

Effect of Exogenous Abscisic Acid on Seed Germination and Growth of Winter Wheat Seedlings Under Zinc Stress

V.A. Vasyuk, L.V. Voytenko, M.M. Shcherbatiuk, I.V. Kosakivska

M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska str., 01601, Kyiv-1, Ukraine

*E-Mail: vasyuk@ukr.net

Received May 13, 2019

Among heavy metals, zinc is essential for plant growth and development. It plays an important role in metabolism, is critical for the action of Zn-dependent enzymes involved in physiological processes. However, at elevated concentrations, like other heavy metals, it negatively affects the plant metabolism. In this work, we investigated whether priming with abscisic acid alters the physiological responses of winter wheat seeds and seedlings under zinc stress. It was shown that at elevated concentration, zinc treatment decreased seed germination of winter wheat varieties Podolyanka by 17%. When 10^{-6} M ABA solution was applied the seed germination increased by 13.5%. Zinc inhibited the growth of shoots and roots of seedlings. The roots were more sensitive to the action of zinc. The negative effects of the metal leveled by ABA adding, and on the seventh day, a stimulating effect of the hormone on root growth was recorded. Incubation in zinc solutions had a negative effect on the fresh biomass accumulation by wheat seedlings. During transition of plants from the heterotrophic to autotrophic feeding the dry biomass reduced, but on the seventh day the vegetation on the mixture of hormone – heavy metal solutions some growth decrease and maximum dry biomass occurred. Thus, exogenous application of ABA somewhat reduced the negative effects of zinc on seed germination and root growth of winter wheat and improved protection against heavy metal toxicity.

Key words: *Triticum aestivum L., abscisic acid, zinc stress, seed, germination, growth*

Тяжелые металлы являются естественными составляющими земной коры. Однако аккумуляция их в значительных количествах приводит к загрязнению почв и воды, вызывает существенные потери урожая аграрных культур (Recatala *et al.*, 2006). При избыточном содержании тяжелых металлов происходит торможение роста и развития растений, наблюдаются структурно-функциональные изменения в фотосинтетическом аппарате, нарушаются процессы дыхания, транспирации, транспорта веществ (Gautam *et al.*, 2016; Ivanov *et al.*, 2016; Mathur *et al.*, 2016). Изучение механизмов поступления тяжелых металлов в растения (Kanwar *et al.*, 2013; Roy, McDonald, 2015), их транспорт (Lin *et al.*, 2013) и пути детоксикации (Lee *et al.*, 2005; Zhu *et al.*, 2013; Tandon *et al.*, 2015) привлекают особое внимание. Цинк является одним из необходимых для нормальной жизнедеятельности растений микроэлементом. Его действие проявляется в интенсификации ростовых процессов, закладке цветков и формировании зерен, активизации репарационных процессов (Alloway, 2008). Он действует как кофактор ферментов, участвует в синтезе триптофана – предшественника индолил-3-уксусной кислоты (Alloway, 2008), входит в состав «zinc finger proteins» причастных к трансдукции сигналов внутри клетки (Figueiredo *et al.*, 2012), задействован в защите клеточных мембран (Сакмак, 2000). В высоких концентрациях цинк токсичен для растений. У пшеницы его избыток тормозил рост побега и замедлял скорость фотосинтеза (Kaznina, Titov, 2017), у растений томата вызывал уменьшение содержания протеинов в корнях и побегах (Kösesakal, Ünal, 2012). Цинк в форме ионов Zn^{2+} , $ZnOH^+$, $ZnCl^+$ прочно адсорбируется почвенными коллоидами. Концентрация этого металла в почве составляет 17–160 мкг/г, а в листьях растений – в пределах 20–100 мкг/г сухой массы (Kots, Peterson, 2005). На территориях, загрязненных выбросами промышленных предприятий черной и цветной металлургии, содержание цинка может составлять 1200 мг/кг (Svitowyi *et al.*, 2014).

В последние годы активно исследуется участие фитогормонов в индукции и интеграции защитных

реакций растений на действие тяжелых металлов (Bücker-Neto *et al.*, 2017; Rajewska *et al.*, 2016; Sah *et al.*, 2016). Многофункциональный фитогормон абсцизовая кислота (АБК) содержится во всех органах растений и задействован в регуляции широкого спектра физиологических процессов (Olds *et al.*, 2018; Vishwakarma *et al.*, 2017). Одной из ключевых функций АБК является контроль созревания и прорастания семян (Nambara *et al.*, 2010; Finkelstein, 2013). АБК рассматривается в качестве ключевого регулятора при формировании реакции растений на действие абиотических стрессоров (Bartels, Sunkar, 2005; Danquah *et al.*, 2014). Показано, что негативный эффект цинка на прорастание семян огурца наблюдался на фоне увеличения количества эндогенной АБК и экспрессии генов, задействованных в сигналинге гормона (Wang *et al.*, 2014). Избыток цинка вызывал рост уровня эндогенной АБК и уменьшение устьичной проводимости листьев фасоли (Rausser, Dumbroff, 1981). Экзогенная АБК влияла на характер перемещения кадмия и никеля в органах арабидопсиса (Perfus-Barbeoch *et al.*, 2002), а также накопление этих металлов в семенах риса (Rubio *et al.*, 1994). Защитная функция экзогенной АБК при действии тяжелых металлов проявлялась в управлении замыкающими клетками устьичного аппарата и снижении водопроницаемости сосудов в листьях арабидопсиса (Pantin *et al.*, 2013).

