

УДК 606:615.322:631:871

ЦИТОКИНИНЫ ГРИБОВ

© 2020 г. Н. П. Веденичева, И. В. Косаковская

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

Грибам принадлежит важная роль в функционировании экосистем. Они чрезвычайно ценны как продукты питания и объекты биотехнологических разработок. В то же время некоторые виды являются причиной серьезных заболеваний. Грибы различных таксономических и трофических групп способны продуцировать фитогормоны, в частности цитокинины. Исследования цитокининов грибов были начаты полвека тому назад, однако до сих пор не существует единого мнения о функциях, которые они выполняют в регуляции процессов роста и развития этих организмов. В обзоре проанализированы сведения о качественном составе синтезированных грибами цитокининов, экзогенном влиянии гормонов на рост грибов в культуре и *in situ*, изменений в физиологии грибов вследствие генетических трансформаций, связанных с цитокининами. Большинство грибов тесно взаимодействуют с растениями, создавая ассоциации как дружественного (симбиоз), так и враждебного характера (паразитизм). В обоих случаях для изменения в свою пользу метаболизма растения-хозяина грибы используют вещества-эффекторы, в состав которых входят цитокинины. С целью заражения растений грибы паразитической природы манипулируют как собственными генами биосинтеза и метаболизма цитокининов, так и соответствующими генами растения-хозяина. Проявления такого взаимодействия зависят от природы патогена и примененной им стратегии, а также от реактивности иммунной системы оккупированного организма. При исследовании симбиотических взаимоотношений грибов и растений, в частности формирования арбускулярной микоризы, получены противоречивые данные, которые свидетельствуют о непрямом характере действия цитокининов. Отдельно обсуждается роль цитокининов в развитии макромицетов, которые составляют несистематическую группу грибов, формирующих макроскопические плодовые тела. Цитокинины обнаружены как в вегетативном мицелии, так и в карпофорах макромицетов. Установленные закономерности динамики накопления позволяют рассматривать гормоны этого класса как потенциальные регуляторы роста грибов. В обзоре сделано заключение, что цитокинины грибов изучены недостаточно полно. Понимание же механизмов развития грибов и выявление веществ, контролирующих их, позволили бы усовершенствовать биотехнологии, использующие грибы в качестве сырья для потребностей медицины и пищевой промышленности.

Ключевые слова: цитокинины, грибы, паразитические грибы, микориза, макромицеты

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2020.02.054>

Цитокинины – полифункциональные гормоны растений, принимающие участие в регуляции их роста и развития на всех этапах онтогенеза (Веденичева, Косаківська, 2017). Они контролируют деление клеток и формирование меристематических тканей, донорно-акцепторные отношения органов, процессы прорастания семян и старения листьев, реак-

цию на стрессовые воздействия (Kieber, Schaller, 2018). К классу цитокининов принадлежат производные аденина, биологическая активность и функции которых зависят от вариаций структуры боковой цепи и конъюгации (Zürcher, Müller, 2016). Качественный состав и количественное содержание цитокининов значительно варьирует в зависимости от типа тканей, вида растений, стадии развития и условий окружающей среды (Murai, 2014). Гомеостаз цитокининов определяется активностью ключевых ферментов их биосинтеза (изоопентенил-

Адрес для корреспонденции: Веденичева Нина Петровна, Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Гершенковская, 2, Киев, 01004, Украина; e-mail: vedenicheva@ukr.net

трансфераза, IPT) и деградации (цитокениноксидаза, СКХ), а также экспрессией соответствующих генов (IPT и СКХ) (Frébert et al., 2011).

Молекулы цитокининов в эволюционном отношении очень консервативны, они присутствуют как в свободной форме, так и в составе тРНК у самых разнообразных групп организмов: бактерий, низших и высших растений, грибов, нематод, насекомых, человека. Предполагают, что первичные функции этих молекул, закрепленные эволюционно, состояли в улучшении трансляции белка в рибосомах, поскольку модифицировали 3'-конец антикодона специфических тРНК (Persson et al., 1994). Цитокинины в растительном организме действуют как сигнальные молекулы, передающие информацию относительно разнообразных факторов окружающей среды в геном клетки, запуская ответную реакцию в виде белкового синтеза. Решающим моментом в этом процессе является взаимодействие гормона со специфическими рецепторами, которое приводит к преобразованию ответного сигнала (Romanov et al., 2018). Двухкомпонентная система передачи цитокининовых сигналов найдена у бактерий, ранних эукариотов и растений, но считается утраченной в ходе эволюции у животных (Pils, Neul, 2009). У организмов, принадлежащих к царству Грибов, регуляторные и сигнальные функции цитокининов практически не изучены. Известно, что грибы различных таксонов способны продуцировать эти гормоны (Chanclud, Morel, 2016). Однако интерес к изучению функционального значения цитокининов в процессах роста и развития грибов возникал спорадически, систематические и масштабные исследования не проводились.

Грибы отличаются большим разнообразием форм, экологическое значение которых трудно переоценить. Им принадлежит особая роль в обеспечении успешного существования экосистем, что обусловлено способностью разлагать целлюлозу и лигнин. Они также поставляют пищевой белок и целый ряд других питательных веществ (Pointing, Hyde, 2001). Для людей в течение тысячелетий грибы являются не только продуктом питания. Благодаря многочисленным лекарственным свойствам грибы эффективно применяются как средства исцеления от различных недугов (Chang, Wasser, 2018). Грибы обладают чрезвычайно высоким биотехнологическим потенциалом для использования в различных сферах человеческой жизни, особенно в фармакологии и агропроизводстве. Наряду с этим, они представляют опас-

ность, поскольку вызывают заболевания всего живого, бороться с которыми весьма сложно (Hyde et al., 2019). Несмотря на неоспоримое значение грибов, их физиология изучена недостаточно, особенно это касается систем регуляции роста и развития, которые остаются terra incognita до настоящего времени. Целью нашего обзора стали анализ и обобщение результатов изучения фитогормонов цитокининовой природы, которые, несомненно, весьма важны для существования этих организмов.

Патогенные грибы

Грибы взаимодействуют с растениями, образуя ассоциации как дружественного (симбиоз), так и враждебного характера (паразитизм). В обоих случаях они продуцируют ряд веществ-эффекторов, используя их для преобразования метаболизма растения-хозяина в свою пользу. В состав таких комплексов входят фитогормоны, в частности, цитокинины (Fonseca et al., 2018; Shen et al., 2018; Akhtar et al., 2019; Dodueva et al., 2020). Паразитические грибы вызывают возникновение заболеваний, проявляющихся в виде опухолей, «зеленых островков», налетов и т.п. Пораженные ткани отличаются повышенным содержанием свободных форм цитокининов. Так, початки кукурузы, инфицированные головневом грибом *Ustilago maydis*, содержали намного больше, чем здоровые количества *цис*-зеатина и пониженные уровни глюкозидных конъюгатов (Morrison et al., 2015a). Инокуляция листьев кукурузы возбудителем антракноза *Colletotrichum graminicola* вызывала образование «зеленых островков» в местах инфицирования, которые отличались от здоровых тканей резким накоплением *цис*-зеатинрибозида и его нуклеотида и снижением концентрации *цис*-зеатин-О-глюкозида (Behr et al., 2012). В листовых пластинках проростков риса, пораженных грибом *Magnaporthe oryzae*, повышалось содержание изопентенильных форм цитокининов (Jiang et al., 2013).

Подъем уровней цитокининов в инфицированных тканях происходит как за счет продуцирования фитопатогенами, которые используют их как фактор, повышающий восприимчивость к инфекции, так и путем модулирования грибами биосинтеза гормонов растением-хозяином (Spallek et al., 2018).

Способность грибов производить цитокинины в больших количествах показана при выращивании в культуре патогенных грибов *Botryodiplodia theobromae* (Castillo et al., 2014), *Taphrina* sp. (Streletskii et al., 2019),

Pyrenopeziza brassicae (Murphy et al, 1997). Паразитический грибок *Claviceps purpurea*, хозяином которого преимущественно является рис, продуцирует широкий спектр цитокининов, включая доминантные у этого растения цис-формы (Hinsch et al., 2015). Сравнительный анализ хемибиотрофного гриба *Leptosphaeria maculans*, возбудителя черной ножки рапса, в культуре и в зараженных им тканях показал наличие широкого спектра цитокининов в обоих случаях с преобладанием *транс*-зеатина, изопентениладенина и N-глюкозидов зеатина. При этом в культуре *in vitro* функционировали основные ферменты метаболизма цитокининов – IPT и СКХ (Trdá et al., 2017).

У *Fusarium moniliforme* обнаружено включение меченного аденина в цитокинины, что свидетельствует о синтезе гормона *de novo* (Van Staden, Nicholson, 1989). Такая возможность была подтверждена секвенированием генома этих грибов (Niehaus et al., 2016). Вместе с этим, у *Claviceps purpurea* (Hinsch et al., 2016) и *U. maydis* (Morrison et al., 2017) найдены гены *tRNA-IPT*, что доказывает наличие у паразитических грибов эволюционно более древнего пути образования цитокининов за счет деградации тРНК.

