Биомика, 2024, Том 16, № 1, С. 33 - 47

BIOMICS/БИОМИКА

ISSN 2221-6197 http://biomicsj.ru

РОЛЬ ЭТЕФОНА И 1-МЕТИЛЦИКЛОПРОПЕНА В РАЗВИТИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ К ОБЫКНОВЕННОЙ ЗЛАКОВОЙ ТЛЕ *SCHIZAPHIS GRAMINUM*

Румянцев С.Д., Алексеев В.Ю., Веселова С.В., Максимов И.В.

Институт биохимии и генетики - обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского Федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия, e-mail: rumyantsev-serg@mail.ru

Резюме

Обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* наносит значительный ущерб посевам пшеницы, поэтому повышение устойчивости растений к тлям является одной из первостепенных задач. Показано, что заселение тлями запускает в растениях как жасмонат/этилен-, так и салицилат-зависимые защитные ответы. Этилен вырабатывается при нападении насекомых, и предполагается, что он играет важную роль в индуцированной резистентности к вредителям, но до конца механизм действия этилена не раскрыт. В данной работе была выявлена роль этилена в индукции гормональных сигнальных путей у растений пшеницы при развитии устойчивости к обыкновенной злаковой тле *S. graminum* с помощью обработки растений ингибитором рецепции этилена 1-МЦП (1-метилциклопропеном) или предшественником этилена (этефоном – ЭТ). Анализ транскрипционной активности генов гормональных сигнальных путей этилена, салициловой кислоты (СК), жасмоновой кислоты (ЖК), цитокининов (ЦК) и абсцизовой кислоты (АБК) показал, что обработка растений ЭТ активировала гены СК-, ЖК-, АБК- и этилен-сигнальных путей (*TaEIN3*, *TaERF1*, *TaWRKY53b*, *TaPR3*, *TaPR1, TaWRKY13, TaPR6, TaABI5, TaABAI* и *TaNCED*). Исследование эндогенного уровня фитогормонов методом иммуноферментного анализа показало, что обработка растений ЭТ индуцировала накопление АБК и индолилуксусной кислоты (ИУК), но не содержание ЦК после заселения растений тлями. Таким образом, было доказано положительное влияние этилена на устойчивость растений пшеницы к обыкновенной злаковой тле посредством синергического эффекта этилена с СК и ЖК и позитивного или негативного регулирования активности компонентов этих сигнальных путей фитогормонами ЦК, АБК и ИУК.

Ключевые слова: *Schizaphis graminum*, *Triticum aestivum*, гормональные сигнальные пути, этилен, цитокинины, ауксины, абсцизовая кислота, жасмоновая кислота, салициловая кислота

Цитирование: Румянцев С.Д., Алексеев В.Ю., Веселова С.В., Максимов И.В. Роль этефона и 1-метилциклопропена в развитии устойчивости растений пшеницы к обыкновенной злаковой тле *Schizaphis graminum* // Biomics. 2024. Т.16(1). С. 33-47. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-4

THE ROLE OF ETEPHONE AND 1-METHYLCYCLOPROPENE IN THE DEVELOPMENT OF WHEAT PLANTS RESISTANCE TO THE GREENBUG APHID *SCHIZAPHIS GRAMINUM*

Rumyantsev S.D., Alekseev V.Yu., Veselova S.V., Maksimov I.V.

Institute of Biochemistry and Genetics of Ufa Federal Research Centre RAS, Ufa, Russian Federation, E-mail: rumyantsev-serg@mail.ru

Resume

The greenbug aphid *Schizaphis graminum* causes significant damage to wheat crops, so increasing plant resistance against aphids is one of the primary tasks. It has been shown that colonization by aphids to trigger both jasmonate/ethylene- and salicylate-dependent defense responses in plants. Ethylene is produced when insects attack. It has been suggested that ethylene plays an important role in inducing resistance against pests, but the mechanism of action of ethylene is not fully understood. In this work, the role of ethylene in the induction of hormonal signaling pathways in wheat plants during the development of resistance against the greenbug aphid *S. graminum* was revealed by treating plants with the ethylene receptor inhibitor 1-MCP (1-methylcyclopropene) or an ethylene precursor (ethephon - ET). Analysis of the transcriptional activity of the genes of the hormonal signaling pathways ethylene, salicylic acid (SA), jasmonic acid (JA), cytokinins (CK) and abscisic acid (ABA) showed that treatment of plants with ET activated the genes SA-, JA-, ABA- and ethylene- signaling pathways (*TaEIN3*, *TaERF1*, *TaWRKY53b*, *TaPR3*, *TaPR1*, *TaWRKY13*, *TaPR6*, *TaABI5*, *TaABAI* and *TaNCED*).The study of the endogenous level of phytohormones using enzyme immunoassay showed that treatment of plants with ET induced the accumulation of ABA and indolylacetic acid (IAA), but not the content of CK after the plants were colonized by aphids. Thus, the positive effect of ethylene on the resistance of wheat plants against the greenbug aphid was proven through the synergistic effect of ethylene with SA and JA and the positive or negative regulation of the activity of the components of these signaling pathways by the phytohormones CK, ABA and IAA.

Keywords: *Schizaphis graminum*, *Triticum aestivum*, hormonal signaling pathways, ethylene, cytokinins, auxins, abscisic acid, jasmonic acid, salicylic acid

Citation: Rumyantsev S.D., Alekseev V.Yu., Veselova S.V., Maksimov I.V. The role of etephone and 1-methylcyclopropene in the development of wheat plants resistance to the greenbug aphid *Schizaphis graminum. Biomics*. 2024. V.16(1). P.33-47. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-4 (In Russian)

Введение

Злаковые тли – группа вредителей зерновых культур, которая относится к отряду полужесткокрылых (Hemiptera), имеет колюще-сосущий ротовой аппарат и питается флоэмным соком [Crespo-Herrera et al., 2019]. Обыкновенная злаковая тля *Schizaphis graminum* наносит значительный ущерб посевам пшеницы, так как воздействие тлей на растение приводит к снижению скорости фотосинтеза, и как следствие скорости роста, при изъятии флоэмного сока во время питания тлей, поэтому повышение устойчивости растений к тлям является одной из первостепенных задач [Morkunas et al., 2011; Koch et al., 2016]. Растения развили сложную систему защиты от атаки насекомых-вредителей, объединив конститутивную базальную защиту с индуцируемой защитой. Конститутивная устойчивость включает в себя развитие физических барьеров, таких как модификация кутикулы и клеточных стенок, выделение поверхностного воска, образование трихом и шипов, препятствующих доступу насекомых-вредителей к поверхности [Mostafa et al., 2022]. При развитии индуцируемой устойчивости к тлям в растениях запускаются различные защитные сигнальные механизмы. Эти сигналы индуцируются как механическими повреждениями, вызванными тлей, так и химическими веществами, которые присутствуют в слюне тлей, в том числе многочисленными ферментами, воздействующими на метаболизм растений [Morkunas et al., 2011; Mostafa et al., 2022; Mou et al., 2023]. Неспецифическое распознавание повреждений тканей, вызванных тлей, приводит к запуску общей стрессовой реакции, аналогичной базовой защите растений от фитопатогенов [Morkunas et al., 2011; Luo et al., 2022]. За распознаванием следует передача каскадов защитных реакций, в которых участвуют различные сигнальные молекулы, управляемые фитогормонами, такими как жасмоновая кислота (ЖК), салициловая кислота (СК), этилен (ЭТ), абсцизовая кислота (АБК), цитокинины (ЦК) и активные формы кислорода (АФК), которые индуцируют защиту растений при атаке тлей [Gao et al. 2007]. Эти сигнальные пути могут действовать по отдельности или вместе с антагонистическими или синергическими взаимодействиями в сигнальной сети растений, регуляция которых происходит с помощью критических элементов транскрипционных факторов (ТФ) [Morkunas et al., 2011; Luo et al., 2022]. Такие общие или неспецифические защитные реакции участвуют в передаче сигналов, как у устойчивых, так и у восприимчивых к тле растений [Morkunas et al., 2011; Luo et al., 2022].

Показано, что заселение тлями запускает в растениях как ЖК/этилен-, так и СК-зависимые защитные ответы [Morkunas et al., 2011]. Первым фактором, индуцирующим защитный ответ растений на инфицирование тлями, является механическое повреждение, которое, как полагают, запускает ЖК-зависимую активацию липоксигеназ и ингибиторов протеиназ [Morkunas et al., 2011]. Затем, растение реагирует на химические детерминанты, содержащиеся в слюне тлей, и приводит в действие защитный ответ, схожий с устойчивостью к биотрофным патогенам, при этом активируется СК-зависимый сигнальный каскад [War et al., 2012]. В отличие от СК и ЖК сигнальных путей информации о роли этилена, АБК и ЦК в защите растений от тлей гораздо меньше, и она часто бывает противоречивой [Gao et al. 2007]. Этилен вырабатывается при нападении насекомых, и предполагается, что он играет важную роль в индуцированной резистентности к вредителям [Lu et al., 2014]. Ранее сообщалось, что этилен образуется при поранении и накапливается как у устойчивых, так и у восприимчивых сортов люцерны, пшеницы и ячменя после заселения разными видами тлей [Morkunas et al., 2011]. Этилен положительно регулирует накопление защитных белков и вторичных метаболитов, в том числе фенолов, алкалоидов и терпеноидов, скорее всего, за счет синергизма передачи сигналов ЖК, но до конца механизм действия этилена не раскрыт [Lu et al., 2014].

