

DOI: 10.7868/S3034574X26050037

Обзор

УДК 581.1;634.8;633.11

АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА – КЛЮЧЕВОЙ ФИТОГОРМОН В РЕГУЛЯЦИИ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К СТРЕССОВЫМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ

Л.И. Арабова^{1, *}, Л.В. Чумикина¹, А.Ф. Топунов¹

¹ Институт биохимии им. А.Н. Баха, Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии” Российской академии наук, Москва, Российская Федерация

*E-mail: l.arabova@gmail.com

Аннотация. Абсцизовая кислота (АБК) — ключевой фитогормон, координирующий ответы растений на широкий спектр абиотических и биотических стрессов. В обзоре обобщены современные представления о роли АБК как системного регулятора, инициирующего перепрограммирование метаболизма и роста для выживания в неблагоприятных условиях. Подчеркивается, что действие АБК реализуется через закрытие устьиц, индукцию синтеза защитных соединений (LEA-белки, осмопротекторы, антиоксиданты) и активацию генов стрессоустойчивости, включая белки теплового шока. Особое внимание уделено сходству и различиям в действии эндогенной и экзогенной АБК, определяемым динамикой накопления, транспортом и эффективностью сигнала. Специальный акцент сделан на перспективности использования экзогенной АБК в качестве биотехнологического инструмента для повышения продуктивности и выживаемости сельскохозяйственных культур в меняющихся условиях окружающей среды. Углубление знаний о сигнальных путях АБК необходимо для разработки эффективных стратегий селекции, биотехнологии и адаптации растениеводства к стрессовым факторам.

Ключевые слова: абсцизовая кислота (АБК), фитогормоны, абиотический стресс, стрессоустойчивость растений, экзогенная обработка, антиоксидантная система

Финансирование. Исследование проведено без дополнительного финансирования.

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них отсутствует конфликт интересов.

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Авторы заявляют, что при подготовке данной работы использовались инструменты ИИ для поиска научной литературы.

Ссылка цитирования: Арабова Л.И., Чумикина Л.В., Топунов А.Ф. Абсцизовая кислота — ключевой фитогормон в регуляции адаптации растений к стрессовым воздействиям (обзор). *Прикладная биохимия и микробиология / Applied biochemistry and microbiology*. 2026. Т. 62. № 5. С. 687–714.
<https://doi.org/10.7868/S3034574X26050037>

DOI: 10.7868/S3034574X26050037

ABSCISIC ACID – A KEY PHYTOHORMONE IN THE REGULATION OF PLANT ADAPTATION TO STRESSFUL IMPACTS

L. I. Arabova^{1,*}, L.V. Chumikina¹, A.F. Topunov¹

¹*Bach Institute of Biochemistry, Research Center of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russian Federation*

**E-mail: l.arabova@gmail.com*

Abstract. Absciscic acid (ABA) is a key phytohormone that integrates plant responses to a wide range of abiotic and biotic stresses. This review summarizes current understanding of its role as a systemic regulator that triggers metabolic and growth reprogramming to ensure survival under unfavorable conditions. It is emphasized that ABA action is mediated through stomatal closure, induction of protective compound synthesis (LEA-proteins, osmoprotectors, antioxidants), and activation of stress tolerance genes, including heat shock proteins. Particular attention is given to the similarities and differences between endogenous and exogenous ABA action, determined by accumulation dynamics, transport, and signal efficiency. Special emphasis is placed on the potential of using exogenous ABA as a biotechnological tool to enhance the productivity and survival of agricultural crops under changing environmental conditions. A deeper understanding of ABA signaling pathways is necessary for developing effective strategies in breeding, biotechnology, and adapting crop production to stress conditions.

Keywords: abscisic acid (ABA), phytohormones, abiotic stress, plant stress tolerance, exogenous treatment, antioxidant system

Funding. This research was conducted without additional funding.

Compliance with ethical standards. This article does not contain any studies involving human or animal subjects.

Conflict of interest. The authors declare that they have no conflict of interest.

Authors contribution. All authors made a substantial contribution to the concept, research, and preparation of the manuscript.

The authors declare that AI tools were used to assist in the literature search during the preparation of this work.

For Citation: Arabova L.I., Chumikina L.V., Topunov A.F. Absciscic Acid – A Key Phytohormone in the Regulation of Plant Adaptation to Stressful Impacts. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya / Applied biochemistry and microbiology*. 2026;62(5):687–714. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034574X26050037>

Современное сельское хозяйство и естественные экосистемы сталкиваются с растущим давлением абиотических и биотических стрессоров — засухи, засоления, экстремальных температур, атак патогенов и других факторов. Эти воздействия приводят к снижению продуктивности растений и создают серьезную угрозу для продовольственной безопасности. По имеющимся данным, около 90% пахотных земель в той или иной степени подвержены абиотическим стрессам, что приводит к потере до 70% потенциального урожая основных сельскохозяйственных культур [21, 69, 96]. Эта проблема стоит и перед сельским хозяйством Российской Федерации.

В ходе эволюции у растений сформировалась сложная многоуровневая система защиты от неблагоприятных воздействий, ключевую роль в которой играют фитогормоны — низкомолекулярные сигнальные молекулы, синтезируемые самим растением и активные в чрезвычайно низких концентрациях. Они выступают центральными регуляторами широкого спектра физиологических процессов — от прорастания семян до формирования стрессовых ответов [103, 108, 125]. При этом функциональная нагрузка различных гормонов неодинакова: если ауксины и гиббереллины (ГК) преимущественно управляют внутренними программами развития и служат «гормонами планового роста», то абсцизовая кислота и жасмонаты (ЖА) выполняют роль «сигналов тревоги», их концентрация резко и быстро изменяется в ответ на внешние стрессоры, делая их прямым и оперативным откликом растения на изменение условий среды [103, 108, 125].

Центральное место в регуляции стрессовых реакций занимает абсцизовая кислота (АБК) — фитогормон, контролирующий широкий круг физиологических процессов: от покоя семян и старения листьев до адаптации к неблагоприятным факторам среды (рис. 1) [96, 103].

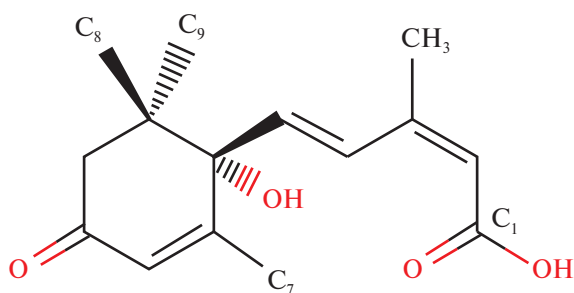


Рис. 1. Структурная формула S-(+)-АБК

Две сопряженные двойные связи у C2 обеспечивают активность гормона; гидроксирование в положениях C7, C8 и C9 приводит к инактивации

Fig. 1. Structural formula of S-(+)-ABA

Two conjugated double bonds at C2 ensure hormone activity; hydroxylation at positions C7, C8, and C9 leads to inactivation

Исторически гормон получил свое название благодаря ошибочному представлению о его прямой роли в опадении листьев (от англ. abscission) и был известен как абсцизин II и дормин [38]. Последующие исследования показали, что АБК не является главным регулятором абсциссии, однако активно модулирует связанные с этим процессом реакции — закрытие устьиц и перераспределение ресурсов [115]. По мере накопления информации стало очевидно, что АБК является универсальным гормоном стресса, координирующим ответы растений на засуху, засоление, экстремальные температуры, токсичность тяжелых металлов и другие абиотические воздействия [11, 56, 96, 111].

Уникальный статус АБК в гормональной системе растений подтверждается масштабом ее влияния на геном: по данным транскриптомных исследований, под контролем этого гормона находится около 15% всех генов [29, 32]. АБК функционирует как ключевой регуляторный узел, определяющий приоритет между ростовыми процессами и стрессовым ответом. В оптимальных условиях ее уровень остается низким, что позволяет доминировать гормонам роста — ауксином и гиббереллинам. При возникновении стресса синтез АБК резко активируется на транскрипционном уровне, инициируя быструю перестройку клеточного метаболизма [18, 108] (рис. 2).

Защитное действие АБК реализуется через несколько взаимосвязанных механизмов:

1. Регуляция водного обмена — стимуляция закрытия устьиц для минимизации потерь воды [51, 87, 83, 90].
2. Индукция синтеза защитных соединений — накопление LEA-белков, осмопротекторов и антиоксидантов, стабилизирующих клеточные структуры и нейтрализующих активные формы кислорода (АФК) [7, 24, 29, 87].
3. Активация генов стресс-толерантности, в частности, генов белков теплового шока (БТШ), предотвращающих денатурацию и агрегацию белков и обеспечивающих протеомную стабильность [55, 112].
4. Подавление энергозатратных ростовых процессов — временное ингибирование деления и растяжения клеток для сохранения ресурсов в неблагоприятный период [98, 119, 122].

Таким образом, АБК выступает в роли главного физиологического «переключателя», который в условиях стресса подавляет ростовые программы и одновременно активирует комплекс защитных реакций, оптимизируя выживание растения. Именно это глубокое понимание природной роли АБК послужило мощным стимулом для нового направления исследований, связанного с возможностью использования гормона в качестве внешнего регулятора устойчивости.

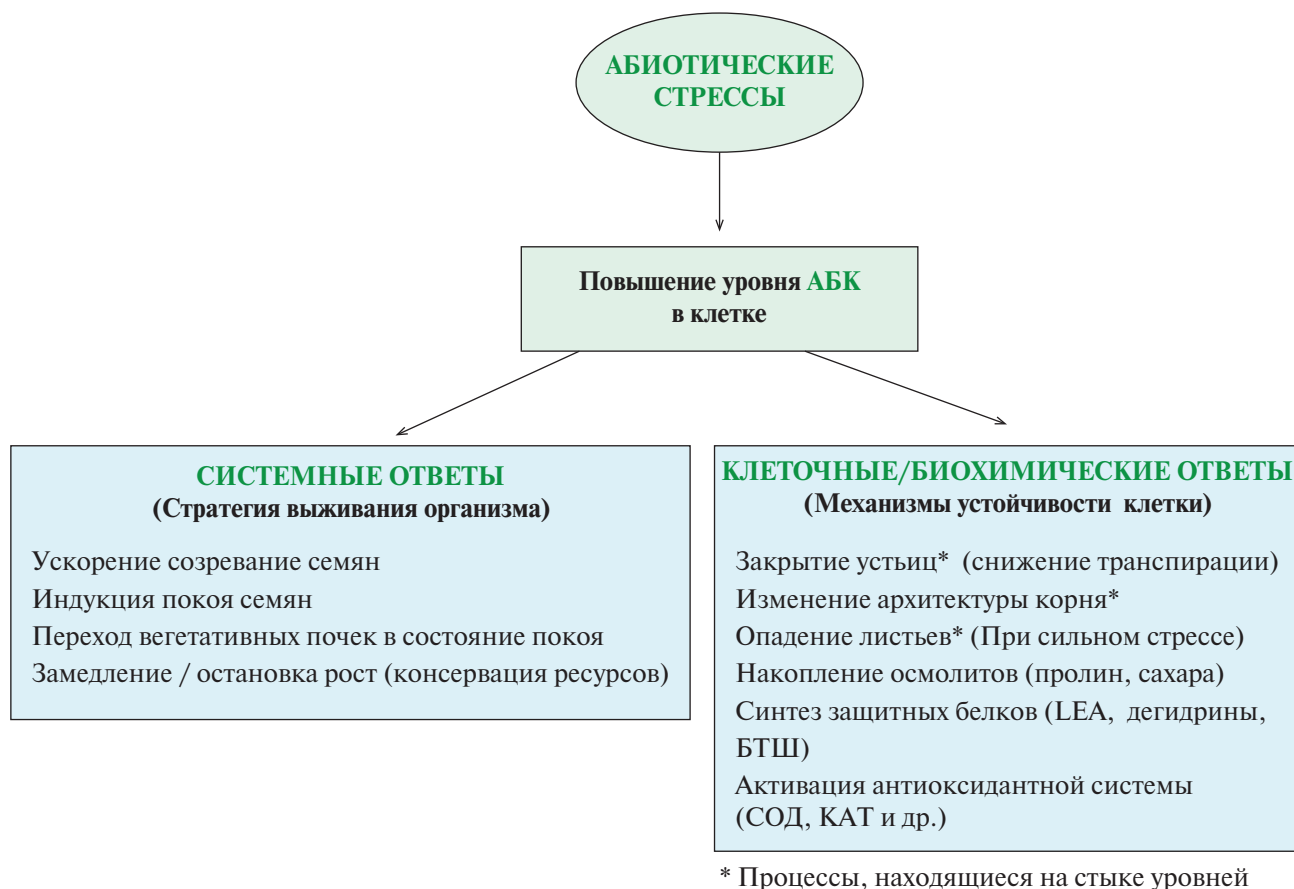


Рис. 2. Основные физиологические и биохимические ответы растений, индуцируемые АБК при стрессе
Fig. 2. Major physiological and biochemical responses of plants induced by ABA under stress

В последние годы внимание ученых все больше смещается от изучения эндогенной роли АБК к исследованию возможностей ее экзогенного применения как перспективного инструмента управления стрессоустойчивостью. Обработка сельскохозяйственных культур синтетическими аналогами или природной АБК позволяет целенаправленно активировать сигнальные пути, фактически «подготавливая» растение к встрече со стрессом [52, 54, 82, 87]. Защитное действие экзогенной АБК реализуется через комплекс взаимосвязанных физиолого-молекулярных изменений: от быстрых реакций (например, закрытие устьиц) до долгосрочной адаптации, включающей накопление осмолитов, активацию антиоксидантных ферментов и экспрессию стресс-регулирующих генов [54, 93, 74, 110].

Важно подчеркнуть, что адаптация растений к неблагоприятным условиям не определяется изолированным действием какого-либо одного фитогормона, а представляет собой сложный процесс, регулируемый сетью их перекрестных взаимодействий (рис. 3).

Сигнальный каскад АБК тесно интегрирован с путями, опосредованными другими регуляторными молекулами [17, 96]. Классическим примером служит антагонизм АБК и гиббереллинов: первый подавляет рост, активируя стратегии выживания, тогда как вторые стимулируют ростовые процессы. Более подробно вопросы взаимодействия фитогормонов в стрессовых условиях рассмотрены в предыдущей работе [17], а также в работах других исследователей [56, 76, 81, 96].

Кроме того, в естественной среде растения редко сталкиваются с изолированным действием какого-либо одного стрессового фактора. Гораздо чаще они подвергаются комбинированному влиянию, например одновременному воздействию засухи и жары. Принципиально важно, что физиологические и молекулярные ответы на комбинированные стрессы не являются простой суммой реакций на каждый фактор в отдельности, что требует глубокого изучения сложных взаимодействий между различными сигнальными путями [42, 72, 108]. Учет таких взаимодействий представляет собой важную задачу.