Продуцирование цитокининов играет ключевую роль в процессе инфицирования. В экспериментах *in planta* уровень цитокининов у *Brassica napus* возрастал по мере развития инфекции *L. maculans* (Trdá et al., 2017). Редуцированную вирулентность проявляли мутантные штаммы *Claviceps purpurea* (Hinsch et al., 2016; Kind et al., 2018) и *U. maydis* (Morrison et al., 2017), с выключенными генами основных ферментов биосинтеза цитокининов. Похожие результаты были получены с цитокинин-дефицитными штаммами *M. oryzae*, которые также были не способны инфицировать растения риса, но нанесение экзогенных цитокининов восстанавливало вирулентность (Chanclud et al., 2016). Патогенные грибы могут индуцировать активность цитокининовых генов и в тканях организма-хозяина. Например, инфицирование растений дикого риса *Zizania latifolia* грибом *Ustilago esculenta* индуцировало активность генов *IPT* и *СКХ* в тканях стебля (Wang et al., 2017). В проростках кукурузы заражение грибами рода *Fusarium* активировало экспрессию генов биосинтеза цитокининов растения-хозяина, при этом также активировались гены *СКХ* для снижения уровня цитокининов, что можно рассматривать как механизм сопротивления паразитам (Vrabka et al., 2019). Патоген-

ный грибок *Verticillium longisporum*, вызывающий хлороз и преждевременное старение листьев арабидопсиса, провоцирует снижение содержания *транс*-зеатина вследствие индукции генов *СКХ* оккупированного растения (Reusche et al., 2013). Следует отметить, что индукция цитокининовых генов у растений риса происходила на самых ранних стадиях инфекции *M. oryzae*, еще до проникновения патогена в ткани (Chanclud et al., 2016). Возбудитель фузариоза пшеницы и ячменя *Fusarium pseudograminearum* синтезирует специфические гормоны, отнесенные к новому подклассу цитокининов, поскольку они имеют определенные отличия структуры и биологической активности в биотестах. Несмотря на это, они активируют сигналинг цитокининов *in planta* и репрограммируют развитие растения-хозяина, что свидетельствует об их участии в регуляции протекания заболевания (Sørensen et al., 2017).

Индукция синтеза цитокининов, грибы улучшают поступление ассимилятов, так как эти гормоны выступают в качестве аттрагирующего фактора для питательных веществ в местах инфекции. Так, возрастание содержания активных форм цитокининов в «зеленых островах» ячменя при заражении *Pyrenophora teres* и кукурузы при инфицировании *Drechslera maydis* сопровождалось аккумуляцией метаболитов (Angra-Sharma, Sharma, 1999). Было показано, что активация генов цитокининового сигналинга у риса при заражении *M. oryzae* приводит к стимуляции генов, кодирующих синтез белков-транспортёров сахаров, а значит, и к увеличению потока питательных веществ к зараженным участкам (Cao et al., 2016). Связь между продуцированием цитокининов грибом-паразитом злаков *Fusarium pseudograminearum* и азотным питанием была установлена при исследованиях *in vitro* (Blum et al., 2019).

В отдельных работах сообщалось о возможности использовать манипуляции уровнями цитокининов для повышения резистентности растений к патогенным грибам. Так, увеличивая содержание цитокининов у растений томата активацией экспрессии гена, кодирующего основной фермент их биосинтеза IPT, удалось затормозить индукцию старения листьев некротрофным грибом *Botrytis cinerea* (Swartzberg et al., 2008). Однако обработка экзогенными гормонами не давала однозначно позитивных результатов. Например, зависимость резистентности проростков пшеницы к *Erysiphe graminis* от концентрации экзогенного зеатина или зеатинрибозида имела многофазный характер: под

действием растворов разных концентраций восприимчивость либо увеличивалась, либо уменьшалась без определенных закономерностей (Babosha, 2009). Под влиянием экзогенных цитокининов в высоких концентрациях возрастала степень защитных реакций арабидопсиса от патогенного оомицета *Hyaloperonospora arabidopsidis*, в частности, накапливалась салициловая кислота и активировалась экспрессия защитных генов. Тем не менее, при воздействии низких концентраций восприимчивость растений повышалась (Argueso et al., 2012). Это свидетельствует об опосредованном характере участия цитокининов в регуляции патогенеза. В частности, получены сведения о взаимодействии цитокининов с другими фитогормонами. Обработка листьев риса цитокининами одновременно с салициловой кислотой индуцировала активность гена *OsPRIb*, связанного с патогенезом *M. oryzae*. По отдельности эти гормоны подобного эффекта не давали, что свидетельствует о синергизме их действия при выработке защитной реакции на патоген (Jiang et al., 2013). Показано, что синтез дитерпеноидных фитоалексинов во время ответа растений риса на инфицирование *M. oryzae* также регулируется совместным действием цитокининов и салициловой кислоты (Akagi et al., 2014). У риса при заражении *M. oryzae* активация сигналинга АБК опережает активацию сигналинга цитокининов (Cao et al., 2016).

Таким образом, для заражения растений возбудители заболеваний грибной природы могут использовать манипуляции как собственными генами биосинтеза и метаболизма цитокининов, так и соответствующими генами растения-хозяина. Проявления такого взаимодействия зависит от природы патогена и использованной им стратегии (Akhtar et al., 2020), а также от реактивности иммунной системы оккупированного организма (Bürger, Chory, 2019).

Грибы-симбионты

Одним из древнейших и наиболее распространенных взаимовыгодных отношений растений и грибов является микориза. Хотя количество видов грибов, способных формировать микоризу, незначительно, более 80% растений развиваются в симбиозе с микоризными грибами на корнях на протяжении всего онтогенеза (Smith, Read, 2008). Микоризные грибы улучшают рост и развитие корневой системы, обеспечивая растения водой и питательными минеральными элементами, повышают устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам, при этом получают пространство для существ-

ования и пластические ресурсы в виде липидов и сахаров (Barker, Tagu, 2000). Наиболее распространенной и изученной является арбускулярная микориза, которая возникает у большинства наземных растений и грибов класса гломеромицетов. Эктомикориза, формирующаяся у деревьев с некоторыми базидиомицетами, а также специфические микоризы орхидных и мхов в плане гормональной регуляции почти не изучены (Nao et al., 2019).

Образование арбускулярной микоризы регулируется комплексом фитогормонов всех известных в настоящее время классов, в том числе цитокининами (Liao et al., 2017; Bedini et al., 2019). Во время колонизации корневой системы растений гифы гриба проникают в межклеточное пространство или внутрь клеток, формируя разветвленные структуры, так называемые арбускулы, благодаря которым через кортекс осуществляется обмен веществами. Колонизированные растения обычно содержат повышенные уровни цитокининов как в корнях, так и в надземной части. Впервые повышенное содержание цитокининов в корнях и побегах растений *Bouteloua gracilis* с арбускулярной микоризой по сравнению с немикоризированными растениями было обнаружено с помощью биотестирования (Allen et al., 1980). Позднее радиоиммунологическим методом был установлен значительный подъем уровней зеатиновых и изопентенильных форм цитокининов в корнях и побегах *Nicotiana tabacum* на ранних стадиях колонизации *Glomus intraradices*, когда заметных различий в морфологии растений не наблюдалось (Shaul-Keinan et al., 2002). Подобные результаты были получены и для растений *Medicago sativa* при формировании микоризы с грибом *G. intraradices* (Van Rhijn et al., 1997). У проростков *Litchi chinensis* инокуляция микоризными грибами *G. intraradices* и *Gigaspora margarita* приводила к повышению содержания изопентенильных форм цитокининов в побегах и корнях почти вдвое (Yao et al., 2005). В работах последних лет с применением более высокоточных аналитических методов (ультра-НPLC-MS) показано, что у колонизированных грибом *Rhizophagus irregularis* растений *Medicago truncatula*, отличающихся от неколонизированных большими размерами побегов, более толстыми листьями с большим количеством хлоропластов, листья содержали гораздо больше цитокининов, особенно дигидрозеатина, характерного для бобовых (Adolfsson et al., 2017). В листьях *Miscanthus × giganteus* к существенному увеличению содержания широкого

спектра цитокининов приводила инокуляция *Rhizophagus intraradices*, тогда как взаимодействие с *Piriformospora indica* вызывало уменьшение уровня гормонов, что свидетельствует о специфике регуляторных механизмов при образовании микоризы (Schmidt et al., 2017). Обработка растений *Pisum sativum* ингибиторами метаболизма и рецепции цитокининов показала, что развитие микоризы после инокуляции спорами *Rh. irregularis* коррелирует с содержанием эндогенных гормонов. Кроме того, для успешного проникновения гриба в корневую систему активные формы цитокининов должны преобладать над неактивными (Goh et al., 2019).

Изменения цитокининового статуса колонизированных грибами растений можно гипотетически объяснить с двух позиций. Во-первых, грибы могут индуцировать гены, ответственные за биосинтез гормонов либо репрессировать гены, кодирующие ферменты их деградации (или наоборот). Во-вторых, грибы могут сами продуцировать цитокинины, но в настоящее время такая возможность показана только в одном исследовании, а именно при выращивании в культуре микоризообразующего гриба *Glomus mosseae* биотестовыми методами была выявлена активность, соответствующая четырем различным цитокининам (Barea, Azcón-Aguilar, 1982). Дефицит подобных работ, очевидно, является следствием значительной сложности выращивания микоризных грибов *in vitro*.

Результаты влияния экзогенных цитокининов на развитие микоризы варьировали в зависимости от объектов и условий эксперимента. Так, кинетинрибозид положительно влиял на прорастание спор *Glomus clarum in vitro* (Fernández Suárez et al., 2015). Погружение корней *Lablab purpureus* в раствор кинетина значительно повышало степень колонизации их грибом *Glomus mosseae* (Xie et al., 1998), тогда как опрыскивание растений *Vigna radiata* этим гормоном не влияло на формирование микоризы грибом *G. clarum* (Rabie, 2005). Обработка побегов *Punica granatum* раствором БАП негативно сказывалась на формировании микоризы грибом *Rh. irregularis*, и хотя в условиях водного стресса влияние гормона и микоризы на рост растений было позитивным, синергического действия они не проявляли (Bonpadre et al., 2015). Тидиазурон, являющийся синтетическим производным фенилмочевины с цитокининовой активностью, существенно угнетал формирование микоризы у растений *Miscanthus × giganteus*, инокулированных *Rh. intraradices*

(Schmidt et al., 2017), что объясняется структурной несовместимостью этого соединения с рецепторами цитокининов и/или ингибированием им синтеза эндогенных цитокининов.