В связи с этим целью данной работы было выявить роль этилена в индукции гормональных сигнальных путей у растений пшеницы при развитии устойчивости к обыкновенной злаковой тле *Schizaphis graminum*с помощью обработки растений ингибитором рецепции этилена 1-МЦП (1-метилциклопропеном) или предшественником этилена (этефоном – ЭТ).

Материалы и методы

В экспериментах использовали обыкновенную злаковую тлю (*Schizaphis graminum* Rond.) и сорт мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* – Салават Юлаев (СЮ). Эксперименты с растениями проводили на проростках пшеницы, выращенных на гидропонической культуре (10% раствор Хогланда-Арнона) в изолированных пластиковых сосудах в контролируемых лабораторных условиях на светоплощадках с 16-ти часовым световым периодом при температуре 20/24ºС (ночь/день), интенсивность света 146 Вт/м^2 (лампы Osram L 36W/77). Часть трехсуточных проростков, помещенных в отдельные сосуды, опрыскивали 2 мМ раствором 1-метилциклопропена (1-МЦП) - ингибитора связывания этилена с его рецепторами (AgroFresh Inc, Spring House PA, США), а часть - 1.5 мМ раствором этефона (ЭТ) (2-хлорэтилфосфоновой кислотой) - химического предшественника этилена (Sigma, Германия) [Веселова и др. (Veselova et al.), 2016], сосуды закрывали и помещали в темноту, через 24 ч растения помещали на светоплощадку и заселяли тлей.

За плодовитость тлей принимали потомство одной особи тли за 21 день эксперимента на одном растении, в одном варианте опыта использовали 15 растений, выращенных в изолированных сосудах. Анализ прироста первого и второго листа пшеницы (выносливость растений) проводили путем измерения длины проростков в возрасте 3-х суток до заселения тлей и через 14 дней у растений незаселенных и заселенных тлями, и результаты сравнивали с первоначальным измерением. Заселяли растения 20-ю бескрылыми самками и изолировали, постоянную численность тлей поддерживали путем удаления через каждые 48 ч отрождающихся личинок. Выносливость выражали в виде % прироста листа по сравнению с незараженным контролем [Румянцев и др. (Rumyantsev et al.), 2018].

Выделение РНК из контрольных и опытных листьев пшеницы, зафиксированных в жидком азоте, через 24 и 72 ч после заселения обыкновенной злаковой тлей *S. graminum*, проводили с использованием реагента «Лира®» согласно протоколу фирмы-поставщика («Биолабмикс», Россия). Анализ экспрессии генов, кодирующих транскрипционные факторы (ТФ), ферменты синтеза и метаболизма фитогормонов и PR-белков, проводили методом количественной ПЦР в режиме реального времени на ДНК-амплификаторе с флуоресцентной детекцией «CFX96 Touch» (Bio-Rad Laboratories, США) с использованием наборов реагентов, содержащих интеркалирующий краситель Eva Green I («Синтол», Россия). Названия, регистрационные номера генов в GenBank и их функции указаны в Таблице 1.

В качестве положительного внутреннего контроля для ПЦР-анализа в реальном времени использовали ген пшеницы *TaRLI* (табл. 1). Все праймеры были разработаны с помощью веб-инструмента PrimerQuest™ Tool (http://eu.idtdna.com/Scitools/Applications/Primerquest). Для количественной оценки относительной экспрессии генов использовали метод дельта-дельта Ct, как описано ранее [Veselova et al., 2022]. Для каждого варианта проводили три независимых биологических и три технических повтора.

Таблица 1. Гены, изученные в работе / Table 1. Genes studied in the work

Обозначение гена / Gene designation	Номер из GenBank / GenBank number	Функция гена / Gene function	Ссылки / References
TaWRKY13	EF397614	ТФ СК-сигнального пути	Wu et al., 2008
TaWRKY45	EF397613	ТФ СК-сигнального пути	Wu et al., 2008
TaWRKY53b	EF368364	ТФ, положительно регулирующий этиленовый сигнальный путь	Wu et al., 2008
TaEIN3	KU030837	ТФ этиленового сигнального пути EIN3-LIKE1 (ETHYLENE INSENSITIVE3-LIKE1)	Duan et al., 2013
TaERF1	EF583940	ТФ первичного ответа на этилен ERF1 (ETHYLENE RESPONSE FACTOR1) отвечает за интеграцию сигнальных путей этилена и ЖК	Zhu et al., 2014
TaMYC2	AY625684.1	ТФ отвечает за активацию MYC-ветви сигнального пути ЖК, которая индуцируется поранением и при атаке насекомыми	Xue et al., 2005
TaABAI	KP844890.1	ABA1 (ABA DEFICIENT 1) – АБК-зависимый ген	Su et al., 2020
TaABI5	AB238932.1	ABI5 (ABSCISIC ACID INSENSITIVE 5) главный ТФ АБК-сигнального пути, положительный регулятор сигналинга	Ju et al., 2019
TaNCED	LC077864.1	Ген кодирует фермент 9-цис-эпоксикаротиноиддиоксигеназу, которая превращает виолаксантин в ксантоксин посредством ряда реакций изомеризации и стадии диоксигенации	Peng et al., 2019
TaPR1	AF384143	Маркер СК-сигнального пути	Chen et al., 2008
TaPR2	DQ090946	Маркер СК-сигнального пути, кодируетфермент β-1.3-глюканазы	Chen et al., 2008
TaPR3	AB029936.1	Маркер этиленового сигнального пути, кодирует фермент хитиназу	Chen et al., 2008
TaPR6	EU293132.1	Маркер ЖК-сигнального пути, кодирует фермент ингибитор протеиназ	Adhikari et al., 2007
TaLOX	BJ223744	Ген кодирует фермент липоксигеназу, который участвует в биосинтезе ЖК	Diallo et al., 2014
TaGLU1-1	JN128599	Семейство *GLU* генов кодирует изоформы β-глюкозидаз, катализирующих реакцию деглюкозилирования - перевода связанной формы O-глюкозидов в активную форму	Song et al., 2012
TaCKX1	JN128583	Семейство *CKX* генов кодирует изоформы цитокининоксидаз, катализирующих реакцию окислительного распада ЦК	Song et al., 2012
TaRLI(a)	AY059462	Ген *RLI* (RNase L inhibitor-like) кодирует ингибитор РНКаз	Gimenez et al., 2010

Анализ содержания цитокининов, ИУК и АБК в листьях пшеницы проводили через 24 и 72 ч после заселения растений тлями. Для этого растительный материал в количестве 1 г (7 – 12 растений) контрольных и заселенных тлями растений, а также обработанных 1-МЦП или ЭТ и заселенных насекомыми растирали в 80% этаноле (сырая масса:объем этанола = 1:10), экстрагировали в течение 16-20 ч при 4°C, экстракт отделяли центрифугированием при 4000 g в течение 20 мин на центрифуге Avanti J-E (Bekman Coulter, США) и упаривали до водного остатка. Цитокинины, содержащиеся в аликвоте водного остатка растительного материала концентрировали с использованием обращенно-фазной колонки картриджа на основе силикагеля с привитой фазой C 18 (Bond Elut, RP C18; Varian Ltd., Великобритания), затем элюат упаривали досуха. Содержание зеатина и его рибозида определяли с помощью иммуноферментного анализа с использованием специфических антител после разделения разных форм цитокининов с помощью тонкослойной хроматографии (ТСХ), которую проводили в системе растворителей бутанол : аммиак : вода (6 : 1 : 2) как описано ранее [Веселова и др. (Veselova et al.), 2016]. ИУК и АБК из аликвоты водного остатка растительного материала экстрагировали диэтиловым эфиром по модифицированной схеме [Vysotskaya et al., 2010]. В сухом остатке образцов после растворения 80% этиловым спиртом определяли содержание ИУК и АБК с помощью твердофазного иммуноферментного анализа с использованием специфических антител [Vysotskaya et al., 2010, Veselov et al., 1992]. Содержание фитогормонов в растениях рассчитывали на мг сырой массы.

Все эксперименты повторялись трижды с разным количеством биологических повторений. Так, для молекулярных и биохимических показателей использовали 3 повтора; для теста на антибиоз, использовали 15 повторов; а для расчета выносливости в одном эксперименте применяли 10 биологических повторов. В таблицах и на рисунке приведены средние арифметические значения и их доверительные интервалы, рассчитанные по стандартным ошибкам. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в соответствии с тестом Дункана при доверительном уровне $p \leq 0,05$ с использованием программного обеспечения STATISTICA 10.0.

Результаты и обсуждение

В работе было изучено влияние этилена на плодовитость тли *S. graminum* и выносливость растений пшеницы средневосприимчивого сорта СЮ с помощью обработки растений ингибитором рецепции этилена 1-МЦП и его химическим предшественником ЭТ (табл. 2).

Таблица 2. Влияние 1-МЦП и ЭТ на показатели размножения обыкновенной злаковой тли *S. graminum* и показатели выносливости растений пшеницы сорта СЮ заселенных *S. graminum*

Table 2. The influence of 1-MCP and ET on the reproduction rates of the greenbug aphid *S. graminum* and the endurance of wheat plants of the SY variety colonized by *S. graminum*

Показатели / Indicators	СЮ / SYu	ЭТ+СЮ / ET + SYu	**1-МЦП +СЮ / 1-MCP + SYu
Плодовитость, шт. / Fertility, pcs.	42.0 ± 3.5a	23.0± 1.8b	50.0± 4.5c
Прирост 1-го листа, % * / Growth rate of the 1st leaf, %	80.3± 6.2a	93.0± 7.6c	80.3± 6.1a
Прирост 2-го листа, % * / Growth rate of the 2nd leaf, %	76.1± 5.3b	82.5± 5.8a	83.3± 6.9a

Примечание: * Рост незаселенного тлей контрольного листа принимали за 100%. ** 1-МЦП (1-метилциклопропен – ингибитор связывания этилена с его рецепторами). ЭТ – этефон, предшественник этилена.

