/pls014
- Pitzschke A, Hirt H. 2006. Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants. *Plant Physiol.* 141 (2) : 351-356.
- Planas-Riverola A., Gupta A., Betegon-Putze I., Bosch N., Ibanes M., Cano-Delgado A.I. 2019. Brassinosteroid signaling in plant development and adaptation to stress. *Development.* 146. dev151894. doi:10.1242/dev.151894
- 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 (2) : 232-237.
- Rajewska I., Talarek M., Bajguz A. 2016. Brassinosteroids and response of plants to heavy metals action. *Front. Plant Sci.* 7 : 629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00629>
- Rattan A., Kapoor D., Kapoor N., Bhardwaj R., Sharma A. 2020. Brassinosteroids Regulate Functional Components of Antioxidative Defense System in Salt Stressed Maize Seedlings. *J. Plant Growth Regul.* <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10097-1>
- Reyes Y., Martinez L., DellAmico J., Nunez M., Pieters A.J. 2015. Reversion of deleterious effects of salt stress by activation of ROS detoxifying enzymes via foliar application of 24-epibrassinolide in rice seedlings. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 27 : 31-40.
- Ribeiro D.G.S. da Silva B.R.S., Lobato A.K.S. 2019. Brassinosteroids induce tolerance to water deficit in soybean seedlings: contributions linked to root anatomy and antioxidant enzymes. *Acta Physiol. Plant.* 41 : 82. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2873-2>
- Sadeghi F., Shekafandeh A. 2014. Effect of 24-epibrassinolide on salinity-induced changes in loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl). *Journal of Applied Botany and Food Quality.* 87 : 182-189.
- Shahid M.A., Pervez M.A., Balal R.M., Mattson N.S., Rashid A., Ahmad R, Ayyub C.M., Abbas T. 2011. Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.). *Aust. J. Crop. Sci.* 5 : 500-510.
- Sharma I., Pati P. K., Bhardwaj R. 2011. Effect of 24-epibrassinolide on oxidative stress markers induced by nickel-ion in *Raphanus sativus* L. *Acta Physiol. Plant.* 33 (5) : 1723-1735.
- Sharma P., Kumar A., Bhardwaj R. 2016. Plant steroidal hormone epibrassinolide regulate heavy metal stress tolerance in *Oryza sativa* L. by modulating antioxidant defense expression. *Environ. Exp. Bot.* 122 : 1-9.
- Sharma A., Kumar V., Kumar R., Kohli S.K., Yadav P., Kapoor D., Khan E.A., Parihar R.D.N, Shahzad B., Thukral A.K., Bhardwaj R. 2020. Role of Plant Growth Regulators in Ameliorating Heavy Metal Caused Oxidative Stress in Plants: An Update. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: Landi M., Shemet S.A., Fedenko V.S.). Nova Science Publishers, pp. 117-136.
- Shimada Y., Goda H., Nakamura A., Takatsuto S., Fujiooka S., Yoshida S. 2003. Organ-specific expression of brassinosteroid-biosynthetic genes and distribution of endogenous brassinosteroids in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 131 (1) : 287-297.
- Singh I., Shono M. 2005. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato. *Plant Growth Regul.* 47 : 111-119.
- Sirohi G., Kapoor M. 2020. Brassinosteroids in lowering abiotic stress-mediated damages. In: *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives* (eds. Roychoudhury A., Tripathi D.K.) John Wiley & Sons Ltd., pp. 318-326
- Soliman M., Elkelish A., Souad T., Alhathloul H., Muhammad F. 2020. Brassinosteroid seed priming with nitrogen supplementation improves salt tolerance in soybean. *Physiol. Mol. Biol. Plants.* <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00765-7>
- Straltsova D., Chykun P., Subramaniam S., Sosan A., Kolbanov D., Sokolik A., Demidchik V. 2015. Cation channels are involved in brassinosteroid signaling in higher plants. *Steroids.* 97 : 98-106.
- Swamy K. N., Anuradha S., Ramakrishna B., Siddulu N., Rao S.S.R. 2011. Cadmium toxicity is diminished by 24-epibrassinolide in seedlings of *Trigonella foenum-graecum* L. *Genetics Plant Physiol.* 1 (3-4) : 163-175.
- Symons G.M., Reid J.B. 2004. Brassinosteroids do not undergo long-distance transport in pea. Implications for the regulation of endogenous brassinosteroid levels. *Plant Physiol.* 135 (4) : 2196-2206.

