

УДК: 631.811.98

РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ: КЛАССИФИКАЦИЯ, ПРИРОДА И МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ

© 2023 г. С. С. Тарасов^{1,*}, Е. В. Михалёв¹, А. И. Речкин¹, Е. К. Крутова¹

¹Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия
603022 Нижний Новгород, просп. Гагарина, 97, Россия

*E-mail: tarasov_ss@mail.ru

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.

После доработки 12.04.2023 г.

Принята к публикации 14.06.2023 г.

Рассмотрены вопросы природы и механизма действия регуляторов роста и развития растений. Предложено использовать классификацию регуляторов в зависимости от их природы. Выделены 4 группы регуляторов: чистые химические вещества, физические, биологические и комплексные регуляторы. Уделено внимание механизмам взаимосвязи искусственных регуляторов с естественной системой регуляции и интеграции растений.

Ключевые слова: регуляторы роста и развития растений, биорегуляторы, биоудобрения, органические удобрения, система регуляции и интеграции растений, фитогормоны, сигнальные системы клетки

DOI: 10.31857/S0002188123090120, EDN: YUDEAW

ВВЕДЕНИЕ

Регуляторы роста и развития растений (далее регуляторы) (*PPP*) в широком смысле слова можно рассматривать как компоненты биосферы, оказывающие на растение регуляторное влияние. С этой точки зрения под регуляторы попадают множество экологических факторов физической, химической и биотической природы. С физиологической точки зрения регуляторы формируют в растениях соответствующую систему регуляции и интеграции, состоящую как минимум из ферментативного, генетического, мембранного, трофического, гормонального и электрофизиологического компонентов [1]. Ферментативный, генетический и мембранный компоненты системы регулируют метаболизм на клеточном уровне, а трофический, гормональный и электрофизиологический компоненты – на органо-тканевом, организменном и межорганизменном уровнях [2, 3]. Физиологические регуляторы принято делить на растактивирующие и ингибирующие [4], первые как правило запускают процессы роста на начальных этапах онтогенеза, усиливая процессы биосинтеза, клеточного деления, органо- и гистогенеза, а последние способствуют запуску старения, в том числе созревания плодов и семян, переходу в состояние покоя и активации защитных механизмов.

В настоящее время в агрохимической науке не существует единого подхода в классификации регуляторов [5, 6]. Особенностью *PPP* с агрохимической точки зрения является не только их биологический эффект на растение, но и их содержание в почве, воде, удобрениях и др. компонентах, которые априори используются для культивирования растений. По своей природе регуляторы растений можно разделить на 4 группы: регуляторы физической, химической, биологической природы, а также комплексные композиты (рис. 1).

Таким образом, регуляторы можно классифицировать, во-первых, как чистые химические вещества: фитогормоны, аминокислоты, простые сахара, хитозан, летучие органические соединения и пр. [7–14]. Во-вторых, как консортивные и симбиотические организмы, продуцирующие регуляторы и относящиеся к разным группам живых объектов, преимущественно прокариотической и грибной природы, данные объекты объединяют в группу биоудобрений [15–18]. В-третьих, как физические регуляторы, способные изменять метаболические пути растений в том числе за счет прямого регуляторного воздействия (электромагнитное излучение, температура, электрические сигналы), так и за счет эффекта гормезиса [19, 20]. В-четвертых, комплексные регуляторы, как правило включающие в себя сложную смесь ве-



Рис. 1. Классификация регуляторов роста и развития растений с указанием примеров (предложено авторами).

ществ, в состав которой входят как химические, так и биологические регуляторы (экстракты водорослей, грибов и высших растений, гуминовые комплексы, протеиновые гидролизаты кератинсодержащего сырья и т.п.), их часто называют биостимуляторами [5, 21–24].

ХИМИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ

Это наиболее распространенная как в природе, так и в сельскохозяйственной деятельности группа регуляторов. Данные вещества способны повлиять на растения различными способами, в том числе через сеть гормональных реакций, например, MAP-киназным путем, напрямую взаимодействуя с ферментами, активируя или ингибируя их, выступать в роли сигнальных молекул, регулировать метаболизм на трофическом уровне и т.п. [2, 25]. Наиболее значимыми и изученными химическими регуляторами являются фитогормоны и гормоноподобные вещества. Фитогормонами называют низкомолекулярные вещества, которые вырабатываются одними клетками, но они действуют на другие в низких концентрациях и регулируют процессы жизнедеятельности растений [2, 26]. Фитогормоны принято делить на 2 основные группы – ростактивирующие и ростин-

гибирующие, к первой группе принято относить ауксины, гиббереллины и цитокинины, а ко второй – абсцизины и этилен [2, 4, 27–39]. Однако такое деление не учитывает концентрацию гормона, от которой направленность их действия может диаметрально изменяться, например, в низких концентрациях ауксины активируют процессы прорастания семян, а в высоких, напротив, ингибируют их [2]. Также стоит отметить, что в растительном организме один процесс регулируется несколькими гормонами, например ауксины, как правило, работают в тандеме с цитокининами, этилен – с ауксинами и т.п. [1, 34–36]. Помимо классических вышеупомянутых гормонов в настоящее время к данной группе веществ также относят жасмонаты, брассистероиды, стригалоктоны, салицилаты и СLE-пептиды, осуществляющие регулирование различных метаболических путей [40–45]. Еще одной группой фитогормонов можно считать синтетические вещества, например, α -нафтилуксусную кислоту (α -НУК), 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4 Д), кинетин, 6-бензиламинопурин (6-БАП), индолил-3-масляную кислоту (ИМК), калийную соль 3-индолилуксусной кислоты (гетероауксин), 4-хлорфеноксиуксусную кислоту (4-ХФУК) и т.д., которые способны связываться с гормональными ре-

цепторами клеток, из-за чего запускаются схожие биохимические процессы, приводящие к аналогичному ответу [46–50]. Это позволяет использовать данные препараты в аграрном производстве для управления жизнедеятельностью растений [51, 52].

Исследования последних лет показали, что все больше химических веществ, продуцируемых растениями и микроорганизмами, способно регулировать метаболизм растений, что дает основания считать их гормоноподобными веществами [53]. Особое внимание с точки зрения регуляторных свойств стоит уделять вторичным метаболитам растений [53–55]. Например, некоторые фенольные соединения тормозят удлинение корней и побегов, прорастание семян и раскрытие почек [56, 57]. Известно, что ряд гликозидов (например, алифатический 3-гидроксипропилглюкозинолат) ингибируют рост корневой меристемы в физиологических концентрациях посредством регуляции неповрежденного пути мишени рапамицина [58], способны регулировать открытие устьиц [59], цирконуальные ритмы и время цветения растений [60, 61]. Некоторые терпеноиды способны регулировать рост и развитие и изменять фенотип. Например избыточное количество тритерпенового β -амирина у мутантов приводит к формированию более коротких корней и к значительно большему количеству корневых волосков, чем у растений дикого типа, однако его экзогенное внесение не приводит к подобному эффекту [62].

Фитогормоны и подобные им вещества регулируют все процессы жизнедеятельности растений, способны повышать их стрессоустойчивость и продуктивность [63–65], влияют на защиту от детоксикации тяжелыми металлами [66], участвуют в иммунных реакциях [67] и других регуляторных механизмах.

Кроме гормонов к регуляторам можно отнести гуминовые вещества (**ГВ**) (гуминовые кислоты, фульвовые кислоты и гумин) [7, 10], простые сахара, свободные аминокислоты [12], хитозан [13], летучие органические соединения (спирты, альдегиды, кетоны, углеводороды и пр.) [8, 9], витамины [11], активные формы кислорода (**АФК**) [11, 14] и пр., которые способны в определенных концентрациях изменять метаболические пути растений. Например, известно влияние редуцирующих сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы и пр.) на процессы прорастания и редокс-метаболизм семян, при этом эффект прямо зависит от их концентрации [68–72]. В частности, показано стимулирующее действие экзогенной глюкозы в концентрации 0.5 ммоль/л на прорастающие се-

мена кукурузы и их антиоксидантный статус [71], но ингибирующие действие данного вещества в концентрации 110 ммоль/л [73]. Другой негормональный регулятор – хитозан в низких дозах (5 мкг/мл) способствует активации процессов прорастания семян [74], а в высоких дозах (0.5–2.0 мг/мл) может существенно тормозить рост и развитие растений преимущественно за счет действия на корни, увеличивая накопление ауксинов, снижая экспрессию генов, связанных с фактором транскрипции *WOX5* в апикальной меристеме, и останавливая рост корней, способствует увеличению количества **АФК** [75].

ФИЗИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ

В основе физических регуляторов лежат физические явления, многие из которых составляют основу среды обитания живых организмов (температура, свет, звук и пр.), а другие физические явления либо не встречаются в биоценозах, либо встречаются частично и при незначительной интенсивности действия, например, ультразвук, магнитное воздействие, некоторые диапазоны электромагнитного излучения (**ЭМИ**) (например, крайне высокочастотное излучение (**КВЧ**)) и т.п. [76–80]. Факторы, которые являются основой биотопа, можно использовать как регуляторы за счет диапазона и структуры, а экосистемно не связанные факторы – за счет их комплексного действия в определенных дозах.

В основе агрохимического применения физических факторов лежат описанные в литературе механизмы регулирования роста и развития растений. Реакция растений на **ЭМИ** осуществляется за счет фитохромной системы, которая регулирует широкий спектр физиологических процессов – от прорастания семян до цветения и плодоношения, контролирует развитие ответных реакций растений на действие различных экологических, в том числе, стрессовых факторов [80–82]. Считается, что в основе функционирования фитохромов лежит способность влиять на активность ферментов, регулирующих различные метаболические процессы, в том числе биосинтез пигментов, экспрессию генов, клеточный сигналинг и т.д. [83]. Ключевым физическим регулятором является свет, т.к. за счет него регулируются как классические физиологические процессы, такие как фотосинтез, движение, биосинтез основных питательных веществ и пр., так и менее изученные, например, альтернативный сплайсинг, развитие устьичного аппарата, биосинтез и накопление вторичных метаболитов и т.п. [84–89].