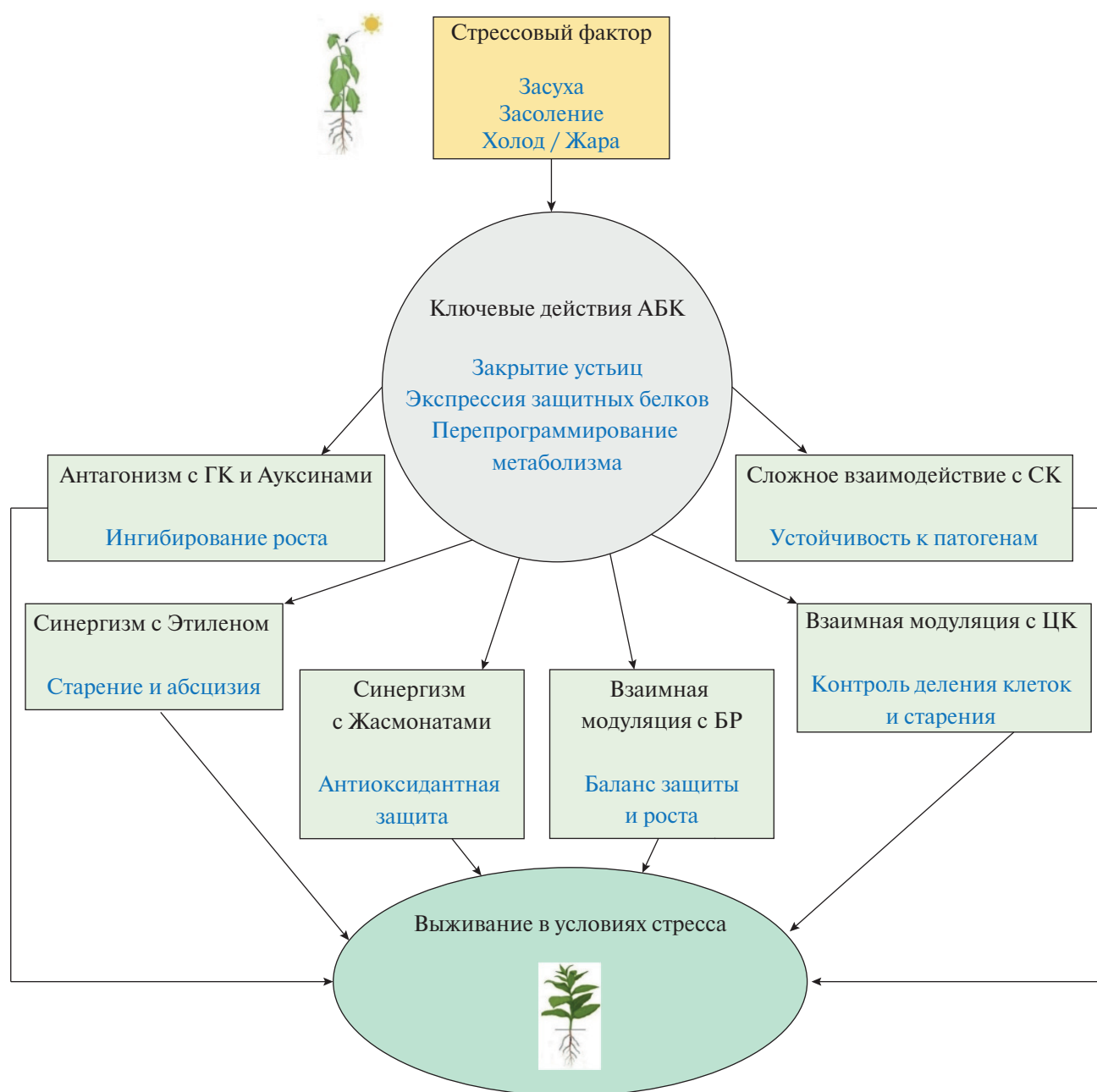


Рис. 3. Перекрестные взаимодействия сигнального пути АБК с другими фитогормональными системами в условиях стресса: ГК – гиббереллины, СК – салициловая кислота, ЦК – цитокинины, БР – брассиностероиды

Fig. 3. Cross-talk of the ABA signaling pathway with other phytohormonal systems under stress conditions: GA – gibberellins, SA – salicylic acid, CK – cytokinins, BR – brassinosteroids

Формирование устойчивости растений — это сложный мультигенный признак, контролируемый множеством генов, распределенных по разным локусам генома [116]. Расшифровка молекулярных механизмов, лежащих в основе стрессоустойчивости, является ключом к созданию новых стратегий ее повышения. В условиях ускоряющихся климатических изменений традиционные подходы,

включая селекцию, зачастую не успевают за ростом требований к адаптивности культур, что диктует необходимость разработки инновационных, быстродействующих методов управления стрессоустойчивостью растений. Фитогормональная регуляция в этом контексте открывает уникальные практические возможности.

Несмотря на растущий объем экспериментальных данных, подтверждающих эффективность экзогенной АБК в повышении устойчивости к различным стрессам, в литературе до сих пор отсутствует целостное представление о многих аспектах этого явления. Существует потребность в систематизации знаний о механизмах действия экзогенной АБК, которые могут отличаться от механизмов, реализуемых эндогенным гормоном. Особого внимания заслуживают вопросы эффективности применения АБК для разных видов культур и типов стресса, оптимальных концентраций, сроков обработки, а также возможных негативных последствий.

Целью настоящего обзора является комплексный анализ современных научных данных о роли эндогенной и экзогенной АБК в формировании устойчивости растений к абиотическим стрессам. Основное внимание уделяется обобщению известных молекулярных и физиологических механизмов действия АБК с особым акцентом на ее способность стимулировать закрытие устьиц, активировать антиоксидантную систему и индуцировать синтез защитных белков. Такая систематизация не только углубит теоретическое понимание гормональной регуляции стресса, но и будет способствовать разработке эффективных и безопасных биотехнологических приемов на основе АБК для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур в неблагоприятных условиях.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ БИОСИНТЕЗА И СИГНАЛИНГА АБК

Для полного понимания роли АБК в формировании устойчивости к стрессам необходимо рассмотреть ее биосинтез и механизм действия, которые представляют собой сложные, строго регулируемые процессы.

Биосинтез АБК и его регуляция. Биосинтез АБК представляет собой каскад ферментативных реакций, инициируемый в хлоропластах. Исходным субстратом служит β -каротин. Ключевым и лимитирующим этапом пути является окислительное расщепление 9-*цис*-неоксантина под действием фермента 9-*цис*-эпоксикаротиноиддиоксигеназы (*NCED*) с образованием ксантоксина. Последующие преобразования ксантоксина в АБК происходят уже в цитозоле [103, 104]. Современные представления о биосинтезе АБК претерпели изменения. Если ранее считалось, что гормон синтезируется преимущественно в корнях, то теперь установлено, что его активный синтез происходит и в побегах, в частности, в клетках сосудистой ткани. Это позволяет растению осуществлять локальную регуляцию устьичной проводимости и водного обмена в ответ на стресс [103]. Регуляция биосинтеза осуществляется преимущественно на уровне транскрипции генов семейства *NCED*, чле-

ны которого демонстрируют тканеспецифичную и онтогенетически зависимую экспрессию. Например, *NCED2* и *NCED3* активно экспрессируются в вегетативных органах (корни, листья) в ответ на обезвоживание, но слабо — во время развития семян. В то же время *NCED5*, *NCED6* и *NCED9* играют решающую роль на поздних стадиях созревания семян, обеспечивая накопление АБК, необходимое для введения зародыша в состояние покоя [57].

Передача сигнала АБК: ключевые компоненты. На молекулярном уровне АБК регулирует экспрессию генов посредством сложной сигнальной цепи, центральными компонентами которой являются рецепторы, фосфатазы и киназы. Передача сигнала начинается со связывания АБК с рецепторами семейства *PYR/PYL/RCAR* (например, *PYR1*, *PYL1*, *RCAR1*) [30, 60, 80, 106]. Это событие инициирует каскад реакций, известный как «инвертированная модель» сигналинга АБК [75, 80].

1. Связывание АБК с рецепторами *PYR/PYL/RCAR* приводит к изменению их конформации.
2. Инактивация протеинфосфатаз *PP2C*. Образувавшийся комплекс «гормон–рецептор» связывает и ингибирует негативные регуляторы пути — протеинфосфатазы типа 2C (*PP2C*).
3. Активация протеинкиназ *SnRK2*. В отсутствие ингибирующего действия *PP2C* происходит аутофосфорилирование и активация киназ семейства *SnRK2* (*Sucrose non-fermenting1-Related protein Kinase 2*).
4. Фосфорилирование нижележащих мишеней. Активированные киназы *SnRK2* фосфорилируют множество субстратов, включая транскрипционные факторы (например, *AREB/ABF*), которые связываются с *ABA-responsive elements (ABRE)* в промоторах генов-мишеней и индуцируют их экспрессию.

Упрощенная схема этого основного сигнального пути:

АБК + рецепторы *PYR/PYL/RCAR* → инактивация *PP2C* → активация *SnRK2* → фосфорилирование *AREB/ABF* → связывание с *ABRE* в промоторах → индукция экспрессии генов

Следует отметить, что стрессовый ответ растений включает как описанные выше АБК-зависимые, так и АБК-независимые сигнальные пути [30, 44]. Кроме того, несмотря на значительный прогресс, многие аспекты регуляции АБК-сигналинга, включая механизмы отрицательной обратной связи и перекрестные взаимодействия с другими гормональными путями, остаются предметом интенсивных исследований [103].

КЛЮЧЕВЫЕ ПРОЦЕССЫ, РЕГУЛИРУЕМЫЕ АБК В СТРЕССОВОМ ОТВЕТЕ

Закрывание устьиц. АБК играет центральную роль в адаптации растений к засухе, запуская закрытие устьиц и тем самым снижая транспирацию для минимизации потерь воды. Этот критически важный для поддержания водного гомеостаза процесс реализуется через сложную каскадную систему сигнальной трансдукции, которая координирует изменения в ионном транспорте замыкающих клеток, приводящие к потере осмотического давления (тургора) и уменьшению их объема [40,51].

Ключевые этапы этого сигнального каскада включают:

Активация анионных каналов: АБК стимулирует открытие анионных каналов (проводящих Cl^- и NO_3^-), что инициирует деполяризацию плазматической мембраны.

Активация калиевых каналов: Деполяризация активирует калиевые каналы, направленные на выведение K^+ из клетки, что приводит к массивному оттоку катионов.

Ингибирование H^+ -АТФазы. Параллельно АБК подавляет активность протонной помпы (H^+ -АТФазы), снижая электрохимический градиент, необходимый для активного транспорта ионов.

Согласованное действие этих механизмов вызывает потерю осмотически активных ионов (K^+ и анионов), снижение осмотического давления и, как следствие, уменьшение объема замыкающих клеток. Это приводит к закрытию устьичной щели, что ограничивает газообмен (поступление CO_2 и выход O_2) и транспирацию [51]. Сигнальный путь АБК тонко модулируется вторичными мессенджерами, такими как ионы Ca^{2+} и АФК, которые регулируют активность ключевых ионных каналов, обеспечивая точную настройку ответа [51, 64]. Таким образом, детальное понимание молекулярных основ АБК-опосредованного закрытия устьиц создает фундамент для разработки биотехнологических стратегий, направленных на повышение засухоустойчивости сельскохозяйственных культур через таргетную регуляцию компонентов этого пути.

Стимуляция синтеза осмопротекторов. Помимо регуляции устьичной проводимости, АБК играет ключевую роль в осмотической адаптации, индуцируя экспрессию генов биосинтеза осмопротекторов — совместимых осмолитов [29]. Накопление этих соединений (пролина, глицин-бетаина, растворимых сахаров) в цитоплазме критически важно для защиты клеток от дегидратации и осмотического стресса, так как они поддерживают тургор, стабилизируют мембраны и макромолекулы, не нарушая их функции, что и определяет их совместимость [37]. Роль ключевых осмопротекторов, индуцируемых АБК.

1. Пролин. Значительное накопление этой аминокислоты при стрессе выполняет несколько функций: повышает осмотический потенциал цитоплазмы, способствуя удержанию воды, непосредственно стабилизирует структуру белков и мембран, а также выступает в роли антиоксиданта, нейтрализуя АФК [5].
2. Глицин-бетаин. Это производное глицина служит высокоэффективным осмолитом у многих видов растений [5, 120]. Его основная функция — защита нативного состояния ферментов и целостности клеточных мембран от повреждающего действия высоких концентраций солей и обезвоживания, предотвращая их денатурацию.
3. Растворимые сахара (сахароза, фруктоза, глюкоза). Увеличение пула растворимых сахаров является классическим адаптивным ответом и положительно коррелирует с уровнем стрессоустойчивости растений [9, 35, 86]. Сахара вносят основной вклад в поддержание клеточного тургора, стабилизируют макромолекулярные комплексы, а также служат доступным резервом энергии для поддержания базового метаболизма в неблагоприятных условиях [31, 53].

Таким образом, АБК-опосредованная индукция биосинтеза осмопротекторов формирует универсальный биохимический щит, который поддерживает осмотический и метаболический гомеостаз клетки в условиях водного дефицита и засоления.

Целенаправленная регуляция гормональной системы растений, в частности модуляция сигнального пути АБК, представляет собой одно из наиболее многообещающих направлений в агробиотехнологии для повышения стрессоустойчивости. Однако прямое управление синтезом эндогенной АБК в растениях остается сложной задачей. В этой связи применение экзогенной АБК выступает как эффективный экспериментальный и потенциальный агроприем, позволяющий целенаправленно активировать защитные программы. Будучи аналогом эндогенного гормона, экзогенная АБК демонстрирует выраженный положительный эффект, значительно повышая выживаемость растений в условиях дефицита влаги, засоления и температурных экстремумов.

ЭКЗОГЕННАЯ АБК И ЕЕ РОЛЬ В УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Применение экзогенной АБК, имитирующей естественный стрессовый сигнал, позволяет «опережающе» активировать защитные механизмы еще до наступления неблагоприятных условий или усилить их в разгар стресса. По своей сути, экзогенная АБК, как и эндогенная, регулирует баланс между ростом и стрессовой защитой, временно подавляя ростовые процессы в пользу устойчивости.

Данные, полученные на разных видах, подтверждают ее эффективность: обработка АБК повышала засухоустойчивость кукурузы за счет накопления глицин-бетаина и оптимизации водного статуса [120]; увеличивала морозостойкость винограда через аккумуляцию осмолитов и ингибирование роста [48]; а у пшеницы в условиях дефицита влаги стимулировала ремобилизацию углеводов в зерно, что потенциально способствует сохранению урожайности без потери качества белка [105].

Хотя основные принципы передачи сигнала (связывание с рецепторами PYR/PYL, активация киназ SnRK2, регуляция транскрипции генов и ионных каналов) общие для эндогенной и экзогенной АБК, между ними существуют важные нюансы [88]. Ключевые различия связаны с пространственно-временной динамикой гормона, особенностями его метаболизма и тканеспецифичностью восприятия (табл. 1).

Таблица 1. Сходства и различия в механизмах действия эндогенной и экзогенной АБК

Table 1. Similarities and differences in the mechanisms of action of endogenous and exogenous ABA

Критерий	Эндогенная АБК	Экзогенная АБК	Общие механизмы
Синтез и распределение	Локальный синтез (напр., в сосудистой ткани). Транспорт в целевые клетки	Нефизиологичные градиенты концентрации. Возможен перекос в тканевом распределении	—
Метаболизм	Строгий контроль: синтез через изопреноидный путь; деградация 8'-гидроксилированием	Может накапливаться из-за несоответствия естественным темпам утилизации	—
Рецепция и передача сигнала	Активация рецепторов PYR/PYL/RCAR в физиологических диапазонах	Перенасыщение рецепторов. Дисбаланс межклеточного ответа	Связывание с PYR/PYL/RCAR. Активация SNRK2. Регуляция генов и ионных каналов.
Физиологические эффекты	Долгосрочная адаптация (напр., устойчивость к засухе)	Краткосрочные эффекты (напр., закрытие устьиц). Риск ингибирования роста	Регуляция устьичной проводимости. Изменение тургора клеток

Эффективность же практического применения экзогенной АБК сильно варьирует и зависит от целого ряда факторов: вида растения, типа и интенсивности стресса, концентрации и способа доставки гормона, а также его взаимодействия с другими фитогормонами. Несмотря на очевидный потенциал экзогенной АБК как инструмента для модуляции стрессоустойчивости, для ее широкого внедрения необходима дальнейшая оптимизация протоколов применения. Разработка научно обоснованных регламентов использования экзогенной АБК является ключом к реализации биотехнологического потенциала этого фитогормона для адаптации сельского хозяйства к изменяющемуся климату и обеспечения продовольственной безопасности.

РАЗЛИЧИЯ В МЕХАНИЗМАХ ДЕЙСТВИЯ ЭНДОГЕННОЙ И ЭКЗОГЕННОЙ АБК

Несмотря на общность основных принципов передачи сигнала, применение экзогенной АБК имеет ряд фундаментальных отличий от действия эндогенного гормона, что может приводить к разным физиологическим последствиям (табл. 1).

Пространственно-временная динамика.

- **Эндогенная АБК** синтезируется *in situ* в ответ на стресс (например, в сосудистых тканях при засухе) и затем транспортируется в клетки-мишени (например, в замыкающие клетки устьиц), что обеспечивает локальную и строго контролируемую сигнализацию в соответствии с актуальными потребностями растения [76, 77, 83].

- **Экзогенная АБК** вносится извне, что часто приводит к созданию нефизиологических концентраций в определенных тканях и нарушению естественных градиентов гормона. Это, в свою очередь, может вызывать неспецифические эффекты и активировать сигнальные пути, не задействованные при естественной стрессовой реакции [88].

Метаболизм и деградация.

- **Эндогенная АБК** находится под строгим контролем клеточного метаболизма, включая регулируемый биосинтез (через изопреноидный путь) и катаболизм (в основном через 8'-гидроксилирование) [25, 77, 106].
- **Метаболизм экзогенной АБК** может существенно отличаться. Растение может не обладать достаточной емкостью для быстрой инактивации больших количеств введенного извне гормона, что приводит к изменению его периода полужизни и длительному поддержанию высокой концентрации в тканях [88].