Note: * Growth rate of the 1st or 2nd leaf of control, non-populated with aphids is 100%. ** 1-MCP (1-methylcyclopropene – inhibitor of ethylene binding to its receptors). ET is ethephon, a precursor of ethylene.

Результаты показали, что в среднем на одном растении сорта СЮ было зарегистрировано около 40 особей насекомого (табл. 2). Также питание тлей на растениях сорта СЮ тормозило рост листьев примерно на 25% по сравнению с контрольными растениями (табл. 2). Обработка ЭТ уменьшала количество особей тли на растениях на 50%, обработка 1-МЦП увеличивала численность насекомых на 19% по сравнению с необработанными растениями (табл. 2). Обработка ЭТ повышала прирост 1-го и 2-го листьев растений, заселенных тлей, на 12.7 и 6.4%, соответственно, по сравнению с необработанными и заселенными тлей растениями, скорее всего, за счет уменьшения численности насекомых на растениях (табл. 2). А обработка 1-МЦП не влияла на рост растений заселенных тлей, рост тормозился также как в растениях без обработки (табл. 2). Такие результаты показывают, что этилен положительно влиял на устойчивость растений пшеницы к обыкновенной злаковой тле *S. graminum*, а ингибирование этиленового сигналинга приводило к более сильному размножению вредителя. Так другими авторами было показано, что при заселении растений ячменя обыкновенной злаковой тлей *S. graminum* или обыкновенной черемуховой тлей *Rhopalophum padi* синтез этилена был выше у устойчивых сортов, чем у восприимчивых [Argandona et al., 2001].

Известно, что в любом организме ответ на гормональное воздействие происходит после узнавания гормона его рецептором и активации гормонального сигнального пути, который регулируется различными сигнальными белками и транскрипционными факторами [Шишова и др. (Shishova et al), 2008]. Этилен воспринимается локализованными на эндоплазматическом ретикулуме рецепторами ETR1 (Ethylene Response 1), которые действуют как негативные регуляторы [Шишова и др. (Shishova et al.), 2008; Li et al., 2019]. Главные сигнальные белки этиленового пути - EIN2 (ethylene insensitive 2) и EIN3 (ethylene insensitive 3), негативный и позитивный регуляторы пути, соответственно [Li et al., 2019]. Стабилизированный белок EIN3 активирует факторы транскрипции ERF (ethylene-response factor) (ERF1 или ORA59), вызывая этилен-зависимый ответ [Li et al., 2019], который заключается в активации генов PR-белков, в том числе хитиназ (PR3) [Chen et al., 2008]. Известно, что ТФ семейств WRKY и ERF являются одними из ключевых регуляторов патоген-индуцируемых защитных механизмов клеток растений и принимают участие в гормональных сигнальных путях и гормональных взаимодействиях [Agarwal et al., 2011]. Так, например, ТФ WRKY33 является положительным регулятором этиленового сигнального пути и подавляет СК сигнальный путь, а ген пшеницы *TaWRKY53b* является ортологом гена арабидопсиса *AtWRKY33* [Agarwal et al., 2011].

В данной работе была изучена транскрипция трех генов этиленового сигнального пути *TaEIN3*,*TaERF1*, *TaWRKY53b* и гена PR-белка, индуцируемого этиленом *TaPR3* (табл. 3). Транскрипционный анализ показал, что заселение растений тлей незначительно индуцировало этиленовый сигнальный путь (табл. 3). Через 72 ч после заселения растений тлей повышалось содержание мРНК генов *TaEIN3, TaERF1*и *TaPR3* (табл. 3). Обработка растений этефоном положительно влияла на накопление транскриптов всех четырех генов *TaEIN3*, *TaERF1*, *TaWRKY53b* и*TaPR3*, но особенно сильно влияла на экспрессию гена *TaEIN3*, содержание транскриптов которого через 72 ч после заселения растений тлей увеличивалось в 9 раз по сравнению с контролем (табл. 3).

Обработка растений 1-МЦП во время кормления тли подавляла транскрипцию всех четырех генов, в большей степени генов ТФ и в меньшей степени гена *TaPR3* (табл. 3). Эти результаты показывают, что ингибирование этиленового сигналинга могло приводить к более интенсивному размножению тли на таких растениях (табл. 2). Таким образом, гены *TaEIN3*, *TaERF1*, *TaWRKY53b* и *TaPR3* принимали участие в развитии устойчивости растений пшеницы к злаковой тле. Так ранее было показано, что у растений люцерны *Medicago truncatula* заселение голубой люцерновой тлей *Acyrthosiphon kondoi* индуцировало экспрессию гена *ERF1* [Gao et al., 2007].

Есть данные, что *TaWRKY53* участвует в развитии реакций устойчивости растений пшеницы к злаковым тлям [Van Eck et al. 2014]. А также известно, что хитиназа (PR3) может блокировать активность большинства кишечных ферментов, необходимых для питания насекомых, что приводит к повышенной смертности последних [Chandrasekaran et al., 2014].

Гормональные сигнальные пути не функционируют независимо, а вовлечены в сложную сеть, в которой разные пути влияют друг на друга посредством позитивных и негативных регуляторных взаимодействий. Взаимодействия между путями передачи сигнала играют важную роль в тонкой настройке сложных защитных реакций [Morkunas et al., 2011; Luo et al., 2022]. Поэтому мы исследовали экспрессию генов, кодирующих ТФ и ферменты синтеза и метаболизма нескольких гормональных сигнальных путей – СК, ЖК, ЦК и АБК (табл. 3). Исследование экспрессии генов гормональных сигнальных путей показало, что заселение растений тлями кроме незначительной индукции этиленового сигнального пути, активировало экспрессию генов сигнальных путей ЖК (*TaPR6*, *TaLOX*, *TaMYC2*) и ЦК (*TaGLU1*), и индуцировало транскрипцию некоторых генов сигнальных путей СК (*TaPR2*, *TaWRKY45*) и АБК (*TaABI5* и *TaABAI*). Полутора–двукратное накопление транскриптов данных генов было обнаружено у растений заселенных тлями через 24 или 72 часа после начала кормления (табл. 3).

Активацию генов ЖК сигнального пути (*TaPR6*, *TaLOX* и *TaMYC2*) связывают с ответом растения на механическое повреждение, вызванное вредителем, так как ЖК и ее производные являются основными фитогормонами в защите растений от насекомых с грызущим ротовым аппаратом [Pieterse et al., 2012]. Между тем, все больше экспериментальных данных показывают, что заселение тлей запускает экспрессию генов, связанных с синтезом ЖК [Luo et al., 2020]. Кроме того, высокие уровни экспрессии генов *LOX* рассматриваются как показатель сильной заселенности растений тлей и устойчивости к повреждениям, причиняемым при питании тлей [Chapman et al., 2018]. Относительная экспрессия генов синтеза ЖК *LOX* была значительно увеличена в проростках устойчивой линии пшеницы после предварительного кормления *R. padi*, индуцирована при питании картофельной тли (*Macrosiphum euphorbiae*) листьями томата и при заселении *Myzus persicae* на листья *Arabidopsis thaliana* [Morkunas et al., 2011; Luo et al., 2020]. Фактор транскрипции MYC2 положительно регулирует ЖК-опосредованную устойчивость к насекомым, возможно, за счет усиления биосинтеза флавоноидов и некоторых других метаболитов [Morkunas et al., 2011].

Таблица 3.

Влияние 1-МЦП и ЭТ на относительную экспрессию маркерных генов гормональных сигнальных путей и их транскрипционных факторов у сорта СЮ заселенного *S. graminum*

Table 3. The influence of 1-MCP and ET on the relative expression of marker genes of hormonal signaling pathways and their transcription factors in the variety SYu colonized with *S. graminum*