Еще одним физическим фактором, который можно рассматривать как регулятор, можно назвать электромагнитные поля (ЭМП). Известно, что они вызывают биологические эффекты в широком диапазоне амплитуд, частот и т.д. [90], при этом предполагают, что указанные поля могут влиять на циркадные ритмы растений, с чем связано их влияние на прорастание семян и рост растений [91]. Показано влияние слабых электромагнитных полей на концентрацию ионов кальция в клетках *Arabidopsis thaliana*, что фактически позволяет влиять на процессы транспорта и рецепции клеток [92], а это в свою очередь усиливает анаболические процессы. В частности, продемонстрировано влияние ЭМП с частотой 105 ГГц на усиление образования эпидермальных меристем в прорастающих семенах *Linum usitatissimum* L. [93]. Уменьшение интенсивности ЭМП при воздействии на *Arabidopsis thaliana* вызывало задержку перехода к цветению, что обусловлено подавлением генов, связанных с данным процессом [94]. Имеются данные о влиянии ЭМП на редокс-статус растений. Например, при действии ЭМП на проростки гороха с частотой 15 Гц и индукцией 1.5 мТл относительно контроля (нормальные условия, наличие только геомагнитного поля 47–50 мкТл) способствовало снижению содержания гидропероксидов на 18–22% (30- и 120-минутная обработка соответственно), пероксида водорода – на 12–20% и к снижению активности каталазы [95]. При действии ЭМП с частотой 100 Гц и индукцией 3.5 мТл было зафиксировано стойкое снижение содержания продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) и усиление активности супероксиддисмутазы (СОД) [96].

Регулирующее воздействие могут оказывать электрические поля. Например, при воздействии на ткань картофеля импульсным электрическим полем напряженностью от 30 до 500 В/см с одним прямоугольным импульсом длительностью в 1 мс было установлено снижение проницаемости клеточной стенки [97].

Большой интерес вызывает использование акустических воздействий, в особенности ультразвука, в качестве регулятора. Имеются достаточные данные, показывающие его регуляторное воздействие на показатели прорастания семян [98, 99]. Продемонстрирована способность ультразвука снижать действие тяжелых металлов после обработки им растений за счет активации экспрессии генов факторов транскрипции некоторых стресс-гормонов, таких как абсцизовая (АБК) и салициловая (СК) кислоты, что приводило к усилению их биосинтеза и адаптации к стрессу, вызванному токсическим действием тяжелых

металлов [100]. Физиологическое действие ультразвука имеет достаточно широкий диапазон, например, известна способность ультразвука генерировать АФК в водных растворах [101], влиять на активность ферментов [102], усиливать мембранную проницаемость [103], экспрессию генов [100, 104, 105] и конформацию биомолекул [103, 106, 107]. При этом отмечено как активирующее влияние ультразвука на ряд вышеуказанных процессов, так и ингибирующее.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ

Биологическими регуляторами можно считать организмы, формирующие устойчивое взаимодействие с растениями за счет обмена продуктами метаболизма, преимущественно химическими веществами. Организмы, способные взаимодействовать с растениями, представлены обширной группой биообъектов, в том числе различными бактериями и археями, водорослями, простейшими животными, микромицетами, актиномицетами, высшими грибами, беспозвоночными животными и пр. [17, 108, 109]. С агрохимической точки зрения наиболее перспективными объектами, которые можно использовать в качестве биологических регуляторов, являются микроорганизмы преимущественно прокариотической природы, в том числе ризобактерии [109]. К наиболее изученным симбионтам относятся: *Pseudomonas* sp., *Bacillus* sp., *Enterobacter* sp., *Klebsiella* sp., *Azobacter* sp., *Variovorax* sp., *Azospirillum* sp., *Serratia* sp., *Azotobacters* sp., симбиотические грибы и пр. [16, 18]. Механизмы взаимодействия микроорганизмов с растениями включают регулирование гормонального и пищевого баланса, индуцирование устойчивости к патогенам и абиотическим стрессам и преобразование питательных веществ для легкого усвоения их растениями [17, 109], при этом они должны обладать высокой ризосферной компетентностью, усиливать рост растений, иметь широкий спектр действия, быть безопасными для окружающей среды, быть совместимыми с другими ризобактериями, быть устойчивыми к теплу, УФ-излучению, окислителям и другим негативным воздействиям [110]. Микроорганизмы продуцируют различные фитогормоны [111], сидерофоры [112], летучие органические соединения [8, 9, 113, 114], ферменты (рассматриваемые как биопестициды) [115], преобразуют питательные вещества (например, увеличивая доступность элементов минерального питания) [116] и участвуют в детоксикации ксенобиотиков [117], что в свою очередь способствует усилению симбиотических связей с растениями. Накоплены

данные, указавшие на то, что классические растительные сигналы, такие как ауксины и цитокинины, могут продуцироваться микроорганизмами для эффективной колонизации корня и модуляции архитектуры корневой системы, а сигнальные молекулы, например, N-ацил-L-гомосеринлактоны, которые используются бактериями для межклеточной коммуникации, могут восприниматься растениями для модуляции экспрессии генов, метаболизма и роста [15].

КОМПЛЕКСНЫЕ РЕГУЛЯТОРЫ

В рамках данной работы комплексные регуляторы рассматриваются как сложные композиции, состоящие из смеси разных химических веществ, и (или) содержащие биологические организмы разных видов, при этом регулирующим свойством могут обладать только некоторые из компонентов. Комплексными регуляторами выступают различные остатки растительного или животного происхождения, навоз, компосты, микробные сообщества ризосферы, пищеварительного тракта животных, экстракты растений, грибов, тканей животных, продукты их жизнедеятельности и т.п. Многие из вышеперечисленных регуляторов рассматриваются в агрохимической науке и практике в качестве органических удобрений или биостимуляторов. Как уже отмечено ранее, в агрохимии нет единого подхода в классификации регуляторов [18, 22, 23, 118]. Например, регуляторы могут быть классифицированы на основе различий сырья, используемого для их получения, в основе которого могут быть микроорганизмы, морские водоросли, высшие растения, отходы животных, грибы, сапрпель, гуматсодержащее сырье и пр. [119]. Похожий принцип классификации регуляторов основан на том, что их можно сгруппировать на основе однокомпонентных или многокомпонентных составов и классифицировать по происхождению активного ингредиента и его способу действия [120]. Другая, принципиально отличающая классификация основана на механизме действия регулятора, а не на составе сырья [121]. Таким образом, потенциальные регуляторы могут быть сосредоточены во многих органических продуктах [120, 122, 123].

Грибы также могут служить источником регуляторов, а следовательно, на их основе можно получать различные композиции, в том числе экстракты, вытяжки, компосты и пр. Об этом по меньшей мере свидетельствует тот факт, что многие грибы синтезируют регуляторные метаболиты и являются симбионтами растений [18, 124–126]. Продукты некоторых микромицетов используют

в качестве веществ, обладающих протекторным и регулирующим свойством (например триходермин) [127]. Одним из механизмов регуляции растительного метаболизма грибами является биосинтез элиситоров, которые связываются с растениями, запуская внутриклеточные защитные реакции [128], однако этот механизм не до конца изучен. Предполагают, что элиситор связывается с рецептором, вызывая трансдукцию сигнала с участием нескольких сигнальных систем, в том числе фитогормонов, ионов Ca^{2+} , G-белков, фосфолипаз, НАДФН-оксидазы, АФК и т.д. [129–131].

Наибольшее сосредоточение, как качественное, так и количественное, регуляторов, может быть именно в органических удобрениях [132]. Органические удобрения занимают особое место в производстве продукции сельскохозяйственных растений, они играют важную биосферную роль, являясь по сути источником органо-минеральных компонентов не только для продуцентов, но и источником питания для редуцентов, которые играют важнейшую роль в поддержании баланса в агроэкосистемах [133]. С хозяйственной точки зрения органические удобрения способствуют увеличению урожая [134–136], позволяют поддерживать естественное плодородие почв [137, 138], управлять процессами онтогенеза растений [139, 140], способствуют адаптации к стрессовым воздействиям [141], увеличивают количество полезных веществ в растениях [142], а также могут обладать протекторным антиинфекционным действием [143]. Основными функциональными компонентами органических удобрений, содержащих регуляторы, являются: разлагающиеся массы органического вещества, свободные аминокислоты, ГВ (фульвовые, гуминовые кислоты и гуматы), карбоновые, жирные кислоты, простые сахара, минеральные компоненты и ряд других веществ в зависимости от их природы [120, 144].