Восприятие и передача сигнала

- **Эндогенная АБК** воспринимается в контексте тонко настроенных клеточных механизмов, адаптированных к физиологическим колебаниям ее уровня [28, 77, 106].
- **Высокие концентрации экзогенной АБК** могут вызывать сверхактивацию сигнального пути за счет насыщения рецепторов семейства PYR/PYL/RCAR и последующей нефизиологически сильной активации киназ SnRK2 [75, 80]. Кроме того, экзогенное введение нарушает тканеспецифичный баланс восприятия и локальной регуляции АБК, характерный для разных органов [88].

Долгосрочные эффекты

- **Эндогенная АБК** является компонентом долгосрочных адаптивных программ, регулируя перестройку метаболизма и развитие растений в условиях хронического стресса [19, 76].
- **Экзогенная АБК** преимущественно применяется для исследования или индукции краткосрочных реакций (например, закрытия устьиц). Ее длительное использование может приводить к негативным последствиям, таким как хроническое ингибирование роста [4, 59, 88] (см. табл. 1).

Таким образом, ключевые различия между эндогенной и экзогенной АБК лежат в сферах пространственно-временной регуляции, метаболического контроля и тонкости восприятия сигнала. Для минимизации артефактов и достижения желаемого физиологического эффекта при экспериментальном или агротехническом применении экзогенной АБК критически важно тщательно подбирать дозу, способ и время обработки.

РОЛЬ ЭКЗОГЕННОЙ АБК В АКТИВАЦИИ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ПРИ СТРЕССЕ

Окислительный стресс и антиоксидантная защита растений. Абиотические стрессы (засуха, засоление, экстремальные температуры) приводят к резкому усилению генерации АФК в клетках растений, таких как супероксид-анион ($O_2^{\bullet -}$), пероксид водорода (H_2O_2) и гидроксильный радикал ($\bullet OH$). Обладая высокой реакционной способностью, АФК вызывают окислительные повреждения ключевых биомолекул: перекисное окисление липидов мембран, денатурацию белков и повреждение нуклеиновых кислот, что в совокупности нарушает клеточный гомеостаз и может привести к гибели клетки [72]. В условиях стресса уровень окислительного стресса возрастает в разы [49, 92, 102].

Для нейтрализации АФК растения эволюционно сформировали сложную многоуровневую антиоксидантную систему, включающую ферментативное и неферментативное звенья [26, 49, 72, 118] (рис. 4).

Ферментативная защита основана на координированном действии ключевых ферментов.

- **Супероксиддисмутаза (СОД)** катализирует дисмутацию супероксид-аниона в перекись водорода ($2 O_2^{\bullet -} + 2 H^+ \rightarrow H_2O_2 + O_2$).
- **Каталаза (КАТ) и аскорбатпероксидаза (АПО)** детоксицируют H_2O_2 . КАТ разлагает ее на воду и молекулярный кислород, эффективно работая при высоких концентрациях субстрата (например, в пероксисомах). АПО восстанавливает H_2O_2 до воды, используя аскорбиновую кислоту в качестве донора электронов, и играет ключевую роль в хлоропластах и цитозоле при низких концентрациях пероксида.
- **Глутатионредуктаза (ГР)** поддерживает пул восстановленного глутатиона (GSH), необходимого для функционирования аскорбат-глутатионного пути и прямой нейтрализации АФК.
- **Неферментативная защита** обеспечивается низкомолекулярными антиоксидантами: аскорбиновой кислотой, глутатионом, каротиноидами, фенольными соединениями (флавоноидами, фенольными кислотами) и осмопротекторами (например, пролином), которые способны напрямую взаимодействовать с АФК и активными радикалами, обрывая цепные реакции окисления [49].

АБК как системный регулятор антиоксидантного ответа. Современные исследования однозначно указывают на то, что АБК выполняет функцию центрального регулятора этой защитной системы в условиях стресса [20, 50, 78]. Важнейшим механизмом ее действия является активация ферментативного звена защиты. Экзогенная АБК индуцирует экспрессию генов, кодирующих

ключевые антиоксидантные ферменты, такие как СОД, КАТ, АПО и ГР [22, 47, 50, 63]. Это приводит к усилению антиоксидантного потенциала клетки и ее способности поддерживать редокс-гомеостаз под действием абиотических стрессоров (рис. 4). Исследования, проведенные на кукурузе в условиях засухи, показали, что обработка АБК приводит к значительному снижению уровня окислительного стресса [47]. Это проявлялось в снижении содержания ключевых стрессовых маркеров: перекиси

водорода (H_2O_2), малонового диальдегида (МДА) и относительной утечки электролитов. МДА, являясь конечным продуктом перекисного окисления липидов, способен повреждать ферменты и мембранные системы, что усугубляет стрессовое состояние. Авторы объяснили наблюдаемый защитный эффект активацией АБК аскорбат-глутатионного пути (Фойер–Холливелла–Асада) — ключевого антиоксидантного пути растений (рис. 5) [47].

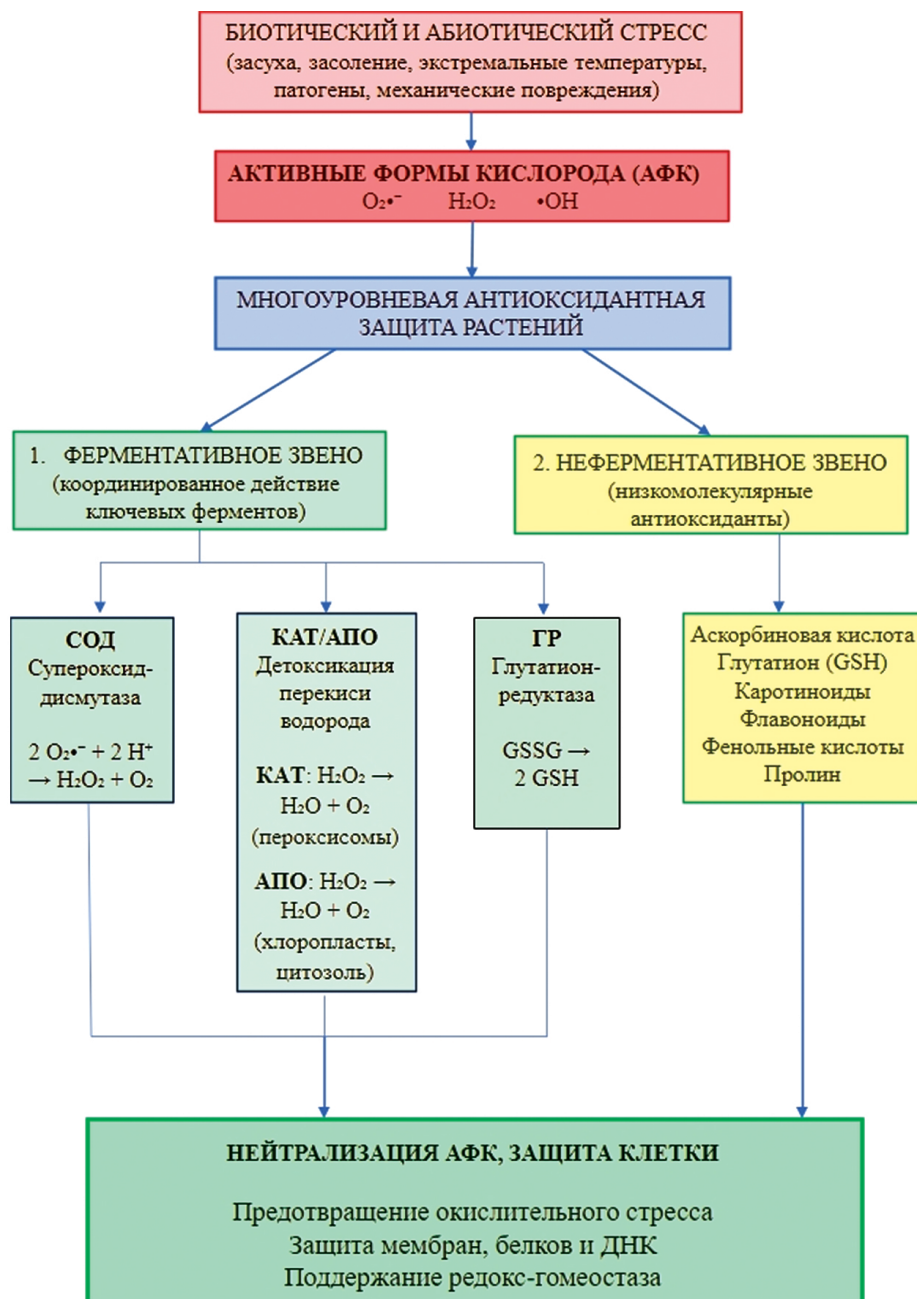


Рис. 4. Схема формирования окислительного стресса у растений и компонентов антиоксидантной защиты
Fig. 4. Scheme of oxidative stress formation in plants and components of antioxidant defense

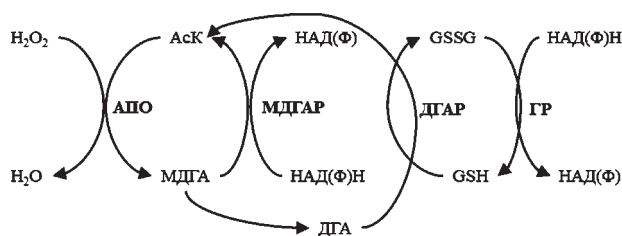


Рис. 5. Схема аскорбат-глутатионного пути (из [75] с модификацией)

АсК — аскорбиновая кислота; ДГА — дегидроаскорбат; МДГА — моно-дегидроаскорбат; АПО — аскорбат-пероксидаза, МДГАР — моно-дегидроаскорбат-редуктаза; ДГАР — дегидроаскорбат-редуктаза; ГР — глутатион-редуктаза. НАД(Ф)Н/НАД(Ф) — восстановленная и окисленная формы никотинамидадениндинуклеотидфосфата; GSH и GSSG — восстановленная и окисленная формы глутатиона

Fig. 5. Scheme of the ascorbate-glutathione pathway (modified from [75]) AsA — ascorbic acid; DHA — dehydroascorbate; MDA — monodehydroascorbate; APX — ascorbate peroxidase; MDHAR — monodehydroascorbate reductase; DHAR — dehydroascorbate reductase; GR — glutathione reductase. NAD(P)H/NAD(P)⁺ — reduced and oxidized forms of nicotinamide adenine dinucleotide phosphate; GSH and GSSG — reduced and oxidized forms of glutathione

Обработка абсцизовой кислотой предотвращает ингибирование работы этого пути, обычно вызываемое стрессом. Она усиливает экспрессию генов, кодирующих ключевые ферменты: моно-дегидроаскорбатредуктазу (МДГАР, MDHAR) и дегидроаскорбатредуктазу (ДГАР, DHAR). Соответственно, повышалась активность как этих ферментов, так и аскорбат-пероксидазы (АПО, APX) и глутатион-редуктазы (ГР, GR). Кроме того, обработка АБК увеличивала общий пул восстановленных антиоксидантов — аскорбиновой кислоты (АсК) и глутатиона (GSH) — и поддерживала оптимальное соотношение их восстановленных и окисленных форм (АсК/ДГА и GSH/GSSG). Совокупность этих изменений указывает на то, что АБК играет решающую роль в поддержании клеточного редокс-гомеостаза в условиях засухи, главным образом через активацию аскорбат-глутатионного пути [47]. Сходные эффекты экзогенной АБК были зарегистрированы у различных видов растений в условиях стресса. Так, у проростков скумпии кожаной (*Cotinus coggygria*) обработка АБК повышала активность КАТ, СОД и АПО, а также увеличивала содержание эндогенного гормона. Параллельно наблюдалось снижение интенсивности фотосинтеза, транспирации и содержания МДА, что в совокупности уменьшало повреждающее действие засухи [63]. Аналогичные изменения активности антиоксидантных ферментов (СОД, АПО, КАТ) под действием АБК были отмечены у ели шероховатой (*Picea asperata*) в условиях водного дефицита [23], а также у яровой пшеницы, где

обработка АБК (10 мкМ) снижала уровень АФК и защищала мембраны от окислительного повреждения [22]. У проростков риса предобработка АБК (10 мкМ) усиливала активность СОД, АПО и КАТ, смягчая негативные последствия щелочного стресса [66]. В работе Яо и соавт. [118] на *Platycladus orientalis* было показано, что обработка АБК (1 мкМ) при окислительном стрессе, индуцированном H₂O₂, значительно усиливает активность ключевых антиоксидантных ферментов (Cu/Zn-СОД, КАТ, ГР, АПО) и экспрессию соответствующих генов, одновременно снижая уровень МДА. Сходным образом, предварительная обработка листьев чая экзогенной АБК повышала содержание хлорофилла и пролина, снижала перекисное окисление липидов и, как следствие, увеличивала засухоустойчивость растений [124]. Совокупность приведенных данных подтверждает ключевую роль АБК в активации антиоксидантной защиты и регуляции экспрессии стресс-индуцируемых генов, что обеспечивает долгосрочную адаптацию растений к неблагоприятным условиям. Несмотря на многочисленные доказательства защитной роли экзогенной АБК, в литературе имеются данные о том, что в некоторых случаях (высокие концентрации, определенные генотипы) обработка абсцизовой кислотой может усиливать стрессовые повреждения или избыточно подавлять ростовые процессы [4, 23, 48]. В частности, низкие концентрации гормона (0.1–1 мкМ), как правило, стимулируют активность антиоксидантных ферментов, тогда как концентрации АБК выше 50–100 мкМ в ряде исследований приводили к усилению генерации АФК, способных повреждать белки, липиды и ДНК [20, 45]. Это подчеркивает необходимость тщательного подбора концентраций и учета видовой и сортовой специфичности при разработке протоколов применения экзогенной АБК. Таким образом, экзогенная АБК выступает мощным многоуровневым регулятором антиоксидантной системы растений, действуя на уровне транскрипции генов (СОД, КАТ, АПО), посттрансляционной активации ферментов и поддержания клеточного редокс-гомеостаза через аскорбат-глутатионный путь [47, 63, 78]. Перспективным направлением для практического использования может стать комбинированное применение АБК с низкомолекулярными антиоксидантами (например, пролином или токоферолом) для достижения синергетического усиления стрессоустойчивости сельскохозяйственных культур.

РЕГУЛЯЦИЯ СИНТЕЗА ЗАЩИТНЫХ БЕЛКОВ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЭКЗОГЕННОЙ АБК

Одним из важных механизмов действия АБК является индукция синтеза широкого спектра защитных белков, которые обеспечивают устойчивость клеток и тканей к повреждающим факторам.

К ним относятся LEA-белки (Late Embryogenesis Abundant) и БТШ [43, 54, 91].

Индукция синтеза LEA-белков. Белки позднего эмбриогенеза (LEA-белки), первоначально обнаруженные на поздних стадиях развития семян, как оказалось, играют важную роль и в вегетативных тканях, участвуя в таких фундаментальных процессах, как рост, морфогенез и старение растений [8, 12, 43]. На основании особенностей аминокислотной последовательности их классифицируют на семь основных групп [7]. Ключевой функцией LEA-белков является защита клеточных структур при обезвоживании: они предотвращают агрегацию денатурированных белков, стабилизируют мембраны и защищают другие макромолекулы [13, 14, 94]. Предполагается, что этот эффект достигается за счет способности LEA-белков образовывать димеры и мультимерные комплексы, которые формируют своеобразный «молекулярный щит» вокруг чувствительных мишеней [94]. Экспрессия большинства генов LEA чувствительна к АБК и индуцируется под действием абиотических стрессов — засухи, засоления и низкой температуры [15, 67, 94]. Несмотря на прогресс в изучении, точные молекулярные механизмы, с помощью которых LEA-белки повышают стрессоустойчивость, остаются не до конца раскрытыми.

Экзогенная АБК служит мощным индуктором экспрессии генов, кодирующих LEA-белки, у различных видов растений. Например, обработка АБК в концентрации 50–100 мкМ приводила к значительному накоплению этих белков у кукурузы и табака, что напрямую коррелировало с повышением их устойчивости к засухе [68, 94]. У *Arabidopsis thaliana* АБК опосредует индукцию генов LEA-белков в ответ не только на водный дефицит, но и на низкотемпературный стресс. Этот механизм способствует стабилизации клеточных структур, поддержанию тургора и сохранению фотосинтетической функции [70]. Таким образом, стимуляция синтеза LEA-белков представляет собой один из ключевых путей, с помощью которого АБК формирует устойчивость к абиотическим стрессам [67, 68, 94].