Ген / Gene	Время после заселения тлей, ч / Time after aphid colonization, hours	СЮ – Контроль / SYu – Control	СЮ+*S. graminum* / SYu +*S. graminum*	ЭТ+СЮ / ET + SYu	ЭТ+СЮ+ *S. graminum* /ET + SYu+ *S. graminum*	1-МЦП +СЮ / 1-MCP + SYu	1-МЦП +СЮ+ *S. graminum* / 1-MCP + SYu+ *S. graminum*
PR1	24	1 ± 0.16	0.6 ± 0.11	0.9 ± 0.1	1.1 ± 0.2	0.6 ± 0.07	1.13 ± 0.15
	72	1 ± 0.11	0.7 ± 0.11	1.4 ± 0.2	4.5 ± 0.5	1.3 ± 0.18	0.7 ± 0.1
PR2	24	1 ± 0.05	1.5 ± 0.16	0.7 ± 0.1	1.5 ± 0.25	0.8 ± 0.06	1.0 ± 0.1
	72	1 ± 0.08	1.6 ± 0.2	2.3 ± 0.1	7.2 ± 1.0	0.9 ± 0.05	0.5 ± 0.07
WRKY13	24	1 ± 0.05	0.7 ± 0.15	0.6 ± 0.01	1.0 ± 0.11	1.0 ± 0.06	0.7 ± 0.1
	72	1 ± 0.06	1.3 ± 0.15	1.0 ± 0.1	4.2 ± 0.5	0.5 ± 0.05	0.4 ± 0.05
WRKY45	24	1 ± 0.07	2.0 ± 0.1	0.9 ± 0.02	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.06	1.8 ± 0.2
	72	1 ± 0.03	0.7 ± 0.15	0.6 ± 0.06	1.4 ± 0.25	0.7 ± 0.03	0.7 ± 0.1
PR6	24	1 ± 0.08	1.2 ± 0.15	1.2 ± 0.05	2.2 ± 0.3	1.4 ± 0.12	2.1 ± 0.2
	72	1 ± 0.12	1.8 ± 0.2	1.8 ± 0.12	2.7 ± 0.35	1.2 ± 0.15	0.8 ± 0.1
LOX	24	1 ± 0.11	0.6 ± 0.05	0.5 ± 0.06	0.4 ± 0.06	0.5 ± 0.02	0.7 ± 0.12
	72	1 ± 0.04	2.1 ± 0.2	0.5 ± 0.04	1.1 ± 0.1	0.4 ± 0.04	2.5 ± 0.08
ERF1	24	1 ± 0.07	0.8 ± 0.07	0.7 ± 0.08	1.2 ± 0.1	0.6 ± 0.06	0.9 ± 0.1
	72	1 ± 0.06	1.4 ± 0.1	1.2 ± 0.16	2.5 ± 0.1	0.7 ± 0.09	0.6 ± 0.06
MYC2	24	1 ± 0.06	1.5 ± 0.2	0.9 ± 0.1	1.0 ± 0.09	1.1 ± 0.07	1.0 ± 0.1
	72	1 ± 0.12	1.5 ± 0.15	1.2 ± 0.1	1.0 ± 0.07	0.8 ± 0.09	0.6 ± 0.05
PR3	24	1 ± 0.11	1.2 ± 0.15	0.5 ± 0.01	0.8 ± 0.11	0.4 ± 0.06	0.9 ± 0.1
	72	1 ± 0.08	1.7 ± 0.2	0.8 ± 0.06	2.4 ± 0.25	0.5 ± 0.04	1.5 ± 0.3
EIN3	24	1 ± 0.07	1 ± 0.07	0.7 ± 0.07	0.9 ± 0.12	0.8 ± 0.08	0.7 ± 0.05
	72	1 ± 0.08	1.5 ± 0.1	1.0 ± 0.08	9.1 ± 1.6	0.4 ± 0.02	0.3 ± 0.02
WRKY53b	24	1 ± 0.09	0.6 ± 0.05	0.3 ± 0.04	0.5 ± 0.05	0.2 ± 0.01	1.0 ± 0.1
	72	1 ± 0.09	1.1 ± 0.1	1.1 ± 0.12	2.8 ± 0.2	0.4 ± 0.02	0.3 ± 0.03
GLU1	24	1 ± 0.11	1.0 ± 0.1	0.4 ± 0.04	0.7 ± 0.1	0.5 ± 0.02	1 ± 0.05
	72	1 ± 0.06	5.0 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.6 ± 0.06	5.3 ± 0.006
CKX	24	1 ± 0.08	1.8 ± 0.15	1.0 ± 0.07	1.7 ± 0.16	0.9 ± 0.09	1.8 ± 0.25
	72	1 ± 0.05	2.2 ± 0.4	2.5 ± 0.1	4.8 ± 0.2	0.8 ± 0.11	1.0 ± 0.1
ABAI	24	1 ± 0.08	0.8 ± 0.05	0.6 ± 0.06	0.6 ± 0.06	0.6 ± 0.04	0.7 ± 0.04
	72	1 ± 0.12	2.0 ± 0.15	1.4 ± 0.14	1.8 ± 0.2	0.8 ± 0.14	0.7 ± 0.09
ABI5	24	1 ± 0.09	0.7 ± 0.03	0.4 ± 0.01	0.3 ± 0.06	0.3 ± 0.02	0.4 ± 0.06
	72	1 ± 0.11	2.2 ± 0.2	1.2 ± 0.14	7.6 ± 0.5	0.4 ± 0.02	0.1 ± 0.01
NCED	24	1 ± 0.03	1.0 ± 0.08	0.6 ± 0.05	1.0 ±0.02	0.7 ± 0.07	0.8 ±0.03
	72	1 ± 0.04	1.3 ± 0.18	1.1 ± 0.09	2.0 ±0.05	0.7 ± 0.09	0.4 ±0.03

Примечание: *c1-МЦП (1-метилциклопропен – ингибитор связывания этилена с его рецепторами). ЭТ – этефон, предшественник этилена.

Note: *c1-MCP (1-methylcyclopropene – inhibitor of ethylene binding to its receptors). ET is ethephon, a precursor of ethylene.

Так хорошо известна роль белков MYC в индукции ингибиторов протеаз (PR6), которые нарушают функцию пищеварительной системы насекомых [Boter et al., 2004]. Содержание мРНК гена, кодирующего фермент β-глюкозидазу *TaGLU1*, повышалось в 5 раз в растениях заселенных тлей по сравнению с контрольными растениями (табл. 3), что можно связать с активацией сигнального пути ЦК, так как β-глюкозидазы катализируют реакцию перевода связанной формы ЦК в активную форму [Song et al., 2012]. Роль ЦК во взаимоотношениях растение-насекомое связывают с привлечением питательных веществ для насекомых, задержкой старения, формирования «зеленых островков», что может приводить как к развитию восприимчивости и более бурному размножению насекомых-вредителей, так и к повышению толерантности растений и более быстрому восстановлению растительных тканей после атаки насекомых за счет активации деления клеток и увеличения фотозинтеза [Giron et al., 2013]. В такой двойственной роли ЦК в растительно-биотических взаимодействиях еще предстоит разбираться.

В нашей работе заселение растений сорта СЮ тлей индуцировало экспрессию гена *TaGLU1* (табл. 3), при этом происходило торможение роста растений, а тля хорошо размножалась (табл. 2). Опираясь на эти результаты можно сказать, что активация сигнального пути ЦК была связана с развитием восприимчивости к насекомому. Кормление тли на растениях сорта СЮ не индуцировало транскрипцию генов *TaPR1*, *TaWRKY13*, *TaCKX* и *TaNCED* (табл. 3).

Обработка растений ЭТ активировала гены СК-, ЖК-, и АБК-сигнальных путей (табл. 3). Особенно сильно обработка ЭТ влияла на транскрипцию генов *TaPR1*, *TaWRKY13*, *TaPR6*, *TaCKX* и *TaABI5*, повышая их экспрессию примерно в 3 – 8 раз по сравнению с контролем, а транскрипция генов *TaABAI* и *TaNCED* повышалась примерно в 2 раза по сравнению с контролем (табл. 3). Скорее всего, активация транскрипции гена *TaCKX*, кодирующего фермент цитокининоксидазу, была связана с окислительным распадом ЦК и ингибированием сигнального пути ЦК [Song et al., 2012].

СК, также как и ЖК, играет решающую роль в индукции сигнальных сетей, участвующих в защитных реакциях против тлей [Morkunas et al., 2011]. PR1 белки – маркеры СК-сигнального пути и развития системной приобретенной устойчивости (СПУ) – представляют собой первое открытое семейство PR-белков [Van Loon et al., 2006]. Установлено, что при атаке тлей PR1 белок участвует в регуляции отложения каллозы, которая играет важную роль в защитных реакциях растений на заселение тлей [Rubil et al., 2022]. Активация гена *PR1* была колокализована в пространстве и времени с отложением каллозы вокруг мест питания капустной тли *Brevicoryne brassicae* в листьях *Arabidopsis thaliana* [Rubil et al., 2022].

Однако хорошо изучен антагонизм сигнальных путей СК и ЖК при ответе растений на атаку патогенов [Pieterse et al., 2012]. Но когда растения атакуются тлями, ЖК и СК-зависимые пути скоординировано регулируют экспрессию защитных генов. Результаты данной работы показали одновременное повышение транскрипции генов *TaPR1*, *TaPR6* и *TaPR3* у растений обработанных ЭТ и заселенных тлей (табл. 3). В других работах анализ профиля экспрессии генов при заражении тлей показал активацию как СК, так и ЖК-чувствительных генов (*PR1, PR2* и *LOX*) у *A. thaliana* при питании капустной тлей (*B. brassicae*) и хлопковой тлей (*Aphis gossypii*), а у растений томатов повышались уровни РНК *LOX* и *PR1* в листьях после заселения картофельной тлей (*Macrosiphum euphorbiae*) и персиковой тлей (*M. persicae*) [Morkunas et al., 2011]. У картофеля, тля *M. euphorbiae* индуцировала как ЖК, так и СК-зависимые пути передачи сигналов, в растениях, заселенных вредителем, увеличивалась экспрессия генов *PR1, LOX* и *PR6* [Morkunas et al., 2011]. В случае взаимодействия растения с насекомым часто было показано, что ЖК- и этилен-зависимые пути синергично индуцируют защитные реакции растений против вредителей [Morkunas et al., 2011]. Например, ЖК и этилен показали синергическую взаимосвязь в продукции ингибиторов протеиназ и дефензинов у *A. thaliana*, такая же положительная совместная регуляция, ЖК-этилен наблюдалась при индукции защитных реакций у тыквы *Cucurbita moschata* в ответ на питание серебристолистной белокрылкой — *Bemisia argentifolii* [Morkunas et al., 2011]. В недавней работе изучение транскриптома показало, что кормление большой злаковой тлей *Sitobion avenae* и обыкновенной злаковой тлей *S. graminum* на пшенице индуцировало гены сигналинга и биосинтеза всех трех гормональных путей – СК, ЖК и этилена [Zhang et al., 2019].