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ РЕГУЛЯТОРОВ

Существует 2 основных способа действия регуляторов, в зависимости от их природы, т.е. химической (включая химические, биологические и комплексные регуляторы) и физической (включая физические, биологические и комплексные регуляторы). В основе общих механизмов действия регуляторов преимущественно лежит их способность вызывать раздражения клеточных рецепторов как напрямую, так и опосредованно, вызывая определенные изменения в естественной регуляторной системе растений [3, 145–147], (табл. 1). В свою очередь эти изменения сказыва-

Таблица 1. Место регуляторов роста и развития растений в естественной регуляторной системе [1–3, 18, 25, 37–39, 53–55, 83, 88, 89, 103, 107, 148–152, 161, 168]

№	Система регуляции и интеграции растений	Механизмы действия регуляторов роста и развития
1	Ферментативная	Регуляторы способны оказать прямое и косвенное действие на активность ферментов. Прямое действие оказывается как за счет аллостерического взаимодействия регуляторов с ферментами, тем самым регуляторы могут выступать в качестве ферментативных ингибиторов и активаторов, так и способствовать посттрансляционным модификациям (ПТМ) молекул ферментов. Косвенное воздействие приводит к изменению концентрации фермента ввиду его биосинтеза или распада и фактически является следствием генетической системы регуляции.
2	Генетическая	Наиболее сложная система взаимодействия растения с регуляторами. Они действуют в двух направлениях, т.е. влияют на репликацию и транскрипцию. В случае репликации регуляторы способствуют клеточному делению, росту, развитию, а в случае транскрипции оказывают влияние на уровень экспрессии определенных генов активируя или подавляя их, а также на запуск альтернативных путей реализации генетической информации (альтернативные сайты инициации транскрипции, альтернативный сплайсинг, альтернативное полиаденилирование РНК). Воздействия могут оказываться на всех путях генетического регулирования: упаковка ДНК, метилирование, образование факторов транскрипции, регуляторных РНК и др.
3	Мембранная	Данный тип регуляции связан с регулированием мембранного транспорта, запуском аутофагических процессов, изменением конформации рецепторов.
4	Сигнальная	Наиболее развитая система межклеточного взаимодействия. Тесно связана с мембранами их рецепторами и каналами, ферментами и генами. В основе данного типа регулирования лежат сигнальные молекулы.
4.1	Гормональная	Гормоны взаимодействуют с рецептором, запуская каскад внутриклеточных реакций, приводящих к глобальному изменению экспрессии генов, что обуславливает направление метаболизма клетки.
4.2	Не гормональная	Регулирует определенные процессы клеточного метаболизма и способны менять локально метаболические пути, к ним, в частности, относятся: АФК, летучие органические вещества, гуминовые вещества и т.п.
5	Трофическая	Данный способ тесно связан с сигнальной регуляцией. В его основе лежат трофические молекулы (как органической, так и минеральной природы), изменение концентраций которых информирует клетку об изменении условий и запускает ряд адаптационных механизмов ответа, таким образом регулирует рост и развитие растений. Например, при нехватке сахаров снижается количество АТФ и накапливается цАМФ, что информирует клетку о голоде.
6	Электрофизиологическая	Изменение мембранного потенциала и потенциала действия под действием регуляторов лежит в основе быстрых адаптационных реакций на действие различных факторов. Например, открытие и закрытие устьиц, синтез защитных веществ и т.д.

ются на клеточном метаболизме и запускают межклеточные коммуникации путем формирования сигналов различной природы (гидравлических, химических, электрических), приводящих к изменению ростовых, онтогенетических, адаптационных, защитных и иных реакций растительного организма [18, 148–152].

Регуляторы разной природы (рассмотренные выше) воздействуют на растения несколькими способами, однако данное воздействие запускает единые механизмы ответа (рис. 2). Химические регуляторы воздействуют на клетку либо создавая возбуждение через взаимодействие с рецепторами, либо проникая внутрь клетки, вызывая мета-

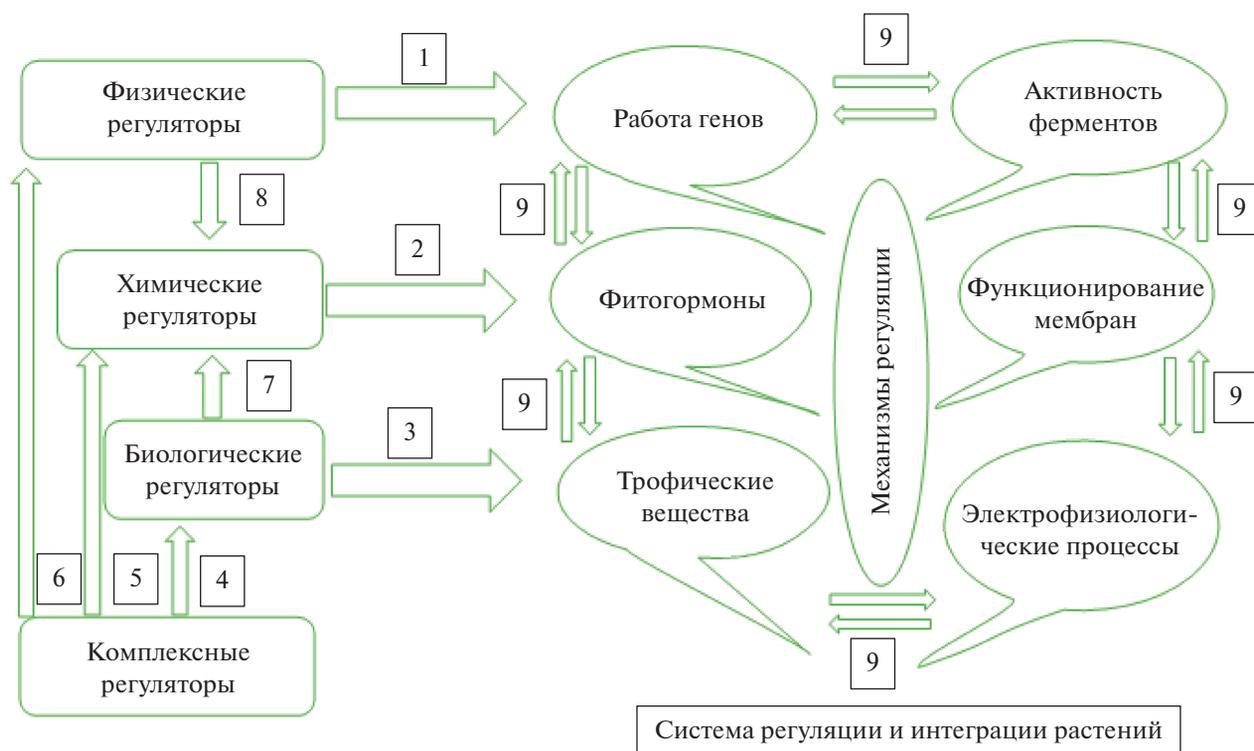


Рис. 2. Взаимодействие экзогенных регуляторов роста и развития растений с естественной системой регуляции и интеграции (обозначения в тексте).

болические изменения путем регулирования работы генетического аппарата, структуры и РНК, активности ферментов (рис. 2 (2)) запуская биохимические и молекулярно-генетические каскады реакций, приводящих к внутриклеточным изменениям (адаптации к стрессу, активации роста, запуску репликации ДНК и клеточного деления и т.д.), а также генерации межклеточных сигналов, что способствует межтканевой интеграции [11, 75, 148, 153–157]. Регуляторы физической природы также способны действовать 2-мя способами, напрямую вызывать раздражение растительных структур, например, фитохромов, мембранной проницаемости или статолитов (рис. 2 (1)), так и образовать определенные химические вещества, которые являются сигнальными молекулами (например АФК) (рис. 2 (8)) [83, 88, 89, 91, 92]. Биологические регуляторы действуют преимущественно через химический путь (рис. 2 (7)), т.е. создают вещества, например, фитогормоны, которые взаимодействуют с рецепторами растений [15, 17, 109]. Однако возможно прямое раздражение растительных рецепторов молекулами в составе организма, являющегося биологическим регулятором, что запускает ответные реакции (например, активацию иммунитета) (рис. 2 (3)) [158–160]. Биологические регуляторы также спо-

собны генерировать электрические сигналы, и таким образом оказывать влияние на растения через физические регуляторные пути [161]. Комплексные регуляторы ввиду своей сложной структуры способны воздействовать на растения всеми вышеупомянутыми способами (рис. 2 (4, 5, 6)). Независимо от метаболического пути, инициированного регулятором, растительная система регуляции и интеграции будет взаимодействовать между собой (рис. 2 (9)), что синхронизирует метаболизм в многоклеточном организме и способствует максимально эффективному ответу на действие раздражителя (в данном случае регулятора).

Большинство *PPP* действуют по пути запуска или ингибирования ростовых, онтогенетических или адаптационных процессов. Например, регулятор, являясь дополнительным раздражителем, напрямую или косвенно действует на рецептор, что усиливает возбуждение, тем самым запуская внутриклеточные взаимодействия, приводящие к изменению уровня экспрессии генов, и что в свою очередь меняет метаболические пути преимущественно за счет воздействия на ферментативную активность, и, с одной стороны, активировать адаптационные механизмы, а с другой стороны, может усиливать или ингибировать



Рис. 3. Схема запуска метаболических путей в растениях регулятором роста и развития.

репликацию ДНК, клеточное деление, что приводит к изменению роста и развития растений (рис. 3). Таким образом действуют фитогормоны и подобные вещества. Возможны и альтернативные пути действия *PPP*, например, регуляторы химической природы могут, минуя рецептор, проникать в клетку и вызывать изменения в работе генетического аппарата, ферментативной активности, структурно-функциональной организации мембран и пр., что в свою очередь приводит к изменению адапционных, онтогенетических и ростовых процессов.

Изменения регуляторных контуров, вызываемые *PPP* на клеточном и органо-тканевом уровнях, запускают изменение интеграционных процессов, что приводит к сдвигу осцилляций доминирующих центров вследствие изменения полярностей и канализированных связей (рис. 2) [162–167].

ПЕРСПЕКТИВЫ ПРИМЕНЕНИЯ РЕГУЛЯТОРОВ

Применение *PPP* в растениеводстве является одним из флагманов развития сельского хозяйства, благодаря им возможно увеличение продуктивного потенциала агроценозов, повышение урожайности, устойчивости, улучшение показателей качества и увеличение сроков хранения сельскохозяйственной продукции. Однако не стоит забывать, что обработка растений различными регуляторами изменяет их метаболические пути и взаимодействия с окружающей средой, соответственно для получения оптимальных результатов при применении регуляторов от специалиста потребуются не просто работа по готовым лекалам, инструкциям и протоколам, но в первую очередь – глубокое понимание физиологических, биохимических, молекулярно-генетических процессов, проходящих в растениях и среде его обитания. Безусловно, перспективы эффективного применения регуляторов в агропромышленном комплексе зависят от глубокого понимания механизмов их действия, взаимодействия с естественной регуляторной системой растений и с экологическими факторами. Таким образом, понимание перспектив применения регуляторов и расширение сферы их применения требует в первую очередь изучения механизмов действия регуляторов и, во-вторых, выяснения метаболических путей, запускаемых определенными регуляторами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Регуляторы роста и развития растений представлены широким перечнем различных компонентов биосферы, которые могут быть как абиотической природы, относится к физическим или химическим компонентам, так и биотической природы. Механизм действия регуляторов связан с изменением естественных регуляторных систем: ферментативной, генетической, мембранной, сигнальной (в т.ч. гормональной), трофической или электрофизиологической, что приводит к активации или ингибированию ростовых, онтогенетических или адапционных процессов. В практической деятельности наиболее распространенными являются комплексные регуляторы, получаемые на основе отходов АПК (растительного, животного, грибного происхождения или иного сырья), их механизм действия пока наиболее сложно объяснить и поэтому требует понимания их состава, в особенности компонентов, обладающих регуляторным действием.