Экзогенная АБК и синтез БТШ. Высокие температуры оказывают комплексное негативное воздействие на физиологические процессы растений, приводя к денатурации белков, нарушению целостности мембран, ингибированию фотосинтеза и, как следствие, к существенному снижению продуктивности сельскохозяйственных культур [3, 17, 36, 54].

Одним из ранних и ключевых событий в ответ на тепловой стресс является быстрое повышение уровня АБК. Этот гормон способствует поддержанию водного баланса и формированию термотолерантности, регулируя работу устьиц и активируя антиоксидантную защиту [3, 18, 41,

123]. Параллельно с гормональной перестройкой тепловой стресс индуцирует экспрессию генов, кодирующих БТШ (heat shock proteins, Hsps) — эволюционно консервативное семейство шаперонов, играющих центральную роль в поддержании клеточного гомеостаза и предотвращении гибели клеток в экстремальных условиях [3, 34, 33, 55, 109] (рис. 6).

У растений идентифицировано несколько основных классов БТШ, различающихся по молекулярной массе и функциям: Hsp100, Hsp90, Hsp70, Hsp40 и малые БТШ (sHsp) [73, 84, 89]. Белки семейства Hsp100 (также известные как Clp, казеинолитические протеазы) специализируются на растворении токсичных белковых агрегатов и включают подсемейства ClpA, ClpB, ClpC, ClpD, ClpX, ClpM, ClpN и ClpY [1, 95, 97]. Наиболее многочисленную и динамичную подгруппу составляют малые БТШ (sHsp) с молекулярной массой от 12 до 42 кДа. Большинство из них практически не обнаруживаются в нормальных условиях, но их экспрессия быстро и значительно усиливается в ответ на действие различных стрессоров, включая не только тепловой шок, но также засоление, засуху, холод и обработку экзогенной АБК [79, 99, 100, 117].

Защитное действие БТШ реализуется через несколько взаимосвязанных молекулярных механизмов, направленных на сохранение структурной и функциональной целостности наиболее уязвимых клеточных компонентов (рис. 6).

1. Шаперонная функция: предотвращение агрегации денатурированных белков. В условиях теплового стресса водородные и гидрофобные связи, стабилизирующие нативную трехмерную структуру белков, разрушаются, что приводит к их разворачиванию и агрегации. БТШ, особенно представители семейств Hsp70 и sHSP, связываются с гидрофобными участками денатурированных полипептидов, экранируя их и предотвращая неспецифическую агрегацию [6, 71, 100]. Этот механизм служит первой линией защиты, сохраняя протеом клетки в функциональном состоянии.
2. Рефолдинг поврежденных белков. Если денатурации избежать не удалось, в дело вступают шаперонные сети. Кооперативное действие Hsp40, Hsp70 и Hsp100 позволяет распознавать неправильно свернутые белки и, используя энергию АТФ, последовательно восстанавливать их нативную конформацию [71]. Эта функция имеет решающее значение для возобновления нормальных клеточных процессов после прекращения стрессового воздействия, как было подробно описано в классической работе Вирлинг [109].
3. Утилизация необратимо поврежденных белков. Накопление нефункциональных

- белковых агрегатов токсично для клетки, так как нарушает внутриклеточный транспорт и может индуцировать апоптоз. БТШ семейства Hsp100 (например, ClpV у растений) способны дизагрегировать такие кластеры, подготавливая их к последующей деградации протеасомами [73]. Таким образом, БТШ выполняют роль молекулярных «санитаров», очищая цитоплазму и органеллы от потенциально опасных структур.
4. Стабилизация мембран и защита фотосинтетического аппарата. Помимо защиты протеома, БТШ локализируются в хлоропластах и митохондриях, где они предотвращают переход липидов

мембран в жидкокристаллическое состояние и стабилизируют ключевые белковые комплексы фотосистем I и II, поддерживая тем самым эффективность фотосинтеза в условиях стресса [99].

5. Опосредованная активация антиоксидантной защиты. Тепловой стресс неизбежно сопровождается усилением генерации АФК. БТШ способствуют поддержанию активности ключевых антиоксидантных ферментов (СОД, АПО), снижая уровень окислительного стресса и предотвращая вторичные повреждения макромолекул [6, 71, 100].

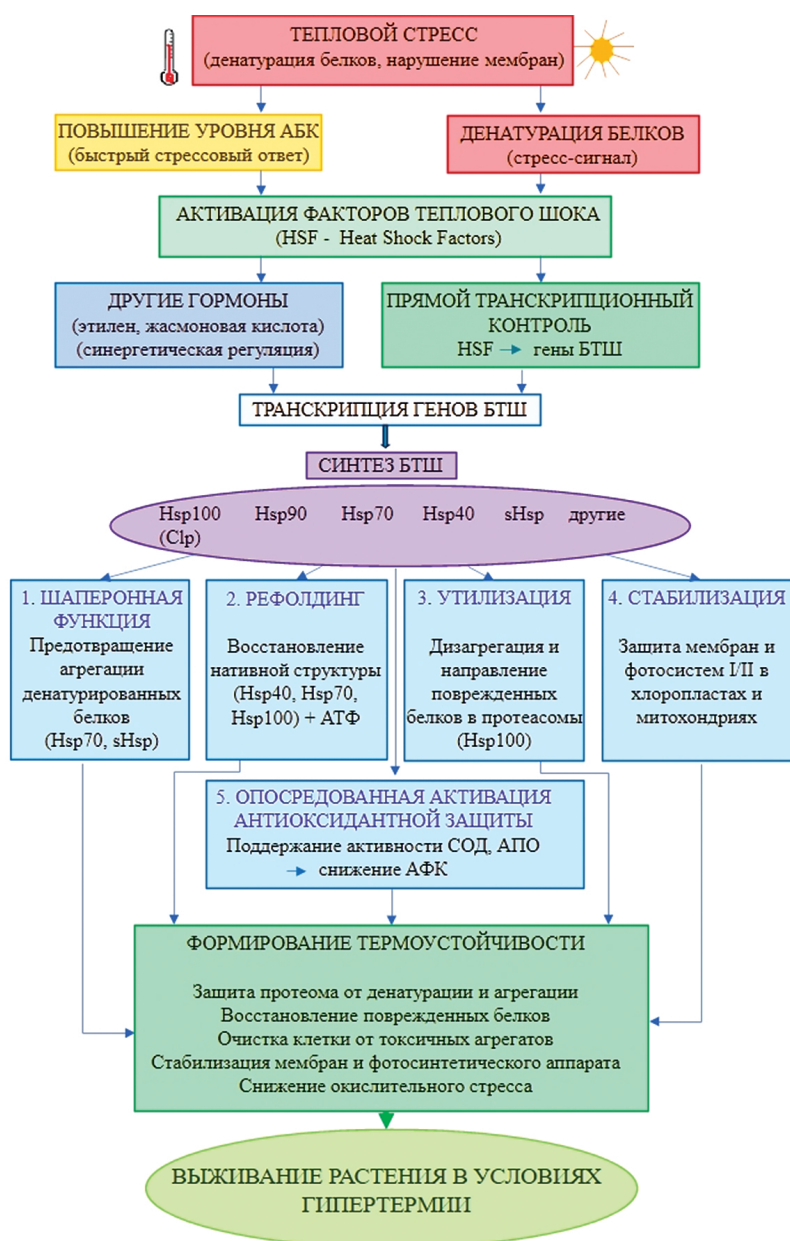


Рис. 6. Роль АБК в индукции синтеза БТШ и формировании термоустойчивости растений

Fig. 6. Role of ABA in the induction of heat shock protein (HSP) synthesis and the formation of plant thermotolerance

Таким образом, многофункциональность БТШ — от непосредственной защиты и восстановления белков до стабилизации мембран и модуляции окислительного гомеостаза — делает их незаменимым элементом системы термоустойчивости растений, обеспечивающим выживание в условиях глобальных климатических изменений. В современной физиологии растений активное внимание уделяется роли экзогенной АБК не только как классического гормона стресса, регулирующего водный обмен и антиоксидантную защиту, но и как важного индуктора шаперонной сети, что вносит существенный вклад в формирование комплексной термотолерантности. Несмотря на то, что молекулярные детали этого процесса продолжают уточняться, уже установлены ключевые звенья АБК-опосредованной регуляции синтеза БТШ:

1. **Прямой транскрипционный контроль.** АБК активирует факторы теплового шока (HSF, Heat Shock Factors), которые связываются с промоторами генов Hsp и стимулируют их экспрессию [113, 114].
2. **Гормональная интеграция сигналов.** Сигнальный путь АБК тесно переплетается с каскадами других стрессовых фитогормонов, в частности этилена и жасмоновой кислоты, формируя синергическую регуляторную сеть, которая усиливает и модулирует ответ растения на тепловой стресс [2].

Таким образом, АБК выступает не только триггером, запускающим защитные механизмы, но и интегратором, координирующим работу генов теплового шока в рамках общегормонального ответа на гипертермию, что обеспечивает формирование эффективной и сбалансированной стрессоустойчивости.

Влияние экзогенной АБК на протеом и экспрессию стрессовых белков. Экзогенная АБК запускает комплексный защитный ответ, что находит прямое отражение в значительных изменениях протеома растений. Например, протеомный анализ проростков риса, подвергнутых солевому стрессу, показал, что предварительная обработка АБК индуцирует усиленный синтез более 40 белков [62]. Среди них — ключевые ферменты энергетического метаболизма, компоненты антиоксидантной системы, а также белки, участвующие в передаче сигналов. Эти изменения демонстрируют плейотропную роль АБК, координирующей различные адаптационные механизмы для поддержания клеточного гомеостаза. С одной стороны, гормон усиливает синтез сигнальных белков, улучшая способность клетки распознавать стресс. С другой — активирует энергетический метаболизм, обеспечивая необходимый для защитных реакций запас АТФ [62]. Таким образом, АБК действует как интегратор, согласующий работу отдельных защитных программ, что и лежит в основе успешной адаптации.

Активация синтеза БТШ как ключевой механизм защитного действия. Одним из центральных механизмов защитного действия АБК является ее способность индуцировать экспрессию генов, кодирующих БТШ. АБК запускает сигнальный каскад, приводящий к активации специфических транскрипционных факторов, которые связываются с промоторами генов основных БТШ, таких как Hsp70. Последующее повышение уровня мРНК и, соответственно, синтеза белка Hsp70 имеет фундаментальное значение для выживания клетки в условиях гипертермии [27, 39, 101, 107]. Экзогенная АБК эффективно повышает уровень Hsp70 у различных видов растений (кукуруза, табак, огурец) как в стрессовых, так и в оптимальных условиях [16, 46, 42, 121, 126]. Этот ключевой шаперон играет критическую роль в поддержании протеостаза, предотвращая денатурацию и агрегацию белков. Более того, между сигналом АБК и стрессовым ответом наблюдается синергизм: например, у огурца (*Cucumis sativus*) предобработка АБК, сама по себе индуцирующая Hsp70, при последующем тепловом шоке приводила к супераддитивному усилению его экспрессии [61]. У проростков кукурузы совместное действие экзогенной АБК (100 мкМ) и Hsp70 в условиях комбинированного стресса (засуха + жара) значительно повышало активность антиоксидантных ферментов [42]. Молекулярные механизмы, лежащие в основе протекторного действия предобработки АБК, были детально изучены на проростках риса при тепловом стрессе [65]. Помимо улучшения визуальных показателей устойчивости (снижение увядания, сохранение хлорофилла), АБК эффективно подавляла окислительный стресс. Это выражалось в снижении уровня АФК (супероксид-аниона $O_2^{\bullet-}$ и перекиси водорода H_2O_2), подавлении экспрессии генов NADPH-оксидаз (*OsRboh*s) и одновременном усилении активности генов антиоксидантной защиты. Кроме того, АБК проявляла антиапоптотический эффект, подавляя гены, связанные с программируемой гибелью клеток (*OsKOD1*, *OsCPI1*, *OsNAC4*), и активируя ген-супрессор гибели *OsB11*. Важно, что предобработка также координированно активировала ключевые гены белков теплового шока (*OsHSP23.7*, *OsHSP17.7*), их транскрипционных факторов (*OsHSF7*, *OsHsfA2a*) и генов биосинтеза самой АБК (*OsNCED3*, *OsNCED4*), что указывает на запуск самоусиливающегося защитного цикла [65]. Широта регуляторного влияния АБК на защитный протеом подтверждается и в контексте других стрессов. При щелочном стрессе предобработка АБК проростков риса индуцировала сверхэкспрессию не только классических АБК-чувствительных генов (*SalT*, *OsWsi18*), но и генов, ассоциированных с устойчивостью к ионному и осмотическому гомеостазу (*OsJRL*, *OsPEX11*, *OsNAC9*, *OsAKT1*, *OsHKT1*) [66]. Таким образом, индуцируя синтез БТШ, экзогенная АБК обеспечивает комплексную защиту

клетки, стабилизируя ключевые структуры — от растворимых ферментов до белковых комплексов мембран и цитоскелета. Изучение возможностей применения АБК для гормональной регуляции защитных систем растений — перспективное направление в исследованиях термоустойчивости. Этот ключевой стрессовый гормон демонстрирует высокую эффективность в индукции устойчивости к гипертермии. Многочисленные данные подтверждают, что экзогенная АБК действует двояко: через механизм перекрестной адаптации (предварительного закалывания), активируя синтез факторов теплового шока и другие защитные пути, и непосредственно смягчая стрессовые повреждения, например, защищая репродуктивные органы во время воздействия высокой температуры [58, 82, 85, 91, 111, 123]. Для формирования комплексного ответа на тепловой стресс АБК-зависимая сигнальная сеть интегрируется с другими гормональными системами, такими как пути салициловой кислоты и брассиностероидов [10, 58, 111]. Однако детали этой интеграции, включая ключевые транскрипционные факторы и особенности кросс-регуляции на разных этапах онтогенеза, изучены недостаточно и представляют собой важное направление для будущих исследований. Таким образом, АБК выступает центральным регулятором стрессового протеома, индуцируя синтез широкого спектра защитных белков. Эти белки обеспечивают стабилизацию клеточных структур, предотвращают агрегацию денатурированных белков и поддерживают метаболический гомеостаз. Одним из ключевых эффектов экзогенной АБК является повышение термотолерантности растений, которое в значительной степени опосредовано индукцией синтеза БТШ. АБК-индуцированные БТШ напрямую защищают клеточные компоненты от теплового повреждения и косвенно активируют другие защитные механизмы. Дальнейшая расшифровка молекулярных основ АБК-зависимой регуляции синтеза БТШ открывает новые возможности для целенаправленного повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к гипертермии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно сделать вывод о многогранной роли АБК как центрального регулятора устойчивости растений к широкому спектру стрессовых факторов. Проведенный анализ научных данных показывает, что АБК, выступая в качестве ключевого эндогенного сигнального гормона, объединяет комплекс физиологических и биохимических ответов, направленных на минимизацию повреждений и обеспечение выживания растений в неблагоприятных условиях от замыкания устьиц, предотвращающего потерю воды, до активации экспрессии генов стрессоустойчивости и индукции покоя. Эффективность защитного действия АБК определяется

не ее изолированным уровнем, а интеграцией в сложную гормональную сеть и тонкой перекрестной сигнализацией с другими фитогормонами — ауксинами, цитокининами, жасмонатами и др. Именно эта способность «определять» приоритеты и модулировать ответ делает АБК столь универсальным регулятором.

Интеграция фундаментальных знаний о молекулярных механизмах АБК-сигналинга с современными агrobiотехнологическими подходами дает возможность создания нового поколения стресс-протекторных препаратов на основе АБК и ее синтетических аналогов. Такие разработки, наряду с селекцией сортов с оптимизированным гормональным статусом, способны стать основой для адаптации растениеводства к условиям возрастающей нестабильности климата. В условиях глобального изменения климата, сопровождающегося учащением засух, экстремальных температур, засоления, проблема сохранения продуктивности сельскохозяйственных культур приобретает большее значение. В этом контексте изучение эндогенной АБК как природного механизма адаптации и возможностей ее экзогенного применения становится не просто академическим интересом, а стратегической задачей. В обзоре выделено сходство в механизмах действия эндогенной и экзогенной АБК, которое заключается в активации общих сигнальных путей и регуляторных сетей. Вместе с тем экзогенное внесение АБК предоставляет возможность для более контролируемого воздействия на физиологическое состояние растений, позволяя преодолевать естественные ограничения эндогенного синтеза и своевременно индуцировать защитные механизмы. Различия в эффективности и продолжительности действия, а также в масштабе ответов зависят от концентрации АБК, способа ее внесения и вида растения.