Использование генетических подходов к изучению регуляции микоризогенеза также привело к получению противоречивых результатов. Так, в корнях трансгенных растений *N. tabacum* с оверэкспрессией гена *СКХ* и соответственно сниженным содержанием цитокининов наблюдали ускоренный рост гифов гриба *Rh. intraradices* и большую степень колонизации по сравнению с растениями дикого типа (Cosme et al., 2013). Манипуляции со специфическими корневыми генами *СКХ* показали, что позитивное влияние на возникновение микоризы при симбиозе этих организмов оказывали цитокинины, синтезированные в побеге (Cosme et al., 2016). Мутанты *Pisum sativum* E151, у которых гриб *Rh. irregularis* формировал вдвое больший объем микоризы относительно растений дикого типа, характеризовались высоким уровнем цитокининов до инокуляции, но на 6-й день после нее содержание цитокининов снижалось (Jones et al., 2015). Образование микоризы грибом *Gigaspora margarita* у мутантов *Medicago truncatula* с редуцированным геном *cre1*, кодирующим рецепторный белок цитокининов гистидинкиназу, не отличалось от растений дикого типа, что свидетельствует об отсутствии связи между сигналингом цитокининов и микоризогенезом (Laffont et al., 2015).

Неоднозначность результатов изучения цитокининов при установлении симбиотических отношений между растениями и грибами привела некоторых исследователей к выводу об их второстепенной роли в регуляции этого процесса (Das, Gutjahr, 2019). При комплексном анализе компонентов фитогормонального комплекса, участвующих в развитии арбускулярной микоризы грибом *Rhizobium leguminosarum* на корнях *Pisum sativum*, были изучены и обсуждены функции многих фитогормонов, однако вклад цитокининов полностью проигнорирован (Foo et al., 2016). В то же время, учитывая огромное значение цитокининов для регуляции онтогенеза в целом (Kieber, Schaller, 2018) и корневой системы в частности (Aloni et al., 2006), а также принимая во внимание глубокое взаимодействие всех фитогормонов (Khan et al., 2020, Pozo et al., 2015), трудно представить не причастность цитокининов к регуляции симбиоза. Противоречивость данных скорее можно объяснить сложностью проведения подобных исследований, при выполнении которых необ-

ходимо учитывать видоспецифичность объектов, стадию их развития, условия проведения опытов и т. п. Кроме того, приведенные факты указывают на опосредованность действия цитокининов в микоризогенезе. Среди потенциальных посредников первое место занимают другие гормоны (Bedini et al., 2018) и трансмиттеры фосфора (Cosme et al., 2016, Fusconi, 2014). Экспериментальными доказательствами этого служат работы, в которых продемонстрированы изменения содержания цитокининов во время формирования микоризы на фоне качественного и количественной перестройки всего гормонального комплекса, в том числе гиббереллинов (Shaul-Keinan et al., 2002), АБК и ауксинов (Schmidt et al., 2017), жасмоновой кислоты (Adolfsson et al., 2017). Связь между формированием микоризы, эндогенными цитокининами и фосфорным питанием продемонстрирована в нескольких исследованиях (Cosme et al., 2013; Fusconi, 2014). В частности, корни растений *Allium porrum*, колонизированные грибом *Glomus mosseae*, содержали значительно больше зеатинрибозида при дефиците фосфора в питательной среде, чем неколонизированные, тогда как в условиях достаточного снабжения фосфором больше зеатинрибозида было в корнях растений без микоризы (Torelli et al., 2000).

Цитокинины макромицетов

Макромицеты (высшие грибы) – несистематическая группа грибов, образующих макроскопические плодовые тела. Многие из них формируют эктомикоризу с деревьями, то есть также принадлежат к симбионтам. Именно макромицеты на протяжении тысячелетий служили продуктами питания и лечебными средствами для человечества. Биохимический состав и физиология этих организмов интенсивно изучаются, тем не менее, механизмы регуляции их роста и развития остаются почти неизвестными.

Первые сообщения об обнаружении цитокининов в плодовых телах макромицетов появились в 70-е годы XX века. С помощью биотестов были проанализированы 6 видов рода *Rhizogon* и 22 вида рода *Hebeloma*. Цитокининовая активность, соответствовавшая зеатину и зеатинрибозиду, была найдена лишь у одного вида – *Rhizogon ochraceorubens* (Crafts, Miller, 1974). Активность этих двух гормонов была зафиксирована и при биотестировании плодовых тел *Agaricus bisporus* и *Pleurotus sajor-caju* (Dua, Jandaik, 1979). Эктомикоризные грибы *Rhizogon luteolus*, *Boletus elegans* и *Suillus luteus* также продуцировали соединения

с цитокининовой активностью, подобной зеатину и зеатинрибозиду (Ng et al., 1982). При выращивании *Schizophyllum commune* в жидкой культуре биотесты показали наличие изопентениладенина (Janitor, Vizarova, 1994). Радиоиммунологическим методом было проанализировано содержание цитокининов в культуральных фильтратах эктомикоризных грибов *Thelephora terrestris* и *Laccaria bicolor*. Если у первого гриба доминировали зеатин, изопентениладенин и их рибозиды, то у второго преобладал изопентениладензин. В фильтратах грибов *T. terrestris*, произраставших на корнях растения-хозяина (*Picea abies*), уровень зеатинрибозида был значительно выше, чем в чистой культуре (Kraigher et al., 1991). Методом HPLC концентрацию *транс*-зеатина определили у 18 видов макромицетов, в частности у *Boletus impolitus*, *Ptychoverpa bohémica*, *Volvariella speciosa*, *Amanita gemmata* и др. (Türker et al., 2005). Позже применение более точного метода масс-спектрометрии позволило выявить наличие 27 гормонов цитокининового ряда в плодовых телах 20 видов базидиальных грибов, собранных в лесах Канады, из них 7 присутствовали у каждого вида. Доминирующими формами были *цис*-зеатин и изопентениладенин, однако у каждого вида грибов преобладал один тип цитокининов и его производных (рибозидов и нуклеотидов). Например, у *Hygrocybe* sp., *Phellinus igniarius*, *Hypsizyguis ulmarius*, *Exidia glandulosa* и *Trichaptum bifforme* 60 % цитокининов составлял *цис*-зеатин (Morisson et al., 2015b). Активные и конъюгированные формы цитокининов были обнаружены в мицелиальной биомассе 13 видов лекарственных макромицетов при выращивании *in vitro*. Эти данные подтвердили видоспецифичность качественного состава и количественного содержания этих гормонов у грибов (Vedenicheva et al., 2018). В приведенных примерах определение цитокининов давало возможность только констатировать способность грибов синтезировать эти гормоны. Стадия развития грибов, способ их питания или другие биологические особенности не учитывались, следовательно, предположения относительно функций цитокининов не высказывались.

Сообщения, указывающие на участие цитокининов в регуляции морфогенеза макромицетов, немногочисленны. Биотестами были установлены изменения цитокининовой активности на различных стадиях развития *Lentinus tigrinus*. Максимальной она была в мицелии в начале его роста с дальнейшим снижением во время формирования плодовых тел (Rupasek,

ЦИТОКИНИНЫ ГРИБОВ

Sladky, 1973). Высокая активность цитокининов проявлялась также в шляпках в период формирования базидиоспор, но она отсутствовала в ножке гриба (Rupacek, Sladky, 1972). Кинетин при внесении в питательную среду увеличивал биомассу и содержание белка у культивируемых грибов *Pleurotus sajor-caju* (Mukhopadhyay et al., 2005) и *Agaricus bisporus* (Guha, Banerjee, 1974). Уменьшение темпов роста мицелия *Amanita muscaria* после обработки алюмином коррелировало со снижением общего количества цитокининов (Kovač, Žel, 1995). Бензиладенин задерживал послеуборочное раскрытие шляпок *Agaricus bisporus* (Braaksma et al., 2001). Внесение изопентениладенина в культуральную среду в высоких концентрациях ингибировало развитие мицелия *Suillus variegates in vitro*, повышало плотность мембран и отток ионов калия, кальция и фосфора из клеток гриба в среду. Малые количества гормона, наоборот, стимулировали рост мицелия (Pohleven, 1989). При культивировании *Lentinus tigrinus* и *Laetiporus sulphureus* с применением спектрофотометрического метода была изучена динамика зеатина, уровень которого был максимальным на начальных этапах развития мицелия (Özcan, 2001). Среди восьми исследованных в культуре видов эктомикоризных грибов пять (*Suillus granulatus*, *S. variegatus*, *Laccaria bicolor*, *Pisolithus tinctorius* и *Thelephora terrestris*) реагировали на добавление эксудатов корней сосны ускорением роста. Эффект эксудатов можно было заменить внесением в среду изопентениладенина совместно с пальмитиновой кислотой (Sun, Fries, 1992). Видоспецифический характер динамики цитокининов и причастность этих фитогормонов к регуляции роста и развития базидиомицетов *Hericium coralloides* и *Fomitopsis officinalis* установлены при культивировании их мицелия *in vitro*. У сапротрофа *H. coralloides* максимум содержания *транс*-зеатина, *транс*-зеатинрибозиды, изопентениладенозина и изопентениладенина приходился на период наивысшей интенсивности роста, а замедление развития мицелия сопровождалось снижением уровней свободных форм цитокининов. Динамика содержания цитокининов у *F. officinalis* не коррелировала с интенсивностью ростовых процессов, что могло быть связано с паразитической природой этого гриба (Vedenicheva et al., 2018a). Эссенциальные микроэлементы цинк, марганец и медь в форме сульфатов и цитратов стимулировали рост мицелиальной биомассы гриба *Trametes versicolor* в культуре, при этом они существенно угнетали образование неакти-

вных форм цитокининов (*цис*-зеатина и зеатин-*O*-глюкозида) и стимулировали аккумуляцию активных форм (*транс*-зеатина и зеатинрибозиды). Поскольку количественных зависимостей между ростом мицелиальной биомассы, концентрацией микроэлементов и содержанием активных форм цитокининов не обнаружили, было сделано предположение об опосредованности влияния ионов металлов на их биосинтез и метаболизм (Аль-Маали та ін., 2019).

Представленная информация позволяет рассматривать цитокинины как потенциальный регулятор роста макромицетов, однако существующих данных, безусловно, недостаточно для того, чтобы делать конкретные выводы и даже предположения о механизмах их действия.