Следует также отметить, что искусственное воздействие регуляторами на растения является серьезной процедурой, поэтому для получения ожидаемого положительного результата необходимо грамотное их применение. Также надо в обязательном порядке учитывать индивидуальные особенности растений, этап онтогенеза, наличие симбиотических связей и консорциев, условия обитания, обеспеченность элементами минерального и углеродного питания, наличие стрессоров и т.п. Без учета всего вышеперечисленного применение PPP не только не окажет должного влияния, но даже может навредить растениям, что скажется как на количестве, так и на качестве урожая.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Leivar P., Monte E.* PIFs: systems integrators in plant development // *Plant Cell*. 2014. V. 26. № 1. P. 56–78. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.120857>
2. *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action* / Ed. Davies P.J. Springer Science & Business Media, 2004. 750 p.
3. *Sparks E., Wachsmann G., Benfey P.N.* Spatiotemporal signalling in plant development // *Nat. Rev. Genet.* 2013. V.14. № 9. P. 631–644. <https://doi.org/10.1038/nrg3541>
4. *Went F.W.* Phytohormones: structure and physiological activity // *Arch. Biochem.* 1949. № 20 (1). P. 131–136.
5. *Яхин О.И., Лубянов А.А., Яхин И.А.* Современные представления о биостимуляторах // *Агрохимия*. 2014. № 7. С. 85–90.
6. *Яхин О.И., Лубянов А.А., Яхин И.А.* Классификация биостимуляторов // *Агрохимия*. 2018. № 3. С. 90–95. <https://doi.org/10.7868/S0002188118030122>
7. *Chambolle C.* Biostimulants: humus substances // *PHM Rev. Hortic.* 2005. V. 468. P. 21–23.
8. *Vespermann A., Kai M., Piechulla B.* Rhizobacterial volatiles affect the growth of fungi and *Arabidopsis thaliana* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2007 V. 73. № 17. P. 5639–5641. <https://doi.org/10.1128/AEM.01078-07>
9. *Dunkel M., Schmidt U., Struck S., Berger L., Gruening B., Hossbach J., Jaeger I.S., Effmert U., Piechulla B., Eriksson R., Knudsen J., Preissner R.* SuperScent – a database of flavors and scents // *Nucleic Acids Res.* 2009 V. 37. (Database issue): D291–4. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn695>
10. *Billard V., Etienne P., Jannin L., Garnica M., Cruz F., Garcia-Mina J.-M., Yvin J.-C., Ourry A.* Two biostimulants derived from algae or humic acid induce similar responses in the mineral content and gene expression of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) // *J. Plant Growth Regul.* 2014. V. 33. № 2. P. 305–316.
11. *Chen C., Twito S., Miller G.* New cross talk between ROS, ABA and auxin controlling seed maturation and germination unraveled in APX6 deficient *Arabidopsis* seeds // *Plant Signal Behav.* 2014. V. 9. № 12: e976489. <https://doi.org/10.4161/15592324.2014.976489>
12. *Lou Z., Sun Y., Bian S., Ali Baig S., Hu B., Xu X.* Nutrient conservation during spent mushroom compost application using spent mushroom substrate derived biochar // *Chemosphere*. 2017. № 169. P. 23–31. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.11.044>
13. *Bilbao-Sainz C., Chiou B.S., Williams T., Wood D., Du W.X., Sedej I., Ban Z., Rodov V., Poverenov E., Vinokur Y., McHugh T.* Vitamin D-fortified chitosan films from mushroom waste // *Carbohydr. Polym.* 2017. № 1 (167). P. 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2017.03.010>
14. *Mhamdi A., Van Breusegem F.* Reactive oxygen species in plant development // *Development*. 2018. V. 9. № 145 (15): dev164376. DOI: PMID: 30093413 <https://doi.org/10.1242/dev.164376>
15. *Ortiz-Castro R., Contreras-Cornejo H.A., Macías-Rodríguez L., López-Bucio J.* The role of microbial signals in plant growth and development // *Plant Signal Behav.* 2009 V. 4. № 8. P. 701–712. <https://doi.org/10.4161/psb.4.8.9047>
16. *Glick B.R.* Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications // *Scientifica (Cairo)*. 2012:963401. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>
17. *Vejan P., Abdullah R., Khadiran T., Ismail S., Nasrulhaq Boyce A.* Role of plant growth promoting *Rhizobacteria* in agricultural sustainability—A Review // *Molecules*. 2016. V. 21. № 5. P. 573. <https://doi.org/10.3390/molecules21050573>
18. *Yakhin O.I., Lubyantsev A.A., Yakhin I.A., Brown P.H.* Biostimulants in plant science: A Global perspective // *Front Plant Sci.* 2017. № 7. P. 2049. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02049>
19. *Jalal B., McNally R.J., Elias J.A., Potluri S., Ramachandran V.S.* Fake it till you make it! Contaminating Rubber Hands (“Multisensory Stimulation Therapy”) to treat obsessive–compulsive disorder // *Front Hum. Neurosci.* 2020. № 13. P. 414. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2019.00414>
20. *Jacome Burbano M.S., Gilson E.* The Power of stress: The Telo-hormesis hypothesis // *Cells*. 2021. V. 10. № 5. P. 1156. <https://doi.org/10.3390/cells10051156>
21. *Brown P., Saa S.* Biostimulants in agriculture // *Front Plant Sci.* 2015. № 6. P. 671. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00671>
22. *Rouphael Y., Colla G.* Editorial: biostimulants in agriculture // *Front Plant Sci.* 2020 № 11. P. 40. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00040>
23. *Nephali L., Piater L.A., Dubery I.A., Patterson V., Huyser J., Burgess K., Tugizimana F.* Biostimulants for plant growth and mitigation of abiotic stresses: A Metabolomics perspective // *Metabolites*. 2020. V. 10. № 12. P. 505. <https://doi.org/10.3390/metabo10120505>
24. *Hasanuzzaman M., Parvin K., Bardhan K., Nahar K., Anee T.I., Masud A.A.C., Fotopoulos V.* Biostimulants for the regulation of reactive oxygen species metabolism in plants under abiotic stress // *Cells*. 2021. V. 10. № 10.