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

- Tabur S., Demir K. 2009. Cytogenetic response of 24-epibrassinolide on the root meristem cells of barley seeds under salinity. *Plant Growth Regul.* 58 : 119-123.
- Talaat N.B., Shawky B.T. 2012. 24-epibrassinolide ameliorates the saline stress and improves the productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environ. Exp. Bot.* 82 : 80-88.
- Talaat N.B., Shawky B.T. 2013. 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiol. Plant.* 35 : 729-740.
- Tanveer M., Shahzad B., Sharma A., Biju S., Bhardwaj R. 2018. 24-Epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review. *Plant Physiol. Biochem.* 130 : 69-79.
- Thussagunpanit J., Kanapol J., Lily K., Wi Stith C., Porn P., Sureeporn S., Apichart S. 2014. Comparative effects of brassinosteroid and brassinosteroid mimic on improving photosynthesis, lipid peroxidation, and rice seed set under heat stress. *J. Plant Growth Regul.* 34 : 320-331.
- Tian B., Zhang Y., Jin Z., Liu Z., Pei Y. 2017. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet. *Frontiers in Bioscience (Landmark)*. 22 : 530-538.
- Vázquez M.N., Guerrero Y.R., de la Noval W.T., González L.M., Zullo M.A. 2019. T. Advances on exogenous applications of brassinosteroids and their analogs to enhance plant tolerance to salinity: A review. *Austr. J. Crop Sci.* 13 (01) : 115-121.
- Wang H., Ji F., Zhang Y., Hou J., Liu W., Huang J., Liang W. 2019a. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity. *Plant Cell Environ.* 42 (8) : 2340-2356.
- Wang Y.-T., Chen Z.Y., Jiang Y., Duan B.-B., Xi Z.-M. 2019b. Involvement of ABA and antioxidant system in brassinosteroid-induced water stress tolerance of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Sci. Hortic.* 256 : 108596.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108596>
- Wilens R.W., Sacco M., Gusta L.V., Krishna P. 1995. Effects of 24-epibrassinolide on freezing and thermotolerance of bromegrass (*Bromus inermis*) cell cultures. *Physiol. Plant.* 95 : 195-202.
- Xia X.J., Wang Y.J., Zhou Y.H., Tao Y., Mao W.H., Shi K., Asami T., Chen Z., Yu J.Q. 2009. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant Physiol.* 150 : 801-814.
- Yadav P., Kaur R., Kanwar M.K., Sharma A., Verma V., Sirhindi G., Bhardwaj R. 2018. Castasterone confers copper stress tolerance by regulating antioxidant enzyme responses, antioxidants, and amino acid balance in *B. juncea* seedlings. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 147 : 725-734.
- Yadava P., Kaushal J., Gautam A., Parmar H., Singh I. 2016. Physiological and biochemical effects of 24-epibrassinolide on heat-stress adaptation in maize (*Zea mays* L.). *Nat. Sci.* 8 : 171-179.
- Yamamoto R., Fujioka S., Iwamoto K., Demura T., Takatsuto S., Yoshida S., Fukuda H. 2007. Coregulation of brassinosteroid biosynthesis-related genes during xylem cell differentiation. *Plant Cell Physiol.* 48 (1) : 74-83.
- Yan J., Guan L., Sun Y., Zhu Y., Liu L., Lu R., Jiang M., Tan M., Zhang A. Calcium and ZmCCaMK are involved in brassinosteroid-induced antioxidant defense in maize leaves. *Plant Cell Physiol.* 2015. 56 : 883-896
- Ye K, Li H, Ding Y, Shi Y, Song C, Gong Z, Yang S (2019) BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE2 negatively regulates the stability of transcription factor ICE1 in response to cold stress in arabidopsis. *Plant Cell.* 31 (11) : 2682-2696.
- Yuan L., Yuan Y., Du J., Sun J., Guo S. 2012. Effects of 24-epibrassinolide on nitrogen metabolism in cucumber seedlings under Ca(NO₃)₂ stress. *Plant Physiol. Biochem.* 61 : 29-35.
- Zhang S., Hu J., Zhang Y., Xie X.J., Knapp A. 2007. Seed priming with brassinolide improves lucerne (*Medicago sativa* L.) seed germination and seedling growth in relation to physiological changes under salinity stress. *Aust. J. Agr. Res.* 58 : 811-815.
- Zhang S., Cai Z., Wang X. 2009. The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106 : 1-6.
- Zhao Y., Qi Z., Berkowitz G.A. 2013. Teaching an old hormone new tricks: cytosolic Ca²⁺ elevation involvement in plant brassinosteroid signal transduction cascades. *Plant Physiol.* 163 : 555-565.
- Zhao Y.J., Chen J.C. 2003. Studies on physiological action and application of 24-epibrassinolide in agriculture. In: *Brassinosteroids* (eds. Hayat S., Ahmad A.). Springer, Dordrecht, pp. 159-170.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-0948-4_7
- Zhou Y.L., Huo S.F., Wang L.T., Meng J.F., Zhang Z.W., Xi Z.M. 2018. Exogenous 24-epibrassinolide alleviates oxidative damage from copper stress in grape (*Vitis vinifera* L.) cuttings. *Plant Physiol. Biochem.* 130 : 555-565.
- Zhu T., Deng X.-G., Tan W.-R., Zhou X., Luo S.-S., Han X.-Y., Zhang D.-W., Lin H.-H. 2016. Nitric oxide is involved in brassinosteroid-induced alternative respiratory pathway in *Nicotiana benthamiana* seedlings' response to salt stress. *Physiol. Plant.* 156 : 150-163.

REFERENCES

- Avalbaev A.M., Yuldashev R.A., Shakirova F.M. 2006. Physiological effects of phytohormones brassinosteroids on plants. *Uspekhi sovrem. biologii.* 126 (2) : 192-200. (In Russian).

- Allagulova C.R., Maslennikova D.R., Avalbaev A.M., Fedorova K.A., Yuldashev R.A., Shakirova F.M. 2015. Influence of 24-epibrassinolide on growth of wheat plants and the content of dehydrins under cadmium stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (4) : 465-471.
- Budykina N.P., Shibaeva T.G., Titov A.F. 2012. Effects of epin extra, a synthetic analogue of 24-epibrassinolide, on stress resistance and productivity of cucumber plants. *Trudi Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN.* 2 : 47-55. (In Russian).
- Budykina N.P., Shibaeva T.G., Titov A.F. Effects of epin-extra on the growth, development, and yield of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) in greenhouses of northwestern Russia. *Agrokimiya.* 2013. 11 : 38-44. (In Russian).
- Vayner A.A., Kolupaev Yu.E., Khripach V.A. Separate and combined influence of 24-epibrassinolide and proline on antioxidant system of millet plants under salt stress. *Fiziol. rart. i genet.* 46 (5) : 428-436. (In Russian).
- Vayner A.A., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Khripach V.A. 24-epibrassinolide induces salt tolerance of millet (*Panicum miliaceum*) seedlings involving reactive oxygen species. *Doklady Natsional'noy akademii nauk Belarusi.* 58 (4) : 67-70. (In Russian).
- Grabovskaya N.I. 2018. Protective effect of epin on plants in the conditions of environmental pollution with lead by the example of cress (*Lepidium sativum*). *Priority Vectors for the Development of Industry and Agriculture.* 1 (3) : 57-61 (in Russian).
- Grabovskaya N.I., Babenko O.N. Protective effect of preparations containing brassinosteroids on plants exposed to environmental lead contamination: a review. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* 2020. 13 (2) : 129-163. (In Russian).
- Dmitriev O.P., Kravchuk Zh.M. 2005. Reactive oxygen species and plant immunity, *Tsitol. Genet.* 39 (4) : 64-74. (In Ukrainian).
- Efimova M.V., Hasan J.A.K., Kholodova V.P., Kuznetsov V.V., Savchuk A.L., Litvinovskaya R.P., Khripach V.A. 2014. Physiological mechanisms of enhancing salt tolerance of oilseed rape plants with brassinosteroids. *Russ. J. Plant Physiol.* 61 (6) : 733-743.
- Efimova, M.V., Khripach, V.A., Boyko, E.V., Malofiy M.K., Kolomeychuk L.V., Murgan O.K., Vidershpan A.N., Mukhamatdinova, E.A., Kuznetsov, V.V. 2018. The priming of potato plants induced by brassinosteroids reduces oxidative stress and increases salt tolerance. *Doklady Biological Sciences.* 478 (1) : 33-36.
- Ilkovets I.M., Sokolovsky S.G., Night M.R., Volotovskiy I.D. Phytohormonal control of the concentration of ionized Ca^{2+} in the cytoplasm of a plant cell. *Vesti NAN Belarusi. Ser. biol. navuk.* 3 : 58-62. (In Russian).
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E. 2018. Participation of nitric oxide in 24-epibrassinolide-induced heat resistance of wheat coleoptiles: functional interactions of nitric oxide with reactive oxygen species and Ca ions. *Russ. J. Plant Physiol.* 65 (2) : 177-185.
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Shvidenko N.V., Karpets Yu.V. 2012. Induction of heat resistance of wheat coleoptiles by salicylic and succinic acids: Connection of the effect with the generation and neutralization of reactive oxygen species. *Appl. Biochem. Microbiol.* 48 (5) : 500-505.
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O., Oboznyi A.I., Khripach V.A. 2014. The role of reactive oxygen species and calcium ions in the implementation of the stressprotective effect of brassinosteroids on plant cells. *Appl. Biochem. Microbiol.* 50 (6) : 658-663.
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O., Oboznyi A.I., Khripach V.A. 2015. Role of Ca ions in the induction of heat-resistance of wheat coleoptiles by brassinosteroids. *Ukr. Biochem. J.* 87 (1) : 127-133. (In Russian).
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A. 2014. Mechanisms of the stress-protective effect of brassinosteroids on plants. *Agrokimiya.* 7 : 69-84. (In Russian).
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2014. Reactive oxygen species and stress signaling in plants. *Ukr. Biochem. J.* 86 (4) : 18-35. (In Russian).
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2019. Aktivnyye formy kisloroda, antioksidanty i ustoychivost' rasteniy k deystviyu stressorov (Reactive oxygen species, antioxidants and plants resistance to influence of stressors). *Kyiv: Logos,* 277 p.) (In Russian).
- Kravets V.S., Kretinin S.V., Derevyanchuk M.V., S Drach. V., Litvinovska R.P., Khripach V.A. 2011. Effect of low temperatures on the level of endogenous brassinosteroids. *Dopov. Nac. akad. nauk Ukr.* 8 : 155-159. (In Russian).
- Kravets' V.S., Derevyanchuk M.V., Khrypach V.O. 2017. Brasynosteroyidy u rehulyatsiyi metabolizmu roslyn (Brassinosteroids in the regulation of plant metabolism) *Lutsk:* 112 p. (In Ukrainian).
- Kretinin S.V., Bondarenko O.M., Kravets V.S., Khripach V.A., Kukhar V.P. 2015. Role of calcium in the response of cellular metabolism to epibrassinolide in transgenic tobacco *cax1* plants. *Dopov. Nac. akad. nauk Ukr.* 9 : 105-112. (In Russian).
- Lukatkin A.S., Kashtanova N.N., Duhovskis P. 2013. Influence of epibrassinolide on the thermal resistance of maize seedlings. *Agrokimiya.* 6 : 24-31. 6 : 24-31. (In Russian).
- Medvedev S.S. 2018. Principles of calcium signal generation and transduction in plant cells. *Russ. J. Plant Physiol.* 65 (6) : 771-783.
- Prusakova L.D., Chizhova S.I. 2005. Application of brassinosteroids under extreme conditions for plants. *Agrokimiya.* 7 : 87-94. (In Russian).