Одним из путей регуляции процесса прорастания семян и повышения устойчивости растений в условиях абиотического стресса является праймирование экзогенными фитогормонами (Muhei, 2018). Поэтому целью нашей работы было определение лимитирующей концентрации цинка, которая вызывает серьезные отклонения в процессах раннего роста и развития проростков пшеницы, и минимизация/предотвращение негативного воздействия металла с помощью экзогенной АБК.

MATERIALS AND METHODS

Условия выращивания

Исследовали растения озимой пшеницы (*Triticum*

aestivum L.) сорта Подолянка. Сорт относится к группе сильных безостых пшениц, разновидность – лютеценс, высокоурожайный, интенсивного типа, морозо- и засухоустойчив, толерантен к поражению мучнистой росой и ржавчиной, устойчив к фузариозу. Семена пшеницы получены из коллекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины. Сухие откалиброванные семена стерилизовали в 80%-м растворе этилового спирта, промывали в дистиллированной воде, помещали в чашки Петри (по 50 шт.) на увлажненную дистиллированной водой фильтровальную бумагу (контроль). Стрессовые условия создавали, помещая семена на фильтровальную бумагу, увлажненную растворами цинка (в концентрации 57, 114 и 228 мг/л), 10^{-6} М АБК и смесью растворов цинка (228 мг/л) и 10^{-6} М АБК. Растворы цинка готовили из водного сульфата цинка $ZnSO_4 \times 7H_2O$. Семена проращивали в термостате при температуре $+24^\circ C$ в течение 21 часа, после чего растения выращивали в вегетационной камере при температуре $+22/20^\circ C$ (день/ночь), интенсивности освещения $690 \text{ мкмоль} \times \text{м}^{-2} \times \text{с}^{-1}$, фотопериоде 16/8 ч (день/ночь), относительной влажности воздуха – $70 \pm 5\%$.

Анализ морфологических показателей

Влияние цинка и АБК на прорастание семян и рост проростков исследовали на первые, вторые, третьи и седьмые сутки. Определяли следующие показатели: количество проросших семян, длина наиболее развитого корня и высота побега, сырая и сухая масса проростков, а также площадь первого настоящего листа. Сухую биомассу растений измеряли после высушивания при $105^\circ C$ до постоянного сухого веса. Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла 20 растений, в 3-кратной аналитической повторности.

Статистическая обработка данных

Данные обрабатывали статистически с помощью пакета программ Microsoft Excel. Рассчитывали средние арифметические и стандартные отклонения. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали, используя критерий Стьюдента ($p \leq 0.05$, $n=20$).

RESULTS AND DISCUSSION

Проведенные исследования показали, что при инкубации на растворе, содержащем 57 мг/л цинка (0,87 мМ), количество проросших семян на 6% превышало контроль. При концентрации цинка 114 мг/л (1,74 мМ) прорастание семян было на уровне контроля, а при 228 мг/л (3,48 мМ) – меньше на 17% (рис. 1). Влияние цинка на всхожесть семян, как сообщалось в работах других авторов, зависело от концентрации металла и устойчивости к нему растений. Так, цинк не влиял на всхожесть семян кукурузы (Mahmood et al., 2005) и люцерны посевной (Peralta et al., 2001). Низкие его концентрации улучшали прорастание семян томата, увеличивали содержание белка в проростках, каротиноидов и хлорофилла в семядолях растений (Kosesakal, Ünal, 2012). В тоже время избыточное количество цинка отрицательно влияло на прорастание семян томата (Kösesakal, Ünal, 2012) и голубинового гороха (Madhava et al., 2000). Выявленное нами подавление процесса прорастания семян пшеницы на растворе цинка избыточной концентрации можно объяснить адаптивной стратегией семян, направленной на предотвращение прорастания в условиях стресса и защиту проростков (Gill et al., 2003).

При инкубации на растворе АБК 10^{-6} М количество проросших семян озимой пшеницы было на 4,3% меньше, чем в контроле, и на 13,5% больше чем при избыточной концентрации цинка (рис. 1). Известно, что в первые 36 часов набухания семени деградация эндосперма происходит, главным образом, за счет воды при участии АБК (Тоого et al., 2000). Сообщалось также, что инкубация семян китайской капусты на питательной среде, содержащей 10^{-6} М АБК, ускоряла, а при увеличении концентрации гормона до 10^{-4} М замедляла процесс прорастания (Ren, Bewley, 1999). Выяснилось, что ингибирующее действие АБК на прорастание семян обусловлено замедлением роста первичного корня (Graeber et al., 2010).