- P. 2537.
<https://doi.org/10.3390/cells10102537>
25. Sun T., Zhang Y. MAP-kinase cascades in plant development and immune signaling // *EMBO Rep.* 2022. V. 23. № 2. e53817.
<https://doi.org/10.15252/embr.202153817>
 26. Reinert J. Phytohormones // *Dtsch. Med. Wochenschr.* 1960. № 5 (85). P. 234–236.
<https://doi.org/10.1055/s-0029-1209728>
 27. Zhao Y. Auxin biosynthesis and its role in plant development // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. № 61. P. 49–64.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112308>
 28. Korasick D.A., Enders T.A., Strader L.C. Auxin biosynthesis and storage forms // *J. Exp. Bot.* 2013. V. 64. № 9. P. 2541–2555.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ert080>
 29. Zi J., Mafu S., Peters R.J. To gibberellins and beyond! Surveying the evolution of (di)terpenoid metabolism // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2014. V. 65. P. 259–286.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035705>
 30. Dubois M., Van den Broeck L., Inzé D. The Pivotal role of ethylene in plant growth // *Trends Plant Sci.* 2018. V. 23. № 4. P. 311–323.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.01.003>
 31. Hönig M., Plíhalová L., Husičková A., Nisler J., Doležal K. Role of cytokinins in senescence, antioxidant defence and photosynthesis // *Inter. J. Mol. Sci.* 2018. V. 19. № 12. P. 4045.
<https://doi.org/10.3390/ijms19124045>
 32. Qin H., Huang R. Auxin controlled by ethylene steers root development // *Inter. J. Mol. Sci.* 2018. V. 19. № 11. P. 3656.
<https://doi.org/10.3390/ijms19113656>
 33. Skalický V., Kubeš M., Napier R., Novák O. Auxins and cytokinins—the role of subcellular organization on homeostasis // *Inter. J. Mol. Sci.* 2018. V. 19. № 10. P. 3115.
<https://doi.org/10.3390/ijms19103115>
 34. Sharma A., Zheng B. Molecular responses during plant grafting and its regulation by auxins, cytokinins, and gibberellins // *Biomolecules.* 2019. V. 9. № 9. P. 397.
<https://doi.org/10.3390/biom9090397>
 35. Bidon B., Kabbara S., Courdavault V., Glévarec G., Oudin A., Héricourt F., Carpin S., Spíchal L., Binder B.M., Cock J.M., Papon N. Cytokinin and ethylene cell signaling pathways from prokaryotes to eukaryotes // *Cells.* 2020. V. 9. № 11. P. 2526.
<https://doi.org/10.3390/cells9112526>
 36. Emenecker R.J., Strader L.C. Auxin-abscisic acid interactions in plant growth and development // *Biomolecules.* 2020. V. 10. № 2. P. 281.
<https://doi.org/10.3390/biom10020281>
 37. Martignago D., Siemiatkowska B., Lombardi A., Conti L. Abscisic acid and flowering regulation: Many targets, different places // *Inter. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21. № 24. P. 9700.
<https://doi.org/10.3390/ijms21249700>
 38. Terceros G.C., Resentini F., Cucinotta M., Manrique S., Colombo L., Mendes M.A. The Importance of cytokinins during reproductive development in *Arabidopsis* and Beyond // *Inter. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21. № 21. P. 8161.
<https://doi.org/10.3390/ijms21218161>
 39. Ludwig-Müller J. Auxins in the right space and time regulate pea fruit development // *J. Exp. Bot.* 2022. V. 73. № 12. P. 3831–3835.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erac237>
 40. Betsuyaku S., Sawa S., Yamada M. The Function of the CLE peptides in plant development and plant–microbe interactions // *Arabidopsis Book.* 2011. № 9. e0149.
<https://doi.org/10.1199/tab.0149>
 41. Штарк О.Ю., Шишова М.Ф., Повыдыш М.Н., Авдеева Г.С., Жуков В.А., Тихонович И.А. Стриголактоны – регуляторы симбиотрофии растений и микроорганизмов // *Физиология растений.* 2018. Т. 65. № 2. С. 83–100.
<https://doi.org/10.7868/S001533031802001X>
 42. Aliche E.B., Screpanti C., De Mesmaeker A., Munnik T., Bouwmeester H.J. Science and application of strigolactones // *New Phytol.* 2020. V. 227. № 4. P. 1001–1011.
<https://doi.org/10.1111/nph.16489>
 43. Janda T., Szalai G., Pál M. Salicylic acid signalling in plants // *Inter. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21. № 7. P. 2655.
<https://doi.org/10.3390/ijms21072655>
 44. Nolan T.M., Vukašinić N., Liu D., Russinova E., Yin Y. Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses // *Plant Cell.* 2020. V. 32. № 2. P. 295–318.
<https://doi.org/10.1105/tpc.19.00335>
 45. Li M., Yu G., Cao C., Liu P. Metabolism, signaling, and transport of jasmonates // *Plant Commun.* 2021. V. 2. № 5. P. 100231.
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100231>
 46. Yu X.J., Sun J., Zheng J.Y., Sun Y.Q., Wang Z. Metabolomics analysis reveals 6–benzylaminopurine as a stimulator for improving lipid and DHA accumulation of *Aurantiochytrium* sp // *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 2016. V. 91. № 4. P. 1199–1207.
<https://doi.org/10.1002/jctb.4869>
 47. Xu F., Fan Y., Miao F., Hu G.R., Sun J., Yang G., Li F.L. Naphthylacetic acid and tea polyphenol application promote biomass and lipid production of nervonic acid–producing microalgae // *Front Plant Sci.* 2018. № 9. P. 506.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00506>
 48. Hu C., Zhao H., Shi J., Li J., Nie X., Yang G. Effects of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on cucumber fruit development and metabolism // *Inter. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20. № 5. P. 1126.
<https://doi.org/10.3390/ijms20051126>
 49. Kaźmierczak A., Kunikowska A., Doniak M., Kornaś A. Mechanism of kinetin-induced death of *Vicia faba* ssp. minor root cortex cells // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. № 1. P. 23746.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-03103-3>
 50. Liu Z., Wang Y., Pu W., Zhu H., Liang J., Wu J., Hong L., Guan P., Hu J. 4-CPA (4-chlorophenoxyacetic acid) induces the formation and development of defective “Fenghou” (*Vitis vinifera* × *V. labrusca*) grape seeds // *Biomolecules.* 2021. V. 11. № 4. P. 515.
<https://doi.org/10.3390/biom11040515>

51. *Шерстнева О.Н., Сурова Л.М., Сеницына Ю.В., Агеева М.Н., Середнева Я.В., Воденев В.А., Сухов В.С.* Влияние фитогормонов и их аналогов на прорастание семян и морфометрические показатели проростков // Совр. пробл. науки и образ. 2015. № 6. С. 604.
52. *Kuznetsova O., Vlasenko E.* Effect of natural and synthetic phytohormones on growth and development of higher basidiomycetes // *Biotechnol. Acta.* 2020. Т. 13. № 5. С. 19–31.
53. *Erb M., Kliebenstein D.J.* Plant secondary metabolites as defenses, regulators, and primary metabolites: The Blurred functional trichotomy // *Plant Physiol.* 2020. V. 184. № 1. P. 39–52.
<https://doi.org/10.1104/pp.20.00433>
54. *Hoang B.X., Shaw D.G., Levine S., Hoang C., Pham P.* New approach in asthma treatment using excitatory modulator // *Phytother Res.* 2007. V. 21. № 6. P. 554–557.
<https://doi.org/10.1002/ptr.2107>
55. *Lee J., Jung J., Son S.H., Kim H.B., Noh Y.H., Min S.R., Park K.H., Kim D.S., Park S.U., Lee H.S., Kim C.Y., Kim H.S., Lee H.K., Kim H.* Profiling of the major phenolic compounds and their biosynthesis genes in *Sophora flavescens* Aiton // *Sci. World J.* 2018. № 1. P. 6218430.
<https://doi.org/10.1155/2018/6218430>
56. *Brown D.E., Rashotte A.M., Murphy A.S., Normanly J., Tague B.W., Peer W.A., Taiz L., Mudge G.K.* Flavonoids act as negative regulators of auxin transport in vivo in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2001. V. 126. № 2. P. 524–535.
<https://doi.org/10.1104/pp.126.2.524>
57. *Rasouli H., Farzaei M.H., Mansouri K., Mohammadzadeh S., Khodarahmi R.* Plant cell cancer: May natural phenolic compounds prevent onset and development of plant cell malignancy? A Literature review // *Molecules.* 2016. V. 21. № 9. P. 1104.
<https://doi.org/10.3390/molecules21091104>
58. *Malinovsky F.G., Thomsen M.F., Nintemann S.J., Jagd L.M., Bourguin B., Burrow M., Kliebenstein D.J.* An evolutionarily young defense metabolite influences the root growth of plants via the ancient TOR signaling pathway // *Elife.* 2017. № 6. e29353.
<https://doi.org/10.7554/eLife.29353>
59. *Salehin M., Li B., Tang M., Katz E., Song L., Ecker J.R., Kliebenstein D.J., Estelle M.* Auxin-sensitive Aux/IAA proteins mediate drought tolerance in *Arabidopsis* by regulating glucosinolate levels // *Nat. Commun.* 2019. V. 10. № 1. P. 4021.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-12002-1>
60. *Kliebenstein D.J., Lambrix V.M., Reichelt M., Gershenzon J., Mitchell-Olds T.* Gene duplication in the diversification of secondary metabolites: tandem 2-oxoglutarate-dependent dioxygenases control glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* 2001. V. 13. № 3. P. 681–693.
<https://doi.org/10.1105/tpc.13.3.681>
61. *Atwell S., Huang Y.S., Vilhjálmsson B.J., Willems G., Horton M., Li Y., Meng D., Platt A., Tarone A.M., Hu T.T., Jiang R., Mulyati N.W., Zhang X., Amer M.A., Baxter I., Brachi B., Chory J., Dean C., Debieu M., de Meaux J., Ecker J.R., Faure N., Kniskern J.M., Jones J.D., Michael T., Nemri A., Roux F., Salt D.E., Tang C., Todesco M., Traw M.B., Weigel D., Marjoram P., Borevitz J.O., Bergelson J., Nordborg M.* Genome-wide association study of 107 phenotypes in *Arabidopsis thaliana* inbred lines // *Nature.* 2010. V. 465 (7298). P. 627–631.
<https://doi.org/10.1038/nature08800>
62. *Kemen A.C., Honkanen S., Melton R.E., Findlay K.C., Mugford S.T., Hayashi K., Haralampidis K., Rosser S.J., Osbourn A.* Investigation of triterpene synthesis and regulation in oats reveals a role for β -amyryn in determining root epidermal cell patterning // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2014. V. 111. № 23. P. 8679–8684.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1401553111>
63. *Verma V., Ravindran P., Kumar P.P.* Plant hormone-mediated regulation of stress responses // *BMC Plant Biol.* 2016. № 14. P. 86.
<https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
64. *Ullah A., Manghwar H., Shaban M., Khan A.H., Akbar A., Ali U., Ali E., Fahad S.* Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: a coping strategy // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2018. V. 25. № 33. P. 33103–33118.
<https://doi.org/10.1007/s11356-018-3364>
65. *Ciura J., Kruk J.* Phytohormones as targets for improving plant productivity and stress tolerance // *J. Plant Physiol.* 2018. № 229. P. 32–40.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.06.013>
66. *Kopittke P.M.* Role of phytohormones in aluminium rhizotoxicity // *Plant Cell Environ.* 2016. V. 39. № 10. P. 2319–2328.
<https://doi.org/10.1111/pce.12786>
67. *Collum T.D., Culver J.N.* The impact of phytohormones on virus infection and disease // *Curr. Opin. Virol.* 2016. № 17. P. 25–31.
<https://doi.org/10.1016/j.coviro.2015.11.003>
68. *Ling T.F., Xuan W., Fan Y.R., Sun Y.G., Xu S., Huang B.K., Huang S.R., Shen W.B.* The effect of exogenous glucose, fructose and NO donor sodium nitroprusside (SNP) on rice seed germination under salt stress // *Zhi Wu Sheng Li Yu Fen Zi Sheng Wu Xue Xue Bao.* 2005. V. 31. № 2. P. 205–212.
69. *Yuan K., Wysocka-Diller J.* Phytohormone signalling pathways interact with sugars during seed germination and seedling development // *J. Exp. Bot.* 2006. V. 57. № 12. P. 3359–3367.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erl096>
70. *Zhu G., Ye N., Zhang J.* Glucose-induced delay of seed germination in rice is mediated by the suppression of ABA catabolism rather than an enhancement of ABA biosynthesis // *Plant Cell Physiol.* 2009. V. 50. № 3. P. 644–651.
<https://doi.org/10.1093/pcp/pcp022>
71. *Zhao Y., Yang K.J., Li Z.T., Zhao C.J., Xu J.Y., Hu X., Shi X.X., Ma L.F.* Alleviation of salt stress during maize seed germination by presoaking with exogenous sugar // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao.* 2015. V. 26. № 9. P. 2735–2742.
72. *Sami F., Yusuf M., Faizan M., Faraz A., Hayat S.* Role of sugars under abiotic stress // *Plant Physiol. Biochem.* 2016. V. 109. P. 54–61.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.09.005>