В настоящее время коммерческие препараты на основе АБК уже применяются в сельском хозяйстве некоторых стран, что подтверждает практическую реализуемость биотехнологического потенциала этого фитогормона [82]. Наряду с этим активно ведутся разработки препаратов нового поколения — фитостимуляторов, избирательно модулирующих сигнальный путь АБК. Такие соединения позволяют повышать устойчивость растений к стрессам без нежелательного ингибирования ростовых процессов, что открывает новые возможности для создания эффективных и безопасных средств защиты растений [38]. Анализ научных данных по изучению АБК показал, что данный фитогормон как эндогенный, так и экзогенно вносимый регулятор, представляет собой инструмент для повышения устойчивости растений. Дальнейшее изучение ее молекулярных механизмов, синергетических взаимодействий с другими сигнальными молекулами и разработка эффективных методов экзогенного применения будут способствовать развитию сель-

ского хозяйства и обеспечению продовольственной безопасности в условиях изменяющегося климата. Решение этих задач требует консолидации усилий физиологов, молекулярных биологов, селекцио-

неров и агротехнологов, что позволит реализовать огромный потенциал, заложенный в регуляторной системе растений, для адаптации агропромышленного комплекса к вызовам современности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Sahi C., Gallie D.R., Grover A. *Arabidopsis thaliana* Hsp100 proteins: kith and kin. *Cell Stress Chaperones* // *Cell Stress Chaperones*. 2001. V. 6. № 3. P. 219–224. [https://doi.org/10.1379/1466-1268\(2001\)006<0219:athpka>2.0.co;2](https://doi.org/10.1379/1466-1268(2001)006<0219:athpka>2.0.co;2)
2. Alonso S., Gautam K., Iglesias-Moya J., Martínez C., Jamilena M. Crosstalk between Ethylene, Jasmonate and ABA in Response to Salt Stress during Germination and Early Plant Growth in *Cucurbita pepo* // *Int. J. Mol. Sci.* 2024. V. 25. № 16. 8728. <https://doi.org/10.3390/ijms25168728>
3. Angon P.B., Das A., Roy A.R. et al. Plant development and heat stress: role of exogenous nutrients and phytohormones in thermotolerance // *Discov. Plants*. 2024. V. 1. 17. <https://doi.org/10.1007/s44372-024-00020-3>
4. Arabova L.I., Chumikina L.V., Arabov R.I., Topunov A.F. Exogenous Absciscic Acid and Its Effect on Seed Germination of Wheat and Triticale // *Appl. Biochem. Microbiol.* 2025. V. 61. № 6. P. 1238–1247. <https://doi.org/10.1134/S0003683825601064>
5. Ashraf M., Foolad M.R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance // *Environ. Exp. Bot.* 2007. V. 59. № 2. P. 206–216. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>
6. Basha E., O'Neill H., Vierling E. Small heat shock proteins and α -crystallins: dynamic proteins with flexible functions // *Trends Biochem. Sci.* 2012. V. 37. № 3. P. 106–117. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2011.11.005>
7. Battaglia M., Olvera-Carrillo Y., Garcíarrubio A., Campos F., Covarrubias A.A. The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins // *Plant Physiol.* 2008. V. 148. № 1. P. 6–24. <https://doi.org/10.1104/pp.108.120725>
8. Bhattacharya S., Dhar S., Banerjee A., Ray S. Structural, functional, and evolutionary analysis of late embryogenesis abundant proteins (LEA) in *Triticum aestivum*: A detailed molecular level biochemistry using in silico approach // *Comput. Biol. Chem.* 2019. V. 82. P. 9–24. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2019.06.005>
9. Bolouri-Moghaddam M.R., Le Roy K., Xiang L., Rolland F., Van den Ende W. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells // *FEBS J.* 2010. V. 277. P. 2022–2037. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2010.07633.x>
10. Bulgakov V.P., Avramenko T.V. Linking Brassinosteroid and ABA Signaling in the Context of Stress Acclimation // *Int. J. Mol. Sci.* 2020. V. 21. № 14. 5108. <https://doi.org/10.3390/ijms21145108>
11. Bulgakov V.P., Koren O.G. Basic Protein Modules Combining Absciscic Acid and Light Signaling in *Arabidopsis* // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 12. 808960. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.808960>
12. Campos F., Cuevas-Velazquez C., Fares M.A., Reyes J.L., Covarrubias A.A. Group 1 LEA proteins, an ancestral plant protein group, are also present in other eukaryotes, and in the archaea and bacteria domains // *Mol. Genet. Genomics*. 2013. V. 288. № 10. P. 503–517. <https://doi.org/10.1007/s00438-013-0768-2>
13. Candat A., Paszkiewicz G., Neveu M., Gautier R., Logan D.C., Avelange-Macherel M.H., Macherel D. The ubiquitous distribution of late embryogenesis abundant proteins across cell compartments in *Arabidopsis* offers tailored protection against abiotic stress // *Plant Cell*. 2014. V. 26. № 7. P. 3148–3166. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.127316>
14. Chakrabortee S., Boschetti C., Walton L.J. et al. Hydrophilic protein associated with desiccation tolerance exhibits broad protein stabilization function // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. V. 104. № 46. P. 18073–18078. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706964104>
15. Chen Y., Li C., Zhang B. et al. The Role of the Late Embryogenesis-Abundant (LEA) Protein Family in Development and the Abiotic Stress Response: A Comprehensive Expression Analysis of Potato (*Solanum Tuberosum*) // *Genes (Basel)*. 2019. V. 10. № 2. 148. <https://doi.org/10.3390/genes10020148>
16. Cho E. K., Hong C. B. Over-expression of tobacco NtHSP70-1 contributes to drought-stress tolerance in plants // *Plant Cell Rep.* 2006. V. 25. № 4. P. 349–358. <https://doi.org/10.1007/s00299-005-0093-2>
17. Чумикина Л. В., Арабова Л. И., Колпакова В. В., Топунов А. Ф. Фитогормоны и абиотические стрессы (обзор) // *Химия растительного сырья*. 2021. № 4. С. 5–30. <https://doi.org/10.14258/jcrpm.2021049196>
18. Чумикина Л. В., Арабова Л. И., Колпакова В. В., Топунов А. Ф. Роль фитогормонов в регуляции устойчивости семян пшеницы, ржи и тритикале к действию повышенных температур при прорастании // *Прикл. биохимия и микробиология*. 2019. Т. 55. № 1. С. 77–85. <https://doi.org/10.1134/S0555109919010045>
19. Dar N.A., Amin I., Wani W. et al. Absciscic acid: A key regulator of abiotic stress tolerance in plants // *Plant Gene*. 2017. V. 11. Part B. P. 106–111. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2017.07.003>

20. Das A., Pal S., Chakraborty N., Hasanuzzaman M., Adak M.K. Regulation of reactive oxygen species metabolism and oxidative stress signaling by abscisic acid pretreatment in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings through sub1A QTL under salinity // *Plant Stress*. 2024. V. 11. 100422. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100422>
21. Dos Reis S.P., Lima A.M., De Souza C.R.B. Recent Molecular Advances on Downstream Plant Responses to Abiotic Stress // *Int. J. Mol. Sci.* 2012. V. 13. № 7. P. 8628–8647. <https://doi.org/10.3390/ijms13078628>
22. Du Y.L., Wang Z.Y., Fan J.W. et al. Exogenous abscisic acid reduces water loss and improves antioxidant defence, desiccation tolerance and transpiration efficiency in two spring wheat cultivars subjected to a soil water deficit // *Funct. Plant Biol.* 2013. V. 40. № 5. P. 494–506. <https://doi.org/10.1071/FP12250>
23. Duan B., Yang Y., Lu Y. et al. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata* // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. № 11. P. 3025–3036. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm160>
24. Fang Y., Xiong L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants // *Cell. Mol. Life Sci.* 2015. V. 72. № 4. P. 673–689. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>
25. Finkelstein R. Abscisic Acid synthesis and response. *Arabidopsis Book*. 2013. V. 11. e0166. <https://doi.org/10.1199/tab.0166>
26. Foyer C.H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context // *Plant Cell Environ.* 2005. V. 28. P. 1056–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>
27. Fragkostefanakis S., Röth S., Schleiff E., Scharf K.-D. Hsfs and Hsps for improvement of crop thermotolerance // *Plant Cell Environ.* 2015. V. 38. № 9. P. 1881–1895. <https://doi.org/10.1111/pce.12396>
28. Fujii H., Chinnusamy V., Rodrigues A. et al. *In vitro* reconstitution of an abscisic acid signalling pathway // *Nature*. 2009. V. 462. P. 660–664. <https://doi.org/10.1038/nature08599>
29. Fujita Y., Fujita M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants // *J. Plant Res.* 2011. V. 124. № 4. P. 509–525. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0412-3>
30. Fujita Y., Yoshida T., Yamaguchi-Shinozaki K. Pivotal role of the AREB/ABF-SnRK2 pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants // *Physiol. Plant.* 2013. V. 147. № 1. Special Issue: Abiotic Stress. P. 15–27. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01635.x>
31. Gill P.K., Sharma A.D., Singh P., Bhullar S.S. Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds under various abiotic stresses // *Plant Growth Regul.* 2003. V. 40. P. 157–162. <https://doi.org/10.1023/A:1024252222376>
32. Goda H., Sasaki E., Akiyama K. et al. The AtGenExpress hormone and chemical treatment data set: experimental design, data evaluation, model data analysis and data access // *Plant J.* 2008. V. 55. № 3. P. 526–542. <https://doi.org/10.1111/j.0960-7412.2008.03510.x>
33. Гумилевская Н.А., Арапова Л.И., Чумикина Л.В., Шатилов В.Р. Действие длительного теплового стресса на семена гороха *Pisum sativum* L. в период прорастания // *Физиология растений*. 1997. Т. 44. № 5. С. 690–698.
34. Гумилевская Н.А., Чумикина Л.В., Арапова Л.И., Зимин М.В., Шатилов В.Р. Действие повышенных температур на синтез белка в осях набухающих зародышей гороха (*Pisum sativum* L.). 1. Действие кратковременного теплового шока // *Физиология растений*. 1996. Т. 43. № 2. С. 247–255.
35. Gupta A.K., Kaur N. Sugar signalling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants // *J. Biosci.* 2005. V. 30. № 5. P. 761–776. <https://doi.org/10.1007/BF02703574>
36. Hasanuzzaman M., Hossain M.A., da Silva J.A.T., Fujita M. In: *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies*. /Eds. Venkateswarlu B., Shanker A., Shanker C., Maheswari M. Springer, Dordrecht. 2012. P. 261–315. https://doi.org/10.1007/978-94-007-2220-0_8
37. Hayat S., Hayat Q., Alyemeni M.N. et al. Role of proline under changing environments: a review // *Plant Signal. Behav.* 2012. V. 7. № 11. P. 1456–1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
38. Hewage K.A.H., Yang J.-F., Wang D. et al. Chemical Manipulation of Abscisic Acid Signaling: A New Approach to Abiotic and Biotic Stress Management in Agriculture // *Adv. Sci.* 2020. V. 7. № 18. 2001265. <https://doi.org/10.1002/advs.202001265>
39. Hong S.-W., Vierling E. Mutants of *Arabidopsis thaliana* defective in the acquisition of tolerance to high temperature stress // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2000. V. 97. № 8. P. 4392–4397. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.8.4392>
40. Hsu P.-K., Dubeaux G., Takahashi Y., Schroeder J.I. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure // *Plant J.* 2021. V. 105. № 2. P. 307–321. <https://doi.org/10.1111/tjp.15067>
41. Hu E., Liu M., Zhou R. et al. Relationship between melatonin and abscisic acid in response to salt stress of tomato // *Sci. Hort.* 2021. V. 285. 110176. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110176>

42. Hu X., Liu R., Li Y. et al. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress // *Plant Growth Regul.* 2010. V. 60. № 3. P. 225–235. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9436-2>
43. Huang L., Zhang M.Y., Jia J. et al. An Atypical Late Embryogenesis Abundant Protein OsLEA5 Plays a Positive Role in ABA-Induced Antioxidant Defense in *Oryza sativa* L. // *Plant Cell Physiol.* 2018. V. 59. № 5. P. 916–929. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy035>
44. Hussain Q., Asim M., Zhang R. et al. Transcription Factors Interact with ABA through Gene Expression and Signaling Pathways to Mitigate Drought and Salinity Stress // *Biomol.* 2021. V. 11. № 8. 1159. <https://doi.org/10.3390/biom11081159>
45. Jiang M., Zhang J. Involvement of plasma-membrane NADPH oxidase in abscisic acid- and water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings // *Planta.* 2002. V. 215. P. 1022–1030. <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0829-y>
46. Jiang Y., Huang B. Protein Alterations in *Tall Fescue* in Response to Drought Stress and Absciscic Acid // *Crop Sci.* 2002. V. 42. № 1. P. 202–207. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.2020>
47. Jiang Z., Zhu H., Zhu H. et al. Exogenous ABA Enhances the Antioxidant Defense System of Maize by Regulating the AsA-GSH Cycle under Drought Stress // *Sustainability.* 2022. V. 14. № 5. 3071. <https://doi.org/10.3390/su14053071>
48. Karimi R., Ershadi A. Role of exogenous abscisic acid in adapting of ‘Sultana’ grapevine to low-temperature stress // *Acta Physiol. Plant.* 2015. V. 37. № 8. 151. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1902-z>
49. Kasote D.M., Katyare S.S., Hegde M.V., Bae H. Significance of Antioxidant Potential of Plants and its Relevance to Therapeutic Applications // *Int. J. Biol. Sci.* 2015. V. 11. № 8. P. 982–991. <https://doi.org/10.7150/ijbs.12096>
50. Kellös T., Tímár I., Szilágyi V. et al. Stress hormones and abiotic stresses have different effects on antioxidants in maize lines with different sensitivity // *Plant Biol.* 2008. V. 10. № 5. P. 563–572. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00071.x>
51. Kim T.-H., Böhrer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J.I. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Absciscic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2010. V. 61. P. 561–591. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112226>
52. Kim T.H. Mechanism of ABA signal transduction: Agricultural highlights for improving drought tolerance // *J. Plant Biol.* 2014. V. 57. P. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s12374-014-0901-8>
53. Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2004. V. 7. № 3. P. 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>
54. Kosakivska, I.V., Vedenicheva, N.P., Babenko, L.M. et al. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses // *Mol. Biol. Rep.* 2022. V. 49. P. 617–628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
55. Kotak S., Larkindale J., Lee U. et al. Complexity of the heat stress response in plants // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2007. V. 10. № 3. P. 310–326. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.04.011>
56. Kumar M., Kesawat M.S., Ali A., et al. Integration of Absciscic Acid Signaling with Other Signaling Pathways in Plant Stress Responses and Development // *Plants (Basel).* 2019. V. 8. № 12. 592. <https://doi.org/10.3390/plants8120592>
57. Kumar S., Shah S.H., Vimala Y. et al. Absciscic acid: Metabolism, transport, crosstalk with other plant growth regulators, and its role in heavy metal stress mitigation // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 13. 972856. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.972856>
58. Larkindale J., Hall J.D., Knight M.R., Vierling E. Heat Stress Phenotypes of Arabidopsis Mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance // *Plant Physiol.* 2005. V. 138. № 2. P. 882–897. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062257>
59. Lee J., Choi B., Yun A. et al. Long-term abscisic acid promotes golden2-like1 degradation through constitutive photomorphogenic 1 in a light intensity-dependent manner to suppress chloroplast development // *Plant Cell Environ.* 2021. V. 44. № 9. P. 3034–3048. <https://doi.org/10.1111/pce.14130>
60. Lee S.C., Luan S. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses // *Plant Cell Environ.* 2012. V. 35. № 1. P. 53–60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02426.x>
61. Li H., Liu S.S., Yi C.Y. et al. Hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced HSP70 accumulation and heat tolerance in grafted cucumber plants // *Plant Cell Environ.* 2014. V. 37. № 12. P. 2768–2780. <https://doi.org/10.1111/pce.12360>
62. Li X.J., Yang M.F., Chen H. et al. Absciscic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: proteomic evidence // *Biochim. Biophys. Acta.* 2010. V. 1804. № 4. P. 929–940. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2010.01.004>