При комбинированном действии цинка и АБК мы наблюдали увеличение количества проросших семян на 13,5% по сравнению с инкубацией на избыточной концентрации цинка (рис. 1). Показано, что АБК

принадлежит к главным факторам защиты семян от осмотического стресса в период набухания (Xiong, Zhu, 2003). В тоже время избыточные концентрации цинка действуют как окислительные стрессоры, ингибируя антиоксидантные ферменты, либо индуцируя АФК-продуцирующие ферменты NADPH-оксидазы (Bielen *et al.*, 2013). Таким образом, присутствие АБК в инкубационной смеси смягчало тормозящее действие избыточной концентраций цинка на прорастание семян озимой пшеницы, что свидетельствует об участии гормона в формировании защитной реакции на действие металла, сопряженное с возникновением осмотического стресса.

Влияние цинка и экзогенной АБК на рост пшеницы наблюдали на вторые, третьи и седьмые сутки вегетации. Цинк в концентрации 57 мг/л и 228 мг/л подавлял рост растений. Следует отметить, что на вторые и третьи сутки инкубации на растворе цинка (114 мг/л) рост побегов не угнетался (рис. 2).

Более чувствительными к действию цинка оказались корни, длина которых существенно уменьшалась. Ингибирование роста проростков усиливалось с увеличением концентрации металла до 228 мг/л (таблица).

На вторые и третьи сутки вегетации на растворе АБК 10^{-6} М наблюдалось угнетение ростовых процессов. Высота побегов была более чем в два и четыре раза соответственно меньше контроля и значительно отставала от показателей, полученных при выращивании на растворах цинка. Зафиксировано также существенное замедление роста корней. На седьмой день вегетации фитогормон вызвал усиление ростовых процессов корневой системы (таблица).

При инкубации проростков на смеси АБК и цинка отрицательные эффекты были менее выраженными, однако морфологические показатели не превышали контрольных. На седьмые сутки зафиксировано стимулирующее действие АБК на рост корней в присутствии цинка (рис. 3).

Цинк отрицательно влиял на накопление сырой биомассы проростками пшеницы. Наиболее выраженный отрицательный эффект наблюдали при

концентрации металла 228 мг/л на вторые и третьи сутки вегетации. Подобным образом экзогенная АБК влияла на аккумуляцию сырой биомассы. Только на седьмые сутки вегетации гормон индуцировал существенное увеличение биомассы проростков, обусловленное активным ростом корневой системы (рис. 3, таблица). Сухая биомасса проростков пшеницы в процессе вегетации уменьшалась. У растений, выращенных на растворах цинка и фитогормона, этот показатель был выше контрольного. Самым высоким был сухой вес у проростков пшеницы, выращенных на смеси растворов гормона и тяжелого металла (таблица). Содержание сухого вещества применяется в качестве индикатора стратегии использования растениями своих внутренних ресурсов, направленных на достижение компромисса между быстрой ассимиляцией и ростом, с одной стороны, и эффективным сохранением запасных вещества в тканях и органах – с другой (Wilson *et al.*, 1999; Vaieretti *et al.*, 2007). Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в стрессовых условиях стратегия адаптации проростков пшеницы была направлена на сохранение запасных веществ.

Показано, что уменьшение интенсивности фотосинтеза при избытке цинка у растений озимой пшеницы связано с изменениями в содержании пигментов и снижением квантовой эффективности ФС II, тогда как при нехватке металла – с изменением активности ферментов, участвующих в темновых реакциях фотосинтеза (Kaznina, Titov, 2017). Известно также, что цинк входит в состав ключевого фермента фотосинтеза Рубиско (Brown *et al.*, 1993; Castillo-Gonzales *et al.*, 2018) и ферментов углеводного обмена – фруктозо-1,6-дифосфатазы и альдолазы (Hafeez *et al.*, 2013). В нашем исследовании было показано, что на седьмые сутки вегетации при переходе от гетеротрофного к автотрофному питанию инкубация на смеси АБК и цинка избыточной концентрации тормозила развитие проростков, однако присутствие гормона смягчало ингибирующий эффект металла на рост корней (таблица).