73. To J.P., Reiter W.D., Gibson S.I. Mobilization of seed storage lipid by *Arabidopsis* seedlings is retarded in the presence of exogenous sugars // BMC Plant Biol. 2002. V. 2. P. 4. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-2-4>
74. Li R., He J., Xie H., Wang W., Bose S.K., Sun Y., Hu J., Yin H. Effects of chitosan nanoparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Inter. J. Biol. Macromol. 2019. V. 126. P. 91–100. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118>
75. Lopez-Moya F., Escudero N., Zavala-Gonzalez E.A., Esteve-Bruna D., Blázquez M.A., Alabadí D., Lopez-Llorca L.V. Induction of auxin biosynthesis and WOX5 repression mediate changes in root development in *Arabidopsis* exposed to chitosan // Sci. Rep. 2017. V. 7. № 1. P. 16813. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16874-5>
76. Sanchez S.E., Cagnola J.I., Crepy M., Yanovsky M.J., Casal J.J. Balancing forces in the photoperiodic control of flowering // Photochem. Photobiol. Sci. 2011. V. 10. № 4. P. 451–460. <https://doi.org/10.1039/c0pp00252f>
77. Орлов Б.Н., Авзалов Р.Х., Гуцин П.Я., Чурмасов А.В., Казаков А.В. Биоритмы и электромагнитные колебания. М.: Капитал Принт, 2011. 320 с.
78. Chew Y.H., Wilczek A.M., Williams M., Welch S.M., Schmitt J., Halliday K.J. An augmented *Arabidopsis* phenology model reveals seasonal temperature control of flowering time // New Phytol. 2012. V. 194. № 3. P. 654–665. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04069.x>
79. Maffei M.E. Magnetic field effects on plant growth, development, and evolution // Front Plant Sci. 2014. V. 5. P. 445. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00445>
80. Kong S.G., Okajima K. Diverse photoreceptors and light responses in plants // J. Plant Res. 2016. V. 129. № 2. P. 111–114. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0792-5>
81. Carvalho R.F., Campos M.L., Azevedo R.A. The role of phytochrome in stress tolerance // J. Integr. Plant Biol. 2011. V. 53. № 12. P. 920–929. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2011.01081.x>
82. Kreslavski V.D., Kosobryukhov A.A., Schmitt F.J., Semenova G.A., Shirshikova G.N., Khudyakova A.Y., Al-lakhverdiev S.I. Photochemical activity and the structure of chloroplasts in *Arabidopsis thaliana* L. mutants deficient in phytochrome A and B // Protoplasma. 2017. V. 254. № 3. P. 1283–1293. <https://doi.org/10.1007/s00709-016-1020-9>
83. Inagaki N., Kinoshita K., Kagawa T., Tanaka A., Ueno O., Shimada H., Takano M. Phytochrome B mediates the regulation of chlorophyll biosynthesis through transcriptional regulation of ChlH and GUN4 in rice seedlings // PLoS One. 2015. V. 10. № 8. e0135408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135408>
84. Kami C., Lorrain S., Hornitschek P., Fankhauser C. Light-regulated plant growth and development // Curr. Top. Dev. Biol. 2010. № 91. P. 29–66. [https://doi.org/10.1016/S0070-2153\(10\)91002-8](https://doi.org/10.1016/S0070-2153(10)91002-8)
85. Zhang H., Lin C., Gu L. Light regulation of alternative pre-mRNA splicing in plants // Photochem. Photobiol. 2017. V. 93. № 1. P. 159–165. <https://doi.org/10.1111/php.12680>
86. Xu C., Zhang Y., Yu Y., Li Y., Wei S. Suppression of *Arabidopsis* flowering by near-null magnetic field is mediated by auxin // Bioelectromagnetics. 2018. V. 39. № 1. P. 15–24. <https://doi.org/10.1002/bem.22086>
87. Morales A., Yin X., Harbinson J., Driever S.M., Moleenaar J., Kramer D.M., Struik P.C. In Silico analysis of the regulation of the photosynthetic electron transport chain in C-3 plants // Plant Physiol. 2018. V. 176. № 2. P. 1247–1261. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00779>
88. Wei H., Kong D., Yang J., Wang H. Light regulation of stomatal development and patterning: shifting the paradigm from *Arabidopsis* to grasses // Plant Commun. 2020. V. 1(2). P. 100030. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2020.100030>
89. Xiang S., Wu S., Jing Y., Chen L., Yu D. Phytochrome B regulates jasmonic acid-mediated defense response against *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis* // Plant Divers. 2021. V. 44. № 1. P. 109–115. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.01.007>
90. Ковальова О.В. Вплив електромагнітних полів і випромінювань на біооб'єкти (літературний огляд) // Актуальні питання біології, екології та хімії. 2020. Т. 1. № 1. С. 64–85.
91. Ikeda S., Ukai K., Murase H., Fukuda H. Effect of magnetic field for the circadian oscillation in plant root // IFAC Proceed. V. 2013. V. 46. № 4. P. 209–210.
92. Pazur A., Rassadina V. Transient effect of weak electromagnetic fields on calcium ion concentration in *Arabidopsis thaliana* // BMC Plant Biol. 2009. № 9 P. 47. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-47>
93. Tafforeau M., Verdus M.C., Norris V., White G.J., Cole M., Demarty M., Thellier M., Ripoll C. Plant sensitivity to low intensity 105 GHz electromagnetic radiation // Bioelectromagnetics. 2004. V. 25. № 6. P. 403–407. <https://doi.org/10.1002/bem.10205>
94. Agliassa C., Narayana R., Berteau C.M., Rodgers C.T., Maffei M.E. Reduction of the geomagnetic field delays *Arabidopsis thaliana* flowering time through downregulation of flowering-related genes // Bioelectromagnetics. 2018. V. 39. № 5. P. 361–374. <https://doi.org/10.1002/bem.22123>
95. Синуцына Ю.В., Середнева Я.В., Кальясова Е.А., Веселов А.П. Влияние комбинированного действия низкочастотного переменного магнитного поля и гипертермии на уровень гидропероксидов и ростовые реакции растений гороха // Изв. Уфим. НЦ РАН. 2018. № 3–5. С. 30–35.
96. Половинкина Е.О., Кальясова Е.А., Синуцына Ю.В., Веселов А.П. Изменение уровня перекисного окисления липидов и активности компонентов антиоксидантного комплекса в хлоропластах гороха при воздействии слабых импульсных магнитных полей // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 6. С. 930–934.
97. Galindo F.G., Vernier P.T., Dejmek P., Vicente A., Gundersen M.A. Pulsed electric field reduces the permeability of potato cell wall // Bioelectromagnetics. 2008.