63. Li Y., Zhao H., Duan B., Korpelainen H., Li C. Effect of drought and ABA on growth, photosynthesis and antioxidant system of *Cotinus coggygia* seedlings under two different light conditions // Environ. Exp. Bot. 2011. V. 71. № 1. P. 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.11.005>
64. Liu H., Song S., Zhang H. et al. Signaling Transduction of ABA, ROS, and Ca²⁺ in Plant Stomatal Closure in Response // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. № 23. 14824. <https://doi.org/10.3390/ijms232314824>
65. Liu X., Ji P., Yang H. et al. Priming Effect of Exogenous ABA on Heat Stress Tolerance in Rice Seedlings Is Associated with the Upregulation of Antioxidative Defense Capability and Heat Shock-Related Genes // Plant Growth Regul. 2022. V. 98. № 1. P. 23–38. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00828-7>
66. Liu X.L., Zhang H., Jin Y.Y. et al. Absciscic acid primes rice seedlings for enhanced tolerance to alkaline stress by upregulating antioxidant defense and stress tolerance-related genes // Plant Soil. 2019. V. 438. № 1. P. 39–55. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03992-4>
67. Liu Y., Liang J., Sun L., Yang X., Li D. Group 3 LEA Protein, ZmLEA3, Is Involved in Protection from Low Temperature Stress // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. 1011. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01011>
68. Liu Y., Wang L., Xing X. et al. ZmLEA3, a Multifunctional Group 3 LEA Protein from Maize (*Zea mays* L.), is Involved in Biotic and Abiotic Stresses // Plant Cell Physiol. 2013. V. 54. № 6. P. 944–959. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct047>
69. Mantri N., Patade V., Penna S., Ford R., Pang E. Abiotic Stress Responses in Plants: Present and Future. In: Abiotic Stress Responses in Plants. / (Eds) Ahmad P., Prasad M. 2012. Springer, New York. NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0634-1_1
70. Mantyla E., Lang V., Palva E.T. Role of Absciscic Acid in Drought-Induced Freezing Tolerance, Cold Acclimation, and Accumulation of LT178 and RAB18 Proteins in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1995. V. 107. № 1. P. 141–148. <https://doi.org/10.1104/pp.107.1.141>
71. McHaourab H.S., Godar J.A., Stewart P.L. Structure and mechanism of protein stability sensors: chaperone activity of small heat shock proteins // Biochem. 2009. V. 4. № 18. P. 3828–3837. <https://doi.org/10.1021/bi900212j>
72. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses // Plant Cell Environ. 2010. V. 33. № 4. P. 453–467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x>
73. Mishra R.C., Grover A. Intergenic Sequence between Arabidopsis Caseinolytic Protease B-Cytoplasmic/Heat Shock Protein100 and Choline Kinase Genes Functions as a Heat-Inducible Bidirectional Promoter // Plant Physiol. 2014. V. 166. № 3. P. 1646–1658. <https://doi.org/10.1104/pp.114.250787>
74. Mittler R., Blumwald E. The Roles of ROS and ABA in Systemic Acquired Acclimation // Plant Cell. 2015. V. 27. № 1. P. 64–70. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.133090>
75. Miyazono K., Miyakawa T., Sawano Y. et al. Structural basis of absciscic acid signalling // Nature. 2009. V. 462. P. 609–614. <https://doi.org/10.1038/nature08583>
76. Muhammad Aslam M., Waseem M., Jakada B.H. et al. Mechanisms of Absciscic Acid-Mediated Drought Stress Responses in Plants // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. № 3. 1084. <https://doi.org/10.3390/ijms23031084>
77. Nambara E., Marion-Poll A. Absciscic acid and catabolism. Annual Review of Plant Biology // Annu. Rev. Plant Biol. 2005. V. 56. P. 165–185. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144046>
78. Ozfidan C., Turkan I., Sekmen A.H., Seckin B. Absciscic acid-regulated responses of aba2-1 under osmotic stress: the absciscic acid-inducible antioxidant defence system and reactive oxygen species production // Plant Biol. 2012. V. 14. № 2. P. 337–346. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00496.x>
79. Park H., Ko E., Jang E. et al. Expression of DcHsp17.7, a small heat shock protein gene in carrot (*Daucus carota* L.) // Hort. Environ. Biotechnol. 2013. V. 54. P. 121–127. <https://doi.org/10.1007/s13580-013-0027-9>
80. Park S.Y., Fung P., Nishimura N. et al. Absciscic Acid Inhibits Type 2C Protein Phosphatases via the PYR/PYL Family of START Proteins // Sci. 2009. V. 324. P. 1068–1071. <https://doi.org/10.1126/science.1173041>
81. Parwez R., Aftab T., Gill S.S., Naeem M. Absciscic acid signaling and crosstalk with phytohormones in regulation of environmental stress responses // Environ. Exp. Bot. 2022. V. 199. 104885. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104885>
82. Пиголев А.В., Дегтярев Е.А., Мирошниченко Д.Н., Савченко Т.В. Перспективы применения жасмонатов, салицилатов и абсцизовой кислоты в сельском хозяйстве для повышения стрессоустойчивости растений (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2023. Т. 58. № 1. С. 3–22. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2023.1.3rus>
83. Pirasteh-Anosheh H., Saed-Moucheshi A., Pakniyat H., Pessarakli M. In: Water Stress and Crop Plants. /Ed. P. Ahmad. Wiley & Sons. 2016. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch3>

84. *Rajan V.B., D'Silva P. Arabidopsis thaliana J-class heat shock proteins: cellular stress sensors // Funct. Integr. Genomics. 2009. V. 9. № 4. P. 433–446. <https://doi.org/10.1007/s10142-009-0132-0>*
85. *Rezaul I.M., Baohua F., Tingting C. et al. Absciscic acid prevents pollen abortion under high-temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets // Physiol. Plantarum. 2019. V. 165. № 3. P. 644–663. <https://doi.org/10.1111/ppl.12759>*
86. *Rosa M., Prado C., Podazza G. et al. Soluble sugars metabolism, sensing and abiotic stress: a complex network in the life of plants // Plant Signal. Behav. 2009. V. 4. № 5. P. 388–393. <https://doi.org/10.4161/psb.4.5.8294>*
87. *Sah S.K., Reddy K.R., Li J. Absciscic Acid and Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants // Front. Plant Sci., Sec. Plant Biotechnology. 2016. V. 7. 571. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>*
88. *Sajjad N., Bhat E.A., Shah D. et al. In: Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives. /Eds. Roychoudhury A., Tripathi D.K. J. Wiley & Sons. 2020. <https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch12>*
89. *Sarkar N.K., Kundnani P., Grover A. Functional analysis of Hsp70 superfamily proteins of rice (*Oryza sativa*) // Cell Stress Chaperones. 2013. V. 18. № 4. P. 427–437. <https://doi.org/10.1007/s12192-012-0395-6>*
90. *Schroeder J., Kwak J. Allen G. Guard cell absciscic acid signalling and engineering drought hardiness in plants // Nature. 2001. V. 410. P. 327–330. <https://doi.org/10.1038/35066500>*
91. *Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. 2001. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.*
92. *Shao H.B., Chu L.Y., Shao M.A., Jaleel C.A., Mi H.M. Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses // C. R. Biol. 2008. V. 331. № 6. P. 433–41. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.03.011>*
93. *Шевякова Н.И., Мусатенко Л.И., Стеценко Л.А. и др. Регуляция абсцизовой кислотой содержания полиаминов и пролина в растениях фасоли при солевом стрессе. Физиология растений // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 1. С. 1–13. <https://doi.org/10.7868/s0015330313010077>*
94. *Shi H., He X., Zhao Y., Lu S., Guo Z. Constitutive expression of a group 3 LEA protein from *Medicago falcata* (MfLEA3) increases cold and drought tolerance in transgenic tobacco // Plant Cell. Rep. 2020. V. 39. P. 851–860. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02534-y>*
95. *Singh A., Grover A. Plant Hsp100/ClpB-like proteins: poorly-analyzed cousins of yeast ClpB machine // Plant Mol. Biol. 2010. V. 74. № 4–5. P. 395–404. <https://doi.org/10.1007/s11103-010-9682-8>*
96. *Singh A., Roychoudhury A. Absciscic acid in plants under abiotic stress: crosstalk with major phytohormones // Plant Cell Rep. 2023. V. 42. P. 961–974. <https://doi.org/10.1007/s00299-023-03013-w>*
97. *Singh A., Singh U., Mittal D., Grover A. Genome-wide analysis of rice ClpB/HSP100, ClpC and ClpD genes // BMC Genomics. 2010. V. 8. № 11. 95. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-95>*
98. *Skirycz A., Inzé D. More from less: plant growth under limited water // Curr. Opin. Biotechnol. 2010. V. 21. № 2. P. 197–203. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.03.002>*
99. *Sun X., Sun C., Li Z., et al. AsHSP17, a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA-dependent and independent signalling to attenuate plant response to abiotic stress // Plant Cell Environ. 2016. V. 39. № 6. P. 1320–1337. <https://doi.org/10.1111/pce.12683>*
100. *Sun Y., MacRae T.H. Small heat shock proteins: molecular structure and chaperone function // Cell Mol. Life Sci. 2005. V. 62. № 21. P. 2460–2476. <https://doi.org/10.1007/s00018-005-5190-4>*
101. *Sung D.-Y. Kaplan F., Lee K.-J., Guy C.L. Acquired tolerance to temperature extremes // Trends Plant Sci. 2003. V. 8. № 4. P. 179–187. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00047-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00047-5)*
102. *Suzuki N., Koussevitzky S., Mittler R., Miller G. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress // Plant Cell Environ. 2012. V. 35. P. 259–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02336.x>*
103. *Thilakarathne A.S., Liu F., Zou Z. Plant Signaling Hormones and Transcription Factors: Key Regulators of Plant Responses to Growth, Development, and Stress // Plants. 2025. V. 14. № 7. 1070. <https://doi.org/10.3390/plants14071070>*
104. *Thompson A.J., Jackson A.C., Symonds R.C. et al. Ectopic expression of a tomato 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene causes over-production of absciscic acid // Plant J. 2000. V. 23. №3. P. 363–374. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00789.x>*
105. *Travaglia C., Reinoso H., Cohen A. et al. Exogenous ABA Increases Yield in Field-Grown Wheat with Moderate Water Restriction // J. Plant Growth Regul. 2010. V. 29. № 3. P. 366–374. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9147-y>*
106. *Trivedi D.K., Gill S.S., Tuteja N. Absciscic Acid (ABA): In: Abiotic Stress Response in Plants. /Eds Tuteja N., Gill S.S. 2016. <https://doi.org/10.1002/9783527694570.ch15>*

107. Usman M.G., Rafii M.Y., Martini M.Y. et al. Molecular analysis of Hsp70 mechanisms in plants and their function in response to stress // Biotechnol. Genet. Eng. Rev. 2017. V. 33. № 1. P. 26–39. <https://doi.org/10.1080/02648725.2017.1340546>
108. Verma V., Ravindran P., Kumar P.P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses // BMC Plant Biol. 2016. V. 16. 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
109. Vierling E. The Roles of Heat Shock Proteins in Plants // Annu. Rev. Plant Biol. 1991. V. 42. P. 579–620. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.003051>
110. Виноградов Н.В., Андреева А.А., Данилова М.Н. и др. В АБК- и стресс-индуцируемую экспрессию гена AT4G01870 *Arabidopsis thaliana* вовлекаются цис-элементы, ответственные за связывание АБК-зависимых транс-факторов // Физиология растений. 2019. Т. 6. № 4. С. 256–265. <https://doi.org/10.1134/S0015330319020167>
111. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N. et al. Absciscic Acid Signaling and Abiotic Stress Tolerance in Plants: A Review on Current Knowledge and Future Prospects // Front. Plant Sci. 2017. V. 20. № 8. 161. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
112. Wang X., Zhuang L., Shi Y., Huang B. UpRegulation of HSFA2c and HSPs by ABA Contributing to Improved Heat Tolerance in *Tall Fescue* and *Arabidopsis* // Int. J. Mol. Sci. 2017. V. 18. № 9. 1981. <https://doi.org/10.3390/ijms18091981>
113. Wang Y.-X., Xu J.-H. The heat shock transcription factors regulate response mechanisms to abiotic stresses in plants // Crop Design. 2025. V. 4. № 3. 100109. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2025.100109>
114. Wenjing W., Chen, Q., Singh P. K., Huang Y., Pei D. CRISPR/Cas9 edited HSFA6a and HSFA6b of *Arabidopsis thaliana* offers ABA and osmotic stress insensitivity by modulation of ROS homeostasis // Plant Signal. Behav. 2020. V. 15. № 12. 1816321. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1816321>
115. Xu P., Chen H., Cai W. Transcription factor CDF4 promotes leaf senescence and floral organ abscission by regulating abscisic acid and reactive oxygen species pathways in *Arabidopsis* // EMBO Rep. 2020. V. 21. № 7. e48967. <https://doi.org/10.15252/embr.201948967>
116. Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. V. 57. P. 781–803. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105444>
117. Yang G., Wang Y., Zhang K., Gao C. Expression analysis of nine small heat shock protein genes from *Tamarix hispida* in response to different abiotic stresses and abscisic acid treatment // Mol. Biol. Rep. 2014. V. 4. № 3. P. 1279–1289. <https://doi.org/10.1007/s11033-013-2973-9>
118. Yao X.M., Ji J., Yue J.Y. et al. Exogenous Absciscic Acid Modulates Reactive Oxygen Metabolism and Related Gene Expression in *Platycladus orientalis* under H₂O₂-Induced Stress // Russ. J. Plant Physiol. 2020. V. 67. P. 85–93. <https://doi.org/10.1134/S1021443720010264>
119. Zhai J., Teng Z., Zheng C. et al. Absciscic acid mediates the trade-off between growth and abiotic stress defense // Crop Environ. 2026. V. 5. № 1. 100110. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2025.09.004>
120. Zhang L., Gao M., Hu J. et al. Modulation Role of Absciscic Acid (ABA) on Growth, Water Relations and Glycinebetaine Metabolism in Two Maize (*Zea mays* L.) Cultivars under Drought Stress // Int. J. Mol. Sci. 2012. V. 13. № 3. P. 3189–3202. <https://doi.org/10.3390/ijms13033189>
121. Zhang X., Wang X., Zhuang L., Gao Y., Huang B. Absciscic acid mediation of drought priming-enhanced heat tolerance in tall fescue (*Festuca arundinacea*) and *Arabidopsis* // Physiol. Plantarum. 2019. V. 167. № 4. P. 488–501. <https://doi.org/10.1111/ppl.12975>
122. Zhao Y., Xing L., Wang X. et al. The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes // Sci. Signal. 2014. V. 7. № 328. ra53. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2005051>
123. Zheng Y., Wang X., Cui X. et al. Phytohormones regulate the abiotic stress: An overview of physiological, biochemical, and molecular responses in horticultural crops // Front. Plant Sci. 2023. V. 13. 1095363. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1095363>
124. Zhou L., Xu H., Mischke S. et al. Exogenous abscisic acid significantly affects proteome in tea plant (*Camellia sinensis*) exposed to drought stress // Hortic. Res. 2014. V. 1. 14029. <https://doi.org/10.1038/hortres.2014.29>
125. Zhu Y., Pal S., Xia X. The role of hormones in plant stress: The old and new players // Plant Stress. 2024. V. 13. 100552. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100552>
126. Zou J., Liu A., Chen X. et al. Expression analysis of nine rice heat shock protein genes under abiotic stresses and ABA treatment // J. Plant Physiol. 2009. V. 166. № 8. P. 851–861. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.11.007>