На седьмые сутки инкубации на растворах цинка в концентрациях 57 мг/л и 114 мг/л площадь

листовой пластинки пшеницы несколько уменьшилась. При вегетации на смеси цинка 228 мг/л и АБК наблюдалось уменьшение этого показателя в два раза, что, возможно, было вызвано нарушением водного баланса. Известно, что тяжелые металлы в токсической концентрации ухудшают водный баланс растений (Mukhopadhyay, Mondal, 2015). При инкубации проростков на смеси гормона и металла площадь листовой пластинки незначительно увеличилась, что можно объяснить защитным действием гормона, направленным на снижение интенсивности транспирации (рис. 4). Накопление эндогенной АБК и последующее торможение роста рассматривается как адаптивная реакция, способствующая сохранению жизнеспособности растения в неблагоприятных условиях и дальнейшему восстановлению после

прекращения стрессового воздействия (Bücker-Neto et al., 2017). В тоже время сообщалось, что площадь листовой пластинки пшеницы, ячменя и овса при избытке цинка оставалась без изменений, что авторы (Kaznina et al., 2005) объясняют способностью злаков к сохранению размера ассимиляционной поверхности при нарушении минерального питания.

Таким образом, инкубация на растворе с избыточной концентрацией цинка вызывала торможение ростовых процессов, уменьшение высоты побега, длины корней и площади листовой поверхности проростков озимой пшеницы. При добавлении АБК угнетающее действие металла несколько уменьшалось, проявлялся стимулирующий эффект гормона на рост корней и накопление массы сухого вещества.

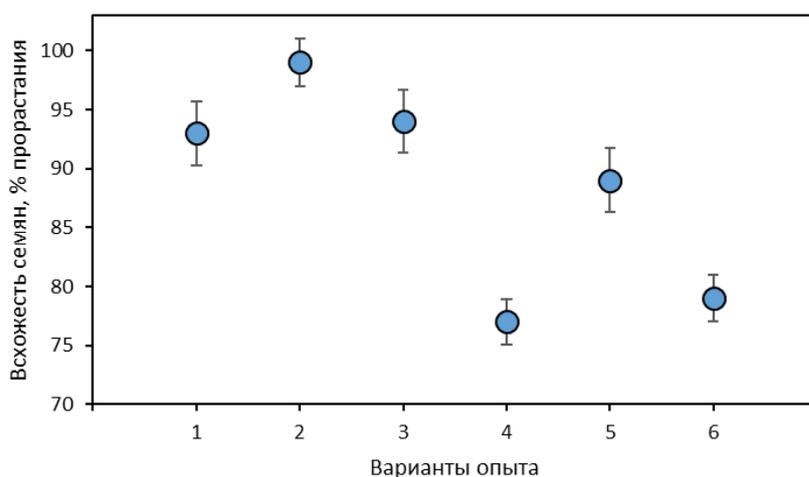


Figure 1. Влияние цинка и АБК на прорастание семян озимой пшеницы сорта Подольянка (24 ч.).

- 1 – контроль, вода,
- 2 – Zn (57 мг/л),
- 3 – Zn (114 мг/л),
- 4 – Zn (228 мг/л),
- 5 – АБК 10^{-6} М,
- 6 – Zn (228 мг/л)+АБК 10^{-6} М.



Figure 2. Проростки озимой пшеницы сорта Подольянка, выращенные на растворах цинка (72 часа).

Table. Влияние АБК и различных концентраций цинка на ростовые показатели озимой пшеницы сорта Подольянка.

Варианты опыта	Показатели			
	Высота побега, мм	Длина корня, мм	Биомасса проростка, мг	Сухая биомасса проростка, %
Вторые сутки				
Контроль, вода	12,9±0,6	32,1±1,6	98,2±4,9	41,0±2,1
Zn 57 мг/л	12,6±0,6	18,7±0,9*	98,3±4,9	44,3±2,3*
Zn 114 мг/л	14,5±0,7*	21,4±1,1*	93,9±4,7*	42,1±2,1*
Zn 228 мг/л	12,0±0,6	12,6±0,6*	85,2±4,3*	45,3±2,3*
10 ⁻⁶ М АБК	5,5±0,3*	13,3±0,6*	89,4±4,5*	45,7±2,4*
Zn 228 мг/л +10 ⁻⁶ М АБК	6,2±0,3*	13,0±0,6*	88,1±4,4*	45,8±2,4*
Третьи сутки				
Контроль, вода	36,3±1,8	63,4±3,2	145,2±7,3	30,3±1,5
Zn 57 мг/л	32,2±1,6*	42,0±2,1*	130,8±6,6*	28,2±1,4*
Zn 114 мг/л	36,5±1,8	40,5±2,1*	137,7±6,9*	30,1±1,5
Zn 228 мг/л	24,1±1,2*	18,0±0,8*	104,1±5,2*	37,8±1,9*
10 ⁻⁶ М АБК	7,5±0,3*	27,9±1,4*	90,4±4,5*	43,5±2,2*
Zn 228 мг/л +10 ⁻⁶ М АБК	7,9±0,3*	24,1±1,2*	98,4±4,9*	45,7±2,4*
Седьмые сутки				
Контроль, вода	133,3±6,7	70,5±3,5	182,1±9,1	23,7±1,2
Zn 57 мг/л	91,4±4,6*	39,4±2,0*	140,7±7,1*	26,4±1,3*
Zn 114 мг/л	124,3±6,2*	76,2±3,8*	150,3±7,5*	24,5±1,2*
Zn 228 мг/л	65,2±3,3*	21,0±1,1*	141,4±7,1*	29,8±1,5*
10 ⁻⁶ М АБК	60,8±3,1*	66,3±3,3*	152,7±7,5*	31,6±1,6*
Zn 228 мг/л +10 ⁻⁶ М АБК	51,7±2,6*	46,9±2,5*	150,6±6,6*	42,7±2,1*

Примечание: звездочками обозначены достоверные различия между показателями в контрольной и экспериментальной группе * $P \leq 0.05$, $n = 20$.