- V. 29. № 4. P. 296–301.
<https://doi.org/10.1002/bem.20394>
98. Ding J., Johnson J., Chu Y. F., Feng H. Enhancement of γ -aminobutyric acid, avenanthramides, and other health-promoting metabolites in germinating oats (*Avena sativa* L.) treated with and without power ultrasound // Food Chem. 2019. V. 283. P. 239–247.
<https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2018.12.136>
 99. Miano A.C., Sabadoti V.D., Augusto P.E.D. combining ionizing irradiation and ultrasound technologies: effect on beans hydration and germination // J. Food Sci. 2019. V. 84. № 11. P. 3179–3185.
<https://doi.org/10.1111/1750-3841.14819>
 100. Bao G., Zhou Q., Li S., Ashraf U., Huang S., Miao A., Cheng Z., Wan X., Zheng Y. Transcriptome Analysis revealed the mechanisms involved in ultrasonic seed treatment-induced aluminum tolerance in peanut // Front Plant Sci. 2022. № 12. P. 807021.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.807021>
 101. Okada K., Kudo N., Hassan M.A., Kondo T., Yamamoto K. Threshold curves obtained under various gaseous conditions for free radical generation by burst ultrasound – Effects of dissolved gas, microbubbles and gas transport from the air // Ultras. Sonochem. 2009. V. 16. № 4. P. 512–518.
<https://doi.org/10.1016/j.ultsonch.2008.11.010>
 102. Gebicka L., Gebicki J.L. The effect of ultrasound on heme enzymes in aqueous solution // J. Enzyme Inhib. 1997. V. 12. № 2. P. 133–141.
<https://doi.org/10.3109/14756369709035814>
 103. Maresca D., Lakshmanan A., Abedi M., Bar-Zion A., Farhadi A., Lu G.J., Szablowski J.O., Wu D., Yoo S., Shapiro M.G. Biomolecular ultrasound and sonogenetics // Annu. Rev. Chem. Biomol. Eng. 2018. V. 9. P. 229–252.
 104. Ogawa R., Watanabe A., Morii A. Ultrasound up-regulates expression of heme oxygenase-1 gene in endothelial cells // J. Med. Ultrason. 2015. V. 42. № 4. P. 467–475.
<https://doi.org/10.1007/s10396-015-0635-3>
 105. Hidvégi N., Gulyás A., Dobránszki J. Ultrasound, as a hypomethylating agent, remodels DNA methylation and alters mRNA transcription in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings // Physiol. Plant. 2022. V. 174. № 5. e13777.
 106. Jiang Z., Yao K., Yuan X., Mu Z., Gao Z., Hou J., Jiang L. Effects of ultrasound treatment on physicochemical, functional properties and antioxidant activity of whey protein isolate in the presence of calcium lactate // J. Sci. Food Agric. 2018. V. 98. № 4. P. 1522–1529.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.8623>
 107. Trakselyte-Rupsiene K., Juodeikiene G., Cernauskas D., Bartkiene E., Klupsaite D., Zadeike D., Bendoraitiene J., Damasius J., Ignatavicius J., Sikorskaite-Gudziuniene S. Integration of ultrasound into the development of plant-based protein hydrolysate and its biostimulatory effect for growth of wheat grain seedlings *in vivo* // Plants (Basel). 2021. V. 10. № 7. P. 1319.
<https://doi.org/10.3390/plants10071319>
 108. Armada E., Portela G., Roldan A., Azcon R. Combined use of beneficial soil microorganism and agrowaste residue to cope with plant water limitation under semi-arid conditions // Geoderma. 2014. № 232. P. 640–648.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.06.025>
 109. Cantabella D., Dolcet-Sanjuan R., Teixidó N. Using plant growth-promoting microorganisms (PGPMs) to improve plant development under *in vitro* culture conditions // Planta. 2022. V. 255. № 6. P. 117.
<https://doi.org/10.1007/s00425-022-03897-0>
 110. Nakkeeran S., Fernando W.G.D., Siddiqui Z.A. Plant growth promoting rhizobacteria formulations and its scope in commercialization for the management of pests and diseases // PGPR: Biocontrol and Biofertilization / Ed. Siddiqui Z.A. The Netherlands, Dordrecht: Springer, 2005. P. 257–296.
 111. Porcel R., Zamarréño Á.M., García-Mina J.M., Aroca R. Involvement of plant endogenous ABA in *Bacillus megaterium* PGPR activity in tomato plants // BMC Plant Biol. 2014. № 14. P. 36.
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-36>
 112. Flores-Félix J.D., Silva L.R., Rivera L.P., Marcos-García M., García-Fraile P., Martínez-Molina E., Mateos P.F., Velázquez E., Andrade P., Rivas R. Plants probiotics as a tool to produce highly functional fruits: the case of phyllobacterium and vitamin C in strawberries // PLoS One. 2015. V. 10. № 4. e0122281.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122281>
 113. Ryu C.M., Farag M.A., Hu C.H., Reddy M.S., Wei H.X., Paré P.W., Kloepper J.W. Bacterial volatiles promote growth in *Arabidopsis* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. № 8. P. 4927–4932.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0730845100>
 114. Kanchiswamy C.N., Malnoy M., Maffei M.E. Chemical diversity of microbial volatiles and their potential for plant growth and productivity // Front Plant Sci. 2015. № 6. P. 151.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00151>
 115. Kumar H., Bajpai V.K., Dubey R.C. Wilt disease management and enhancement of growth and yield of *Cajanus cajan* (L.) var. Manak by bacterial combinations amended with chemical fertilizer // Crop Protect. 2010. № 29. P. 591–598.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.01.002>
 116. Choudhary D.K., Sharma K.P., Gaur R.K. Biotechnological perspectives of microbes in agro-ecosystems // Biotechnol. Lett. 2011. V. 33. № 10. P. 1905–1910.
<https://doi.org/10.1007/s10529-011-0662-0>
 117. Ahmad M., Zahir Z.A., Khalid M. Efficacy of *Rhizobium* and *Pseudomonas* strains to improve physiology, ionic balance and quality of mung bean under salt-affected conditions on farmer's fields // Plant Physiol. Biochem. 2013. № 63. P. 170–176.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.024>
 118. Brown P., Saa S. Biostimulants in agriculture // Front Plant Sci. 2015. № 6. P. 671.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00671>
 119. Яхин О.И., Лубянов А.А., Яхин И.Ф. Физиологическая активность биостимуляторов и эффективность их применения // Агрохимия. 2016. № 6. С. 72–94.
 120. Basak A. Biostimulators-definitions, classification and legislation // Monographs Series: Biostimulators in

- Modern Agriculture. General Aspects. Warsaw: Wiesz Jutra, 2008. С. 7–17.
121. Bulgari R., Cocetta G., Trivellini A., Vernieri P., Ferrante A. Biostimulants and crop responses: a review // Biol. Agric. Hort. 2015. № 31. P. 1–17. <https://doi.org/10.1080/01448765.2014.964649>
 122. Белопухов С.Л., Дмитриевская И.И., Гришина Е.А. Физико-химические свойства органо-минерального комплекса из растительных остатков льняной костры // Агрохимия. 2016. № 6. С. 20–28.
 123. Титова В.И., Варламова Л.Д., Гейгер Е.Ю., Короленко И.Д. Оценка фитотоксичности порошка яичной скорлупы по ее влиянию на посевные качества семян различных сельскохозяйственных культур / Вестн. Рязан. ГАТУ им. П.А. Костычева. 2017. № 1. С. 47–53.
 124. González-González M.F., Ocampo-Alvarez H., Santacruz-Ruvalcaba F., Sánchez-Hernández C.V., Casarrubias-Castillo K., Becerril-Espinosa A., Castañeda-Nava J.J., Hernández-Herrera R.M. Physiological, ecological, and biochemical implications in tomato plants of two plant biostimulants: Arbuscular mycorrhizal fungi and seaweed extract // Front Plant Sci. 2020. № 11. P. 999. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00999>
 125. Torres N., Yu R., Kurtural S.K. Inoculation with mycorrhizal fungi and irrigation management shape the bacterial and fungal communities and networks in vineyard soils // Microorganisms. 2021. V. 9. № 6. P. 1273. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9061273>
 126. Saia S., Corrado G., Vitaglione P., Colla G., Bonini P., Giordano M., Stasio E.D., Raimondi G., Sacchi R., Rouphael Y. An Endophytic fungi-based biostimulant modulates volatile and non-volatile secondary metabolites and yield of greenhouse Basil (*Ocimum basilicum* L.) through variable mechanisms dependent on salinity stress level // Pathogens. 2021. V. 10. № 7. P. 797. <https://doi.org/10.3390/pathogens10070797>
 127. Chen H., Mao L., Zhao N., Xia C., Liu J., Kubicek C.P., Wu W., Xu S., Zhang C. Verification of *TRI3* acetylation of trichodermol to trichodermin in the plant endophyte *Trichoderma taxi* // Front Microbiol. 2021. № 12. P. 731425. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.731425>
 128. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 294 с.
 129. Namdeo A.G. Plant cell elicitation for production of secondary metabolites: a review // Pharmacogn. Rev. 2007. V. 1. № 1. P. 69–79.
 130. Лукаткин А.С., Семенова А.С., Лукаткин А.А. Влияние регуляторов роста на проявление токсического действия гербицидов на растения // Агрохимия. 2016. № 1. С. 73–95.
 131. Dias M.I., Sousa M.J., Alves R.C., Ferreira I.C.F.R. Exploring plant tissue culture to improve the production of phenolic compounds: a review // Ind. Crop. Prod. 2016. V. 82. P. 9–22.
 132. Luziatelli F., Ficca A.G., Colla G., Baldassarre Švecová E., Ruzzi M. Foliar application of vegetal-derived bioactive compounds stimulates the growth of beneficial bacteria and enhances microbiome biodiversity in lettuce // Front Plant Sci. 2019. № 10. P. 60. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00060>
 133. Moretti B., Bertora C., Grignani C., Lerda C., Celi L., Sacco D. Conversion from mineral fertilisation to MSW compost use: Nitrogen fertiliser value in continuous maize and test on crop rotation // Sci. Total. Environ. 2020. V. 705. P. 135308. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135308>
 134. Lim S.L., Wu T.Y., Lim P.N., Shak K.P. The use of vermicompost in organic farming: overview, effects on soil and economics // J. Sci. Food Agric. 2015. V. 95. № 6. P. 1143–1156. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6849>
 135. Liu Z., Rong Q., Zhou W., Liang G. Effects of inorganic and organic amendment on soil chemical properties, enzyme activities, microbial community and soil quality in yellow clayey soil // PLoS One. 2017. V. 12. № 3. e0172767. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172767>
 136. Hou M.M., Lü F.L., Zhang H.T., Zhou Y.T., Lu G.Y., Ayaz M., Li Q.H., Yang X.Y., Zhang S.L. Effect of organic manure substitution of synthetic nitrogen on crop yield and N₂O emission in the winter wheat-summer maize rotation system // Huan Jing Ke Xue. 2018. V. 39. № 1. P. 321–330. <https://doi.org/10.13227/j.hjcx.201707010>
 137. Murrell E.G., Cullen E.M. Conventional and organic soil fertility management practices affect corn plant nutrition and *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) larval performance // Environ. Entomol. 2014. Oct. 43 (5). P. 1264–1274. <https://doi.org/10.1603/EN14008>
 138. Yang S., Xiao Y.N., Xu J. Organic fertilizer application increases the soil respiration and net ecosystem carbon dioxide absorption of paddy fields under water-saving irrigation // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2018. V. 25. № 10. P. 9958–9968. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-1285-y>
 139. Ugena L., Hýlová A., Podlešáková K., Humplík J.F., Doležal K., Diego N., Spíchal L. Characterization of biostimulant mode of action using novel multi-trait high-throughput screening of *Arabidopsis* germination and rosette growth // Front Plant Sci. 2018. № 9. P. 1327. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01327>
 140. Masondo N.A., Kulkarni M.G., Finnie J.F., Van Staden J. Influence of biostimulants-seed-priming on *Ceratostroma triloba* germination and seedling growth under low temperatures, low osmotic potential and salinity stress // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2018. № 147. P. 43–48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.08.017>
 141. Campobenedetto C., Grange E., Mannino G., van Arkel J., Beekwilder J., Karlova R., Garabello C., Contartese V., Berteza C.M. A Biostimulant seed treatment improved heat stress tolerance during cucumber seed germination by acting on the antioxidant system and glyoxylate cycle // Front Plant Sci. 2020. № 11. P. 836. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00836>
 142. Yook J.S., Kim M., Pichiah P.B., Jung S.J., Chae S.W., Cha Y.S. The Antioxidant properties and inhibitory effects on HepG2 cells of chicory cultivated using three different kinds of fertilizers in the absence and pres-