Таким образом, анализ доступной на текущий момент литературы показал, что если в понимании участия цитокининов в регуляции взаимодействия растений и паразитических грибов при патогенезе достигнут определенный прогресс, то в отношении других групп грибов сведения фрагментарны и часто противоречивы. По сравнению с цитокининами растений, у которых достаточно детально изучены пути биосинтеза, метаболизма, рецепции и трансдукции сигналов, цитокинины грибов остаются практически не исследованными. Имеющиеся данные не позволяют сделать однозначное заключение, являются ли синтезированные грибами цитокинины гормонами или продуктами вторичного метаболизма. Учитывая высокую практическую ценность грибов, такая ситуация представляется крайне неудовлетворительной, хотя объясняется методическими сложностями. Информация о механизмах роста и развития грибов и выявление веществ, контролирующих эти процессы, несомненно, позволят в дальнейшем усовершенствовать имеющиеся и создать новые биотехнологии с использованием цитокининов этих организмов для потребностей медицины и пищевой промышленности.

Публикация подготовлена в рамках выполнения конкурсного проекта 8Б «Изучение противоопухолевых свойств биологически-активных веществ цитокининовой природы из мицелиальной биомассы лекарственных базидиевых грибов» при финансовой поддержке НАН Украины.

ЛИТЕРАТУРА

Аль-Маали Г.А., Веденичова Н.П., Бисько Н.А., Косаківська І.В. 2019. Вплив мікроелементів на вміст цитокінінів у мицеліальній біомасі лікарського гриба *Trametes versicolor* (Polyporaceae, Basidiomycota). Укр. бот. журн. 76 (1) : 71-78.

- Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2017. Цитокиніни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання. Київ : Наш формат : 200 с.
- Adolfsson L., Nziengui H., Abreu I.N., Šimura J., Beebo A., Herdean A., Aboalizadeh J., Šikora J., Moritz T., Novak., Ljung K., Schoefs B., Spetea C. 2017. Enhanced secondary and hormone metabolism in leaves of arbuscular mycorrhizal *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 175 : 392-411.
- Allen M.F., Moore T.S.Jr., Christensen M. 1980. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae: I. Cytokinin increases in the host plant. *Can. J. Bot.* 58 : 371-374.
- Aloni R., Aloni E., Langhans M., Ullrich C.I. 2006. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Ann. Bot.* 97 (5) : 883-893.
- Akagi A., Fukushima S., Okada K., Jiang C.-J., Yoshida R., Nakayama A., Shimono M., Sugano S., Yamane H., Takatsuji H. 2014. WRKY45-dependent priming of diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and the role of cytokinin in triggering the reaction. *Plant Mol. Biol.* 86 (1-2) : 171-183.
- Akhtar S.S., Mekureyaw M.F., Pandey C., Roitsch T. 2020. Role of cytokinins for interactions of plants with microbial pathogens and pest insect. *Front. Plant Sci.* 10 : 1777. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01777>.
- Angra-Sharma R., Sharma D.K. 1999. Cytokinins in pathogenesis and disease resistance of *Pyrenophora teres-barley* and *Drechslera maydis*-maize interactions during early stages of infection. *Mycopathologia.* 148 : 87-95.
- Argueso C.T., Ferreira F.J., Epple P., To J.P.C., Hutchison C.E., Schaller G.E., Dangl J.L., Kieber J.J. 2012. Two-component elements mediate interactions between cytokinin and salicylic acid in plant immunity. *PLoS Genet.* 8 (1) : e1002448. doi.org/10.1371/journal.pgen.1002448.
- Babosha A.V. 2009. Regulation of resistance and susceptibility in wheat-powdery mildew pathosystem with exogenous cytokinins. *J. Plant Physiol.* 166 (17) : 1892-1903.
- Barea J.M., Azcón-Aguilar C. 1982. Production of plant growth-regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Appl. Environ. Microbiol.* 43 : 810-813.
- Barker S.J., Tagu D. 2000. The roles of auxins and cytokinins in mycorrhizal symbioses. *J. Plant Growth Regul.* 19 : 144-154.
- Bedini A., Mercy L., Schneider C., Franken P., Lucic-Mercy E. 2018. Unraveling the initial plant hormone signaling, metabolic mechanisms and plant defense triggering the endomycorrhizal symbiosis behavior. *Front. Plant Sci.* 9 : 1800. [10.3389/fpls.2018.01800](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01800)
- Behr M., Motyka V., Weihmann F., Malbeck J., Deising H.B., Wirsig S.G.R. 2012. Remodeling of cytokinin metabolism at infection sites of *Colletotrichum graminicola* on maize leaves. *Molecular Plant – Microbe Interactions.* 25 : 1073-1082.
- Blum A., Benfiel, A.H., Sorensen J.L., Nielsen M.R., Bachleitner S., Studt L., Beccari G., Covarelli L., Batley J., Gardiner D.M. 2019. Regulation of a novel *Fusarium* cytokinin in *Fusarium pseudograminearum*. *Fungal Biol.* 123 (3) : 255-266.
- Bompadre M.J., Fernandez Bidondo L., Silvani V.A., Colombo R., Pégola M., Pardo A.G., Godeas A.M. 2015. Combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous cytokinins on pomegranate (*Punica granatum*) under two contrasting water availability conditions. *Symbiosis.* 65 : 55-63.
- Braakma A., Schaap D.J., Donkers J.W., Schipper C.M.A. 2001. Effect of cytokinin on cap opening in *Agaricus bisporus* during storage. *Postharvest Biol. Technol.* 23 : 171-173.
- Bürger M., Chory J. 2019. Stressed out about hormones: how plants orchestrate immunity. *Cell Host Microbe.* 26 (2) : 163-172.
- Cao J., Yang C., Li L., Jiang L., Wu Y., Wu C., Bu Q., Xia G., Liu X., Luo Y., Liu J. 2016. Rice plasma membrane proteomics reveals *Magnaporthe oryzae* promotes susceptibility by sequential activation of host hormone signaling pathways. *Molecular Plant-Microbe Interact.* 29 (11) : 902-913.
- Castillo G., Torrecillas A., Nogueiras C., Michelena G., Sánchez-Bravo J., Acosta M. 2014. Simultaneous quantification of phytohormones in fermentation extracts of *Botryodiplodia theobromae* by liquid chromatography-electrospray tandem mass spectrometry. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 30 : 1937-1946.
- Chanclud E., Kisiala A., Emery N.R., Chalvon V., Ducasse A., Romiti-Michel C., Gravot A., Kroj T., Morel J.B. 2016. Cytokinin production by the rice blast fungus is a pivotal requirement for full virulence. *PLoS Pathog.* 12 : e1005457. doi.org/10.1371/journal.ppat.1005457
- Chanclud E., Morel J.-B. 2016. Plant hormones: a fungal point of view. *Mol. Plant Pathol.* 17 (8) : 1289-1297.
- Chang S.T., Wasser S.P. 2018. Current and future research trends in agricultural and biomedical applications of medicinal mushrooms and mushroom products. *Int. J. Med. Mushrooms.* 20 (12) : 1121-1133.
- Cosme M., Wurst S. 2013. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi, rhizobacteria, soil phosphorus and plant cytokinin deficiency change the root morphology, yield and quality of tobacco. *Soil Biol. Biochem.* 57 : 436-443.