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

- Skaternaya T.D., Kharchenko O.V., Kretynin S.V., Kopich V.N., Litvinovskaya R.P., Chashchyna N.M., Khripach V.A., Kravets V.S. 2012. 24-epibrassinolide influence on the protein biosynthesis in maize seedlings during cold stress. *Doklady NAN Belarusi*. 56 (2) : 63-68. (In Russian).
- Straltsova D.Y., Charnysh M.A., Hryvusevich P.V., Demidchik V.V. 2019. Non-genomic effects of steroid hormones: role of ion channels. *J. Belarus State Univ. Biol.* 3 : 3-12 (In Russian).
- Titov V.N., Smyslov D.G., Dmitrieva G.A., Bolotova O.I. 2011. Plant growth regulators as a biological factor in reducing the protective effect of preparations containing brassinosteroids level of heavy metals in a plant. *Bulletin of the Orel State Agrarian University [Vestnik Orlovskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta]*. 4 (31) : 4-6 (In Russian).
- Shkliarevskiy M.A., Taraban D.A., Pavlov Yu.P., Karpets Yu.V. 2019. Induction of nonspecific resistance of seedlings of Scotch pine by influence of 24-epibrassinolide. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 3 (48) : 75-86. (In Ukrainian).
- Aghdam M.S., Mohammadkhani N. 2014. Enhancement of chilling stress tolerance of tomato fruit by post-harvest brassinolide treatment. *Food Bioprocess Technol.* 7 (3) : 909-914.
- Ahammed G.J., Li X., Liu A., Chen S. 2020. Brassinosteroids in plant tolerance to abiotic stress. *Journal of Plant Growth Regul.* <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10098-0>
- Ali B., Hayat S., Ahmad A. 2007. 28-homobrassinolide ameliorates the saline stress in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Environ Exp Bot.* 59 : 217-223.
- Alyemeni M.N., Hayat S., Wijaya L., Anaji A. 2013. Foliar application of 28-homobrassinolide mitigates salinity stress by increasing the efficiency of photosynthesis in *Brassica juncea*. *Acta Bot. Bras.* 27 : 502-505.
- An C., Mou Z. 2011. Salicylic acid and its function in plant immunity. *J. Integr. Plant Biol.* 53 : 412-428.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2001. Effect of brassinosteroids on salinity stress induced inhibition of germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Growth Regul.* 33 : 151-153.
- Anuradha S., Rao S.S.R. 2003. Application of brassinosteroids to rice seeds (*Oryza sativa* L.) reduced the impact of salt stress on growth, prevented photosynthetic pigment loss and increased nitrate reductase activity. *Plant Growth Regul.* 40 : 29-32.
- Anwar A., Liu Y., Dong R., Bai L., Yu X., Li Y. 2018. The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: a review. *Biol. Res.* 51 : 46. <https://doi.org/10.1186/s40659-018-0195-2>
- Arora N., Bhardwaj R., Sharma P., Arora H.K. 2008. Effects of 28-homobrassinolide on growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities in seedlings of *Zea mays* L. under salinity stress. *Acta Physiol. Plant.* 30 : 833-839.
- Arora D., Jain P., Singh N., Kaur H., Bhatla S.C. 2016. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. *Free Radical Res.* 50 : 291-303.
- Bajguz A. 2011. Brassinosteroids – occurrence and chemical structures in plants. In: *Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone* (eds. Hayat S., Ahmad A.) Springer Science+Business Media B.V., pp. 1-28.
- Bajguz A., Hayat S. 2009. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses. *Plant Physiol. Biochem.* 47 : 1-8.
- Bartoli C.G., Casalongueb C.A., Simontacchia M., Marquez-Garcia B., Foyer C.H. 2013. Interactions between hormone and redox signalling pathways in the control of growth and cross tolerance to stress. *Environ. Exp. Bot.* 94 : 73-88.
- Bartwal A., Arora S. 2020. Brassinosteroids: molecules with myriad roles. In: *Co-Evolution of Secondary Metabolites* (eds. Mérillon J.-M., Ramawat K.G.). Springer Nature Switzerland A.G., pp. 869-895. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_18
- Baxter A., Mittler R., Suzuki N. 2014. ROS as key players in plant stress signalling. *J. Exp. Bot.* 65 (5) : 1229-1240.
- Bishop G.J., Yokota T. 2001. Plants steroid hormones, brassinosteroids: current highlights of molecular aspects on their synthesis/metabolism, transport, perception and response. *Plant Cell Physiol.* 42 (2) : 114-120.
- Bucker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M. 2017. Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Genet. Mol. Biol.* 40 (suppl 1) : 373-386.
- Cano-Delgado A., Yin Y.H., Yu C., Vafeados D., Moraga-Garcia S., Cheng J.C., Nam K.H., Li J.M., Chory J. 2004. BRL1 and BRL3 are novel brassinosteroid receptors that function in vascular differentiation in *Arabidopsis*. *Development.* 131 (21) : 5341-5351.
- Chen Z.-Y., Wang Y.-T., Pan X.-B., Xi Z.-M. 2019. Amelioration of cold-induced oxidative stress by exogenous 24-epibrassinolide treatment in grapevine seedlings: toward regulating the ascorbate-glutathione cycle. *Sci Horticult.* 244 : 379-387.
- Choudhary S.P., Yu J.-Q., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.-S.P. 2012. Benefits of brassinosteroid crosstalk. *Trends Plant Sci.* 17 (10) : 594-605.
- Chung Y., Choe S. 2013. The regulation of brassinosteroid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Critical Rev. Plant Sci.* 32 : 396-410.
- Corpas F.J., Barroso J.B. 2017. Nitric oxide synthase-like activity in higher plants. *Nitric Oxide.* 68 : 5-6.
- Courtois C., Besson A., Dehan J., Bourque S., Dobrowolska G., Pugin A., Wendehenne D. 2008. Ni-