REFERENCES

1. Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Sahi C., Gallie D.R., Grover A. Arabidopsis thaliana Hsp100 proteins: kith and kin. *Cell Stress Chaperones*. 2001, vol. 6, no. 3, pp. 219–224. [https://doi.org/10.1379/1466-1268\(2001\)006<0219:athpka>2.0.co;2](https://doi.org/10.1379/1466-1268(2001)006<0219:athpka>2.0.co;2)
2. Alonso S., Gautam K., Iglesias-Moya J., Martínez C., Jamilena M. Crosstalk between Ethylene, Jasmonate and ABA in Response to Salt Stress during Germination and Early Plant Growth in Cucurbita pepo. *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, no. 16, 8728. <https://doi.org/10.3390/ijms25168728>
3. Angon P.B., Das A., Roy A.R. et al. Plant development and heat stress: role of exogenous nutrients and phytohormones in thermotolerance. *Discov. Plants.*, 2024, vol. 1, 17. <https://doi.org/10.1007/s44372-024-00020-3>
4. Arabova L.I., Chumikina L.V., Arabov R.I., Topunov A.F. Exogenous Absciscic Acid and Its Effect on Seed Germination of Wheat and Triticale. *Appl. Biochem. Microbiol.*, 2025, vol. 61, no. 6, pp. 1238–1247. <https://doi.org/10.1134/S0003683825601064>
5. Ashraf M., Foolad M.R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environ. Exp. Bot.*, 2007, vol. 59, no. 2, pp. 206–216. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.12.006>
6. Basha E., O'Neill H., Vierling E. Small heat shock proteins and α -crystallins: dynamic proteins with flexible functions. *Trends Biochem. Sci.*, 2012, vol. 37, no. 3, pp. 106–117. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2011.11.005>
7. Battaglia M., Olvera-Carrillo Y., Garcarrubio A., Campos F., Covarrubias A.A. The enigmatic LEA proteins and other hydrophilins. *Plant Physiol.*, 2008, vol. 148, no. 1, pp. 6–24. <https://doi.org/10.1104/pp.108.120725>
8. Bhattacharya S., Dhar S., Banerjee A., Ray S. Structural, functional, and evolutionary analysis of late embryogenesis abundant proteins (LEA) in *Triticum aestivum*: A detailed molecular level biochemistry using in silico approach. *Comput. Biol. Chem.*, 2019, vol. 82, pp. 9–24. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2019.06.005>
9. Bolouri-Moghaddam M.R., Le Roy K., Xiang L., Rolland F., Van den Ende W. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells. *FEBS J.*, 2010, vol. 277, pp. 2022–2037. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2010.07633.x>
10. Bulgakov V.P., Avramenko T.V. Linking Brassinosteroid and ABA Signaling in the Context of Stress Acclimation. *Int. J. Mol. Sci.*, 2020, vol. 21, no. 14, 5108. <https://doi.org/10.3390/ijms21145108>
11. Bulgakov V.P., Koren O.G. Basic Protein Modules Combining Absciscic Acid and Light Signaling in Arabidopsis. *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 12, 808960. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.808960>
12. Campos F., Cuevas-Velazquez C., Fares M.A., Reyes J.L., Covarrubias A.A. Group 1 LEA proteins, an ancestral plant protein group, are also present in other eukaryotes, and in the archaea and bacteria domains. *Mol. Genet. Genomics*, 2013, vol. 288, no. 10, pp. 503–517. <https://doi.org/10.1007/s00438-013-0768-2>
13. Candat A., Paszkiewicz G., Neveu M., Gautier R., Logan D.C., Avelange-Macherel M.H., Macherel D. The ubiquitous distribution of late embryogenesis abundant proteins across cell compartments in *Arabidopsis* offers tailored protection against abiotic stress. *Plant Cell*, 2014, vol. 26, no. 7, pp. 3148–3166. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.127316>
14. Chakrabortee S., Boschetti C., Walton L.J. et al. Hydrophilic protein associated with desiccation tolerance exhibits broad protein stabilization function. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2007, vol. 104, no. 46, pp. 18073–18078. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706964104>
15. Chen Y., Li C., Zhang B. et al. The Role of the Late Embryogenesis-Abundant (LEA) Protein Family in Development and the Abiotic Stress Response: A Comprehensive Expression Analysis of Potato (*Solanum Tuberosum*). *Genes (Basel)*, 2019, vol. 10, no. 2, 148. <https://doi.org/10.3390/genes10020148>
16. Cho E. K., Hong C. B. Over-expression of tobacco NtHSP70-1 contributes to drought-stress tolerance in plants. *Plant Cell Rep.*, 2006, vol. 25, no. 4, pp. 349–358. <https://doi.org/10.1007/s00299-005-0093-2>
17. Chumikina L.V., Arabova L.I., Kolpakova V.V., Topunov A.F. Phytohormones and abiotic stresses (review). *Khimiya rastitel'nogo syr'ya – Chemistry of Plant Raw Materials*, 2021, no. 4, pp. 5–30. (In Russ.) <https://doi.org/10.14258/jcprm.2021049196>
18. Chumikina L.V., Arabova L.I., Kolpakova V.V., Topunov A.F. The role of phytohormones in regulating the resistance of wheat, rye, and triticale seeds to high temperatures during germination. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya – Applied Biochemistry and Microbiology*, 2019, vol. 55, no. 1, pp. 77–85. (In Russ.) <https://doi.org/10.1134/S0555109919010045>
19. Dar N.A., Amin I., Wani W. et al. Absciscic acid: A key regulator of abiotic stress tolerance in plants. *Plant Gene*, 2017, vol. 11. Part B, pp. 106–111. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2017.07.003>

20. Das A., Pal S., Chakraborty N., Hasanuzzaman M., Adak M.K. Regulation of reactive oxygen species metabolism and oxidative stress signaling by abscisic acid pretreatment in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings through sub1A QTL under salinity. *Plant Stress*, 2024, vol. 11, 100422. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100422>
21. Dos Reis S.P. Lima A.M., De Souza C.R.B. Recent Molecular Advances on Downstream Plant Responses to Abiotic Stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 2012, vol. 13, no. 7, pp. 8628–8647. <https://doi.org/10.3390/ijms13078628>
22. Du Y.L., Wang Z.Y., Fan J.W. et al. Exogenous abscisic acid reduces water loss and improves antioxidant defence, desiccation tolerance and transpiration efficiency in two spring wheat cultivars subjected to a soil water deficit. *Funct. Plant Biol.*, 2013, vol. 40, no. 5, pp. 494–506. <https://doi.org/10.1071/FP12250>
23. Duan B., Yang Y., Lu Y. et al. Interactions between water deficit, ABA, and provenances in *Picea asperata*. *J. Exp. Bot.*, 2007, vol. 58, no. 11, pp. 3025–3036. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm160>
24. Fang Y., Xiong L. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cell. Mol. Life Sci.*, 2015, vol. 72, no. 4, pp. 673–689. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>
25. Finkelstein R. Absciscic Acid synthesis and response. *Arabidopsis Book*, 2013, vol. 11, e0166. <https://doi.org/10.1199/tab.0166>
26. Foyer C.H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell Environ.*, 2005, vol. 28, pp. 1056–1071. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>
27. Fragkostefanakis S., RÖth S., Schleiff E., Scharf K.-D. Hsfs and Hsps for improvement of crop thermotolerance. *Plant Cell Environ.*, 2015, vol. 38, no. 9, pp. 1881–1895. <https://doi.org/10.1111/pce.12396>
28. Fujii H., Chinnusamy V., Rodrigues A. et al. *In vitro* reconstitution of an abscisic acid signalling pathway. *Nature*, 2009, vol. 462, pp. 660–664. <https://doi.org/10.1038/nature08599>
29. Fujita Y., Fujita M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants. *J. Plant Res.*, 2011, vol. 124, no. 4, pp. 509–525. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0412-3>
30. Fujita Y., Yoshida T., Yamaguchi-Shinozaki K. Pivotal role of the AREB/ABF-SnRK2 pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants. *Physiol. Plant.*, 2013, vol. 147, no. 1. Special Issue: Abiotic Stress, pp. 15–27. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01635.x>
31. Gill P.K., Sharma A.D., Singh P. Bhullar S.S. Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds under various abiotic stresses. *Plant Growth Regul.*, 2003, vol. 40, pp. 157–162. <https://doi.org/10.1023/A:102425222376>
32. Goda H., Sasaki E., Akiyama K. et al. The AtGenExpress hormone and chemical treatment data set: experimental design, data evaluation, model data analysis and data access. *Plant J.*, 2008. V. 55, no. 3, pp. 526–42. <https://doi.org/10.1111/j.0960-7412.2008.03510.x>
33. Gumilevskaya N.A., Arabova L.I., Chumikina L.V., Shatilov V.R. The effect of prolonged heat stress on pea (*Pisum sativum* L.) seeds during germination. *Fiziologiya rastenii – Russian Journal of Plant Physiology*, 1997, vol. 44, no. 5, pp. 690–698. (In Russ.)
34. Gumilevskaya N.A., Chumikina L.V., Arabova L.I., Zimin M.V., Shatilov V.R. Effect of elevated temperatures on protein synthesis in the axes of imbibing pea (*Pisum sativum* L.) embryos. 1. Effect of short-term heat shock. *Fiziologiya rastenii – Russian Journal of Plant Physiology*, 1996, vol. 43, no. 2, pp. 247–255. (In Russ.)
35. Gupta A.K., Kaur N. Sugar signalling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants. *J. Biosci.*, 2005, vol. 30, no. 5, pp. 761–776. <https://doi.org/10.1007/BF02703574>
36. Hasanuzzaman M., Hossain M.A., da Silva J.A.T., Fujita M. In: *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies*. Eds. Venkateswarlu B., Shanker A., Shanker C., Maheswari M., Springer, Dordrecht, 2012, pp. 261–315. https://doi.org/10.1007/978-94-007-2220-0_8
37. Hayat S., Hayat Q., Alyemeni M.N. et al. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signal. Behav.*, 2012, vol. 7, no. 11, pp. 1456–1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
38. Hewage K.A.H., Yang J-F., Wang D. et al. Chemical Manipulation of Absciscic Acid Signaling: A New Approach to Abiotic and Biotic Stress Management in Agriculture. *Adv. Sci.*, 2020, vol. 7, no. 18, 2001265. <https://doi.org/10.1002/adv.202001265>
39. Hong S.-W., Vierling E. Mutants of *Arabidopsis thaliana* defective in the acquisition of tolerance to high temperature stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, vol. 97, no. 8, pp. 4392–4397. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.8.4392>
40. Hsu P.-K., Dubeaux G., Takahashi Y., Schroeder J.I. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *Plant J.*, 2021, vol. 105, no. 2, pp. 307–321. <https://doi.org/10.1111/tpj.15067>
41. Hu E., Liu M., Zhou R. et al. Relationship between melatonin and abscisic acid in response to salt stress of tomato. *Sci. Hortic.*, 2021, vol. 285, 110176. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110176>

42. Hu X., Liu R., Li Y. et al. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regul.* 2010, vol. 60, no. 3, pp. 225–235. <https://doi.org/10.1007/s10725-009-9436-2>
43. Huang L., Zhang M.Y., Jia J. et al. An Atypical Late Embryogenesis Abundant Protein OsLEA5 Plays a Positive Role in ABA-Induced Antioxidant Defense in *Oryza sativa* L. *Plant Cell Physiol.*, 2018, vol. 59, no. 5, pp. 916–929. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy035>
44. Hussain Q., Asim M., Zhang R. et al. Transcription Factors Interact with ABA through Gene Expression and Signaling Pathways to Mitigate Drought and Salinity Stress. *Biomol.*, 2021, vol. 11, no. 8, 1159. <https://doi.org/10.3390/biom11081159>
45. Jiang M., Zhang J. Involvement of plasma-membrane NADPH oxidase in abscisic acid- and water stress-induced antioxidant defense in leaves of maize seedlings. *Planta*, 2002, vol. 215, pp. 1022–1030. <https://doi.org/10.1007/s00425-002-0829-y>
46. Jiang Y., Huang B. Protein Alterations in Tall Fescue in Response to Drought Stress and Absciscic Acid. *Crop Sci.*, 2002, vol. 42, no. 1, pp. 202–207. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.2020>
47. Jiang Z., Zhu H., Zhu H. et al. Exogenous ABA Enhances the Antioxidant Defense System of Maize by Regulating the AsA-GSH Cycle under Drought Stress. *Sustainability*, 2022, vol. 14, no. 5, 3071. <https://doi.org/10.3390/su14053071>
48. Karimi R., Ershadi A. Role of exogenous abscisic acid in adapting of ‘Sultana’ grapevine to low-temperature stress. *Acta Physiol. Plant.*, 2015, vol. 37, no. 8, 151. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1902-z>
49. Kasote D.M., Katyare S.S., Hegde M.V., Bae H. Significance of Antioxidant Potential of Plants and its Relevance to Therapeutic Applications. *Int. J. Biol. Sci.*, 2015, vol. 11, no. 8, pp. 982–991. <https://doi.org/10.7150/ijbs.12096>
50. Kellős T., Tímár I., Szilágyi V. et al. Stress hormones and abiotic stresses have different effects on antioxidants in maize lines with different sensitivity. *Plant Biol.*, 2008, vol. 10, no. 5, pp. 563–572. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00071.x>
51. Kim T.-H., Böhmer M., Hu H., Nishimura N., Schroeder J.I. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Absciscic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2010, vol. 61, pp. 561–591. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112226>
52. Kim T.H. Mechanism of ABA signal transduction: Agricultural highlights for improving drought tolerance. *J. Plant Biol.*, 2014, vol. 57, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1007/s12374-014-0901-8>
53. Koch K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2004, vol. 7, no. 3, pp. 235–46. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2004.03.014>
54. Kosakivska, I.V., Vedenicheva, N.P., Babenko, L.M. et al. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Mol. Biol. Rep.*, 2022, vol. 49, pp. 617–628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
55. Kotak S., Larkindale J., Lee U. et al. Complexity of the heat stress response in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2007, vol. 10, no. 3, pp. 310–326. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.04.011>
56. Kumar M., Kesawat M.S., Ali A., et al. Integration of Absciscic Acid Signaling with Other Signaling Pathways in Plant Stress Responses and Development. *Plants (Basel)*, 2019, vol. 8, no. 12, 592. <https://doi.org/10.3390/plants8120592>
57. Kumar S., Shah S.H., Vimala Y. et al. Absciscic acid: Metabolism, transport, crosstalk with other plant growth regulators, and its role in heavy metal stress mitigation. *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 13, 972856. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.972856>
58. Larkindale J., Hall J.D., Knight M.R., Vierling E. Heat Stress Phenotypes of Arabidopsis Mutants Implicate Multiple Signaling Pathways in the Acquisition of Thermotolerance. *Plant Physiol.*, 2005, vol. 138, no. 2, pp. 882–897. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062257>
59. Lee J., Choi B., Yun A. et al. Long-term abscisic acid promotes golden2-like1 degradation through constitutive photomorphogenic 1 in a light intensity-dependent manner to suppress chloroplast development. *Plant Cell Environ.*, 2021, vol. 44, no. 9, pp. 3034–3048. <https://doi.org/10.1111/pce.14130>
60. Lee S.C., Luan S. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses. *Plant Cell Environ.*, 2012, vol. 35, no. 1, pp. 53–60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02426.x>
61. Li H., Liu S.S., Yi C.Y. et al. Hydrogen peroxide mediates abscisic acid-induced HSP70 accumulation and heat tolerance in grafted cucumber plants. *Plant Cell Environ.*, 2014, vol. 37, no. 12, pp. 2768–2780. <https://doi.org/10.1111/pce.12360>
62. Li X.J., Yang M.F., Chen H. et al. Absciscic acid pretreatment enhances salt tolerance of rice seedlings: proteomic evidence. *Biochim. Biophys. Acta*, 2010, vol. 1804, no. 4, pp. 929–940. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2010.01.004>