ЦИТОКИНИНЫ ГРИБОВ

- Cosme M., Ramireddy E., Franken P., Schmullig T., Wurst S. 2016. Shoot- and root-borne cytokinin influences arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza*. 26 : 709-720.
- Crafts C.B., Miller C.O. 1974. Detection and identification of cytokinins produced by mycorrhizal fungi. *Plant Physiol*. 54 : 586-588.
- Das D., Gutjahr C. 2019. Role of phytohormones in arbuscular mycorrhiza development, In: *The Model Legume Medicago truncatula*. Hoboken, N.J. : John Wiley and Sons Ltd : 485-500.
- Dodueva I., Lebedeva M., Kuznetcova K., Gancheva M., Paponova S., Lutova L. 2020. Plant tumors: a hundred years of study. *Planta*. 251 : 10.1007/s00425-020-03375-5.
- Dua I.S., Jandaik C.L. 1979. Cytokinins in two cultivated edible mushrooms. *Scientia Horticulturae*. 10 : 301-304.
- Fernández Suárez K., Pérez Ortega E., Medina García L.R. 2015. The kinetin riboside as in vitro stimulator of *Glomus clarum* spores germination. *Cultivos Trop*. 36 : 45-49.
- Fonseca S., Radhakrishnan D., Prasad K., Chini A. 2018. Fungal production and manipulation of plant hormones. *Curr. Med. Chem*. 25 : 253. doi.org/10.2174/0929867324666170314150827.
- Foo E., McAdam E.L., Weller J.L., Reid J.B. 2016. Interactions between ethylene, gibberellins, and brassinosteroids in the development of rhizobial and mycorrhizal symbioses of pea. *J. Exp. Bot*. 67 (8) : 2413-2424.
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot*. 62 (8) : 2431-2452.
- Fusconi A. 2014. Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae: what role do fungal exudates, phosphate sugars and hormones play in lateral root formation?. *Ann. Bot*. 563 (113) : 19-33.
- Goh D.M., Cosme M., Kisiala A.B., Mulholland S., Said Z.M.F., Spichal L., Emery R.J.N., Declerck S., Guinel F.C. 2019. A stimulatory role for cytokinin in the arbuscular mycorrhizal symbiosis of pea. *Front. Plant Sci*. 10 : 262. doi: 10.3389/fpls.2019.00262
- Guha A.K., Banerjee A.B. 1974. Effect of indole-3-acetic acid and kinetin on submerged growth of *Agaricus bisporus*. *Acta Microbiol. Pol*. 6 : 133-134.
- Hao Z., Xie W., Chen B. 2019. Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects plant immunity to viral infection and accumulation. *Viruses*. 11 (6) : 534. doi.org/10.3390/v11060534.
- Hinsch J., Vrabka J., Oeser B., Novák O., Galuszka P., Tudzynski P. 2015. De novo biosynthesis of cytokinins in the biotrophic fungus *Claviceps purpurea*. *Environ. Microbiol*. 17 : 2935-2951.
- Hinsch J., Galuszka P., Tudzynski P. 2016. Functional characterization of the first filamentous fungal tRNA-isopentenyltransferase and its role in the virulence of *Claviceps purpurea*. *New Phytol*. 211 : 980-992.
- Hyde K.D., Xu J., Rapior S., Jeewon R., Lumyong S., Niegro A.G.T., Stadler M. 2019. The amazing potential of fungi: 50 ways we can exploit fungi industrially. *Fungal Diversity*. 97 : 1-136. https://doi.org/10.1007/s13225-019-00430-9.
- Janitor A., Vizarova G. 1994. Production of abscisic acid and cytokinins in static liquid culture by *Schizophyllum commune*. *Czech-Mycolology*. 474 (4) : 293-302.
- Jiang C.J., Shiono M., Sugano S., Kojima M., Liu X., Inoue H., Sakakibara H., Takatsuji H. 2013. Cytokinins act synergistically with salicylic acid to activate defense gene expression in rice. *Mol. Plant-Microbe Interact*. 26 : 287-296.
- Jones J.M., Clairmont L., Macdonald E.S., Weiner C.A., Emery R.J., Guinel F.C. 2015. E151 (sym15), a pleiotropic mutant of pea (*Pisum sativum* L.), displays low nodule number, enhanced mycorrhizae, delayed lateral root emergence, and high root cytokinin levels. *J. Exp. Bot*. 66 : 4047-4059.
- Khan N., Bano A., Ali S., Babar M.A. 2020. Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regul*. 90 : 189-203.
- Kieber J.J., Schaller E. 2018. Cytokinin signaling in plant development. *Development*. 145 : dev149344 doi: 10.1242/dev.149344.
- Kind S., Hinsch J., Vrabka J., Hradilová M., Majeská-Čudejková M., Tudzynski P., Galuszka P. 2018. Manipulation of cytokinin level in the ergot fungus *Claviceps purpurea* emphasizes its contribution to virulence. *Curr. Genet*. 64 (6) : 1303-1319.
- Kovač M., Žel J. 1995. The effect of aluminum on cytokinins in the mycelia of *Amanita muscaria*. *J. Plant Growth Regul*. 14 : 117-120.
- Kraigher H., Grayling A., Wang T.L., Hanke D.E. 1991. Cytokinin production by two ectomycorrhizal fungi in liquid culture. *Phytochem*. 30 : 2249-2254.
- Laffont C., Rey T., André O., Novero M., Kazmierczak T., Debellé F., Bonfante P., Jacquot C., Frugier F. 2015. The CRE1 cytokinin path-way is differentially recruited depending on *Medicago truncatula* root environments and negatively regulates resistance to a pathogen. *PLoSOne* 10 : e0116819. doi.org/10.1371/journal.pone.0116819.
- Liao D., Wang S., Cui M., Liu J., Chen A., Xu G. 2018. Phytohormones regulate the development of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Int. J. Mol. Sci*. 19 : 3146. doi: 10.3390/ijms19103146.
- Morrison E.N., Emery R.N., Saville B.J. 2015a. Phytohormone involvement in the *Ustilago maydis*-*Zea mays* pathosystem: relationships between abscisic acid and cytokinin levels and strain

- virulence in infected cob tissue. *PLoS ONE*. 10 (6) : e0130945. doi: 10.1371/journal.pone.0130945
- Morrison E.N., Knowles S., Hayward A., Thom R.G., Saville B.J., Emery R.J.N. 2015b. Detection of phytohormones in temperate forest fungi predicts consistent abscisic acid production and a common pathway for cytokinin biosynthesis. *Mycologia*. 107. 245-257.
- Morrison E.N., Emery R.J.N., Saville B.J. 2017. Fungal derived cytokinins are necessary for normal *Ustilago maydis* infection of maize. *Plant Pathol*. 66 : 726-742.
- Mukhopadhyay R., Chatterjee S., Chatterjee B.P., Guha A.K. 2005. Enhancement of biomass production of edible mushroom *Pleurotus sajor-caju* grown in whey by plant growth hormones. *Process Biochemistry*. 40 : 1241-1244.
- Murai N. 2014. Review: Plant growth hormone cytokinins control the crop seed yield. *Amer. J. Plant Sci*. 5 : 2178-2187.
- Murphy A.M., Pryce-Jones E., Johnstone K., Ashby A.M. 1997. Comparison of cytokinin production in vitro by *Pyrenopeziza brassicae* with other plant pathogens. *Physiol. Mol. Plant Pathol*. 50 : 53-65.
- Ng P.P., Cole A.L.J., Jameson P.E., Mcwha J.A. 1982. Cytokinin production by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol*. 91 : 57-62.
- Niehaus E.-M., Münsterkötter M., Proctor R.H., Brown D.W., Sharon A., Idan Y., Tudzynski P. 2016. Comparative “omics” of the *Fusarium fujikuroi* species complex highlights differences in genetic potential and metabolite synthesis. *Genome Biol. Evol*. 8 : 3574-3599. doi: 10.1093/gbe/evw259.
- Özcan B. 2001. GA3, ABA and cytokinin production by *Lentinus tigrinus* and *Laetiporus sulphureus* fungi cultured in the medium of olive oil mill waste. *Turk. J. Biol*. 25 : 453-462.
- Pils B., Heyl A. 2009. Unraveling the evolution of cytokinin signalling. *Plant Physiol*. 151 : 782-791.
- Persson B.C., Esberg B., Ólafsen Ó., Björk G.R. 1994. Synthesis and function of isopentenyl adenosine derivatives in tRNA. *Biochimie*. 76 : 1152-1160.
- Pohleven F. 1989. The influence of cytokinin 2iPA on growth, ion transport and membrane fluidity in mycelia of the mycorrhizal fungus *Siullus variegates*. *Agric. Ecos. Environ*. 28 : 399-402.
- Pointing S.B., Hyde K.D. 2001. *Bio-Exploitation of Filamentous Fungi*. Hong Kong: Fungal Diversity Press. 467 p. doi: hdl.handlt.net/10722/118286.
- Pozo M.J., López-Ráez J.A., Azcón-Aguilar C., García-Garrido J.M. 2015. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytol*. 205 : 1431-1436.
- Rabie G.H. 2005. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mungbean plants to irrigation with seawater. *Mycorrhiza*. 15 : 225-230.
- Reusche M., Klásková J., Thole K., Truskina J., Novák O., Janz D., Strnad M., Spíchal L., Lipka V., Teichmann T. 2013. Stabilization of cytokinin levels enhances *Arabidopsis* resistance against *Verticillium longisporum*. *Mol. Plant–Microbe Interact*. 26 (8) : 850-860.
- Romanov G.A., Lomin S.N., Schmülling T. 2018. Cytokinin signaling from the ER or from the PM? That is the question! *New Phytol*. 218 : 41-53.
- Rypacek V., Sladki Z. 1972. The character of endogenous growth regulators in the course of development in the fungus *Lentinus tigrinus*. *Mycopathol. Mycol. Appl*. 46 : 65-72.
- Rypacek V., Sladki Z. 1973. Relation between the level of endogenous growth regulators and the differentiation of the fungus *Lentinus tigrinus* studied in a synthetic medium. *Biol. Plant*. 15 : 20-26.
- Schmidt C.S., Mrmka L., Frantik T., Motyka V., Dobrev P. I., Vosátka M. 2017. Combined effects of fungal inoculants and the cytokinin-like growth regulator thidiazuron on growth, phytohormone contents and endophytic root fungi in *Miscanthus × giganteus*. *Plant Physiol. Biochem*. 120 : 120-131.
- Shaul-Keinan O., Gadkar V., Ginzberg I., Grünzweig J., Chet I., Elad Y., Winer S., Belausov E., Eshed Y., Atzmon N., Ben-Tal Y., Kapulnik Y. 2002. Hormone concentrations in tobacco roots change during arbuscular mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices*. *New Phytol*. 154 : 501-507.
- Shen Q., Liu Y., Naqvi N.I. 2018. Fungal effectors at the crossroads of phytohormone signaling. *Curr. Opin. Microbiol*. 46 : 1-6. doi: 10.1016/j.mib.2018.01.006.
- Smith S.E., Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press : London : 800 p.
- Sørensen J.L., Benfield A.H., Wollenberg R.D., Westphal K., Wimmer R., Nielsen K.F., Nielsen M.R., Carere J., Covarelli L., Beccari G., Powell J., Yamashino T., Kogler H., Sondergaard T.E., Gardiner D.M. 2017. The cereal pathogen *Fusarium pseudograminearum* produces a new class of active cytokinins during infection. *Mol. Plant Pathol*. 19 (5) : 1140-1154.
- Spallek T., Gan P., Kadota Y., Shirasu K. 2018. Same tune, different song – cytokinins as virulence factor in plant-pathogen interaction. *Curr. Opin. Plant Biol*. 44 : 82-87.
- Streletskaia R.A., Kachalkin A.V., Glushakova A.M., Yurkov A.M., Demin V.V. 2019. Yeasts producing zeatin. *Peer J*. 7 (2) : e6474. doi: 10.7717/peerj/6474.
- Sun Y.-P., Fries N. 1992. The effect of tree-root exudates on the growth rate of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi. *Mycorrhiza*. 1 : 63-69.