В то время как роль АБК в реакциях растений на абиотические стрессовые факторы и развитие устойчивости к патогенам хорошо изучена, ее роль во взаимодействиях растений и насекомых менее исследована [Chapman et al., 2018]. Однако недавно было показано высокое содержание эндогенной АБК и накопление транскриптов генов, связанных с АБК (*NAC19* и *SCOF-1*) именно в толерантном генотипе сои, что как полагают, авторы было необходимо для развития устойчивости сои к *Aphis glycines* [Chapman et al., 2018]. Роль АБК во взаимодействии растений и тлей также связывают с ее способностью контролировать водный потенциал листьев, закрытие устьиц, транспирацию листьев и аквапорины - белки, которые облегчают движение воды и других небольших молекул через клеточные мембраны в любом направлении [Ahman et al., 2019].

Важно также отметить, что результаты данной работы показали ингибирование не только этиленового сигнального пути, но и СК, ЖК и АБК гормональных сигнальных путей в растениях после обработки 1-МЦП (табл. 3). Экспрессия практически всех изученных генов у обработанных 1-МЦП и заселенных тлей растений снижалась по сравнению с контрольными растениями, а на транскрипцию генов *TaWRKY45*, *TaGLU1* и *TaLOX* обработка 1-МЦП не влияла (табл. 3). У растений пшеницы, заселенных тлями, обработка 1-МЦП наиболее сильно снижала накопление транскриптов генов *TaWRKY13*, *TaWRKY53b*, *TaEIN3*, *TaABI5* и *TaNCED* по сравнению с контролем (табл. 3).

Таким образом, на основе полученных результатов можно предположить, что для развития устойчивости растений пшеницы к обыкновенной злаковой тле необходима активация СК-, ЖК- и АБК-сигнальных путей, которая индуцируется и регулируется этиленом.

Также в нашей работе было изучено изменение содержания эндогенных фитогормонов ЦК (сумма зеатина и рибозида зеатина), АБК и индолилуксусной кислоты (ИУК) в растениях пшеницы, заселенных тлей и обработанных 1-МЦП или ЭТ (рис. 1). В наших экспериментах заселение растений пшеницы тлями приводило к снижению содержания АБК и увеличению содержания ЦК, а количество ИУК повышалось через 1 сутки и снижалось через 3 суток после заселения растений тлями (рис. 1). Обработка растений ЭТ индуцировала накопление АБК и ИУК, но не содержание ЦК после заселения растений тлями (рис. 1). Обработка растений 1-МЦП снижала содержание АБК и повышала содержание ЦК в растениях заселенных тлей (рис. 1a, c). Содержание ИУК при обработке 1-МЦП повышалось через 1 сутки и снижалось через 3 суток после заселения растений тлями, также как в необработанных и заселенных тлей растениях (рис. 1b). Стоит отметить, что при обработке растений 1-МЦП снижение содержания АБК было гораздо сильнее, чем в необработанных и заселенных тлей растениях (рис. 1a). Другими словами, обработка растений 1-МЦП усиливала восприимчивость растений пшеницы к тле за счет влияния на содержание АБК.

Анализ транскрипционной активности генов синтеза и метаболизма фитогормонов и результаты ИФА фитогормонов показывают, что обработка ЭТ индуцировала накопление АБК, скорее всего, за счет активации синтеза гормона, так как одновременно с содержанием АБК в листьях, обработанных ЭТ, увеличивалось содержание транскриптов гена *TaNCED*, кодирующего фермент биосинтеза АБК (табл. 3, рис. 1a).

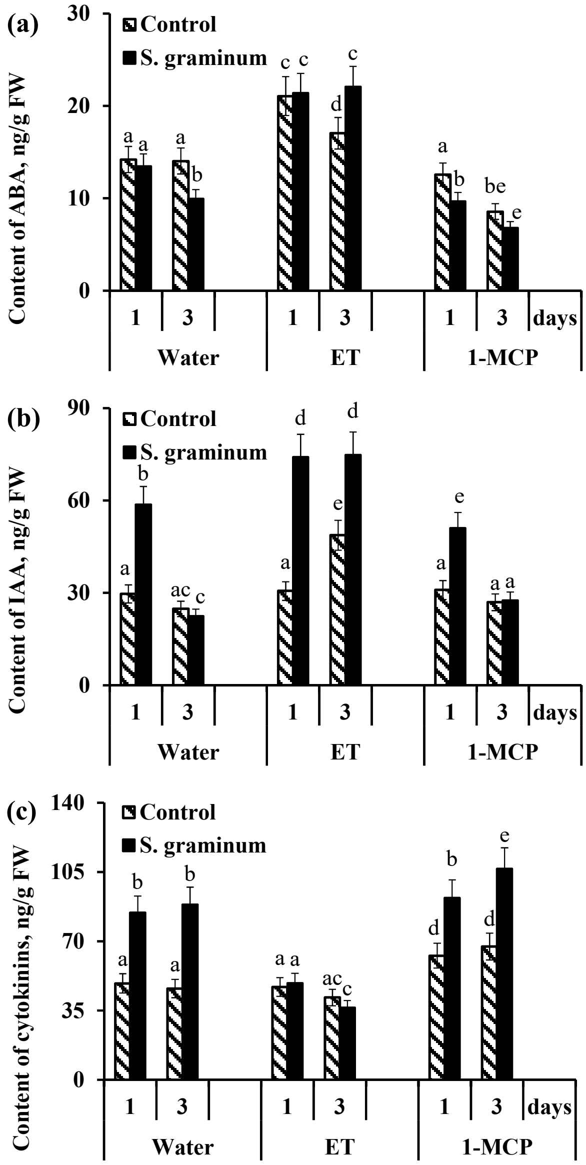

Рис. 1. Влияние 1-МЦП и ЭТ на содержание АБК (a), ИУК (b) и цитокининов (c) в растениях пшеницы через 1 и 3 суток после заселения *S. graminum*.
Fig. 1. The influence of 1-MCP and ET on the content of ABA (a), IAA (b) and cytokinins (c) in wheat plants 1 and 3 days after colonization with *S. graminum*

Обработка 1-МЦП, напротив, влияла на снижение содержание АБК, скорее всего, посредством подавления синтеза гормона (табл. 3, рис. 1а). Есть данные, что в защите растений от насекомых-вредителей с грызущим и колюще-сосущим ротовым аппаратом АБК участвует в индукции защитных реакций синергично с ЖК сигнальным путем [Erb et al., 2012], что совпадает с нашими результатами – одновременное повышение уровня транскриптов генов *TaABI5*, *TaABAI* и *TaLOX* в растениях, заселенных тлей (табл. 3).

Кроме этого, некоторые данные подтверждают важную роль ЦК в активации биосинтеза ЖК [Erb et al., 2012]. Сравнение результатов содержания ЦК и экспрессии генов *TaGLU1* и *TaCKX* в листьях пшеницы показывает, что заселение растений тлей индуцировало накопление ЦК благодаря активному высвобождению ЦК из запасных форм, о чем говорит повышение экспрессии гена *TaGLU1* (табл. 3). При этом этилен препятствовал этому процессу, так как обработка ЭТ приводила к снижению содержания ЦК, скорее всего, благодаря их окислительной деградации с помощью цитокининоксидазы (*TaCKX*) (табл. 3). В литературе имеются данные о положительном влиянии этилена на активность цитокининоксидазы [Xu et al., 2019]. Однако ауксины и АБК также способны активировать CKX во время засухи [Hai et al., 2020] или инфекции [Naseem, Dandekar, 2012]. Наши результаты показали, что через 72 ч кормления тли на растениях пшеницы содержание АБК и ИУК снижалось, при этом увеличивалась концентрация ЦК, а экспрессия гена липоксигеназы (*TaLOX*) повышалась, что могло привести к активации биосинтеза ЖК (табл. 3, рис. 1). Все эти процессы, скорее всего, были связаны с быстрым размножением вредителя и большой нагрузкой на растение. Обработка ЭТ приводила к снижению размножения тли, уменьшению нагрузки на растение, при этом содержание АБК и ИУК было высоким, а концентрация ЦК снижалась (табл. 3, рис. 1).

По данным литературы, ауксины в основном вызывают восприимчивость растений к галлообразующим насекомым, однако способствуют развитию устойчивости растений к насекомым с грызущим ротовым аппаратом и некоторым вирусам [Erb et al., 2012]. Есть данные, что ауксины могут усиливать биосинтез и передачу сигналов ЖК при защите от насекомых-вредителей, однако эффекты ЖК на биосинтез ауксинов тканеспецифичны и видоспецифичны, кроме того, уровень ЖК, индуцированный насекомыми, может влиять на гомеостаз ауксинов [Erb et al., 2012].

Таким образом, в ходе работы было доказано положительное влияние этилена на устойчивость растений пшеницы к обыкновенной злаковой тле посредством влияния на сигнальные пути других фитогормонов СК, ЖК, ЦК, ауксинов и АБК. Скорее всего, этилен, СК и ЖК взаимосвязано индуцировали защитные реакции против злаковой тли, а ЦК, АБК и ИУК позитивного или негативного регулировали активность компонентов сигнальных путей СК, ЖК и этилена, что не противоречит литературным данным [Shigenaga, Argueso, 2016; Zhao, Li, 2021].

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта МК-2543.2022.1.4.