63. Li Y., Zhao H., Duan B., Korpelainen H., Li C. Effect of drought and ABA on growth, photosynthesis and antioxidant system of *Cotinus coggygia* seedlings under two different light conditions. *Environ. Exp. Bot.*, 2011, vol. 71, no. 1, pp. 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.11.005>
64. Liu H., Song S., Zhang H. et al. Signaling Transduction of ABA, ROS, and Ca²⁺ in Plant Stomatal Closure in Response. *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, no. 23, 14824. <https://doi.org/10.3390/ijms232314824>
65. Liu X., Ji P., Yang H. et al. Priming Effect of Exogenous ABA on Heat Stress Tolerance in Rice Seedlings Is Associated with the Upregulation of Antioxidative Defense Capability and Heat Shock-Related Genes. *Plant Growth Regul.*, 2022, vol. 98, no. 1, pp. 23–38. <https://doi.org/10.1007/s10725-022-00828-7>
66. Liu X.L., Zhang H., Jin Y.Y. et al. Absciscic acid primes rice seedlings for enhanced tolerance to alkaline stress by upregulating antioxidant defense and stress tolerance-related genes. *Plant Soil.*, 2019, vol. 438, no. 1, pp. 39–55. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-03992-4>
67. Liu Y., Liang J., Sun L., Yang X., Li D. Group 3 LEA Protein, ZmLEA3, Is Involved in Protection from Low Temperature Stress. *Front. Plant Sci.*, 2016, vol. 7, 1011. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01011>
68. Liu Y., Wang L., Xing X. et al. ZmLEA3, a Multifunctional Group 3 LEA Protein from Maize (*Zea mays L.*), is Involved in Biotic and Abiotic Stresses. *Plant Cell Physiol.*, 2013, vol. 54, no. 6, pp. 944–959. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct047>
69. Mantri N., Patade V., Penna S., Ford R., Pang E. *Abiotic Stress Responses in Plants: Present and Future. In: Abiotic Stress Responses in Plants.* (Eds) Ahmad P., Prasad M., 2012, Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0634-1_1
70. Mantyla E., Lang V., Palva E.T. Role of Absciscic Acid in Drought-Induced Freezing Tolerance, Cold Acclimation, and Accumulation of LT178 and RAB18 Proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, 1995, vol. 107, no. 1, pp. 141–148. <https://doi.org/10.1104/pp.107.1.141>
71. McHaourab H.S., Godar J.A., Stewart P.L. Structure and mechanism of protein stability sensors: chaperone activity of small heat shock proteins. *Biochem.*, 2009, vol. 4, no. 18, pp. 3828–3837. <https://doi.org/10.1021/bi900212j>
72. Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant Cell Environ.*, 2010, vol. 33, no. 4, pp. 453–467. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x>
73. Mishra R.C., Grover A. Intergenic Sequence between *Arabidopsis* Caseinolytic Protease B-Cytoplasmic/Heat Shock Protein100 and Choline Kinase Genes Functions as a Heat-Inducible Bidirectional Promoter. *Plant Physiol.*, 2014, vol. 166, no. 3, pp. 1646–1658. <https://doi.org/10.1104/pp.114.250787>
74. Mittler R., Blumwald E. The Roles of ROS and ABA in Systemic Acquired Acclimation. *Plant Cell.*, 2015, vol. 27, no. 1, pp. 64–70. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.133090>
75. Miyazono K., Miyakawa T., Sawano Y. et al. Structural basis of absciscic acid signalling. *Nature*, 2009, vol. 462, pp. 609–614. <https://doi.org/10.1038/nature08583>
76. Muhammad Aslam M., Waseem M., Jakada B.H. et al. Mechanisms of Absciscic Acid-Mediated Drought Stress Responses in Plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, no. 3, 1084. <https://doi.org/10.3390/ijms23031084>
77. Nambara E., Marion-Poll A. Absciscic acid and catabolism. *Annual Review of Plant Biology. Annu. Rev. Plant Biol.*, 2005, vol. 56, pp. 165–185. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144046>
78. Ozfidan C., Turkan I., Sekmen A.H., Seckin B. Absciscic acid-regulated responses of aba2-1 under osmotic stress: the absciscic acid-inducible antioxidant defence system and reactive oxygen species production. *Plant Biol.*, 2012, vol. 14, no. 2, pp. 337–346. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00496.x>
79. Park H., Ko E., Jang E. et al. Expression of DcHsp17.7, a small heat shock protein gene in carrot (*Daucus carota L.*). *Hortic. Environ. Biotechnol.*, 2013, vol. 54, pp. 121–127. <https://doi.org/10.1007/s13580-013-0027-9>
80. Park S.Y., Fung P., Nishimura N. et al. Absciscic Acid Inhibits Type 2C Protein Phosphatases via the PYR/PYL Family of START Proteins. *Sci.* 2009, vol. 324, pp. 1068–1071. <https://doi.org/10.1126/science.1173041>
81. Parwez R., Aftab T., Gill S.S., Naeem M. Absciscic acid signaling and crosstalk with phytohormones in regulation of environmental stress responses. *Environ. Exp. Bot.*, 2022, vol. 199, 104885. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104885>
82. Pigolev A.V., Degtyarev E.A., Miroshnichenko D.N., Savchenko T.V. Prospects for the application of jasmonates, salicylates, and absciscic acid in agriculture for enhancing plant stress tolerance (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya – Agricultural Biology*, 2023, vol. 58, no. 1, pp. 3–22. (In Russ.) <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2023.1.3rus>
83. Pirasteh-Anosheh H., Saed-Moucheshi A., Pakniyat H., Pessarakli M. In: *Water Stress and Crop Plants*. Ed. Ahmad P., Wiley & Sons, 2016. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch3>

84. Rajan V.B., D'Silva P. Arabidopsis thaliana J-class heat shock proteins: cellular stress sensors. *Funct. Integr. Genomics*, 2009, vol. 9, no. 4, pp. 433–446. <https://doi.org/10.1007/s10142-009-0132-0>
85. Rezaul I.M., Baohua F., Tingting C. et al. Absciscic acid prevents pollen abortion under high-temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets. *Physiol. Plant.*, 2019, vol. 165, no. 3, pp. 644–663. <https://doi.org/10.1111/ppl.12759>
86. Rosa M., Prado C., Podazza G. et al. Soluble sugars--metabolism, sensing and abiotic stress: a complex network in the life of plants. *Plant Signal. Behav.*, 2009, vol. 4, no. 5, pp. 388–393. <https://doi.org/10.4161/psb.4.5.8294>
87. Sah S.K., Reddy K.R., Li J. Absciscic Acid and Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants. *Front. Plant Sci., Sec. Plant Biotech.*, 2016, vol. 7, 571. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>
88. Sajjad N., Bhat E.A., Shah D. et al. In: *Protective Chemical Agents in the Amelioration of Plant Abiotic Stress: Biochemical and Molecular Perspectives*. Eds. Roychoudhury A., Tripathi D.K. J., Wiley & Sons, 2020. <https://doi.org/10.1002/9781119552154.ch12>
89. Sarkar N.K., Kundnani P., Grover A. Functional analysis of Hsp70 superfamily proteins of rice (*Oryza sativa*). *Cell Stress Chaperones*, 2013, vol. 18, no. 4, pp. 427–437. <https://doi.org/10.1007/s12192-012-0395-6>
90. Schroeder J., Kwak J. Allen G. Guard cell absciscic acid signalling and engineering drought hardiness in plants. *Nature*, 2001, vol. 410, pp. 327–330. <https://doi.org/10.1038/35066500>
91. Shakirova F.M. *Nespetsificheskaya ustoichivost' rastenii k stressovym faktoram i ee regulyatsiya [Nonspecific resistance of plants to stress factors and its regulation]*. Ufa: Gilem, 2001, 160 p. (In Russ.)
92. Shao H.B., Chu L.Y., Shao M.A., Jaleel C.A., Mi H.M. Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. *C. R. Biol.*, 2008, vol. 331, no. 6, pp. 433–441. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.03.011>
93. Shevyakova N.I., Musatenko L.I., Stetsenko L.A. et al. Absciscic acid regulation of polyamine and proline content in bean plants under salinity stress. *Fiziologiya rastenii – Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, vol. 60, no. 1, pp. 1–13. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/s0015330313010077>
94. Shi H., He X., Zhao Y., Lu S., Guo Z. Constitutive expression of a group 3 LEA protein from *Medicago falcata* (MfLEA3) increases cold and drought tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell. Rep.*, 2020, vol. 39, pp. 851–860. <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02534-y>
95. Singh A., Grover A. Plant Hsp100/ClpB-like proteins: poorly-analyzed cousins of yeast ClpB machine. *Plant Mol. Biol.*, 2010, vol. 74, no. 4–5, pp. 395–404. <https://doi.org/10.1007/s11103-010-9682-8>
96. Singh A., Roychoudhury A. Absciscic acid in plants under abiotic stress: crosstalk with major phytohormones. *Plant Cell Rep.*, 2023, vol. 42, pp. 961–974. <https://doi.org/10.1007/s00299-023-03013-w>
97. Singh A., Singh U., Mittal D., Grover A. Genome-wide analysis of rice ClpB/HSP100, ClpC and ClpD genes. *BMC Genomics*, 2010, vol. 8, no. 11, 95. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-95>
98. Skirycz A., Inzé D. More from less: plant growth under limited water. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 2010, vol. 21, no. 2, pp. 197–203. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.03.002>
99. Sun X., Sun C., Li Z., et al. AsHSP17, a creeping bentgrass small heat shock protein modulates plant photosynthesis and ABA-dependent and independent signalling to attenuate plant response to abiotic stress. *Plant Cell Environ.*, 2016, vol. 39, no. 6, pp. 1320–1337. <https://doi.org/10.1111/pce.12683>
100. Sun Y., MacRae T.H. Small heat shock proteins: molecular structure and chaperone function. *Cell Mol. Life Sci.*, 2005, vol. 62, no. 21, pp. 2460–2476. <https://doi.org/10.1007/s00018-005-5190-4>
101. Sung D.-Y. Kaplan F., Lee K.-J., Guy C.L. Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends Plant Sci.*, 2003, vol. 8, no. 4, pp. 179–187. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00047-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00047-5)
102. Suzuki N., Koussevitzky S., Mittler R., Miller G. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress. *Plant Cell Environ.*, 2012, vol. 35, pp. 259–70. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02336.x>
103. Thilakarathne A.S., Liu F., Zou Z. Plant Signaling Hormones and Transcription Factors: Key Regulators of Plant Responses to Growth, Development, and Stress. *Plants*, 2025, vol. 14, no. 7, 1070. <https://doi.org/10.3390/plants14071070>
104. Thompson A.J., Jackson A.C., Symonds R.C. et al. Ectopic expression of a tomato 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene causes over-production of absciscic acid. *Plant J.*, 2000, vol. 23, no. 3, pp. 363–374. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2000.00789.x>
105. Travaglia C., Reinoso H., Cohen A. et al. Exogenous ABA Increases Yield in Field-Grown Wheat with Moderate Water Restriction. *J. Plant Growth Regul.*, 2010, vol. 29, no. 3, pp. 366–374. <https://doi.org/10.1007/s00344-010-9147-y>
106. Trivedi D.K., Gill S.S., Tuteja N. Absciscic Acid (ABA): In: *Abiotic Stress Response in Plants*. Eds Tuteja N., Gill S.S., 2016. <https://doi.org/10.1002/9783527694570.ch15>

107. Usman M.G., Rafii M.Y., Martini M.Y. et al. Molecular analysis of Hsp70 mechanisms in plants and their function in response to stress. *Biotechnol. Genet. Eng. Rev.*, 2017, vol. 33, no. 1, pp. 26–39. <https://doi.org/10.1080/02648725.2017.1340546>
108. Verma V., Ravindran P., Kumar P.P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. *BMC Plant Biol.*, 2016, vol. 16, 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
109. Vierling E. The Roles of Heat Shock Proteins in Plants. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 1991, vol. 42, pp. 579–620. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.003051>
110. Vinogradov N.V., Andreeva A.A., Danilova M.N., et al. Cis-elements responsible for binding ABA-dependent trans-factors are involved in the ABA- and stress-inducible expression of the AT4G01870 gene in *Arabidopsis thaliana*. *Fiziologiya rastenii – Russian Journal of Plant Physiology*, 2019, vol. 66, no. 4, pp. 256–265. (In Russ.) <https://doi.org/10.1134/S0015330319020167>
111. Vishwakarma K., Upadhyay N., Kumar N. et al. Absciscic Acid Signaling and Abiotic Stress Tolerance in Plants: A Review on Current Knowledge and Future Prospects. *Front. Plant Sci.*, 2017, vol. 20, no. 8, 161. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00161>
112. Wang X., Zhuang L., Shi Y., Huang B. Up-Regulation of HSFA2c and HSPs by ABA Contributing to Improved Heat Tolerance in Tall Fescue and Arabidopsis. *Int. J. Mol. Sci.*, 2017, vol. 18, no. 9, 1981. <https://doi.org/10.3390/ijms18091981>
113. Wang Y.I.X., Xu J.-H. The heat shock transcription factors regulate response mechanisms to abiotic stresses in plants. *Crop Design.*, 2025, vol. 4, no. 3, 100109. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2025.100109>
114. Wenjing W., Chen, Q., Singh P. K., Huang Y., Pei D. CRISPR/Cas9 edited HSFA6a and HSFA6b of Arabidopsis thaliana offers ABA and osmotic stress insensitivity by modulation of ROS homeostasis. *Plant Signal. Behav.*, 2020, vol. 15, no. 12, 1816321. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1816321>
115. Xu P., Chen H., Cai W. Transcription factor CDF4 promotes leaf senescence and floral organ abscission by regulating abscisic acid and reactive oxygen species pathways in Arabidopsis. *EMBO Rep.*, 2020, vol. 21, no. 7, e48967. <https://doi.org/10.15252/embr.201948967>
116. Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2006, vol. 57, pp. 781–803. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105444>
117. Yang G., Wang Y., Zhang K., Gao C. Expression analysis of nine small heat shock protein genes from *Tamarix hispida* in response to different abiotic stresses and abscisic acid treatment. *Mol. Biol. Rep.*, 2014, vol. 4, no. 3, pp. 1279–1289. <https://doi.org/10.1007/s11033-013-2973-9>
118. Yao X.M., Ji J., Yue J.Y. et al. Exogenous Absciscic Acid Modulates Reactive Oxygen Metabolism and Related Gene Expression in *Platycladus orientalis* under H₂O₂-Induced Stress. *Russ. J. Plant Physiol.*, 2020, vol. 67, pp. 85–93. <https://doi.org/10.1134/S1021443720010264>
119. Zhai J., Teng Z., Zheng C. et al. Absciscic acid mediates the trade-off between growth and abiotic stress defense. *Crop Environ.*, 2026, vol. 5, no. 1, 100110. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2025.09.004>
120. Zhang L., Gao M., Hu J. et al. Modulation Role of Absciscic Acid (ABA) on Growth, Water Relations and Glycinebetaine Metabolism in Two Maize (*Zea mays* L.) Cultivars under Drought Stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 2012, vol. 13, no. 3, pp. 3189–3202. <https://doi.org/10.3390/ijms13033189>
121. Zhang X., Wang X., Zhuang L., Gao Y., Huang B. Absciscic acid mediation of drought priming-enhanced heat tolerance in tall fescue (*Festuca arundinacea*) and Arabidopsis. *Physiol. Plant.*, 2019, vol. 167, no. 4, pp. 488–501. <https://doi.org/10.1111/ppl.12975>
122. Zhao Y., Xing L., Wang X. et al. The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci. Signal.*, 2014, vol. 7, no. 328, ra53. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2005051>
123. Zheng Y., Wang X., Cui X. et al. Phytohormones regulate the abiotic stress: An overview of physiological, biochemical, and molecular responses in horticultural crops. *Front. Plant Sci.*, 2023, vol. 13, 1095363. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1095363>
124. Zhou L., Xu H., Mischke S. et al. Exogenous abscisic acid significantly affects proteome in tea plant (*Camellia sinensis*) exposed to drought stress. *Hortic. Res.*, 2014, vol. 1, 14029. <https://doi.org/10.1038/hortres.2014.29>
125. Zhu Y., Pal S., Xia X. The role of hormones in plant stress: The old and new players. *Plant Stress.*, 2024, vol. 13, 100552. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100552>
126. Zou J., Liu A., Chen X. et al. Expression analysis of nine rice heat shock protein genes under abiotic stresses and ABA treatment. *J. Plant Physiol.*, 2009, vol. 166, no. 8, pp. 851–861. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.11.007>

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Арабова Лидия Ивановна — кандидат биологических наук, ведущий инженер, Институт биохимии им. А.Н. Баха, Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии” Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
E-mail: l.arabova@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-1429-6610>

Чумикина Людмила Васильевна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биохимии им. А.Н. Баха, Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии” Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
E-mail: chumikina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8414-5212>

Топунов Алексей Федорович — доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией, Институт биохимии им. А.Н. Баха, Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии” Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
E-mail: aftopunov@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-6625-7373>

Поступила в редакцию 26.09.2025

После доработки 16.02.2026

Принята к публикации 01.04.2026

AUTHOR INFORMATION

Arabova, Lidiya I. — Candidate of Sciences (Biology), Leading Engineer, Bach Institute of Biochemistry, Research Center of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: l.arabova@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0002-1429-6610>

Chumikina, Lyudmila V. — Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher, Bach Institute of Biochemistry, Research Center of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: chumikina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-8414-5212>

Topunov, Alexey F. — Doctor of Sciences (Biology), Chief Researcher, Head of Laboratory, Bach Institute of Biochemistry, Research Center of Biotechnology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
E-mail: aftopunov@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-6625-7373>

Received September 26, 2025

Revised February 16, 2026

Accepted April 01, 2026