- tric oxide signalling in plants: interplays with Ca²⁺ and protein kinases. *J. Exp. Bot.* 59 : 155-163.
- Cui J.X., Zhou Y.H., Ding J.G., Xia X.J., Shi K., Chen S.C., Asami T., Chen Z., Yu J.Q. 2011. Role of nitric oxide in hydrogen peroxide-dependent induction of abiotic stress tolerance by brassinosteroids in cucumberpece. *Plant Cell Environ.* 34 : 347-358.
- Cukor J., Rasáková N.M., Linda R., Linhart L., Gutsch M.R., Kunes I. 2018. effects of brassinosteroid application on seed germination of scots pine under standard and heat stress conditions. *Baltic Forestry.* 24 (1) : 60-67.
- Demidchik V., Cuin T.A., Svistunenکو D., Smith S.J., Miller A.J., Shabala S., Sokolik A., Yurin V. 2010. Arabidopsis root K⁺ efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *J. Cell Sci.* 123 : 1468-1479.
- Deng X.-G., Zhu T., Zou L.-J., Han X.-Y., Zhou X., Xi D.-H., Zhang D.-W., Lin H.-H. 2016. Orchestration of hydrogen peroxide and nitric oxide in brassinosteroid-mediated systemic virus resistance in *Nicotiana benthamiana*. *Plant J.* 85 : 478-493.
- Derevyanchuk M.V., Grabelnyh O.I., Litvinovskaya R.P., Voinikov V.K., Sauchuk A.L., Khripach V.A., Kravets V.S. 2014. Influence of brassinosteroids on plant cell alternative respiration pathway and antioxidant systems activity under abiotic stress conditions. *Biopolym. Cell.* 30 (6) : 436-442.
- Divi U.K., Rahman T., Krishna P. 2010. Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. *BMC Plant Biology.* 10 : 151-164.
- Ekinci M., Yildirim E., Atatu A.D., Turan M. 2012. Mitigation of salt stress in lettuce (*Lactuca sativa* L. var. *Crispa*) by seed and foliar 24-epibrassinolide treatments. *HortScience.* 47 : 631-636.
- Eremina M., Unterholzner S.J., Rathnayake A.I., Castellanos M., Khan M., Kugler K.G., May S.T., Mayer K.F.X., Rozhon W., Popenberger B. 2017. Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing tolerance of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 114 (6) : 1038-1039.
- Fariduddin Q., Khanam S., Hasan S.A., Ali B., Hayat S., Ahmad A. 2009. Effect of 28-homobrassinolide on the drought stress-induced changes in photosynthesis and antioxidant system of *Brassica juncea* L. *Acta Physiol. Plant* 31 (5) : 889-897.
- Fariduddin Q., Khalil R.R. A.E., Mir B.A., Yusuf M., Ahmad A. 2013. 24-Epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress. *Environ. Monit. Assess.* 185 : 7845-7856.
- Farnese F.S., Menezes-Silva P.E., Gusman G.S., Oliveira J.A. 2016. When bad guys become good ones: the key role of reactive oxygen species and nitric oxide in the plant responses to abiotic stress. *Front. Plant Sci.* 7 : 471. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00471>
- Flores T., Todd C.D., Tovar-Mendez A., Dhanoa P.K., Correa-Aragunde N., Hoyos M.E., Brownfield D.M., Mullen R.T., Lamattina L., Polacco J.C. 2008. Arginase-negative mutants of Arabidopsis exhibit increased nitric oxide signaling in root development. *Plant Physiol.* 147 : 1936-1946.
- Foyer C.H., Noctor G. 2009. Redox Regulation in Photosynthetic Organisms: Signaling, Acclimation, and Practical Implications. *Antioxid. Redox Signal.* 11 : 861-906.
- Fridman Y., Savaldi-Goldstein S. 2013. Brassinosteroids in growth control: How, when and where. *Plant Sci.* 209 : 24-31.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 909-930.
- Gruszka D. 2013. The brassinosteroid signaling pathway – new key players and interconnections with other signaling networks crucial for plant development and stress tolerance. *Int. J. Mol. Sci.* 14 : 8740-8774.
- Gupta K.J., Kaiser W.M. 2010. Production and scavenging of nitric oxide by barley root mitochondria. *Plant Cell Physiol.* 51 : 576-584.
- Gupta P., Seth C.S. 2020. Interactive role of exogenous 24 Epibrassinolide and endogenous NO in Brassica juncea L. under salinity stress: Evidence for NR-dependent NO biosynthesis. *Nitric Oxide.* doi: <https://doi.org/10.1016/j.niox.2020.01.014>
- Hancock J.T., Whiteman M. 2014. Hydrogen sulfide and cell signaling: Team player or referee?. *Plant Physiol. Biochem.* 78 : 37-42.
- Hanin M., Brini F., Ebel C., Toda Y., Takeda S., Masmoudi K. 2011. Plant dehydrins and stress tolerance. *Plant Signal. Behav.* 10 : 1503-1509.
- Hara M. 2010. The multifunctionality of dehydrins. *Plant Signal. Behav.* 5 : 503-508.
- Hara M., Kondo M., Kato T. 2013. A KS-type dehydrin and its related domains reduce Cu-promoted radical generation and the histidine residues contribute to the radical reducing activities. *J. Exp. Bot.* 64 : 1615-1624.
- Hartung W., Wilkinson S., Davies W.J. 1998. Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary site of action at the guard cell. *J. Exp. Bot.* 49. 361-367.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Fujita M. 2013. Plant Response to Salt Stress and Role of Exogenous Protectants to Mitigate Salt-Induced Damages. In: *Eco-physiology and responses of plants under salt stress* (eds. Ahmad P., Azooz M.M., Prasad M.N.V.). Springer, pp. 25-87.
- Hayat S., Alyemeni M.N., Hasan S.A. 2012. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality

- of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 19 (3) : 325-335.
- Hayat S., Hasan S.A., Yusuf M., Hayat Q., Ahmad A. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vigna radiata*. *Environ. Exp. Bot.* 69 : 105-112.
- Hedrich R. 2012. Ion channels in plants. *Physiol. Rev.* 92 : 1777-1811.
- Houimli S.I.M., Denden M., Mouhandes B.D. 2010. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress. *Eurasia J. Biosci.* 4 : 96-104.
- Hu W.-H., Yan X.-H., Xiao Y.-A., Zeng J.-J., Qi H.-J., Ogwenio J.O. 2013. 24-Epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annuum*. *Sci. Hort.* 150 : 232-237.
- Janicka M., Reda M., Czyzewska K., Kabala K. 2018. Involvement of signalling molecules NO, H₂O₂ and H₂S in modification of plasma membrane proton pump in cucumber roots subjected to salt or low temperature stress. *Funct. Plant Biol.* 45 (4) : 428-439.
- Jiroutova P., Oklestkova J., Strnad M. 2018. Crosstalk between Brassinosteroids and ethylene during plant growth and under abiotic stress conditions. *Int. J. Mol. Sci.* 19 : 3283. doi:10.3390/ijms19103283
- Jeandroz S., Wipf D., Stuehr D.J., Lamattina L., Melkonian M., Tian Z., Zhu Y., Carpenter E.J., Wong G.K., Wendehenne D. 2016. Occurrence, structure, and evolution of nitric oxide synthase-like proteins in the plant kingdom. *Sci. Signal.* 9 : re2. https://doi: 10.1126/scisignal.aad4403
- Jiang Y.P., Huang L.F., Cheng F., Zhou Y.H., Xia X.J., Mao W.H., Shi K., Yu J.Q. 2013. Brassinosteroids accelerate recovery of photosynthetic apparatus from cold stress by balancing the electron partitioning, carboxylation and redox homeostasis in cucumber. *Physiol. Plant.* 148 : 133-145.
- Jin S.H., Li X.Q., Wang G.G., Zhu X.T. 2015. Brassinosteroids alleviate high-temperature injury in *Ficus concinna* seedlings via maintaining higher antioxidant defence and glyoxalase systems. *AoB Plants*. 7 : plv009. https://doi.org/10.1093/aobpla/plv009
- Johnson J.M., Reichelt M., Vadassery J., Gershenzon J., Oelmüller R. 2014. An *Arabidopsis* mutant impaired in intracellular calcium elevation is sensitive to biotic and abiotic stress. *BMC Plant Biol.* 14 : 162. doi:10.1186/1471-2229-14-162
- Kamuro Y., Takatsuto S. 1999. Potential application of brassinosteroids in agricultural fields. In: *Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones* (eds. Sakurai A., Yokota T., Clouse S.D.). Tokyo : Springer-Verlag : 223-241.
- Kanwar M.K., Bhardwaj R., Arora P., Chowdhary S.P., Sharma P., Kumar S. 2012. Plant steroid hormones produced under Ni stress are involved in the regulation of metal uptake and oxidative stress in *Brassica juncea* L. *Chemosphere*. 86 (1) : 41-49.
- 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 defense of Brassica plants and in vitro cytotoxicity. *Acta Physiol. Plant.* 35 (4) : 1351-1362.
- Kanwar M.K., Poonam, Bhardwaj R. 2015. Arsenic induced modulation of antioxidative defense system and brassinosteroids in *Brassica juncea* L. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 115 : 119-125.
- Kapoor D., Rattan A., Gautam V., Bhardwaj R. 2016. Alleviation of cadmium and mercury stress by supplementation of steroid hormone to *Raphanus sativus* seedlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*. 86 (3) : 661-666.
- Karpets Yu.V., Shkliarevskiy M.A., Khripach V.A., Kolupaev Yu.E. 2020. State of enzymatic antioxidative system and heat resistance of wheat plantlets treated by combination of 24-epibrassinolide and NO donor. *Cereal Res. Commun.* https://doi.org/10.1007/s42976-020-00090-5
- Kaur N., Kirat K., Saini S., Sharma I., Gantet P., Pati P.K. 2016. Reactive oxygen species generating system and brassinosteroids are linked to salt stress adaptation mechanisms in rice. *Plant Signal. Behav.* 11 : 12, e1247136. https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1247136
- Kaur N., Gupta A.K. 2005. Signal transduction pathways under abiotic stresses in plant. *Curr. Sci.* 88 : 1771-1780.
- Kaya C., Ashraf M., Alyemeni M.N., Ahmad P. 2020. The role of nitrate reductase in brassinosteroid-induced endogenous nitric oxide generation to improve cadmium stress tolerance of pepper plants by upregulating the ascorbate-glutathione cycle. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 196 : 110483. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110483
- Khripach V., Zhabinskii V., De Groot A. 2000. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century. *Ann. Bot.* 86 : 441-447.
- Kim M.C., Chung W.S., Yun D., Cho M.J. 2009. Calcium and calmodulin-mediated regulation of gene expression in plants. *Mol. Plant.* 2 : 13-21.
- Kolbert Z., Barroso J.B., Brouquisse R., Corpas F.J., Gupta K.J., Lindermayr C., Loake G.J., Palma J.M., Petřivalský M., Wendehenne D., Hancock J.T. 2019. A forty year journey: The generation and roles of NO in plants. *Nitric Oxide*. 93 : 53-70
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.* 49 (5) : 338-348.