Литература

1. Веселова С.В., Бурханова Г.Ф., Нужная Т.В., Максимов И.В. Роль этилена и цитокининов в развитии защитных реакций в растениях *Triticum aestivum*, инфицированных *Septoria nodorum* // *Физиология растений.* 2016. Т. 63. № 5. С. 649-660. doi: 10.7868/S0015330316050158

2. Румянцев С.Д., Веселова С.В., Черепанова Е.А., Максимов И.В. Устойчивость различных видов пшеницы к обыкновенной злаковой тле *Schizaphis graminum* Rond. // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2018. №3. С. 18-24. doi: 10.31040/2222-8349-2018-5-3-18-24

3. Шишова М.Ф., Танкелюн О.В., Емельянов В.В., Полевой В.В. Рецепция и трансдукция сигналов у растений. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2008. 263 с.

4. Adachi H., Nakano T., Miyagawa N., Ishihama N., Yoshioka M., Katou Y., Yaeno T., Shirasu K.,Yoshioka H. WRKY transcription factors phosphorylated by MAPK regulate a plant immune NADPH oxidase in *Nicotiana benthamiana // Plant Cell.* 2015. V. 27. P. 2645-2663. doi: 10.1105/tpc.15.00213

5. Adhikari T.B., Balaji B., Breeden J.D., Goodwin S.B. Resistance to wheat *Mycosphaerella graminicola* involves early and late peaks of gene expression // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 2007. V. 71. P. 56–68. DOI: 10.1016/j.pmpp.2007.10.004

6. Agarwal P., Reddy M.P., Chikara J. WRKY: its structure, evolutionary relationship, DNA-binding selectivity, role in stress tolerance and development of plants // *Mol. Biol. Rep.* 2011. V. 38. No 6. P. 3883–3896. doi: 10.1007/s11033-010-0504-5

7. Ahman I., Kim S.-Y., Zhu L.-H. Plant genes benefitting aphids-potential for exploitation in resistance breeding // *Front Plant Sci*. 2019. V. 10. Art. 1452. doi: 10.3389/fpls.2019.01452

8. Argandona V. H., Chaman M., Cardemil L., Munoz O., Zuniga G. E., Corcuera L. J. Ethylene production and peroxidase activity in aphid-infested barley // *J. Chem. Ecol.* 2001. V. 27. P. 53–68. doi: 10.1023/a:1005615932694

9. Boter M., Ruíz-Rivero O., Abdeen A., Prat S. Conserved MYC transcription factors play a key role in jasmonate signaling both in tomato and Arabidopsis // *Genes Development.* 2004. V. 18. P. 1577–1591. doi: 10.1101/gad.297704

10. Chandrasekaran R., Revathi K., Thanigaivel A., Kirubakaran S.A., Senthil-Nathan S. *Bacillus subtilis* chitinase identified by matrix-assisted laser desorption/ionization time-of flight/time of flight mass spectrometry has insecticidal activity against *Spodoptera litura* Fab. // *Pestic. Biochem. Physiol.* 2014. V. 116. P. 1–12. doi: 10.1016/j.pestbp.2014.09.013
11. Chapman K.M., Marchi-Werle L., Hunt T.E., Heng-Moss T.M., Louis J. Abscisic and jasmonic acids contribute to soybean tolerance to the soybean aphid (aphis glycines matsumura) // *Sci Rep.* 2018. V. 8. Art. 15148. DOI: 10.1038/s41598-018-33477-w
12. Chen L., ZhangZ.Y., Liang H.X., Liu H.X., Du L.P.,Xu H., Xin Z. Overexpression of *TiERF1* enhances resistance to sharp eyespot in transgenic wheat // *J. Exp. Bot.* 2008. V. 59(15). P. 4195–4204. doi:10.1093/jxb/ern259
13. Crespo-Herrera L., Singh R.P., Reynolds M.,Huerta-Espino J. Genetics of greenbug resistance in synthetic hexaploid wheat derived germplasm // *Frontiers Plant Science*. 2019. V. 10. Art. 782. doi:10.3389/fpls.2019.00782
14. Diallo A.O., Agharbaoui Z., Badawi M.A., Ali-Benali M.A., Moheb A., Houde M., Sarhan F. Transcriptome analysis of an mvp mutant reveals important changes in global gene expression and a role for methyl jasmonate in vernalization and flowering in wheat // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65(9). P. 2271-2286. doi: 10.1093/jxb/eru102
15. Duan X., Wang X., Fu Y., Tang Ch., Li X., Cheng Y., Feng H., Huang L., Kang Z. *TaEIL1*, a wheat homologue of *AtEIN3*, acts as a negative regulator in the wheat–stripe rust fungus interaction // *Mol. Plant Pathol.* 2013. V. 14(7). P. 728–739. doi: 10.1111/mpp.12044
16. Erb M., Meldau S., Howe G.A. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions // *Trends Plant Sci.* 2012. V. 17. P. 250-259. doi: 10.1016/j.tplants.2012.01.003
17. Gao L.L., Anderson J.P., Klingler J.P., Nair R.M., Edwards O.R., Singh K.B. Involvement of the octadecanoid pathway in bluegreen aphid resistance in *Medicago truncatula* // *MPMI*. 2007. V. 20. P. 82–93. doi: 10.1094/MPMI-20-0082
18. Gimenez M.J., Piston F., Atienza S.G. Identification of suitable reference genes for normalization of qPCR data in comparative transcriptomics analyses in the Triticeae // *Planta*. 2011. V. 233. P. 163-173.doi: 10.1007/s00425-010-1290-y
19. Giron D., Frago E., Glevarec G., Pieterse C.M.J., Dicke M. Cytokinins as key regulators in plant–microbe–insect interactions: connecting plant growth and defence // *Functional Ecology*. 2013. V. 27. P. 599–609. doi: 10.1111/1365-2435.12042
20. Hai N.N., Chuong N.N., Tu N.H.C., Kisiala A., Hoang X.L.T., Thao N.P. Role and regulation of cytokinins in plant response to drought stress // *Plants*. 2020. V. 9. Art. 422. doi: 10.3390/plants9040422
21. Ju L., Jing Y., Shi P., Liu J. Chen J., Yan J., Chu J., Chen K.-M., Sun J. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI5 in bread wheat and Arabidopsis // *New Phytologist*. 2019. V. 223. P. 246–260. doi: 10.1111/nph.15757
22. Koch K.G., Chapman K., Louis J., Heng-Moss T., Sarath G. Plant tolerance: a unique approach to control hemipteran pests // *Front. Plant Sci.* 2016. V. 7. Art. 1363. doi: 10.3389/fpls.2016.01363
23. Li N., Han X., Feng D., Yuan D., Huang L.J. Signaling crosstalk between salicylic acid and ethylene/jasmonate in plant defense: do we understand what they are whispering? // *Int. J. Mol. Sci*. 2019. V. 20. Art. 671. doi: 10.3390/ijms20030671
24. Lu J., Li J., Ju H., Liu X., Erb M., Wang X., Lou Y. Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice // *Mol. Plant.* 2014. V. 7. P. 1670–1682. doi: 10.1093/mp/ssu085
25. Luo K., Yao X.J., Luo C., Hu X.S., Hu Z.Q., Zhang G.S., Zhao H.Y. Previous aphid infestation induces different expression profiles of genes associated with hormone-dependent responses in near-isogenic winter wheat lines // *J. Econ. Entomol.* 2020. V. 113. P. 461–470. doi: 10.1093/jee/toz222
26. Luo K., Zhao H., Wang X.,Kang Z. Prevalent pest management strategies for grain aphids: opportunities and challenges // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 12. Art. 790919. doi: 10.3389/fpls.2021.790919
27. Morkunas I., Mai V.C., Gabrys B. Phytohormonal signaling in plant responses to aphid feeding // *Acta Physiol. Plant.* 2011. V. 33. P. 2057–2073.doi: 10.1007/s11738-011-0751-7
28. Mostafa S., Wang Y., Zeng W., Jin B. Plant responses to herbivory, wounding, and infection // *Int. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. Art. 7031. doi: 10.3390/ijms23137031
29. Mou D.-F., Kundu P., Pingault L., Puri H., Shinde S., Louis J. Monocot crop-aphid interactions: plant resilience and aphid adaptation // *Curr Opin Insect Sci.* 2023. V. 57. 101038. doi: 10.1016/j.cois.2023.101038
30. Naseem M., Dandekar T. The role of auxin–cytokinin antagonism in plant–pathogen interactions // *PLoS Pathog*. 2012. V. 8. Art. e1003026. doi: 10.1371/journal.ppat.1003026
31. Peng Z., Hub Y., Zhang J., Huguet-Tapia J.C., Block A.K., Park S., Sapkota S., Liu Z., Liu S., White F.F. *Xanthomonas translucens* commandeers the host rate-limiting step in ABA biosynthesis for disease susceptibility // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2019. V. 116(42). P. 20938–20946. DOI: 10.1073/pnas.1911660116