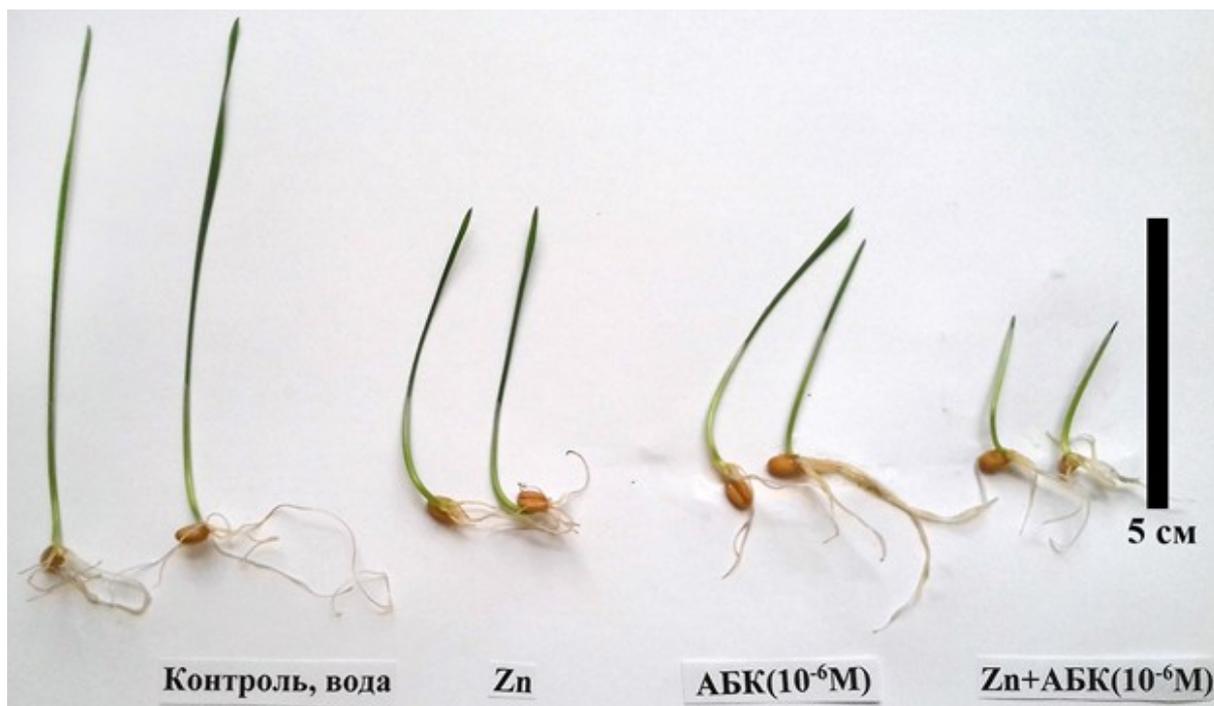


Figure 3. Растения озимой пшеницы сорта Подольянка, выращенные на растворах цинка (228 мг/л), АБК (10^{-6} М) и смеси Zn (228 мг/л)+АБК 10^{-6} М (7 суток).