- Swartzberg D., Kirshner B., Rav-David D., Elad Y., Granot D. 2008. Botrytis cinerea induces senescence and is inhibited by autoregulated expression of the IPT gene. *Eur. J. Plant Pathol.* 120 : 289-297.
- Torelli A., Trotta A., Acerbi L., Arcidiacono G., Berta G., Branca C. 2000. IAA and ZR content in leek (*Allium porrum* L.), as influenced by P nutrition and arbuscular mycorrhizae, in relation to plant development. *Plant Soil.* 226 : 29-35.
- Trdá L., Barešová M., Šašek V., Nováková M., Zahajská L., Dobrev P.I., Motyka V., Burketová L. 2017. Cytokinin metabolism of pathogenic fungus *Leptosphaeria maculans* involves isopentenyl transferase, adenosine kinase and cytokinin oxidase/dehydrogenase. *Front Microbiol.* 8 : 1374. doi.org/10.3389/fmicb.2017.01374.
- Türker M., Demirel K., Uzun Y., Battal P. 2005. Determination of phytohormones level in some dried and fresh macrofungi taxa. *Phyton – Annales rei Botanicae.* 45 : 145-157.
- Van Rhijn P., Fang Y., Galili S., Shaul O., Atzmon N., Wininger S., Eshed Y., Lum M., Li Y., To V., Fujishige N., Kapulnik Y., Hirsch A.M. 1997. Expression of early nodulin genes in alfalfa mycorrhizae indicates that signal transduction pathways used in forming arbuscular mycorrhizae and Rhizobium-induced nodules may be conserved. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 94 (10) : 5467-5472.
- Van Staden J., Nicholson R.I.D. 1989. Cytokinins and mango flower malformation II. The cytokinin complement produced by *Fusarium moniliforme* and the ability of the fungus to incorporate [8-14C] adenine into cytokinins. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 35 : 423-431.
- Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Bisko N.A., Shcherbatiuk M.M., Lomberg M.M., Mytropolska N.Yu., Mykchaylova O.B., Kosakivska I.V. 2018. Comparative analysis of cytokinins in mycelial biomass of medicinal mushrooms. *Int. J. Med. Mushrooms.* 20 (9) : 837-847.
- Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Mykchaylova O.B., Lomberg M.M., Bisko N.A., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2018a. Endogenous cytokinins dynamics in mycelial biomass basidiomycetes at different stages of cultivation. *Int. J. Biochem. Physiol.* 3 (2) : 000122.
- Vrabka J., Niehaus E.-M., Münsterkötter M., Proctor R.H., Brown D.W., Novák O., Pěňčík A., Tarkowská D., Hromadová K., Hradilová M., Oklešťková J., Oren-Young L., Idan Y., Sharon A., Maymon M., Elazar M., Freeman S., Güldener U., Tudzynski B., Galuszka P., Bergougnoux V. 2019. Production and role of hormones during interaction of *Fusarium* species with maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Front. Plant Sci.* 9 : 936. doi: 10.3389/fpls.2018.01936.
- Wang Z.D., Yan N., Wang Z.H., Zhang X.H., Zhang J.Z., Xue H.M., Wang L.X., Zhan Q., Xu Y.P., Guo D.P. 2017. RNA-seq analysis provides insight into reprogramming of culm development in *Zizania latifolia* induced by *Ustilago esculenta*. *Plant Mol. Biol.* 95 : 533-547.
- Xie Z.P., Müller J., Wiemken A., Broughton W.J., Boller T. 1998. Nod factors and tri-iodobenzoic acid stimulate mycorrhizal colonization and affect carbohydrate partitioning in mycorrhizal roots of *Lablab purpureus*. *New Phytol.* 139 : 361-366.
- Yao Q., Zhu H.H., Chen J.Z. 2005. Growth responses and endogenous IAA and iPAs changes of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation. *Sci. Hortic.* 105 : 145-151.
- Zürcher E., Müller B. 2016. Cytokinin synthesis, signaling and function – advances and new insights. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 324 : 1-38.

REFERENCES

- Al-Maali G.A., Vedenicheva N.P., Bisko N.A., Kosakivska I.V. 2019. Effect of microelements on cytokinins content in mycelial biomass of medicinal mushroom *Trametes versicolor* (Polyporaceae, Basidiomycota). *Ukr. Bot. J.* 76 (1) : 71-78. (In Ukrainian).
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. 2017. Tsytokininy yak rehulyatory ontogenezu roslyn za riznykh umov zrostannya (Cytokinins as regulators of plant ontogenesis under different growth conditions). Kyiv : Nash Format : 200 p. (In Ukrainian).
- Adolfsson L., Nziengui H., Abreu I.N., Šimura J., Beebo A., Herdean A., Aboalizadeh J., Šikora J., Moritz T., Novak, Ljung K., Schoefs B., Spetea C. 2017. Enhanced secondary and hormone metabolism in leaves of arbuscular mycorrhizal *Medicago truncatula*. *Plant Physiol.* 175 : 392-411.
- Allen M.F., Moore T.S.Jr., Christensen M. 1980. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae: I. Cytokinin increases in the host plant. *Can. J. Bot.* 58 : 371-374.
- Aloni R., Aloni E., Langhans M., Ullrich C.I. 2006. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture: regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Ann. Bot.* 97 (5) : 883-893.
- Akagi A., Fukushima S., Okada K., Jiang C.-J., Yoshida R., Nakayama A., Shimono M., Sugano S., Yamane H., Takatsuji H. 2014. WRKY45-dependent priming of diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and the role of cytokinin in triggering the reaction. *Plant Mol. Biol.* 86 (1-2) : 171-183.
- Akhtar S.S., Mekureyaw M.F., Pandey C., Roitsch T. 2020. Role of cytokinins for interactions of plants with microbial pathogens and pest insect. *Front. Plant Sci.* 10 : 1777. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01777.

- Angra-Sharma R., Sharma D.K. 1999. Cytokinins in pathogenesis and disease resistance of *Pyrenophora teres*-barley and *Drechslera maydis*-maize interactions during early stages of infection. *Mycopathologia*. 148 : 87-95.
- Argueso C.T., Ferreira F.J., Epple P., To J.P.C., Hutchison C.E., Schaller G.E., Dangl J.L., Kieber J.J. 2012. Two-component elements mediate interactions between cytokinin and salicylic acid in plant immunity. *PLoS Genet.* 8 (1) : e1002448. doi.org/10.1371/journal.pgen.1002448.
- Babosha A.V. 2009. Regulation of resistance and susceptibility in wheat-powdery mildew pathosystem with exogenous cytokinins. *J. Plant Physiol.* 166 (17) : 1892-1903.
- Barea J.M., Azcón-Aguilar C. 1982. Production of plant growth-regulating substances by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Appl. Environ. Microbiol.* 43 : 810-813.
- Barker S.J., Tagu D. 2000. The roles of auxins and cytokinins in mycorrhizal symbioses. *J. Plant Growth Regul.* 19 : 144-154.
- Bedini A., Mercy L., Schneider C., Franken P., Lucic-Mercy E. 2018. Unraveling the initial plant hormone signaling, metabolic mechanisms and plant defense triggering the endomycorrhizal symbiosis behavior. *Front. Plant Sci.* 9 : 1800. 10.3389/fpls.2018.01800
- Behr M., Motyka V., Weihmann F., Malbeck J., Deising H.B., Wirsel S.G.R. 2012. Remodeling of cytokinin metabolism at infection sites of *Colletotrichum graminicola* on maize leaves. *Molecular Plant – Microbe Interactions.* 25 : 1073-1082.
- Blum A., Benfiel, A.H., Sorensen J.L., Nielsen M.R., Bachleitner S., Studt L., Beccari G., Covarelli L., Batley J., Gardiner D.M. 2019. Regulation of a novel *Fusarium* cytokinin in *Fusarium pseudograminearum*. *Fungal Biol.* 123 (3) : 255-266.
- Bompadre M.J., Fernandez Bidondo L., Silvani V.A., Colombo R., Pèrgola M., Pardo A.G., Godeas A.M. 2015. Combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous cytokinins on pomegranate (*Punica granatum*) under two contrasting water availability conditions. *Symbiosis.* 65 : 55-63.
- Braaksma A., Schaap D.J., Donkers J.W., Schipper C.M.A. 2001. Effect of cytokinin on cap opening in *Agaricus bisporus* during storage. *Postharvest Biol. Technol.* 23 : 171-173.
- Bürger M., Chory J. 2019. Stressed out about hormones: how plants orchestrate immunity. *Cell Host Microbe.* 26 (2) : 163-172.
- Cao J., Yang C., Li L., Jiang L., Wu Y., Wu C., Bu Q., Xia G., Liu X., Luo Y., Liu J. 2016. Rice plasma membrane proteomics reveals Magnaporthe oryzae promotes susceptibility by sequential activation of host hormone signaling pathways. *Molecular Plant-Microbe Interact.* 29 (11) : 902-913.
- Castillo G., Torrecillas A., Nogueiras C., Michelena G., Sánchez-Bravo J., Acosta M. 2014. Simultaneous quantification of phytohormones in fermentation extracts of *Botryodiplodia theobromae* by liquid chromatography-electrospray tandem mass spectrometry. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 30 : 1937-1946.
- Chanclud E., Kisiala A., Emery N.R., Chalvon V., Ducasse A., Romiti-Michel C., Gravot A., Kroj T., Morel J.B. 2016. Cytokinin production by the rice blast fungus is a pivotal requirement for full virulence. *PLoS Pathog.* 12 : e1005457. doi.org/10.1371/journal.ppat.1005457
- Chanclud E., Morel J-B. 2016. Plant hormones: a fungal point of view. *Mol. Plant Pathol.* 17 (8) : 1289-1297.
- Chang S.T., Wasser S.P. 2018. Current and future research trends in agricultural and biomedical applications of medicinal mushrooms and mushroom products. *Int. J. Med. Mushrooms.* 20 (12) : 1121-1133.
- Cosme M., Wurst S. 2013. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi, rhizobacteria, soil phosphorus and plant cytokinin deficiency change the root morphology, yield and quality of tobacco. *Soil Biol. Biochem.* 57 : 436-443.
- Cosme M., Ramireddy E., Franken P., Schmulling T., Wurst S. 2016. Shoot- and root-borne cytokinin influences arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza.* 26 : 709-720.
- Crafts C.B., Miller C.O. 1974. Detection and identification of cytokinins produced by mycorrhizal fungi. *Plant Physiol.* 54 : 586-588.
- Das D., Gutjahr C. 2019. Role of phytohormones in arbuscular mycorrhiza development, In: *The Model Legume Medicago truncatula*. Hoboken, N.J. : John Wiley and Sons Ltd : 485-500.
- Dodueva I., Lebedeva M., Kuznetcova K., Gancheva M., Paponova S., Lutova L. 2020. Plant tumors: a hundred years of study. *Planta.* 251 : 10.1007/s00425-020-03375-5.
- Dua I.S., Jandaik C.L. 1979. Cytokinins in two cultivated edible mushrooms. *Scientia Horticulturae.* 10 : 301-304.
- Fernández Suárez K., Pérez Ortega E., Medina García L.R. 2015. The kinetin riboside as in vitro stimulator of *Glomus clarum* spores germination. *Cultivos Trop.* 36 : 45-49.
- Fonseca S., Radhakrishnan D., Prasad K., Chini A. 2018. Fungal production and manipulation of plant hormones. *Curr. Med. Chem.* 25 : 253. doi.org/10.2174/0929867324666170314150827.
- Foo E., McAdam E.L., Weller J.L., Reid J.B. 2016. Interactions between ethylene, gibberellins, and brassinosteroids in the development of rhizobial and mycorrhizal symbioses of pea. *J. Exp. Bot.* 67 (8) : 2413-2424.