32. Pieterse C.M.J., van der Does D., Zamioudis C., Leon-Reyes A., van Wees S.C.M. Hormonal modulation of plant immunity // *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 2012. V. 28. P. 489–521. doi: 10.1146/annurev-cellbio-092910-154055
33. Rubil N., Kalachova T., Hauser T.P., Burketová L. Specialist aphid feeding causes local activation of salicylic and jasmonic acid signaling in Arabidopsis veins // *MPMI.* 2022. V. 35. P. 119–124. doi: 10.1094/MPMI-08-21-0203-SC
34. Shigenaga A., Argueso C. No hormone to rule them all: Interactions of plant hormones during the responses of plants to pathogens // *Semin. Cell Dev. Biol.* 2016. V.56. P.174–189. doi: 10.1016/j.semcdb.2016.06.005
35. Song J., Jiang L., Jameson P.E. Co-ordinate regulation of cytokinin gene family members during flag leaf and reproductive development in wheat // *BMC Plant Biol.* 2012. V. 12. Art. 78. doi: 10.1186/1471-2229-12-78
36. Su P., Yan J., Li W., Wang L., Zhao J., Ma X., Li A., Wang H., Kong L. A member of wheat class III peroxidase gene family, *TaPRX-2A*, enhanced the tolerance of salt stress // *BMC Plant Biology*. 2020. V. 20. Art. 392. doi: 10.1186/s12870-020-02602-1
37. Van Eck L., Davidson R.M., Wu S., Zhao B.Y., Botha A.-M., Leach J.E., Lapitan N.L.V. The transcriptional network of WRKY53 in cereals links oxidative responses to biotic and abiotic stress inputs // *Funct. Integr. Genomics*. 2014. V. 14 P. 351–362. doi 10.1007/s10142-014-0374-3
38. van Loon L.C., Rep M., Pieterse C.M.J. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants // *Rev. Phytopathol.* 2006. V. 44. P. 135–162. DOI: 10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425
39. Veselov S.U., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., Guili-Zade V.Z., Mustafina A.R., Kof E.M. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid // Physiol. Plant. 1992. V. 86. P. 93–96. doi:10.1111/J.1399-3054.1992.TB01316.X
40. Veselova S.V., Sorokan A.V., Burkhanova G.F., Rumyantsev S.D., Cherepanova E.A., Alekseev V.Y., Sarvarova E.R., Kasimova A.R., Maksimov I.V. By modulating the hormonal balance and ribonuclease activity of tomato plants *Bacillus subtilis* induces defense response against potato virus X and potato Virus Y // *Biomolecules*. 2022. V. 12. Art. 288. doi: 10.3390/biom12020288
41. Vysotskaya L., Veselov S., Kudoyarova G. Effect on shoot water relations, and cytokinin and abscisic acid levels of inducing expression of a gene coding for isopentenyltransferase in roots of transgenic tobacco plants // *J. Exp. Bot.* 2010. V. 61. P. 3709–3717.doi: 10.1093/jxb/erq182
42. War A.R., Paulraj M.G., Ahmad T., Buhroo A.A., Hussain B., Ignacimuthu S., Sharma H.C. Mechanisms of plant defense against insect herbivores // *Plant Signal. Behav.* 2012. V. 7(10). P. 1306-1320. doi: 10.4161/psb.21663
43. Wu H., Ni Z., Yao Y., Guo G., Sun Q. Cloning and expression profiles of 15 genes encoding WRKY transcription factor in wheat (*Triticum aestivem* L.) // *Progress in Natural Science*. 2008. V. 18(6). P. 697-705. doi:10.1016/j.pnsc.2007.12.006
44. Xu J., Chen L., Sun H., Wusiman N., Sun W., Li B., Gao Y., Kong J., Zhang D., Zhang X., Xu H., Yang X. Crosstalk between cytokinin and ethylene signaling pathways regulates leaf abscission in cotton in response to chemical defoliants // *J. Exp. Bot.* 2019. V. 70. P. 1525–1538. doi: 10.1093/jxb/erz036
45. Xue G.P.A CELD-fusion method for rapid determination of the DNA-binding sequence specificity of novel plant DNA-binding proteins // *Plant J.* 2005. V. 41. P. 638-649. doi: 10.1111/j.1365-313X.2004.02323.x
46. Zhang Y., Fu Y., Fan J., Li Q., Francis F., Chen J. Comparative transcriptome and histological analyses of wheat in response to phytotoxic aphid *Schizaphis graminum* and non-phytotoxic aphid *Sitobion avenae* feeding // *BMC Plant Biology.* 2019. V. 19. Art. 547. doi: 10.1186/s12870-019-2148-5
47. Zhao S., Li Y. Current understanding of the interplays between host hormones and plant viral infections // *PLoS Pathog*. 2021. V. 17. Art. e1009242. doi: 10.1371/journal.ppat.1009242
48. Zhu X., Qi L., Liu X., Cai S., Xu H., Huang R., Li J., Wei X., Zhang Z. The wheat ethylene response factor transcription factor pathogen-induced ERF1 mediates host responses to both the necrotrophic pathogen *Rhizoctonia cerealis* and freezing stresses // *Plant Physiol.* 2014. V. 164(3). P. 1499–1514. doi: 10.1104/pp.113.229575

References

1. Adachi H., Nakano T., Miyagawa N., Ishihama N., Yoshioka M., Katou Y., Yaeno T., Shirasu K.,Yoshioka H. WRKY transcription factors phosphorylated by MAPK regulate a plant immune NADPH oxidase in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Cell.* 2015. V. 27. P. 2645-2663. doi: 10.1105/tpc.15.00213
2. Adhikari T.B., Balaji B., Breeden J.D., Goodwin S.B. Resistance to wheat *Mycosphaerella graminicola* involves early and late peaks of gene expression. *Physiol. and Mol. Plant Pathol.* 2007. V. 71. P. 56–68. DOI: 10.1016/j.pmpp.2007.10.004
3. Agarwal P., Reddy M.P., Chikara J. WRKY: its structure, evolutionary relationship, DNA-binding selectivity, role in stress tolerance and development of plants. *Mol. Biol. Rep.* 2011. V. 38. No 6. P. 3883–3896. doi: 10.1007/s11033-010-0504-5

4. Ahman I., Kim S.-Y., Zhu L.-H. Plant genes benefitting aphids-potential for exploitation in resistance breeding. *Front Plant Sci.* 2019. V. 10. Art. 1452. doi: 10.3389/fpls.2019.01452
5. Argandona V. H., Chaman M., Cardemil L., Munoz O., Zuniga G. E., Corcuera L. J. Ethylene production and peroxidase activity in aphid-infested barley. *J. Chem. Ecol.* 2001. V. 27. P. 53–68. doi: 10.1023/a:1005615932694
6. Boter M., Ruíz-Rivero O., Abdeen A., Prat S. Conserved MYC transcription factors play a key role in jasmonate signaling both in tomato and Arabidopsis. *Genes Development.* 2004. V. 18. P. 1577–1591. doi: 10.1101/gad.297704
7. Chandrasekaran R., Revathi K., Thanigaivel A., Kirubakaran S.A., Senthil-Nathan S. *Bacillus subtilis* chitinase identified by matrix-assisted laser desorption/ionization time-of flight/time of flight mass spectrometry has insecticidal activity against *Spodoptera litura* Fab. *Pestic. Biochem. Physiol.* 2014. V. 116. P. 1–12. doi: 10.1016/j.pestbp.2014.09.013
8. Chapman K.M., Marchi-Werle L., Hunt T.E., Heng-Moss T.M., Louis J. Abscisic and jasmonic acids contribute to soybean tolerance to the soybean aphid (aphis glycines matsumura). *Sci Rep.* 2018. V. 8. Art. 15148. DOI: 10.1038/s41598-018-33477-w
9. Chen L., Zhang Z.Y., Liang H.X., Liu H.X., Du L.P., Xu H., Xin Z. Overexpression of *TiERF1* enhances resistance to sharp eyespot in transgenic wheat. *J. Exp. Bot.* 2008. V. 59(15). P. 4195–4204. doi: 10.1093/jxb/ern259
10. Crespo-Herrera L., Singh R.P., Reynolds M., Huerta-Espino J. Genetics of greenbug resistance in synthetic hexaploid wheat derived germplasm. *Frontiers Plant Science.* 2019. V. 10. Art. 782. doi:10.3389/fpls.2019.00782
11. Diallo A.O., Agharbaoui Z., Badawi M.A., Ali-Benali M.A., Moheb A., Houde M., Sarhan F. Transcriptome analysis of an mvp mutant reveals important changes in global gene expression and a role for methyl jasmonate in vernalization and flowering in wheat. *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65(9). P. 2271-2286. doi: 10.1093/jxb/eru102
12. Duan X., Wang X., Fu Y., Tang Ch., Li X., Cheng Y., Feng H., Huang L., Kang Z. *TaEIL1*, a wheat homologue of *AtEIN3*, acts as a negative regulator in the wheat–stripe rust fungus interaction. *Mol. Plant Pathol.* 2013. V. 14. P. 728–739. doi: 10.1111/mpp.12044
13. Erb M., Meldau S., Howe G.A. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. *Trends Plant Sci.* 2012. V. 17. P. 250-259. doi: 10.1016/j.tplants.2012.01.003
14. Gao L.L., Anderson J.P., Klingler J.P., Nair R.M., Edwards O.R., Singh K.B. Involvement of the octadecanoid pathway in bluegreen aphid resistance in *Medicago truncatula*. *MPMI.* 2007. V. 20. P. 82–93. doi: 10.1094/MPMI-20-0082
15. Gimenez M.J., Piston F., Atienza S.G. Identification of suitable reference genes for normalization of qPCR data in comparative transcriptomics analyses in the Triticeae. *Planta*. 2011. V. 233. P. 163-173. doi: 10.1007/s00425-010-1290-y
16. Giron D., Frago E., Glevarec G., Pieterse C.M.J., Dicke M. Cytokinins as key regulators in plant–microbe–insect interactions: connecting plant growth and defence. *Functional Ecology.* 2013. V. 27. P. 599–609. doi: 10.1111/1365-2435.12042
17. Hai N.N., Chuong N.N., Tu N.H.C., Kisiala A., Hoang X.L.T., Thao N.P. Role and regulation of cytokinins in plant response to drought stress. *Plants*. 2020. V. 9. Art. 422. doi: 10.3390/plants9040422
18. Ju L., Jing Y., Shi P., Liu J. Chen J., Yan J., Chu J., Chen K.-M., Sun J. JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI5 in bread wheat and Arabidopsis. *New Phytologist*. 2019. V. 223. P. 246–260. doi: 10.1111/nph.15757
19. Koch K.G., Chapman K., Louis J., Heng-Moss T., Sarath G. Plant tolerance: a unique approach to control hemipteran pests. *Front. Plant Sci*. 2016. V. 7. Art. 1363. doi: 10.3389/fpls.2016.01363
20. Li N., Han X., Feng D., Yuan D., Huang L.J. Signaling crosstalk between salicylic acid and ethylene/jasmonate in plant defense: do we understand what they are whispering? *Int. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20. Art. 671. doi: 10.3390/ijms20030671
21. Lu J., Li J., Ju H., Liu X., Erb M., Wang X., Lou Y. Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice. *Mol. Plant.* 2014. V. 7. P. 1670–1682. doi: 10.1093/mp/ssu085
22. Luo K., Yao X.J., Luo C., Hu X.S., Hu Z.Q., Zhang G.S., Zhao H.Y. Previous aphid infestation induces different expression profiles of genes associated with hormone-dependent responses in near-isogenic winter wheat lines. *J. Econ. Entomol*. 2020. V. 113. P. 461–470. doi: 10.1093/jee/toz222
23. Luo K., Zhao H., Wang X., Kang Z. Prevalent pest management strategies for grain aphids: opportunities and challenges. *Front. Plant Sci*. 2022. V. 12. Art. 790919. doi: 10.3389/fpls.2021.790919
24. Morkunas I., Mai V.C., Gabrys B. Phytohormonal signaling in plant responses to aphid feeding. *Acta Physiol. Plant*. 2011. V. 33. P. 2057–2073. doi: 10.1007/s11738-011-0751-7
25. Mostafa S., Wang Y., Zeng W., Jin B. Plant responses to herbivory, wounding, and infection. *Int. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. Art. 7031. doi: 10.3390/ijms23137031
26. Mou D.-F., Kundu P., Pingault L., Puri H., Shinde S., Louis J. Monocot crop-aphid interactions:

plant resilience and aphid adaptation. *Curr Opin Insect Sci.* 2023. V. 57:101038. doi: 10.1016/j.cois.2023.101038

27. Naseem M., Dandekar T. The role of auxin–cytokinin antagonism in plant–pathogen interactions. *PLoS Pathog*. 2012. V. 8. Art. e1003026. doi: 10.1371/journal.ppat.1003026

28. Peng Z., Hub Y., Zhang J., Huguet-Tapia J.C., Block A.K., Park S., Sapkota S., Liu Z., Liu S., White F.F. *Xanthomonas translucens* commandeers the host rate-limiting step in ABA biosynthesis for disease susceptibility. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2019. V. 116.(42). P. 20938–20946. DOI: 10.1073/pnas.1911660116

29. Pieterse C.M.J., van der Does D., Zamioudis C., Leon-Reyes A., van Wees S.C.M. Hormonal modulation of plant immunity. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 2012. V. 28. P. 489–521. doi: 10.1146/annurev-cellbio-092910-154055

30. Rubil N., Kalachova T., Hauser T.P., Burketová L. Specialist aphid feeding causes local activation of salicylic and jasmonic acid signaling in Arabidopsis veins. *MPMI*. 2022. V. 35. P. 119–124. doi: 10.1094/MPMI-08-21-0203-SC

31. Rumyantsev S.D., Veselova S.V., Cherepanova E.A., Maksimov I.V. The resistance of different wheat species to greenbug aphid *Schizaphis graminum* Rond. *Proceedings of the RAS Ufa scientific centre.* 2018. No 3(5). P. 18–24. DOI: 10.31040/2222-8349-2018-5-3-18-24 (In Russian)

32. Shigenaga A., Argueso C. No hormone to rule them all: Interactions of plant hormones during the responses of plants to pathogens. *Semin. Cell Dev. Biol.* 2016. V.56. P.174–189. doi: 10.1016/j.semcdb.2016.06.005

33. Shishova M.F., Tankelyun O.V., Emel'yanov V.V., Polevoi V.V., Retseptsiya i transduktsiya signalov urastenii (Signal Reception and Transduction in Plants), St. Petersburg: Izd. S. Peterb. Univ., 2008. 263 p. (In Russian)

34. Song J., Jiang L., Jameson P.E. Co-ordinate regulation of cytokinin gene family members during flag leaf and reproductive development in wheat. *BMC Plant Biol.* 2012. V. 12. Art. 78. doi: 10.1186/1471-2229-12-78

35. Su P., Yan J., Li W., Wang L., Zhao J., Ma X., Li A., Wang H., Kong L. A member of wheat class III peroxidase gene family, TaPRX-2A, enhanced the tolerance of salt stress. *BMC Plant Biology.* 2020. V. 20. Art. 392. doi: 10.1186/s12870-020-02602-1

36. Van Eck L., Davidson R.M., Wu S., Zhao B.Y., Botha A.-M., Leach J.E., Lapitan N.L.V. The transcriptional network of WRKY53 in cereals links oxidative responses to biotic and abiotic stress inputs. *Funct. Integr. Genomics.* 2014. V. 14 P. 351–362. doi 10.1007/s10142-014-0374-3

37. van Loon L.C., Rep M., Pieterse C.M.J. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. *Rev. Phytopathol.* 2006. V. 44. P. 135–162. DOI: 10.1146/annurev.phyto.44.070505.143425

38. Veselov S.U., Kudoyarova G.R., Egutkin N.L., Guili-Zade V.Z., Mustafina A.R., Kof E.M. Modified solvent partitioning scheme providing increased specificity and rapidity of immunoassay for indole 3-acetic acid. *Physiol. Plant.* 1992. V. 86. P. 93–96. doi: 10.1111/J.1399-3054.1992.TB01316.X

39. Veselova S.V., Burkhanova G.F., Nuzhnaya T.V., Maksimov I.V. Roles of ethylene and cytokinins in development of defense responses in *Triticum aestivum* plants infected with *Septoria nodorum*. *Russ. J. Plant Physiol*. 2016. V. 63. P. 609-619. doi: 10.1134/S1021443716050150

40. Veselova S.V., Sorokan A.V., Burkhanova G.F., Rumyantsev S.D., Cherepanova E.A., Alekseev V.Y., Sarvarova E.R., Kasimova A.R., Maksimov I.V. By modulating the hormonal balance and ribonuclease activity of tomato plants *Bacillus subtilis* induces defense response against potato virus X and potato Virus Y. *Biomolecules.* 2022. V. 12. Art. 288. doi: 10.3390/biom12020288

41. Vysotskaya L., Veselov S., Kudoyarova G. Effect on shoot water relations, and cytokinin and abscisic acid levels of inducing expression of a gene coding for isopentenyltransferase in roots of transgenic tobacco plants. *J. Exp. Bot.* 2010. V. 61. P. 3709–3717. doi: 10.1093/jxb/erq182

42. War A.R., Paulraj M.G., Ahmad T., Buhroo A.A., Hussain B., Ignacimuthu S., Sharma H.C. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signal. Behav.* 2012. V. 7(10). P. 1306-1320. doi: 10.4161/psb.21663

43. Wu H., Ni Z., Yao Y., Guo G., Sun Q. Cloning and expression profiles of 15 genes encoding WRKY transcription factor in wheat (*Triticum aestivem* L.). *Progress in Natural Science.* 2008. V. 18(6). P. 697-705. doi: 10.1016/j.pnsc.2007.12.006

44. Xu J., Chen L., Sun H., Wusiman N., Sun W., Li B., Gao Y., Kong J., Zhang D., Zhang X., Xu H., Yang X. Crosstalk between cytokinin and ethylene signaling pathways regulates leaf abscission in cotton in response to chemical defoliants. *J. Exp. Bot.* 2019. V. 70. P. 1525–1538. doi: 10.1093/jxb/erz036

45. Xue G.P. A CELD-fusion method for rapid determination of the DNA-binding sequence specificity of novel plant DNA-binding proteins. *Plant J.* 2005. V. 41. P. 638-649. doi: 10.1111/j.1365-313X.2004.02323.x

46. Zhang Y., Fu Y., Fan J., Li Q., Francis F., Chen J. Comparative transcriptome and histological analyses of wheat in response to phytotoxic aphid *Schizaphis graminum* and non-phytotoxic aphid *Sitobion avenae*

feeding. *BMC Plant Biology.* 2019. V. 19. Art. 547. doi: 10.1186/s12870-019-2148-5

47. Zhao S., Li Y. Current understanding of the interplays between host hormones and plant viral infections. *PLoS Pathog.* 2021. V. 17. Art. e1009242. doi: 10.1371/journal.ppat.1009242

48. Zhu X., Qi L., Liu X., Cai S., Xu H., Huang R., Li J., Wei X., Zhang Z. The wheat ethylene response factor transcription factor pathogen-induced ERF1 mediates host responses to both the necrotrophic pathogen *Rhizoctonia cerealis* and freezing stresses. *Plant Physiol.* 2014. V. 164(3). P. 1499–1514. doi: 10.1104/pp.113.229575