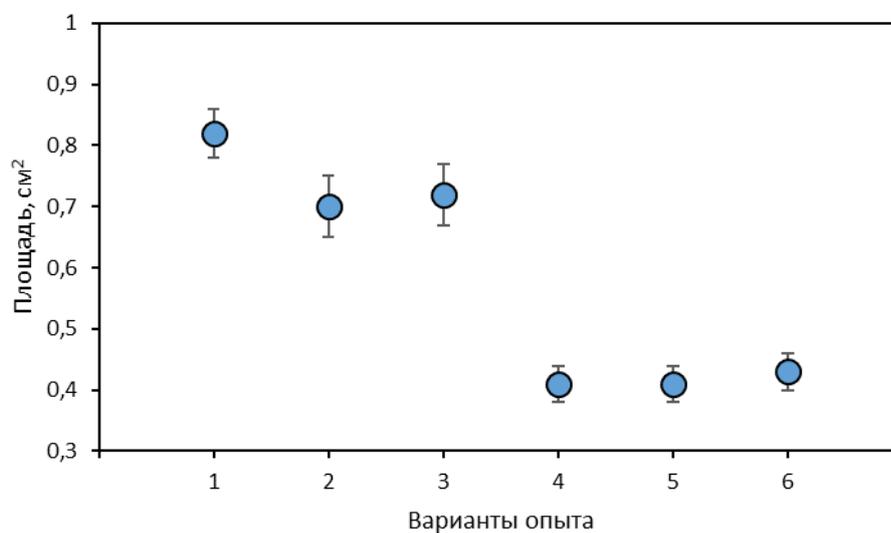


Figure 4. Влияние АБК и цинка на площадь листовой пластинки растений озимой пшеницы сорта Подольянка. 1 – контроль, вода, 2 – Zn (57 мг/л), 3 – Zn (114 мг/л), 4 – Zn (228 мг/л), 5 – АБК 10^{-6} М, 6 – Zn (228 мг/л)+АБК 10^{-6} М.

CONCLUSION

Проведенные исследования показали, что низкие концентрации цинка не угнетали всхожесть семян и

стимулировали рост побегов озимой пшеницы сорта Подольянка. При избыточной концентрации цинка всхожесть уменьшалась на 17%. При добавлении 10^{-6} М АБК количество проросших семян

увеличивалась на 13,5%. Цинк в избыточной концентрации 228 мг/л тормозил рост побегов и корней проростков. Более чувствительными к действию цинка оказались корни. Отрицательные эффекты металла частично нивелировались при добавлении в среду инкубации АБК, и на седьмые сутки вегетации было зафиксировано стимулирующее действие гормона на рост корней при избытке цинка. Инкубация на растворах цинка отрицательно влияла на накопление сырой биомассы проростками пшеницы. При переходе растений от гетеротрофного к автотрофному питанию сухая биомасса уменьшалась. На седьмые сутки инкубации на смеси растворов гормона и тяжелого металла отмечено максимальное содержание сухой биомассы. Полученные результаты предполагают участие АБК в индукции защитного механизма против токсичности металла.

ACKNOWLEDGEMENTS

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств Национальной академии наук Украины на выполнение бюджетной программы 0118U006054 «Комплексное исследование сигнальных и метаболических систем растений, а также их анатомо-морфологические и ультраструктурные характеристики в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами».

REFERENCES

- Alloway B.J. (2008) Zinc in Soils and Crop Nutrition, 3th ed. International Zinc Association, Brussels, Belgium. 137p.
- Bartels D., Sunkar R. (2005) Drought and salt tolerance in Plants. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, **24**, 23–58.
- Bielen A., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. (2013) The influence of metal stress on the availability and redox state of ascorbate, and possible interference with its cellular functions. *Int. J. Mol. Sci.*, **14**, 6382–6413.
- Brown P.H., Cakman I., Zhang O. (1993) From and Function of Zinc Plants //In Robson A.D. (Ed.) Zinc in Soils and Plants. *Developments in Plant and Soil Sciences*, Springer, Dordrecht, Chapter, **55**, 93–106.
- Bücker-Neto L., Paiva A.L.S., Machado R.D., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M. (2017) Interactions between plant hormones and heavy metals responses. *Genet. Mol. Biol.*, **40**, 373–386.
- Cakmak I. (2000) Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. *New Phytol.*, **146**, 185–205.
- Castillo-Gonzales J., Ojeda-Barrios D, Hernández-Rodríguez A., González-Franco A.C., Robles-Hernández L., López-Ochoa G.R.(2018) Zinc metalloenzymes in plant. *Interciencia*, **43(4)**, 242–248.
- Danquah A., de Zelicourt A., Colcombet J., Hirt H. (2014) The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnol. Adv.*, **32**, 40–52
- Figueiredo D.D., Barros P.M., Cordeiro A.M., Serra T.S., Lourenzo T., Chander S., Oliveira M.M., Saibo N.J. (2012) Seven zinc-finger transcription factors are novel regulators of the stress responsive gene OsDREB1B. *J. Exp.Bot.*, **63**, 3643-3656.
- Finkelstein R. (2013) Abscisic acid synthesis and response. *Arabidopsis Book*. **11**. e0166.
- Gautam S., Anjani K., Srivastava N. (2016) *In vitro* evaluation of excess copper affecting seedlings and their biochemical characteristics in *Carthamus tinctorius* L. (variety PBNS-12). *Physiol. Mol. Biol. Plants*, **22**, 121–129.
- Graeber K., Linkies A., Muller K., Wunchova A., Rott A., Leubner-Metzger G. (2010) Cross-species approaches to seed dormancy and germination: conservation and biodiversity of ABA-regulated mechanisms and the Brassicaceae DOG1 genes. *Plant Mol. Biol.*, **73**, 67–87.
- Gill P.K., Sharma A.D., Singh P., Bhullar S.S. (2003). Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds under various abiotic stresses. *Plant Growth Regulation*, **40**, 157–162.
- Hafeez B., Khanif Y.M., Saleem M. (2013) Role of zinc in plant nutrition. *Amer. J. Exp. Agriculture*, **3(2)**, 374–391.