- Krishna P., Prasad B.D., Rahman T. 2017. Brassinosteroid action in plant abiotic stress tolerance. In: *Brassinosteroids: Methods and Protocols*, Methods in Molecular Biology, vol. 1564. (eds. Russinova E., Cano-Delgado A.I.). Springer Science+Business Media LLC, pp. 193-202.
- Kulaeva O.N., Burkhanova E.A., Fedina A.B., Khokhlova V.A., Bokebayeva G.A., Vorbrodt H.M., Adam G. 1991. Effect of brassinosteroids on protein synthesis and plant-cell ultrastructure under stress conditions. *Brassinosteroids* (ed. Cutler H.). Washington : 141-155.
- Lai D.W., Mao Y., Zhou H., Li F., Wu M., Zhang J., He Z., Cui W., Xie Y. 2014. Endogenous hydrogen sulfide enhances salt tolerance by coupling the reestablishment of redox homeostasis and preventing salt-induced K⁺ loss in seedlings of *Medicago sativa*. *Plant Sci.* 225 : 117-129.
- Li B., Zhang C., Cao B., Qin G., Wang W., Tian S. 2012. Brassinolide enhances cold stress tolerance of fruit by regulating plasma membrane proteins and lipids. *Amino Acids.* 43 (6) : 2469-2480.
- Li Z.G., Luo L.J., Sun Y.F. 2015. Signal crosstalk between nitric oxide and hydrogen sulfide may be involved in hydrogen peroxide induced thermotolerance in maize seedlings. *Russ J. Plant Physiol.* 62 : 507-514.
- Li M.Q., Ahammedl G.J., Li C.X., Bao X., Yu J.Q., Huang C.L., Yin H.Q., Zhou J. 2016. Brassinosteroid ameliorates zinc oxide nanoparticles-induced oxidative stress by improving antioxidant potential and redox homeostasis in tomato seedling. *Front. Plant Sci.* 7 : 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00615>
- Li H., Ye K., Shi Y., Cheng J., Zhang X., Yang S. 2017. BZR1 Positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.* 10 (4) : 545-559.
- Li Y., Wu Y., Liao W., Hu L., Dawuda M.M., Jin X., Tang Z., Yang J., Yu J. 2020. Nitric oxide is involved in the brassinolide-induced adventitious root development in cucumber. *BMC Plant Biol.* 20 (1) : 102.
- Li Q.-F., He J.-X. 2013. Mechanisms of signaling crosstalk between brassinosteroids and gibberellins. *Plant Signal Behav.* 8 : e24686. <http://dx.doi.org/10.4161/psb.24686>
- Li Z.-G., Xie L.-R., Li X.-J. 2015. Hydrogen sulfide acts as a downstream signal molecule in salicylic acid-induced heat tolerance in maize (*Zea mays* L.) seedlings. *J. Plant Physiol.* 177 : 121-127.
- Li Q., Lancaster J.R. 2013. Chemical foundations of hydrogen sulfide biology. *Nitric Oxide.* 35 : 21-34.
- Litvinovskaya R.P., Minin P.S., Raiman M.E., Zhilitskaya G. A., Kurtikova A.L., Kozharnovich K.G., Derevyanchuk M.V., Kravets V.S., Khripach V.A. 2013. Indolyl-3-acetoxy derivatives of brassinosteroids: synthesis and growth-regulating activity. *Chem. Nat. Compd.* 49 : 478-485.
- Litvinovskaya R.P., Vayner A.A., Zhylitskaya H.A., Kolupaev Yu.E., Savachka A.P., Khripach V.A. 2016. Synthesis and stress-protective action on plants of brassinosteroid conjugates with salicylic acid. *Chem. Nat. Compd.* 52 : 452-457.
- Liu Y., Hao Y., Liu Y., Huang W. 2005. Effects of wounding and exogenous jasmonic acid on the peroxidation of membrane lipid in pea seedlings leaves. *Agricultural Sciences in China.* 4 : 614-620.
- Liu H.T., Huang W.D., Pan Q.H., Weng F.H., Zhan J.C., Liu Y., Wan S.B., Liu Y.Y. 2006. Contributions of PIP2-specific-phospholipase C and free salicylic acid to heat acclimation induced thermotolerance in pea leaves. *J. Plant Physiol.* 163 (4) : 405-416.
- Liu J., Yang R., Jian N., Wei L., Ye L., Wang R., Gao H., Zheng Q. 2020. Putrescine metabolism modulates the biphasic effects of brassinosteroids on canola and *Arabidopsis* salt tolerance. *Plant Cell Environ.* 43 : 1348-1359.
- Ma Y., Shao L., Zhang W., Zheng F. 2020. Hydrogen sulfide induced by hydrogen peroxide mediates brassinosteroid-induced stomatal closure of *Arabidopsis thaliana*. *Funct. Plant Biol.* <https://doi.org/10.1071/FP20205>
- Mazorra L.M., Holton N., Bishop G.J., Núñez M. 2011. Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassinosteroid homeostasis. *Plant Physiol. Biochem.* 49 : 1420-1428.
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. 2011. ROS signaling: the new wave?. *Trends Plant Sci.* 16 (6) : 300-309.
- Munemasa S., Oda K., Watanabe-Sugimoto M., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y. 2007. The coronatine-insensitive 1 mutation reveals the hormonal signaling interaction between abscisic acid and methyl jasmonate in *Arabidopsis* guard cells. Specific impairment of ion channel activation and second messenger production. *Plant Physiol.* 143 : 1398-1407.
- Mur L.A.J., Mandon J., Persijn S., Cristescu S.M., Moshkov I.E., Novikova G.V., Hall M.A., Harren F.J.M., Hebelstrup K.H., Gupta K.J. Nitric oxide in plants: an assessment of the current state of knowledge. *AoB Plants.* 2013. 5 : pls052. doi 10.1093/aobpla/pls052
- Nawaz F., Naeem M., Zulfiqar B., Akram A., Ashraf M.Y., Raheel M., Shabbir R.N., Hussain R.A., Anwar I., Aurangzaib M. 2017. Understanding brassinosteroid-regulated mechanisms to improve stress tolerance in plants: a critical review. *Environ Sci Pollut Res.* 24 (19) : 15959-15975.
- Neill S., Bright J., Desikan R., Hancock J., Harrison J., Wilson I. 2008. Nitric oxide evolution and perception. *J. Exp. Bot.* 59 : 25-35.