ЦИТОКИНИНЫ ГРИБОВ

- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *J. Exp. Bot.* 62 (8) : 2431-2452.
- Fusconi A. 2014. Regulation of root morphogenesis in arbuscular mycorrhizae: what role do fungal exudates, phosphate sugars and hormones play in lateral root formation?. *Ann. Bot.* 563 (113) : 19-33.
- Goh D.M., Cosme M., Kisiala A.B., Mulholland S., Said Z.M.F., Spichal L., Emery R.J.N., Declerck S., Guinel F.C. 2019. A stimulatory role for cytokinin in the arbuscular mycorrhizal symbiosis of pea. *Front. Plant Sci.* 10 : 262. doi: 10.3389/fpls.2019.00262
- Guha A.K., Banerjee A.B. 1974. Effect of indole-3-acetic acid and kinetin on submerged growth of *Agaricus bisporus*. *Acta Microbiol. Pol.* 6 : 133-134.
- Hao Z., Xie W., Chen B. 2019. Arbuscular mycorrhizal symbiosis affects plant immunity to viral infection and accumulation. *Viruses.* 11 (6) : 534. doi.org/10.3390/v11060534.
- Hinsch J., Vrabka J., Oeser B., Novák O., Galuszka P., Tudzynski P. 2015. De novo biosynthesis of cytokinins in the biotrophic fungus *Claviceps purpurea*. *Environ. Microbiol.* 17 : 2935-2951.
- Hinsch J., Galuszka P., Tudzynski P. 2016. Functional characterization of the first filamentous fungal tRNA-isopentenyltransferase and its role in the virulence of *Claviceps purpurea*. *New Phytol.* 211 : 980-992.
- Hyde K.D., Xu J., Rapior S., Jeewon R., Lumyong S., Niegro A.G.T., Stadler M. 2019. The amazing potential of fungi: 50 ways we can exploit fungi industrially. *Fungal Diversity.* 97 : 1-136. https://doi.org/10.1007/s13225-019-00430-9.
- Janitor A., Vizarova G. 1994. Production of abscisic acid and cytokinins in static liquid culture by *Schizophyllum commune*. *Czech-Mycolgy.* 474 (4) : 293-302.
- Jiang C.J., Shimono M., Sugano S., Kojima M., Liu X., Inoue H., Sakakibara H., Takatsuji H. 2013. Cytokinins act synergistically with salicylic acid to activate defense gene expression in rice. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 26 : 287-296.
- Jones J.M., Clairmont L., Macdonald E.S., Weiner C.A., Emery R.J., Guinel F.C. 2015. E151 (sym15), a pleiotropic mutant of pea (*Pisum sativum* L.), displays low nodule number, enhanced mycorrhizae, delayed lateral root emergence, and high root cytokinin levels. *J. Exp. Bot.* 66 : 4047-4059.
- Khan N., Bano A., Ali S., Babar M.A. 2020. Crosstalk amongst phytohormones from planta and PGPR under biotic and abiotic stresses. *Plant Growth Regul.* 90 : 189-203.
- Kieber J.J., Schaller E. 2018. Cytokinin signaling in plant development. *Development.* 145 : dev149344 doi: 10.1242/dev.149344.
- Kind S., Hinsch J., Vrabka J., Hradilová M., Majeská-Čudejková M., Tudzynski P., Galuszka P. 2018. Manipulation of cytokinin level in the ergot fungus *Claviceps purpurea* emphasizes its contribution to virulence. *Curr. Genet.* 64 (6) : 1303-1319.
- Kovač M., Žel J. 1995. The effect of aluminum on cytokinins in the mycelia of *Amanita muscaria*. *J. Plant Growth Regul.* 14 : 117-120.
- Kraigher H., Grayling A., Wang T.L., Hanke D.E. 1991. Cytokinin production by two ectomycorrhizal fungi in liquid culture. *Phytochem.* 30 : 2249-2254.
- Laffont C., Rey T., André O., Novero M., Kazmierczak T., Debellé F., Bonfante P., Jacquot C., Frugier J. 2015. The CRE1 cytokinin path-way is differentially recruited depending on *Medicago truncatula* root environments and negatively regulates resistance to a pathogen. *PLoSOne* 10 : e0116819. doi.org/10.1371/journal.pone.0116819.
- Liao D., Wang S., Cui M., Liu J., Chen A., Xu G. 2018. Phytohormones regulate the development of arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Int. J. Mol. Sci.* 19 : 3146. doi: 10.3390/ijms19103146.
- Morrison E.N., Emery R.N., Saville B.J. 2015a. Phytohormone involvement in the *Ustilago maydis*-*Zea mays* pathosystem: relationships between abscisic acid and cytokinin levels and strain virulence in infected cob tissue. *PLoS ONE* 10 (6) : e0130945. doi: 10.1371/journal.pone.0130945
- Morrison E.N., Knowles S., Hayward A., Thom R.G., Saville B.J., Emery R.J.N. 2015b. Detection of phytohormones in temperate forest fungi predicts consistent abscisic acid production and a common pathway for cytokinin biosynthesis. *Mycologia.* 107. 245-257.
- Morrison E.N., Emery R.J.N., Saville B.J. 2017. Fungal derived cytokinins are necessary for normal *Ustilago maydis* infection of maize. *Plant Pathol.* 66 : 726-742.
- Mukhopadhyay R., Chatterjee S., Chatterjee B.P., Guha A.K. 2005. Enhancement of biomass production of edible mushroom *Pleurotus sajor-caju* grown in whey by plant growth hormones. *Process Biochemistry.* 40 : 1241-1244.
- Murai N. 2014. Review: Plant growth hormone cytokinins control the crop seed yield. *Amer. J. Plant Sci.* 5 : 2178-2187.
- Murphy A.M., Pryce-Jones E., Johnstone K., Ashby A.M. 1997. Comparison of cytokinin production in vitro by *Pyrenopeziza brassicae* with other plant pathogens. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 50 : 53-65.
- Ng P.P., Cole A.L.J., Jameson P.E., Mcwha J.A. 1982. Cytokinin production by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 91 : 57-62.
- Niehaus E.-M., Münsterkötter M., Proctor R.H., Brown D.W., Sharon A., Idan Y., Tudzynski P. 2016. Comparative “omics” of the *Fusarium*