- Ivanov Y.V., Kartashov A.V., Ivanova A.I., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. (2016) Effects of zinc on Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings grown in hydroculture. *Plant Physiol. Biochem.*, **102**, 1–9.
- Jain R., Strivastava S., Solomon S., Chrivastava A.K., Chandra A. (2010) Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum* spp.). *Acta Physiol. Plant.*, **32**, 979-986.
- Kanwar M.K., Bhardwaj R., Chowdhary S.P., Arora P., Sharma Priyanka, Kumar S. (2013) Isolation and characterization of 24-Epibrassinolide from *Brassica juncea* L. and its effects on growth, Ni ion uptake, antioxidant defence of Brassica plants and *in vitro* cytotoxicity. *Acta Physiol. Plant.*, **35**, 1351–1362.
- Kaznina N.M., Laidinen G.F., Titov A.F., Talanov A.V. (2005) Effect of lead on the photosynthetic apparatus of annual grasses. *Biology bull.* **32(2)**, 147-150.
- Kaznina N.M., Titov A.F., Laidinen G.F., Batova Y.V. (2010) Vliyanie tsinka na produktivnost' jarovogo jachmenja v vegetatsionnom opyte. *Agrochimija*, **8**, 72-76. [In Russian]
- Kaznina N.M., Titov A.F. (2017) Effect of Zinc Deficiency and Excess on the Growth and Photosynthesis of Winter Wheat. *J. Stress Physiol. Biochem.*, **13**, 88–94. [In Russian].
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V. (2019) Effects of endogenous abscisic acid on seed germination and morphological characteristics of two related wheats *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. *Fiziol. Rast. Genet.*, **51**, 55-66. <https://doi.org/10.15407/frg2019.01.055> [In Ukrainian].
- Kösesakal T., Ünal M. (2012) Effects of zinc toxicity on seed germination and plant growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Fresenius Environmental Bulletin*, **21** (2), 315–324.
- Kots S.Y., Peterson N.V. (2005). Mineral elements and fertilizers in plant nutrition. Kyiv, Logos, 150 p. [In Ukrainian].
- Lee M., Lee K., Lee J., Noh E.W., Lee Y. (2005) AtPDR12 Contributes to lead resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, **138**, 827–836.
- Madhava Rao K.V., Sresty T.V.S. (2000) Antioxidative parameters in seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* L. Millspaugh) in response to Zn and Ni stress. *Plant Sci.*, **157**, 113–128.
- Mahmood S., Hussain A., Saeed Z., Athar M. (2005) Germination and seedling growth of corn (*Zea mays* L.) under varying levels of copper and zinc. *Int. J. Environ. Sci. Tech.*, **2**, 269–274.
- Mathur S., Kalaji H.M., Jajoo A. (2016) Investigation of deleterious effects of chromium phytotoxicity and photosynthesis in wheat plant. *Photosynthetica*, **54**, 1–9.
- Muhei S.H. (2018) Seed Priming with Phytohormones to Improve Germination Under Dormant and Abiotic Stress Conditions. *Adv. Crop Sci. Tech.*, **6**, 403. doi: 10.4172/2329-8863.1000403
- Mukhopadhyay M., Mondal T.K. (2015) Effect of zinc and boron on growth and water relations of *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze cv. T-78. *Natl. Acad. Sci. Lett.*, **38** (3), 283–286.
- Nambara E., Okamoto M., Tatematsu K., Yano R., Seo M., Kamiya Y. (2010) Abscisic acid and the control of seed dormancy and germination. *Seed Sci. Res.*, **20**, 55–67.
- Olds C.L., Glennon E.K.K., Luckhart S. (2018) Abscisic acid: new perspectives on an ancient universal stress signaling molecule. *Microbes and Infection*, **34**, 1–40.
- Pandolfini T., Gabbriellini R., Ciscato M. (1996) Nickel toxicity in two durum wheat cultivars differing in drought sensitivity. *J. Plant Nutr.*, **19**, 1611–1627.
- Pantin F., Monnet F., Jannaud D., Costa J.M., Renaud J., Muller B., Simonneau T., Genty B. (2013) The dual effect of abscisic acid on stomata. *New Phytol.*, **197**, 65–72. DOI: 10.1111 / nph.12013.
- Peralta J.R., Gardea-Torresdey J.L., Tiemann K.J., Gomez E., Arteaga S., Rascon E., Parsons J.G. (2001) Uptake and effects of five heavy metals on seed germination and plant growth in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Bull. Environ. Contam.*