- ence of pesticides // *Molecules*. 2015. V. 20. № 7. P. 12061–12075.
<https://doi.org/10.3390/molecules200712061>
143. *Pereira C., Dias M.I., Petropoulos S.A., Plexida S., Chrysargyris A., Tzortzakakis N., Calhelha R.C., Ivanov M., Stojković D., Soković M., Barros L., Ferreira I.* The Effects of biostimulants, biofertilizers and water-stress on nutritional value and chemical composition of two spinach genotypes (*Spinacia oleracea* L.) // *Molecules*. 2019. V. 24. № 24. P. 4494.
<https://doi.org/10.3390/molecules24244494>
 144. *Monda H., Cozzolino V., Vinci G., Spaccini R., Piccolo A.* Molecular characteristics of water-extractable organic matter from different composted biomasses and their effects on seed germination and early growth of maize // *Sci. Total Environ*. 2017. V. 590–591. P. 40–49.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.026>
 145. *Iwamura H., Nishimura K., Fujita T.* Quantitative structure-activity relationships of insecticides and plant growth regulators: comparative studies toward understanding the molecular mechanism of action // *Environ. Health Perspect*. 1985. № 61. P. 307–320.
<https://doi.org/10.1289/ehp.8561307>
 146. *Moffett A.S., Bender K.W., Huber S.C., Shukla D.* Allosteric control of a plant receptor kinase through S-glutathionylation // *Biophys. J*. 2017. V. 113. № 11. P. 2354–2363.
<https://doi.org/10.1016/j.bpj.2017.08.059>
 147. *Shumilina J., Kusnetsova A., Tsarev A., Janse van Rensburg H.C., Medvedev S., Demidchik V., Van den Ende W., Frolov A.* Glycation of plant proteins: Regulatory roles and interplay with sugar signalling? // *Inter. J. Mol. Sci*. 2019. V. 20. № 9. P. 2366.
<https://doi.org/10.3390/ijms20092366>
 148. *Zhang H., Liu Y., Wen F., Yao D., Wang L., Guo J., Ni L., Zhang A., Tan M., Jiang M.* A Novel rice C₂H₂-type zinc finger protein, ZFP36, is a key player involved in abscisic acid-induced antioxidant defence and oxidative stress tolerance in rice // *J. Exp. Bot*. 2014. V. 65. № 20. P. 5795–5809.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru313>
 149. *Baldoni E., Genga A., Cominelli E.* Plant MYB transcription factors: Their role in drought response mechanisms // *Inter. J. Mol. Sci*. 2015. V. 6. № 7. P. 15811–15851.
<https://doi.org/10.3390/ijms160715811>
 150. *Vodeneev V., Akinchits E., Sukhov V.* Variation potential in higher plants: Mechanisms of generation and propagation // *Plant Signal Behav*. 2015. V. 10. № 9. e1057365.
 151. *Sarwar R., Li L., Yu J., Zhang Y., Geng R., Meng Q., Zhu K., Tan X.L.* Functional characterization of the cystine-rich-receptor-like kinases (CRKs) and their expression response to *Sclerotinia sclerotiorum* and abiotic stresses in *Brassica napus* // *Inter. J. Mol. Sci*. 2022. V. 24. № 1. P. 511.
<https://doi.org/10.3390/ijms24010511>
 152. *Hasanuzzaman M., Alhathloul H.A.S., Parvin K., Bhuyan M.H.M.B., Tanveer M., Mohsin S.M., Nahar K., Soliman M.H., Mahmud J.A., Fujita M.* Polyamine action under metal/metalloid stress: Regulation of biosynthesis, metabolism, and molecular interactions // *Inter. J. Mol. Sci*. 2019. V. 20. № 13. P. 3215.
<https://doi.org/10.3390/ijms20133215>
 153. *Zhang X., Ervin E.H.* Cytokinin-containing seaweed and humic acid extracts associated with creeping bentgrass leaf cytokinins and drought resistance // *Crop Sci*. 2004. V. 44. № 5. P. 1737–1745.
 154. *Kiyosaki T., Matsumoto I., Asakura T., Funaki J., Kuroda M., Misaka T., Arai S., Abe K.* Gliadain, a gibberellin-inducible cysteine proteinase occurring in germinating seeds of wheat, *Triticum aestivum* L., specifically digests gliadin and is regulated by intrinsic cystatins // *FEBS J*. 2007. V. 274. № 8. P. 1908–1917.
<https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2007.05749.x>
 155. *Wang L., Ruan Y.L.* Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling // *Front Plant Sci*. 2013. № 4. P. 163.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00163>
 156. *Vieira B.C., Bicalho E.M., Munné-Bosch S., Garcia Q.S.* Abscisic acid regulates seed germination of *Vellozia* species in response to temperature // *Plant Biol (Stuttg)*. 2017. V. 19. № 2. P. 211–216.
<https://doi.org/10.1111/plb.12515>
 157. *Shuai H., Meng Y., Luo X., Chen F., Zhou W., Dai Y., Qi Y., Du J., Yang F., Liu J., Yang W., Shu K.* Exogenous auxin represses soybean seed germination through decreasing the gibberellin/abscisic acid (GA/ABA) ratio // *Sci. Rep*. 2017. V. 7. № 1. P. 12620.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-13093-w>
 158. *Erbs G., Newman M.A.* The role of lipopolysaccharide and peptidoglycan, two glycosylated bacterial microbe-associated molecular patterns (MAMPs), in plant innate immunity // *Mol. Plant Pathol*. 2012. V. 13. № 1. P. 95–104.
<https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00730.x>
 159. *Tanaka K., Nguyen C.T., Liang Y., Cao Y., Stacey G.* Role of LysM receptors in chitin-triggered plant innate immunity // *Plant Signal Behav*. 2013. V. 8. № 1. e22598.
<https://doi.org/10.4161/psb.22598>
 160. *Trdá L., Boutrot F., Claverie J., Brulé D., Dorey S., Poinssot B.* Perception of pathogenic or beneficial bacteria and their evasion of host immunity: pattern recognition receptors in the frontline // *Front Plant Sci*. 2015. № 6. P. 219.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00219>
 161. *Martínez-Corral R., Liu J., Prindle A., Süel G.M., Garcia-Ojalvo J.* Metabolic basis of brain-like electrical signalling in bacterial communities // *Philos. Trans R. Soc. Lond. B. Biol. Sci*. 2019. V. 374. № 1774. P. 20180382.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0382>
 162. *Nohales M.A., Kay S.A.* Molecular mechanisms at the core of the plant circadian oscillator // *Nat. Struct. Mol. Biol*. 2016. V. 23. № 12. P. 1061–1069.
<https://doi.org/10.1038/nsmb.3327>
 163. *Andres J., Blomeier T., Zurbriggen M.D.* Synthetic switches and regulatory circuits in plants // *Plant Physiol*. 2019. V. 179. № 3. P. 862–884.
<https://doi.org/10.1104/pp.18.01362>
 164. *Du S., Chen L., Ge L., Huang W.* A Novel loop: Mutual regulation between epigenetic modification and the

- circadian clock // *Front Plant Sci.* 2019. № 10. P. 22. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00022>
165. McClung C.R. The Plant circadian oscillator // *Biology (Basel)*. 2019. V. 8. № 1. P. 14. <https://doi.org/10.3390/biology8010014>
166. Webb A.A.R., Seki M., Satake A., Caldana C. Continuous dynamic adjustment of the plant circadian oscillator // *Nat. Commun.* 2019. V. 10. № 1. P. 550. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08398-5>
167. Perianez-Rodriguez J., Rodriguez M., Marconi M., Bustillo-Avenidaño E., Wachsmann G., Sanchez-Corrienero A., De Gernier H., Cabrera J., Perez-Garcia P., Gude I., Saez A., Serrano-Ron L., Beeckman T., Benfey P.N., Rodríguez-Patón A., Del Pozo J.C., Wabnik K., Moreno-Risueno M.A. An auxin-regulable oscillatory circuit drives the root clock in *Arabidopsis* // *Sci. Adv.* 2021. V. 7. № 1. eabd4722. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd4722>
168. Stephani M., Picchianti L., Gajic A., Beveridge R., Skarwan E., Sanchez de Medina Hernandez V., Mohseni A., Clavel M., Zeng Y., Naumann C., Matuszkiewicz M., Turco E., Loeffke C., Li B., Dürnberger G., Schutzbieter M., Chen H.T., Abdrakhmanov A., Savova A., Chia K.S., Djamei A., Schaffner I., Abel S., Jiang L., Mechtler K., Ikeda F., Martens S., Clausen T., Dagdas Y. A cross-kingdom conserved ER-phagy receptor maintains endoplasmic reticulum homeostasis during stress // *Elife*. 2020. № 9. e58396. <https://doi.org/10.7554/eLife.58396>

Plant Growth and Development Regulators: Classification, Nature and Mechanism of Action

S. S. Tarasov^{a,#}, E. V. Mikhalev^a, A. I. Rechkin^a, and E. K. Krutova^a

^a*Nizhny Novgorod State Agricultural Academy
prosp. Gagarina 97, Nizhny Novgorod 603022, Russia*

[#]*E-mail: tarasov_ss@mail.ru*

Questions of the nature and mechanism of action of plant growth and development regulators (hereinafter referred to as regulators) are considered. It is proposed to use the classification of regulators depending on their original nature. Four groups of regulators are distinguished: pure chemicals, physical, biological and complex regulators. Attention is paid to the mechanisms of the relationship of artificial regulators with the natural system of regulation and integration of plants.

Keywords: plant growth and development regulators, bioregulators, biofertilizers, organic fertilizers, plant regulation and integration system, phytohormones, cell signaling systems.