- Nie W.F., Wang M.-M., Xia X.-J., Zhou Y.-H., Shi K., Chen Z., Yu J.Q. 2013. Silencing of tomato RBOH1 and MPK2 abolishes brassinosteroid-induced H₂O₂ generation and stress tolerance. *Plant Cell Environ.* 36 : 789-803.
- Nolan T., Vukasinovic N., Liu D., Russinova E., Yin Y. 2020. Brassinosteroids: multi-dimensional regulators of plant growth, development, and stress responses. *Plant Cell.* 32 : 295-318.
- Ogasawara Y., Kaya H., Hiraoka G., Yumoto F., Kimura S., Kadota Y., Hishinuma H., Senzaki E., Yamagoe S., Nagata K., Nara M., Suzuki K., Tanokura M., Kuchitsu K. 2008. Synergistic activation of the *Arabidopsis* NADPH oxidase *AtrbohD* by Ca²⁺ and phosphorylation. *J. Biol. Chem.* 283 : 8885-8892.
- Ogweno J.O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W. H., Zhou Y.H. Yu J.Q., Nogue S. 2008. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *J. Plant Growth Regul.* 27 : 49-57.
- Peleg-Grossman S., Melamed-Book N., Levine A. 2012. ROS production during symbiotic infection suppresses pathogenesis-related gene expression. *Plant Signaling Behav.* 7 : 409-415.
- Petridis A., Doll S., Nichelmann L., Bilger W., Mock H.-P. 2016. *Arabidopsis thaliana* G2-LIKE FLAVONOID REGULATOR and BRASSINOSTEROID ENHANCED EXPRESSION1 are low-temperature regulators of flavonoid accumulation. *New Phytol.* 211 : 912-925.
- Petrov V.D., Breusegem F.V. 2012. Hydrogen peroxide – a central hub for information flow in plant cell. *AoB Plants.* pls014. doi:10.1093/aobpla/pls014
- Pitzschke A, Hirt H. 2006. Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants. *Plant Physiol.* 141 (2) : 351-356.
- Planas-Riverola A., Gupta A., Betegon-Putze I., Bosch N., Ibanes M., Cano-Delgado A.I. 2019. Brassinosteroid signaling in plant development and adaptation to stress. *Development.* 146. dev151894. doi:10.1242/dev.151894
- 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 (2) : 232-237.
- Rajewska I., Talarek M., Bajguz A. 2016. Brassinosteroids and response of plants to heavy metals action. *Front. Plant Sci.* 7 : 629. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00629>
- Rattan A., Kapoor D., Kapoor N., Bhardwaj R., Sharma A. 2020. Brassinosteroids Regulate Functional Components of Antioxidative Defense System in Salt Stressed Maize Seedlings. *J. Plant Growth Regul.* <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10097-1>
- Reyes Y., Martinez L., DellAmico J., Nunez M., Pieters A.J. 2015. Reversion of deleterious effects of salt stress by activation of ROS detoxifying enzymes via foliar application of 24-epibrassinolide in rice seedlings. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 27 : 31-40.
- Ribeiro D.G.S. da Silva B.R.S., Lobato A.K.S. 2019. Brassinosteroids induce tolerance to water deficit in soybean seedlings: contributions linked to root anatomy and antioxidant enzymes. *Acta Physiol. Plant.* 41 : 82. <https://doi.org/10.1007/s11738-019-2873-2>
- Sadeghi F., Shekafandeh A. 2014. Effect of 24-epibrassinolide on salinity-induced changes in loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl). *Journal of Applied Botany and Food Quality.* 87 : 182-189.
- Shahid M.A., Pervez M.A., Balal R.M., Mattson N.S., Rashid A., Ahmad R, Ayyub C.M., Abbas T. 2011. Brassinosteroid (24-epibrassinolide) enhances growth and alleviates the deleterious effects induced by salt stress in pea (*Pisum sativum* L.). *Aust. J. Crop. Sci.* 5 : 500-510.
- Sharma I., Pati P. K., Bhardwaj R. 2011. Effect of 24-epibrassinolide on oxidative stress markers induced by nickel-ion in *Raphanus sativus* L. *Acta Physiol. Plant.* 33 (5) : 1723-1735.
- Sharma P., Kumar A., Bhardwaj R. 2016. Plant steroidal hormone epibrassinolide regulate heavy metal stress tolerance in *Oryza sativa* L. by modulating antioxidant defense expression. *Environ. Exp. Bot.* 122 : 1-9.
- Sharma A., Kumar V., Kumar R., Kohli S.K., Yadav P., Kapoor D., Khan E.A., Parihar R.D.N, Shahzad B., Thukral A.K., Bhardwaj R. 2020. Role of Plant Growth Regulators in Ameliorating Heavy Metal Caused Oxidative Stress in Plants: An Update. In: *Metal Toxicity in Higher Plants* (eds: Landi M., Shemet S.A., Fedenko V.S.). Nova Science Publishers, pp. 117-136.
- Shimada Y., Goda H., Nakamura A., Takatsuto S., Fujiooka S., Yoshida S. 2003. Organ-specific expression of brassinosteroid-biosynthetic genes and distribution of endogenous brassinosteroids in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 131 (1) : 287-297.
- Singh I., Shono M. 2005. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato. *Plant Growth Regul.* 47 : 111-119.
- Sirohi G., Kapoor M. 2020. Brassinosteroids in lowering abiotic stress-mediated damages. In: *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives* (eds. Roychoudhury A., Tripathi D.K.) John Wiley & Sons Ltd., pp. 318-326
- Soliman M., Elkelish A., Souad T., Alhaithloul H., Muhammad F. 2020. Brassinosteroid seed priming with nitrogen supplementation improves salt tolerance in soybean. *Physiol. Mol. Biol. Plants.* <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00765-7>

- Straltsova D., Chykun P., Subramaniam S., Sosan A., Kolbanov D., Sokolik A., Demidchik V. 2015. Cation channels are involved in brassinosteroid signaling in higher plants. *Steroids*. 97 : 98-106.
- Swamy K. N., Anuradha S., Ramakrishna B., Siddulu N., Rao S.S.R. 2011. Cadmium toxicity is diminished by 24-epibrassinolide in seedlings of *Trigonella foenum-graecum* L. *Genetics Plant Physiol.* 1 (3-4) : 163-175.
- Symons G.M., Reid J.B. 2004. Brassinosteroids do not undergo long-distance transport in pea. Implications for the regulation of endogenous brassinosteroid levels. *Plant Physiol.* 135 (4) : 2196-2206.
- Tabur S., Demir K. 2009. Cytogenetic response of 24-epibrassinolide on the root meristem cells of barley seeds under salinity. *Plant Growth Regul.* 58 : 119-123.
- Talaat N.B., Shawky B.T. 2012. 24-epibrassinolide ameliorates the saline stress and improves the productivity of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environ. Exp. Bot.* 82 : 80-88.
- Talaat N.B., Shawky B.T. 2013. 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Physiol. Plant.* 35 : 729-740.
- Tanveer M., Shahzad B., Sharma A., Biju S., Bhardwaj R. 2018. 24-Epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review. *Plant Physiol. Biochem.* 130 : 69-79.
- Thussagunpanit J., Kanapol J., Lily K., Wi Stith C., Porn P., Sureeporn S., Apichart S. 2014. Comparative effects of brassinosteroid and brassinosteroid mimic on improving photosynthesis, lipid peroxidation, and rice seed set under heat stress. *J. Plant Growth Regul.* 34 : 320-331.
- Tian B., Zhang Y., Jin Z., Liu Z., Pei Y. 2017. Role of hydrogen sulfide in the methyl jasmonate response to cadmium stress in foxtail millet. *Frontiers in Bioscience (Landmark)*. 22 : 530-538.
- Vázquez M.N., Guerrero Y.R., de la Noval W.T., González L.M., Zullo M.A. 2019. T. Advances on exogenous applications of brassinosteroids and their analogs to enhance plant tolerance to salinity: A review. *Austr. J. Crop Sci.* 13 (01) : 115-121.
- Wang H., Ji F., Zhang Y., Hou J., Liu W., Huang J., Liang W. 2019a. Interactions between hydrogen sulphide and nitric oxide regulate two soybean citrate transporters during the alleviation of aluminium toxicity. *Plant Cell Environ.* 42 (8) : 2340-2356.
- Wang Y.-T., Chen Z.Y., Jiang Y., Duan B.-B., Xi Z.-M, 2019b. Involvement of ABA and antioxidant system in brassinosteroid-induced water stress tolerance of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Sci. Hortic.* 256 : 108596. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108596>
- Wilens R.W., Sacco M., Gusta L.V., Krishna P. 1995. Effects of 24-epibrassinolide on freezing and thermotolerance of bromegrass (*Bromus inermis*) cell cultures. *Physiol. Plant.* 95 : 195-202.
- Xia X.J., Wang Y.J., Zhou Y.H., Tao Y., Mao W.H., Shi K., Asami T., Chen Z., Yu J.Q. 2009. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant Physiol.* 150 : 801-814.
- Yadav P., Kaur R., Kanwar M.K., Sharma A., Verma V., Sirhindi G., Bhardwaj R. 2018. Castasterone confers copper stress tolerance by regulating antioxidant enzyme responses, antioxidants, and amino acid balance in *B. juncea* seedlings. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 147 : 725-734.
- Yadava P., Kaushal J., Gautam A., Parmar H., Singh I. 2016. Physiological and biochemical effects of 24-epibrassinolide on heat-stress adaptation in maize (*Zea mays* L.). *Nat. Sci.* 8 : 171-179.
- Yamamoto R., Fujioka S., Iwamoto K., Demura T., Takatsuto S., Yoshida S., Fukuda H. 2007. Coregulation of brassinosteroid biosynthesis-related genes during xylem cell differentiation. *Plant Cell Physiol.* 48 (1) : 74-83.
- Yan J., Guan L., Sun Y., Zhu Y., Liu L., Lu R., Jiang M., Tan M., Zhang A. Calcium and ZmCCaMK are involved in brassinosteroid-induced antioxidant defense in maize leaves. *Plant Cell Physiol.* 2015. 56 : 883-896
- Ye K, Li H, Ding Y, Shi Y, Song C, Gong Z, Yang S (2019) BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE2 negatively regulates the stability of transcription factor ICE1 in response to cold stress in arabidopsis. *Plant Cell.* 31 (11) : 2682-2696.
- Yuan L., Yuan Y., Du J., Sun J., Guo S. 2012. Effects of 24-epibrassinolide on nitrogen metabolism in cucumber seedlings under Ca(NO₃)₂ stress. *Plant Physiol. Biochem.* 61 : 29-35.
- Zhang S., Hu J., Zhang Y., Xie X.J., Knapp A. 2007. Seed priming with brassinolide improves lucerne (*Medicago sativa* L.) seed germination and seedling growth in relation to physiological changes under salinity stress. *Aust. J. Agr. Res.* 58 : 811-815.
- Zhang S., Cai Z., Wang X. 2009. The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 106 : 1-6.
- Zhao Y., Qi Z., Berkowitz G.A. 2013. Teaching an old hormone new tricks: cytosolic Ca²⁺ elevation involvement in plant brassinosteroid signal transduction cascades. *Plant Physiol.* 163 : 555-565.
- Zhao Y.J., Chen J.C. 2003. Studies on physiological action and application of 24-epibrassinolide in agriculture. In: *Brassinosteroids* (eds. Hayat S., Ahmad A.). Springer, Dordrecht, pp. 159-170. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0948-4_7

ІНДУКУВАННЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

Zhou Y.L., Huo S.F., Wang L.T., Meng J.F., Zhang Z.W., Xi Z.M. 2018. Exogenous 24-epibrassinolide alleviates oxidative damage from copper stress in grape (*Vitis vinifera* L.) cuttings. *Plant Physiol. Biochem.* 130 : 555-565.

Zhu T., Deng X.-G., Tan W.-R., Zhou X., Luo S.-S., Han X.-Y., Zhang D.-W., Lin H.-H. 2016. Nitric oxide is involved in brassinosteroid-induced alternative respiratory pathway in *Nicotiana benthamiana* seedlings' response to salt stress. *Physiol. Plant.* 156 : 150-163.

*Надійшла до редакції
10.09.2020 р.*

INDUCTION OF PLANTS RESISTANCE TO INFLUENCE OF ABIOTIC STRESSORS BY EXOGENOUS BRASSINOSTEROIDS

Yu. E. Kolupaev, Yu. V. Karpets, O. K. Polyakov

*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

E-mail: plant_biology@ukr.net

Brassinosteroids (BS) are the class of plant polyhydroxysteroids structurally related to steroid hormones of vertebrates and insects. They play a key role in the maintaining of normal plant growth both under the optimal conditions and under the influence of unfavorable environmental factors. BS bind to specific receptors and mediate their action through the cascade of signal transduction, which ultimately entails the change in the expression of thousands of nuclear genes involved in the regulation of various functions of the plant organism. In addition to specific proteins, universal signaling mediators of non-protein nature, such as calcium ions, reactive oxygen species, nitric oxide (NO), hydrogen sulfide (H₂S), as well as components of lipid signaling, are involved in the transduction of BS signals. BS exert the protective effect on plants under the influence of unfavorable factors of various natures – hypo- and hyperthermia, drought, salinity, heavy metals, etc. The wide range of BS effects is probably associated with their ability to regulate the expression of key genes involved in the ensuring of plant resistance: genes encoding the transcription factors MYB/MYC, genes of family of proteins WRKY and COR, dehydrins, heat shock proteins, cytoskeletal proteins, and antioxidant enzymes. The functioning of these genes determines the implementation of plant adaptation programs to stressors of various natures. Also, the change in the BS content in plants causes the change in their hormonal status in general. The review analyzes the data on the specific protective effects of BS and genes regulated by them, involved in adaptation to certain stress factors, summarizes the information on the physiological effects of new synthetic conjugates of BS with other phytohormones, in particular with salicylic acid. It is noted that the modification of signaling pathway of BS can be one of the strategic directions for solving the problem of adaptation of cultivated plants.

Key words: *brassinosteroids, signal reception, signaling mediators, phytohormones, adaptive responses*

ИНДУЦИРОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ДЕЙСТВИЮ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОРОВ ЭКЗОГЕННЫМИ БРАССИНОСТЕРОИДАМИ

Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец, А. К. Поляков

*Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)*

E-mail: plant_biology@ukr.net

Браassinостероиды (БС) – класс растительных полигидроксистероидов, структурно родственных стероидным гормонам позвоночных животных и насекомых. Они играют ключевую роль в поддержании нормального роста растений как в оптимальных условиях, так и при действии неблагоприятных факторов окружающей среды. БС связываются со специфическими рецепторами и опосредствуют свое действие через каскад передачи сигнала, что в конечном итоге влечет за собой изменение экспрессии тысяч ядерных генов, участвующих в регуляции самых разнообразных функций растительного организма. Кроме специфических белков, в трансдук-

ции сигналов БС задействованы универсальные сигнальные посредники небелковой природы, такие как ионы кальция, активные формы кислорода, оксид азота (NO), сероводород (H₂S), а также компоненты липидного сигналинга. БС оказывают протекторное влияние на растения при действии неблагоприятных факторов разнообразной природы – гипо- и гипертермии, засухи, засоления, тяжелых металлов и т.п. Широкий спектр эффектов БС, вероятно, связан с их способностью регулировать экспрессию ключевых генов, задействованных в обеспечении устойчивости растений: генов, кодирующих транскрипционные факторы MYB/MYC, семейства белков WRKY, COR, дегидринов, белков теплового шока, белков цитоскелета, антиоксидантных ферментов. От функционирования этих генов зависит выполнение программ адаптации растений к стрессорам различной природы. Также изменение содержания БС у растений вызывает изменение их гормонального статуса в целом. В обзоре проанализированы данные о специфических протекторных эффектах БС и регулируемых ими генах, задействованных в адаптации к определенным стрессовым факторам, обобщены сведения о физиологических эффектах новых синтетических конъюгатов БС с другими фитогормонами, в частности с салициловой кислотой. Отмечается, что модификация сигнального пути БС может быть одним из стратегических направлений решения проблемы адаптации культурных растений.

Ключевые слова: *брассиностероиды, рецепция сигнала, сигнальные посредники, фитогормоны, адаптивные реакции*