- Toxicol.*, **66**, 727–734.
- Perfus-Barbeoch L., Leonhardt N., Vavasseur A., Forestier C. (2002) Heavy metal toxicity: Cadmium permeates through calcium channels and disturbs the plant water status. *Plant J.*, **32**, 539–548.
- Powell M.J., Davies M.S. Francis D. (1986) The influence of zinc on the cell cycle in the root meristem of a zinctolerant and a non-tolerant cultivar of *Festuca rubra* L. *New Phytol.*, **102**, 419–428.
- Rachmanulova Z.F., Fediaev V.V., Abdullina O.A., Usmanov I.U. (2008) Formirovanie adaptacionnih mehanizmov u phenizi i kukuruzi k povishennomu codershaniu zinca. *Vestnik Bahkirskogo yuniversiteta*, **13(1)**, 43-46. [In Russian].
- Rajewska I., Talarek M., Bajguz A. (2016) Brassinosteroids and Response of Plants to Heavy Metals Action. *Front. Plant Sci.*, **7**, 1–5.
- Rauser W.E., Dumbroff E.B. (1981) Effects of excess cobalt, nickel and zinc on the water relations of *Phaseolus vulgaris*. *Environ. Exp. Bot.*, **21**, 249–255.
- Recatala L., Peris M., Sa J. (2006). Assessing heavy metal sources in agricultural soils of an European Mediterranean area by multivariate analysis. *Chemosphere*, **65**, 863–872.
- Ren C., Bewley J.D. (1999) Developmental and Germinative Events can Occure Concurrently in Precociously Germinating Chinese Cabbage (*Brassica rapa* ssp. *Pekinensis*) Seeds. *J. Exp. Botany*, **50**, 341, 1751–1761.
- Roy L.M., McDonald L.M. (2015) Metal uptake in plants and health risk assessments in metal-contaminated smelter soils. *Land Degrad. Dev.*, **26**, 785–792.
- Rubio M.I., Escrig I., Martinez-Cortina C., Lopez-Benet F.J., Sanz A. (1994) Cadmium and nickel accumulation in rice plants. Effects on mineral nutrition and possible interactions of abscisic and gibberellic acids. *Plant Growth Regul.*, **14**, 151–157.
- Sah S.K., Reddy K.R., Li J. (2016) Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Front. Plant Sci.*, **7**, 1–26.
- Seregin I.V., Kozhevnikova A.D., Gracheva E.I., Bystrova E.I., Ivanov V.B. (2011) Tissue zinc distribution in maize seedling roots and its action on growth. *Rus. J. Plant Physiol.*, **58(1)**, 109–117.
- Svitowyi V.M., Gerkiyal O.M., Zhilyak I.D. (2014). Zinc and cupro in the podzolic chernozem and winter wheat grown on it. Bulletin of the Dnipropetrovsk State Agrarian-Economic Univ., **34** (2), 169–171. [In Ukrainian].
- Tandon S.A., Kumar R., Parsana S. (2015) Auxin treatment of wetland and non-wetland plant species to enhance their phytoremediation efficiency to treat municipal wastewater. *J. Sci. Ind. Res.*, **74**, 702–707.
- Tooro P.E., Van Aelst A.C., Hilhors H.W.M. (2000) The Second Step of the Biphasic Endosperm Cap Weakening that Mediates Tomato (*Lycopersicon esculentum*) Seed Germination is Under Control of ABA. *J. Exp. Bot.*, **51(349)**, 1371–1379.
- Vaieretti M.V., Dí'az S., Vile D., Garnier E. (2007) Two Measurement Methods of Leaf Dry Matter Content Produce Similar Results in a Broad Range of Species. *Annals of Botany*, **99**, 955–958. doi:10.1093/aob/mcm022
- Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N., Yadav G., Singh J., Mishra R., Kumar V., Verma R., Upadhyay R.G., Pandey M., Sharma S. (2017) Abscisic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: a review on current knowledge and future prospects. *Front. plant sci.*, **28**, 161–173.
- Wang Y., Wang Y., Kai W., Zhao B., Chen P., Sun L., Ji K., Li Q., Dai S., Sun Y., Wang Y., Pei Y., Leng P. (2014) Transcriptional regulation of abscisic acid signal core components during cucumber seed germination and under Cu²⁺, Zn²⁺, NaCl and simulated acid rain stresses. *Plant Physiol. Biochem.*, **76**, 67–76
- Wilkinson S., Davies W.J. (2002) ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.*, **25**, 195–210.

-
- Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155–162.
- Xiong L., Zhu J.-K. (2003) Regulation of Abscisic acid Biosynthesis. *Plant Physiol.*, **133**, 29–36.
- Zhu X.F., Wang Z.W., Dong F., Lei G.J., Shi Y.Z., Li G.X., Zheng S.J. (2013) Exogenous auxin alleviates cadmium toxicity in *Arabidopsis thaliana* by stimulating synthesis of hemicellulose 1 and increasing the cadmium fixation capacity of root cell walls. *J. Hazard. Mater.*, **263**, 398–403.