- fujikuroi species complex highlights differences in genetic potential and metabolite synthesis. *Genome Biol. Evol.* 8 : 3574-3599. doi: 10.1093/gbe/evw259.
- Özcan B. 2001. GA3, ABA and cytokinin production by *Lentinus tigrinus* and *Laetiporus sulphureus* fungi cultured in the medium of olive oil mill waste. *Turk. J. Biol.* 25 : 453-462.
- Pils B., Heyl A. 2009. Unraveling the evolution of cytokinin signalling. *Plant Physiol.* 151 : 782-791.
- Persson B.C., Esberg B., Ólafsen Ó., Björk G.R. 1994. Synthesis and function of isopentenyl adenosine derivatives in tRNA. *Biochimie.* 76 : 1152-1160.
- Pohleven F. 1989. The influence of cytokinin 2iPA on growth, ion transport and membrane fluidity in mycelia of the mycorrhizal fungus *Siuillus variegates*. *Agric. Ecos. Environ.* 28 : 399-402.
- Pointing S.B., Hyde K.D. 2001. *Bio-Exploitation of Filamentous Fungi*. Hong Kong: Fungal Diversity Press. 467 p. doi: hdl.handlt.net/10722/118286.
- Pozo M.J., López-Ráez J.A., Azcón-Aguilar C., García-Garrido J.M. 2015. Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 205 : 1431-1436.
- Rabie G.H. 2005. Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and kinetin on the response of mungbean plants to irrigation with seawater. *Mycorrhiza.* 15 : 225-230.
- Reusche M., Klásková J., Thole K., Truskina J., Novák O., Janz D., Strnad M., Spichal L., Lipka V., Teichmann T. 2013. Stabilization of cytokinin levels enhances *Arabidopsis* resistance against *Verticillium longisporum*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 26 (8) : 850-860.
- Romanov G.A., Lomin S.N., Schmülling T. 2018. Cytokinin signaling from the ER or from the PM? That is the question! *New Phytol.* 218 : 41-53.
- Rypacek V., Sladki Z. 1972. The character of endogenous growth regulators in the course of development in the fungus *Lentinus tigrinus*. *Mycopathol. Mycol. Appl.* 46 : 65-72.
- Rypacek V., Sladki Z. 1973. Relation between the level of endogenous growth regulators and the differentiation of the fungus *Lentinus tigrinus* studied in a synthetic medium. *Biol. Plant.* 15 : 20-26.
- Schmidt C.S., Mrnka L., Frantik T., Motyka V., Dobrev P. I., Vosátka M. 2017. Combined effects of fungal inoculants and the cytokinin-like growth regulator thidiazuron on growth, phytohormone contents and endophytic root fungi in *Miscanthus × giganteus*. *Plant Physiol. Biochem.* 120 : 120-131.
- Shaul-Keinan O., Gadkar V., Ginzberg I., Grünzweig J., Chet I., Elad Y., Wininger S., Belausov E., Eshed Y., Atzmon N., Ben-Tal Y., Kapulnik Y. 2002. Hormone concentrations in tobacco roots change during arbuscular mycorrhizal colonization with *Glomus intraradices*. *New Phytol.* 154 : 501-507.
- Shen Q., Liu Y., Naqvi N.I. 2018. Fungal effectors at the crossroads of phytohormone signaling. *Curr. Opin. Microbiol.* 46 : 1-6. doi: 10.1016/j.mib.2018.01.006.
- Smith S.E., Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press : London : 800 p.
- Sørensen J.L., Benfield A.H., Wollenberg R.D., Westphal K., Wimmer R., Nielsen K.F., Nielsen M.R., Carere J., Covarelli L., Beccari G., Powell J., Yamashino T., Kogler H., Sondergaard T.E., Gardiner D.M. 2017. The cereal pathogen *Fusarium pseudograminearum* produces a new class of active cytokinins during infection. *Mol. Plant Pathol.* 19 (5) : 1140-1154.
- Spallek T., Gan P., Kadota Y., Shirasu K. 2018. Same tune, different song – cytokinins as virulence factor in plant-pathogen interaction. *Curr. Opin. Plant Biol.* 44 : 82-87.
- Streletskaia R.A., Kachalkin A.V., Glushakova A.M., Yurkov A.M., Demin V.V. 2019. Yeasts producing zeatin. *Peer J.* 7 (2) : e6474. doi: 10.7717/peerj/6474.
- Sun Y.-P., Fries N. 1992. The effect of tree-root exudates on the growth rate of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi. *Mycorrhiza.* 1 : 63-69.
- Swartzberg D., Kirshner B., Rav-David D., Elad Y., Granot D. 2008. *Botrytis cinerea* induces senescence and is inhibited by autoregulated expression of the IPT gene. *Eur. J. Plant Pathol.* 120 : 289-297.
- Torelli A., Trotta A., Acerbi L., Arcidiacono G., Berta G., Branca C. 2000. IAA and ZR content in leek (*Allium porrum* L.), as influenced by P nutrition and arbuscular mycorrhizae, in relation to plant development. *Plant Soil.* 226 : 29-35.
- Trdá L., Barešová M., Šašek V., Nováková M., Zahajská L., Dobrev P.I., Motyka V., Burketová L. 2017. Cytokinin metabolism of pathogenic fungus *Leptosphaeria maculans* involves isopentenyl transferase, adenosine kinase and cytokinin oxidase/dehydrogenase. *Front Microbiol.* 8 : 1374. doi.org/10.3389/fmicb.2017.01374.
- Türker M., Demirel K., Uzun Y., Battal P. 2005. Determination of phytohormones level in some dried and fresh macrofungi taxa. *Phyton – Annales rei Botanicae.* 45 : 145-157.
- Van Rhijn P., Fang Y., Galili S., Shaul O., Atzmon N., Wininger S., Eshed Y., Lum M., Li Y., To V., Fujishige N., Kapulnik Y., Hirsch A.M. 1997. Expression of early nodulin genes in alfalfa mycorrhizae indicates that signal transduction pathways used in forming arbuscular mycorrhizae and *Rhizobium*-induced nodules may be conserved. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 94 (10) : 5467-5472.
- Van Staden J., Nicholson R.I.D. 1989. Cytokinins and mango flower malformation II. The cytokinin complement produced by *Fusarium moniliforme* and

ЦИТОКИНИНЫ ГРИБОВ

- the ability of the fungus to incorporate [8–14C] adenine into cytokinins. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 35 : 423-431.
- Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Bisko N.A., Shcherbatiuk M.M., Lomberg M.M., Mytropolska N.Yu., Mykchaylova O.B., Kosakivska I.V. 2018. Comparative analysis of cytokinins in mycelial biomass of medicinal mushrooms. *Int. J. Med. Mushrooms.* 20 (9) : 837-847.
- Vedenicheva N.P., Al-Maali G.A., Mykchaylova O.B., Lomberg M.M., Bisko N.A., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2018a. Endogenous cytokinins dynamics in mycelial biomass basidiomycetes at different stages of cultivation. *Int. J. Biochem. Physiol.* 3 (2) : 000122.
- Vrabka J., Niehaus E.-M., Münsterkötter M., Proctor R.H., Brown D.W., Novák O., Pěňčík A., Tarkowská D., Hromádová K., Hradilová M., Oklešťková J., Oren-Young L., Idan Y., Sharon A., Maymon M., Elazar M., Freeman S., Güldener U., Tudzynski B., Galuszka P., Bergougnoux V. 2019. Production and role of hormones during interaction of *Fusarium* species with maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Front. Plant Sci.* 9 : 936. doi: 10.3389/fpls.2018.01936.
- Wang Z.D., Yan N., Wang Z.H., Zhang X.H., Zhang J.Z., Xue H.M., Wang L.X., Zhan Q., Xu Y.P., Guo D.P. 2017. RNA-seq analysis provides insight into reprogramming of culm development in *Zizania latifolia* induced by *Ustilago esculenta*. *Plant Mol. Biol.* 95 : 533-547.
- Xie Z.P., Müller J., Wiemken A., Broughton W.J., Boller T. 1998. Nod factors and tri-iodobenzoic acid stimulate mycorrhizal colonization and affect carbohydrate partitioning in mycorrhizal roots of *Lablab purpureus*. *New Phytol.* 139 : 361-366.
- Yao Q., Zhu H.H., Chen J.Z. 2005. Growth responses and endogenous IAA and iPAs changes of litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungal inoculation. *Sci. Hortic.* 105 : 145-151.
- Zürcher E., Müller B. 2016. Cytokinin synthesis, signaling and function – advances and new insights. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 324 : 1-38.

Поступила в редакцию
23.04.2020 г.

CYTOKININS IN FUNGI

N. P. Vedenicheva, I. V. Kosakivska

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

Fungi play an important role in functioning of ecosystems, and are of great practical value as food and biotechnological subjects. At the same time, they are cause of many serious diseases that are very difficult to deal with. Mushrooms of different taxonomic and trophic groups are capable of producing phytohormones, in particular cytokinins. Studies of fungal cytokinins were started half a century ago, but there is still no clear opinion on the functions they perform in growth and development of these organisms. The review analyzes data obtained over the years regarding results of studying qualitative composition of cytokinins synthesized by fungi, exogenous influence of hormones on growth of fungi in culture and *in situ*, changes in physiology and metabolism of fungi due to genetic transformations related to cytokinins. Most fungi exist in close interaction with plants, forming associations both friendly (symbiosis) and hostile (parasitism). In both cases, they convert a host plant metabolism in their favor by effector substances, which include cytokinins. For the purpose of plant damage, fungi of a parasitic nature are manipulated by both their own genes for cytokinin biosynthesis and metabolism, and by the corresponding genes of host plant. Manifestations of such interaction depend on the nature of pathogen and its strategy, as well as the reactivity of immune system of an occupied organism. In study of symbiotic relationships of fungi and plants, in particular formation of arbuscular mycorrhiza, some contradictory data was obtained, which testify to the indirect action of cytokinins. The role of cytokinins in development of macromycetes, which constitute an unsystematic group of fungi capable of forming macroscopic fruiting bodies, is discussed separately. Cytokinins have been found both in vegetative mycelium and carpophores of macromycetes. The patterns of their dynamics allow us to consider hormones of this class as potential regulators of mushroom growth. In general, cytokinins of fungi have been studied insufficiently. Understanding of mechanisms of fungi development and identification of substances that can control them would improve biotechnology using fungi as raw materials for medicine and agricultural production.

Key words: *cytokinins, fungi, parasitic fungi, mycorrhiza, macromycetes*

ЦИТОКІНІНИ ГРИБІВ

Н. П. Веденичова, І. В. Косаківська

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)
E-mail: vedenicheva@ukr.net*

Грибам належить значна роль у функціонуванні екосистем. Вони становлять надзвичайну практичну цінність як продукти харчування та об'єкти біотехнологічних розробок. Одночасно деякі види є причиною серйозних захворювань. Гриби різних таксономічних та трофічних груп здатні продукувати фітогормони, зокрема цитокініни. Дослідження цитокінінів грибів були розпочаті півстоліття тому, проте досі не існує єдиної думки щодо функцій, які вони виконують в регуляції процесів росту і розвитку цих організмів. В огляді проаналізовано відомості щодо результатів вивчення якісного складу синтезованих грибами цитокінінів, екзогенного впливу гормонів на ріст грибів у культурі та *in situ*, змін у фізіології й метаболізмі грибів унаслідок генетичних трансформацій, пов'язаних з цитокінінами. Більшість грибів тісно взаємодіє з рослинами, утворюючи асоціації як дружнього (симбіоз), так і ворожого характеру (паразитизм). В обох випадках для перетворення метаболізму рослини-хазяїна на свою користь гриби використовують комплекс речовин-ефекторів, до складу яких входять цитокініни. Задля ураження рослин гриби паразитичної природи маніпулюють як власними генами біосинтезу і метаболізму цитокінінів, так і відповідними генами рослини-хазяїна. Прояви такої взаємодії залежать від природи патогена і застосованої ним стратегії, а також від реактивності імунної системи окупованого організму. При дослідженні симбіотичної взаємодії грибів і рослин, зокрема формування арбускулярної мікоризи, отримано суперечливі дані, які свідчать про непрямий вплив цитокінінів. Окремо обговорено роль цитокінінів у розвитку макроміцетів, які складають несистематичну групу грибів, здатних формувати макроскопічні плоді тіла. Цитокініни виявлено як у вегетативному міцелії, так і в карпофорах макроміцетів. Встановлені закономірності динаміки їхнього накопичення дозволяють розглядати гормони цього класу як потенційні регулятори росту грибів. В огляді наголошується, що цитокініни грибів вивчено недостатньо повно. Розуміння ж механізмів розвитку грибів та виявлення речовин, здатних їх контролювати, дозволило б удосконалити біотехнології з використанням грибів як сировини для потреб медицини й харчової промисловості.

Ключові слова: *цитокініни, гриби, паразитичні гриби, мікориза, макроміцети*